

Overleving en dispersie Nederlandse Steenuilen



Foto André Eijkenaar

Overleving en dispersie van Nederlandse Steenuilen op grond van 35 jaar ringgegevens

Pascaline LeGouar, Hans Schekkerman, Henk van der Jeugd, Arie van Noordwijk, Pascal Stroeken, Ronald van Harxen & Piet Fuchs

De Steenuil is een typische broedvogel van kleinschalig cultuurland. Zoals veel vogelsoorten van dit door landbouwintensivering sterk veranderde landschap is het hem in de afgelopen halve eeuw niet voor de wind gegaan. Verlies van geschikte broedplaatsen en afgenomen broedsucces zijn genoemd als de belangrijkste problemen. Hier bekijken we aan de hand van ringterugmeldingen of een lagere overleving ook heeft bijgedragen aan de afname. De overlevingskansen van volwassen Steenuilen blijken niet structureel laag of gedaald, maar die van eerstejaars vogels zijn afgenomen. Waardoor precies is uit de gegevens echter moeilijk op te maken.



Het aantal broedparen van de Steenuil *Athene noctua* in Nederland is in de afgelopen 50 jaar met 50-70% afgenomen (van Beusekom *et al.* 2005). De soort staat daarom op de Rode Lijst, en om de afname te stoppen is in 1998-2004 het 'Plan van Aanpak Steenuil' uitgevoerd (Plantinga 1999). Uit onderzoek in het kader van dit Plan van Aanpak en van het vervolproject 'Steenuil onder de Pannen' is onder meer naar voren gekomen dat het broedsucces in recente jaren onvoldoende lijkt om de populatie stabiel te houden (Willems *et al.* 2004). De oorzaak hiervan moet vermoedelijk worden gezocht in verslechterde voedselomstandigheden. Deze conclusie berust echter op aannames over de jaarlijkse overlevingskansen van Steenuilen die zijn gebaseerd op buitenlandse literatuurgegevens. Actuele cijfers over de overleving in Nederland ontbraken. Een analyse van beschikbare gegevens over overleving van Nederlandse

Steenuilen was daarom dringend gewenst. Belangrijke vragen daarbij zijn (1) hoe groot de gemiddelde jaarlijkse overlevingskansen zijn van eerstejaars en volwassen Steenuilen, (2) of hierin systematische (lange termijn) veranderingen zijn opgetreden, (3) hoe groot de jaarlijkse variatie in overlevingskansen is en (4) met welke omgevingsfactoren deze variatie samenhangt. Met goede schattingen van zowel overleving als broedsucces kunnen modellen worden opgesteld die meer inzicht kunnen geven in de oorzaken van de achteruitgang van de Nederlandse steenuilpopulatie, en in de te verwachten ontwikkelingen bij verschillende beschermingsmaatregelen.

Gezien de bestaande regionale verschillen in het aantalsverloop van Steenuilen is er ook aanleiding om te onderzoeken of deze zijn te verklaren door verschillen in de overleving. In dat verband is ook de vraag relevant hoeveel uitwisseling van individuele Steenuilen er plaatsvindt tussen regio's. Hoe plaatstrouw zijn Steenuilen en over welke afstanden vindt dispersie plaats? In dit artikel worden alle beschikbare ringgegevens van Nederlandse Steenuilen geanalyseerd om bovenstaande vragen te beantwoorden.

Materiaal en methoden

Ringgegevens

Het Vogeltrekstation verzamelt alle ringgegevens en terugmeldingen van in Nederland geringde vogels. Voor de Steenuil zijn vrijwel al deze gegevens digitaal beschikbaar vanaf 1960. Pas vanaf 1973 echter zijn er genoeg Steenuilen geringd om overlevingsberekeningen te kunnen maken. In 1972-1989 heeft vooral een onderzoeksproject in de Midden-Betuwe vanuit het toenmalige Rijksinstituut voor Natuurbeheer belangrijk bijgedragen aan de ringinspanning (Fuchs 1986, Fuchs & van de Laar 2008). In de afgelopen 10-15 jaar is de ringactiviteit verder toegenomen, gestimuleerd door Steenuilenoverleg Nederland (STONE; figuur 1).

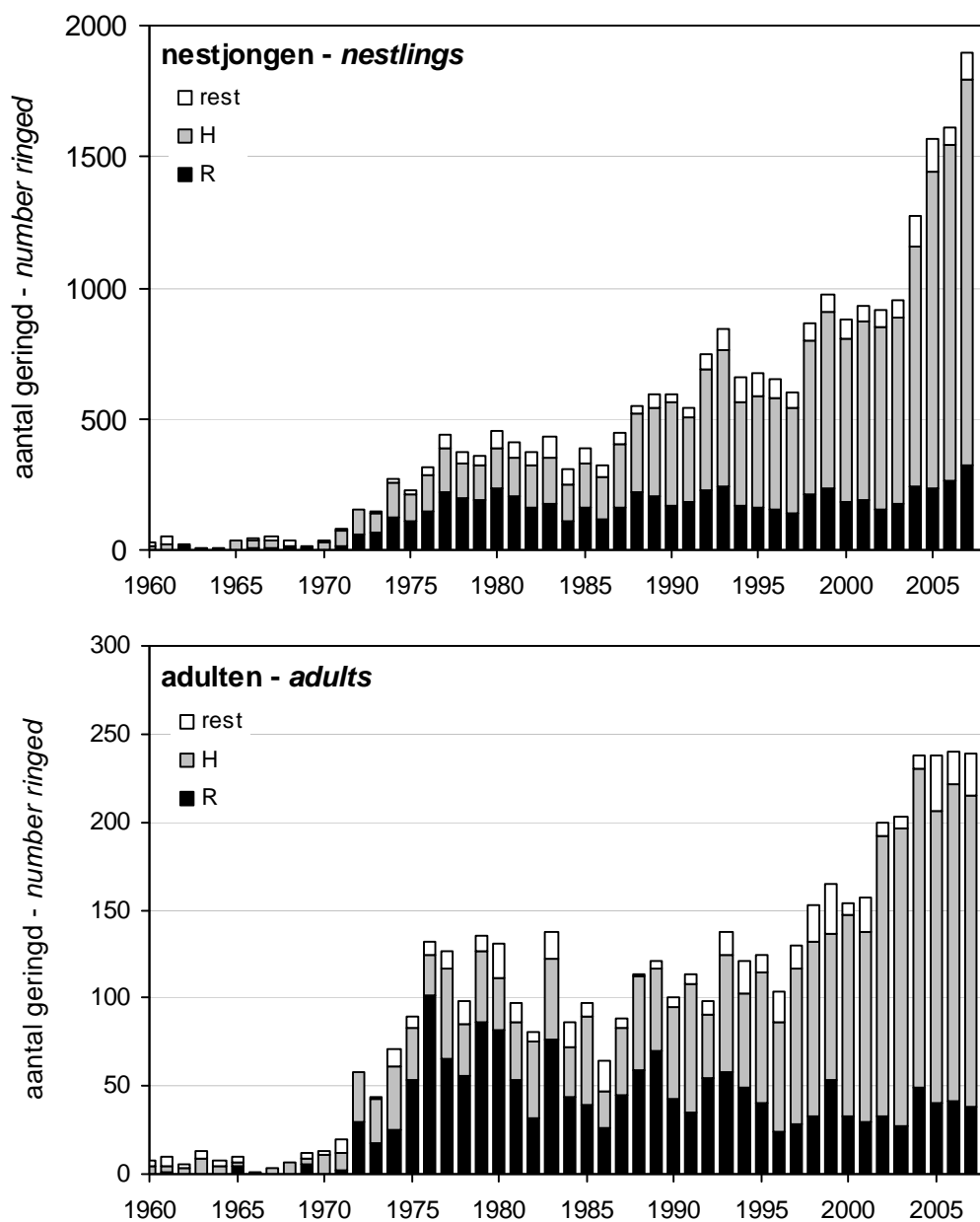
Daarbij is het zwaartepunt verschoven van het Rivierengebied naar de Achterhoek, maar heeft het ringwerk ook een grotere ruimtelijke spreiding gekregen (figuur 2).

Al vanaf de jaren zeventig zijn niet alleen nestjongen van Steenuilen geringd, maar in een deel van de gebieden ook volwassen broedvogels (terug)gevangen in nestkasten en andere broedholtes, of in mistnetten na het afspelen van geluid. Tegenwoordig gebeurt dit in het kader van het project *Retrapping Adults for Survival* van het Vogeltrekstation; hervangsten vertellen ons daarbij welke vogels in ieder geval nog in leven zijn. Daarnaast geven meldingen van dood gevonden geringde Steenuilen informatie over het tijdstip van sterfte. De Nederlandse ringgegevens lenen zich daarmee goed voor een gezamenlijke analyse van hervangsten en doodmeldingen.

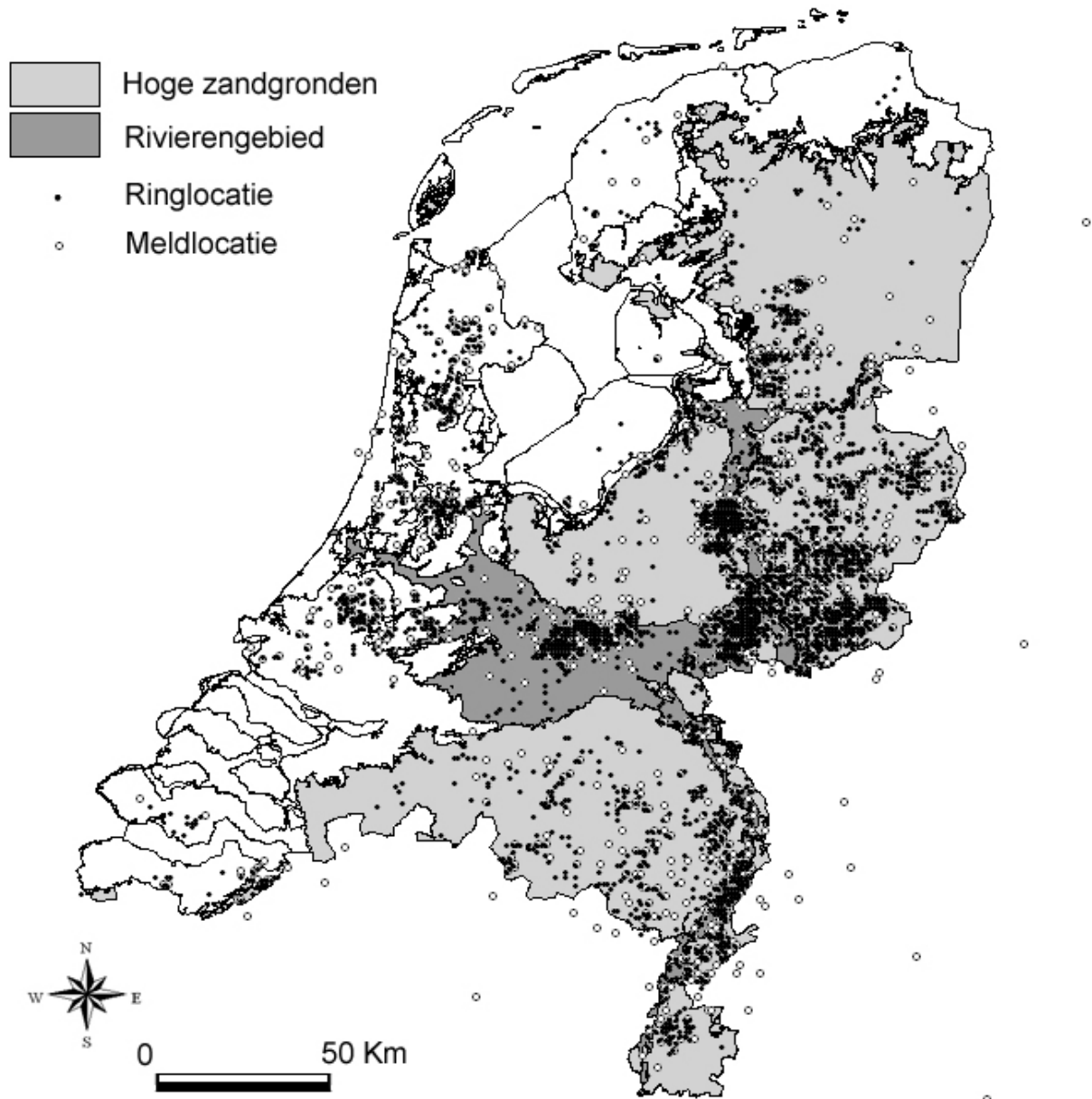
Voor de analyse zijn de gegevens gebruikt uit de jaren 1973-2007. Doodmeldingen zijn alleen gebruikt wanneer onzekerheid over de sterfdatum minder dan drie maanden bedroeg. Doodmeldingen van nestjongen in de nestkast waarin ze waren geringd of binnen 30 dagen na de ringdatum zijn buiten beschouwing gelaten. Dit om zo veel mogelijk te voorkomen dat de berekende overleving in het eerste jaar wordt beïnvloed door sterfte van niet vliegvlugge jongen, die al wordt verwerkt in de berekening van het broedsucces (Willems *et al.* 2004). De ringgegevens werden onderscheiden naar fysisch-geografische regio, maar om per regio voldoende gegevens te hebben is deze indeling uiteindelijk beperkt tot de hoofdregio's Rivierengebied (R) en Hoge Zandgronden (H). Het aantal buiten deze twee regio's geringde Steenuilen vormt slechts 8.7% van het landelijke totaal.

Overleving en dispersie Nederlandse Steenuilen

In dit artikel worden jonge Steenuilen vanaf het moment van ringen tot een jaar later (ongeveer halverwege hun tweede kalenderjaar) aangeduid als 'eerstejaars' en vanaf dat moment als 'adult'.



Figuur 1. Aantallen in Nederland geringde nestjonge (boven) en volwassen (onder) Steenuilen per jaar en regio (hoge zandgronden H, rivierengebied R, en de rest van Nederland). *Numbers of nestling (upper) and adult (lower) Little Owls ringed in The Netherlands by year and region (high sandy plateaus H, riverine area R, and rest of the country).*



Figuur 2. Ring- en meldlocaties van Steenuilen in Nederland, 1973-2007. De regio's Rivierengebied en Hoge Zandgronden zijn met grijze achtergrond weergegeven. *Ringing ('Ringlocatie') and recovery locations ('Meldlocatie') of Little Owls in The Netherlands. The regions Riverine area (Rivierengebied), and High sandy plateau (Hoge Zandgronden) are shown with grey background.*

Analyse overleving

Jaarlijkse overlevingskansen van Steenuilen zijn berekend uit de verdeling in de tijd van terugvangsten en doodmeldingen, met behulp van speciaal voor zulke 'vangst-terugvangstanalyse' (Lebreton *et al.* 1992) ontwikkelde computersoftware. Om rekening te houden met de ongelijke verdeling over Nederland van ringers en melders van geringde Steenuilen is niet alleen onderscheid gemaakt tussen de regio's H en R maar ook een derde toestand, genaamd 'elders', geïntroduceerd die alle gebied omvat waar geen ringers actief zijn en waar levende vogels dus niet worden teruggevangen (zie bijlage 1). Een groot aantal verschillende modellen is met de gegevens doorgerekend, waarin de overlevings- en terugmeldkansen al of niet verschilden tussen eerstejaars en volwassen uilen en in de tijd constant waren, vrij varieerden van jaar op jaar, of samenhangen met de weersomstandigheden, het voedselaanbod of de verkeersdrukte in het betreffende jaar. Vervolgens is bepaald welke van deze modellen de beste beschrijving geeft van de waarnemingen, maar tegelijkertijd zo eenvoudig mogelijk is. Bijlage 1 geeft meer details over de analyse en over de berekende meld- en transitiekansen die voor een correcte schatting van de overleving wel van belang zijn maar waarnaar niet onze grootste interesse uitgaat.

Als beschrijving van weersomstandigheden die een effect kunnen hebben op de overlevingskans van Steenuilen zijn gebruikt: de gemiddelde neerslaghoeveelheid en gemiddelde minimumtemperatuur in elk van de vier seizoenen, een indeling in strenge/zachte winters, het aantal dagen met sneeuwbedekking, en een indeling van de jaren in vier klassen op grond van hoger of lager dan gemiddelde neerslag en temperatuur (gegevens KNMI, station De Bilt). Als maat voor het aanbod aan (veld)muizen gebruikten we een indeling in 'goede' en 'slechte' muizenjaren gebaseerd op Dekker & Bekker (2008), en gegevens over het broedsucces van Kerkuilen *Tyto alba* dat erom bekend staat nauw met het muizenaanbod samen te hangen (De Bruin 1994). Hiervoor berekenden we de jaarlijkse afwijking van de langjarige trend in de verhouding tussen het aantal in Nederland geringde jonge en volwassen Kerkuilen (gegevens Vogeltrekstation). Als maat voor de verkeersdrukte gebruikten we het aantal autokilometers per jaar (CBS Statistiek van de wegen, t/m 2000).

Analyse dispersie

Dispersie is de verplaatsing van dieren tussen geboorteplaats en (eerste) broedplaats ('geboortedispersie') of tussen verschillende broedplaatsen in opeenvolgende jaren ('broeddispersie'). De gebruikelijke manier om (ring)gegevens over dispersie weer te geven is als de gemiddelde afstand (of een verdeling van de afstanden) tussen de ringlocaties en de plaatsen waar vogels later als broedvogel zijn aangetroffen (voor Steenuil bijvoorbeeld Fuchs & van de Laar 2008). Deze weergave weerspiegelt echter niet alleen het gedrag van de vogels maar ook de verspreiding van waarnemers. Om een dispersieafstand te kunnen bepalen moet de vogel immers eerst worden teruggemeld of -gevangen, en vooral de kans op een levende hervangst is dicht bij de ringlocatie, waar per definitie een ringer actief is, meestal groter dan verder weg. Kleine dispersieafstanden raken daardoor oververtegenwoordigd in de waarnemingen (Van Noordwijk 1995). Om dit te ondervangen zijn in deze studie 'afstandafhankelijke verplaatsingskansen' berekend (Van Noordwijk & Saether in voorbereiding). Het principe daarvan is dat elke waargenomen verplaatsingsafstand tussen ringplaats en meldplaats wordt gewogen naar het aantal vogels dat is geringd op dezelfde afstand van de meldplaats, en daarmee naar het maximale aantal verplaatsingen over die afstand dat *kon* worden waargenomen. Hiertoe is voor elke terugmelding de afstand berekend tot de ringplaatsen van alle in het zelfde jaar als het teruggemelde individu geringde vogels, en is per afstandklasse het aantal waargenomen verplaatsingen gedeeld door het aantal

Overleving en dispersie Nederlandse Steenuilen

mogelijke verplaatsingen. Voor de geboortedispersie zijn hierbij alleen terugmeldingen uit nestkasten of in het broedseizoen geselecteerd; voor broeddispersie meldingen uit het gehele jaar. Omdat volwassen Steenuilen meestal het jaar rond in hun broedterritorium verblijven (van Nieuwenhuysse *et al.* 2008) zullen de gevonden afstanden een goed beeld geven van de verplaatsingen tussen verschillende broedterritoria, terwijl het aantal te gebruiken gegevens groter is.

Met deze werkwijze is onderzocht of dispersieafstanden verschillen tussen eerstejaars (geboortedispersie) en volwassen Steenuilen (broeddispersie) en tussen mannen en vrouwen. Voor dat laatste konden alleen die vogels worden gebruikt waarvan bij eerste vangst of bij hervangst het geslacht was bepaald, meestal op grond van de aanwezigheid (alleen bij vrouwtjes) of afwezigheid van een broedvlek.

Resultaten

Patronen in ringinspanning en terugmeldingen

De voor de analyse geselecteerde gegevens omvatten 25 759 geringde Steenuilen waarvan er 3812 één of meer keren zijn teruggemeld (tabel 1).

| regio | geringd | | ≥1x teruggevangen | | dood gemeld | |
|---------------|---------------|-------|-----------------------|-------|-----------------------|-------|
| <i>region</i> | <i>ringed</i> | | <i>recaptured ≥1x</i> | | <i>recovered dead</i> | |
| | pullus | adult | pullus | adult | pullus | adult |
| H | 15074 | 2566 | 1388 | 834 | 896 | 144 |
| R | 6478 | 1641 | 885 | 705 | 478 | 154 |
| rest NL | 2035 | 421 | 214 | 56 | 165 | 19 |
| totaal H+R | 21552 | 4207 | 2273 | 1539 | 1374 | 298 |

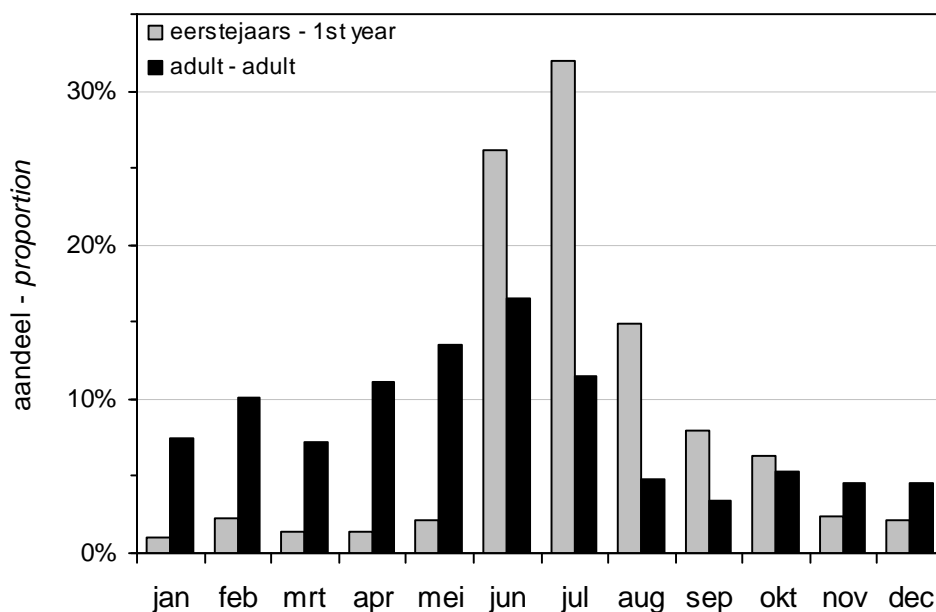
Tabel 1. Aantallen individuele Steenuilen geringd, levend teruggevangen en dood teruggemeld per regio (R rivierengebied, H hoge zandgronden) en leeftijdsklasse. *Number of Little Owls ringed, reencountered and recovered per region (R riverine area, H higher sandy plateau, rest NL elsewhere) and age class.*

Zowel de ring- als de terugvanginspanning zijn voor beide leeftijdsgroepen in de loop der jaren toegenomen, waarbij het patroon verschilde tussen de twee regio's. In het rivierengebied (R) zorgde het RIN-onderzoek al vanaf het begin van de jaren zeventig voor een aanzienlijke ringinspanning, die sindsdien min of meer op een gelijk niveau is gebleven, maar wel uitgebreid tot andere plaatsen dan de Betuwe (o.a. Limburgse Maasdal, Liemers). Op de hoge zandgronden (H) werden aanvankelijk weinig Steenuilen geringd maar vanaf het einde van de jaren tachtig zijn de activiteiten hier gestaag uitgebreid (figuur 1). Volwassen Steenuilen zijn geringd in alle maanden van het jaar, maar vooral in de broedmaanden mei en juni (56% van het totaal). Nestjongen worden doorgaans geringd op een leeftijd van twee tot vier weken, eveneens in mei en juni (98%). Doordat hervangsten van in eerdere jaren

Overleving en dispersie Nederlandse Steenuilen

geringde Steenuilen vooral worden gedaan tijdens nestcontroles zijn ze eveneens geconcentreerd in het broedseizoen (61%).

Terugmeldingen van dode geringde Steenuilen laten zien dat volwassen vogels verspreid over het jaar sterven, met iets meer doodvondsten in de eerste drie maanden en vooral in het broedseizoen (april-juli; figuur 3).



Figuur 3. Verdeling per maand van doodmeldingen van geringde Steenuilen, onderscheiden naar leeftijd. *Distribution by month and age of dead recoveries of ringed Little Owls.*

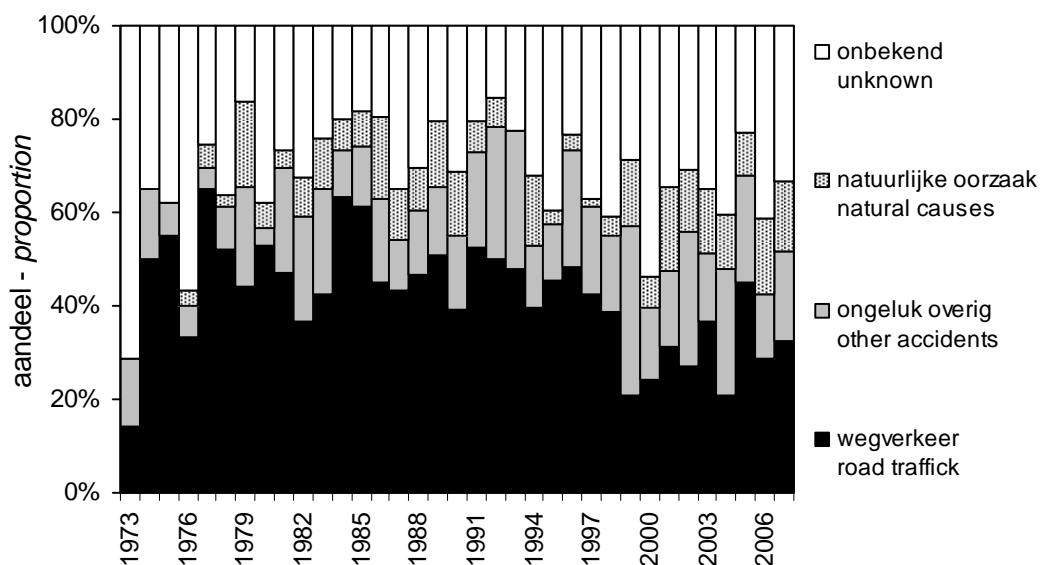
Daarentegen laten doodmeldingen van eerstejaars uilen een piek zien kort na het uitvliegen in juni-augustus, aflopend tot in oktober (figuur 3). In deze periode verblijven de meeste jongen nog in hun geboorteterritorium (Fuchs & van de Laar 2008, Eick 2003).

Verreweg de belangrijkste doodsoorzaak van teruggemelde Steenuilen vormen 'ongelukken met menselijke oorzaken' (57% van alle doodmeldingen en 83% van alle meldingen met bekende oorzaak, tabel 2). Botsingen met wegverkeer komen daarvan het meeste voor (60% van alle bekende doodsoorzaken); andere oorzaken uit deze categorie zijn aanvaringen met gebouwen, masten en draden, het binnenvliegen van gebouwen enzovoorts. Het aandeel van wegverkeer in de opgegeven doodsoorzaken was bij eerstejaars en volwassen Steenuilen gemiddeld ongeveer even groot (60% en 57%), en is in de loop der jaren iets afgenomen onder de jonge vogels, maar niet onder adulte (logistische regressie, leeftijd $F_{1,66}=0.10$, $P=0.75$, jaar $F_{1,66}=24.0$, $P<0.001$, interactie $F_{1,66}=4.42$, $P=0.04$). Daar tegenover stond een toename in het aandeel van predatie, die bij volwassen Steenuilen sterker was dan bij jonge (leeftijd $F_{1,66}=0.88$, $P=0.35$, jaar $F_{1,66}=28.4$, $P<0.001$, interactie $F_{1,66}=5.98$, $P=0.02$). Veranderingen in de overige categorieën waren minder groot (figuur 4).

Overleving en dispersie Nederlandse Steenuilen

| doodsoorzaak <i>cause of death</i> | N | % van total <i>% of total</i> | % van bekende oorzaken <i>% of known causes</i> |
|---|-------------|----------------------------------|--|
| onbekend <i>unknown</i> | 622 | 30.9 | - |
| verkeer, spoorweg, tegen of in gebouw etc. <i>road traffic, railway, collision with building</i> | 1155 | 57.3 | 82.9 |
| per ongeluk door mensen <i>accidentally by man</i> | 42 | 2.1 | 3.0 |
| geschoten, gevangen, vergiftigd <i>shot, trapped, poisoned</i> | 5 | 0.2 | 3.6 |
| dood in nestkast <i>dead in nest box</i> | 10 | 0.5 | 0.7 |
| natuurlijke oorzaak <i>natural cause</i> | 93 | 4.6 | 6.6 |
| gepredeerd <i>predated</i> | 60 | 2.0 | 4.3 |
| gepredeerd door huisdier <i>predated by domestic animal</i> | 29 | 1.4 | 2.1 |
| totaal total | 2016 | | |

Tabel 2. Opgegeven doodsoorzaken van dood gemelde Steenuilen. *Causes of death of Little Owls reported dead*



Figuur 4. Opgegeven doodsoorzaken van geringde Steenuilen teruggemeld in 1973-2007. Over de onderzoeksperiode is het aandeel wegverkeer afgenomen en dat van predatie toegenomen (zie tekst). *Reported causes of death of ringed Little Owls recovered dead in 1973-2007. Over time the share of road traffic decreased and that of predation increased.*

Overleving en dispersie Nederlandse Steenuilen

*Enkele veel voorkomende
doodsoorzaken:*



Verkeerslachtoffer (boven)

*Verstrikt geraakt in aarbeiennet
(midden)*



Verdronken in drinkbak (onder)



Overleving



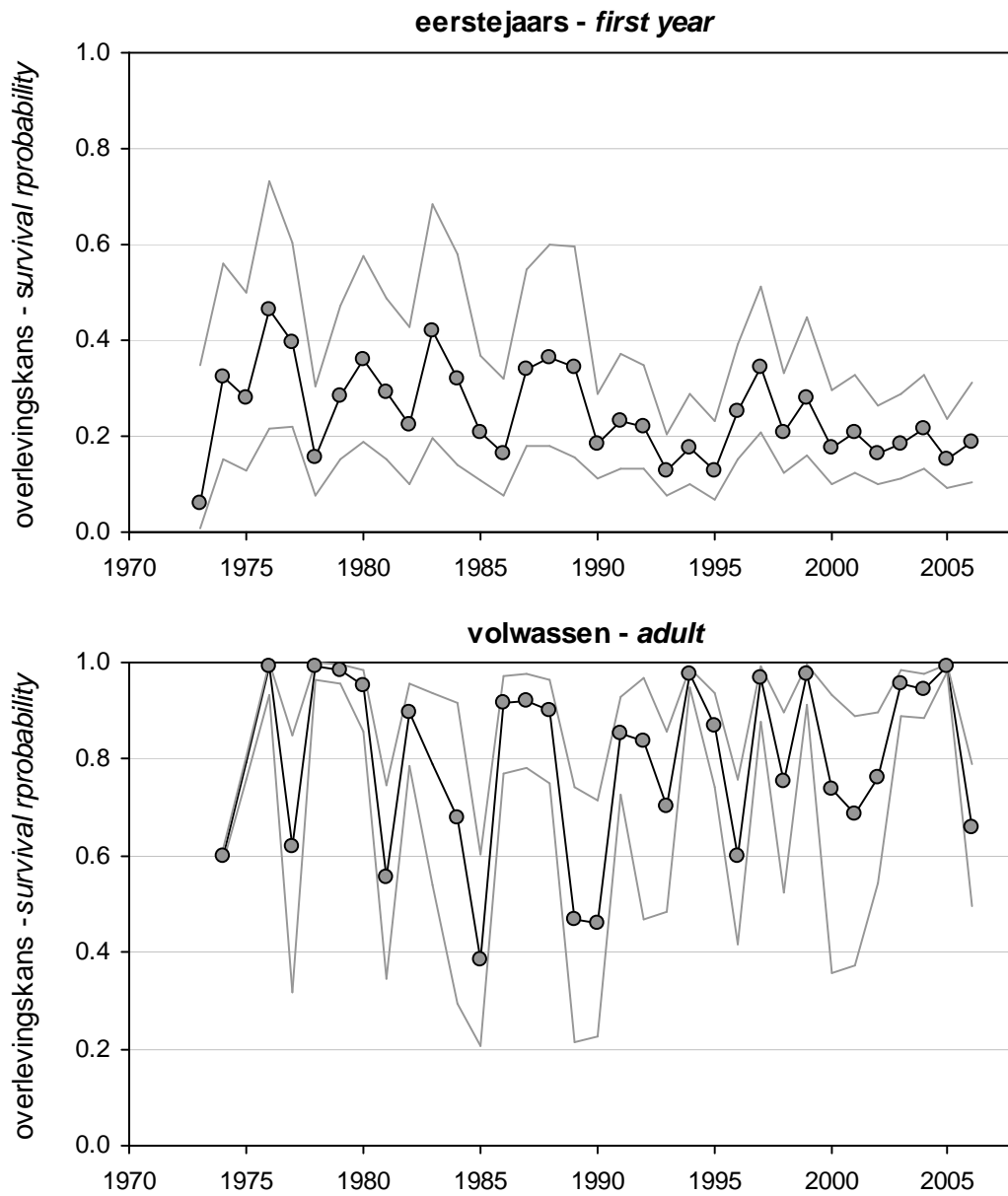
De oudste Steenuil (zie foto) in het gegevensbestand leefde minstens 15 jaar (Stroeken & Van Harxen 2003). De jaarlijkse overlevingskans van de uilen verschilde tussen de twee leeftijdsklassen, en was gemiddeld 25.8% in het eerste levensjaar en 75.3% daarna (95%-betrouwbaarheidsintervallen respectievelijk 22-30% en 69-82%). Er waren geen duidelijke aanwijzingen voor een verschil in overlevingskansen tussen de twee regio's H en R. De overleving van eerstejaars Steenuilen vertoonde een afname in de tijd, van gemiddeld 29.7% in 1973-89 tot gemiddeld 18.4% sinds de eeuwwisseling (figuur 5a; $r_{32} = -0.47$, $P = 0.005$). Bij de adulte vogels was een dergelijke afname niet zichtbaar ($r_{32} = 0.01$, $P = 0.95$) maar varieerde de overleving sterk tussen jaren. In bijna de helft van de jaren lag de schatting hoger dan 90% maar in ongeveer een kwart viel hij terug tot minder dan 65% (figuur 5b). Deze afwisseling van goede en slechte jaren leek

enigszins regelmatig te zijn met een cyclus van ongeveer vier jaar. Opvallend is dat hij niet parallel verliep met de jaarlijkse variatie in de overleving van eerstejaars uilen (Spearman rangcorrelatie, $r_{32} = 0.07$, $P > 0.3$).

Van alle onderzochte variabelen verklaarde de indeling op grond van gemiddelde neerslag en temperatuur het beste de variatie in de overleving van volwassen Steenuilen; deze was zo'n 20% lager in jaren die droger en kouder waren dan gemiddeld (figuur 6; anova, $F_{1,27} = 2.4$, $P = 0.08$). Dit weereffect verklaarde echter toch maar een vrij beperkt deel van de jaarlijkse variatie. Andere weervariabelen (waaronder sneeuwbedekking), de talrijkheid van veldmuizen en de verkeersdrukte vertoonden nog minder samenhang met de overleving. De jaarlijkse variatie in de overleving van eerstejaars Steenuilen vertoonde een afnemend verband met de jaren, met toenemende verkeersdrukte, en met een toenemende minimumtemperatuur in de maand mei (*partial least squares* regressie, alle $P < 0.05$).

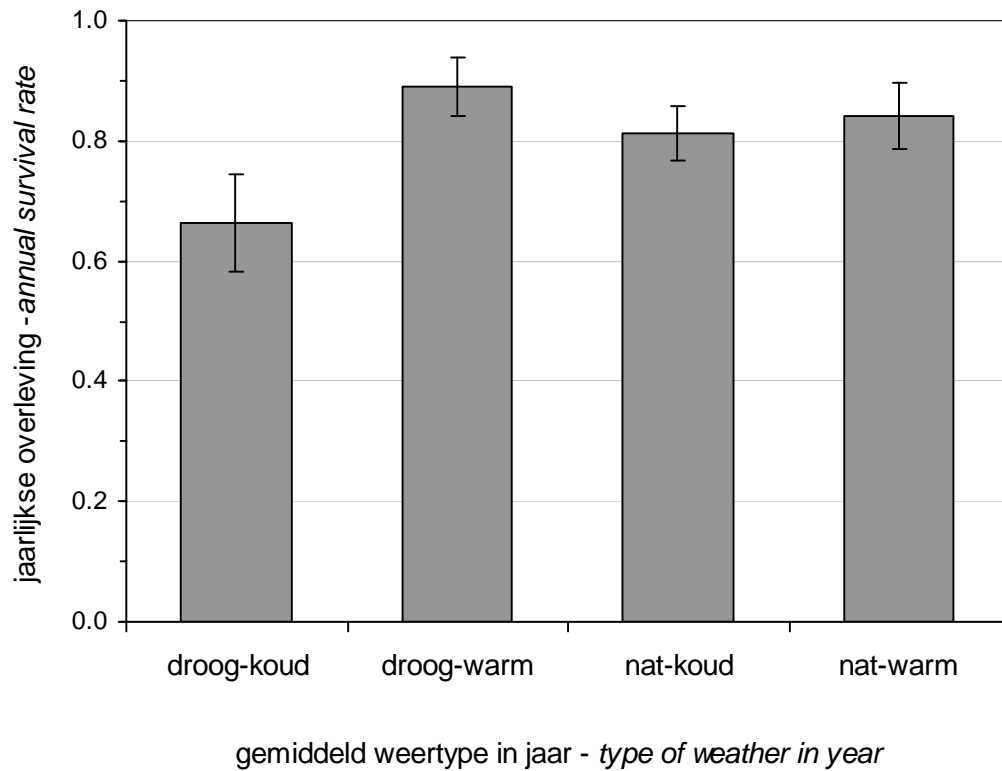
In twee gebieden in Nederland is in bepaalde perioden bijzonder intensief ringonderzoek gedaan aan Steenuilen. Dit betreft de Midden-Betuwe tussen Geldermalsen en Kesteren (RIN; Fuchs 1986, Fuchs & van de Laar 2008) en de Achterhoek rondom Winterswijk, Aalten en Lichtenvoorde (Gld.; R. van Harxen en P. Stroeken). De gegevens uit deze studies zijn ook apart geanalyseerd. In de Betuwe in de jaren 1977-1994 was volgens het best passende model de overleving van vogels in hun eerste jaar 28.5% en daarna gemiddeld 72.7% (95%-betrouwbaarheidsintervallen resp. 23-34% en 68-77%). In de Achterhoek bedroeg de overleving in 1988-2007 27.3% voor eerstejaars en 76.6% voor adulten (20-36% resp. 72-81%). In geen van beide gebieden en bij geen van de leeftijdsklassen was er een trendmatige verandering in overleving gedurende de onderzoeksjaren. Met uitzondering van een relatief hoge eerstejaars overleving in de Achterhoek vertonen deze cijfers veel overeenkomst met de schattingen voor dezelfde perioden op grond van de totale Nederlandse gegevens, en ook de jaren met een laag geschatte adulte overleving komen vrij goed overeen.

Overleving en dispersie Nederlandse Steenuilen



Figuur 5. Jaarlijkse overlevingskansen van eerstejaars (boven) en volwassen (onder) Steenuilen, met 95%-betrouwbaarheidsintervallen. Voor adulten konden geen goede schattingen worden berekend voor 1973, 1975 en 1983. *Annual survival estimates for first-year (upper) and adult (lower) Little Owls, with 95% confidence limits. Adult survival rates could not be estimated for 1973, 1975 and 1983.*

Overleving en dispersie Nederlandse Steenuilen



Figuur 6. Jaarlijkse overlevingskansen (met standaardfout) van volwassen Steenuilen in vier typen van jaren gebaseerd op hoger of lager dan gemiddelde neerslaghoeveelheid en temperatuur. *Annual survival probabilities (with standard error) of adult Little Owls in four types of years separated according to above- or below-average precipitation and temperature.*

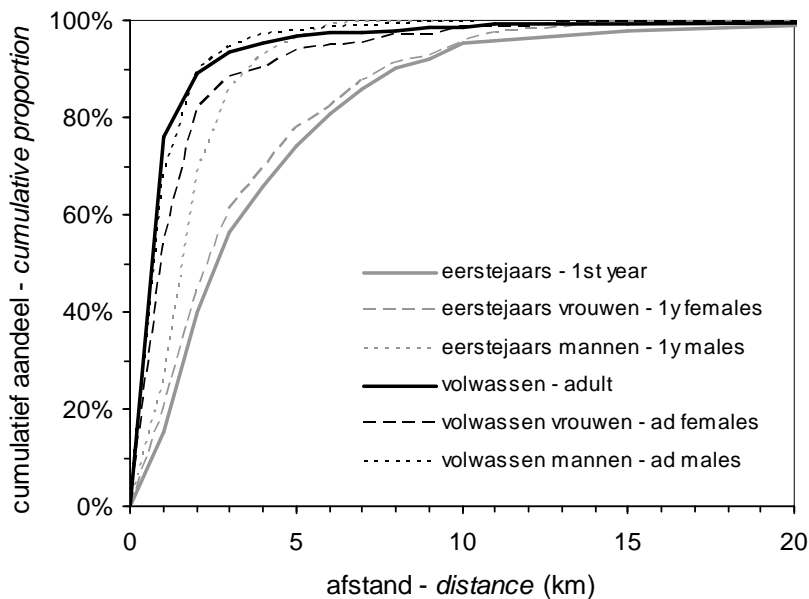
Echt winterse omstandigheden zijn schaars de laatste jaren



Dispersie

Voor 2241 als nestjong en 879 als adult geringde Steenuilen, waaronder 496 vrouwtjes en 213 mannetjes, waren de ringlocatie en de locatie van een melding in een later jaar bekend. De (ongecorrigeerde) gemiddelde afstand van verplaatsingen bedroeg 4.2 km; de verst waargenomen afstand was 295 km (eenjarig vrouwtje gemeld uit Sleeswijk-Holstein, Duitsland). Er zijn 37 terugmeldingen uit het buitenland: 26 uit Duitsland en 11 uit België, vrijwel alle niet al te ver van de Nederlandse grens.

Doordat vooral in de recente decennia ringactiviteiten aan Steenuilen tamelijk goed gespreid zijn over het land wijkt het patroon in de afstandafhankelijke verplaatsingskansen niet sterk af van dat van de ongecorrigeerde afstanden tussen ring- en meldplaatsen. Na correctie voor de ruimtelijke variatie in ringinspanning blijkt dat 76% van de volwassen vogels op dezelfde coördinaat bleef als waar hij was geringd (dat wil zeggen binnen ca. 1 km van de ringplek), en dat 95% zich niet meer dan 4 km daarvan verwijderde, en minder dan 1% verder dan 11 km (figuur 7). Jonge uilen verplaatsten zich in hun eerste levensjaar vaker en verder dan adulte (15% bleef binnen 1 km van de ringplek, 95% van alle verplaatsingen binnen 10 km, 99% binnen 25 km). Deze geboortedispersie was bij vrouwtjes uitgesprokener dan bij mannetjes (20% van de vrouwen en 26% van de mannen vestigde zich binnen ca. 1 km van de ringlocatie, 95% verplaatste zich niet verder dan 10 resp. 5 km). Ook broeddispersie leek vaker voor te komen bij (volwassen) vrouwtjes, maar het verschil tussen de geslachten was kleiner dan bij geboortedispersie en niet significant.



Figuur 7. Cumulatieve verdeling van de afstandgecorrigeerde verplaatsingskansen van verschillende categorieën Steenuilen. De lijnen tonen welk aandeel (y-as) van alle geringde Steenuilen is teruggemeld op een afstand van ten hoogste het op de x-as aangegeven aantal kilometers. De lijnen voor alle eerstejaars, respectievelijk volwassen uilen vallen niet precies tussen die voor mannen en vrouwen van deze leeftijden doordat ze ook een groot aantal vogels vertegenwoordigen waarvan het geslacht niet werd vastgesteld. *Cumulative distribution of the distance-dependent movement rates of Little Owls by age and sex. The lines for all adult and first-year birds do not fall exactly between those for same-age males and females as they also represent many unsexed birds.*

Discussie

Overleving in Nederland en elders

Met deze studie is voor het eerst uitgewerkt wat ringgegevens ons leren over de overleving van Nederlandse Steenuilen. Gemiddeld over de afgelopen 35 jaar vonden we een jaarlijkse overlevingskans van 26% voor eerstejaars en 75% voor volwassen Steenuilen. Terwijl de overleving van eerstejaars vogels over de jaren afnam van ca. 30% naar ca. 18% schommelde die van adulte rond een stabiel gemiddelde, maar met opvallende afwijkingen naar beneden in ongeveer een kwart van de jaren.

In vergelijking met eerdere (buitenlandse) overlevingsstudies aan Steenuilen op grond van ringterugmeldingen (tabel 3) stonden voor de in dit artikel gepresenteerde schattingen een veel grotere gegevensset en geavanceerdere analysemethoden ter beschikking. Bij vergelijking van de resultaten moet daarmee rekening worden gehouden. De door ons berekende overleving van volwassen Nederlandse Steenuilen past binnen de in de eerdere studies gevonden variatie (61-80%, gemiddeld 68%; tabel 3) maar is wel wat aan de hoge kant. Onze berekeningswijze becijfert de dispersie van uilen naar gebied zonder ringers die ze kunnen terugvangen en corrigeert de overlevingsschatting daarvoor, terwijl zulke vogels in sommige andere analyses impliciet als dood zijn beschouwd, waardoor de overleving iets wordt onderschat. Verhuizingen naar 'elders' kwamen bij eerstejaars Steenuilen vaker voor dan bij adulte (bijlage 1), zodat valt te verwachten dat dit effect bij deze groep groter is, maar toch is de geschatte overleving van Nederlandse eerstejaars nauwelijks hoger dan gevonden in andere studies (6-31%, gemiddeld 22%, tabel 3). Zonder de correctie voor uit het waarnemingsgebied verhuizende vogels zou onze schatting daarom wellicht relatief laag uitkomen, vooral in recente jaren.

De analyseresultaten over de dispersie van Nederlandse Steenuilen bevestigen het beeld van een grote plaatstrouw dat naar voren komt uit buitenlandse studies (overzicht in Van Nieuwenhuysen *et al.* 2008). Directe vergelijking is moeilijk omdat in geen van de eerdere studies is gecorrigeerd voor ruimtelijke variatie in meldkansen. In ons geval leidde dit echter niet tot een sterke toename in de berekende dispersieafstanden; blijkbaar zijn de ring- en terugmeldactiviteit tamelijk goed gespreid over Nederland.

Een manier om meer begrip te krijgen van de oorzaken van aantalsveranderingen bij Steenuilen is te onderzoeken welke factoren samenhangen met de variatie in overlevingskansen tussen jaren. Bij de volwassen vogels vonden we een opvallend patroon met een verlaagde overleving ongeveer eens per drie à vier jaar. Het ligt dan voor de hand om te denken aan het aanbod van (veld)muizen. De dichtheid van veldmuizen vertoont ook een drie- tot vierjarige cyclus (Dekker & Bekker 2008) en muizen vormen een belangrijke onderdeel van het dieet van Steenuilen (van Nieuwenhuysen *et al.* 2008). Fluctuaties in overleving kwamen echter niet erg goed overeen met een indeling in goede en slechte veldmuizenjaren of met het broedsucces van Kerkuilen. Ze werden het best (maar toch slechts voor een vrij beperkt deel) verklaard door een indeling van de jaren naar gemiddelde temperatuur en neerslag. Temperatuur en neerslag beïnvloeden de energieuitgaven van Steenuilen, maar ook de beschikbaarheid van belangrijke prooidieren. Hoewel sneeuwbedekking het jagen op muizen zal bemoeilijken was het aantal dagen met sneeuwbedekking in de winter geen goede voorspeller voor de overleving van Nederlandse Steenuilen. Dieetstudies in diverse Westeuropese landen laten zien dat insecten en andere ongewervelden ook een belangrijk aandeel uitmaken van het menu van Steenuilen, vooral in de zomer maar ook in de winter (van Nieuwenhuysen *et al.* 2008). Het belang van ongewervelden wordt bovendien gemakkelijk onderschat doordat ze in braakballen weinig herkenbare resten opleveren.

Overleving en dispersie Nederlandse Steenuilen



*Net uitgevlogen en
waarschijnlijk gepakt door een
passerende Sperwer (boven)*

*Dood aangetroffen op een
zolder, natuurlijke
doodsoorzaak? (midden)*

*Sterfte voor het uitvliegen, een
duidelijk geval van predatie
(onder)*



Overleving en dispersie Nederlandse Steenuilen

Vooraf regenwormen blijven in braakbalstudies onderbelicht; studies met camera's bij nesten laten zien dat in ieder geval in de broedtijd regenwormen veel worden gevangen (van Nieuwenhuysse *et al.* 2008, Van den Bremer *et al.* 2009, zie ook Van Harxen & Stroeken 2003). De activiteit (en daarmee de vangbaarheid voor Steenuilen) van insecten neemt in het algemeen toe met de temperatuur, en regenwormen zijn vooral tijdens en na regen op het bodemoppervlak te vinden, en trekken zich bij droogte en kou dieper terug. Deze relaties zijn in overeenstemming met de lagere overleving in relatief droge en koude jaren. Een vraag blijft waarom dit weereffect wel de overleving van volwassenen, maar niet die van jonge Steenuilen beïnvloedde.

De belangrijkste variatie in de overleving van eerstejaars Steenuilen was een structurele afname in de tijd. We vonden daarnaast ook (negatieve) verbanden met de verkeersintensiteit en met de gemiddelde minimumtemperatuur in mei. Het is moeilijk een plausibel mechanisme te bedenken dat verklaart waarom juist een hoge temperatuur in mei slecht zou zijn voor de overleving van jonge maar niet van volwassen Steenuilen. Waarschijnlijk is de samenhang ontstaan doordat in dezelfde periode waarin de overleving is afgenomen de meitemperatuur geleidelijk is opgelopen (klimaatverandering). Tussen twee lineaire trends ontstaat gemakkelijk een correlatie zonder dat er sprake is van een oorzakelijk verband. Om dezelfde reden is ook voorzichtigheid geboden bij de samenhang tussen overleving en de verkeersintensiteit, die eveneens gestaag is toegenomen. Een oorzakelijk verband lijkt hier logisch omdat botsingen met wegverkeer maar liefst 60% van de gerapporteerde doodsoorzaken van geringde Steenuilen vormen. Zelfs als we rekening houden met het feit dat de meldkans bij door mensen veroorzaakte sterfte groter zal zijn dan bij predatie en andere natuurlijke oorzaken lijkt wegverkeer dus een belangrijke sterftefactor te zijn. Wanneer echter niet de absolute verkeersindex maar de jaarlijkse afwijking van de langjarige trend daarin werd gebruikt was de correlatie met overleving niet langer significant. Daarnaast trad de afname in overleving alleen op bij jonge Steenuilen terwijl ook volwassen vogels vaak het slachtoffer van verkeer worden; het aandeel wegverkeer onder bekende doodsoorzaken was niet groter bij eerstejaars dan bij adulte. Bovendien nam het aandeel van wegverkeer juist bij jonge Steenuilen in de loop der jaren af. Zeker in combinatie pleiten deze drie feiten niet voor de toenemende verkeersdruk als hoofdoorzaak van de afname in eerstejaars overleving.

Het is denkbaar dat een afname in overleving ontstaat als onbedoeld resultaat van de onderzoeksmethode. Door doodvondsten van jonge Steenuilen in de eerste 30 dagen na ringen of in de nestkast niet te gebruiken in de analyse hebben we getracht te voorkomen dat sterfte tussen het moment van ringen en uitvliegen meeweegt in de schatting van de eerstejaars overleving. Als een deel van de na het ringen gestorven nestjongen uit de kasten verdwijnt (bijvoorbeeld door predatoren) lukt dit echter niet helemaal; zulke vogels worden wel meegeteld als 'uitgevlogen' terwijl ze niet meer op latere leeftijd worden teruggevangen of -gemeld. Zo kan een systematische vervroeging van de leeftijd waarop jongen worden geringd (en dus verlenging van de tijd waarin ze daarna nog blootstaan aan sterfte in het nest) leiden tot een afname in de berekende eerstejaars overleving. Leeftijdsopgaven bij de ringgegevens van jonge Steenuilen geven echter geen aanwijzing dat zo'n vervroeging heeft plaatsgevonden. Een zelfde effect ontstaat echter wanneer de dagelijkse sterfkans in het nest toeneemt, en Stroeken & van Harxen (2009) rapporteren dat het nestsucces van Steenuilen in 1977-2007 is afgenomen. Deze afname is met ca. 16% echter niet groot genoeg om de daling in de geschatte eerstejaars overleving (met 38%) geheel te verklaren.

We concluderen dat de afname in de overlevingsschattingen voor eerstejaars Steenuilen reëel is, en niet goed is te verklaren door veranderingen in nestjongensterfte, verkeersintensiteit,

Overleving en dispersie Nederlandse Steenuilen

weersomstandigheden of het muizenaanbod. Welke factoren hiervoor dan wel verantwoordelijk zijn blijft vooralsnog onduidelijk. Een mogelijkheid is dat de predatiedruk is toegenomen, bijvoorbeeld door de toename van soorten zoals Havik *Accipiter gentilis*, Bosuil *Strix aluco*, Kerkuil en Steenmarter *Martes foina*. Vooral in de eerste periode na het verlaten van het nest kunnen de jonge Steenuilen nog slecht vliegen en zitten ze vaak op de grond, waar ze kwetsbaar zijn voor diverse soorten predatoren. Doodmeldingen van geringde jonge Steenuilen komen inderdaad vooral uit de maanden juni-augustus, en het aandeel predatie in de opgegeven doodsoorzaken is in de loop der jaren toegenomen. Het gemiddelde aandeel van predatie was bij jonge Steenuilen echter niet groter dan bij volwassen vogels (7% vs. 8%), en de toename ervan was bij eerstejaars juist minder sterk. Deze resultaten zijn slecht te rijmen met idee dat de overleving van eerstejaars Steenuilen onder druk staat door toenemende predatie maar die van adulte niet.



Verlies van geschikt habitat en geschikte foerageeromstandigheden

Een andere mogelijkheid is dat de foerageeromstandigheden in algemene zin zijn verslechterd. Met het verlies van hoogstamboomgaarden en de algemene intensivering van het agrarische landschap is veel geschikt foerageerhabitat verloren gegaan (Fuchs 1982, Bijlsma *et al.* 2001). Verschillende scenario's kunnen verklaren waarom jonge Steenuilen hiervan meer last hebben dan volwassen vogels. In juni-augustus, wanneer een groot deel van de sterfte onder eerstejaars lijkt plaats te vinden, verblijven

ze nog in hun geboorteterritorium en worden aanvankelijk nog gevoerd door hun ouders. Bij voedselschaarste zullen die hun eigen overleving laten prevaleren boven die van hun jongen. Wanneer ze eenmaal op eigen benen staan kunnen de jonge vogels wellicht minder efficiënt foerageren door hun gebrek aan ervaring of doordat ze het afleggen tegen volwassen uilen in de concurrentie om goede voedselplekken. Het is ook mogelijk dat met de afname in broedsucces niet alleen het aantal uitvliegende jongen is verminderd maar ook hun kwaliteit, zodat ze zelfs bij niet sterk gewijzigde omstandigheden tegenwoordig minder goed overleven. Zo kunnen de afname van het broedsucces en die van de eerstejaars overleving beide een gevolg zijn van voedselproblemen in het ouderlijk territorium. Het is moeilijk om deze verklaringen te toetsen aan de hand van gerapporteerde doodsoorzaken, omdat voedselgebrek op verschillende manieren tot de dood kan leiden, waaronder uitputting maar ook ziekte, predatie en zelfs (verkeers)ongelukken.

Overleving en populatietrend

Ondersteunen de resultaten van deze studie de voorlopige conclusie van Willems *et al.* (2004) dat de afname van de Nederlandse steenuilpopulatie vooral is te wijten aan een achterblijvend broedsucces? Op grond van nestgegevens bijeengebracht door vrijwilligers van STONE en deelnemers aan het nestkaartenproject van SOVON berekenden Stroeken & van Harxen (2009) voor de periode 1977-2007 een gemiddeld reproductiesucces van 1.98 jongen per broedpaar, dat echter in de loop van deze periode is gedaald van 2.15 naar 1.84 jongen per paar. Deze reproductiecijfers kunnen we combineren met onze overlevingsgetallen in een populatiemodel (VORTEX, Lacy & Kreeger 1992) om te berekenen wat het netto resultaat is voor de aantalsontwikkeling. Als we rekenen met het gemiddelde reproductiesucces en verder aannemen dat Steenuilen aan het einde van hun eerste levensjaar voor het eerst broeden (Zens 2005) en dat jaarlijks alle broedrijpe vogels daadwerkelijk een nestelpoging doet, voorspelt het model een lichte groei van de populatie met 0.3% per jaar. De Nederlandse steenuilpopulatie is in de afgelopen decennia echter flink afgenomen. Een mogelijke verklaring voor deze discrepantie is dat in werkelijkheid misschien niet alle vogels jaarlijks tot broeden komen. Als jaarlijks maar 80% van de adulte vogels zou broeden berekent het model een afname van 6% per jaar. Steenuilen waarvan de partner voor of tijdens het broedseizoen sterft raken vaak binnen korte tijd opnieuw gepaard (Fuchs & van de Laar 2008), wat erop kan wijzen dat er inderdaad een 'surplus' bestaat van niet broedende vogels. Over de grootte van zo'n surplus, en eventuele veranderingen daarin, zijn echter geen gegevens bekend.

Hoewel de aanname dat alle vogels jaarlijks broeden dus mogelijk niet terecht is kunnen we in het model wel de cijfers voor overleving en broedsucces variëren om te zien hoe groot hun effect is op de populatietrend. Omdat de overleving van volwassen Steenuilen vrij gunstig afsteekt bij gegevens uit het buitenland en niet structureel is gedaald is er geen reden om aan te nemen dat deze een probleem vormt voor de populatieontwikkeling. De eerstejaars overleving is wel gedaald en verlaging hiervan van 26% tot 18%, de waarde in de meest recente jaren, verandert de populatiegroei van 0.3% in een afname van 9% per jaar. Een verlaging van het gemiddelde broedsucces van 1.98 tot de recente waarde van 1.84 jongen per paar leidt tot een afname van 2% per jaar. Uit deze modelverkenning blijkt dus dat een dalend broedsucces inderdaad een factor is in de achteruitgang van de Steenuil in Nederland, maar dat de verminderde overleving van jonge Steenuilen een nog groter effect lijkt te hebben gehad.

Een kanttekening bij de in het voorafgaande getrokken conclusies is dat de herkomst van de cijfers over broedsucces en overleving in de loop van de onderzoeksperiode geleidelijk is veranderd. In het RIN-onderzoek in de jaren zeventig werden de meeste gegevens nog verzameld aan Steenuilen die broeden

in natuurlijke holten in boomgaarden. In recente jaren zijn de meeste ring- en nestgegevens afkomstig van nestkastbewonende Steenuilen en nog maar een kleine minderheid van 'natuurlijke' nestgelegenheid (inclusief niet speciaal aangelegde ruimtes in gebouwen). Toch broedt vermoedelijk nog steeds een groter deel van de populatie op zulke plekken dan in nestkasten (informatie STONE). Omdat niet valt uit te sluiten dat broedsucces en overleving verschillen tussen deze typen broedlocaties is het van belang om ook aandacht te (blijven) geven aan Steenuilen die broeden in natuurlijke nestgelegenheid.

Dankwoord

De in dit artikel geanalyseerde gegevens zijn bijeengebracht door niet minder dan 217 enthousiaste ringers en een nog groter publiek dat vondsten van geringde Steenuilen aan het Vogeltrekstation heeft gemeld. Door het onderzoeksproject dat vanuit het Rijksinstituut voor Natuurbeheer werd opgestart in de jaren zeventig heeft het ringwerk aan Steenuilen in Nederland hoge vlucht genomen. Joep van de Laar leverde een belangrijke bijdrage aan het digitaliseren en toegankelijk maken van gegevens uit dit onderzoek. Gert Speek en Wouter van Andel waren behulpzaam bij het beschikbaar maken van de ring- en terugmeldgegevens. Olivier Duriez en Remi Choquet adviseerden over het gebruikte overlevingsmodel. De in dit artikel beschreven overlevingsstudie werd gefinancierd in het kader van het project "Steenuil onder de pannen". Vogelbescherming Nederland, het Prins Bernhard Cultuurfonds, het VSBfonds en de Nationale Postcode Loterij worden bedankt voor hun bijdrage.

Literatuur

- Barker, R.J. (1997) Joint modeling of live-recapture, tag-resight, and tag-recovery data. *Biometrics* 53: 666-677.
- Bijlsma R.G., F. Hustings & C.J. Camphuysen 2001. Algemene en schaarse vogels van Nederland. Avifauna van Nederland 2. GMB uitgeverij/KNNV uitgeverij, Haarlem/Utrecht.
- van Beusekom R., P. Huigen, F. Hustings, K. de Pater & J. Thissen 2005. Rode lijst van de Nederlandse broedvogels. Tirion, Baarn.
- van den Bremer L., R. van Harxen & P. Stroeken 2009. Terreingebruik en voedselkeus van broedende Steenuilen in de Achterhoek. SOVON-onderzoeksrapport 2009/02. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen. Athene 14: 93-128.
- de Bruin O. 1994. Population ecology and conservation of the Barn Owl *Tyto alba* in farmland habitats in Liemers and Achterhoek (The Netherlands). *Ardea* 82: 1-109.
- Burnham, K.P. & D.R. Anderson 1998. Model selection and inference. A practical information-theoretic approach. Springer, New York.
- Choquet, R., L. Rouan & R. Pradel 2009. Program E-SURGE: a software application for fitting multievent models. *Environmental and Ecological Statistics* 16: 847-868.
- Dekker J.J.A. & D.L. Bekker 2008. Veldmuispopulaties in Nederland: is er sprake van cycli en kunnen plagen voorspeld worden? VZZ rapport 2008.017. Zoogdiervereniging VZZ, Arnhem.
- Eick M.J. 2003. Habitatnutzung und Dismigration des Steinkauzes *Athene noctua*. Diplomarbeit, Universität Hohenheim.
- Exo, K.M. & R. Hennes 1980. Beitrag zur Populationsökologie des Steinkauzes (*Athene noctua*) - eine Analyse deutscher und niederländischer Ringfunde. *Vogelwarte* 30: 162-179.
- Fuchs P. 1982. Hoogstamboomgaarden en Steenuilen. *Vogeljaar* 30: 241-250.
- Fuchs P. 1986. Structure and functioning of a Little Owl *Athene noctua* population. Jaarverslag 1985: 113-126. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Arnhem, Leersum en Texel.
- Fuchs P. & J. van de Laar 2008. Dispersie en vestiging van jonge Steenuilen. *Limosa* 81: 129-138.
- van Harxen R. & P. Stroeken 2003. Prooiaanvoer bij een steenuilenbroedpaar. *Athene* 7: 17-28.

Overleving en dispersie Nederlandse Steenuilen

- Kämpfer-Lauenstein A. & W. Lederer 1995. Bestandsentwicklung einer Steinkauzpopulation (*Athene noctua*) in Mittelwestfalen (1974-1994). *Charadrius* 31: 211-216.
- Kendall W.L. & J.D. Nichols 2002. Estimating state-transition probabilities for unobservable states using capture-recapture/resighting data. *Ecology* 83: 3276-3284.
- Kendall, W.L., P.B. Conn & J.E. Hines 2006. Combining multistate capture-recapture data with tag recoveries to estimate demographic parameters. *Ecology* 87: 169-177.
- Lacy R.C. & T. Kreeger 1992. VORTEX Users Manual. A stochastic simulation of the extinction process. IUCN SSC Captive Breeding Specialist Group, Apple Valley, Minnesota.
- Lebreton J.D., K.P. Burnham, J. Clobert & D.R. Anderson 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 61: 67-118.
- Lebreton J.D., T. Almeras & R. Pradel 1999. Competing events, mixture of information and multistratum recapture models. *Bird Study* 46S: S32-38.
- Letty J., J.-C. Génot & F. Sarrazin 2001. Analysis of population viability of Little Owl (*Athene noctua*) in the Northern Vosges natural park (North-Eastern France). *Alauda* 69: 359 - 372.
- van Nieuwenhuysse D., J.-C. Génot & D.H. Johnson 2008. The Little Owl: Conservation, Ecology and Behavior of *Athene noctua*. Cambridge University Press, UK.
- van Noordwijk A.J. 1995. On bias due to observer distribution in the analysis of data on natal dispersal in birds. *Journal of Applied Statistics* 22: 683-694.
- Van Noordwijk A.J. 2008. Ringonderzoek aan vogels. In: J.T. Lumeij, J.J.H.G.D. Karelse & D.A. Jonkers (red), *Beter één vogel in de hand... vogelvangst, valkerij en eieren zoeken in ambacht, cultuurhistorie en wetenschap*, 130-134. KNNV, Zeist.
- van Noordwijk & Saether in voorbereiding. Natal dispersal in the Barn Swallow *Hirundo rustica* measured as distance dependent recruitment rates. Aangeboden voor publicatie.
- Plantinga J. 1999. Plan van aanpak steenuil. Actierapport, Vogelbescherming Nederland, Zeist.
- Schaub M., B. Ullrich, G. Knötzsch, P. Albrecht & C. Meisser 2006. Local population dynamics and the impact of scale and isolation: a study on different little owl populations. *Oikos* 115: 389-400.
- Stroeken P. & R. van Harxen 2003. Steenuil bereikt leeftijd van 15 kj. *Athene* 8: 12-16.
- Stroeken P. & R. van Harxen 2009. Reproductie van de Steenuil in Nederland in de periode 1977-2007. *Athene* 14: 51-59.
- Willems F., R. van Harxen, P. Stroeken & F. Majoor 2004. Reproductie van de Steenuil in Nederland in de periode 1977-2003. SOVON-onderzoeksrapport 2004/04. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.
- White, G.C. & K.P. Burnham 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46: 120-139.
- Zens K.-W. 2005. Langstudie zur Biologie, Ökologie und Dynamik einer Steinkauzpopulation *Athene noctua* im Lebensraum der Mechnicher Voreifel. Ph.D Thesis, Rheinischen Friedrich-Wilhelm-Universität Bonn.

Pascaline LeGouar, Hans Schekkerman en Henk van der Jeugd, Vogeltrekstation, Postbus 40, 6666 ZG Heteren; p.legouar@nioo.knaw.nl; h.vanderjeugd@nioo.knaw.nl

Arie van Noordwijk, Nederlands Instituut voor Ecologie, Postbus 40, 6666 ZG Heteren

Pascal Stroeken en Ronald van Harxen, Steenuilenoverleg Nederland (STONE), De Kistemaker 12, 1852 GW Heiloo;

Piet Fuchs, Reeboklaan 6, 6705 DB Wageningen

Foto's bij dit artikel: Ronald van Harxen

Survival and dispersal in Little Owls *Athene noctua* in The Netherlands based on 35 years of ringing data

The breeding population of Little Owl in The Netherlands has decreased by 50-70% over the past 50 years. Loss of suitable habitat and a reduction in breeding success have been implicated as the main causes of this decline. Here, we analyse ringing data from The Netherlands from the period 1973-2007 (Fig. 1) to evaluate whether low or declining survival may have contributed as well. We used multistate mark-recapture modelling to jointly analyse live recaptures and dead recoveries of a total of 25,759 ringed birds (of which 3812 were reported at least once), taking into account spatial variation in ringing and recapture effort between and within two main regions (riverine and higher sandy soil districts, Fig. 2).

Adult annual survival rate was on average 75.3% (95%-CL 69-82%), did not differ between regions and showed no long-term trend but was usually high with markedly lower values in about 25% of all years (Fig. 4a). Poor survival years seemed to occur regularly with a period of about four years but were not associated with variation in the abundance of voles, winter severity index or duration of snow cover. They were associated with lower than average mean annual temperature and rainfall (Fig. 5), which may have affected availability of invertebrate prey (insects and earthworms). While adult mortality was spread throughout the year, mortality of juveniles peaked shortly after fledging (Fig. 3). First-year survival was on average 25.8% (95%-CL 22-30%) and declined from 30% in the beginning to 18% at the end of the study period (Fig. 4b). This decline was not well explained by variation in mortality of nestlings after ringing, an increase in road traffic, weather or vole abundance, and its cause thus remains unknown. We hypothesize that a general deterioration of feeding conditions may have played a role, which may also underlie the decline in breeding success reported by Stroeken *et al.* (2009). Both declining productivity and reduced first-year survival are likely to have contributed to the observed population decline.

Data on dispersal distances, corrected for the spatial distribution of observer effort, confirmed the Little Owl's highly resident behaviour, with 76% of adults breeding at the same coordinates as (*i.e.* within c. 1 km from) the previous year and 15% of young recruits settling within this distance from the natal site. Natal dispersal (95% within 10 km) was more prominent than breeding dispersal (95% within 4 km), and females recruited further away than males (Fig. 6).

Bijlage 1: Nadere informatie over de overlevingsanalyse

Voor het berekenen van de jaarlijkse overlevingskansen zijn de ring- en meldgegevens samengevat tot *encounter histories* waarin voor elke geringde Steenuil per jaar staat aangegeven of hij levend is (terug)gevangen, dood gemeld of niet waargenomen. Uit deze informatie zijn schattingen afgeleid voor de jaarlijkse overlevingskansen, maar ook van de kansen dat een overlevende vogel wordt teruggevangen en dat een gestorven vogel wordt gevonden en gemeld aan het vogeltrekstation. Samen met de sterfte bepalen deze kansen het aantal binnenkomende terugmeldingen (Lebreton *et al.* 1992, Barker 1997, Van Noordwijk 2008). Voor de analyse is een *multiple state* vangst-terugvangstmodel gebruikt, waarin individuen zich kunnen bevinden in verschillende toestanden of gebieden (*states*); dit model schat naast de overlevings- en meldkansen ook de kansen dat individuen overgaan (verhuizen) van de ene naar de andere *state* (Lebreton *et al.* 1999, Kendall & Nichols 2002, Kendall *et al.* 2006). Hiervoor is vooral gekozen omdat er binnen het studiegebied, zo groot als half Nederland, aanzienlijke ruimtelijke variatie bestaat in de ring- en meldinspanning (figuur 2), die kan leiden tot vertekening van de overlevingsschattingen. Door expliciet onderscheid te maken tussen de regio's H en R, en bovendien een extra *state* 'elders' te introduceren die alle gebied omvat waar geen ringers actief zijn die levende vogels

kunnen terugvangen, wordt de kans op vertekening verkleind. Dode Steenuilen kunnen zowel worden gevonden in het onderzoeksterrein van ringers (vaak door de ringer zelf in een nestkast) als daarbuiten (alleen door het algemene publiek). Ons model omvat daarom de *states* 'levend in onderzocht gebied in R', 'levend in onderzocht gebied in H', 'levend maar ongezien elders', 'dood in door ringers onderzocht gebied', en 'dood elders' (gemeld door publiek).

Met behulp van het computerprogramma E-Surge (Choquet *et al.* 2009) zijn de schattingen berekend voor de overlevingskansen, meldkansen en transitiekansen in elke *state* die het meest waarschijnlijk zijn (*maximum likelihood*) gegeven de waarnemingen. Dat is gedaan voor zo'n 80 verschillende modellen waarin deze kansen al of niet verschillen tussen eerstejaars en volwassen uilen, en in de tijd constant zijn, vrij variëren van jaar op jaar of samenhangen met externe covariabelen (weer, voedselaanbod, verkeersdrukke). Hieruit is het 'beste' model geselecteerd, dat met zo weinig mogelijk te schatten parameters een zo goed mogelijke beschrijving geeft van de waarnemingen (uitgedrukt in Akaike's informatiecriterium, Burnham & Anderson 2002). In de zoektocht hiernaar werd eerst achterhaald wat de beste formulering is voor de meld- en waarneemkansen, en vervolgens welk model met deze formulering het beste de transitie- en overlevingskansen beschrijft.

De analyseresultaten zijn gecorrigeerd voor overdispersie in de gegevens (het vaker of schaarser voorkomen van terugmeldingen in bepaalde jaren dan verwacht op grond van toeval). De daarvoor gebruikte variantie-inflatiefactor werd met behulp van het programma MARK (White & Burnham 1999) geschat op $\hat{c}=1.62$ voor het volledige model.

In het als beste geselecteerde model weerspiegelde de kans dat een overlevende vogel werd teruggevangen globaal de ontwikkeling van de ringinspanning (figuur 1), en was aanvankelijk veel kleiner in H dan in R maar schommelde vanaf eind jaren tachtig rond een vergelijkbaar niveau (ca. 60%). De kansen dat een dode geringde Steenuil aan het Vogeltrekstation werd gemeld door een ringer of (minder vaak) door het algemene publiek bedroegen opgeteld 30-50% in 1982-1992 en 15-20% in de perioden daarvoor en daarna, met een afnemende trend sinds de eeuwwisseling. Transitie van de *states* H en R naar 'elders' kwamen bij eerstejaars veel vaker voor (65-73% per jaar) dan bij volwassen Steenuilen (11-24%). Terug in omgekeerde richting waren ze zeldzaam (0.1-3%, alleen mogelijk voor vogels geringd als adult). Verhuizingen tussen onderzocht gebied in H en R waren ook schaars (eerstejaars 3-10%, adulten 2%). Hoewel de leeftijdsverschillen overeenkomen met de gegevens over dispersieafstanden leren deze transitiekansen ons weinig over dispersie. Een verhuizing tussen H en R kan immers een verplaatsing over tientallen km betreffen maar ook een over 100 m. Ook kan een geringde Steenuil niet alleen naar 'elders' verhuizen door zich te vestigen buiten H en R maar ook door daarbinnen het gebied te verlaten waar ringers actief zijn, en zelfs door binnen het onderzoeksterrein van een ringer een niet gecontroleerde nieuwe broedholte op te zoeken.

In de afzonderlijke analyses van de gegevens uit de intensieve studies in de Betuwe en de Achterhoek (zie Resultaten) zijn de transitiekansen naar en vanuit de *state* 'elders' vastgelegd op de waarden die in de landelijke analyse werden gevonden voor de betreffende regio. De kans op hervangst van een levende vogel varieerde per jaar en per leeftijdsgroep, die op terugmelding van een dode Steenuil alleen per leeftijdsgroep.