

Conditie-index voor jonge Steenuilen

Caspar Hallmann¹, Hans Schekkerman¹, Pascal Stroeken² en Ronald van Harxen²



1: SOVON Vogelonderzoek Nederland
2: STONE Steenuilenoverleg Nederland



SOVON-notitie 2011-104
Deze rapportage is samengesteld in
opdracht van STONE



COLOFON

© SOVON Vogelonderzoek Nederland
Natuurplaza (gebouw Mercator 3)
Toernooiveld 1
Postbus 6521
6503 GA Nijmegen

Telefoon: (024) 7410410
Email: advies@sovon.nl
Homepage: www.sovon.nl

Dit onderzoek is uitgevoerd in opdracht van STONE Steenuilenoverleg Nederland.

Datum: 28-06-2011

Wijze van citeren: Hallmann C., Schekkerman H., Stroeken P. & van Harxen R. 2011. Conditie-index voor jonge Steenuilen. SOVON-notitie 2011-104. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.

Foto omslag: Ronald van Harxen

Niets uit dit rapport mag worden vermenigvuldigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke wijze dan ook, zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van SOVON en/of de opdrachtgever.

Inhoudsopgave

1. Inleiding.....	4
2. Methode.....	5
2.1 Beschikbare gegevens	5
2.2 Analyse.....	6
2.2.1 Conditie-index.....	6
2.2.2 Groeicurves	7
2.2.3 Mixed-effects modellen.....	8
2.2.4 Effect van jaar en broedselgrootte	8
3. Resultaten	9
3.1 Verwacht gewicht aan de hand van leeftijd.....	11
3.2 Verwacht gewicht aan de hand van vleugellengte	11
4. Discussie.....	14
Bijlage 1a. Gemiddeld verwacht gewicht in relatie tot leeftijd van jonge Steenuilen (grafiek).....	17
Bijlage 1b. Gemiddeld verwacht gewicht in relatie tot leeftijd van jonge Steenuilen (tabel).....	18
Bijlage 2. Gemiddeld verwacht gewicht in relatie tot vleugellengte van jonge Steenuilen	20
Bijlage 3. Formules voor berekeningen van de groeiparameters van het Gompertz model	21

1. Inleiding

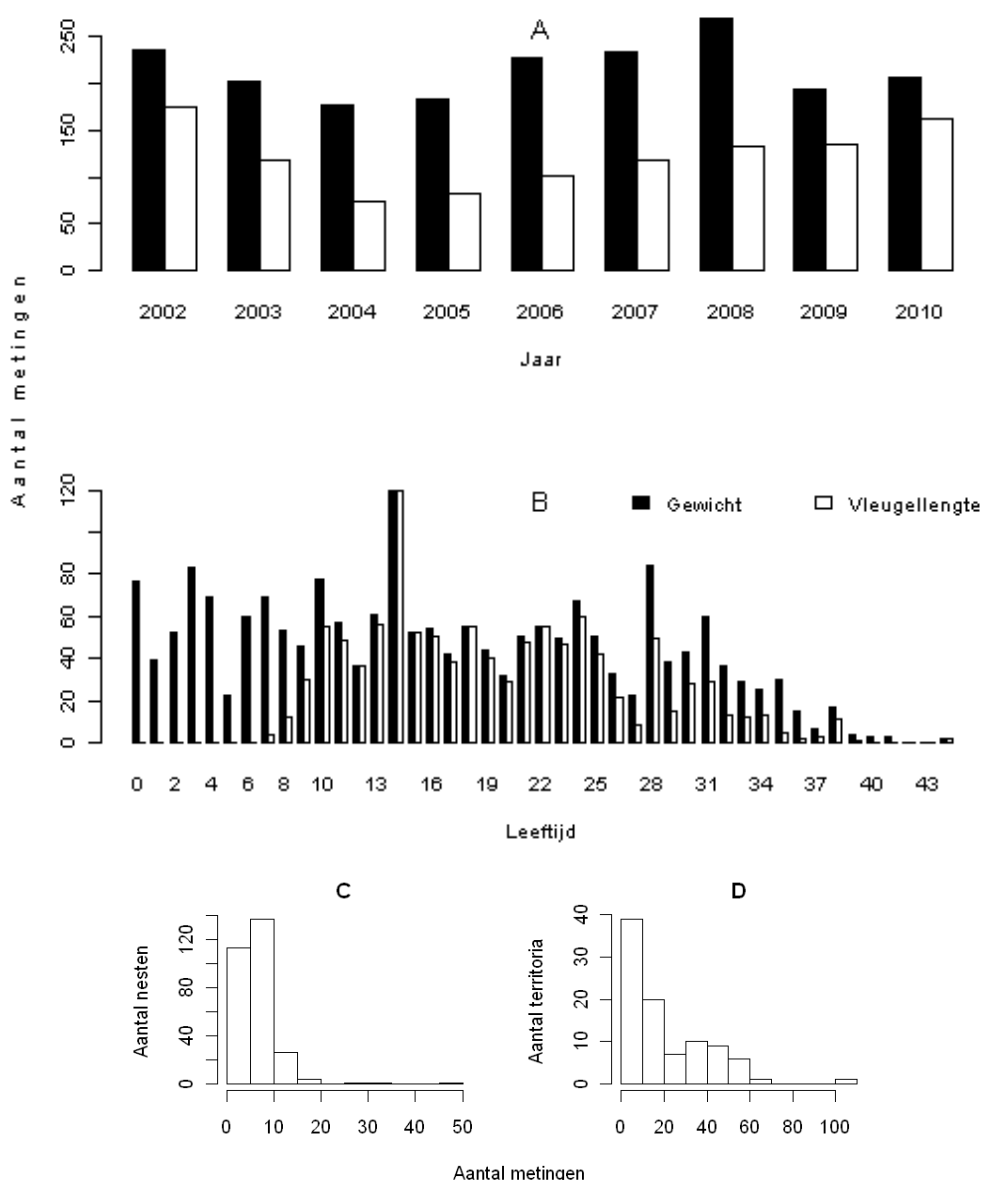
Ten behoeve van het broedbiologisch onderzoek aan Steenuilen is er behoefte aan een methode om de conditie van nestjongen te bepalen. Bepaling van de conditie van nestjonge vogels kan zeer nuttige informatie opleveren over de soort in kwestie. Zo is de conditie van nestjonge vogels in het algemeen gecorreleerd met overleving voor en na het uitvliegen (Tinbergen & Boerlijst 1990; Hotchaka & Smith 1991; Magrath 1991; Naef-Daenzer *et al.* 2001), mate van rekruteren in de broedpopulatie (Both *et al.* 1999; Mornós *et al.* 2002), reproductieve capaciteit (Haywood & Perrins 1992), dispersievermogen (Verhulst *et al.* 1997; Barbaud *et al.* 2003), en fitness in het algemeen. De implicaties van de conditie vóór het uitvliegen kunnen dus relevant zijn op zowel korte als lange termijn.

In de Zuidoost-Achterhoek wordt reeds jarenlang veldonderzoek aan Steenuilen gedaan (Van Harxen & Stroeken). Uit dit veldonderzoek is een grote dataset beschikbaar met metingen aan nestjonge Steenuilen. STONE heeft aan SOVON gevraagd deze gegevens te analyseren om zo tot een betrouwbare ijkgrafiek met referentiegewichten gekoppeld aan de leeftijd en eventueel de vleugellengte te komen. De referentiegewichten bruikbaar om een conditie-index te berekenen voor nestjonge Steenuilen met behulp van een eenvoudige formule. In onderhavige rapportage worden de resultaten van deze analyse gepresenteerd en toegelicht.

2. Methode

2.1 Beschikbare gegevens

Uit het langjarig veldonderzoek van Van Harxen & Stroeken (Zuidoost-Achterhoek) is een dataset beschikbaar van 2049 gewichtsmetingen aan nestjonge Steenuilen over de gehele nestperiode (figuur 1), verdeeld over een groot aantal territoria (94), nesten (295), en onderzoeksjaren (2002-2010). Voor een beschrijving van de veldwerkzaamheden zie Bloem *et al.* (2001). De metingen hebben betrekking op jongen t/m dag 44, en beslaan daarmee de gehele nestperiode (tot ca. dag 30) plus de eerste periode na het uitvliegen.



Figuur 1. Aantal gewichts- en vleugellengtemetingen van jonge Steenuilen uitgesplitst naar jaar (A) en leeftijd (B; in dagen). C en D geven de verdeling van het aantal gewichtsmetingen per nest en per territorium respectievelijk. Het aantal vleugellengtemetingen per nest en territorium toont vergelijkbare verdelingen. $N = 1930$ en 1098 voor respectievelijk gewicht en vleugellengte.

De gewichtsmetingen van individuele jonge Steenuilen zijn voorzien van leeftijdsbepalingen, ofwel bepaald op grond van directe waarnemingen (als bijv. het nest tijdens of direct na het uitkomen van de eieren bezocht werd), ofwel bepaald op basis van vleugellengte conform de ZOA-methode (Stroeken & van Harxen 2003). Voor een deel van de gegevens zijn gewichtsmetingen ook gekoppeld aan metingen van de vleugellengte (1140 metingen). Vleugelmaten voor jonge kuikens (<10 dagen) zijn over het algemeen niet beschikbaar, omdat deze niet betrouwbaar gemeten kunnen worden (figuur 1B). Omdat de nestjongen vóór het ringen individueel nog niet traceerbaar zijn, is een groot deel van de metingen (kuikens jonger dan 10 dagen) niet op individuniveau terug te brengen. Wel is voor elke meting het broedsel (broedpoging van steenuilpaar) waarvan de metingen afkomstig is, en het territorium (locatie waar een of meerdere broedpogingen plaats hebben gevonden tussen 2002 en 2010) bekend.

Per nestjong zijn er gemiddeld 2.1 gewichtsmetingen (spreiding 1 - 11 metingen) en 1.4 (1 - 5) vleugellengtemetingen genomen. Per nest zijn er gemiddeld 6.8, respectievelijk 4.1 gewichts- en vleugellengtemetingen genomen (figuur 1C), en per territorium (opgesomd over het aantal broedsels binnen hetzelfde territorium; figuur 1D) respectievelijk 20.7 en 12.3. Per nest zijn gemiddeld 2.4 (1-11) bezoeken gepleegd waarbij metingen aan de jongen konden worden verricht, en voor ongeveer 80% van de nesten zijn twee of meer meetsessies beschikbaar.

2.2 Analyse

2.2.1 Conditie-index

Gewicht wordt bij vogels vaak als maatstaf voor conditie gebruikt. Een index voor de conditie van een vogel kan uitgedrukt worden als ratio:

$$\text{Conditie} = \text{geobserveerde gewicht} / \text{verwachte gewicht}$$

(Beintema & Visser 1989; Beintema 1994) waarbij het verwachte gewicht geschat wordt aan de hand van een reeks van gewichtsmetingen. Een conditie-indexwaarde >1 geeft aan dat het individu een bovengemiddelde conditie heeft, terwijl een conditie-indexwaarde <1 juist aangeeft dat het individu een ondergemiddelde conditie heeft.

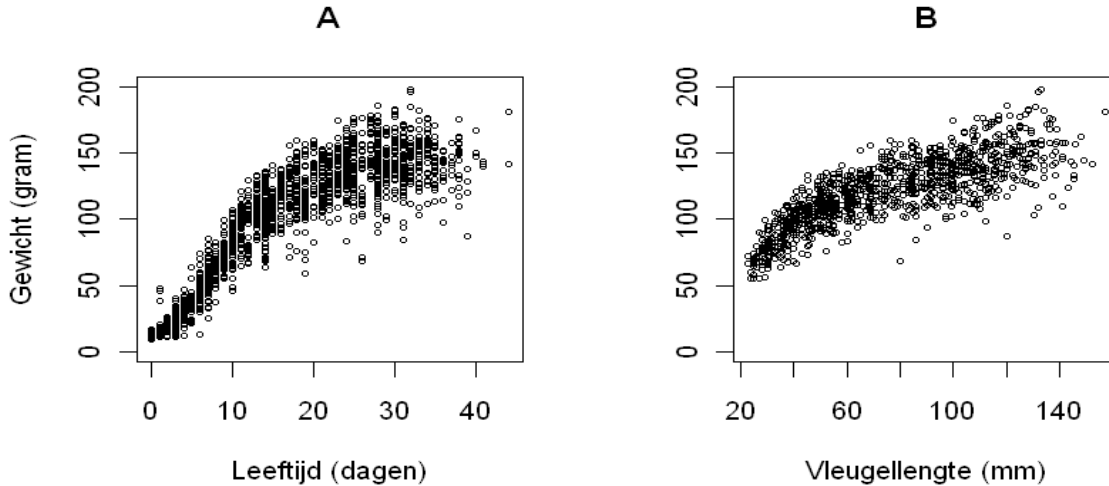
De gewichtsontwikkeling vertoont in verhouding tot de leeftijd een S-vormige (figuur 2A), en in verhouding tot vleugellengte een andersoortige niet-lineaire curve (figuur 2B). Dit impliceert dat om tot een zinvolle conditie-index te komen er rekening gehouden moet worden met de leeftijd waarop de jongen gewogen worden, of met de vleugellengte op het moment van wegen. Dientengevolge wordt de conditie uitgedrukt als :

$$\text{Conditie} = \text{geobserveerde gewicht op leeftijd } x / \text{verwachte gewicht op leeftijd } x$$

of

$$\text{Conditie} = \text{geobserveerde gewicht voor vleugellengte } x / \text{verwachte gewicht voor vleugellengte } x$$

Voor het berekenen van een conditie-index is het dus nodig om een leeftijdspecifiek of vleugellengtespecifiek verwacht gewicht te schatten.



Figuur 2. Gewichtmetingen van jonge Steenuilen in relatie tot leeftijd (A; $N=1930$) en vleugellengte (B; $N=1098$).

2.2.2 Groeicurves

Er zijn tal van modellen die de groei van steenuilenjongen zouden kunnen omschrijven. In deze analyse zijn er in eerste instantie drie frequent gebruikte modellen vergeleken in hun potentie om de groeicurve te benaderen:

het Gompertz model (Gompertz 1825)

$$y_{gompertz} = ae^{-b_2 b_3^x} \quad (1)$$

het standaard logistisch model (Verhulst 1838)

$$y_{logistic} = \frac{a}{1 + e^{(\mu-x)/b}} \quad (2)$$

en het von Bertalanffy model (Von Bertalanffy 1938).

$$y_{vonBertalanffy} = a(1 - e^{-k(x-t_0)}) \quad (3)$$

waarbij y het gewicht (in gram), x de leeftijd (in dagen) of vleugellengte (in mm), a de asymptoot van het gewicht en b_2 , b_3 , b , k , μ en t_0 parameters die gerelateerd zijn aan de dagelijkse groei en het inflectiepunt (het punt waarop de maximale dagelijkse groei bereikt wordt). Deze parameters zijn geschat door middel van niet-lineaire regressie in statistisch softwarepakket R (Venables & Ripley, 2002; R Core Development Team 2009), met behulp van package *nlme* (Pinheiro *et al.* 2009).

Na vergelijking is het beste model gekozen om elk van de twee verbanden (gewicht - leeftijd en gewicht - vleugellengte) te beschrijven en de conditieformules op te stellen. De vergelijking tussen de drie modellen is aan de hand van het *Root Mean Squared Error (RMSE)* en het *Akaike's Information Criterium (AIC)* gedaan. Het *RMSE* getal geeft de gemiddelde afwijking tussen voorspelde en geobserveerde waarde aan, terwijl het *AIC* getal een waarde aangeeft over de waarschijnlijkheid van het waarnemen van de dataset gegeven het model, gecorrigeerd voor het aantal parameters dat in het model gebruikt wordt (Burnham & Anderson 2001). Een lagere *RMSE* en *AIC* waarde impliceren een betere fit van het desbetreffende model ten opzichte van de andere modellen. Het model met het laagste *AIC* en *RMSE* waarden is gebruikt als basis om het verwachte gewicht te berekenen.

Alle drie de modellen veronderstellen dat (1) de leeftijd en vleugellengte (de x) foutloos zijn gemeten ofwel met een foutmarge die als verwaarloosbaar geacht kan worden, (2) de huidige metingen van

gewicht representatief zijn voor het algemene gewicht van jonge Steenuilen, en (3) de metingen onderling onafhankelijk zijn. Tevens wordt er verondersteld (4) dat de residuen (geobserveerd – geschatte gewicht) na het fitten van de modellen homoscedasticiteit (gelijke verdeling van variatie over geschatte waardes) en een normale verdeling vertonen.

2.2.3 Mixed-effects modellen

Het gewicht en de vleugellengtemetingen van steenuiljongen kunnen in deze studie niet als onafhankelijk van elkaar worden beschouwd, wat in strijd is met veronderstelling 3. Er zijn immers meerdere metingen per individu, meerdere individuen per broedsel en meerdere broedsels per territorium. Verwacht kan worden dat er wel degelijk een correlatie bestaat in herhaalde gewichtmetingen tussen bijvoorbeeld jongen binnen hetzelfde broedsel (die in principe hetzelfde microklimaat en een zelfde prooiaanvoer ervaren) of binnen broedsels in hetzelfde territorium (met bijv. een voedselsituatie die verschilt van die in andere territoria of een resident ouderpaar van een bepaalde kwaliteit). Omwille van zulke effecten is in tweede instantie het beste model (met laagste *AIC* en *RMSE*) verfijnd met *random effects*, die voor deze onafhankelijkheid corrigeren. Door middel van het inpassen van *random effects* in het model (en dus in essentie een *mixed-effects* niet-lineair model te gebruiken) worden de gecompliceerde correlatiestructuren expliciet gemodelleerd. Grofweg kan gezegd worden dat hierdoor de variatie in de residuen aanzienlijk verkleind wordt, en dat het geschatte gewicht representatiever zal zijn voor de populatie, in vergelijking tot modellen zonder *random effects* (Pinheiro & Bates 2000).

Alle parameters van de modellen zijn met *random effects* voor territorium en voor nest uitgebreid. Daarbij is een geneste multi-level structuur van *random effects* gebruikt waarbij metingen binnen hetzelfde broedsel en metingen binnen dezelfde territoria (maar in verschillende jaren), met elkaar gecorreleerd mogen zijn. Een *random effects* formulering voor de herhaalde metingen op individuele jongen was niet mogelijk, aangezien niet alle jongen individueel traceerbaar waren over de gehele nestperiode. Vervolgens is er getracht de modellen te versimpelen door middel van stapsgewijze verwijdering van *random effects* parameters (Pinheiro & Bates 2000; Venables & Ripley 2002; Crawley 2007). In elke stap, is de minst significante parameter verwijderd, en is er gekeken of het nieuwe model een gelijke dan significant wel slechtere fit gaf. Daartoe werden *Likelihood Ratio Tests (LRT)* uitgevoerd. Bij een significant lagere fit werden de parameters behouden in de modellen. Door de stapsgewijze verwijdering van onsignificante *random effects* parameters ontstaat een model dat het spaarzaamheidsprincipe respecteert: een balans tussen het aantal parameters en nauwkeurigheid van de parameters.

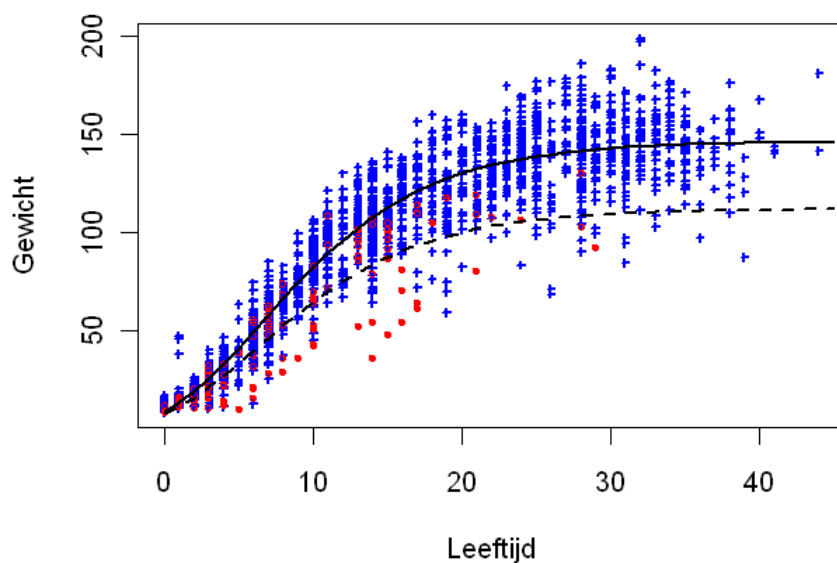
2.2.4 Effect van jaar en broedselgrootte

Tot slot is er gekeken of broedselgrootte en broedseizoen (Jaar) een effect hebben op de geschatte parameters en dus groeicurve van jonge Steenuilen. Verwacht kan worden dat broedselgrootte een invloed zou kunnen hebben op de groei van jonge Steenuilen, bijvoorbeeld door het verminderd voedselaanbod dat beschikbaar is per jong. Jaarlijkse variaties in weersomstandigheden en/of voedselaanbod kunnen ook een effect hebben op het gewicht van jonge Steenuilen. Om deze effecten te toetsen, zijn elk van de structurele parameters van de curve (afzonderlijk en in combinatie) als lineaire functies van broedselgrootte en factor-jaar gemodelleerd. Door middel van *LRT* toetsen is er gekeken of het bijvoegen van het desbetreffende effect een significant betere fit geeft.

3. Resultaten

Gewichtmetingen van jonge Steenuilen waarvan met zekerheid bekend was dat ze uiteindelijk niet zijn uitgevlogen, hadden een sterke invloed op de geschatte parameters in de twee modellen (figuur 3). Omdat deze metingen niet als representatief werden geacht voor het gemiddelde gewicht/conditie van gezonde jonge Steenuilen, is er gekozen om deze te verwijderen voordat de modellen gefit werden. Daardoor zijn 115 (van de 2045) gewicht- en 42 (van de 1140) vleugellengtemetingen niet gebruikt bij het schatten van de parameters.

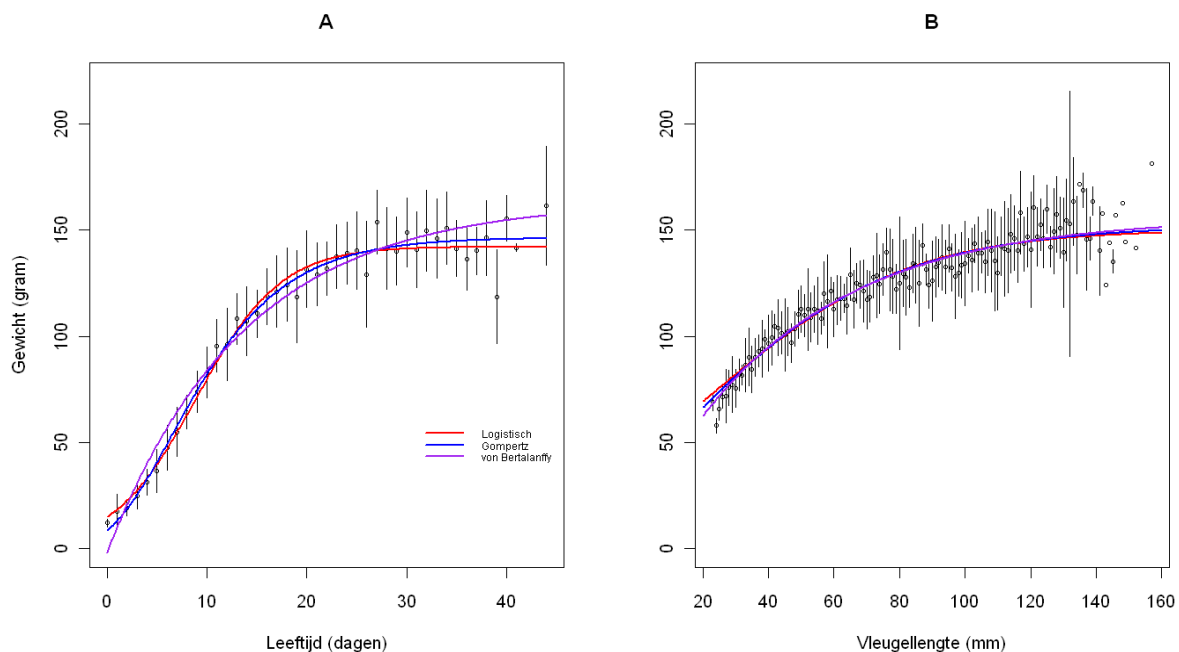
Het Gompertz-model bleek het best passende te zijn in de verhouding gewicht – leeftijd, met een aanzienlijke lagere *AIC* waarde en lagere *RMSE* dan het logistische of het von Bertalanffy-model (tabel 1 en figuur 4A). De verhouding tussen gewicht en vleugellengte werd het beste benaderd door het von Bertalanffy-model (tabel 1 en figuur 4B). Het Gompertz- en het von Bertalanffy-model werden dus gekozen om de verhouding tussen gewicht en leeftijd respectievelijk tussen gewicht en vleugellengte te beschrijven. Omdat na uitbreiding van deze modellen met *random effects* de geschatte parameters andere waarden aannemen, worden enkel de resultaten van de *mixed effects* modellen weergegeven. Het bleek ook noodzakelijk te zijn, omwille van toenemende variatie in gewichtmetingen met leeftijd (heteroscedasticiteit), om bij beide modellen een aangepaste variantie structuur te gebruiken. Hierbij is een *Power Variance* structuur gebruikt (Pinheiro *et al.* 2009), zodat de variatie in de residuen expliciet gemodelleerd wordt als een toenemende functie van leeftijd of vleugellengte.



Figuur 3. Geobserveerde gewichtstoename van uitgevlogen (blauwe kruisjes) en niet uitgevlogen (rode punten) jonge Steenuilen en de voorspelde gewichtstoename volgens een niet lineair Gompertz regressie model (solide lijn voor uitgevlogen jongen; onderbroken lijn voor niet uitgevlogen jongen).

Tabel 1. Resultaten voor drie simpele niet lineaire regressie modellen voor Gewicht ~ Leeftijd (a) en Gewicht ~ Vleugellengte (b) verhoudingen van jonge Steenuilen. Voor elk model worden het Akaike's Information Criterion (AIC), de som van het kwadraat van de residuen (SS), en de Root Mean Squared Error (RMSE; zie tekst) weergegeven. Modellen zijn gerangschikt naar laagste AIC waarde.

	Model type	AIC	SS	RMSE
Gewicht – Leeftijd				
a)	Gompertz	15830.93	410778.0	14.59
	Logistische	15873.85	420014.4	14.75
	Von Bertalanffy	16076.94	466621.5	15.55
Gewicht – Vleugellengte				
b)	Von Bertalanffy	8951.86	226056.1	14.37
	Gompertz	8963.16	228402.0	14.44
	Logistisch	8974.92	230867.7	14.52



Figuur 4. Gefitte modellen voor de relatie van gewicht met leeftijd (A) en gewicht met vleugellengte (B) van nestjonge Steenuilen. Punten en verticale lijnen geven de leeftijd- en vleugellengte-specifieke gemiddelde en standaarddeviatie van geobserveerde gewichten weer.

3.1 Verwacht gewicht aan de hand van leeftijd

Het verwachte gewicht voor de gegeven leeftijd wordt weergegeven in bijlage 1. Op grond van de gegevens die betrekking hebben op pullen van 0-44 dagen, is de asymptoot van het gewicht geschat op 151 gram. De maximale groeisnelheid is op 8.38 gram per dag geschat, met het inflectiepunt op een leeftijd van 6.6 dagen (figuur 5A; zie bijlage 3 voor formules). Het leeftijdspecifieke verwachte gewicht van nestjonge Steenuilen kan berekend worden door het invullen van de geschatte parameters (tabel 2A) en leeftijd in formule 1.

Het mixed/effects model met een random effect voor territorium en nest in alle drie de parameters (a , b_2 en b_3) in het Gompertz-model kon deels versimpeld worden. Na stapsgewijze verwijdering van onsignificante random effects parameters (die de minste variatie in de gegevens verklaarden), bleek een model met een random effect voor territorium in de asymptoot (parameter a), en een random effect voor nest in alle drie de parameters de beste benadering van de groeicurve te geven. De grootste variatie werd verklaard door een random effect voor nest (individuele broedpoging) op de asymptoot (standaarddeviatie van de asymptoot tussen nesten: $\sigma = 16.52$), gevolgd door een random effect voor territorium op de asymptoot ($\sigma = 5.59$). Random effects voor de overige parameters waren significant, maar leken weinig variatie te verklaren in de gegevens (tabel 3). De standaarddeviatie van metingen binnen nesten (in feite de overgebleven onverklaarde variatie) is op $\sigma = 2.45$ gram geschat.

Broedselgrootte had een duidelijk negatief effect op de asymptoot parameter ($LRT\ toets = 34.08$, vrijheidsgraden = 1644, $p < 0.0001$) maar niet op de overige twee parameters ($b_2 - LRT\ toets$, vrijheidsgraden = 1643, $p = 0.9$; $b_3 - LRT\ toets$, vrijheidsgraden = 1643, $p = 0.3$). We kunnen hier echter geen uitspraken doen over welke van de parameters beïnvloed worden, en welke niet. Hiervoor zouden aparte analyses uitgevoerd moeten worden, die rekening houden met onderlinge correlatie tussen asymptoot, inflectiepunt en groei. De relatie tussen broedselgrootte en gemiddeld verwacht gewicht kan gebaseerd op het huidige model uitgedrukt worden als: $asymptoot = 168.104 - 5.0183 * \text{aantal jongen in nest}$ (standaardfout voor parameters 2.99 en 0.78 respectievelijk). De nestgemiddelde asymptoot neemt dus met ongeveer 5 gram per jong af, wat in het algemeen kan impliceren dat uit grotere broedsels lichtere jongen uitvliegen, of dat uit grotere broedsels de jongen er langer over doen om hun asymptoot te bereiken. Het inpassen van de factor jaar als predictor van de asymptoot leidde niet tot een significante verbetering van het model ($LRT = 5.64$, v.h = 1637, $p = 0.68$).

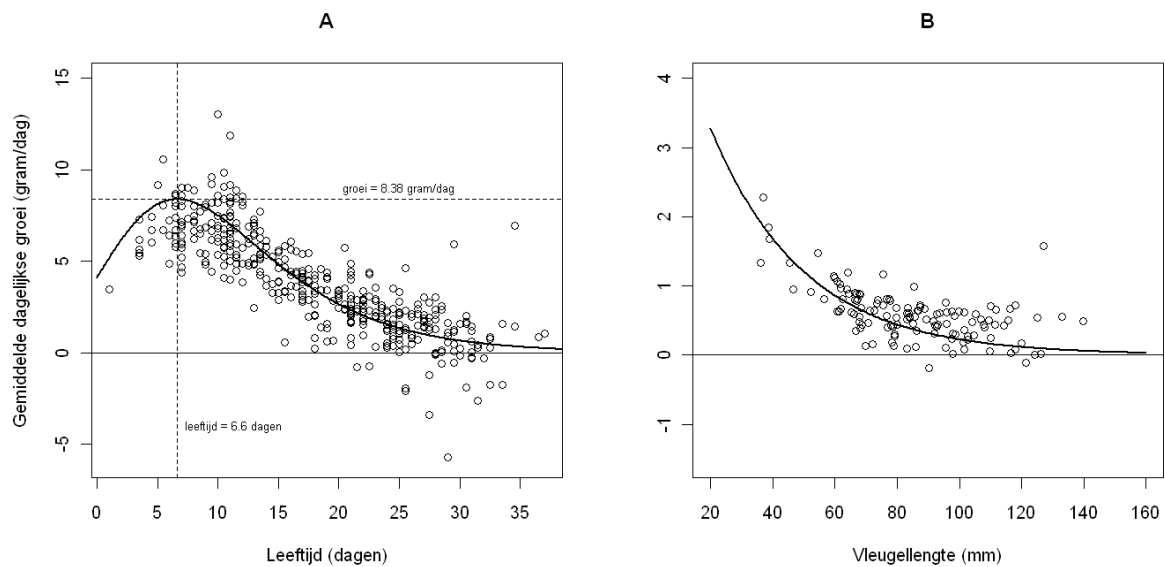
3.2 Verwacht gewicht aan de hand van vleugellengte

Het verwachte gewicht voor gegeven leeftijd wordt weergegeven in bijlage 2. De asymptoot is volgens dit model op 146 gram geschat, wat duidelijk lager ligt dan volgens het hiervoor beschreven gewicht-leeftijdmodel. Mogelijk is het lager aantal gewichtmetingen gepaard met vleugellengtemetingen op latere leeftijd (>30 dagen) de oorzaak van het verschil tussen de schattingen van de twee modellen (zie figuur 1B). Voor het berekenen van het vleugellengtespecifieke gewicht kunnen de geschatte parameters (tabel 2B) in combinatie met een gegeven vleugellengte in formule 3 ingevuld worden. Omdat het model voor vleugellengtematen <30mm de relatie tussen gewicht en vleugellengte minder nauwkeurig beschrijft (te hoog), dienen conditie-indexgetallen gebaseerd op jonge kuikens terughoudend toegepast te worden.

Verfijning van het model met random effects bleek ook bij de verhouding gewicht - vleugellengte noodzakelijk te zijn. Na stapsgewijze verwijdering van de onsignificante random effect parameters bleek een aanzienlijk deel in de variatie van de groeicurve te worden verklaard door tussen territoria en tussen nesten random effects voor de asymptoot en parameter t_0 (het snijpunt van de curve met de x-as) (zie tabel 4).

Tabel 2. Parameter schattingen voor de twee niet lineaire mixed effects modellen. A: NLME voor gewicht – leeftijd. B: NLME voor gewicht - vleugellengte. In beide gevallen is a de geschatte asymptoot. Voor elke parameter worden tevens de standaardfout en significantie test gegeven.

	<u>Parameter</u>	<u>Schatting</u>	<u>Standaardfout</u>	<u>t-waarde</u>	<u>p-waarde</u>
A	a	150.94	1.50	100.40	<0.0001
	b_2	2.71	0.03	74.82	<0.0001
	b_3	0.859	0.002	385.44	<0.0001
B	a	146.11	1.70	85.86	<0.0001
	k	0.03	0.00	20.63	<0.0001
	t_0	8.10	1.38	5.89	<0.0001



Figuur 5. Nest gemiddelde dagelijkse gewicht toename in relatie tot leeftijd en vleugellengte. Cirkels geven de nestgemiddelde geobserveerde toename in gewicht voor leeftijd (A) en nestgemiddelde vleugellengte (B) weer, (A: $d\text{Gewicht} / d\text{Leeftijd}$, B: $d\text{Gewicht} / d\text{Vleugellengte}$). Lijnen geven de verwachte dagelijkse groei weer, gebaseerd op de twee modellen (zie tekst). De geobserveerde toename is berekend op basis van nesten waar meer dan een bezoek heeft plaatsgevonden. Hierbij is de toename/afname in nestgemiddeld gewicht tussen twee nestbezoeken (t_1 en t_2) berekend, en uitgezet tegen het middenpunt tussen de twee bezoeken $(t_1+t_2)/2$.

Tabel 3. ANOVA tabel van random effects van het niet lineaire mixed effects model voor gewicht van jonge Steenuilen in relatie tot leeftijd. Voor elke parameter wordt de standaarddeviatie (σ) en de geschatte parameter waarden tussen territoria of tussen nesten weergegeven, en het AIC getal (AIC), het aantal parameters, de deviantie en de p-waarde van de LRT toets voor het verwijderen van deze parameter van het beste model (zie tekst). De eerste rij geeft het AIC, k en deviantie van het beste model weer.

<u>Random effect</u> <u>parameter</u>		<u>σ</u>	<u>AIC</u>	<u>k</u>	<u>Deviantie</u>	<u>p.waarde</u>
			14573.13	13	14547.13	
<i>territorium</i>	<i>a</i>	5.59	14574.90	12	14550.90	0.0522
	<i>b₂</i>	0.02	14635.06	10	14615.06	<0.0001
<i>nest</i>	<i>b₃</i>	0.36	14726.40	10	14706.40	<0.0001
	<i>a</i>	16.52	14735.45	10	14715.45	<0.0001

Tabel 4. ANOVA tabel van random effects van het niet lineaire mixed effects model voor gewicht van jonge Steenuilen in relatie tot vleugellengte. Voor elke parameter word de standaarddeviatie (σ) in de geschatte parameter waarden tussen territoria of tussen nesten weergegeven, en het AIC getal (AIC), het aantal parameters, de deviantie en p-waarde van de LRT toets voor het verwijderen van deze parameter van het beste model (zie tekst). De eerste rij geeft het AIC, k and Deviantie van het beste model weer.

<u>Random effect</u> <u>parameter</u>		<u>σ</u>	<u>AIC</u>	<u>k</u>	<u>Deviantie</u>	<u>p.waarde</u>
			8270.77	11	8248.77	
<i>territorium</i>	<i>a</i>	5.49	8264.21	9	8246.21	<0.0001
	<i>t₀</i>	2.36	8269.35	9	8251.35	<0.0001
<i>nest</i>	<i>a</i>	5.53	8474.53	9	8456.53	<0.0001
	<i>t₀</i>	6.34	8290.00	9	8272.00	<0.0001

4. Discussie

In deze studie zijn drie frequent gebruikte groeimodellen vergeleken in het benaderen van de groeicurve tijdens de nestfase bij Steenuilen. Daaruit bleken het Gompertz- en het von Bertalanffy-model de beste benadering te bieden voor de gewichttoename van de jonge Steenuilen in relatie tot respectievelijk leeftijd en vleugellengte. De modellen zijn verfijnd met random effects voor elke individuele broedpoging en territorium, wat resulteerde in een nauwkeurigere benadering van de twee groeicurven. Voor zover bekend, zijn er momenteel geen andere studies waarin groeicurven voor Steenuilen zijn gemaakt, zodat een vergelijking van de resultaten met andere studies niet mogelijk is.

Het Gompertz-model benaderde de steenuilengroeicurve beter dan het logistisch model. Dit heeft, naast een praktisch gevolg, ook een biologische interpretatie. Het logistisch model veronderstelt dat het inflectiepunt van de curve halverwege (50%) van de asymptoot voorkomt, terwijl bij het Gompertz-model het inflectiepunt bij 36.7% van de asymptoot voorkomt. Voor de Steenuilen impliceert dit dat de maximale groei in het eerste helft van de groeifase bereikt wordt.

Misschien wel het meest interessante resultaat van deze studie is het significante effect van broedselgrootte op de groei, met name het geschatte asymptootgewicht van de jonge Steenuilen. Soortgelijke bevindingen zijn ook gedaan bij andere soorten, en suggereren een trade-off tussen aantal jongen en hun conditie (Hotchaka & Smith 1991).

Er is geen significant effect van factor jaar op de geschatte parameters van het Gompertz-model gevonden. Dit kan betekenen dat de groei van jonge Steenuilen niet wordt beïnvloed door jaarlijkse variaties in voedsel- en weersomstandigheden, of dat voedsel- of klimaatomstandigheden meer verschillen tussen de territoria dan tussen de jaren. Het lijkt erop dat ouderparen succesvol jaarlijkse variatie in voedsel- of klimaatomstandigheden tegemoet weten te komen. Een tekort aan steekproefgrootte lijkt geen probleem te zijn (zie figuur 1A). Wellicht kan verfijning van de modellen door inpassing van nestspecifieke gegevens van voedselaanbod en/of klimaatgegevens, een betere benadering zijn om de oorzaken van variatie in groeicurven van de Steenuilen te onderzoeken.

Jongen die uiteindelijk niet zijn uitgevlogen hadden duidelijk een gemiddeld lager gewicht. Het was wenselijk om deze individuen te verwijderen uit de dataset vóór het schatten van de parameters, omdat deze niet representatief waren voor gezonde nestjonge Steenuilen. Steenuilen die niet zijn uitgevlogen vanwege bijvoorbeeld predatie, verstoring of nestbeschadiging (waarvan de oorzaak derhalve niet terug te voeren was op een slechte conditie) zijn wel meegenomen bij de berekeningen. Daarnaast, omdat niet alle gewicht- en vleugelmetingen aan individuele steenuiljongen toegewezen konden worden, zijn in sommige gevallen individuen die uiteindelijk niet zijn uitgevlogen toch meegenomen bij het schatten van de parameters. Ongetwijfeld wordt hiermee de variatie rondom de gemiddelde groeicurve verhoogd. Het is niet bekend in hoeverre het gebruik van deze individuen de uiteindelijke schattingen beïnvloeden, maar verwacht wordt dat door het gebruik van *mixed effects* modellen, hun invloed aanzienlijk wordt verkleind.

Een ander punt is dat bij het schatten van de parameters van de modellen er metingen gebruikt zijn van jongen in de takkelingsfase, na het uitvliegen. Dit heeft mogelijk een effect dat, na de uitvliegleeftijd, het aandeel zwakste/ lichtste jongen dat nog beschikbaar is om gewogen en gemeten te worden relatief toeneemt, terwijl jongen met een relatief betere conditie zich al buiten het nest bevinden en niet meer beschikbaar zijn om te meten. Een tweede factor is dat het gewicht na de uitvliegdatum in veel gevallen wat is afgenomen als gevolg van toenemende activiteit van de steenuiltakkelingen (eigen waarnemingen). Waarschijnlijk resulteren deze twee factoren in een onderschatting van de groeicurve en het verwachte gewicht rondom de asymptoot. Tijdens het fitten van de modellen is ook gekeken naar hoe het verwijderen van gegevens van jongen na een leeftijd van 30 dagen de parameter schattingen beïnvloeden (resultaten niet weergegeven). Daaruit bleek dat de asymptoot juist een lagere waarde aannam na het verwijderen van deze gegevens, waaruit we kunnen afleiden dat er in ieder geval geen onderschatting optreedt door het gebruiken van gegevens na uitvliegdatum. Hiermee kan

overigens niet gesteld worden dat het effect in werkelijkheid er niet is, enkel dat het geen of geringe invloed heeft op de huidige schattingen. Het betekent wel dat de geschatte asymptoot niet de werkelijke soortspecifieke asymptoot is. Voor de conditie-indexbepaling hoeft dit verder geen probleem te zijn, zolang de methodiek van het verzamelen van gegevens ongewijzigd blijft. Bij eventueel toekomstig gebruik van de hier vastgestelde formules om conditie-index te bepalen, wordt er dan ook uit gegaan dat de gegevens enkel leeftijden tot en met dag 44 betrekken, en dat de gegevens die betrekking hebben op leeftijden na het uitvliegdatum, op precies dezelfde manier zijn verkregen als de gegevens die in deze studie zijn gebruikt. Indien gegevens van al reeds uitgevlogen jongen verkregen worden op een andersoortige manier, dienen conditie-indexbepalingen gebaseerd op de huidige formules terughoudend geïnterpreteerd worden.¹

Het gebruik van het verwacht gewicht als basis voor conditieberekening, enerzijds voor de gegeven leeftijd en anderzijds voor gegeven vleugellengte, verdient nader aandacht. Het verband tussen gewicht en vleugellengte is onnauwkeuriger, met name in de beginfase, implicerend dat er minder sterke conclusies getrokken kunnen worden met betrekking tot de conditiebepaling van de Steenuilen. Daarnaast is het verband tussen gewicht en vleugellengte enkel geldig voor een vleugellengtemaat vanaf 20 mm, dus pas vanaf een leeftijd van 8-9 dagen, wat het gebruik van deze resultaten als basis voor conditiebepaling voor zeer jonge Steenuilen niet toelaat. Het vastgestelde gewicht-leeftijdverband dient de voorkeur te verdienen bij het bepalen van de conditie.

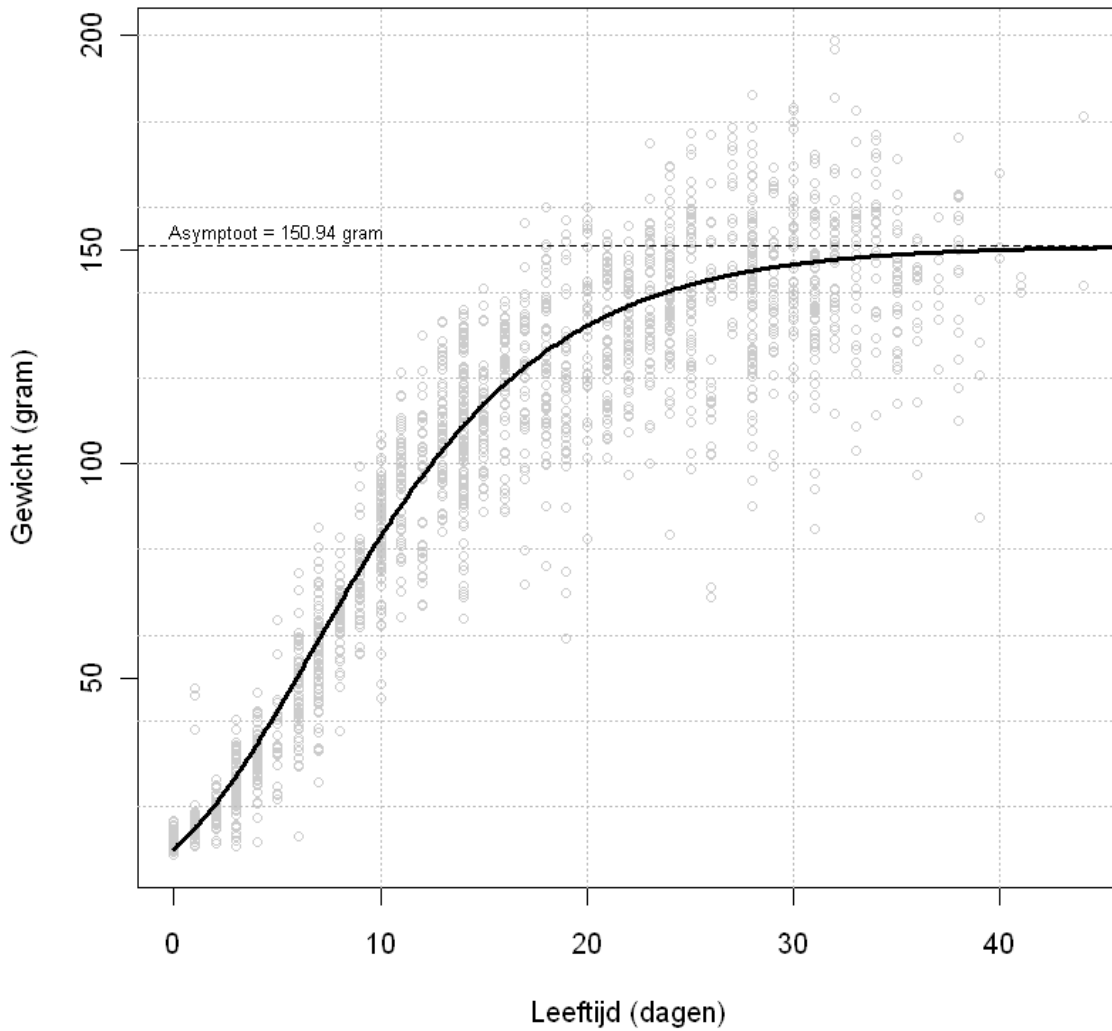
¹ In de Handleiding broedbiologisch onderzoek Steenuil (STONE, 2011) wordt ten behoeve van de leeftijd- en conditiebepaling een methodiek geadviseerd die overeenkomt met de wijze waarop de gegevens voor deze studie zijn verzameld.

Literatuur

- BEINTEMA A.J., VISSER G.H. 1989. Growth-parameters in chicks of Charadriiform birds. *Ardea* 77 : 169–180
- BEINTEMA, A.J. 1994. Condition indices for wader chicks derived from bodyweight and bill-length. *Bird Study*. 41: 1, 68 - 75
- BERTALANFFY, L. VON. 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. 11.). *Human Biology*. 10: 181-213
- BLOEM, H., K. BOER, N. M. GROEN, R. VAN HAXEN & P. STROEKEN. 2001. De Steenuil in Nederland. Handleiding voor onderzoek en bescherming. Stichting Steenuilenoverleg Nederland (STONE).
- BOTH, C, VISSER, M. E. & VERBOVEN, N. 1999: Density dependent recruitment rates in great tits: the importance of being heavier. *Proc. R. Soc. Lond. B* 266: 465–469.
- BURNHAM, KP & ANDERSON, DR Model Selection and Multi-Model Inference. A Practical Information - Theoretic Approach. 2002. 2nd edn, New York Springer-Verlag.
- GOMPERTZ, B. (1825): On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and a new mode of determining the value of live contingencies. *Phil. Trans. Roy. Soc.* 182, 513-585
- GREEN, A.J. 2001. Mass/length residuals: measures of body condition or generators of spurious results? *Ecology* 82 :1473–1483.
- HAYWOOD, S. & PERRINS, C. M. 1992. Is clutch size in birds affected by environmental conditions during growth? *Proc. R. Soc. Lond. B* 249: 195:197.
- HOCHACHKA, W., & J. N. M. SMITH. 1991. Determinants and consequences of nestling condition in song sparrows. *Journal of Animal Ecology* 60:995-1008.
- MAGRATH, R. D. 1991 Nestling mass and juvenile survival in the blackbird *Turdus merula*. *J. Anim. Ecol.* 60, 335:351
- NAEF-DAENZER B., WIDMER F., NUBER M. 2001. Differential postfledging survival of great and coal tits in relation to their condition and fledging date. *J. Anim. Ecol.* 70: 730–738.
- NUR, N. 1984. The consequences of brood size for breeding Blue Tits. II. Nestling weight, offspring survival, and optimal brood size. *Journal of Animal Ecology* 53, 497-517.
- PINHEIRO, J. C. & D. M. BATES 2000. Mixed-Effects Models in S and S-PLUS. New York, Springer Verlag.
- PINHEIRO, J., BATES, D., DEBROY, S., SARKAR, D, THE R CORE TEAM. 2009. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-96
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2009. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- STROEKEN, P. & VAN HAXEN, R. 2003. Een methode voor de leeftijdsbepaling van steenuiljongen. *Athene*, 7, 33-39.
- TINBERGEN, J.M. & BOERLIJST, M.C. 1990 Nestling weight and survival in individual great tits *Parus major*. *J. Anim. Ecol.* 59, 1113:1127.
- VENABLES, W.N. & RIPLEY, B.D. 2002. Modern Applied Statistics with S, 4th edn., Springer-Verlag, New York, NY
- VERHULST, P.F. 1838: Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Correspondence Mathematique et Physique*. 10, 113-121
- VERHULST, S., PERRINS, C.M. & RIDDINGTON, R. 1997. Natal dispersal of great tits in a patchy environment, *Ecology* 78, 864–872
- JAKOB, E. M., S. D. MARSHALL, & G. W. UETZ. 1996. Estimating fitness: a comparison of body condition indices. *Oikos* 77:61-67.
- CRAWLEY M.J. 2007. The R Book. John Wiley & Sons, Ltd., Chichester, UK.

Bijlage 1a. Gemiddeld verwacht gewicht in relatie tot leeftijd van jonge Steenuilen (grafiek)

Gebaseerd op 1930 gewichtmetingen



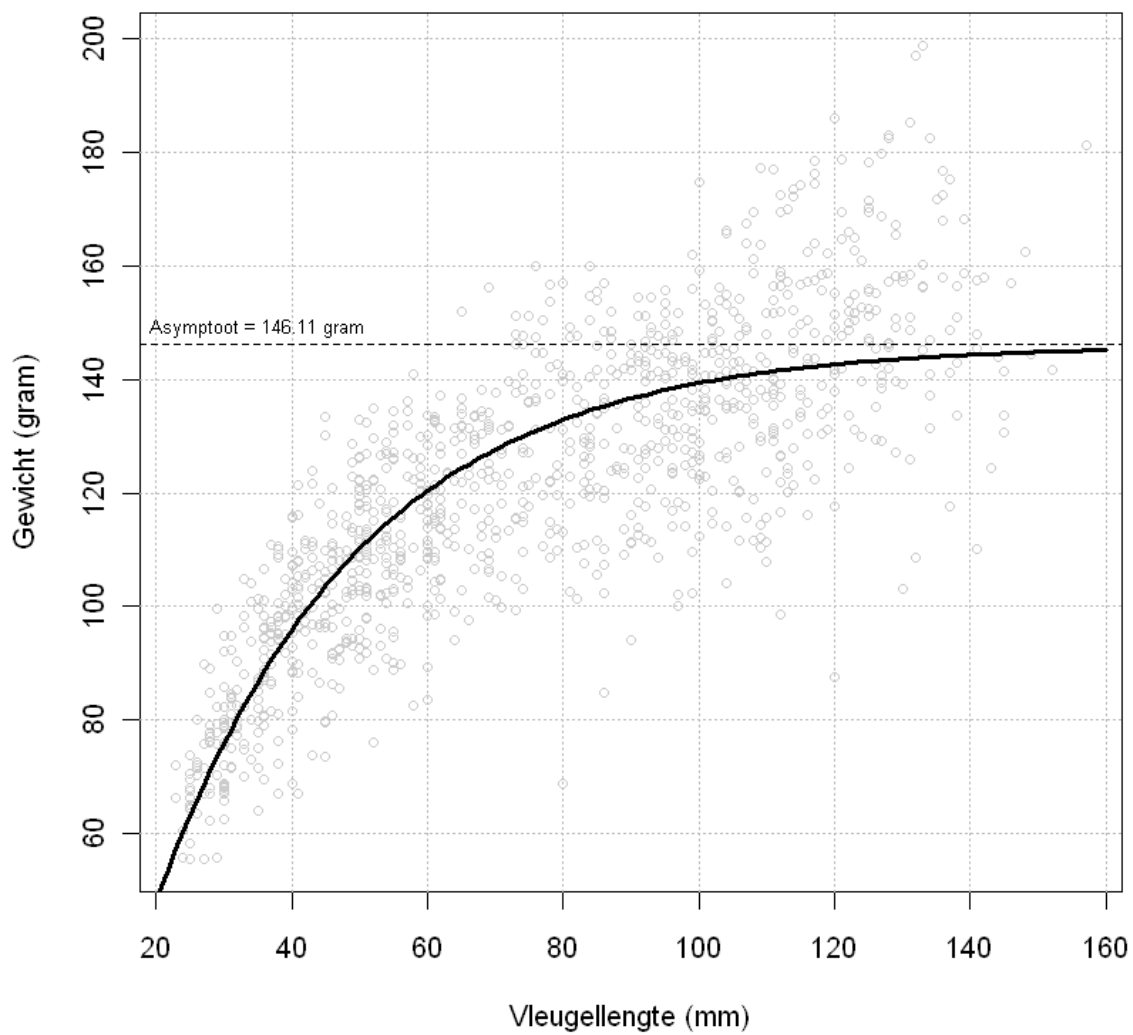
Bijlage 1b. Gemiddeld verwacht gewicht in relatie tot leeftijd van jonge Steenuilen (tabel)

Gebaseerd op 1930 gewichtmetingen

leeftijdsdag	verwacht gewicht	leeftijdsdag	verwacht gewicht
0	10,1	23	138,8
1	14,7	24	140,4
2	20,4	25	141,8
3	27,0	26	143,1
4	34,3	27	144,1
5	42,2	28	145,1
6	50,5	29	145,9
7	58,9	30	146,6
8	67,2	31	147,2
9	75,2	32	147,7
10	82,9	33	148,2
11	90,2	34	148,5
12	96,9	35	148,9
13	103,1	36	149,2
14	108,8	37	149,4
15	113,9	38	149,6
16	118,5	39	149,8
17	122,6	40	150,0
18	126,2	41	150,1
19	129,4	42	150,2
20	132,2	43	150,3
21	134,7	44	150,4
22	136,9		

Bijlage 2. Gemiddeld verwacht gewicht in relatie tot vleugellengte van jonge Steenuilen

Gebaseerd op 1095 gewicht- en vleugelmetingen



Bijlage 3. Formules voor berekeningen van de groeiparameters van het Gompertz model

Hieronder volgen enkele formules voor het berekenen van de groeiparameters van het Gompertz model. Deze kunnen overigens numeriek uitgewerkt worden, door de tweede afgeleide van het Gompertz model gelijk te stellen aan nul. Hieronder worden de analytische formules weergegeven. Het inflectie punt (leeftijd waar op de maximum groeisnelheid wordt bereikt; *IP*) kan uitgedrukt worden als

$$IP = - \ln(b_2) / \ln(b_3) \quad (4)$$

Het gewicht (in gram) op het infectie punt kan worden berekend als

$$Gewicht_{max.groei} = ae^{-1} \quad (5)$$

en de maximale dagelijkse groeisnelheid kan berekend worden als

$$max\{groei\} = -ab_2b_3^x \ln(b_3)e^{-1} \quad (6)$$

Hierbij is telkens 'e' het exponent, 'ln' de natuurlijke logaritme, en a , b_2 , en b_3 zijn de geschatte parameters, verkregen door middel van niet-lineaire regressie (zie tabel 2).