



Dispersie en vestiging van jonge Steenuilen

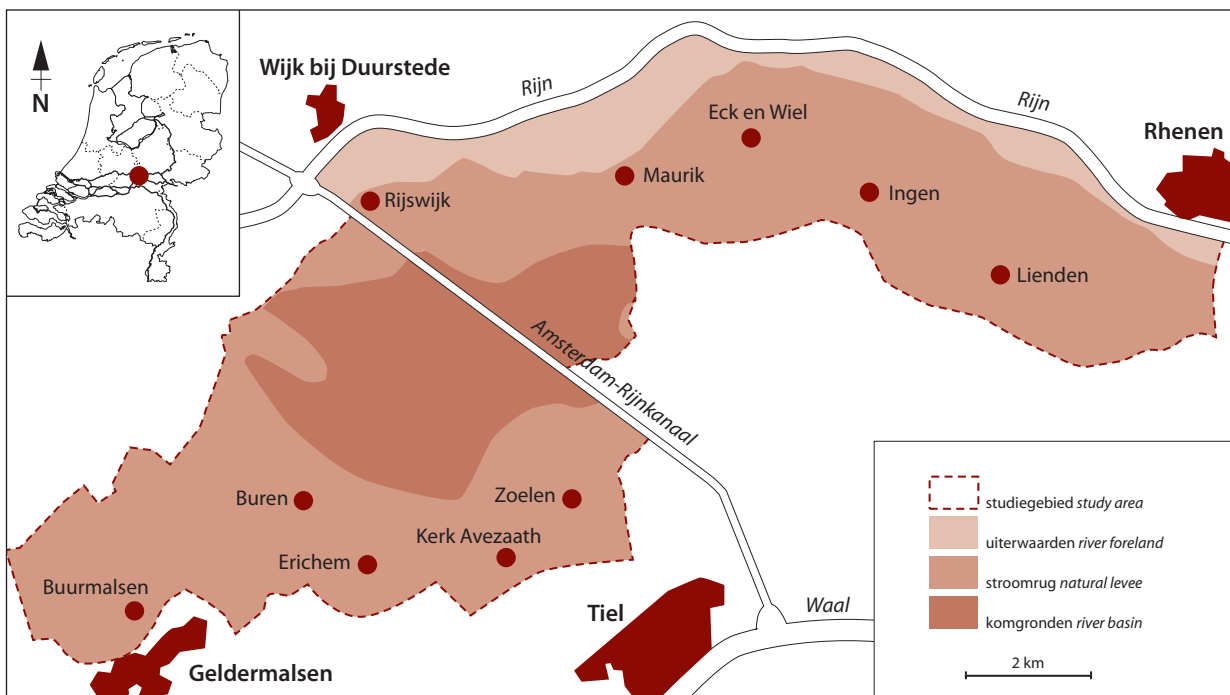
Pauline van Marle

Jonge vogels moeten niet alleen het nest uit, ze moeten ook de ouderlijke woonomgeving verlaten. Dat geldt vooral voor standvogels, die trouw zijn aan hun vestigingsplek. Bij een soort als de Steenuil, die kampt met een afnemend nesthabitat is dan de vraag hoe deze uittocht verloopt. Hoeveel en welke vogels blijven in de buurt van de geboortegrond en welke vertrekken er? Dit onderzoek beschrijft de situatie in de Midden-Betuwe aan de hand van 18 jaar intensief ringen en terugvangen van jonge en volwassen uilen.

Piet Fuchs & Joep van de Laar

In de jaren 1972 t/m 1989 werd vanuit het toenmalige Rijks Instituut voor Natuurbeheer (RIN, vestiging Arnhem) een intensieve studie uitgevoerd naar het wel en wee van een populatie Steenuilen *Athene noctua* in de Midden-Betuwe (Fuchs 1986). Aanleiding voor het onderzoek was het feit dat in diverse Europese landen een aanzienlijke afname van steenuilpopulaties werd gerapporteerd (Glutz von Blotzheim & Bauer 1980, Fuchs 1982, Exo 1988). Deze werd toegeschreven aan het verlies van geschikte nestholten en een verminderde beschikbaarheid van voedsel (muizen, insecten). Dit fenomeen zou het gevolg zijn van een veranderende landbouwpraktijk en de daarmee verband houdende trend naar schaalvergroting en intensivering van het grondgebruik in het (kleinschalige) agrarische cultuurlandschap.

In de Midden-Betuwe begon het landschapsbeeld in de loop van de jaren zestig van de vorige eeuw te veranderen, een ontwikkeling die in de jaren zeventig en tachtig doorzette. Daarnaast heeft de uitbreiding van woonkernen en bijbehorende bedrijventerreinen het leefgebied van de



Figuur 1. Onderzoekgebied in de centrale Betuwe met uiterwaarden, stroomruggen en komgronden. *Study area in the central Betuwe.*

Steenuil plaatselijk sterk ingeperkt. De meest ingrijpende landschappelijke verandering was echter het verdwijnen van hoogstamboomgaarden en knotbomen, die de Betuwse Steenuilen vele decennia lang een ruime keuze aan geschikte broedholten hadden geboden.

Het RIN-onderzoek moest opheldering geven over de vraag hoe de steenuilpopulatie in het onderzoeksgebied Midden-Betuwe door genoemde veranderingen in het landschap werd beïnvloed. Het onderzoek richtte zich onder meer op de vraag hoe de dispersie van jonge Steenuilen feitelijk verloopt en hoe de vestiging van jonge vogels in de broedpopulatie mogelijk wordt beïnvloed door de veronderstelde geringere beschikbaarheid van nestgelegenheden. In dit artikel rapporteren wij over het verloop van deze juvenielendispersie na het broedseizoen. Tot hoever zwermden zij uit? Welk aandeel van de jonge Steenuilen veroverde een plek in de 'eigen' broedpopulatie? En wat waren de kenmerken van deze individuen?

BESCHRIJVING ONDERZOEKSGBIED

Het onderzoek werd uitgevoerd in het centrale deel van de Betuwe (Gld.), gelegen tussen de rivieren Rijn en Waal. Binnen dit onderzoeksgebied kunnen drie landschapstypen worden onderscheiden (figuur 1): (1) uiterwaarden, periodiek overstroomd bij hoge rivierwaterstanden, (2) stroomruggen, relatief hoog gelegen delen in het landschap waar in het verleden bij overstromingen van de rivier zowel zand als zwaardere kleideeltjes zijn afgezet en (3) komgronden, verder van de rivier gelegen en gekenmerkt door zware klei-

gronden, ontstaan door afzetting van zeer fijne (lichte) kleideeltjes tijdens overstromingen. Deze geofysische differentiatie had gevolgen voor zowel het vestigingspatroon van de mens als voor het landbouwkundig gebruik. Bewoning was eeuwenlang beperkt tot de hogere stroomruggen, waar de bodemgesteldheid zeer geschikt is voor fruitteelt. Tegen het einde van de 19^e eeuw werden hier op grote schaal hoogstamboomgaarden aangeplant. Op termijn vonden Steenuilen hier ampel nestgelegenheden in holtes van vooral appelbomen. Knotbomen in de uiterwaarden en op de overgang van de stroomruggen naar de kommen, en schuren en hooibergen herbergden ongetwijfeld eveneens veel geschikte nestlocaties. Zo werkte de geofysische gesteldheid van het gebied rechtstreeks door in het verspreidingspatroon van de Steenuil.

Tegen deze achtergrond werd gekozen voor een min of meer oost-west gericht onderzoeksgebied met een lengte van ongeveer 25 km, gelegen tussen Geldermalsen en Kesteren (Gld.). In dit gebied zijn twee stroomruggen aanwezig: één in het oostelijk deel, evenwijdig aan de zuidoever van de Rijn, de andere in het zuidwestelijk deel, op enige afstand noordelijk van de Waal. Het centrale deel van het onderzoeksgebied werd gevormd door een omvangrijke kom (het Rijswijkse Veld). De afstand tussen de noord- en zuidgrenzen van het gebied bedroeg ongeveer 4 km, en de oppervlakte dus ca. 100 km². Het gebied werd door het Amsterdam-Rijnkanaal in twee ongeveer gelijke delen verdeeld. Het gebied ten westen van dit kanaal verschilde ten tijde van het onderhavige onderzoek in landschappelijk opzicht van het oostelijk ervan gelegen deel:

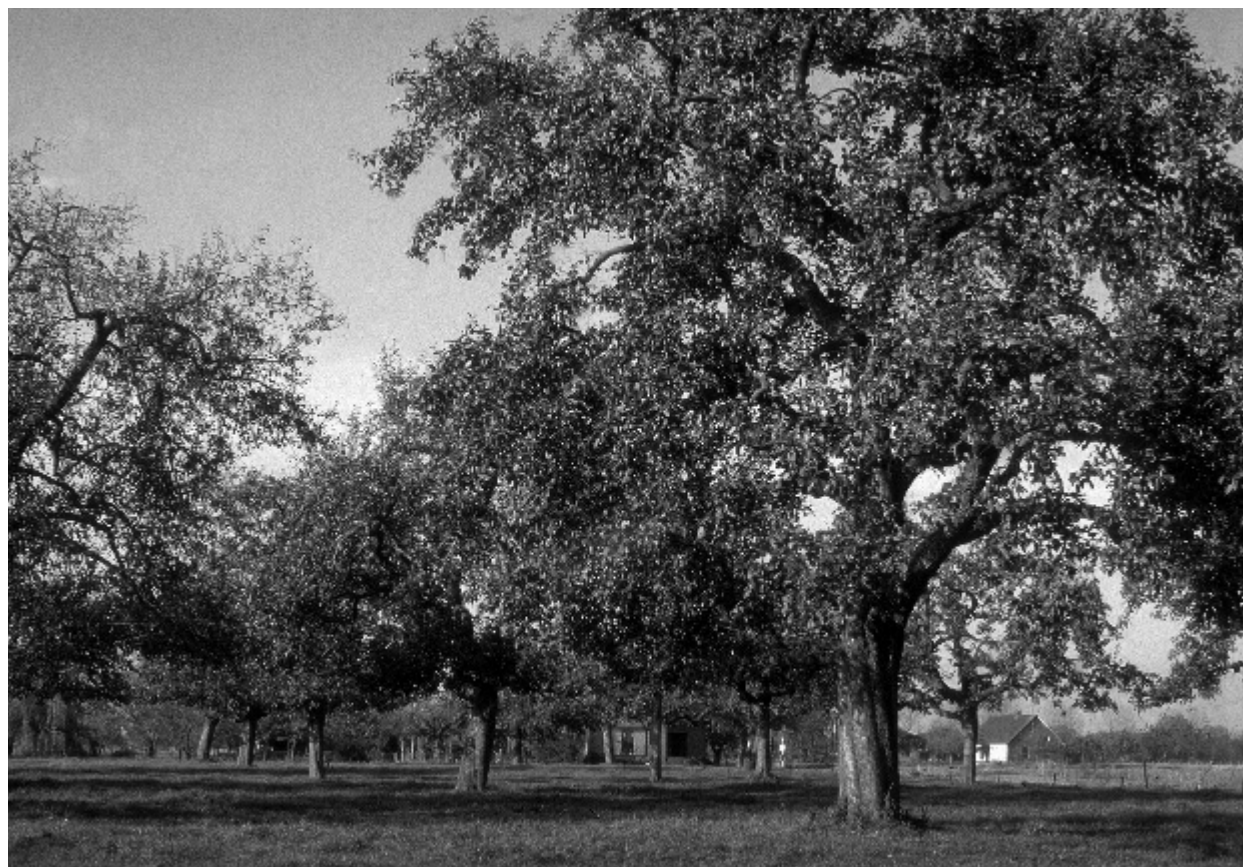
in eerstgenoemd gebiedsdeel waren om economische redenen al vele hoogstamboomgaarden geruimd, waardoor het landschap een meer open aanzien bood dan in het oostelijk deel. In het laatste gebied was het oorspronkelijke landschappelijke mozaïek van diverse soorten hoogstamboomgaarden afgewisseld door gras- en bouwland nog altijd aanwezig; echter ook hier was het proces van schaalvergroting en rooien van hoogstamboomgaarden al in gang gezet.

MATERIAAL EN METHODEN

Vanaf 1972 werden gebiedsdekkende inventarisaties van Steenuilen uitgevoerd. Door het met behulp van een cassette-recorder afspelen van de territoriumroep werden mannetjes verlost tot een reactie. Deze avondlijke waarnemingen werden aangevuld met zichtwaarnemingen overdag. Door de jaren heen ontstond ook een steeds completer beeld van de door de broedparen gebruikte nestholten (boomholten, gebouwen, nestkasten) in de bezette territoria. Overigens

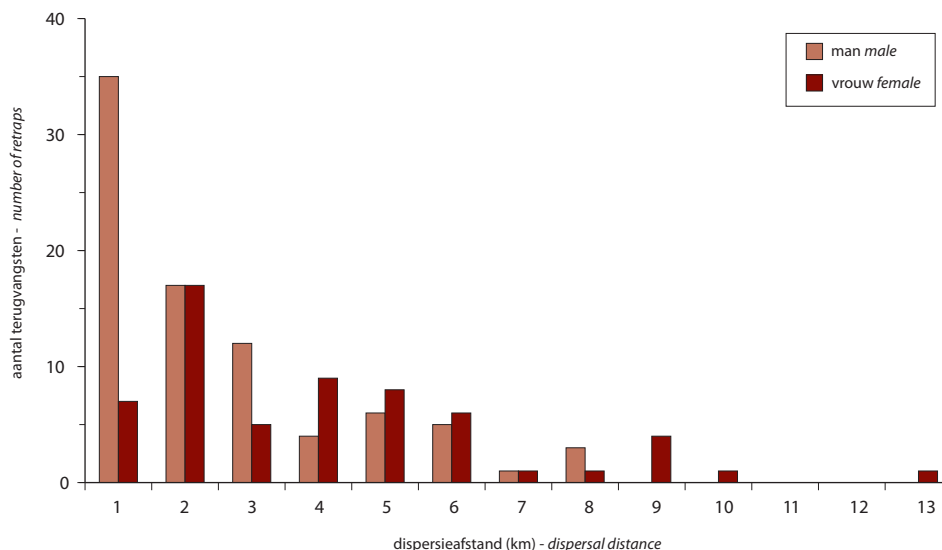
hielpen daarbij de in de loop der tijd opgebouwde contacten met de lokale bevolking. Op deze wijze was na enkele jaren een goed beeld ontstaan over aantal en verspreiding van steenuilterritoria in het gebied.

Tijdens het onderzoek werden niet alleen veel broedbiologische gegevens opgetekend, er werden ook vele Steenuilen geringd, zowel volwassen exemplaren als jongen. Jaarlijks werden vele Steenuilen (terug)gevangen, bij nestcontroles of met behulp van vangnetten. Hierbij werden de aanwezige volwassen, nog ongeringde Steenuilen voorzien van een ring van het Vogeltrekstation. Ook jonge Steenuilen werden zo veel mogelijk geringd; in een aantal gevallen konden de jongen echter niet worden bereikt, zoals bijvoorbeeld in sommige natuurlijke nestholten. Na enkele jaren was het grootste deel van de broedende uilen in het onderzoeksgebied geringd. Wanneer vangsten plaatsvonden tijdens het broedseizoen werd het geslacht van de volwassen vogels vastgesteld aan de hand van de aanwezigheid van een broedvlek bij de vrouwtjes, die bij de mannetjes ontbreekt.



Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Arnhem

Boomgaard bij Van Vessem aan de noordkant van het dorp Lienden: tot 1995 een van de vele beeldbepalende hoogstamboomgaarden in het onderzoeksgebied. Op de achtergrond, op ca. 300 m afstand, een tweede territorium; de nestholte bevindt zich in een schuurtje achter het huis. *Orchard at Van Vessem at the northern edge of the village Lienden: until 1995 one of the many typical orchards in the study area. In the background, c. 300 m away, a neighbouring territory with a nest located in a barnlet behind the house.*



Figuur 2. Dispersie van als nestjong geringde jonge en als broedvogel teruggevangen volwassen Steenuilen binnen het onderzoeksgebied Midden-Betuwe. *Dispersion of Little Owls ringed as nestling and recovered as breeding adult within the study area.*

Vanaf de eifase tot aan het uitvliegen der jongen werden de broedsels met regelmatige tussenpozen gecontroleerd. Om verstoring zoveel mogelijk te voorkomen werd daarbij zo terughoudend mogelijk opgetreden. Tijdens nestcontroles werden de volgende gegevens vastgelegd: de exacte nestplaats, het type nestholte en het aantal eieren, respectievelijk het aantal jongen. De vleugellengte, als maat voor de leeftijd van de jonge Steenuilen, werd niet gemeten. Tijdens de laatste vier jaren van het onderzoek werd in een deel van de nesten het gewicht van de aanwezige jongen op de ringdatum bepaald. Van 1972 t/m 1989 werden in totaal bijna 2600 Steenuilen geringd, waarvan ruim 1860 als nestjong. Van deze nestjongen werden gedurende de hele onderzoeksperiode 148 exemplaren als broedvogel in het onderzoeksgebied teruggevonden. Het zijn deze 148 nestjongen waarop onze analyse van dispersie en vestiging is gebaseerd.

RESULTATEN

Oorsprong van broedvogels

Elk seizoen weer bleek een deel van de in de nestholte of in netten gevangen volwassen Steenuilen niet geringd te zijn. Het maximale percentage 'reeds bekende' vogels werd bereikt in 1983: bijna 80% van de in dat jaar gevangen adulte Steenuilen bleek in een van de jaren ervoor in het onderzoeksgebied al te zijn geringd, hetzij als pullus, hetzij als adult (tabel 1).

Verplaatsingen tussen broedseizoenen

Van 352 geringde broedvogels werd een overgrote meerderheid in de jaren erna steeds in het zelfde territorium teruggevangen. Slechts in 21 gevallen (ca. 6%) bleek een individu te zijn verkast naar een nestholte op hooguit enkele

honderden meters afstand, dus vermoedelijk naar een naburig territorium. In één geval had een volwassen steenuilwijfje haar oude territorium verlaten om op bijna 1600 m afstand een nieuwe nestholte te betrekken.

Vestiging van jonge Steenuilen als broedvogel

Over de gehele onderzoeksperiode wisten van alle als nestjong geringde Steenuilen er slechts 148 (8%) in de jaren erna een plekje als broedvogel te veroveren in de lokale broedpopulatie. De meeste jongen (65%) werden al in hun tweede kalenderjaar als broedvogel in het onderzoeksge-

Tabel 1. Jaarlijks aantallen gevangen Steenuilen en het aandeel reeds geringde vogels (zowel jongen als volwassen). *Annual number of trapped adults and the proportion that had been ringed already (either as adult or as pullus).*

jaar year	N gevangen N trapped	reeds geringd already ringed	%
1972	7	0	0
1973	5	0	0
1974	16	3	18.8
1975	63	16	25.4
1976	134	51	38.1
1977	144	96	66.7
1978	124	91	73.4
1979	149	84	56.4
1980	153	95	62.1
1981	147	109	74.1
1982	62	47	75.8
1983	56	44	78.6
1984	72	51	70.8
1985	71	47	66.2
1986	60	43	71.7
1987	46	29	63.0
1988	77	48	62.3
1989	78	54	69.2



Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Arnhem

Boomgaard bij De Lange, een typische steenuilplek waar alle elementen van een optimaal habitat aanwezig zijn. Orchard at De Lange, a typical breeding site for Little Owls containing all elements of optimal habitat in the study area.

bied teruggevangen; bij nog eens 20% gebeurde dat in het derde kalenderjaar.

Een klein aantal geringde jongen werd teruggemeld buiten het onderzoeksgebied (gegevens Vogeltrekstation): één exemplaar werd 2.5 jaar na de ringdatum dood gevonden in de Belgische Kempen, op ongeveer 85 km van de ringlocatie. Voorts zijn als jong geringde Steenuilen dood teruggemeld uit de provincies Utrecht (21 vogels), Overijssel (2), Zuid-Holland (1) en Noord-Brabant (1), de meeste na verloop van één of meer jaren. Er was ook sprake van immigratie: twee van de in het onderzoeksgebied broedend aange troffen vogels bleken erbuiten als nestjong te zijn geringd. Het onderzoek heeft buiten de hierboven vermelde verplaatsingen geen aanwijzingen opgeleverd voor uitwisseling tussen populaties in verschillende gebieden, maar wel tussen verschillende deelgebieden binnen het onderzoeksgebied.

Over de hele onderzoeksperiode gerekend bedroeg de gemiddelde vestigingsafstand van 145 jonge Steenuilen die later als broedvogel in het onderzoeksgebied werden teruggevangen 2689 m. Van de 22 buiten het onderzoeksgebied teruggemelde, maar er binnen geringde jonge Steenuilen zouden 13 vogels gezien de terugmeldingsdatum één of meer jaren kunnen hebben gebroed; feitelijke bewijzen daarvoor staan echter niet ter beschikking. In figuur 2 zijn deze geëmigreerde vogels buiten beschouwing gebleven.

Verschillen in dispersie tussen de seksen

De gemiddelde vestigingsafstand bij de 84 als nestjong geringde mannetjes (2095 m, SD=1848) was kleiner dan bij de 61 wijfjes (gemiddelde 3510 m, SD=2584). Dit verschil is sig-

Tabel 2. Terugvangsten van broedende Steenuilen die in het onderzoeksgebied waren geboren en geringd. *Retraps of Little Owls that had been ringed as nestlings and were recovered as breeding adults within the study area.*

jaar year	N geringd N ringed	% terug na 1 jaar % retrapped after 1 year	% terug t/m 1988 % retrapped up to 1988
1972	12	0	8.3
1973	19	0	5.3
1974	93	0	12.9
1975	76	6.6	13.2
1976	94	9.6	16.0
1977	172	8.1	15.1
1978	139	2.2	3.6
1979	145	6.2	7.6
1980	169	8.6	9.5
1981	119	4.2	9.2
1982	105	1.9	4.8
1983	109	3.7	7.3
1984	65	6.2	7.7
1985	79	2.5	5.1
1986	50	10.0	16.0
1987	62	6.5	11.3
1988	83	8.4	8.4

nificant ($t_{143}=-3.46$, $P<0.001$). Het was ook een vrouwtje dat binnen het proefgebied de grootste afstand van ringlocatie naar toekomstige broedplaats had afgelegd: 12.5 km. Daar staat tegenover dat zeven wijfjes op minder dan 1000 m afstand een partner vonden (figuur 2). Van de mannetjes wisten liefst 35 exemplaren een territorium te veroveren op minder dan 1000 m van de geboorteplek; de maximaal gemeten afstand bedroeg 7565 m. Logische consequentie hiervan is dat van de lokaal geboren mannetjes een groter deel (35%) zich vestigde binnen het onderzoeksgebied dan bij vrouwtjes (15%) het geval was.

Invloed van geboortegebied op dispersie

We vonden eveneens een significant verschil in vestigingsafstand tussen jonge Steenuilen geringd in het westelijk (gemiddeld 3481 m, $SD=2443$) en het oostelijk deel van het onderzoeksgebied (gemiddeld 2425 m, $SD=2190$; $t_{143}=-2.443$, $P=0.017$). Dit heeft ongetwijfeld te maken met een grotere onderlinge afstand tussen geschikte broedlocaties ten westen van het Amsterdam-Rijnkanaal. Overigens kon op basis van de ringgegevens worden vastgesteld dat het Amsterdam-Rijnkanaal geen onoverkomelijke barrière vormde bij de verplaatsingen. Tien jonge uilen vestigden zich in een territorium 'aan de overkant'. In zeven van die gevallen was de verplaatsingsrichting van oost naar west, dus vanuit de kwalitatief betere helft van het onderzoeksgebied. In percentages uitgedrukt maakte echter 15% van alle jonge Steenuilen afkomstig uit het westelijk deel van het onderzoeksgebied

de oversteek naar het betere oostelijke deel; 5% ging de omgekeerde weg.

Invloed van strenge winters op vestiging

Het aandeel van de geringde nestjongen dat zich als broedvogel wist te vestigen verschilde van jaar tot jaar. Daarbij waren de mortaliteitseffecten van een strenge, of beter: van een sneeuwrijke winter opmerkelijk. Na de winter van 1979, die met 36 sneeuwdagen de sneeuwrijkste winter was sinds die van 1963, hield slechts 2% van de in het jaar ervoor geboren Steenuilen een territorium; in de jaren erna bleken nog steeds niet veel meer Steenuiltjes uit het geboortjaar 1978 een territorium te bezetten (totaal 4%). In vergelijking daarmee werd gedurende de periode 1974 t/m 1977 jaarlijks 12 à 14% van de geringde jonge Steenuilen als broedvogel teruggevonden. Dit aandeel daalde tot doorgaans onder de 10% in de jaren tachtig (tabel 2).

Kenmerken van de jonge Steenuilen die in hun geboortegebied bleven broeden

De succesvolle jongen (die zich als broedvogel in het studiegebied vestigden) werden verdeeld in twee groepen: zij die in hun geboortjaar werden geringd vóór, respectievelijk na de mediane ringdatum (de datum waarop 50% van alle in een bepaald broedseizoen geringde vogels is geringd). Hiermee worden de jongen dus verdeeld in een vroeg en een laat geboren helft. Uit tabel 3 blijkt dat een iets grotere fractie van de vroeg geringde Steenuilen in de jaren erna lo-

Tabel 3. Classificatie van vroeg- en laat in het seizoen geboren jongen aan de hand van de jaarlijkse mediane ringdatum (MRD) het aantal daarvan dat als broedvogel werd teruggevangen in het onderzoeksgebied. *Classification of early and late born nestlings relative to yearly median ringing date (MRD) and number of those that was retrapped within the study area as breeding adult.*

jaar year	N geringd N ringed	MRD	geringd als nestjong op na MRD ringed as nestling on after MRD			broedend teruggevangen op na MRD retrapped as breeder on after MRD		
			voor before			voor before		na MRD after MRD
1974	93	05.06	35	15	43	8	3	1
1975	76	12.06	35	6	35	6	0	4
1976	94	11.06	40	13	41	10	1	4
1977	172	08.06	75	25	72	12	5	9
1978	139	11.06	68	2	69	2	0	3
1979	145	16.06	69	8	68	6	0	4
1980	169	13.06	84	14	71	12	1	3
1981	119	13.06	59	6	54	3	1	6
1982	105	12.06	52	17	36	4	0	1
1983	109	09.06	53	7	49	5	0	3
1984	65	11.06	31	12	22	3	0	2
1985	79	15.06	35	6	38	1	1	2
1986	50	15.06	25	-	25	5	0	3
1987	62	12.06	24	10	28	3	0	4
1988	83	11.06	40	9	34	3	0	4
totaal total	1560		725	150	685	83	12	53
% van aantal geringd % of number ringed						11.5		7.7

caal als broedvogel werd teruggezien (11% vs. 8%). Dit verschil is significant; het verband is echter erg zwak ($\chi^2_1=5.56$, $P<0.05$; Cramer's $V=0.06$).

DISCUSSIE

Het verloop van de dispersie van jonge Steenuilen

In het algemeen verlaten jonge Steenuilen het ouderlijk territorium op een leeftijd van twee tot drie maanden; soms worden ze op die leeftijd zelfs al op enkele tientallen kilometers afstand teruggevonden (Schönn *et al.* 1991). Om inzicht te verkrijgen in het seizoensverloop van steenuilendispersie in Nederland hebben we de via het Vogeltrekstation verzamelde terugmeldingen van in het onderzoeksgebied als nestjonge geringde Steenuilen geanalyseerd ($N=436$). In juli vertoefden verreweg de meeste jongen nog in of zeer dicht bij het ouderlijk territorium; ze zijn dan nog afhankelijk van ouderzorg. In augustus werd meer dan de helft al buiten het territorium teruggemeld, in september lag de mediane waarde voor de afstand op 3 km, in oktober was dat 10.5 km en in december bedroeg de mediane afstand 4 km. Deze cijfers hebben vooral betrekking op van doodgevonden vogels. Aan het begin van het nieuwe broedseizoen werd de uiteindelijke gemiddelde afstand (ca. 6 kilometer) bereikt. Dan omvat de groep teruggemelde jonge Steenuilen naast

dood gevonden exemplaren ook teruggevangen eerstejaars broedvogels. De afstandspiek in oktober werd ook gevonden in Duitsland (Eick 2003, Zens 2005) door middel van telemetrisch onderzoek.

Eick stelde vast dat zijn vier gezenderde jonge Steenuilen alleen tussen zonsondergang en zonsopkomst op pad gingen. Eén vogel ondernam tussen begin september en eind oktober vijf langere tochten, steeds in een andere richting. De vogel in kwestie (een wijfje) legde in totaal minstens 150 km af en passeerde daarbij regelmatig bossen en autowegen. Het langste in een nacht afgelegde deeltraject bedroeg maar liefst 42 km. Tot eind oktober keerde deze uil na elke meerdaagse verplaatsing terug naar het geboorteterritorium (Eick 2003). Ook Zens (2005) vond in zijn onderzoeksgebied in de Voreifel dat jonge Steenuilen juist in de maand oktober het ouderlijk territorium verlaten en dan grote omzwervingen kunnen maken. Daarbij zwierven ze overigens minder ver uit dan bij Eick het geval was. Zens schrijft dit verschil toe aan het feit dat Eick zijn onderzoek deed in een optimaal steenuilgebied in het Neckarbekken (5 broedparen per km^2). Hij vermoedt 'dichtheidsstress' als oorzaak voor de grotere verplaatsingen bij Eick, mogelijk in combinatie met een gebrek aan geschikt steenuilhabitat in aangrenzend gebied.

Na drie aanvangsjaren met ruim 200 geringde vogels bleek in de jaren 1977-1989 gemiddeld zo'n 69% en maxi-



Vrouwje Steenuil met broedvlek. *Female Little Owl with breeding patch.*



Pauline van Marie

Jonge mannetjes en vrouwtjes Steenuilen verschillen in dispersieafstanden, waarbij mannetjes zich later significant dichterbij hun geboorteplek vestigden dan vrouwtjes. *Young male Little Owls settled significantly closer to their natal nest site than females and were more often found to breed in the study area.* 7 april 2006, Beuningse uiterwaarden Gld.

maal 79% van het aantal in ons onderzoeksgebied teruggevangen Steenuilen in een van de jaren ervoor te zijn geringd, hetzij als adult, hetzij als nestjong.

Het feit dat in doorsnee 31% van de volwassen Steenuilen niet geringd bleek te zijn kan op grond van de hierboven aangehaalde gegevens voor een deel worden verklaard uit immigratie van ongeringde Steenuilen van buiten het onderzoeksgebied. Behalve deze immigranten zal ook een deel van de jonge en volwassen Steenuilen uit het onderzoeksgebied ongeringd zijn gebleven. Zeker is namelijk dat een deel van de broedende vogels zich op onbereikbare plaatsen ophield, bijvoorbeeld onder daken of te diep in de nestboom. Deze paren leverden bovendien in een aantal geval-

len nog onbekende jongen die later mogelijk deel uit zijn gaan maken van de broedpopulatie. Ten slotte waren mannetjes bij de controle van nestholtes vaak afwezig, terwijl in de beginjaren van het onderzoek zeker nog niet alle territoria in beeld zullen zijn geweest.

De meeste (65%) van de binnen het onderzoeksgebied teruggevonden jongen werden al in het eerstvolgende broedseizoen als broedvogel in het onderzoeksgebied teruggevangen. Vermoedelijk is het aandeel Steenuilen dat in het eerste levensjaar begint te broeden nog groter, omdat niet alle broedvogels werden gevangen. In één geval werd bijvoorbeeld een als jong geringde Steenuil pas voor het eerst na acht jaar als broedvogel teruggevonden, op slechts

550 m afstand van zijn geboorteplaats! Waar dit mannetje in de tussengelegen tijd heeft vertoefd is niet zeker, al ligt het gezien de territoriumvastheid voor de hand dat hij steeds heeft weten te ontsnappen aan de nestcontroles en vangacties. Een andere verklaring kan zijn dat niet alle jonge vogels al meteen in het eerste jaar een vacant territorium hebben weten te bezetten; zij hebben wellicht een of meer jaren deel uitgemaakt van een 'surpluspopulatie'. De in een aantal gevallen snelle vervanging na het met behulp van netten wegvangen van één der territoriumhoudende partners (Fuchs, ongepubliceerd materiaal) is een aanwijzing voor het bestaan van zo'n surpluspopulatie.

Uitwisseling met andere populaties

Op voorhand bestond het vermoeden dat er regelmatig uitwisseling zou plaatsvinden tussen Steenuilen binnen en buiten het onderzoeksgebied. Onze gegevens bevestigen dit ook. Slechts een zeer klein deel van de door ons geringde jonge vogels werd later (ver) buiten het onderzoeksgebied teruggemeld; 13 jonge Steenuilen zouden gezien de locatie en de datum waarop zij (dood) werden teruggemeld een of meer jaren buiten de Midden-Betuwe kunnen hebben gebroed. Slechts twee in het onderzoeksgebied broedend aangetroffen vogels waren erbuiten als nestjong geringd. Tot omstreeks 1990 was er elders in Nederland echter nog nauwelijks sprake van steenuilonderzoek en -bescherming. Aantal en lot van uit het onderzoeksgebied geëmigreerde Steenuilen zijn dus zo goed als volledig onbekend gebleven, en andersom zullen de meeste van de eventuele immigranten niet zijn geringd.

Overtuigende bewijzen voor uitwisseling tussen (deel)populaties komen uit meer actuele gegevens, verzameld door diverse actieve groepen in de Achterhoek. Over en weer worden met enige regelmaat Steenuilen aangetroffen die zijn geringd in het werkgebied van een van de andere groepen; deze individuen blijken regelmatig te worden teruggemeld op meer dan 10 km van de plek waar ze werden geringd (Frans Stam & Ronald van Harxen). Recent is een toename vastgesteld van het aantal steenuilterritoria in Zeeuws-Vlaanderen. De toename lijkt voor een belangrijk deel te kunnen worden toegeschreven aan immigratie vanuit de aangrenzende goede steenuilgebieden in Belgisch Vlaanderen; een onderbouwing op basis van ringgegevens ontbreekt echter (De Smet 2007). Ook in de literatuur zijn bewijzen voor een zekere uitwisseling tussen populaties te vinden. Zo onderzocht Génot gedurende 20 jaar een steenuilpopulatie in de noordelijke Vogezes (Frankrijk), bestaande uit drie onderscheiden clusters. De Steenuilen uit deze clusters bleken onderling genetisch sterk verwant. Er bleek sprake van immigratie vanuit de Duitse populatie rond Blesgau (Saarland); de gemiddelde afstand die zeven juvenielen daarbij hadden agelegd bedroeg 18.5 km (Génot

2005). De gemiddelde dispersieafstand (2689 m) die wij in ons onderzoeksgebied aantreffen moet dus worden gezien als een minimum, omdat ze werd beperkt door de omvang van het onderzoeksgebied.

Mate van dispersie

De gemiddelde vestigingsafstand van de *binnen het onderzoeksgebied* als broedvogel teruggevangen Steenuilen bedroeg bij 84 mannetjes 2095 m, en bij de 61 wijfjes 3510 m. De afstanden waarop de Betuwse jonge Steenuilen als broedvogel worden teruggevonden zijn wat betreft de mannetjes redelijk in overeenstemming met de resultaten van onderzoek naar de dispersie van Steenuilen elders; voor jonge vrouwtjes worden in de literatuur ongeveer twee maal zo grote vestigingsafstanden gemeld. In Westfalen (Duitsland) vonden Kämpfer & Lederer (1988) een gemiddelde vestigingsafstand van 2300 m voor jonge steenuilmannetjes, waarvan 25% binnen 800 meter, tegen 6300 meter voor de wijfjes, waarvan 25% binnen 3600 m. In zijn onderzoek naar een steenuilpopulatie in de Voreifel vond Zens (2005) vestigingsafstanden van gemiddeld 3800 m bij de mannetjes, tegen 6800 m bij de wijfjes; 63% van de jonge mannetjes en 35% van de wijfjes werden teruggevonden binnen 5 km van de geboorteplek. Ook bij vele dagroofvogels zijn verschillen in vestigingsafstand tussen de geslachten gevonden (Newton 1979). Newton vermoedt dat dit te maken heeft met het tegengaan van inteelt.

Het aantal jonge Steenuilen dat zich binnen de onderzochte broedpopulatie wist te vestigen varieerde van jaar tot jaar. Wij vonden een dieptepunt in het broedseizoen dat volgde op de lange en sneeuwrijke winter van 1978/79. Slechts 2% van de in 1978 geboren Steenuilen werd in 1979 als broedvogel in het onderzoeksgebied teruggezien. Ongetwijfeld heeft deze winter een zware tol geëist onder de Steenuilen in het gebied, wellicht vooral onder de minder ervaren eerstejaars. Exo (1988) vond in Midden-Europa een extreem hoge sterfte in strenge winters; volgens hem kunnen Steenuilen maximaal een periode van 2 à 3 weken zonder voedsel nog wel overleven vanwege een geringe energiebehoefte in de winterperiode, maar leveren langere periodes (zoals in 1978/79) problemen op voor de uilen.

Jonge Steenuilen bleken zich in het tweede deel van de onderzoeksperiode in geringere mate als broedvogel in het onderzoeksgebied te vestigen. Een mogelijke verklaring hiervoor is gelegen in het destijds op grote schaal verdwijnen van natuurlijke nestgelegenheid door het rooien van boomgaarden en de verwaarlozing van knotbomen. Wat de 'overtollige' jongen precies hebben gedaan is niet duidelijk. Omdat zich in omringende gebieden gedurende de jaren tachtig van de vorige eeuw geen toename heeft voorgedaan, is de kans groot dat deze jongen zijn gestorven voordat ze zich als broedvogel hebben kunnen vestigen.

Kenmerken van jonge broedvogels in de ouderpopulatie

Onze hypothese was dat vroeg uitgevlogen jonge Steenuilen later in het jaar meer kans op succes hebben in de onderlinge concurrentie om vacante plekken in de broedpopulatie. Zij zijn immers al meer ervaren dan late jongen op het moment dat in de nazomer de dispersie op gang komt. Hierbij gaan we ervan uit dat individuen er baat bij hebben om zich dicht bij de geboorteplaats te vestigen, omdat reizen door onbekend terrein vrijwel zeker risico's met zich meebrengt. Inderdaad vestigden zich gedurende ons onderzoek relatief meer vroeg geboren dan laat geboren jongen binnen de eigen populatie.

DANKWOORD

Wij danken Dick Gussinklo en Jan Burgers (ex-medewerkers RIN-Arnhem) voor hun bijdrage aan het veldwerk gedurende vele jaren, Hans Schekkerman (Vogeltrekstation) voor het leveren van aanvullende terugmeldingsgegevens, Ester Spooen & Connie de Boer voor de statistische bewerkingen en Adriaan Fuchs, Ruud Vlek en Willem van Manen voor het kritisch doornemen van eerdere versies van dit artikel.

Piet Fuchs, Reeboklaan 6, 6705 DB Wageningen, fuchs-saveur@planet.nl

Joep van de Laar, David Ben Goerionstraat 3, 3573 XL Utrecht, joepvandelaaar@steenuil.nl

LITERATUUR

- Eick M.J. 2003. Habitatnutzung und Dismigration des Steinkauzes *Athene noctua*. Diplomarbeit, Universität Hohenheim.
- Exo K.-M. 1988. Jahreszeitliche ökologische Anpassungen des Steinkauzes. *Journal für Ornithologie* 129: 393-415.
- Fuchs P. 1982. Hoogstamboomgaarden en Steenuilen. *Het Vogeljaar* 30: 241-250.
- Fuchs P. 1986. Structure and functioning of a Little Owl *Athene noctua* population. In: *Jaarverslag 1985*, 113-126. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Arnhem, Leersum en Texel.
- Génot J.C. 2005. La Chevêche d'Athéna, *Athene noctua*, dans la Réserve de la Biosphère des Vosges du Nord de 1984 à 2004. *Ciconia* 29: 1-272.
- Glutz von Blotzheim U.N. & K.M. Bauer 1980. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, Band 9. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- Kämpfer A. & W. Lederer 1988. Dismigration des Steinkauzes *Athene noctua* in Mittelwestfalen. *Vogelwelt* 109: 155-164.
- Newton I. 1979. *Population Ecology of Raptors*. T. & A.D. Poyser, Berkhamsted.
- Schönn S., W. Scherzinger, K.-M. Exo & R. Ille. 1991. Der Steinkauz. Die neue Brehm-Bücherei, Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt.
- de Smet A.R.G. 2008. Onderzoek naar de verspreiding van de Steenuil in Zeeland 2007. *Athene* 13: 54-68.
- Zens K.W. 2005. Langzeitstudie (1987-1997) zur Biologie, Ökologie und Dynamik einer Steinkauzpopulation (*Athene noctua* SCOP. 1769) im Lebensraum der Mechernicher Voreifel. Dissertation, Rheinischen Friedrich-Wilhelm-Universität, Bonn.

Dispersal and settlement of young Little Owls *Athene noctua*

During 1972-1989 a population of Little Owls was studied in the Central Betuwe, an area between the Lower Rhine and Waal rivers in the province of Gelderland measuring 100 km² (Fig. 1). The study was initiated to estimate the impact of changes in landscape (disappearance of tree orchards) and agricultural practice on density and reproduction of the species. This article focuses on the dispersal and the chances of settlement of young Little Owls in their natal area.

After three years of ringing nestlings and adults, 56-79% of the trapped adults was found to have been ringed earlier (Tab. 1). Breeding adults mostly stayed in the same breeding territory: only 6% of 352 retrapped birds moved to a different territory in the course of the study. The largest distance was covered by a female resettling 1600 m from her previous breeding site. Of the ringed nestlings only 8% was recovered breeding within the study area, most of them (65%) in their first year (Tab. 2). Nestlings found breeding within the study area settled on average at 2689 m from their place of birth; this must

be regarded as a minimum since birds moving out of the study area were less likely to be detected. Altogether the results point out that young Little Owls are highly resident and adults show high territory fidelity.

Males tended to stay closer to their natal nest (Fig. 2), and were more often found breeding within the study area than females (35% vs. 15%). Young born in the more strongly degraded landscape of the western part of the study area dispersed further than young from the more intact eastern part, probably reflecting that birds in the western part have to cover a larger distance to meet suitable breeding habitat. Recruitment rate of nestlings (as breeding adult) fluctuated with winter severity. Of young hatched in 1978 (followed by a severe winter with 36 days of snow cover), only 4% were found breeding in later years, contrasting with 12-14% found in earlier and slightly less than 10% in later years (Tab. 2). Young that were born early in the season more often settled within the study area (11%) than young born late (8%; Tab. 3).