

De figuren missen nog



LowRes
André
Eijkenaar

Foto: André Eijkenaar

Over-leven bij de steenuil: inzichten vanuit de populatiedynamica

Caspar A. Hallmann^{1,3}, Ruud P.B. Foppen^{2,3}

De ontwikkeling van een populatie wordt door verschillende demografische componenten bepaald, zoals overleving, reproductie en leeftijd waarop reproductie begonnen wordt. Binnen deze demografische componenten kan vaak ook onderscheid gemaakt worden tussen de verschillende leeftijdsklassen van de individuen, bijvoorbeeld tussen juveniele en adulten. Tevens kan immigratie en emigratie een invloed hebben op de lokale populatiestand.

¹Radboud universiteit Nijmegen ²Vogelbescherming, ³Sovon Vogelonderzoek



Bij de Steenuil zijn zowel overleving als reproductie goed onderzocht. In Le Gouar et al. (2011) bijvoorbeeld wordt de overleving van Steenuilen als eerstejaars en adult individu vergeleken met de nationale populatietrend. Zij tonen aan dat variatie in jaarlijkse populatie-ontwikkeling het best verklaard wordt door overleving gedurende zowel het eerste levensjaar als in de adultenfase. Ze concluderen tevens dat lage eerstejaars overleving, met name in de vroege juveniele fase, gevolgd door een lage overleving van volwassen vogels in strenge winters, de recente achteruitgang van de Steenuilen kunnen verklaren.

Deze analyse over de periode (1973-2006) is zeer inzichtelijk en vormt een mooi voorbeeld van hoe de variatie in milieuomstandigheden vertaald kan worden naar jaar-op-jaar variatie in populatie-aantallen. Echter, deze analyse kan niet laten zien hoe de lange-termijnperspectieven zijn, uitgaande van de huidige demografische ontwikkelingen. Hoe zal de Steenuilpopulatie zich ontwikkelen bij huidige sterfte en reproductie? Daarnaast is het ook interessant om niet alleen te kijken naar één demografische factor, zoals overleving, maar dat (relatief) te vergelijken met veranderingen in andere demografische processen zoals de reproductie. Soorten kennen namelijk buffermechanismen in hun levenscyclus waardoor eventuele variatie in een of meerdere demografische processen goed kan worden opgevangen door veranderingen in andere demografisch processen. Zo hoeft de geconstateerde variatie in de juveniele overleving op zichzelf nog niet een groot gevaar te betekenen voor de populatie op de langetermijn, mits reproductie en adulten overleving voldoende hoog zijn. Om dit soort processen goed te kunnen beoordelen moet men de gehele levenscyclus in een analyse betrekken. Dit kan door middel van het inzetten van een populatiemodel. Hiermee kan men de onderliggende componenten met elkaar laten contrasteren. Daarna kan vervolgens de gevoeligheid van de populatiegroei voor veranderingen in de onderliggende demografische processen, zoals reproductie en overleving, gekwantificeerd worden.

De meest recente modelontwikkelingen op dit gebied bieden ook de mogelijkheid om de jaarlijkse variatie te kunnen betrekken in de analyses door middel van het uitvoeren van zogenaamde

stochastische analyses (stochastisch verwijst naar toevalsprocessen). Deze geïntegreerde aanpak is enkel mogelijk als we dus ook over alle demografische processen kennis beschikken. Gelukkig is de Steenuil een goed bestudeerde soort waarvan gedetailleerde gegevens beschikbaar zijn. In deze bijdrage willen we resultaten laten zien van een analyse van de invloeden van reproductie, juveniele en adulte overleving op de jaarlijkse populatie-ontwikkeling. We bespreken deze in relatie tot de resultaten zoals die in het eerder genoemde artikel van Le Gouar et al. (2011) zijn gepresenteerd.

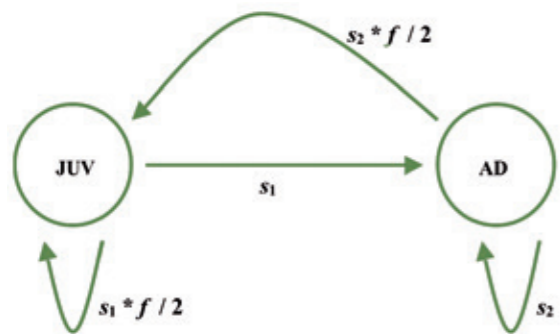
Methode

Het populatiemodel

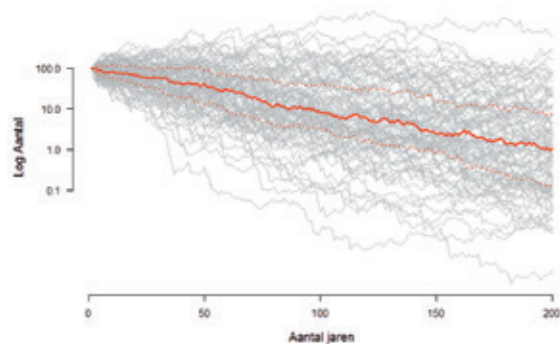
In deze studie wordt gebruik gemaakt van een leeftijdsgestructureerd populatiemodel (een zogenoemde Leslie matrix; Caswell 2001), waarbij er onderscheid gemaakt wordt tussen 1ste jaars, en adulte Steenuilen. Dit onderscheid wordt voornamelijk gemaakt omdat juvenielen een lagere overleving hebben ten opzichte van adulten. Het model biedt de mogelijkheid om de populatie-aantallen (aantal Steenuilen in juveniele en volwassen stadium) van het ene jaar naar het volgende te relateren via de onderliggende demografische processen, namelijk overleving en reproductie (zie nader bijlage 1 voor gebruikte formules). Figuur 1 laat schematisch de modelopbouw zien. Juveniele en adulten Steenuilen overleven eerst tot het volgende broedseizoen met voorbepaalde overlevingskansen (respectievelijk s_1 en s_2), en reproduceren vervolgens gemiddeld f jongen per paar. De reeds beschikbare overlevingsschattingen (Le Gouar et al. 2011), en reproductieschattingen (bron: Sovon; zie ook Stroeken et al. 2009) voor de jaren 1988-2007 worden benut om het model te parametriseren.

Modelanalyse

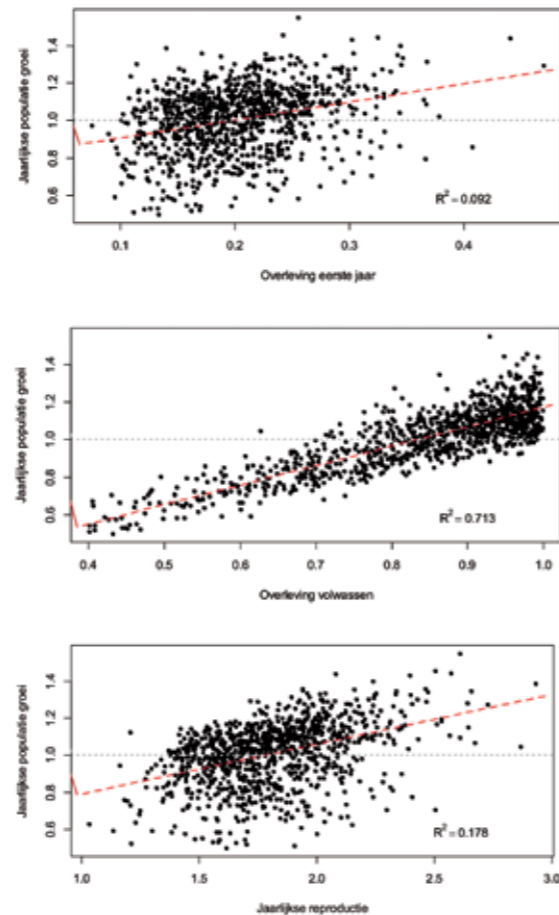
Aangezien we beschikken over jaarlijkse schattingen van elk van de parameters, en dus niet hoeven te volstaan met een gemiddelde over de gehele periode, kunnen we een stochastische analyse uitvoeren. Met stochastisch wordt bedoeld dat er rekening gehouden wordt met al dan niet toevallige jaarlijkse fluctuaties in overleving en reproductie.



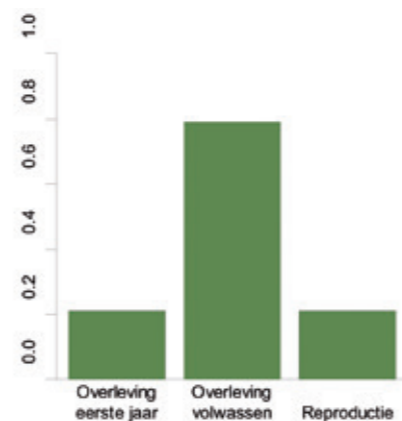
Figuur 1. Een levenscyclus diagram voor de Steenuil, waarin twee stadia (juvenile en volwassen vogels) onderscheiden worden. Van jaar op jaar worden juvenile vrouwtjes (JUV) volwassen met overlevingskans s_1 , en reproduceren $f/2$ nieuwe vrouwtjes. Volwassen vogels (AD) overleven met kans s_2 en reproduceren $f/2$ nieuwe vrouwtjes.



Figuur 2. Stochastische projecties van 100 populatie-ontwikkelingen (uitgezet als natuurlijke logaritme van het aantal broedpaar) over een periode van 200 jaar. De rode lijnen geven het gemiddelde en de 25% en 75% betrouwbaarheidsintervallen over de gesimuleerde sets. Volgens de simulaties neemt de populatie jaarlijks met 2.4% af.



Figuur 3 Relatie tussen gesimuleerde demografische parameters en jaarlijkse populatiegroei. Boven voor de adultensterfte, midden voor de juvenielensterfte en onder voor de reproductie. Variatie in populatiegroei wordt het beste verklaard door verschillen in overleving van volwassen vogels. R^2 waarden geven een maat van correlatie aan die varieert tussen -1 en 1. Waarden dicht bij 1 betekenen een hogere correlatie tussen de variabelen.



Figuur 4 Elasticiteit van jaarlijkse populatiegroei op grond van veranderingen in diverse demografische componenten. De grootste elasticiteit wordt behaald door adultenoverleving, hetgeen betekent dat de populatiegroei het meest gevoelig is voor proportionele veranderingen in die parameter.

Hiermee kan variatie in overleving en reproductie vertaald worden naar variatie in populatieontwikkeling.

Als eerste stap worden er, gebaseerd op de waargenomen waarden in de jaren 1988-2007, overlevingsgetallen voor juveniele en adulte vogels, en reproductiegetallen gesimuleerd. Op basis hiervan wordt een groot aantal Leslie matrices gegenereerd ($n=1000$), die vervolgens in willekeurige volgorde achter elkaar geplaatst worden. Hiermee wordt uiteindelijk een willekeurige populatie-ontwikkeling over tijd gesimuleerd. **Het gehele hierboven genoemde proces wordt een groot aantal keer herhaald ($n=100$) om een zo groot mogelijke steekproef van mogelijke langetermijn populatie-ontwikkelingen te kunnen bestuderen.**

De jaarlijkse willekeurige gesimuleerde overleving en reproductie getallen, worden bekeken in relatie tot de jaarlijkse populatie groeisnelheid, om zo inzichten te bieden over langetermijn populatie-ontwikkeling van de Steenuil in Nederland bij huidige (1988-2007) overleving en reproductie getallen. Als laatste bekijken we de *elasticiteit* van de populatiegroei voor veranderingen in onderliggende demografische componenten, namelijk juveniele en adulte overleving, en reproductie. De elasticiteit is een relatieve maat die aangeeft hoe gevoelig de jaarlijkse populatiegroefactor is naar proportioneel evenredige veranderingen in elk van de onderliggende demografische parameters. De populatie-ontwikkeling zal het meest gevoelig zijn voor veranderingen in de parameter met de hoogste elasticiteit ten opzichte van de andere parameters.

Resultaten

Gemiddeld overleeft 21% van de Steenuilen hun eerste jaar en 78% jaarlijks de daarop volgende jaren. Dat is vergelijkbaar met de getallen van Le Gouar et al. (2011), hetgeen uiteraard niet verwonderlijk is. Gemiddeld vliegen er 1,81 ($SD=0,26$) jongen per paar uit (inclusief 10% mislukking correctie voor gebrek aan nacontroles; zie Stroeken et al 2009), en 2,71 ($SD=0,25$) per succesvol nest. Afgezien van jaarlijkse variatie, leiden deze gemiddelde waarden met behulp van het model tot een jaarlijkse populatiegroeisnelheid van $\lambda=0,967$, hetgeen wil zeggen dat de populatie jaarlijks 3,3% afneemt. Bij $\lambda=1,000$ is de populatie

stabiël; bij een lagere waarde neemt de populatie af en bij een grotere waarde neemt de populatie toe. De berekende populatiegroeisnelheid benadert heel dicht de meest recente door SOVON en CBS berekende populatie trend 1990-2011 van $\lambda_{SOVON} = 0.97$ (bron: SOVON 2012). Ook de simulatie met de bestaande demografische cijfers levert een vergelijkbaar beeld op (figuur 1). Al met al lijkt de populatie onder de waargenomen reproductie en overleving in de jaren 1988-2007, een negatieve trend te vertonen.

Onze simulaties laten ook zien dat de jaarlijkse groei het meest beïnvloed lijkt te worden door overleving van adulten. De jaarlijkse variatie in overleving is het meest gecorreleerd met variatie in adulten overleving, **gevolgd** door juveniele overleving (figuur 2). Reproductie lijkt een veel mindere invloed te hebben op de stand. Uit de vergelijking van elasticiteit getallen voor elk van de demografische parameters blijkt dat de adultenoverleving verreweg de grootste elasticiteit heeft, en daarmee de grootste invloed op de stand (figuur 3). Een proportionele verandering in adulten overleving brengt dus veel meer te weeg dan een verandering in elk van de overige twee parameters.

Discussie

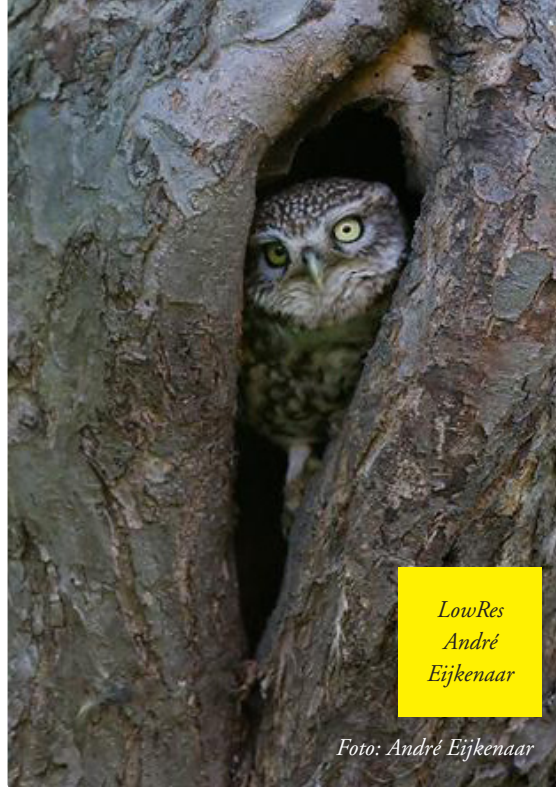
Hoe komt het nu dat uit de simulatiestudies blijkt de langetermijnoverleving van de Steenuil meer afhankelijk is van de adultenoverleving dan van de eerstejaarsoverleving, terwijl Le Gouar et al. (2011) constateerden dat beide factoren van vergelijkbaar belang waren? De huidige schattingen van demografische processen hebben betrekking op de periode 1988-2007, terwijl de analyses gepresenteerd in Le Gouar et al. (2011) betrekking hebben op de periode 1973-2007. Dit is dus inclusief de periode met de sterkste afname in populatie-aantallen en juvenielenoverleving (1975-1983). Onze analyse stelt immers de vraag waardoor de populatiegroei het meest wordt beïnvloed als de drie demografische factoren (met gemiddelde en variatie daarin) hetzelfde blijven als in de jaren 1988-2007. We kijken in de toekomst en niet retrospectief, zoals in Le Gouar et al. (2011), en we concluderen daarbij dat veranderingen in adultenoverleving proportioneel een groter effect zullen hebben op de jaarlijkse groei dan veranderingen in juvenielenoverleving of reproductie.

Daarbij wordt niet alleen naar het belang van overleving gekeken maar wordt ook een vergelijking gemaakt met reproductie.

Le Gouar et al. (2011) concludeerden ook dat strenge winters een effect hebben gehad op de overleving van volwassen vogels, met name koude en droge winters. Gecombineerd met de huidige resultaten kunnen we dus vaststellen dat de langetermijnoverleving van de Steenuil mogelijk sterk af zal hangen van de klimaatontwikkelingen in de toekomst.

Met een aantal processen is in deze analyse geen rekening gehouden. Zo is er geen rekening gehouden met de variatie in demografische getallen tussen verschillende gebieden, met een eventuele toename in de fluctuatie van klimaatgerelateerde factoren, met dichtheidsafhankelijke processen, die inwerken op reproductie en overleving en met immigratie-emigratie kansen. Het huidige model biedt wel de mogelijkheden om deze factoren in te passen indien er gegevens voorhanden zijn. Te denken valt met name aan klimaat- en landgebruikseffecten.

We kunnen de analyse tevens uitbreiden naar eerdere jaren door gebruik te maken van een populatiemodel dat de diverse gegevens integreert en daardoor in staat is om ontbrekende gegevens (zoals de reproductie vóór 1988) in te schatten. De huidige modellen zijn ook in staat om de effecten van adult- of uitvlieggewicht mee te nemen in de populatie-analyse. Dit is interessant om mogelijke effecten van conditie op de populatie-ontwikkelingen te kunnen inschatten. Hierbij dus ook de oproep om altijd biometrische waarden te meten bij het ringen van Steenuilen (ook adulten). Zie daarbij ook de handleiding (van Harxen & Stroeken 2011). Hopelijk zullen een toename in het aantal en kwaliteit van de gegevens en een betere duiding van de betekenis van verschillende aspecten (uitvlieggewicht en adultgewicht) door gebruik van geavanceerde modellen ons in de nabije toekomst nog beter leren waar de knelpunten precies zitten bij de Steenuil. Dat zal ons zeker kunnen helpen bij het formuleren van effectieve beschermingsmaatregelen. Tevens biedt ons dit de mogelijkheid om bij ongewenste ontwikkelingen deze tijdig te signaleren en zo mogelijk maatregelen te nemen.



LowRes
André
Eijkenaar

Foto: André Eijkenaar

Literatuur

- Caswell H. 2001. Matrix Population Models: Construction, Analysis and Interpretation. Second Edition. Sinauer Associates Inc. Sunderland. USA.
- van Harxen R. & Stroeken P 2011. Handleiding broedbiologisch onderzoek Steenuil. Uitgave STONE. Steenuilenoverleg Nederland, Heiloo
- Le Gouar P.J., Schekkerman H., van der Jeugd H P., Boele A., van Harxen R. Fuchs P., Stroeken P. & van Noordwijk A.J. 2011. Long-term trends in survival of a declining population: the case of the little owl (*Athene noctua*) in the Netherlands. *Oecologia* 166:369-379.
- Stroeken P, van Harxen R., van Turnhout C. & Nienhuis J. 2009. Reproductie van de Steenuil in Nederland in de periode 1977-2007. *Athene* 13: 51-59

Bijlage 1 Modelleren met de Leslie-matrix

Formeel schrijven we

$$\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{A} \mathbf{n}(t)$$

(Caswell 2001), waarbij $\mathbf{n}(t)$ de populatie vector (aantal steenuilen in juveniele en volwassen stadium in jaar t), en \mathbf{A} een Leslie matrix :

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} s_1 f / 2 & s_2 f / 2 \\ s_1 & s_2 \end{bmatrix}$$

waarbij s_1 en s_2 overleving in het eerste en daaropvolgende jaren respectievelijk, en f de reproductie factor (aantal jongen per broedend vrouwtje). Een levenscyclus diagram is opgenomen in figuur 1.