



Waar zit de bottleneck in de overleving van jonge Steenuilen?

Henk van der Jeugd, Glenn Dubois & Pascaline le Gouar Vogeltrekstation - Centrum voor vogeltrek en demografie, NIOO-KNAW. Postbus 40, 6666 ZG Heteren, h.vanderjeugd@nioo.knaw.nl

Foto's: Ronald van Harxen (tenzij anders vermeld)

De Steenuil is als broedvogel in Nederland en een aantal andere Noordwest-Europese landen sterk afgenomen. In 1998-2000 waren naar schatting nog maar 5.500-6.500 paren in ons land aanwezig, tegen 8.000-12.000 paren in 1979-85 (SOVON 2002). Om een strategie te kunnen ontwikkelen om de afname van de Steenuil te stoppen heeft in de periode 1998-2009 in het kader van diverse projecten onderzoek plaatsgevonden. Uit het meest recente onderzoek is gebleken dat er gedurende de laatste drie decennia sprake is van twee cruciale trends die zeer relevant zijn voor de bescherming en instandhouding van de populatie Steenuilen in Nederland: het nestsucces, het aandeel nesten waarbij tenminste één jong succesvol uitvliegt, vertoont een sterk dalende tendens (Stroeken et al. 2009, van Turnhout et al. 2009), en de overleving van jonge Steenuilen gedurende het eerste jaar na het uitvliegen is afgenomen (LeGouar et al. 2010).



steenuil 3

De oorzaken van de afname van het nestsucces liggen mogelijk in het ouderlijk territorium waar gedurende de broedperiode alle voedsel voor de opgroeiende jongen wordt verzameld door de ouders (van den Bremer et al. 2009), maar kan ook te maken hebben met een dalende conditie van de oudervogels, waardoor deze minder goed in staat zijn om de energetisch zware periode waarin de jongen opgroeien succesvol te volbrengen. Wanneer gedurende het eerste levensjaar de daling van de overleving van de uitgevlogen jongen met name speelt is op dit moment onbekend. Om op die vraag een antwoord te kunnen geven is een nadere analyse van alle beschikbare ringgegevens zoals reeds gebruikt door le Gouar et al. (2010), uitgebreid met gegevens uit de jaren 2008 en 2009, uitgevoerd. De nieuwe analyse spitst zich volledig toe op het eerste levensjaar van de jonge Steenuilen, vanaf het moment van ringen. Hiervoor is het materiaal in periodes van één maand opgedeeld teneinde de overleving per maand te kunnen analyseren. Daarnaast is gekeken naar de gerapporteerde doodsoorzaken van gevonden Steenuilen.

In het eerste levensjaar van een jonge Steenuil spelen zich een aantal belangrijke processen af. Na het uitvliegen blijven de jonge uiltjes eerst enkele maanden in het ouderlijk territorium waar ze nog gevoerd worden door hun ouders. Kort nadat ze stoppen met bedelen beginnen de jonge uilen het territorium te verlaten, eerst kleine uitstapjes en allengs verder. Dit is het begin van de dispersieperiode waarin de uilen op zoek gaan naar een eigen territorium. Hoe lang deze periode duurt bij Steenuilen is slecht bekend. In de loop van de winter bemachtigt een deel een eigen territorium en in het eerste voorjaar kunnen ze broeden. Een groot deel van de vogels slaagt er echter niet in een territorium te bemachtigen en leidt een bestaan in de periferie (zogenaamde "floaters"). Deze uilen kunnen open gevallen plekken snel opvullen en alsnog tot broeden komen in een later jaar, of gaan dood zonder ooit gebroed te hebben. De vraag is tijdens welke van de drie hierbovengenoemde fases (ouderlijk territorium, dispersie en vestiging) de overleving het laagst is, en in welke fase de overleving is afgenomen.



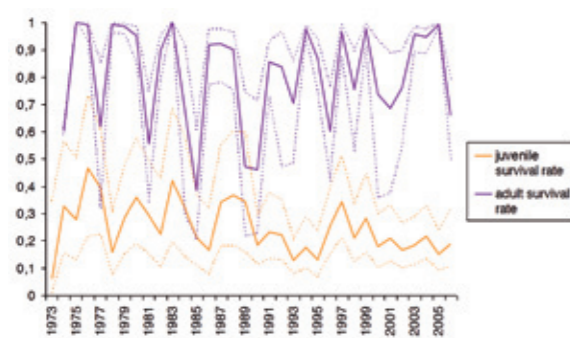
Werkwijze en gebruikte gegevens

De werkwijze tijdens het ringen van Steenuilen, en de hier gebruikte gegevensverzameling zijn reeds uitvoerig beschreven in le Gouar et al. (2010) en worden hier niet opnieuw beschreven. Uit de analyse van le Gouar et al. (2010) bleek dat de overleving van adulte Steenuilen sterk fluctueerde, maar niet was afgenomen, terwijl de overleving van jonge Steenuilen gedurende het eerste jaar wel is afgenomen gedurende de periode 1973 – 2007 (figuur 1).

Voor de huidige analyse zijn alle Steenuilen die in het nest werden geringd als jong geselecteerd, en gegevens uit 2008 en 2009 werden aan dit bestand toegevoegd. In totaal zijn 25 740 individuele geringde Steenuilen in de analyse gebruikt. Daarvan zijn er 1 876 in het eerste levensjaar teruggezien, teruggevangen of doodgevonden. Nog eens 973 individuen werden in een later jaar teruggezien, teruggevangen of doodgevonden. Het gebruikte model is gelijk aan dat zoals beschreven in le Gouar et al. 2010, waarbij onderscheid is gemaakt tussen twee regio's, en tussen waarnemingen of vondsten gedaan door ringers versus waarnemingen of vondsten gedaan door het publiek. Voor de

huidige analyse is het eerste jaar na ringen in twaalf periodes van één maand verdeeld, de waarnemingen die later zijn gedaan zijn gegroepeerd in één tijdsperiode.

Veruit de meeste jonge Steenuilen werden geringd in de laatste week van mei en de eerste week van juni. De twaalf maand-lange periodes zijn vanaf de gemiddelde ringdatum geteld en komen daarom niet exact overeen met de werkelijke kalendermaanden. Het aantal geringde en het aantal teruggemelde vogels is toegenomen gedurende de onderzoeksperiode 1973-2009. Daarom is het materiaal in twee delen gesplitst: terugmeldingen van vóór 1988, en terugmeldingen na 1988. In beide perioden varieerde het aantal terugmeldingen per maand. Zowel het aantal levend waargenomen vogels als het aantal doodgevonden vogels was hoog in de eerste maand na ringen. Voor een groot deel betreft het hier vogels die in het nest levend zijn afgelezen of dood gevonden. De terugmeldingen in deze eerste maand worden daarom in deze analyses



Figuur 1. Jaarlijkse overleving van de Steenuil in Nederland voor jonge en adulte vogels (gebaseerd op le Gouar et al. 2010). Er is een dalende trend waar te nemen voor de overleving van jonge Steenuilen.



buiten beschouwing gelaten aangezien deze waarnemingen reeds verwerkt zijn in het uitvliegssucces.

Het aantal doodgevonden steenuilen neemt gedurende het najaar gestaag af, terwijl er in beide perioden amper waarnemingen van levende vogels zijn. Dat komt doordat de vogels in deze periode zelfstandig worden, er geen nesten worden gecontroleerd en het aantal met behulp van mistnetten gevangen steenuilen zeer laag is. Tijdens de winter neemt het aantal doodgevonden Steenuilen toe en, met name in de periode 1988-2009, ook het aantal levend waargenomen vogels. Dat laatste is toe te schrijven aan het feit dat vanaf februari al nestcontroles worden uitgevoerd. Het aantal levend waargenomen Steenuilen tussentijd is hoog gedurende het volgende broedseizoen, wanneer veel jonge vogels tijdens hun eerste broedpoging in een nest worden afgelezen.

Met het computerprogramma E-Surge (Choquet et al. 2009) zijn schattingen berekend voor de overlevingskansen, meldkansen en transitiekansen tussen maanden, regio's en waarnemers (ringer versus publiek). In totaal zijn er 70 verschillende modellen doorgerekend waarmee verschillende hypothesen zijn getest. De modellen variëren in de verschillen tussen regio's voor wat betreft meldkans, transitie en overleving, en met name in de verschillen in overleving tussen verschillende maanden of groepen van maanden, waarbij een groot aantal modellen is getest variërend van een constante overleving gedurende het gehele eerste jaar tot een model waarin de overleving verschillend is tussen alle 12 maanden. Alle modellen zijn met elkaar vergeleken op basis van het Akaike Information Criterium (AIC), waarin de complexiteit van het model (het aantal verschillende parameters) en de nauwkeurigheid (de mate waarin het model de gegevens correct beschrijft) combineert, zodanig dat het beste model zo eenvoudig mogelijk is maar toch een goede representatie van de werkelijkheid is (Burnham & Anderson 1998).

Resultaten

Eerst is gekeken of met de nieuwe, uitgebreide dataset waarin onderscheid wordt gemaakt tussen de verschillende maanden gedurende het eerste levensjaar, en waarin alle waarnemingen na het eerste levensjaar op één hoop zijn geveegd, de eerder

verkregen resultaten van le Gouar et al. (2010) nog steeds kunnen worden bevestigd. Daartoe is in één van de modellen de overleving in het eerste jaar bewust constant gehouden tussen alle maanden, maar varieert deze per jaar. Dit leidt tot eenzelfde afname van de overleving tijdens het eerste jaar als eerder gevonden door le Gouar et al. (2010), en laat zien dat de hier gebruikte gegevensset en modelstructuur vergelijkbare resultaten opleveren. Vervolgens is gezocht naar het beste model dat de variatie in overleving binnen het eerste jaar beschrijft.

In de beste modellen met de laagste AIC waarde is de overleving tijdens het eerste jaar gesplitst in drie periodes: mei/juni, juni t/m november, november t/m mei (de vierde periode beschrijft de rest van het leven na het eerste jaar en blijft hier buiten beschouwing). De eerste periode, mei/juni, is niet informatief omdat deze sterk verweven is met het uitvliegssucces en wordt hier eveneens buiten beschouwing gelaten. De modellen verschillen van elkaar in de verschillende combinaties van constante en jaarspecifieke overlevingskansen, variërend van constant (overleving in alle jaren gelijk), via verschillende periodes tot modellen waarin de overleving volledig jaarspecifiek is. In de beste drie modellen is de overleving gedurende de maanden november t/m mei verschillend tussen twee periodes (1973-1987 en 1988-2009), of tussen alle jaren (tabel 1). Het beste model zonder verschil in overleving tussen de jaren eindigde op de vierde plaats

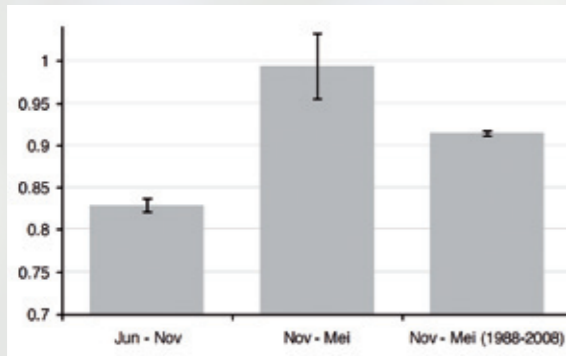
met een AIC waarde die 43 punten boven het beste model lag, en wordt daarom verworpen. De variatie in overleving is dus significant. Modellen waarin de variatie in overleving tussen jaren gereduceerd werd tot strenge versus zachte winters voldeden niet (plaats 17 en 21).

In het beste model, model 69, varieert de vangkans tussen regio's, maanden en twee periodes (1973-1987 vs. 1988-2009). De dispersie is constant in de tijd maar verschilt tussen regio's. De overleving is constant van half juni t/m half november, zowel tussen maanden als in de tijd (tussen jaren). De overleving is eveneens constant tussen half november t/m half mei, maar varieert in die maanden tussen jaren vanaf 1988. De belangrijkste conclusie uit dit beste model is dat de overleving gedurende de periode half november t/m half mei, d.w.z. gedurende de winter en het vroege voorjaar, afneemt vanaf 1988, terwijl deze daarvoor constant en hoog was. Tijdens de andere maanden is de overleving niet statistisch aantoonbaar veranderd in de tijd. De geconstateerde afname van de overleving gedurende het eerste levensjaar lijkt daarmee met name te spelen in de eerste winter en het daaropvolgende vroege voorjaar.

De gemiddelde maandelijkse overleving net na uitvliegen, gedurende de periode van half juni tot half november is het laagst. Daarna neemt de maandelijkse overleving toe (figuur 2). Wanneer de maandelijkse overlevingskansen cumulatief over de

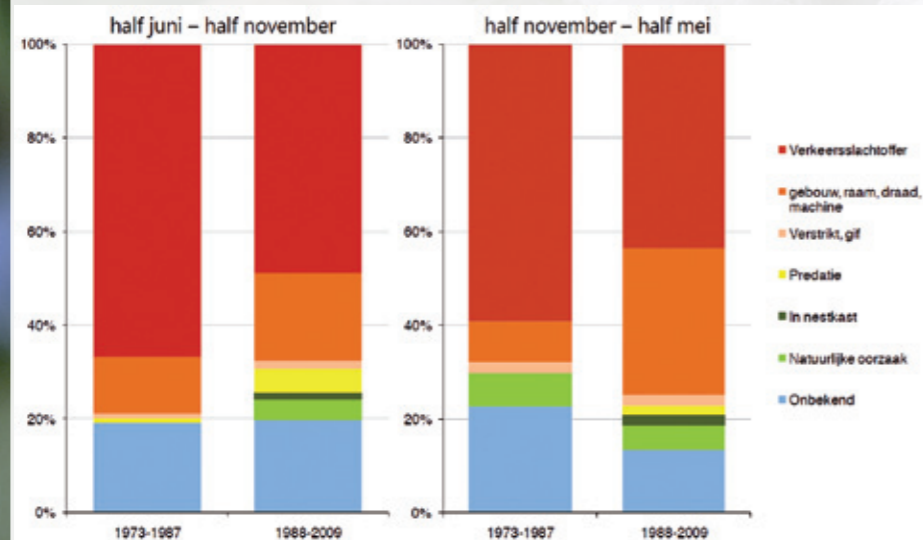
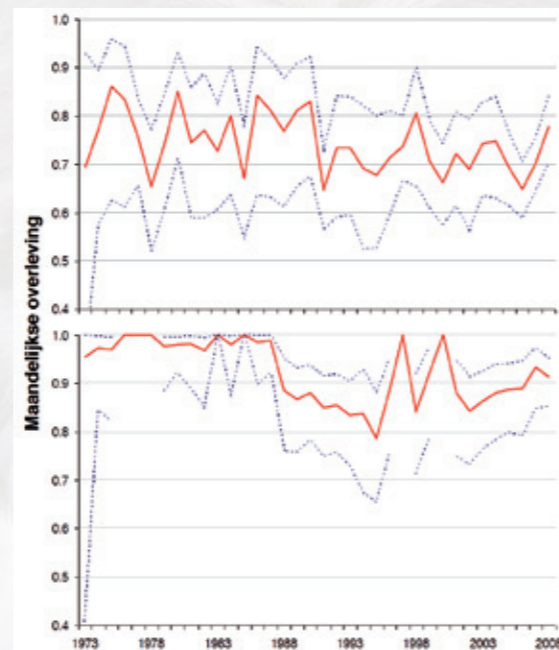
Model	Φmei/jun(1)	Φjun/nov(2-6)	Φnov/mei(7-12)	N par	Dev.	QAICc	Δ QAICc	Rank
M.69	jaar	constant	73:87, jaar 88->09	215	60 266	33 547	0	1
M.63	jaar	constant	jaar	229	60 256	33 570	23	2
M.70	jaar	winter	73:87, jaar 88->09	216	60 327	33 582	35	3
M.65	jaar	jaar	constant	229	60 294	33 590	43	4
M.67	73-87, 88-09	constant	73:87, 88:09	122	60 715	33 605	58	6
M.59	jaar	jaar	jaar	265	60 197	33 610	63	7
M.68	winter	constant	winter	124	60 730	33 617	71	17
M.58	winter	winter	winter	125	60 730	33 619	73	21

Tabel 1. Beste acht modellen waarin de overleving tijdens het eerste jaar gesplitst is in drie periodes. De eerste periode, mei/juni, is niet informatief omdat deze verweven is met het uitvliegssucces. De modellen verschillen van elkaar in de verschillende combinaties van constante en jaarspecifieke overlevingskansen, variërend van constant (overleving in alle jaren gelijk), via verschillende periodes tot modellen waarin de overleving jaarspecifiek is. In de beste drie modellen is de overleving verschillend tussen twee periodes of tussen alle jaren gedurende de maanden nov t/m mei (zie tekst).



Figuur 2. Gemiddelde maandelijkse overleving uit het beste model (model 69), waarin de overleving apart berekend wordt voor vier verschillende periodes binnen het eerste levensjaar. De overleving gedurende de eerste periode, van half mei tot half juni, is verweven met het uitvliegsucces en daarom niet informatief. De overleving net na uitvliegen, gedurende de periode van half juni tot half november is het laagst. Daarna neemt de maandelijkse overleving toe, maar deze toename is na 1988 beduidend minder (zie tekst).

Figuur 3. Gemiddelde maandelijkse overleving voor de periode juni-november (boven) en november-mei (onder) per jaar uit model 59. Hoewel het beste model (model 69) uitwijst dat de variatie tussen jaren in de periode juni-november, en in de periode november-mei voor 1988 niet significant is, worden hier de jaarspecifieke waarden gepresenteerd voor beide periodes ter vergelijking. De ogenschijnlijke afname van de maandelijkse overleving in de periode juni-november is niet significant. De overleving in de periode november-mei is echter significant lager vanaf 1988 in vergelijking met de periode daarvoor.



Figuur 4. Gerapporteerde doodsoorzaken voor de periode half juni-half november (links) en half november- half mei (rechts) voor de jaren 1973-1987 en 1988-2009. In beide periodes is de categorie “predatie” iets toegenomen, terwijl het aandeel “verkeersslachtoffers” is afgenomen. In de periode half november - half juni is de categorie “gebouw, raam, draad, machine” toegenomen.



verschillende periodes worden becijferd blijkt dat gedurende de eerste vijf maanden na uitvliegen, van half juni tot half november, slechts 39% van de jonge Steenuilen overleeft. Deze periode vormt daarmee een cruciale bottleneck in het leven van een Steenuil. Tijdens deze bottleneck wordt echter geen significante afname van de overleving waargenomen over de gehele onderzoeksperiode van 35 jaar (figuur 3). Na half november neemt de overleving toe. Cumulatief is deze overleving zelfs 96% tot half mei tijdens de eerste 15 jaren (1973-1987) van de onderzoeksperiode. Met andere woorden, tot en met 1987 overleefden vrijwel alle jonge Steenuilen de winter en het vroege voorjaar. Vanaf 1988 is de overleving tijdens deze periode echter sterk gedaald, en cumulatief bedraagt deze dan nog maar 59% (figuur 2, 3). Wanneer we de overleving voor de eerste en tweede periode van het eerste levensjaar met elkaar combineren zien we dat de totale overleving aanvankelijk 38% bedroeg, en dat deze vanaf 1988 is afgenomen tot gemiddeld 23%. Deze resultaten zijn vergelijkbaar met de cijfers die gerapporteerd werden door le Gouar et al. (2010).

Onder de gerapporteerde doodsoorzaken van Steenuilen die dood zijn gevonden tijdens hun

eerste levensjaar is het aandeel “verkeersslachtoffers” verreweg het grootst, met in alle jaren en beide periodes een aandeel van rond of boven de 50% (figuur 4). Opvallende verschuivingen zijn niet aanwezig. In beide periodes is de categorie “predatie” iets toegenomen, maar in absolute zin is deze categorie zeer klein. De meest opvallende verschuiving is de toename van de categorie “gebouw, raam, draad, machine” in de periode half november- half mei, van bijna 9 tot ruim 31% (figuur 4).

Discussie

De overleving van jonge Steenuilen is gedurende het eerste jaar het laagst gedurende de eerste vijf maanden na uitvliegen, van half juni tot half november. Cumulatief bedraagt de overleving over deze periode slechts 39%. Daarna neemt de overleving toe. Dit resultaat bevestigt wat er voor veel vogelsoorten over het algemeen wordt aangenomen (zie bijvoorbeeld Magrath 1991; Naef-Daenzer et al. 2001). In veel studies zijn er onvoldoende ringterugmeldingen verspreid over het eerste levensjaar om een analyse zoals de huidige uit te voeren. In dat opzicht zijn de hier gepresenteerde resultaten uniek.

Overleving tijdens de eerste maanden na uitvliegen is voor veel vogelsoorten een belangrijke factor die veranderingen in de populatiegrootte bepalen. Bewijs dat de overleving met name in de eerste weken of maanden van het leven van jonge vogels

laag is komt met name van studies waar gebruik is gemaakt van zenders. Een dergelijke studie aan Konijnvulpen (*Athene cunicularia*) in Noord Amerika bijvoorbeeld becijferde een overleving over de eerste drie maanden na uitvliegen van gemiddeld 55% (Todd et al. 2003). In een omvangrijke studie naar de overleving van jonge Bosuilen *Strix aluco* in Denemarken, waar 131 jonge Bosuilen gedurende zes onderzoeksjaren van zenders werden voorzien, wees Sunde (2005, 2008) predatie als de belangrijkste oorzaak van mortaliteit aan. Van de gezenderde jonge Bosuilen overleefde 64% de eerste twee maanden na uitvliegen, het merendeel van de gestorven uilen werd gepredeerd door vossen en marters, en later in het seizoen ook door roofvogels. Daarna nam de gemiddelde overleving toe. In een kleine studie met gezenderde Steenuilen in Duitsland (Eick 2003) werden eveneens alle jonge uilen die vroegtijdig dood gingen in het ouderlijk territorium gepredeerd. Zowel uit de huidige studie als uit andere studies blijkt dus dat de mortaliteit met name hoog is wanneer jonge uilen zich nog in het ouderlijk territorium bevinden. Na de dispersie constateerde Sunde (2008) dat nog eens bijna de helft van alle jonge uilen doodging, maar ook dat er veel variatie was tussen jaren. De overlevende jonge Bosuilen hadden in januari allemaal een eigen territorium gevonden. In drie van de zes onderzoeksjaren bedroeg de overleving

vanaf dat moment tot in april zelfs 100%, in de andere drie jaren was deze echter lager. De overleving na dispersie was dus aanvankelijk nog laag, maar nam daarna toe. Over dispersiegedrag van Steenuilen is nog weinig bekend. Uit de terugmeldingen van geringde jonge Steenuilen blijkt dat de eerste (kleine) omzwervingen van jonge Steenuilen vanaf augustus worden gemaakt (Stroeken & van Harxen ongepubliceerd). Eick (2003) bestudeerde het dispersie gedrag van vier jonge Steenuilen met behulp van zenders in Duitsland, en constateerde dat de dispersie in de loop van september begon. De gezenderde uilen van Eick (2003) kwamen daarna echter nog regelmatig terug in het ouderlijk territorium. Vermoedelijk vind de dispersie van Steenuilen dus plaats vanaf augustus / september tot ergens in het najaar. Terugvangsten van als jong geringde Steenuilen wijzen uit dat het uiteindelijke territorium ergens tussen november en februari bezet kan worden (Stroeken & van Harxen ongepubliceerd), maar goede gegevens daarover ontbreken vooralsnog. Vast staat in elk geval dat de lage overleving tussen half juni en half november deels in het ouderlijk territorium plaatsvindt en deels daarbuiten. De aanvankelijk zeer hoge overleving na half november, wanneer een deel, maar waarschijnlijk nog niet alle jonge Steenuilen een eigen territorium hebben bemachtigd, is enigszins verrassend, maar lijkt zeker niet onmogelijk gezien de

resultaten uit de studie van Sunde (2005, 2008). De door le Gouar et al. (2010) geconstateerde afname van de overleving gedurende het gehele eerste levensjaar tussen 1973 en 2007 blijkt niet veroorzaakt te worden door een afname van de overleving gedurende de eerste kritieke maanden na uitvliegen maar door een afname van de overleving gedurende de winter en het vroege voorjaar. Hoewel ook de overleving in de kritieke periode daarvoor lijkt te zijn afgenomen is deze afname niet statistisch hard te maken. De afname van de overleving gedurende de winter kan te maken hebben met factoren die in de winter zelf van belang zijn. Ten eerste is het mogelijk dat er in de voedselsituatie in de winter iets is veranderd. Het is ook mogelijk dat de predatiedruk tijdens de winter is toegenomen. Ten slotte is het mogelijk dat de leeftijd waarop de jonge uilen een eigen territorium bemachtigen is toegenomen, of dat het aandeel van de jonge uilen dat er in het geheel niet in slaagt een territorium te bemachtigen is toegenomen, met een verlenging van de kwetsbare periode als gevolg. Het is ook mogelijk dat factoren die eerder in het seizoen spelen hun weerslag hebben op de overleving van de jonge Steenuilen later in het jaar, zogenaamde carry-over effecten (Harrison et al. 2010). Sunde (2008) vond bijvoorbeeld dat de uitvliegleeftijd (en het daarmee gecorreleerde uitvlieggewicht) een positief effect had op de dispersieleeftijd, en dat dispersieleeftijd op zijn beurt een effect had op zowel de overleving als de kans dat een jonge uil een territorium bemachtigde en de succesvol broedde in het eerste jaar. Het is dus denkbaar dat een verslechterde conditie van opgroeiende Steenuilen een negatief effect heeft gehad op de kans dat een eigen territorium wordt bezet in de eerste winter en op de overleving gedurende najaar en winter. Meer onderzoek naar de relaties tussen uitvliegdatum, -leeftijd en -gewicht enerzijds en de dispersieleeftijd, overleving en de kans een territorium te bezetten anderzijds is nodig om de causale verbanden bloot te leggen. Gerapporteerde doodsoorzaken kunnen een hint geven over de oorzaken van de veranderingen in overleving van jonge Steenuilen. Een nadere blik op de gerapporteerde doodsoorzaken wijst uit dat de predatie een vrij kleine rol lijkt te spelen maar dat het belang hiervan wel is toegenomen, van vrijwel afwezig tot enkele procenten. Ook de categorie “in nestkast” is toegenomen van afwezig tot enkele

procenten. Het is mogelijk dat deze categorie ook deels gepredeerde uilen betreft. De meest in het oog springende verandering echter is de toename van de categorie “gebouw, raam, draad, machine”, met name in de periode half november- half mei, van bijna 9 tot ruim 31%. Binnen deze brede categorie vallen allerlei niet-natuurlijke doodsoorzaken exclusief verkeersslachtoffers, namelijk raamslachtoffers, draadslachtoffers, vogels die gebouwen zijn binnengevlogen, verdrinken in gierputten, verstrikt in machines en dergelijke. Voor deze toename is moeilijk een verklaring te geven. Het is mogelijk dat de grote vindkans van dode uilen met dit soort doodsoorzaken en een grote bereidheid tot rapportage van deze vondsten de resultaten in hoge mate beïnvloedt. Er is een aantal belangrijke kanttekeningen te plaatsen bij de analyse van gerapporteerde doodsoorzaken. Per definitie gaan gerapporteerde doodsoorzaken alleen over overleden vogels die worden gevonden. Overleden vogels die niet worden gevonden maken geen deel uit van de rapportage. Omdat de vindkans bij sommige doodsoorzaken (bijvoorbeeld verkeersslachtoffers, ongelukken) veel groter is dan bij andere (bijvoorbeeld predatie) geeft de frequentie waarmee deze oorzaken gerapporteerd worden een (sterk) vertekend beeld van de werkelijkheid. Niet elke vinder is in dezelfde mate bereid een doodsoorzaak op te geven, en niet elke vinder is even zorgvuldig bij het aangeven van de doodsoorzaak. Bovendien zijn veel omschrijvingen voor meerdere interpretaties vatbaar of kan een doodgevonden vogel onder meer dan een categorie worden geschaard. Bijvoorbeeld, een gepredeerde, dode Steenuil in een nest kan zowel worden gerapporteerd als “dood door predatie” als “doodgevonden in nestkast”. In het eerste geval ligt de nadruk op de doodsoorzaak, in het tweede geval op de vindlokatie. De lijst met doodsoorzaken waaruit een melder nu kan kiezen, zoals gehanteerd door alle Europese ringcentrales en centraal vastgelegd door EURING, is onvolledig, soms inconsequent, en de omschrijvingen zijn niet altijd duidelijk voor een groot publiek. Samenvattend kan worden geconcludeerd dat de overleving van jonge Steenuilen laag is gedurende de eerste maanden na uitvliegen, en vervolgens toeneemt. De aanvankelijk zeer hoge overleving tijdens winter en voorjaar, d.w.z. tijdens de vestigingsfase, is in de loop der tijd afgenomen.



Te weinig is momenteel bekend over het dispersiegedrag van Steenuilen. Daarmee kan ook de waargenomen afname in overleving niet goed geplaatst worden in relatie tot de timing van de dispersie. Meer onderzoek naar de dispersie en overleving van jonge Steenuilen gedurende het gehele eerste jaar is daarom nodig.

Aanbevelingen

De afname van de overleving van jonge Steenuilen zoals geconstateerd door le Gouar et al. (2010) lijkt vooral te spelen tijdens de winter en het vroege voorjaar. Maatregelen ter verbetering van de overleving van Steenuilen zouden zich daarom vooral in deze periode dienen te concentreren. De overleving is echter het laagst in de eerste vijf maanden na uitvliegen, de periode waarin de uilen onafhankelijk worden. Omdat de overleving in die periode het laagst is, is daar mogelijk ook het meest te winnen, en zouden maatregelen ter verbetering van de overleving ook in deze periode vruchtbaar kunnen zijn. Daarnaast lijkt er ook in deze periode een lichte afname te zijn geweest, hoewel deze statistisch niet hard te maken is. Maatregelen ter voorkoming van predatie zijn mogelijk kansrijk, het aantal doodgevonden gepredeerde uilen is weliswaar klein in absolute zin, maar de toename van deze categorie is reëel, en kan een topje van de ijsberg vormen aangezien de kans dat gepredeerde uilen worden gevonden gering is. Daarnaast is er een divers scala aan doodsoorzaken dat is gerelateerd aan menselijke activiteiten die zijn toegenomen. Maatregelen ter voorkoming van dit soort “ongelukken” zouden daarom ook kansrijk kunnen zijn. Samenvattend kunnen de volgende aanbevelingen worden gedaan:

1. Nader onderzoek naar de actieradius van jonge Steenuilen met zenders over een lange periode, die zowel de eerste maanden na uitvliegen als ook de eerste winter omvat. De levensduur van de zenders dient minimaal 10 maanden vanaf uitvliegen te bedragen.
2. Intensieve controles van nestkasten en potentiële nestplaatsen van Steenuilen gedurende najaar en winter teneinde meer gegevens te verkrijgen over de kans dat, en de leeftijd waarop, een eigen territorium wordt bemachtigd.
3. Nadere analyse van gerapporteerde doodsoorzaken buiten de meldingen van geringde Steenuilen die bij het Vogeltrekstation binnen

zijn gekomen is gewenst, en een vergelijking tussen beide gegevensbronnen dient te worden gemaakt.

4. De omschrijvingen van diverse doodsoorzaken waaruit gekozen kan worden bij het melden van een doodgevonden geringde vogel dienen kritisch bekeken en zodanig aangepast te worden dat de waarnemer altijd een positieve keuze kan maken, waarbij feiten en niet interpretaties geregistreerd worden.
5. De suggestie dat predatie als doodsoorzaak is toegenomen dient nader te worden onderzocht. Wie zijn de predatoren, en waarom is hun belang toegenomen?

Literatuur

- Van den Bremer L, van Harxen R & Stroeken P 2009. Terreingebruik en voedselkeus van broedende Steenuilen in de Achterhoek. SOVON-onderzoeksrapport 2009/02. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.
- Burnham KP & Anderson DR 1998. Model selection and inference. A practical information-theoretic approach. Springer, New York.
- Choquet R, Rouan L, & Pradel R. 2009. Program E-SURGE: a software application for fitting multievent models. *Environmental and Ecological Statistics*, 16, 847-868.
- Eick MJ 2003. Habitatnutzung und Dismigration des Steinkauzes *Athene noctua*. Diplomarbeit, Universität Hohenheim.
- Le Gouar P, Schekkerman H, van der Jeugd H, van Noordwijk A, Stroeken P, van Harxen R & Fuchs P 2010. Overleving en dispersie van Nederlandse Steenuilen op grond van 35 jaar ringgegevens. *Limosa*, 83, 61-74.
- Harrison XA, Blount JD, Inger R, Norris DR & Bearhop, S 2010. Carry-over effects as drivers of fitness differences in animals. *Journal of Animal Ecology*, published online, doi: 10.1111/j.1365-2656.2010.01740.x
- Lebreton JD, Burnham KP, Clobert J, Anderson DR 1992. Modelling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62, 67-118.
- Magrath, RD 1991. Nestling weight and juvenile survival in the blackbird, *Turdus-merula*. *Journal Of Animal Ecology*, 60, 335-351.
- Naef-Daenzer B, Widmer F & Nuber M. 2001. Differential post-fledging survival of great and coal tits in



relation to their condition and fledging date. *Journal of Animal Ecology*, 70, 730-738.

- Stroeken P, van Harxen R, van Turnhout C & Nienhuis J. 2009. Reproductie van de Steenuil in Nederland in de periode 1977-2007. *Athene*, 14, 51-59.
- Sunde, P 2005. Predators control post-fledging mortality in tawny owls, *Strix aluco*. *Oikos*, 110, 461-472.
- Sunde, P 2008. Parent-offspring conflict over duration of parental care and its consequences in tawny owls *Strix aluco*. *Journal of Avian Biology*, 39, 242-246.
- Todd LD, Pooling RG, Wellicome TI & Brigham RM 2003. Post-fledging survival of burrowing owls in Saskatchewan. *Journal Of Wildlife Management*, 67, 512-519.
- Van Turnhout C, Nienhuis J, van Harxen R & Stroeken P 2009. Nestkaartenproject, pp. 47-50. In: van Dijk A.J., Boele A., Hustings F., Koffijberg K. & Plate C.L. 2009. Broedvogels in Nederland in 2007. SOVON-monitoringsrapport 2009/01. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.
- White GC, Burnham KP 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46 (Suppl.), 120-139.

English Summary

The breeding population of little owl *Athene noctua* has decreased strongly in the Netherlands. The decrease seems to be related to a reduction in both

breeding success and first-year survival. However, it is currently not clear during what period within the first year the reduction in survival has been most manifest. A detailed analysis of all available ringing data points to low survival during the first five months after fledging. Less than 40% of fledglings survive this critical period, but there has been no reduction in this figure during the past 35 years. From autumn until the next spring, survival was initially much higher, but after 1987 survival in this period has decreased. This decrease must occur at least partly during the settlement phase, in which young little owls acquire a territory, although the exact timing of independence and territory acquisition is not known. There is evidence that the importance of predation as a cause of death has increased in this period, but too little is known about the dispersal behaviour of little owls and how that might be related to the decreased survival during winter. More research into the dispersal and survival of little owls during the first year is needed. We suggest that extensive use of radio transmitters, in combination with increased monitoring of potential nesting and roosting sites, might be particularly rewarding. There is also need for a revision and increased standardisation of the way in which information is gathered about causes of death of little owls.

