

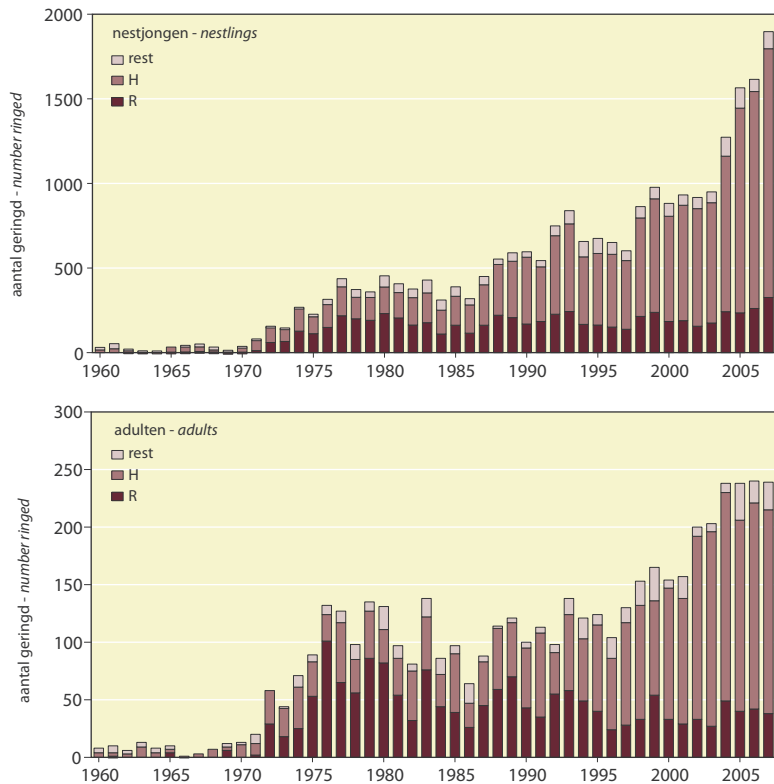
Overleving en dispersie van Nederlandse Steenuilen op grond van 35 jaar ringgegevens

Pauline van Marle

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

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

Het aantal broedparen van de Steenuil *Athene noctua* in Nederland is in de afgelopen 50 jaar met 50-70% afgenomen (SOVON 2002, van Beusekom *et al.* 2005). De soort staat daarom op de Rode Lijst, en om de afname te stoppen is in 1998-2004 het 'Plan van Aanpak Steenuil' uitgevoerd (Plantinga 1999). Uit onderzoek in het kader van dit Plan van Aanpak en van het vervolproject 'Steenuil onder de Pannen' is onder meer naar voren gekomen dat het broedsucces in recente jaren onvoldoende lijkt om de populatie stabiel te houden (Willems *et al.* 2004). De oorzaak hiervan moet vermoedelijk worden gezocht in verslechterde voedselomstandigheden. Deze conclusie berust echter deels op aannames over de jaarlijkse overlevingskans van Steenuilen die zijn gebaseerd op buitenlandse onderzoek. Actuele cijfers over de overleving in Nederland ontbraken. Een analyse van beschikbare gegevens over overleving van Nederlandse



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

Steenuil was daarom dringend gewenst. De belangrijkste vragen daarbij zijn (1) hoe groot de gemiddelde jaarlijkse overlevingskansen zijn van eerstejaars en volwassen Steenuilen in Nederland, (2) of hierin structurele veranderingen zijn opgetreden, (3) hoe sterk de overlevingskansen variëren tussen jaren en (4) wat de oorzaken zijn van deze variatie. Daarnaast is interessant te weten (5) of er regionale verschillen zijn in de overleving (bijvoorbeeld samenhangend met landschapstype), en (6) hoeveel uitwisseling van individuele Steenuilen er plaatsvindt tussen regio's. Hoe plaatstrouw zijn ze en over welke afstanden vindt dispersie plaats? In dit artikel worden alle beschikbare ringgegevens van Nederlandse Steenuilen geanalyseerd om bovenstaande vragen te beantwoorden.

MATERIAAL EN METHODEN

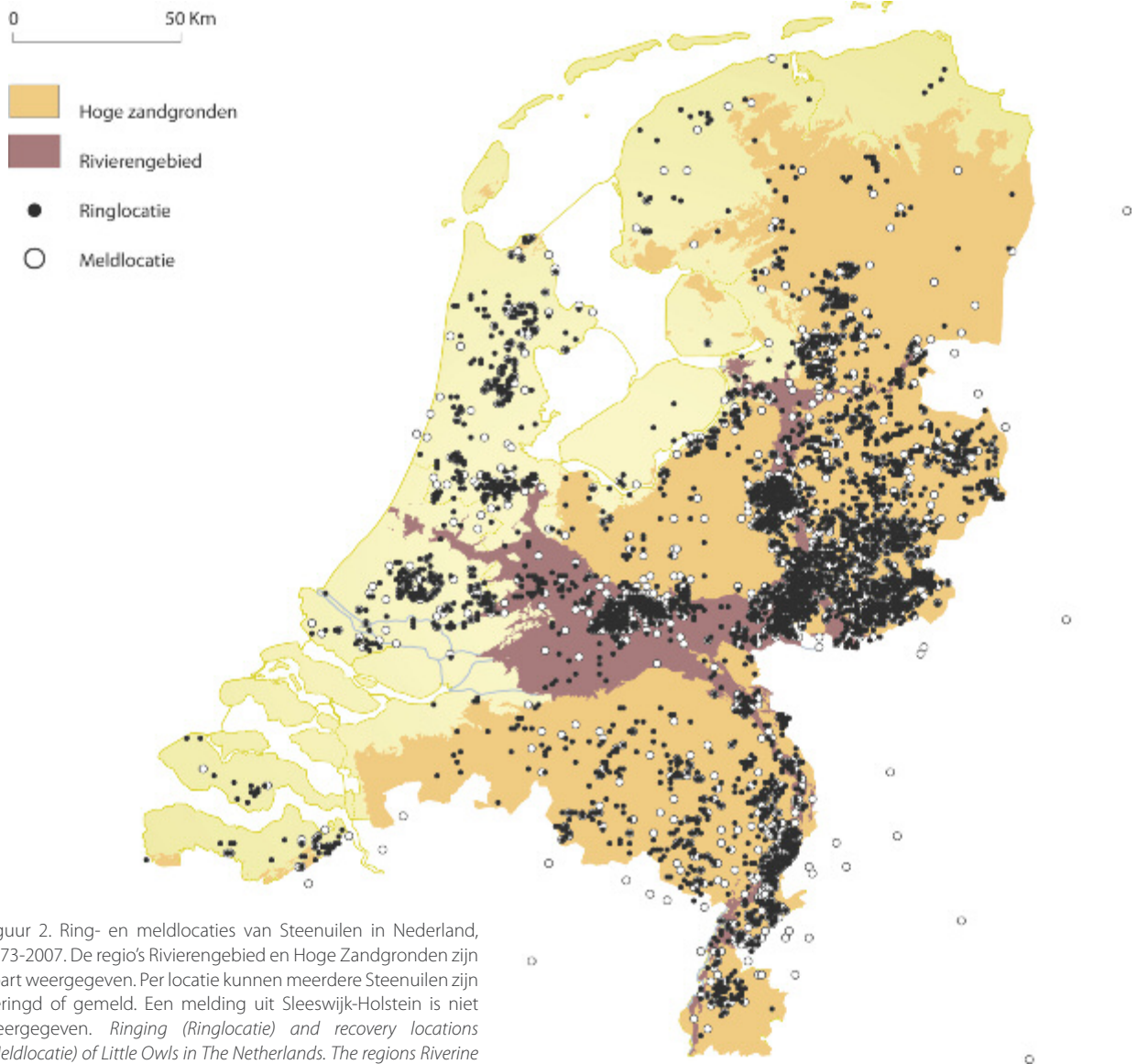
Ringgegevens

Alle ringgegevens en terugmeldingen van in Nederland geringde Steenuilen zijn digitaal beschikbaar in de database van het Vogeltrekstation vanaf ca. 1960. Pas vanaf 1973 echter zijn er genoeg Steenuilen geringd om overlevingsberekeningen zinvol te maken. In 1972-1989 heeft vooral een onderzoeksproject in de Midden-Betuwe vanuit het toenmalige Rijksinstituut voor Natuurbeheer (RIN) belangrijk bijgedragen aan de ringinspanning (Fuchs 1986, Fuchs &

van de Laar 2008). In de afgelopen 10-15 jaar is de ringactiviteit verder toegenomen, gestimuleerd door Steenuilenoverleg Nederland (STONE; figuur 1). Daarbij is het zwaartepunt verschoven van het Rivierengebied naar de Achterhoek en heeft het ringwerk een grotere ruimtelijke spreiding gekregen (figuur 2).

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

Voor de analyse zijn de gegevens gebruikt uit de jaren 1973-2007. Doodmeldingen zijn alleen gebruikt wanneer de onzekerheid over de sterfdatum minder dan drie maanden bedroeg. Doodmeldingen van nestjongen in de nestkast waarin ze waren geringd of binnen 30 dagen na de ringdatum zijn buiten beschouwing gelaten. Dit om zo veel mogelijk te voorkomen dat de berekende overleving in het eerste jaar wordt beïnvloed door sterfte van niet vliegvogel jon-



Figuur 2. Ring- en meldlocaties van Steenuilen in Nederland, 1973-2007. De regio's Rivierengebied en Hoge Zandgronden zijn apart weergegeven. Per locatie kunnen meerdere Steenuilen zijn geringd of gemeld. Een melding uit Sleeswijk-Holstein is niet weergegeven. *Ringling (Ringlocatie) and recovery locations (Meldlocatie) of Little Owls in The Netherlands. The regions Riverine area (Rivierengebied), and High sandy plateau (Hoge Zandgronden) are shown separately. One recovery from Schleswig-Holstein (Germany) is not shown.*

gen, die al wordt verwerkt in de berekening van het broedsucces (Willems *et al.* 2004). De ringgegevens werden onderscheiden naar fysisch-geografische regio, maar om per regio voldoende gegevens te behouden is deze indeling uiteindelijk beperkt tot de hoofdregio's Rivierengebied (R) en Hoge Zandgronden (H; figuur 2). Het aantal daarbuiten geringde Steenuilen vormt slechts 9% van het landelijke totaal.

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

Analyse overleving

Jaarlijkse overlevingskansen van Steenuilen zijn berekend uit de verdeling in de tijd van terugvangsten en doodmeldingen, met behulp van speciaal voor zulke 'vangst-terugvangstanalyse' (Lebreton *et al.* 1992) ontwikkelde computersoftware. Om rekening te houden met de ongelijke verdeling over Nederland van ringers en melders van geringde Steenuilen is niet alleen onderscheid gemaakt tussen de regio's H en R maar ook een derde toestand, genaamd 'elders', geïntroduceerd die alle gebied (zowel binnen als buiten H en R) omvat waar geen ringers actief zijn en waar levende vogels dus niet worden teruggevangen (zie bijlage 1). Een groot

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

regio region	geringd ringed		≥1x teruggevangen recaptured ≥1x		dood gemeld recovered dead	
	pullus	adult	pullus	adult	pullus	adult
Hoge Zandgronden H	15 074	2566	1388	834	896	144
Rivierengebied R	6478	1641	885	705	478	154
rest NL	2035	421	214	56	165	19
totaal H+R	21 552	4207	2273	1539	1374	298

aantal verschillende modellen is aan de gegevens aangepast, waarin de overlevings- en terugmeldkansen al of niet verschilden tussen eerstejaars en volwassen uilen en in de tijd constant waren, een lineaire toe- of afname vertoonden, vrij varieerden van jaar op jaar, of samenhangen met de weersomstandigheden, het voedselaanbod of de verkeersdrukke in het betreffende jaar. Vervolgens is bepaald welke van deze modellen de beste beschrijving geeft van de waarnemingen, maar tegelijkertijd zo eenvoudig mogelijk is. Bijlage 1 geeft meer details over de analyse en over de berekende meld- en transitiekansen die voor een correcte schatting van de overleving wel van belang zijn maar waarnaar niet onze grootste interesse uitgaat.

Als beschrijving van weersomstandigheden die een effect zouden kunnen hebben op de overlevingskans van Steenuilen zijn gebruikt: de gemiddelde neerslaghoeveelheid en gemiddelde minimumtemperatuur in elk van de vier seizoenen, een indeling in strenge/zachte winters, het aantal dagen met sneeuwbedekking per winter, en een indeling van

de jaren in vier klassen op grond van hoger of lager dan gemiddelde neerslag en temperatuur (gegevens KNMI, De Bilt). Als maat voor het aanbod aan muizen gebruikten we een indeling in jaren met 'veel' en 'weinig' Veldmuizen *Microtus arvalis* gebaseerd op Dekker & Bekker (2008), en gegevens over het broedsucces van Kerkuilen *Tyto alba* dat erom bekend staat nauw met het muizenaanbod samen te hangen (de Bruin 1994). Voor dit laatste berekenden we de jaarlijkse afwijking van de langjarige trend in de verhouding tussen het aantal in Nederland geringde jonge en volwassen Kerkuilen (gegevens Vogeltrekstation). Als maat voor de verkeersdrukke gebruikten we het totale aantal autokilometers per jaar in Nederland (CBS *Statistiek van de wegen*, t/m 2000).

Analyse dispersie

Dispersie is de verplaatsing van dieren tussen geboorteplaats en (eerste) broedplaats ('geboortedispersie') of tussen verschillende broedplaatsen in opeenvolgende jaren ('broeddispersie'). De gebruikelijke manier om gegevens

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

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

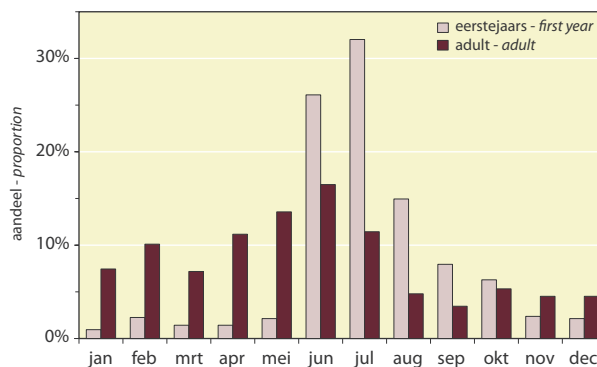
over dispersie weer te geven is als de gemiddelde afstand (of een verdeling van de afstanden) tussen de ringlocaties en de plaatsen waar vogels later als broedvogel zijn aangetroffen (voor Steenuil bijvoorbeeld Fuchs & van de Laar 2008). Deze weergave weerspiegelt echter niet alleen het gedrag van de vogels maar ook de activiteiten van waarnemers. Om een dispersieafstand te kunnen bepalen moet de vogel immers worden teruggemeld of -gevangen, en vooral de kans op een levende hervangst is dicht bij de ringlocatie, waar per definitie een ringer actief is, meestal groter dan verder weg. Kleine dispersieafstanden raken daardoor oververtegenwoordigd in de waarnemingen (van Noordwijk 1995). Om dit te ondervangen zijn in deze studie 'afstandafhankelijke verplaatsingskansen' berekend (van Noordwijk & Saether in voorbereiding). Het principe daarvan is dat elke waargenomen verplaatsingsafstand tussen ringplaats en meldplaats wordt gewogen naar het aantal vogels dat is geringd op dezelfde afstand van de meldplaats, en daarmee naar het maximale aantal verplaatsingen over die afstand dat kon worden waargenomen. Hiertoe is voor elke terugmelding de afstand berekend tot de ringplaatsen van alle in het zelfde jaar als het teruggemelde individu geringde vogels, en is per afstandklasse het aantal waargenomen verplaatsingen gedeeld door het aantal mogelijke verplaatsingen. Voor geboortedispersie zijn hierbij alleen terugmeldingen uit nestkasten of in het broedseizoen geselecteerd; voor broeddispersie meldingen uit het gehele jaar. Omdat volwassen Steenuilen meestal het jaar rond in hun broedterritoorium verblijven (van Nieuwenhuysen *et al.* 2008) zullen de gevonden afstanden een goed beeld geven van de verplaatsingen tussen verschillende broedterritooria, terwijl het aantal te gebruiken gegevens groter is.

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

RESULTATEN

Patronen in ringinspanning en terugmeldingen

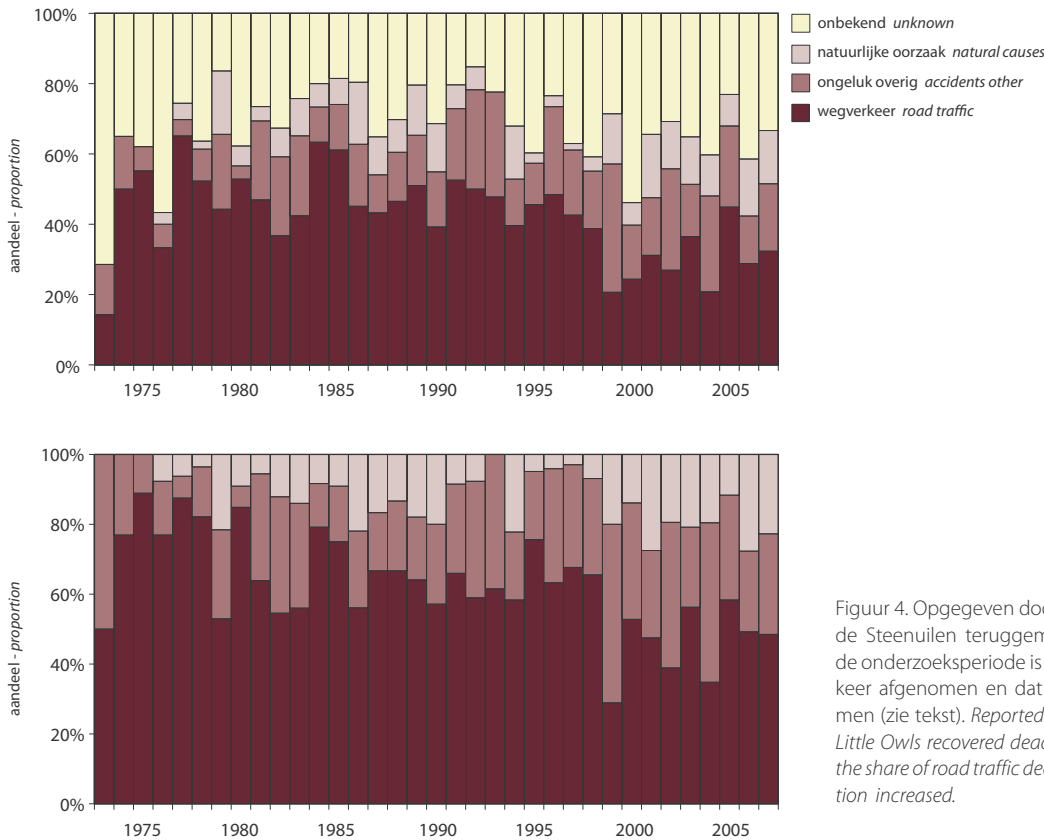
De geanalyseerde gegevens betroffen 25 759 geringde Steenuilen waarvan er 3812 één of meer keren zijn teruggemeld (tabel 1). Zowel de ring- als de terugvanginspanning zijn in de loop der jaren toegenomen, waarbij het patroon verschilde tussen de twee regio's. In het rivierengebied (R) zorgde het RIN-onderzoek al vanaf het begin van de jaren zeventig voor een aanzienlijke ringinspanning, die sindsdien min of meer op een gelijk niveau is gebleven, maar wel is uitgebreid tot andere plaatsen dan de Betuwe (o.a. Limburgse



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

Maasdal, Liemers). Op de hoge zandgronden (H) werden aanvankelijk weinig Steenuilen geringd maar vanaf het einde van de jaren tachtig zijn de activiteiten hier gestaag uitgebreid (figuur 1). Volwassen Steenuilen zijn geringd in alle maanden van het jaar, maar vooral in de broedmaanden mei en juni (56% van het totaal). Nestjongen worden doorgaans geringd op een leeftijd van twee tot vier weken, eveneens in mei en juni (98%). Doordat hervangsten van in eerdere jaren geringde Steenuilen vooral worden gedaan tijdens nestcontroles zijn ze eveneens geconcentreerd in het broedseizoen (61%).

Terugmeldingen van dode geringde Steenuilen laten zien dat volwassen vogels verspreid over het jaar sterven, met iets meer doodvondsten in de eerste helft en vooral in het broedseizoen (april-juli; figuur 3). Daarentegen laten doodmeldingen van eerstejaars uilen een piek zien kort na het uitvliegen in juni-augustus, aflopend tot in oktober (figuur 3). In deze periode verblijven de meeste jongen nog in hun geboorteterritoorium (Eick 2003, Fuchs & van de Laar 2008). Verreweg de belangrijkste doodsoorzaak van teruggemelde Steenuilen vormen 'ongelukken met menselijke oorzaken' (57% van alle doodmeldingen en 83% van alle meldingen met bekende oorzaak, tabel 2). Botsingen met wegverkeer komen daarvan het meeste voor (60% van alle bekende doodsoorzaken). Andere oorzaken uit deze categorie zijn aanvaringen met gebouwen, masten en draden, verdrinking in drinkbakken enzovoorts. Het aandeel van wegverkeer in de opgegeven doodsoorzaken was bij eerstejaars en volwassen Steenuilen gemiddeld ongeveer even groot (60% en 57%) en is in de loop der jaren iets afgenomen onder de jonge vogels maar niet onder adulte (logistische regressie, leeftijd $F_{1,66}=0.10$, $P=0.75$; jaar $F_{1,66}=24.0$, $P<0.001$; interactie $F_{1,66}=4.42$, $P=0.04$). Daar tegenover staat een toename in het aandeel van predatie, die bij volwassen Steenuilen sterker is dan bij jonge (leeftijd $F_{1,66}=0.88$, $P=0.35$; jaar $F_{1,66}=28.4$, $P<0.001$; interactie $F_{1,66}=5.98$, $P=0.02$). Veranderingen in de overige categorieën zijn minder groot (figuur 4).



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

Overleving

De oudste Steenuil in het gegevensbestand leefde minstens 15 jaar (Stroeken & van Harxen 2003).

De jaarlijkse overlevingskans van de uilen verschilde tussen de twee leeftijdsgroepen en was gemiddeld 25.8% in het eerste levensjaar en 75.3% daarna (95%-betrouwbaarheidsintervallen respectievelijk 22-30% en 69-82%). Er waren geen duidelijke aanwijzingen voor een verschil in overlevingskansen tussen de twee regio's Rivierengebied en Hoge Zandgronden. De overleving van eerstejaars Steenuilen vertoonde een afname in de tijd, van gemiddeld 29.7% in 1973-89 tot gemiddeld 18.4% sinds de eeuwwisseling (figuur 5 boven; $r_{32} = -0.47$, $P = 0.005$). Bij de adulte vogels was een dergelijke afname niet zichtbaar ($r_{32} = 0.01$, $P = 0.95$) maar varieerde de overleving sterk tussen jaren. In bijna de helft van de jaren lag de schatting hoger dan 90% maar in ongeveer een kwart viel hij terug tot minder dan 65% (figuur 5 onder). Deze afwisseling van goede en slechte jaren leek enigszins regelmatig te zijn met een cyclus van ongeveer vier jaar. Opvallend is dat hij niet parallel verliep met de jaarvariatie in de overleving van eerstejaars uilen ($r_{32} = 0.07$, $P > 0.3$).

Van alle onderzochte variabelen verklaarde de indeling van jaren op grond van neerslag en temperatuur het beste de variatie in de overleving van volwassen Steenuilen; deze

was zo'n 20% lager in jaren die droger en kouder waren dan gemiddeld (figuur 6; ANOVA, $F_{1,27} = 2.4$, $P = 0.08$). Dit weereffect verklaarde echter maar ca. 30% van de jaarlijkse variatie. Andere weervariabelen (waaronder sneeuwbedekking), de talrijkheid van Veldmuizen en de verkeersdrukte vertoonden nog minder samenhang met de overleving. De overleving van eerstejaars Steenuilen vertoonde een afnemend verband met de jaren en met een toenemende verkeersdrukte (*partial least squares* regressie, $P < 0.05$).

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

eerstejaars overleving in de Achterhoek vertonen deze cijfers veel overeenkomst met de schattingen voor dezelfde perioden op grond van de landelijke gegevens, en ook de jaren met een laag geschatte adulte overleving komen vrij goed overeen.

Dispersie

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

Doordat vooral in de recente decennia ringactiviteiten aan Steenuilen tamelijk goed gespreid zijn over het land wijkt het patroon in de afstandafhankelijke verplaatsingskansen niet sterk af van dat van de gecorrigeerde afstanden tussen ring- en meldplaatsen. Na correctie voor de ruimtelijke variatie in ringinspanning blijkt dat 76% van de volwassen vogels op dezelfde coördinaat bleef als waar hij was geringd, dat wil zeggen binnen ca. 1 km van de ringplek, en dat 95% zich niet meer dan 4 km daarvan verwijderde en 99% niet verder dan 11 km (figuur 7). Jonge uilen verplaatsten zich in hun eerste levensjaar vaker en verder dan adulte

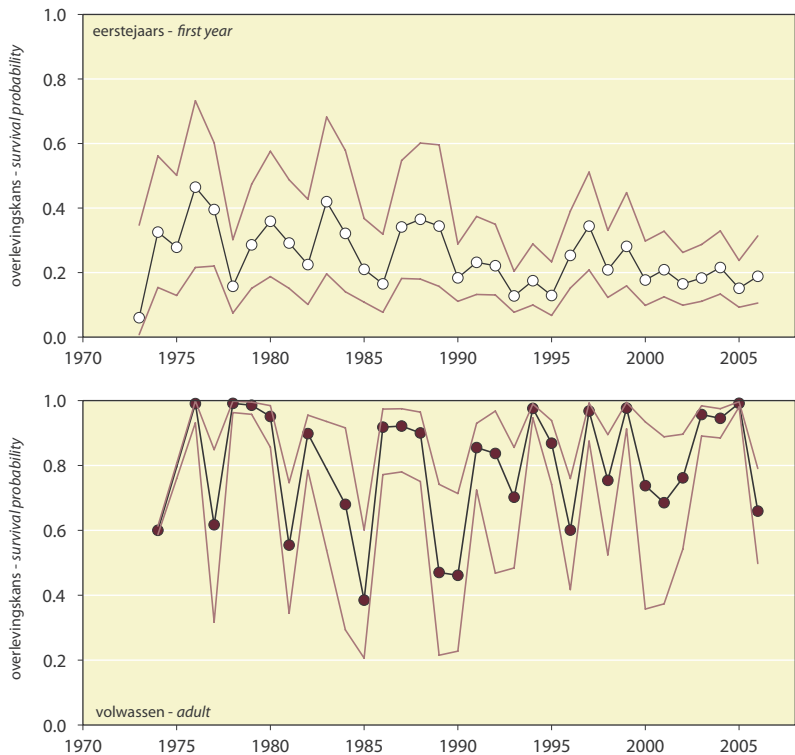
(15% bleef binnen 1 km van de ringplek, 95% van alle verplaatsingen binnen 10 km, 99% binnen 25 km). Deze geboortedispersie was bij vrouwtjes uitgesprokener dan bij mannetjes (20% van de vrouwen en 26% van de mannen vestigde zich binnen ca. 1 km van de ringlocatie, 95% verplaatste zich niet verder dan 10 resp. 5 km). Ook broeddispersie leek vaker voor te komen bij (volwassen) vrouwtjes, maar het verschil tussen de geslachten was kleiner dan bij de geboortedispersie en niet significant.

DISCUSSIE

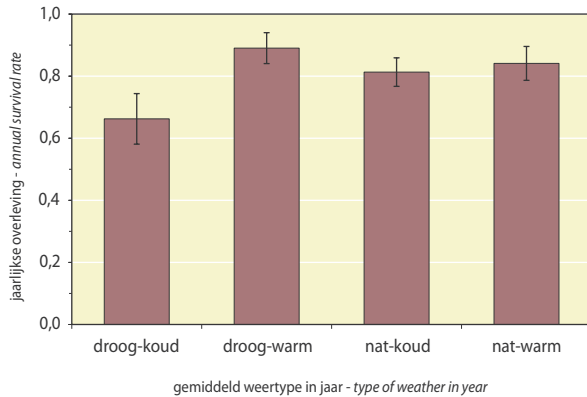
Overleving in Nederland en elders

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

In vergelijking met eerdere (buitenlandse) overlevingsstudies aan Steenuilen op grond van ringterugmeldingen (tabel 3) stonden voor dit artikel een veel grotere gegevensset en geavanceerdere analysemethoden ter beschikking. Bij vergelijking van de resultaten moet daarmee rekening wor-



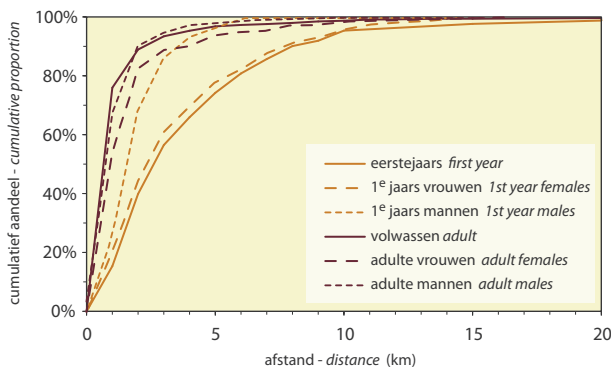
Figuur 5. Jaarlijkse overlevingskansen van eerstejaars (boven) en volwassen (onder) Steenuilen, met 95%-betrouwbaarheidsintervallen. Voor adulten konden geen goede schattingen worden berekend voor 1973, 1975 en 1983. *Annual survival estimates for first-year (upper) and adult (lower) Little Owls, with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



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

den gehouden. De door ons berekende overleving van volwassen Nederlandse Steenuilen past binnen de in de eerdere studies gevonden variatie (61-80%, gemiddeld 68%; tabel 3) maar is wat aan de hoge kant. Onze berekeningswijze becijfert de dispersie van uilen naar gebied zonder ringers die ze kunnen terugvangen en corrigeert de overlevingsschatting daarvoor, terwijl zulke vogels in sommige andere analyses impliciet als dood zijn beschouwd, waardoor de overleving iets wordt onderschat. Verhuizingen naar 'elders' kwamen bij eerstejaars Steenuilen vaker voor dan bij adulte (bijlage 1), zodat valt te verwachten dat dit effect bij deze groep groter is, maar toch is de overlevingsschatting voor Nederlandse eerstejaars uilen nauwelijks hoger dan die uit andere studies (6-31%, gemiddeld 22%, tabel 3). Zonder de correctie voor uit het waarnemingsgebied verhuizende vogels zou onze schatting daarom wellicht relatief laag uitkomen, vooral in recente jaren.

Net zoals eerder is gevonden in studies in het buitenland (overzicht in van Nieuwenhuysen *et al.* 2008) en in de Betuwe (Fuchs & van de Laar 2008) toont ook het volledige Nederlandse ringmateriaal aan dat Steenuilen erg plaatstrouw zijn.



Directe vergelijking van de resultaten is moeilijk omdat in geen van de eerdere studies is gecorrigeerd voor ruimtelijke variatie in meldkansen. In ons geval leidde dit echter niet tot een sterke toename in de berekende dispersieafstanden. Blijkbaar zijn bij de Steenuil de ring- en terugmeldactiviteit tamelijk goed gespreid over Nederland.

Variatie in de overleving van volwassen Steenuilen

Een manier om meer grip te krijgen op de mogelijke oorzaken van aantalsveranderingen bij Steenuilen is te onderzoeken welke factoren samenhangen met de variatie in overlevingskansen tussen jaren. Bij de volwassen vogels vertoonde deze variatie een opvallend patroon met een verlaagde overleving ongeveer eens per drie à vier jaar. Het ligt dan voor de hand om te denken aan een samenhang met het aanbod van (Veld)muizen: deze vertonen ook een drie- tot vierjarige cyclus (Dekker & Bekker 2008) en muizen vormen een belangrijk onderdeel van het dieet van Steenuilen (van Nieuwenhuysen *et al.* 2008). De schommelingen in overleving kwamen echter niet erg goed overeen met een indeling in goede en slechte veldmuizenjaren of met het broedsucces van Kerkuilen. Ze werden het best verklaard door een indeling van de jaren naar gemiddelde temperatuur en neerslag. Temperatuur en neerslag beïnvloeden de energiebehoefte van Steenuilen maar ook de beschikbaarheid van belangrijke prooidieren. Hoewel sneeuwbedekking het jagen op muizen zal bemoeilijken was het aantal dagen met sneeuwbedekking in de winter geen goede voorspeller voor de overleving van Nederlandse Steenuilen. Dieetstudies uit diverse Westeuropese landen laten zien dat naast muizen ook insecten en andere ongewervelden een belangrijk aandeel uitmaken van het steenuilmenu, vooral in de zomer maar ook in de winter (van Nieuwenhuysen *et al.* 2008). Het belang van ongewervelden wordt bovendien gemakkelijk onderschat doordat ze in braakballen weinig herkenbare resten opleveren; vooral regenwormen blijven zo onderbelicht. Video-opnamen bij nesten laten zien dat in ieder geval in de broedtijd regenwormen veel worden gevangen (van Nieuwenhuysen *et al.* 2008, van den Bremer *et al.* 2009, zie ook van Harxen & Stroeken 2003). De activiteit (en daarmee de

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



Pauline van Marle

Steenuil op vervallen schuur, Beuningen, april 2007. *Little Owl on roof of old barn house.*

vangbaarheid voor Steenuilen) van insecten neemt in het algemeen toe met de temperatuur, en regenwormen zijn vooral tijdens en na regen op het bodemoppervlak te vinden en trekken zich bij droogte en kou dieper terug. Deze relaties stroken goed met de lagere overleving in relatief droge en koude jaren. Een vraag blijft waarom dit weereffect wel de overleving van volwassenen, maar niet die van jonge Steenuilen beïnvloedde.

Variatie in de overleving van eerstejaars Steenuilen

De belangrijkste variatie in de overleving van eerstejaars Steenuilen was een structurele afname in de tijd. We vonden daarnaast ook een relatie met de verkeersintensiteit. Een oorzakelijk verband lijkt hier logisch omdat botsingen met wegverkeer maar liefst 60% van de gerapporteerde doodsoorzaken van geringde Steenuilen vormen. Zelfs als we er rekening mee houden dat de meldkans bij verkeersgerelateerde sterfte groter zal zijn dan bij natuurlijke

Tabel 3. Overlevingsschattingen voor Steenuilen uit verschillende studies in Europa. 'N' is het aantal individuen dat minimaal één keer werd teruggemeld. *Survival estimates for Little Owls from various European studies. 'N' denotes the number of individuals that was recovered at least once.*

land/regio <i>country/region</i>	periode <i>period</i>	jaarlijkse overlevingskans <i>annual survival rate</i>		N <i>N</i>	bron <i>source</i>
		<i>first year</i>	<i>adult</i>		
Duitsland & Nederland <i>Germany & Netherlands</i>	1925-74	29.9%	64.8%	<117	Exo & Hennes 1980
M-Westfalen, Duitsland <i>C-Westfalen, Germany</i>	1983-91	31.0%	67.9%	?	Kämpfer & Lederer 1995
O-Frankrijk <i>E. France</i>	1984-99	15 - 31%	64 - 80%	<252	Letty <i>et al.</i> 2001
Zwitserland & Z-Duitsland <i>Switzerland & Germany</i>	1979-03	5.9-19.1%	61- 68.7%	327	Schaub <i>et al.</i> 2006
Nederland <i>The Netherlands</i>	1973-06	25.8%	75.3%	3812	deze studie <i>this study</i>



Pauline van Marle

Jonge Steenuil in nestholte in oude fruitboom, Ooijpolder, juni 2009. *Juvenile Little Owl in nest in orchard.*

doodsoorzaken lijkt wegverkeer dus een belangrijke factor te zijn. Toch is voorzichtigheid geboden omdat tussen twee lineaire trends (zoals van overleving en verkeersdrukke) gemakkelijk een correlatie ontstaat zonder dat er een oorzakelijk verband is. Wanneer niet de absolute verkeersindex maar de jaarlijkse afwijking daarvan van de langjarige trend werd gebruikt, werd geen correlatie met overleving meer gevonden. Daarnaast trad de afname in overleving alleen op bij jonge Steenuilen terwijl ook volwassen vogels vaak aangereden worden, en het aandeel van wegverkeer onder bekende doodsoorzaaken niet groter was bij eerstejaars dan bij adulte. Bovendien nam dit aandeel juist bij jonge Steenuilen in de loop der jaren af. Zeker in combinatie wijzen deze drie feiten er niet op dat de toegenomen verkeersdrukke de hoofdoorzaak is van de afname in eerstejaars overleving.

Het is denkbaar dat een afname in eerstejaars overleving ontstaat als onbedoeld resultaat van de berekeningsmethode. De overleving wordt immers berekend vanaf het moment van ringen tot ongeveer een jaar later, en sterfte van nestjongen tussen het moment van ringen en van uitvliegen

telt hierin dus mee. We hebben getracht dit te voorkomen door doodvondsten van jonge Steenuilen in de eerste 30 dagen na ringen of in de nestkast niet te gebruiken in de analyse, maar als een deel van de gestorven nestjongen uit de kasten verdwijnt (bijvoorbeeld door predatoren) lukt dit niet helemaal. Zulke vogels worden meegeteld als 'uitgevlogen' terwijl ze niet meer op latere leeftijd kunnen worden teruggevangen of -gemeld. Als neststerfte onderdeel is van de berekende overlevingskans kan een systematische vervroeging van de leeftijd waarop jongen worden geringd (waardoor ze langer blootstaan aan sterfte in het nest) leiden tot een afname in de berekende overleving. Leeftijdsopgaven bij de ringgegevens van jonge Steenuilen geven echter geen aanwijzing dat zo'n vervroeging heeft plaatsgevonden. Een zelfde effect ontstaat echter wanneer de dagelijkse sterfkans in het nest toeneemt, en Stroeken & van Harxen (2009) rapporteren dat het nestsucces van Steenuilen in 1977-2007 is afgenomen. Deze afname is met 14% (van 2.15 naar 1.84 vliegvlugge jongen per nestelpoging) echter niet groot genoeg om de daling in de geschatte eerstejaars overleving (met 38%) geheel te verklaren.

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

Een andere mogelijkheid is dat de foerageeromstandigheden in algemene zin zijn verslechterd. Met het verlies van hoogstamboomgaarden en de algemene intensivering van het agrarische landschap is veel geschikt foerageerhabitat verloren gegaan (Fuchs 1982, Bijlsma *et al.* 2001). Verschillende scenario's kunnen verklaren waarom jonge Steenuilen hiervan meer last hebben dan volwassen vogels. In juni-augustus, wanneer de meeste sterfte onder jonge uilen eerstejaars lijkt plaats te vinden, verblijven ze nog in hun geboorteterritorium en worden aanvankelijk nog gevoerd door hun ouders. Bij voedselschaarste zullen die hun eigen overleving laten prevaleren boven die van hun jongen. Wanneer ze eenmaal op eigen benen staan kunnen de jonge vogels wellicht nog minder efficiënt foerageren door hun gebrek aan ervaring of doordat ze het afleggen tegen volwassen uilen in de concurrentie om goede voedselplekken. Het is ook mogelijk dat met de afname in broedsucces niet alleen het aantal uitvliegende jongen is verminderd maar ook hun kwaliteit, zodat ze onder vergelijkbare omstandigheden tegenwoordig minder goed overleven. Zo kunnen de afname van het broedsucces en die van de eerstejaars overleving beide een gevolg zijn van voedselproblemen in het ouderlijk territorium. Het is moeilijk om deze verklaringen te verifiëren aan de hand van gerapporteerde doodsoorzaken, omdat voedselgebrek op verschillende manieren tot de dood kan leiden, waaronder uitputting maar ook ziekte, predatie en zelfs (verkeers)ongelukken.

Overleving en populatietrend

Ondersteunen de resultaten van deze ringanalyse nu de voorlopige conclusie van Willems *et al.* (2004) dat de afname

van de Nederlandse steenuilpopulatie vooral is veroorzaakt door een achterblijvend broedsucces? Op grond van nestgegevens bijeengebracht door vrijwilligers van STONE en deelnemers aan het nestkaartenproject van SOVON berekenden Stroeken & van Harxen (2009) een gemiddeld reproductiesucces van 1.98 vliegvlugge jongen per broedpaar, dat echter tussen 1977 en 2007 is gedaald van 2.15 naar 1.84 jongen per paar. Deze reproductiecijfers kunnen we combineren met onze overlevingsgetallen in een populatiemodel (VORTEX, Lacy & Kreeger 1992) om te berekenen wat het netto resultaat is voor de aantalonwikkeling. Als we rekenen met het gemiddelde reproductiesucces en verder aannemen dat alle Steenuilen aan het einde van hun eerste levensjaar voor het eerst broeden (Zens 2005) en dat vervolgens jaarlijks blijven doen, voorspelt het model een vrijwel stabiele populatie (groei met 0.3% per jaar). De Nederlandse steenuilpopulatie is in de afgelopen decennia echter flink afgenomen. Een mogelijke verklaring voor dit verschil is dat in werkelijkheid niet alle vogels elk jaar een broedpoging doen. Als jaarlijks maar 80% van de adulte vogels zou broeden berekent het model een afname van 6% per jaar. Steenuilen waarvan de partner voor of tijdens het broedseizoen sterft raken vaak binnen korte tijd opnieuw gepaard (Fuchs & van de Laar 2008), wat erop kan wijzen dat er inderdaad een 'surplus' bestaat van niet broedende vogels. Over de grootte daarvan is echter niets bekend.

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

Deze demografische veranderingen kunnen de afname van Steenuilen in de afgelopen twee decennia verklaren, maar niet de nog sterkere aantalsdaling die plaatsvond tussen ca. 1970 en 1985 (SOVON 2002). Toen waren immers zowel het broedsucces als de overleving van Steenuilen nog relatief hoog. In deze jaren ging veel kleinschalig cultuurland op de schop in ruilverkavelingen en werden hoogstamboomgaarden massaal geruimd vanwege een EU-maatregel tegen overproductie van fruit. Dat veel Steenuilen toen hun

broedhabitat verloren zagen gaan wordt ondersteund door de in het overlevingsmodel geschatte transitiekansen tussen de regio's R en H en 'elders', die in deze periode duidelijk hoger waren dan tegenwoordig (bijlage 1). Als een aanzienlijk deel van deze vogels er niet in slaagde een nieuwe broedplaats te vinden kan de reproductie op populatieniveau sterk zijn gedaald zonder dat dit merkbaar was aan het succes van de nog wel broedende paren.

Een kanttekening hierbij is dat de herkomst van de gegevens over broedsucces en overleving van Steenuilen in de loop van de onderzoeksperiode geleidelijk is veranderd. Het RIN-onderzoek in de jaren zeventig werd nog grotendeels verricht aan uilen die broedden in natuurlijke holten in boomgaarden. Verreweg de meeste ring- en nestgegevens uit recente jaren zijn daarentegen afkomstig van nestkastbewonende vogels. Toch broedt vermoedelijk nog steeds een groter deel van de steenuilpopulatie in 'natuurlijke' nestgelegenheid (inclusief niet speciaal aangelegde ruimtes in gebouwen) dan in nestkasten (informatie STONE). Omdat niet valt uit te sluiten dat broedsucces en/of overleving verschillen tussen typen broedlocaties is het van belang om ook aandacht te (blijven) geven aan deze groep Steenuilen.

DANKWOORD

De in dit artikel geanalyseerde gegevens zijn bijeengebracht door niet minder dan 217 enthousiaste ringers en een nog groter publiek dat vondsten van geringde Steenuilen aan het Vogeltrekstation heeft gemeld. Door het onderzoeksproject dat vanuit het Rijksinstituut voor Natuurbeheer werd opgestart in de jaren zeventig heeft het ringwerk aan Steenuilen in Nederland vlucht genomen. Joep van de Laar leverde een belangrijke bijdrage aan het toegankelijk maken van gegevens uit dat onderzoek. Gert Speek en Woutéra van Andel waren behulpzaam bij het beschikbaar maken van de overige ring- en terugmeldgegevens. Olivier Duriez en Remi Choquet adviseerden over het gebruikte overlevingsmodel. De in dit artikel beschreven studie werd gefinancierd in het kader van het project "Steenuil onder de pannen". Vogelbescherming Nederland, het Prins Bernhard Cultuurfonds, het VSBfonds en de Nationale Postcode Loterij worden bedankt voor hun bijdrage. Een op details verschillende versie van dit artikel verscheen eerder in *Athene* 14: 7-28 (2009).

LITERATUUR

Barker R.J. 1997. Joint modeling of live-recapture, tag-resight, and tag-recovery data. *Biometrics* 53: 666-677.
 Bijlsma R.G., F. Hustings & C.J. Camphuysen 2001. Algemene en schaarse vogels van Nederland. Avifauna van Nederland 2. GMB uitgeverij/KNNV uitgeverij, Haarlem/Utrecht.
 van Beusekom R., P. Huigen, F. Hustings, K. de Pater & J. Thissen 2005. Rode lijst van de Nederlandse broedvogels. Tirion, Baarn.

van den Bremer L., R. van Harxen & P. Stroeken 2009. Terreingebruik en voedselkeus van broedende Steenuilen in de Achterhoek. SOVON-onderzoeksrapport 2009/02. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen./ *Athene* 14: 93-129.
 de Bruin O. 1994. Population ecology and conservation of the Barn Owl *Tyto alba* in farmland habitats in Liemers and Achterhoek (The Netherlands). *Ardea* 82: 1-109.
 Burnham, K.P. & D.R. Anderson 1998. Model selection and inference. A practical information-theoretic approach. Springer, New York.
 Choquet, R., L. Rouan & R. Pradel 2009. Program E-SURGE: a software application for fitting multievent models. *Environmental and Ecological Statistics* 16: 847-868.
 Dekker J.J.A. & D.L. Bekker 2008. Veldmuispopulaties in Nederland: is er sprake van cycli en kunnen plagen voorspeld worden? VZZ rapport 2008.017. Zoogdierverseniging VZZ, Arnhem.
 Eick M.J. 2003. Habitatnutzung und Dismigration des Steinkauzes *Athene noctua*. Diplomarbeit, Universität Hohenheim.
 Exo K.M. & R. Hennes 1980. Beitrag zur Populationsökologie des Steinkauzes (*Athene noctua*) - eine Analyse Deutscher und Niederländischer Ringfunde. *Vogelwarte* 30: 162-179.
 Fuchs P. 1982. Hoogstamboomgaarden en Steenuilen. *Vogeljaar* 30: 241-250.
 Fuchs P. 1986. Structure and functioning of a Little Owl *Athene noctua* population. Jaarverslag 1985: 113-126. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Arnhem, Leersum en Texel.
 Fuchs P. & J. van de Laar 2008. Dispersie en vestiging van jonge Steenuilen. *Limosa* 81: 129-138.
 van Harxen R. & P. Stroeken 2003. Prooiaanvoer bij een steenuilenbroedpaar. *Athene* 7: 17-28.
 Kämpfer-Lauenstein A. & W. Lederer 1995. Bestandsentwicklung einer Steinkauzpopulation (*Athene noctua*) in Mittelwestfalen (1974-1994). *Charadrius* 31: 211-216.
 Kendall W.L. & J.D. Nichols 2002. Estimating state-transition probabilities for unobservable states using capture-recapture/resighting data. *Ecology* 83: 3276-3284.
 Kendall, W.L., P.B. Conn & J.E. Hines 2006. Combining multistate capture-recapture data with tag recoveries to estimate demographic parameters. *Ecology* 87: 169-177.
 Lacy R.C. & T. Kreeger 1992. VORTEX Users Manual. A stochastic simulation of the extinction process. IUCN SSC Captive Breeding Specialist Group, Apple Valley, Minnesota.
 Lebreton J.D., K.P. Burnham, J. Clobert & D.R. Anderson 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 61: 67-118.
 Lebreton J.D., T. Almeras & R. Pradel 1999. Competing events, mixture of information and multistratum recapture models. *Bird Study* 46S: S32-38.
 Letty J., J.-C. Génot & F. Sarrazin 2001. Analysis of population viability of Little Owl (*Athene noctua*) in the Northern Vosges natural park (North-Eastern France). *Alauda* 69: 359 - 372.
 van Nieuwenhuysse D., J.-C. Génot & D.H. Johnson 2008. The Little Owl: conservation, ecology and behavior of *Athene noctua*. Cambridge University Press, UK.
 van Noordwijk A.J. 1995. On bias due to observer distribution in the analysis of data on natal dispersal in birds. *Journal of Applied Statistics* 22: 683-694.
 van Noordwijk A.J. 2008. Ringonderzoek aan vogels. In: J.T. Lumeij, J.J.H.G.D. Karelse & D.A. Jonkers (red), Beter één vogel in de hand... vogelvangst, valkerij en eieren zoeken in ambacht, cultuurhistorie en wetenschap, 130-134. KNNV, Zeist.
 van Noordwijk & Saether in voorbereiding. Natal dispersal in the Barn Swallow *Hirundo rustica* measured as distance dependent recruitment rates. Aangeboden voor publicatie.
 Plantinga J. 1999. Plan van aanpak steenuil. Actierapport, Vogelbescherming Nederland, Zeist.
 Schaub M., B. Ullrich, G. Knötzsch, P. Albrecht & C. Meisser 2006. Local population dynamics and the impact of scale and isolation: a study on different little owl populations. *Oikos* 115: 389-400.
 SOVON Vogelonderzoek Nederland 2002. Atlas van de Nederlandse

broedvogels 1998-2000. Nederlandse Fauna 5. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV uitgeverij & European Invertebrate Survey Nederland, Leiden.

Stroeken P. & R. van Harxen 2003. Steenuil bereikt leeftijd van 15 kj. Athene 8: 12-16.

Stroeken P. & R. van Harxen 2009. Reproductie van de Steenuil in Nederland in de periode 1977-2007. Athene 14: 51-59.

White G.C. & K.P. Burnham 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. Bird Study 46: 120-139.

Willems F., R. van Harxen, P. Stroeken & F. Majoor 2004. Reproductie van de Steenuil in Nederland in de periode 1977-2003. SOVON-onderzoeksrapport 2004/04. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.

Zens K.-W. 2005. Langstudie zur Biologie, Ökologie und Dynamik einer Steinkauzpopulation *Athene noctua* im Lebensraum der Mechnicher Voreifel. Ph.D Thesis, Rheinischen Friedrich-Wilhelm-Universität Bonn.

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

Hans Schekkerman, SOVON Vogelonderzoek Nederland, Postbus 6521, 6503 GA Nijmegen; hans.schekkerman@sovon.nl

Arie van Noordwijk, Nederlands Instituut voor Ecologie, Postbus 40, 6666 ZG Heteren; a.vannoordwijk@nioo.knaw.nl

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

pascalstroeken@steenuil.nl; r.vharxen@chello.nl

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

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

The breeding population of Little Owl in The Netherlands has decreased by 50-70% over the past 50 years. Loss of suitable habitat and a reduction in breeding success have been indicated as the main causes of this decline. Here, we analyse ringing data from the period 1973-2007 (Fig. 1) to evaluate whether low or declining survival may have contributed as well. We used multi-state mark-recapture modelling to jointly analyse live recaptures and dead recoveries of a total of 25,759 ringed Little Owls (of which 3,812 were reported back at least once), taking into account spatial variation in ringing and recapture effort between and within two main regions (Fig. 2).

Adult annual survival rate was on average 75.3% (95%-CL 69-82%), did not differ between regions and showed no long-term trend but was usually high with markedly lower values in about 25% of all years (Fig. 5a). Poor survival years seemed to occur regularly with a period of three to four years but were not associated with variation in the abundance of voles, winter severity index or duration of snow cover. They were associated with lower than average mean annual temperature and rainfall (Fig. 6), which may have affected availability of arthropod prey and earthworms. While adult mortality was spread throughout the year with a slight peak during the breeding season, mortality of juveniles peaked shortly after fledging (Fig. 3). Collision with road traffic

was the most frequently reported cause of death (Fig. 4). First-year survival was on average 25.8% (95%-CL 22-30%) and declined from 30% in the beginning to 18% at the end of the study period (Fig. 5 lower panel). This decline was not well explained by variation in mortality of nestlings after ringing, an increase in road traffic, variation in weather conditions or vole abundance. We hypothesize that a general deterioration of feeding conditions may have played a role, which may also underlie the decline in breeding success reported by Stroeken *et al.* (2009). Both reduced first-year survival and declining productivity will have contributed to the observed population decline over the past 20 years, while an earlier strong decline in the 1970s was probably mainly caused by direct loss of nesting habitat through land consolidation and country-wide destruction of orchards.

Data on dispersal distances, corrected for the spatial distribution of observer effort, confirmed the Little Owl's highly resident behaviour, with 76% of adults breeding at the same coordinates as (i.e. within c. 1 km from) the previous year and 15% of young recruits settling within this distance from the natal site. Natal dispersal (95% within 10 km) was more prominent than breeding dispersal (95% within 4 km), and females recruited further away than males (Fig. 7).

BIJLAGE 1

Nadere informatie over de overlevingsanalyse

Voor het berekenen van de jaarlijkse overlevingskansen is voor elke geringde Steenuil per jaar nagegaan of hij levend is (terug)gevangen, dood gemeld of niet waargenomen. Uit deze informatie zijn schattingen afgeleid voor de jaarlijkse overlevingskansen, maar ook van de kansen dat een overlevende vogel wordt teruggevangen en dat een gestorven vogel wordt gevonden en gemeld aan het Vogeltrekstation. Samen met de sterfte bepalen deze waarneem- en meldkansen het aantal terugmeldingen (Lebreton *et al.* 1992, Barker 1997, van Noordwijk 2008). Voor de analyse is een multiple state vangst-terugvangstmodel gebruikt, waarin individuen zich kunnen bevinden in verschillende toestanden of gebieden (states); dit model schat naast de overlevings- en meldkansen ook de kansen dat individuen overgaan (verhuizen) van de ene naar de andere state (Lebreton *et al.* 1999, Kendall & Nichols 2002, Kendall *et al.* 2006). Hiervoor is vooral gekozen omdat er binnen het studiegebied, zo groot als half Nederland, aanzienlijke ruimtelijke variatie bestaat in de ring- en meldinspanning (figuur 2), die kan leiden tot vertekening van de overlevingsschattingen. Door onderscheid te maken tussen de regio's Hoge Zandgronden (H) en Rivierengebied (R), en bovendien een extra state 'elders' te introduceren die alle gebied omvat waar geen ringers actief zijn die levende vogels kunnen terugvangen, wordt de kans op vertekening verkleind. Dode Steenuilen kunnen zowel worden gevonden in het onderzoeksterrein van ringers (vaak door henzelf in een nestkast) als daarbuiten (alleen door het algemene publiek). Ons model omvat daarom de states '*levend in onderzocht gebied in R*', '*levend in onderzocht gebied in H*', '*levend maar ongezien elders*', '*dood in door ringers onderzocht gebied*', en '*dood elders*' (gemeld door publiek).

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

de beste modelformulering is voor de meld- en waarneemkansen, en vervolgens welk model met deze formulering het beste de transitie- en overlevingskansen beschrijft. De analysesresultaten zijn gecorrigeerd voor overdispersie in de gegevens (het vaker of schaarser voorkomen van terugmeldingen in bepaalde jaren dan verwacht op grond van toeval). De daarvoor gebruikte variantie-inflatiefactor werd met behulp van het programma MARK (White & Burnham 1999) geschat op $\hat{c}=1.62$.

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

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