

Jonge Grutto's uitgevlogen in Nederland in 2011: een aantalsschatting op basis van kleurringdichtheden

H. Schekkerman



Sovon-rapport 2012/19

Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen

Deze rapportage is samengesteld in opdracht van Vogelbescherming Nederland

COLOFON

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

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

Dit onderzoek is uitgevoerd in opdracht van Vogelbescherming Nederland.

Wijze van citeren: Schekkerman H. 2012. Jonge Grutto's in Nederland in 2011: een aantalsschatting op basis van kleurringdichtheden. Sovon-rapport 2012/19, Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.

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

Inhoudsopgave

Dankwoord	2
1 Inleiding en vraagstelling	3
2 Methoden	4
2.1 Kleurringen van jonge Grutto's	4
2.2 Kleurringcontroles	6
2.3 Analyse	7
3 Resultaten	10
3.1 Schattingen algemeen	10
3.2 Ruimtelijk aspect	11
3.3 Steekproefgrootte	11
4 Discussie en conclusies	12
5 Aanbevelingen	15
Literatuur	16
Bijlagen	17

Dankwoord

De volgende kleurringers en assistenten worden bedankt: Paules Brouwer, Aijolt Ekkes, Ysbrand Galama, Gerrit Gerritsen, Niko Groen, Jan de Jong, Astrid Kant, Jos Hooijmeijer, Rocio Marquez Ferrando, Joop en Maarten Hotting, Rosemarie Kentie, Frank Majoor, Ronald Messemaker, Marinde Out, Hans Schekkerman, Marten Sikkema, Onno Steendam, Wim Tijsen en Rinkje van der Zee.

De volgende waarnemers worden bedankt: Jelle Abma, Ruud van Beusekom, George Blok, Ruud Brouwer, Rene Faber, Gerrit Gerritsen, Arne Hegemann, Bennie Henstra, Astrid Kant, Romke Kleefstra, Marco van de Lee, Ernst Oosterveld, Ben Pronk, Huub Reeze, Jan Rondhuis, Marten Sikkema, Dirk Tanger, Wim Tijsen, Richard Ubels, Haije Valkema, Marco van der Velde, Bert Verwey, Frank Visbeen en teller W van de B (telde de Vlietlanden maar vermeldde alleen zijn initialen).

Gerrit Gerritsen coördineerde het telwerk en Jos Hooijmeijer coördineerde het kleurringwerk.

1 Inleiding en vraagstelling

In de afgelopen decennia is de Grutto het uithangbord van ons weidevogellandschap geworden. Het is de voortgaande achteruitgang van vooral deze soort die de urgentie van maatregelen voor het behoud van weidevogels over het voetlicht heeft gebracht. Veel van de beleids- en beheermaatregelen die in de afgelopen decennia zijn ingezet, zijn dan ook vooral bedoeld om de broedomstandigheden voor Grutto's te verbeteren. Duidelijk is dat daar de bottleneck ligt: het lukt de volwassen Grutto's in veel gebieden – en vooral in intensief gebruikt boerenland - niet om voldoende jongen te produceren om zichzelf te vervangen in een volgende generatie. Daarbij lijkt vooral de hoge sterfte van kuikens een knelpunt te vormen, en veel maatregelen, zoals maaidatumcontracten, maaitrappen en vluchtstroken, zijn er dan ook op gericht om gruttokuikens meer kansen te bieden. De hoop is dat andere weidevogels hiervan meeprofiteren.

Het is belangrijk om na te gaan of de ingezette maatregelen ook effectief zijn. Dat gebeurt gewoonlijk door het volgen van de aantallen broedvogels, maar in principe levert het meten van het reproductiesucces een directer signaal op: de maatregelen zijn immers hierop toegespitst, en bij een langlevende soort als de Grutto reageren de aantallenbroedparen vaak pas met enige vertraging op veranderende omstandigheden. Het meten van het reproductiesucces is bij Grutto's echter niet eenvoudig: families met kuikens verlaten direct het nest en houden zich bij voorkeur op in hogere vegetaties, waar ze moeilijk zichtbaar zijn. Door het volgen van met zenders uitgeruste families kan het aantal vliegvlug wordende kuikens wel worden vastgesteld, maar zulk intensief onderzoek leent zich niet voor grootschalige toepassing. Vandaar dat al jaren wordt gezocht naar alternatieve methoden.

Bij de zogenaamde 'alarmtellingen' wordt midden in de kuikenperiode het aantal gruttoparen geteld dat door luid alarm te kennen geeft levende jongen te hebben. Dit aantal wordt uitgedrukt als percentage van het totale aantal broedparen in het gebied. Dit 'Bruto Territoriaal Succes' is een tamelijk grove maat voor het broedsucces, die niet zonder verdere aannames vertaalbaar is in een aantal vliegvlugge jongen per broedpaar (Nijland et al. 2010). Daarbij vergt de methode nog steeds vrij veel werk, omdat naast de alarmtelling zelf al eerder in het voorjaar ook het aantal gruttoterritoria in het gebied moet worden geïnventariseerd.

In 2006-2010 zijn pogingen ondernomen om een directe schatting van het totale aantal in Nederland uitgevlogen jongen te verkrijgen uit tellingen van juveniele Grutto's op slaap- en pleisterplaatsen in Nederland, na afloop van het broedseizoen maar voor hun vertrek naar de overwinteringsgebieden (Gerritsen 2011). Hoewel deze tellingen een nuttig beeld gaven van de verspreiding en habitatvoorkeur van jonge Grutto's in deze periode bleek het ondoenlijk om een teldekking te realiseren die volledig genoeg was voor zo'n schatting.

Een andere alternatieve methode maakt gebruik van hetzelfde type waarnemingen op pleisterplaatsen, maar dan in combinatie met het feit dat er de laatste jaren in Nederland gruttokuikens worden voorzien van kleurringen. Na het uitvliegen mengen deze vogels zich tussen hun niet geringde soortgenoten in de pleisterende groepen, waarin kan worden bepaald welk aandeel van de jonge vogels kleurringen draagt. De 'ringdichtheid' in deze steekproeven, vermenigvuldigd met het totale aantal jongen dat in dat jaar is gekleurd, levert een schatting van het totale aantal gruttojongen dat is uitgevlogen (de 'Lincoln-

Petersen schatter'). Door combinatie met een schatting van het totale aantal broedparen kan hieruit het aantal vliegvlugge jongen per broedpaar worden berekend, voor Nederland als geheel of wellicht voor grote regio's. De methode geeft geen informatie over kleinschaliger ruimtelijke of habitatgerelateerde verschillen in broedsucces.

Uit een theoretische verkenning door Nijland et al. (2010) bleek dat aan deze aanpak wel een aantal haken en ogen kleven, maar dat zij perspectieven biedt als het aantal gekleurde jongen kan worden opgevoerd tot enkele honderden, en het aantal na het broedseizoen op ringen gecontroleerde juveniele tot enkele duizenden per jaar. In 2011 is de methode in de praktijk uitgetoet. Mede met dit doel werd het kleurringen van kuikens uitgebreid naar meer plaatsen in Nederland, en werd het netwerk van vrijwilligers dat was opgebouwd voor de nazomertellingen in 2006-10 gestimuleerd om ringdichtheden te registreren.

Deze rapportage geeft een overzicht van de inspanningen en resultaten in 2011, met als hoofddoel om te evalueren of deze aanpak inderdaad zicht biedt op een jaarlijkse monitoring van het aantal in Nederland uitgevlogen jonge Grutto's. De volgende vragen zijn hiertoe uitgewerkt:

1. Hoeveel jonge Grutto's zijn er in 2011 in Nederland vliegvlug geworden?
2. Hoe verhoudt een schatting hiervan berekend met de 'klassieke' Lincoln-Petersen schatter zich tot een schatting met de 'modernere' methoden beschikbaar in het computerprogramma MARK?
3. Hoe groot is de onzekerheidsmarge rondom de schatting, en hoe gevoelig is hij voor de niet-evenredige verdeling van de ring- en afleesinspanning over Nederland?
4. Kan in volgende jaren de schatting nog verder worden verbeterd door aanpassingen aan veldprotocollen of analyse?

2 Methoden

2.1 Kleurringen van jonge Grutto's

Al een aantal jaren worden in ZW-Friesland zowel volwassen als jonge Grutto's voorzien van individuele combinaties van kleurringen, in het kader van populatieonderzoek aan deze soort door de Rijksuniversiteit Groningen (o.a. Kentie et al. 2011). In recente jaren zijn de ring-inspanningen onder dit kleurringprogramma uitgebreid naar een aantal locaties buiten Friesland, onder meer om een beter beeld te krijgen van overleving en dispersie. In 2011 werd de ringinspanning verder uitgebreid vanuit de doelstelling om een schatting van het aantal uitvliegende jongen te kunnen verkrijgen. In dit jaar werden in totaal 188 kuikens gekleurringd, waarvan 115 (61%) in Friesland (inclusief Ameland). Andere gebieden waar kuikens werden geringd waren het veengebied van Noord-Holland, uiterwaarden langs de IJssel, Eemland/Arkemheen en de Vijfheerenlanden en Alblasserwaard in het Benedenrivierengebied (tabel 1).

Gruttokuikens worden doorgaans niet gekleurringd als pas geboren kuiken, maar op latere leeftijd, wanneer de ringen beter passen en de vogels zo sterk zijn geworden dat ze door de ringen niet gehinderd worden bij de voortbeweging, en de grootste sterftegolf achter de rug is. Toch vindt ook daarna nog sterfte plaats en de schatting van het aantal uitgevlogen jongen moet hiervoor worden gecorrigeerd (zie onder). Hoe ouder kuikens zijn wanneer ze worden gekleurringd, hoe kleiner deze 'reststerfte' en de daardoor toegevoegde onzekerheid omtrent de aantalschatting. De leeftijd waarop in 2011 kuikens werden geringd (geschat aan de hand van hun snavelengte) varieerde van 4 tot 25 dagen (de leeftijd waarop ze vliegvlug worden), met een gemiddelde van 15 dagen (s.d.=5). Dit komt overeen met gemiddelde ringleeftijden in voorgaande jaren (12-19 dagen, gemiddeld 16, Nijland et al. 2010).

Tabel 1. Aantal jonge Grutto's dat in 2011 van individuele kleurringcombinaties is voorzien, en de leeftijd waarop dat gebeurde, per regio.

Regio	aantal kuikens gekleurringd	leeftijd bij kleurringen (dagen)		
		gemiddelde	s.d.	min - max
Ameland	34	14.8	5.6	7 - 25
Friesland - Wommels	25	17.0	3.0	10 - 24
Friesland - Zuidwest	56	14.7	3.6	6 - 24
Noord-Holland ¹	36	14.4	4.8	8 - 25
IJssel	13	16.9	6.1	5 - 23
Eemland & Arkemheen	9	15.2	5.5	6 - 23
Benedenrivieren ²	15	10.7	6.1	4 - 22
Totaal	188	14.8	4.9	4 - 50

¹ Voornamelijk Polder Zeevang; ² Vijfheerenlanden en Alblasserwaard

2.2 Kleurringcontroles

In juni-augustus 2011 zijn door vrijwilligers, gerekruteerd uit het netwerk dat in voorgaande jaren betrokken was bij de tellingen van juveniele Grutto's (Gerritsen 2011), verspreid over Nederland groepen pleisterende jonge Grutto's bekeken op de aanwezigheid van gekleurde vogels. Per waargenomen groep noteerden zij onder meer het totale aantal juveniele Grutto's en het aantal daarvan dat kleurringen droeg. Wanneer mogelijk werd ook de individuele kleurringcombinatie afgelezen, maar deze informatie is in de aantalsschattingen vooralsnog niet gebruikt. De waarnemers zijn goed bekend met de leeftijddeterminatie van Grutto's, zodat kan worden verondersteld dat het opgegeven aantal gecontroleerde juveniele vogels niet is 'vervuild' met adulte. In totaal werden 2772 jonge Grutto's op kleurringen gecontroleerd (Bijlage 1).

Voor de analyse is uit deze waarnemingen een selectie gemaakt wat betreft datum en herhalingen. Nijland et al. (2010) vermelden als beste periode voor het uitvoeren van de kleurringcontroles de maand juli, met name de eerste helft van die maand. Vóór eind juni zijn nog niet alle kuikens vliegvlug, en vanaf midden juli beginnen jonge Grutto's uit Nederland weg te trekken. Om de steekproef zo groot mogelijk te houden zijn voor de analyse gegevens geaccepteerd uit de periode 16 juni tot 10 augustus. Op diverse locaties zijn in deze periode meerdere malen kleurringcontroles verricht, soms met korte tussenpozen. Dit brengt de mogelijkheid mee dat de waarnemingen deels dezelfde individuen betreffen, waardoor ze in statistische zin niet 'onafhankelijk' zijn, wat kan leiden tot een te rooskleurig beeld van de nauwkeurigheid van de aantalsschatting. Om deze reden is per locatie maar één waarneemsessie per week in de dataset opgenomen ('dataset 1', 49 sessies). Dit was in principe de sessie met het grootste aantal gecontroleerde vogels, tenzij met een andere keuze een betere temporele spreiding werd bereikt. Dit criterium doet de impliciete aanname dat in een week doorgaans voldoende turnover van individuen plaatsvindt om afhankelijkheid van herhaalde waarnemingen geen probleem te maken. Omdat dit niet zeker is zijn de berekeningen ook uitgevoerd op een gegevensselectie waarbij slechts één waarneming per locatie in de gehele onderzoeksperiode is geaccepteerd ('dataset 2', 41 waarneemsessies). De gemiddelde datum van de waarneemsessies viel in beide datasets op 10 juli (s.d. = 11 dagen).

Tabel 2. Aantallen op kleurringen gecontroleerde juveniele Grutto's in 2011 en het aantal daarbij aangetroffen gekleurde vogels, zomer 2011, per provincie (linkerdeel tabel) en per regio (rechter deel). Gegevens uit dataset 1.

Provincie	N gecontroleerd	N gekleurrd	Regio	N gecontroleerd	N gekleurrd
Flevoland	37	0	Noord-NL	492	4
Friesland	298	3	Midden-NL	332	4
Groningen	31	0	West-NL	652	8
Noord-Holland	564	9			
Overijssel	220	3			
Utrecht	305	1			
Zuid-Holland	21	0	Totaal	1476	16

2.3 Analyse

Uit de gegevens over kleurringdichtheden zijn op twee verschillende manieren schattingen berekend van het totale aantal vliegvlug geworden Grutto's: met de Lincoln-Petersen schatter en met het *mixed logit-normal mark-resight model* in het computerprogramma MARK.

Lincoln-Petersen schatter

De Lincoln-Petersen schatter (met Chapman's aanpassing; Seber 1982) schat de grootte van de totale populatie dieren (N) waaruit op tijdstip t_1 een steekproef van n_1 dieren is gemerkt en weer losgelaten, en op tijdstip t_2 n_2 dieren zijn gecontroleerd waarbij m_2 gemerkte individuen werden waargenomen, als:

$$N = \frac{(n_1 + 1)(n_2 + 1)}{(m_2 + 1)} - 1, \text{ met een standaardfout (s.e.) van:}$$

$$s.e.(N) = \sqrt{\frac{(n_1 + 1)(n_2 + 1)(n_1 - m_2)(n_2 - m_2)}{(m_2 + 1)(m_2 + 1)(m_2 + 2)}}. \text{ Deze schatter gaat uit van slechts één}$$

controletijdstip, zodat het nodig was alle controlesessies uit de datasets (49 resp. 41 sessies) samen te voegen, door de aantallen gecontroleerde en gemerkte vogels te sommeren.

Mark-resight model

Met het computerprogramma MARK (White & Burnham 1999) kan een groot aantal analysemodellen worden aangepast op gegevens van gemerkte dieren. Hieronder is een klasse 'mark-resight modellen' waarmee schattingen kunnen worden gemaakt van populatiegrootte op grond van gegevens verzameld met een zelfde proefopzet als bij de Lincoln-Petersen schatter, maar waarbij de waarnemingen ook in de tijd kunnen worden herhaald. Een ander belangrijk verschil is dat de modelparameters (populatiegrootte en de kans om een gemerkt individu waar te nemen in een controlesteekproef) worden geschat met de *maximum likelihood* methode. Voor de onderhavige dataset is in MARK het *mixed logit-normal mark-resight model* (McClintock *et al.* 2009) toegepast, waarbij de gegevens per afzonderlijke controlesessie zijn ingevoerd als *secondary encounter occasions* (McClintock 2011). Voor dit model is vooral gekozen omdat het ook een schatting mogelijk maakt wanneer de merktekens niet individuspecifiek zijn. Daarmee wordt het mogelijk waarnemingen te gebruiken van gekleurde vogels waarvan het niet is gelukt de complete kleurringcombinatie af te lezen, zoals in de praktijk geregeld zal voorkomen.

Reststerfte tussen moment van kleurringen en uitvliegen

Schattingen met beide bovengenoemde methoden zijn alleen geldig onder de volgende aannamen:

1. De populatie is gesloten, d.w.z. er worden tussen tijdstippen t_1 en t_2 geen dieren toegevoegd aan de populatie en er verdwijnen er geen.
2. Alle dieren gedragen zich onafhankelijk en hebben dezelfde kans te worden gevangen of waargenomen.

3. Gemerkte dieren verliezen hun merkteken niet, en merktekens worden correct waargenomen.

Wanneer de werkelijkheid niet voldoet aan deze aannamen zal de populatiegrootte systematisch fout worden geschat.

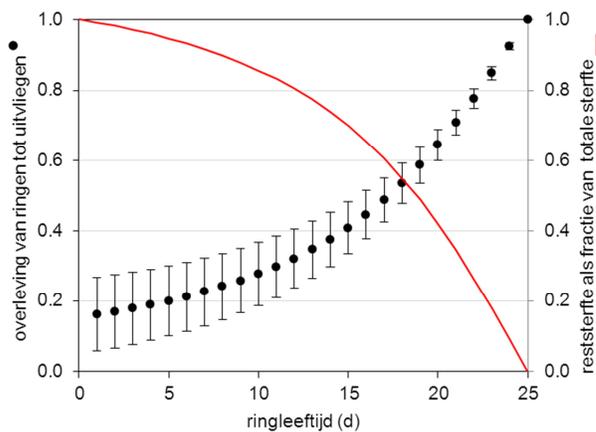
Bij het schatten van het aantal vliegvlugge jonge Grutto's uit kleurringdichtheden wordt in ieder geval aan aanname 1 niet voldaan. Doordat nog sterfte plaatsvindt tussen het moment waarop kuikens worden gekleurringd en het moment waarop ze vliegvlug worden, zal het aantal *vliegvlug geworden* kuikens dat kleurringen draagt kleiner zijn dan het totale aantal *gekleurringde* kuikens. Dat betekent dat n_1 niet precies bekend is, maar moet worden geschat uit het aantal geringde kuikens en informatie over de sterfte die nog plaatsvindt tussen ringen en uitvliegen¹. De onzekerheid rondom deze sterfte draagt bij aan de onzekerheid rondom de schatting van de N . Daarbij gaat het niet alleen om schattingsonzekerheid, maar met name ook om variatie in de (rest)overleving van kuikens tussen locaties en jaren. We schatten immers het aantal uitgevlogen kuikens in een bepaald jaar, en niet het gemiddelde over een reeks van jaren.

Het is mogelijk om de schatting van de restoverleving tussen een bepaalde (kleur)ringleeftijd en de uitvliegleeftijd (25 dagen) te baseren op een constant veronderstelde dagelijkse overlevingskans, maar Schekkerman et al. (2009) constateerden door middel van zender-onderzoek dat de dagelijkse overlevingskans van gruttokuikens toeneemt met hun leeftijd, op een niet-lineaire manier. Voor een goede schatting van de reststerfte is het zaak hiermee rekening te houden, maar tegelijkertijd is het aantal gebied-jaarcombinaties waarop de overlevingscurve van Schekkerman et al. betrekking heeft (14) aan de kleine kant voor een volledig beeld van de variatie in overlevingskansen. Daarom is hier een tweetrapsbenadering toegepast, waarin de door Schekkerman et al. vastgestelde *vorm* van de overlevingscurve is gecombineerd met schattingen van de *totale* kuikenoverleving in een grotere set van gebied-jaarcombinaties. Daartoe is de gemiddelde overlevingscurve omgerekend naar een curve die beschrijft welke fractie F_i de reststerfte tussen een bepaalde ringleeftijd i en de uitvliegleeftijd gemiddeld uitmaakt van de totale sterfte tussen geboorte en uitvliegen (figuur 1). Hieruit is door combinatie met de totale kuikenoverlevingskansen K_j per gebied-jaarcombinatie j het verloop van de restoverleving Sr te schatten als:

$$Sr_{ij} = 1 - F_i \times (1 - K_j).$$

Dit is gedaan voor 31 gebied-jaarcombinaties waarin de overleving van gruttokuikens is gemeten met behulp van gezenderde kuikens of oudervogels, tussen 1998 en 2009 (gegevens uit Schekkerman & Müskens 2000, Schekkerman et al. 2009, Teunissen *et al.* 2007 en Roodbergen et al. 2010). Figuur 1 toont het gemiddelde en de standaarddeviatie van Sr_{ij} in relatie tot de kleurringleeftijd. Deze benadering veronderstelt dat variatie tussen gebieden en jaren in de totale overlevingskans van kuikens een (veel) grotere bijdrage levert aan de variatie in de restoverlevingskans dan variatie in de vorm van het verloop van de leeftijd

¹ Nijland et al. (2010) vermelden ten onrechte dat ook gecorrigeerd moet worden voor sterfte tussen de vliegvlugleeftijd en het moment van de ringdichtheidscontroles. Dat moet wanneer men het aantal juveniele Grutto's op het moment van de ringdichtheidscontroles wil schatten, maar niet als het gaat om het totale aantal bij uitvliegen.



Figuur 1. Verband tussen de leeftijd waarop kuikens worden ge(kleur)ringd, en de reststerfte tot aan de uitvliegleeftijd als fractie van de totale kuikensterfte (rode lijn), en gemiddelde en s.d. van de restoverleving (punten). Zie tekst voor methode en bronnen.

afhankelijke sterfte. Voor 2011, met een gemiddelde kleurringleeftijd van 15 dagen, kan de restoverleving op deze manier worden geschat op 41% met een standaardafwijking van 7.4% (95%-betrouwbaarheidsinterval 26-56%).

Omdat de Lincoln-Petersen schatting bij ongewijzigde n_2 en m_2 recht evenredig toeneemt met de grootte van n_1 , kan het totale aantal vliegvlug geworden kuikens N_{vv} worden geschat uit het geschatte aantal kuikens dat de kleurringleeftijd bereikte (N_{15}) en de geschatte restoverleving tot de vliegvlugge leeftijd (Sr) als:

$$N_{vv} = Sr \times N_{15}$$

De totale (opgetelde) onzekerheid rondom N_{vv} is berekend door 10.000 maal willekeurige waarden te trekken uit de waarschijnlijkheidsverdelingen van Sr (met gemiddelde=0.5 en s.d.=0.2) en van N_{15} (met gemiddelde en s.d. zoals berekend met de Lincoln-Petersen schatter of met MARK), en deze met elkaar te vermenigvuldigen. Gemiddelde, standaarddeviatie en 2.5%- en 97.5%-percentielen van de verdeling van deze 10.000 gesimuleerde waarden van N_{vv} vormen de puntschatting, de standaardfout en het 95%-betrouwbaarheidsinterval van N_{vv} .

Ruimtelijke verdeling van ring- en afleesinspanning

De afleesinspanning was in 2011 niet gelijk verdeeld over Nederland, en ook niet evenredig met de verdeling van de ringinspanning. Zo werd 61% van het totale aantal gekleurringde kuikens geringd in Friesland, terwijl slechts 20% van de gecontroleerde vogels zich in die provincie bevond (tabel 2). Dat hoeft geen probleem te zijn als de vogels zich na het ringen willekeurig over Nederland verdelen (zodat aan aanname 2 hierboven wordt voldaan), maar Nijland et al. (2010) vonden aanwijzingen voor een onvolledige menging. Om die reden is ook nagegaan of het veel uitmaakt op welke locaties vogels op kleurringen worden gecontroleerd, door de Lincoln-Petersen schattingen ook te berekenen op grond van regionale deelsets van de ringdichtheidscontroles. Om daarbij voldoende grote steekproeven te houden is gewerkt met niet meer dan drie regio's: 'Noord' (Groningen, Friesland en de Kop van Noord-Holland), 'Midden' (Overijssel, Flevoland en Eemland/Arkemheen), en 'West' (het veengebied van Laag-Holland, Zuid-Holland en het Benedenrivierengebied) (tabel 2).

3 Resultaten

3.1 Schattingen algemeen

Dataset 1 omvat in totaal 1476 gecontroleerde juveniele Grutto's, waarvan er 16 kleurringen droegen (tabel 2). Voor dataset 2 bedroegen deze cijfers respectievelijk 1162 en 14. Tabel 3 toont de schattingen van het totale aantal kuikens dat de kleurringleeftijd bereikte N_{15} en van het aantal vliegvlug geworden kuikens N_{vv} , en hun onzekerheidsmarges. Er is verschil tussen de schattingen op grond van de twee datasets (gegevensselecties), maar dit verschil bedraagt niet meer dan ca. 10% (N_{15}). Ook de standaardfouten (s.e., de maat voor de onzekerheid rondom de schatting) komen vrij nauw overeen. De keuze van het selectiecriterium voor opname van herhaalde tellingen heeft dus geen grote invloed op de uitkomsten. Ook het verschil tussen de schattingen berekend met de Lincoln-Petersen schatter en met MARK is klein (waarbij MARK 6% hoger uitkomt), maar groter (17-19%) is het verschil tussen de twee methoden in de berekende standaardfout. Vermoedelijk is dit te verklaren door het feit dat het MARK-model rekening houdt met de variatie in ringdichtheden tussen de verschillende waarneemsessies, terwijl de Lincoln-Petersen methode deze samenvoegt tot één grote sessie². Bovengenoemde verschillen werken door in de schattingen voor N_{vv} .

Middelend over de verschillende berekeningswijzen wordt het totale aantal gruttokuikens dat in Nederland in 2011 de kleurringleeftijd bereikte (N_{15}) geschat op zo'n 15.000 – 17.000; rekening houdend met 41% reststerfte leidt dit tot schattingen van 6000-7000 vliegvlug geworden jongen (N_{vv} , tabel 3). De onzekerheid rondom de schattingen van N_{15} is groot: de standaardfout bedraagt ca. 25% van de waarde van de schatting zelf. Voor N_{vv} wordt deze onzekerheid nog eens vergroot door de eveneens aanzienlijke onzekerheid (17%) rondom de

Tabel 3. Schattingen voor het totale aantal gruttokuikens in Nederland dat in 2011 de kleurringleeftijd bereikte (N_{15}) en van het totale aantal uitgevlogen kuikens (N_{vv}), volgens twee methoden (Lincoln-Petersen schatter en mixed logit normal model in MARK) en twee dataselecties (1: één ringdichtheidscontrole per locatie per week; 2: één controle per locatie. Om de getallen gemakkelijker leesbaar te maken zijn aantallen afgerond op 50-tallen, s.e.'s op tientallen.

Dataset	Methode	waarnemingen			aantal kuikens op ringleeftijd			aantal vliegvlugge kuikens		
		n_1	n_2	m_2	N_{15}	s.e.	95%-betr.int.	N_{vv}	s.e.	95%-betr.int.
1	L-P	188	1476	16	16400	3670	9100 - 23750	6700	1950	3250 - 10900
1	MARK	188	1476	16	17350	4310	10750 - 28050	7050	2250	3250 - 11900
2	L-P	188	1162	14	14650	3490	7650 - 21650	6000	1800	2850 - 9850
2	MARK	188	1162	14	15600	4140	9400 - 26050	6400	2050	2700 - 10900

² Een tweede verschil is dat het 95%-betrouwbaarheidsinterval van N_{15} berekend door MARK asymmetrisch is, en dat uit de Lincoln-Petersen schatter symmetrisch. De begrenzingen van dit interval worden berekend als (gemiddelde $\pm 2 \times SE$); in MARK gebeurt dit op de logit-schaal.

schatting van de reststerfte; de relatieve standaardfout van N_{vv} bedraagt 29-32%. Dat betekent dat het 95%-betrouwbaarheidsinterval rondom de schatting groot is, van ca. 3000 tot ca. 11.000 (tabel 3).

3.2 Ruimtelijk aspect

Niet verrekend in de bovengenoemde standaardfouten is onzekerheid die voortkomt uit de mogelijkheid dat jonge Grutto's zich niet willekeurig verdelen over Nederland, waardoor kleurringcontroles in verschillende delen van het land verschillende resultaten kunnen opleveren. Een verkenning hiervan, door schattingen te baseren op deelsets van de kleurringcontroles afkomstig uit drie verschillende regio's in Nederland, is samengevat in tabel 4. Schattingen op grond van controles in Midden- en West-Nederland lijken vrij sterk op elkaar, maar wijken af van de schatting op grond van controles in Noord-Nederland. Deze laatste ligt iets dichterbij de schatting verkregen uit alle Nederlandse waarnemingen. Dit betekent dat het wel degelijk uitmaakt waar de kleurringcontroles worden uitgevoerd, en dat de best mogelijke schatting wordt verkregen wanneer zowel de kleurringinspanning als de afleesinspanning goed over het land worden gespreid.

3.3 Steekproefgrootte

De nauwkeurigheid van schattingen neemt toe naarmate ze zijn gebaseerd op grotere steekproeven. In dit geval geldt dat zowel voor het aantal kuikens dat wordt voorzien van kleurringen als voor het aantal dat vervolgens wordt gecontroleerd op de aanwezigheid daarvan. In tabel 5 wordt verkend hoe de nauwkeurigheid verandert wanneer de huidige grootte van een of beide van deze steekproeven (en evenredig hiermee het waargenomen aantal gemerkte vogels) worden vergroot met een factor 2 of 4 ten opzichte van de waarden in 2011. Om de cijfers gemakkelijker vergelijkbaar te maken zijn de standaardfouten uitgedrukt als percentage van de schatting (relatieve standaardfout, r.s.e.). Verdubbeling van het aantal gekleurde kuikens geeft nagenoeg dezelfde daling in de r.s.e. voor N_{15} als een verdubbeling van het aantal gecontroleerde kuikens. Daarmee in lijn geeft een verdubbeling van

Tabel 4. Schattingen voor het totale aantal gruttokuikens in Nederland dat in 2011 de kleurringleeftijd bereikte (N_{15}) en van het totale aantal uitgevlogen kuikens (N_{vv}), op grond van alle data en van kleurringcontroles in drie verschillende deelgebieden (dataset 1, Lincoln-Petersen schatter). Om de getallen gemakkelijker leesbaar te maken zijn aantallen afgerond op 50-tallen, s.e.'s op tientallen.

Regio	Waarnemingen			Aantal kuikens op ringleeftijd			Aantal vliegvlugge kuikens		
	n_1	n_2	m_2	N_{15}	s.e.	95%-betr.int.	N_{vv}	s.e.	95%-betr.int.
Nederland	188	1476	16	16400	3670	9100 - 23750	6700	1950	3250 - 10900
Noord	188	492	4	18650	7470	3700 - 33550	7650	3400	1600 - 15000
Midden	188	332	4	12600	5030	2500 - 22650	5150	2300	1100 - 10100
West	188	652	8	13700	4200	5300 - 22100	5600	2050	2000 - 10050

Tabel 5. Schattingen voor het totale aantal gruttokuikens in Nederland dat de kleurringleeftijd bereikte (N_{15}) en van het totale aantal uitgevlogen kuikens (N_{vv}), op grond van de data uit 2011 en wanneer de steekproef van op kleurringen gecontroleerde kuikens (n_2), of het aantal gekleurringde kuikens (n_1) met een factor 2 of 4 zou worden vergroot, de onzekerheid rondom de schatting van de reststerfte (seS_r) gehalveerd, of combinaties hiervan. Dataset 1, Lincoln-Petersen schatter. Om de getallen gemakkelijker vergelijkbaar te maken zijn aantallen afgerond op 50-tallen en de standaardfouten uitgedrukt als percentage van de schatting (r.s.e.).

verandering	Waarnemingen			Aantal kuikens op ringleeftijd			Aantal vliegvlugge kuikens		
	n_1	n_2	m_2	N_{15}	r.s.e.	95%-betr.int.	N_{vv}	r.s.e.	95%-betr.int.
data 2011	188	1476	16	16400	22%	9100 - 23750	6700	29%	3250 - 10900
$n_2 \times 2$	188	2952	32	16900	15%	11650 - 22150	6950	24%	3950 - 10400
$n_2 \times 4$	188	5904	64	17150	10%	13750 - 20600	7050	21%	4350 - 10000
$n_1 \times 2$	376	1476	32	16900	16%	11400 - 22350	6900	25%	3900 - 10500
$n_1 \times 4$	752	1476	64	17100	12%	13150 - 21050	7000	22%	4200 - 10100
$n_1, n_2 \times 2$	376	2952	64	17150	11%	13350 - 20920	7000	21%	4300 - 10150
$seS_r / 2$	188	1476	16	16400	22%	9100 - 23750	6750	24%	3650 - 10050
$seS_r / 2, n_1 \times 2$	376	1476	16	16400	22%	9100 - 23750	6950	18%	4550 - 9500
$seS_r / 2, n_1, n_2 \times 2$	376	2952	64	17150	11%	13350 - 20920	7050	14%	5100 - 9100

zowel n_1 als n_2 ongeveer dezelfde verbetering van de nauwkeurigheid als verviervoudiging van één van de twee (tabel 5). Op de nauwkeurigheid van de schatting van het aantal uitgevlogen kuikens N_{vv} , de schatting waarin we het meeste zijn geïnteresseerd, heeft vergroting van de steekproeven minder effect: de relatieve standaardfout daalt hierdoor met niet meer dan 5-8% (tabel 5). Dit komt door de invloed van de onzekerheid rondom de schatting van de reststerfte. Een halvering van de standaardafwijking van S_r (waarvoor een toename van de gemiddelde ringleeftijd van 15 naar 21 dagen nodig is; figuur 1) levert bijna een zelfde daling van de r.s.e. voor N_{vv} op als een verdubbeling van n_1 of n_2 . In combinatie met grotere steekproeven zou de relatieve standaardfout nog verder kunnen afnemen, tot 14-18% (tabel 5).

4 Discussie en conclusies

In het kader van een praktijkproef van de 'ringdichtheidsmethode' voor het schatten van het aantal vliegvlug geworden gruttojongen is in 2011 de ringinspanning uitgebreid van 110-130 gekleurringde kuikens in 2008-09 naar 188, en de afleesinspanning van 200-700 gecontroleerde kuikens in 2008-09 naar 1476. Dit gaat een heel eind in de richting van de 'enkele honderden', respectievelijk 'enkele duizenden' die door Nijland et al. (2010) werden genoemd als gewenste steekproefgrootte. Misschien is met een extra inspanning t.a.v. werving en aansturing van vrijwilligers nog een verdere verdubbeling te realiseren, maar daarmee lijkt wel een plafond bereikt.

Op grond van de in 2011 verzamelde gegevens kan het totale aantal gruttokuikens dat in Nederland vliegvlug is geworden, ruwweg worden geschat op 6000-7000. Het maakt daarbij wel iets uit welke dataselectie (één of meer kleurringcontroles per locatie) en welke rekenmethode (Lincoln-Petersen schatter of MARK) wordt gebruikt, maar de invloed hiervan op het resultaat is niet erg groot. Een verkenning van het effect van de ruimtelijke spreiding van de waarneeminspanning geeft aan dat deze factor meer invloed heeft, en dat het dus wel belangrijk is de ringactiviteiten en de waarnemingen goed over het land te spreiden.

Ondanks de fors toegenomen ring- en afleesinspanning in 2011 kent de schatting van het aantal vliegvlug geworden gruttokuikens nog een grote onzekerheidsmarge, van ca. 3000 tot bijna 11.000 vogels. Hierin speelt onzekerheid rondom de schatting van de reststerfte tussen het moment van ringen en van uitvliegen een grote rol.

Deze grote invloed van onzekerheid over de reststerfte beperkt ook de winst in nauwkeurigheid die is te behalen door de steekproeven van het aantal geringde en/of het aantal gecontroleerde vogels verder te vergroten. Die beperking is te verlichten door tegelijkertijd ook de onzekerheid rondom de reststerfte te verkleinen. Meer gegevens over overlevingskansen van kuikens, verkregen door middel van studies met kleurringen en/of zenders, zullen daaraan slechts in beperkte mate bijdragen. Variatie in de kuikenoverleving tussen jaren en gebieden zal immers altijd een belangrijke rol blijven spelen. Effectiever zou zijn om de duur van de periode tussen het moment van kleurringen en van uitvliegen (nu gemiddeld 10 dagen) te bekorten door kuikens pas op latere leeftijd te kleurringen. De correctie voor reststerfte wordt daardoor kleiner, en in gelijke mate daarmee ook de eraan gekoppelde onzekerheid. Tegelijkertijd wordt het echter moeilijker om een grote steekproef aan kuikens te voorzien van kleurringen, omdat de periode waarin deze gevangen kunnen worden dan korter wordt. In de beslissing op welke leeftijd kuikens te kleurringen kunnen bovendien ook andere overwegingen een rol spelen dan het optimaliseren van de schatting van het aantal uitvliegende jongen, zoals de wens om een zo groot mogelijke steekproef te creëren voor het bestuderen van overleving, dispersie of trekbewegingen. De hier besproken schattingen vormen immers niet het primaire doel waarvoor de kleurringstudies zijn opgezet. Het is daarom zeer de vraag of de kleurringleeftijd in de praktijk aanzienlijk verhoogd zal kunnen worden, maar het zou wel zijn aan te bevelen om geen kuikens jonger dan twee weken meer te kleurringen, zoals nu nog wel gebeurt.

Gezien de bovengenoemde beperkingen aan de mogelijkheden tot verbetering van de schatting, valt vermoedelijk niet te verwachten dat in de praktijk een meetnauwkeurigheid van meer dan 18-20% (r.s.e.) zal kunnen worden bereikt³. Dit betekent dat niet altijd mogelijk zal zijn om met deze methode de vraag te beantwoorden of het voor een stabiele populatie benodigde reproductiesucces in een bepaald jaar al of niet wordt gehaald. Voor 2011 lijkt dat overigens wel te kunnen, en lijkt het antwoord negatief te zijn. Als we uitgaan van de broedpaarschatting van 44.000 paren in 2008, een verdere achteruitgang van 5% per jaar tot 2011, en de overlevingscijfers genoemd in Nijland *et al.* (2010), dan zouden er in 2011 in Nederland ca. 13.000 jonge Grutto's moeten zijn uitgevlogen om de populatie stabiel

³ Om een 'gevoel' te geven voor wat een dergelijke onnauwkeurigheid betekent, hier een voorbeeld van tien metingen aan een object met een grootte van 100, als de toevallige meetfout 25% bedraagt. Men kan dan bijvoorbeeld van hetzelfde object de volgende metingen krijgen: 75, 80, 81, 90, 91, 93, 96, 99, 119, 125.

te houden. Dit aantal ligt hoger dan de bovengrens van het betrouwbaarheidsinterval rond onze schatting voor N_{vv} (3000-11.000).⁴

Een ander belangrijk gebruiksdoel van deze methode is het monitoren van de ontwikkeling van het reproductiesucces van Nederlandse Grutto's. Bij het bepalen van meerjarige trends middelen de toevallige fouten in de jaarlijkse schattingen elkaar gedeeltelijk uit. Om een beter beeld te krijgen van de statistische *power* om bepaalde veranderingen te detecteren zijn datasets gesimuleerd met twee verschillende waarden voor de r.s.e. (tabel 6). Bij de huidige r.s.e. van 29% bedraagt de kans dat een systematische halvering of verdubbeling van het broedsucces over 10 jaar als significante verandering ($P < 0.05$) wordt gedetecteerd niet meer dan 66%. Om een bepaalde verandering met minstens 80% kans als significant te kunnen detecteren, zou hij minstens -58% (afname) of 138% (toename) moeten bedragen. Bij de als maximaal haalbare nauwkeurigheid ingeschatte r.s.e. van 20% zijn deze detecteerbare veranderingen -44% of +81%. In de praktijk zal de *power* kleiner zijn, omdat bovenop de toevallige schattingsfouten rondom de systematische trend ook nog jaarlijkse fluctuaties in broedsucces zullen optreden, die in de berekeningen niet zijn verdisconteerd.

Dit alles overwegende kan worden geconcludeerd dat de 'kleurringdichtheidsmethode' nog geen ideale, met weinig inspanning te verkrijgen en toch nauwkeurige, maat oplevert voor het jaarlijkse aantal in Nederland uitvliegende jonge Grutto's. Daar staat tegenover dat andere beschikbare methoden ofwel nog grotere onzekerheidsmarges kennen, ofwel te (arbeids)-intensief zijn voor toepassing in grootschalige monitoring. Voor de bepaling van het reproductiesucces uit alarmtellingen, waarbij eveneens rekening gehouden moet worden met reststerfte en bovendien nog met een aantal andere mogelijke foutenbronnen, schatten Nijland et al. (2010) de r.s.e. van een schatting voor één gebied op ca. 70%. Dat is in het licht van de in dit rapport gemaakte nieuwe schatting voor de reststerfte wellicht te pessimistisch, en door combinatie van schattingen uit een flinke steekproef van gebieden zal ook deze fout door uitmiddeling afnemen, maar superieur aan de kleurringdichtheidsmethode lijkt deze aanpak niet. Ook reproductieschattingen met behulp van zenders kennen een aanzienlijke onzekerheidsmarge (r.s.e. op gebiedsniveau 35%, Nijland *et al.* 2010), en bovendien zijn ze arbeidsintensief en mede daardoor duur, wat ze minder aantrekkelijk maakt voor toepassing in een meetnet. Wel lijkt het zinvol om in de toekomst gegevens verkregen met verschillende methoden te combineren bij het monitoren van de ontwikkeling van het broedsucces.

Tabel 6. Indicatie van de power om trends in het aantal uitvliegende kuikens N_{vv} te detecteren over een periode van 10 jaar, bij drie waarden van de relatieve fout in de jaarschattingen. Deze poweranalyse houdt alleen rekening met de schattingsonzekerheid en niet met toevallige fluctuaties in N_{vv} tussen jaren.

relatieve standaardfout meting	kans op significante trend bij verandering met x% in 10 jaar:		minimale verandering met 80% kans op significante trend	
	-18% of +20%	-50% of +100%	afname	toename
rSE = 0.29	13%	90%	-58%	+138%
rSE = 0.20	19%	66%	-44%	+81%

⁴ Feitelijk zou echter voor een formele conclusie ook rekening moeten worden gehouden met onzekerheid in de schatting van het benodigde aantal vliegvlugge jongen.

5 Aanbevelingen

Ondanks de geringe nauwkeurigheid van de methode wordt het hier toch als zinvol aangemerkt om de kleurringdichtheidwaarnemingen nog enkele jaren vol te houden, en waar mogelijk te verbeteren en uit te breiden. Nauwkeuriger alternatieven voor monitoring zijn niet voorhanden, en de kleurringcontroles zijn uitvoerbaar met een beperkte tijdsinzet door vrijwilligers en een beperkte coördinatie-inspanning. De inzet die wordt geleverd voor het kleurringen van kuikens is groter, maar vindt voor een belangrijk deel al plaats vanuit andere doelstellingen. De 'opbrengsten' daarvan bestaan niet alleen uit de hier besproken schatting van het landelijke broedsucces, maar ook uit gegevens over trek, geboorte- en broeddispersie en overleving van Grutto's. Daarnaast kunnen ook schattingen van de grootte van de totale gruttopopulatie, als alternatief voor broedpaarschattingen, worden gebaseerd op bepalingen van kleurringdichtheden, bijvoorbeeld op pleisterplaatsen langs de trekroute (Lourenço *et al.* 2010).

Bij voortzetting van de waarnemingen zou een aantal verdere verbeteringen in de methode moeten worden geïmplementeerd. Na enkele jaren kan dan worden geëvalueerd of dat is gelukt en of de schattingen hierdoor voldoende nauwkeurig zijn geworden om voortzetting van het programma zinvol te maken.

1. Er valt nog winst in nauwkeurigheid te behalen door het aantal gekleurringde kuikens en het aantal op kleurringen gecontroleerde vogels nog verder te vergroten.
2. De nauwkeurigheid is ook gebaat bij een verhoging van de gemiddelde leeftijd waarop kuikens worden gekleurringd, tenzij dit gepaard gaat met een sterke daling van het aantal gekleurringde kuikens. Wellicht is deze verhoging mogelijk door een andere zoekstrategie te hanteren (het per auto of fiets afzoeken van grootschalige gebieden op oudere kuikens in vangbare posities, met name in de vroege ochtend en de avonduren). Het kleurringen van kuikens jonger dan ca. twee weken is vanuit het hier behandelde onderzoeksdoel niet aan te bevelen.
3. Het is van belang de ringinspanning en de waarnemingen beter te spreiden over het land.
4. Daarom, en vanwege problemen met statistische afhankelijkheid van herhaalde waarnemingen, is het zinvoller om ringdichtheidscontroles te verrichten op zo veel mogelijk verschillende plaatsen dan om deze frequent te herhalen op één locatie.
5. Aanvullende gegevens over (rest)sterfte van kuikens die beschikbaar komende dienen te worden benut. Recent vindt op dit vlak echter weinig onderzoekactiviteit plaats.

Literatuur

- Gerritsen, G. 2011. Tellingen van jonge Grutto's in de periode 2006-2010: een bruikbare methode voor het meten van broedsucces? *Limosa* 84: 15-20.
- McClintock, B.T., G.C. White, K.P. Burnham & M.A. Pryde 2009. A generalized mixed effects model of abundance for mark-resight data when sampling is without replacement. In: D.L. Thomson, E.G. Cooch and M.J. Conroy, (eds), *Modeling Demographic Processes in Marked Populations*, Springer, New York, pp. 271-289.
- Kentie, R., J.C.E.W. Hooijmeijer, C. Both & T. Piersma 2011. Grutto's in ruimte en tijd 2007-2010. Rapport, Rijksuniversiteit Groningen.
- McClintock, B. 2011. Mark-resight models. In: Cooch, E & G.C. White 2011. Program MARK – a gentle introduction. www.phidot.org.
- Lourenço P.M., Kentie R., Schroeder J., Alves J.A., Groen N.M., Hooijmeijer J.C.E.W. & Piersma T. 2010. Phenology, stopover dynamics and population size of migrating Black-tailed Godwits *Limosa limosa limosa* in Portuguese rice plantations. *Ardea* 98: 35-42.
- Nijland, F. H. Schekkerman & W. Teunissen. Methodes monitoring weidevogels. SOVON-onderzoeksrapport 2010-02, SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.
- Roodbergen M., H.Schekkerman, W.A.Teunissen & E.Oosterveld 2010. De invloed van beheer en predatie op de overleving van weidevogelkuikens in Friesland. SOVON-onderzoeksrapport 2010/12. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- Schekkerman, H. & G. Müskens 2000. Produceren Grutto's *Limosa limosa* in agrarisch grasland voldoende jongen voor een duurzame populatie? *Limosa* 73: 121-134.
- Schekkerman, H., W. Teunissen & E. Oosterveld 2009. Mortality of shorebird chicks in lowland wet grasslands: interactions between predation and agricultural practice. *Journal of Ornithology* 150: 133-145.
- Teunissen W., F. Willems & F. Majoor 2007. Broedsucces van Grutto's in drie gebieden met verbeterd mozaiekbeheer. Sovon-onderzoeksrapport 2007/06, Sovon Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.
- Seber, G.A.F. 1982. The estimation of animal abundance and related parameters. Blackburn Press, Caldwell, New Jersey.
- White, G.C. & K. P. Burnham 1999. Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46, Supplement: 120-138.

Bijlage 1

Overzicht van controles van groepen jonge Grutto's op aanwezigheid van kleurringen, 2011. n_2 is het aantal op kleurringen gecontroleerde jonge vogels, m_2 het aantal daarbij aangetroffen gekleurringde.

datum	locatie	prov	n_2	m_2	datum	locatie	prov	n_2	m_2
6-jun	Leerdam eo	ZH	13	0	11-jul	Waverhoek	Ut	140	0
17-jun	Lierder-& Molenbroek	OV	9	1	11-jul	Kop N-Holland	NH	32	0
18-jun	Vreugderijkerwaard	OV	3	1	11-jul	Kop N-Holland	NH	18	0
18-jun	IJdoorn	NH	42	0	12-jul	Hoeksmeer	GR	20	0
20-jun	ijdoorn	NH	44	0	12-jul	Burgervlotbrug	NH	5	0
20-jun	Wijde Mar	FR	6	0	12-jul	Zijpe	NH	28	0
26-jun	Workum	GR	2	0	12-jul	Kop N-Holland	NH	40	0
26-jun	Kinselmeer	NH	5	1	12-jul	Zeevang	NH	16	0
26-jun	Frieswijkerpolder	FR	12	0	12-jul	Kop N-Holland	NH	30	0
28-jun	Visvlieterdiep	GR	1	0	13-jul	Hoeksmeer	GR	25	0
29-jun	Bunschoten	UT	10	0	13-jul	Houtrakkerbeemden	NH	8	0
29-jun	Ijdoorn	NH	32	0	13-jul	Zeevang	NH	35	0
29-jun	Eempolder	UT	44	1	13-jul	Zijpe	NH	33	0
1-jul	Onderdijk	NH	30	0	15-jul	Wieringen	NH	10	0
1-jul	Waverhoek	Ut	90	0	15-jul	Pykesyl	FR	1	0
1-jul	Vreugderijkerwaard	OV	32	1	15-jul	Polder Mastenbroek	OV	3	0
2-jul	Zeevang	NH	85	5	15-jul	Vreugderijkerwaard	OV	11	0
3-jul	Visvlieterdiep	GR	4	0	15-jul	Workumerwaard	FR	20	0
3-jul	Lettelberterdiep	GR	2	0	15-jul	Oudega	FR	11	0
4-jul	Zeevang	NH	30	1	16-jul	Wieringen	NH	6	0
4-jul	Ijdoorn	NH	27	1	16-jul	Boerakker	FR	10	0
5-jul	Ijdoorn	NH	32	1	16-jul	Heiloo	NH	8	0
5-jul	Amstelmeer	NH	4	0	17-jul	Vreugderijkerwaard	OV	23	0
5-jul	Zeevang	NH	27	1	17-jul	Enge Wormer	NH	90	1
5-jul	Spoolderwaard	OV	20	0	19-jul	Vreugderijkerwaard	OV	43	0
5-jul	Vreugderijkerwaard	OV	85	2	19-jul	Enge Wormer	NH	5	0
5-jul	Enge Wormer	NH	81	0	19-jul	De Rijp	FR	54	0
6-jul	Engewormer	NH	93	0	20-jul	Kop N-Holland	NH	4	0
6-jul	Wieringen	NH	4	0	20-jul	Enge Wormer	NH	20	0
6-jul	Zeevang	NH	4	0	21-jul	Vreugderijkerwaard	OV	43	0
6-jul	Oudega	FR	70	2	21-jul	Houtrakkerhoek	NH	6	0
6-jul	Ezumakeeg	FR	12	0	26-jul	Everdingen	UT	4	0
6-jul	OVP	FL	37	0	26-jul	Vreugderijkerwaard	OV	80	0
6-jul	Pike Hissemar	FR	12	0	26-jul	Texel, Mokbaai	NH	7	0
7-jul	Amstelmeer	NH	5	0	27-jul	Everdingen	UT	21	0
7-jul	Wijde Mar	FR	11	1	27-jul	Vreugderijkerwaard	OV	26	0
7-jul	Ezumakeeg	FR	7	0	27-jul	Texel, Mokbaai	NH	7	0
7-jul	Vreugderijkerwaard	OV	90	2	28-jul	Texel, polders	NH	21	0
8-jul	Wieringen	NH	6	1	28-jul	Vreugderijkerwaard	OV	55	0
8-jul	Onderdijk	NH	25	0	30-jul	Vreugderijkerwaard	OV	49	0
8-jul	Workumerwaard	FR	28	0	1-aug	Vreugderijkerwaard	OV	30	1
8-jul	Polder Mastenbroek	NOV	1	0	1-aug	Vreugderijkerwaard	OV	38	1
8-jul	Vreugderijkerwaard	OV	1	0	2-aug	Vlietlanden	ZH	21	0
9-jul	Kop N-Holland	NH	10	0	4-aug	Vreugderijkerwaard	OV	12	1
9-jul	Amstelmeer	NH	7	0	7-aug	Vreugderijkerwaard	OV	28	0
9-jul	Ezumakeeg	FR	59	0	7-aug	Eempolder	Ut	8	1
10-jul	Vreugderijkerwaard	OV	50	1	7-aug	Workum	FR	28	0
10-jul	De Gruijters	NH	3	0	11-aug	Vreugderijkerwaard	OV	21	0

10-jul	Houtrakkerbeemden	NH	12	0	13-aug	Vreugderijkerwaard	OV	21	0
10-jul	Enge Wormer	NH	135	0	17-aug	Vreugderijkerwaard	OV	8	1
10-jul	Pike Hissemar	FR	3	0	23-aug	Vreugderijkerwaard	OV	1	0
11-jul	Vreugderijkerwaard	OV	75	0					

Bijlage 2

Gemiddelde en SD van de restoverleving S_t geassocieerd met verschillende leeftijden waarop kuikens worden gekleuringd (getallen behorende bij figuur 1).

leeftijd (dagen)	reststerfte als fractie van totale sterfte	gemiddelde rest- overlevingskans	s.d. rest- overlevingskans
0	1.000	0.155	0.105
1	0.992	0.162	0.104
2	0.982	0.170	0.103
3	0.972	0.179	0.102
4	0.960	0.189	0.101
5	0.947	0.200	0.099
6	0.932	0.212	0.098
7	0.916	0.226	0.096
8	0.898	0.241	0.094
9	0.878	0.258	0.092
10	0.856	0.276	0.090
11	0.832	0.297	0.087
12	0.805	0.320	0.085
13	0.774	0.346	0.081
14	0.739	0.375	0.078
15	0.700	0.409	0.074
16	0.656	0.446	0.069
17	0.606	0.488	0.064
18	0.550	0.535	0.058
19	0.488	0.587	0.051
20	0.420	0.645	0.044
21	0.345	0.709	0.036
22	0.264	0.777	0.028
23	0.179	0.849	0.019
24	0.090	0.924	0.009
25	0.000	1.000	0.000