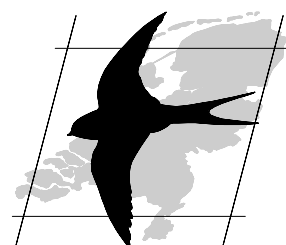


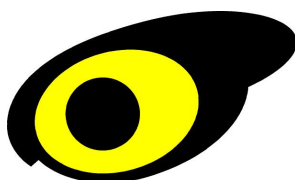
Reproductie van de Steenuil in Nederland in de periode 1977-2003

Frank Willems¹, Ronald van Harxen²,
Pascal Stroeken² en Frank Majoor¹

¹SOVON Vogelonderzoek Nederland
²Stone SteenuilenOverleg Nederland



SOVON



Stone SteenuilenOverleg Nederland



SOVON-onderzoeksrapport 2004/04

Deze rapportage is samengesteld in het kader van het Plan van Aanpak Steenuil

COLOFON

© SOVON Vogelonderzoek Nederland 2004

SOVON-onderzoeksrapport 2004/04, herziene versie juli 2004.

Dit rapport is samengesteld in het kader van het Plan van Aanpak Steenuil met financiële middelen van het Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit.

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

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.

ISSN: 1382-6271

SOVON Vogelonderzoek Nederland

Rijksstraatweg 178

6573 DG Beek-Ubbergen

Tel: 024 6848111

Fax: 024 6848188

E-mail: info@sovon.nl

Homepage: www.sovon.nl

Inhoudsopgave

Samenvatting	2
Dankwoord	3
1. Inleiding	4
2. Methode	5
2.1. Dataset	5
2.2. Berekening legselgrootte	9
2.3. Berekening nestsucces	9
2.4. Aantal uitgevlogen jongen	13
2.4. Populatie-model	14
3. Resultaten	16
3.1. Nestplaats	16
3.2. Legselgrootte	17
3.3. Nestsucces van de Steenuil in Nederland	19
3.4. Waarnemerseffecten	23
3.5. Overleving in de ei- en jongenfases	25
3.6. Aantal uitgevlogen jongen per succesvol nest	27
3.7. Overall reproductie en verwachte trend	29
4. Discussie en conclusies	32
Literatuur	35
Bijlagen	37
Bijlage 1. Woordenlijst	37

Samenvatting

Om de achteruitgang van de Steenuil in Nederland een halt toe te roepen, is in 1999 een soortbeschermingsplan opgesteld. In het kader van dit “Plan van Aanpak Steenuil” is in deze studie een analyse van de voor de populatie-ontwikkeling relevante reproductie-parameters uitgevoerd. Hierbij kon gebruik gemaakt worden van de database van het Nestkaartenproject van SOVON. Ook zijn enkele oude gegevenssets voor deze studie toegevoegd. In totaal betreft dit gegevens van 3176 nesten van Steenuil uit de periode 1977-2003, grotendeels bijeen gebracht door vrijwilligers van STONE SteenuilenOverleg Nederland.

De nestkaarten laten een verschuiving van natuurlijke nestplaatsen naar nestkasten zien; in 1977-1979 bevond <20% van de nesten zich in nestkasten tegen >90% in de meest recente jaren. De gemiddelde legselgrootte bedroeg $3,82 \pm 0,03$ eieren en is in de periode 1977-2003 significant afgenomen. Vooral vanaf 1992 lijkt deze afname op te treden, met een afname van de legselgrootte van 0,03-0,05 eieren/jaar. Het nestsucces, berekend op basis van dagelijkse overlevingskansen voor de gehele nestperiode, komt uit op gemiddeld 67,9% en neemt (niet-significant) af van 73,7% in 1977 naar 65,7% in 2003. Analyse of het nestonderzoek zelf effect heeft, geeft een mislukkans van 3% per bezoek. Vanwege methodologische problemen dient dit onderdeel in de toekomst nader geanalyseerd te worden. De overleving in de ei- en jongenfases afzonderlijk wijkt significant af van die berekend voor de hele periode, waarbij de overleving in de eifase veel lager is dan die in de jongenfase (dagelijkse overlevingskans $0,9828 \pm 0,0022$ vs. $0,9967 \pm 0,0003$). Omdat de eifase ondervertegenwoordigd is in de dataset, levert berekening van het nestsucces zonder onderscheid te maken naar deze fases, een overschatting van het nestsucces. Op basis van het aantal jongen aangetroffen tijdens het laatste nestbezoek voor uitvliegen, is het gemiddeld aantal uitgevlogen jongen per succesvol nest $3,06 \pm 0,02$. Sterfte na dit bezoek komt naar schatting op *c.* 10%, wat betekent dat het daadwerkelijke aantal uitvliegende jongen rond 2,75 per succesvol nest zal liggen.

Doorrekening van de bovengenoemde waarden levert een broedsucces van 1,6-2,1 jongen per gestart nest. Op basis van overlevingsgetallen uit literatuurbronnen is een broedsucces van 2,2 jongen per gestart nest nodig voor een stabiele populatie. Deze drempelwaarde wordt slechts in enkele jaren en in enkele regio's gehaald. Op basis van de reproductie wordt dan ook een afname van 2-9% per jaar voorspeld. Dit is vergelijkbaar met de in Nederland vastgestelde trend van 3% afname per jaar sinds 1979.

Vraagtekens kunnen vooral gezet worden bij de betrouwbaarheid en representativiteit van de gebruikte overlevingsgetallen. Voor het opstellen van een betrouwbaar populatiemodel is het dan ook essentieel om de in recente decennia in Nederland opgebouwde omvangrijke dataset van ringgegevens te analyseren en zo tot betere schattingen voor de overleving te komen. Het staat echter vast dat het broedsucces van de Steenuil in Nederland niet optimaal is en in de afgelopen jaren eerder verslechterd dan verbeterd is. Snelle verbetering van het broedhabitat is essentieel om de soort te behoeden voor verdere achteruitgang.

Dankwoord

Op de eerste plaats willen we alle vrijwilligers bedanken die in de afgelopen jaren duizenden nesten van de Steenuil gevolgd hebben en op deze wijze de thans beschikbare dataset bijeen hebben gebracht. Zonder het bestaan van deze omvangrijke dataset zou het onmogelijk zijn geweest om de voorliggende analyses uit te voeren.

Daarnaast willen we in het bijzonder Piet Fuchs (Alterra Research Instituut voor de Groene Ruimte, Wageningen Universiteit en Researchcentrum) bedanken. Hij heeft de door hem in 1974-1989 aan Steenuil verzamelde gegevens belangeloos beschikbaar gesteld voor dit onderzoek.

Paul Goedhart (Biometris, Wageningen Universiteit en Researchcentrum) leverde een belangrijke bijdrage aan de statistische analyses, in het bijzonder met betrekking tot de waarnemerseffecten.

Namens Vogelbescherming Nederland waren Barend van Gernerden, Toon Voets en Tom den Boer betrokken bij de totstandkoming van dit project.

Chris van Turnhout (Sovon), Barend van Gernerden en Piet Fuchs leverden zinvol commentaar op een eerdere versie van dit rapport.

1. Inleiding

De Steenuil neemt landelijk zeer sterk af in aantal en verspreiding. In 1998-2000 waren naar schatting nog maar 5500-6500 paren in ons land aanwezig, tegen 8.000-12.000 paren in 1979-1985. Voor de Steenuil is daarom een Soortbeschermingsplan opgesteld (Plantinga 1999). Mede als gevolg daarvan heeft de belangstelling voor deze soort de laatste jaren een grote vlucht genomen en wordt er door verschillende vrijwilligersgroepen (waaronder Stichting Steenuilenoverleg Nederland, STONE) veel onderzoek naar deze soort uitgevoerd. Belangrijke stimulans en leidraad hierbij is de door STONE uitgebrachte handleiding voor onderzoek aan de Steenuil (Bloem *et al.* 2001). Recent is door SOVON een meetplan voor deze soort opgesteld (van Turnhout 2002). Met dit meetplan wordt getracht tot een betere monitoring van alle voor Steenuil belangrijke gebieden te komen om zo een betrouwbaarder beeld van de aantalsontwikkeling van deze soort in Nederland te verkrijgen. Belangrijke vervolgvraag voor een adequate bescherming is natuurlijk door welke factoren de afname wordt veroorzaakt. Hiertoe dienen eerst gegevens omtrent reproductie en overleving geanalyseerd te worden. Op basis van deze gegevens kan inzicht verkregen worden in de populatie-dynamica van de Steenuil in Nederland, wat van essentieel belang is om gericht onderzoek naar de belangrijkste causale factoren te kunnen uitvoeren.

In dit onderzoek zijn een aantal belangrijke reproductie-parameters geanalyseerd op basis van de in het kader van het Nestkaartenproject van SOVON (Bijlsma 1996) verzamelde nestgegevens. Met behulp van in de literatuur beschikbare overlevingsgetallen, is daarnaast verkend in hoeverre de reproductie voldoende is voor een stabiel populatieniveau, danwel ontoereikend is en een mogelijke verklaring voor de recente afname geeft.

2. Methode

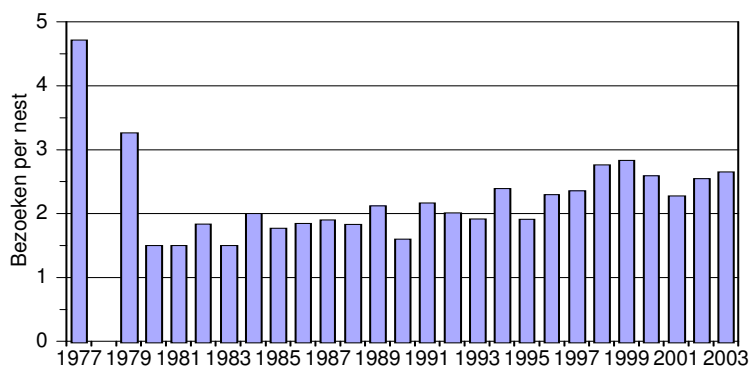
2.1. Dataset

Het overgrote deel van de gegevens is door leden van STONE en andere vrijwilligers verzameld en reeds voor aanvang van dit onderzoek ondergebracht in het SOVON-Nestkaartenproject. Daarnaast is voor dit project gezocht naar oude gegevens. Hierbij is de grootste beschikbare dataset ongetwijfeld die uit het project van Piet Fuchs. Hij heeft vanuit het Rijksinstituut voor Natuurbeheer (RIN; tegenwoordig Alterra) van 1974 tot en met 1989 aan Steenuilen gewerkt in de Betuwe tussen Rhenen en Geldermalsen (Fuchs 1986, 1987). Van de jaren 1977 en 1979 zijn alle broedgegevens ingevoerd in het nestkaartenbestand. Deze jaren werden gekozen omdat van beide jaren veel gegevens beschikbaar waren en het relatief ‘oude’ jaren betreft. Hierbij was 1977 een zeer goed jaar en 1979 een redelijk goed (bovengemiddeld) jaar vergeleken met het gemiddelde over de hele onderzoeksperiode (mededeling P. Fuchs). Helaas ontbrak de tijd om de gegevens uit de andere jaren ook in te voeren.

In totaal zijn er van 3176 nesten gegevens beschikbaar, waarvan aan 2321 nesten nestdagen toegekend konden worden met een totaal van 61.436 nestdagen. Nesten waren gemiddeld 26,5 dagen ‘onder controle’. Vooral uit de ‘oude jaren’, met uitzondering van 1977 en 1979, zijn veel nestkaarten beschikbaar met slechts één geregistreerd bezoek (fig. 1), waardoor aan deze nesten geen nestdagen toegekend konden worden en daarom niet gebruikt zijn voor de berekening van overlevingskansen. De bezoekfrequentie neemt duidelijk toe in de loop der jaren, wat ook zal betekenen dat de nauwkeurigheid en betrouwbaarheid van de gegevens toeneemt. Mogelijk worden echter de afzonderlijke bezoeken, ook indien geen veranderingen vastgesteld worden, consequenter geregistreerd.

Spreiding over jaren en regio's

Gegevens zijn afkomstig uit de jaren 1977-2003. Met uitzondering van 1978, zijn van elk jaar nestkaarten beschikbaar (tab. 1). Vrijwel alle kaarten van 1977 en 1979 zijn afkomstig van Piet Fuchs. Vanaf 1996 (start Nestkaartenproject) zijn jaarlijks data van meer dan 100 nesten beschikbaar. Belangrijker dan het aantal nesten, is het aantal nestdagen waarmee gerekend kan



Figuur 1. Gemiddeld aantal op de nestkaart geregistreerde bezoeken per nest per jaar.

worden. Als vuistregel wordt gesteld dat minimaal 500 nestdagen nodig zijn voor berekening van het nestsucces, en vanaf 1000 nestdagen een betrouwbare schatting verwacht mag worden (Beintema 1992). Uit tabel 1 blijkt dat voor 1977, 1979 en de jaren vanaf 1988 minimaal 500 nestdagen aanwezig zijn, waarvan alleen voor 1988 en 1990 minder dan 1000 nestdagen beschikbaar zijn.

Uit 240 atlasblokken zijn gegevens voorhanden, waarvan in 192 blokken aan minimaal een nest nestdagen toegekend konden worden. Dit is 22% van de 878 atlasblokken waar in Nederland Steenuilen waarschijnlijk of zeker broeden (Sovon 2002). Grofweg de helft van de nestdagen is afkomstig van 16 atlasblokken met ieder meer dan 1000 nestdagen (32.047 van de 61.436 nestdagen, tab. 2).

Een groot deel van de broedgegevens (62%) is afkomstig uit de Liemers en de Achterhoek. Van vrijwel elke sub-Fysisch Geografische Regio (sFGR, indeling van Nederland op basis van bodemtype) waar Steenuilen broeden, zijn broedgegevens beschikbaar (tab. 3, fig. 2). Alleen van de noordelijke zeekleigebieden (Friesland, Groningen) ontbreken gegevens. Van de noordelijke laagveengebieden was slechts 1 nestkaart beschikbaar, zodat deze regio bij de noordelijke hoge zandgronden gevoegd is. Voor het Rivierengebied dient nog opgemerkt dat grofweg de helft van de gegevens (4.915,5 nestdagen) afkomstig is uit de jaren 1977 en 1979 (onderzoek P. Fuchs-RIN); na 1979 is een totaal van 4.849,5 nestdagen beschikbaar.

Indeling regio's en toekenning regiocodes aan nestkaarten

Van het overgrote deel van de beschikbare nestkaarten waren Amersfoortcoördinaten en/of atlasblok en provincie bekend. Voor een deel van de kaarten waarbij deze gegevens ontbraken, kon dit op basis van lokatie-omschrijving en/of waarnemer handmatig toegekend worden. Missende provincielabels zijn met behulp van de coördinaten ingevuld door middel van een overlay van GIS-kaart met provinciegrenzen en een kilometerhokkenraster.

Bij de regio-indeling is de indeling naar sub-Fysisch Geografische Regio's (sFGR's; indeling

Tabel 1. Overzicht van de beschikbare Steenuil-broedgegevens per jaar.

Nesten: totaal aantal voor berekeningen bruikbare nesten. Nestdagen: totaal aan nestdagen voor alle nesten samen.

JAAR	NESTEN	NESTDAGEN
1977	77	2.475
1979	70	2.524
1980	1	29
1981	1	28
1982	5	103
1983	2	54
1984	6	119
1985	8	153
1986	17	367
1987	19	462
1988	40	894
1989	61	1.503
1990	29	638
1991	46	1.004
1992	63	1.716
1993	79	1.795
1994	105	3.180
1995	89	1.873
1996	135	2.801
1997	144	3.531
1998	186	5.353
1999	195	5.697
2000	269	7.773
2001	254	5.732
2002	262	7.590
2003	158	4.047

gebaseerd op bodemtype) gevolgd. Omdat deze informatie niet ingevuld wordt op de nestkaart, is dit met behulp van een overlay van een sFGR-kaart en een kilometerhokkenraster toegekend. Omdat meer dan de helft van de kaarten afkomstig is uit de Liemers en Achterhoek, zijn deze gebieden als afzonderlijke regio's beschouwd. Deze regio's omvatten:

Liemers: de atlasblokken 3346, 3347, 3348, 3356, 3357, 3358, 4014, 4015, 4016, 4017, 4018, 4024, 4025, 4026, 4027, 4028, 4034, 4035, 4036, 4037, 4038, 4044, 4045 en 4046, voorzover binnen de sFGR's Rivierengebied of Hoge Zandgronden-Oost vallend.

Achterhoek: gehele Hoge Zandgronden-Oost, voor zover binnen Gelderland en buiten de Liemers liggend.

De regio-indeling van Nederland en de beschikbare data zijn weergegeven in tab. 3 en fig. 2.

Tabel 2. Atlasblokken waarvan meer dan 1000 nestdagen beschikbaar zijn.

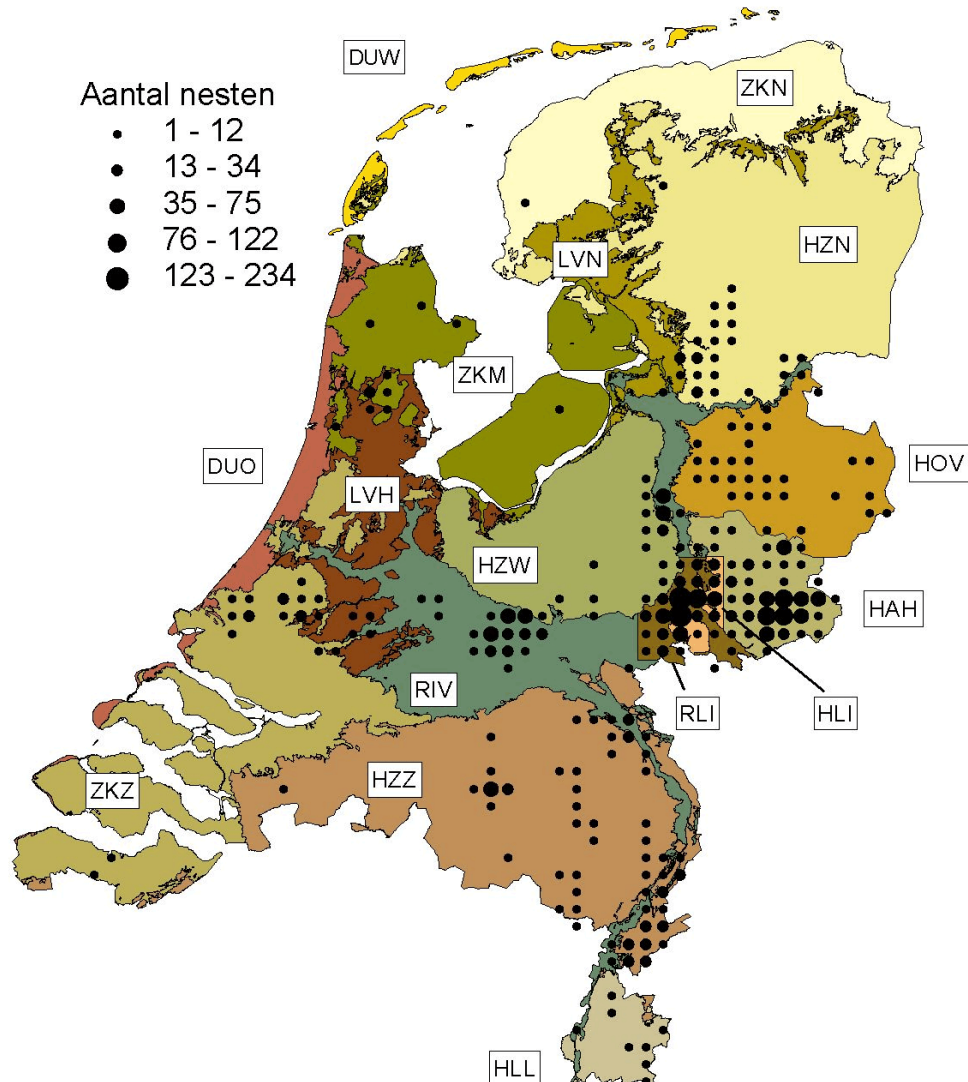
ATLASBLOK	REGIO	NESTEN	NESTDAGEN
3924	RIV	33	1.096
3356	RLI	28	1.121
4036	HLI, RLI	42	1.135
3933	RIV	41	1.200
4133	HAH	47	1.217
3315	HZW, RIV	55	1.262
4025	RLI, HLI	53	1.382
3925	RIV	39	1.444
4113	HAH	45	1.478
4115	HAH	57	1.700
4124	HAH	77	2.130
4017	RLI, HLI	83	2.272
4114	HAH	90	2.490
4123	HAH	84	2.574
4026	RLI, HLI	164	4.306
4016	RLI, HLI	180	5.244

Tabel 3. Geografische spreiding van de in deze studie gebruikte Steenuil-broedgegevens.

Regio: regio-indeling zoals in deze studie gehanteerd. FGR: sub-Fysisch Geografische Regio.

REGIO	FGR	OMSCHRIJVING	NESTEN	NESTDAGEN
HLL	HLL	Heuvelland Z-Limburg	27	576
HZN	HZN + LVN	Hoge Zandgronden - Noord*	103	2134
HLI	HZO	Hoge Zandgronden - Liemers	295	7591
HAH	HZO	Hoge Zandgronden - Achterhoek	603	17015
HOV	HZO	Hoge Zandgronden - Overijssel	52	1285
HZW	HZW	Hoge Zandgronden - West	109	2441
HZZ	HZZ	Hoge Zandgronden - Zuid	133	2581
LVH	LVH	Laagveen Holland	32	755
RIV	RIV	Rivierengebied	350	9765
RLI	RIV	Rivierengebied - Liemers	479	13436
ZKM	ZKM	Zeeklei - Midden	29	856
ZKZ	ZKZ	Zeeklei - Zuid	106	2958
?	?	onbekend	3	40

*inclusief Laagveen-Noord (1 nest)



Figuur 2. Geografische herkomst van nestkaarten van Steenuil, weergegeven als het aantal nestkaarten per atlasblok, en de op sub-Fysisch Geografische Regio's gebaseerde regio-indeling van Nederland. DUW: Duinen-Wadden, DUO: Duinen-Overig, ZKN: Zeeklei - Noord, ZKM: Zeeklei - Midden, ZKZ: Zeeklei - Zuid, LVN: Laagveen-Noord, LVH: Laagveen Holland, RIV: Rivierengebied, RLI: Rivierengebied - Liemers, HZN: Hoge Zandgronden - Noord, HOV: Hoge Zandgronden - Overijssel, HAH: Hoge Zandgronden - Achterhoek, HLI: Hoge Zandgronden - Liemers, HZW: Hoge Zandgronden - West, HZZ: Hoge Zandgronden - Zuid, HLL: Heuvelland Z-Limburg.

2.2 Berekening legselgrootte

De legselgrootte oftewel het aantal eieren wat gemiddeld gelegd wordt, is berekend als het maximum aantal eieren wat aangetroffen is tijdens een bezoek in de eifase (dus voordat de jongen geboren werden). Bezoeken in de eifase worden op de nestkaart vermeld met broedcodes beginnend met E en/of P. Alleen deze bezoeken zijn gebruikt. Indien tijdens een bezoek in de jongenfase meer jongen aangetroffen werden dan er eerder eieren gevonden werden, was de vogel tijdens het eerdere bezoek kennelijk nog aan het leggen. Aangezien de tussenliggende periode in deze gevallen relatief groot is en de kans op partiële verliezen daarmee ook, zijn deze nesten buiten beschouwing gelaten.

2.3. Berekening nestsucces

Onder nestsucces wordt hier verstaan het percentage van de nesten waarvan minimaal één jong uitvliegt.

Voor berekening van het nestsucces, wordt de dagelijkse overlevingskans van de nesten berekend (Mayfield 1961, 1975, Johnson 1979, Beintema 1992, Aebischer 1999). Hiervoor moet per nest het aantal nestdagen (aantal dagen dat een nest bestaan heeft vanaf het moment waarop het gevonden is, oftewel het aantal dagen dat het nest "onder controle" was) en de uitkomst (succes of mislukt) bekend zijn. Het aantal nestdagen wordt berekend als de periode tussen het eerste en laatste bezoek met eieren of jongen en de helft van de periode tussen het laatste bezoek met eieren of jongen en de 'nacontrole' (het eerste bezoek waarbij geen eieren of jongen meer aanwezig waren in het nest danwel vliegvlugge jongen in/bij het nest aanwezig waren, oftewel het bezoek waarbij vastgesteld wordt of het nest succesvol of mislukt is). Nesten waarbij nacontrole plaats heeft gevonden, maar waarvan het succes onduidelijk was, zijn niet gebruikt in de berekeningen. Indien geen nacontrole heeft plaatsgevonden, omdat bijvoorbeeld het nest niet terug gevonden kon worden, is het nest wel gebruikt. Het aantal nestdagen is dan de periode tussen het eerste en het laatste bezoek met eieren of jongen.

Het aantal overleefde nestdagen is bij een succesvol uitgevlogen nest of een nest waarbij tijdens het laatste bezoek nog eieren of jongen aanwezig waren (dus geen nacontrole) gelijk aan het totaal aantal nestdagen. Bij mislukte nesten is het aantal overleefde nestdagen gelijk aan het totaal aantal nestdagen min één.

De dagelijkse overlevingskans (p) is berekend als de fractie van het aantal overleefde nestdagen (Novl) ten opzichte van het totaal aantal nestdagen (Nd); in formulevorm

$$p = \text{Novl}/\text{Nd}$$

waarbij Nd-Novl dus gelijk is aan het aantal mislukte nesten. Het nestsucces (H), oftewel de kans dat een nest de gehele periode dat het aanwezig is (de 'ligduur') overleeft, is dan de dagelijkse overlevingskans (p) tot de macht van de ligduur (L) in dagen; in formulevorm

$$H = p^L.$$

Als ligduur is in deze studie 62 dagen aangehouden, opgebouwd uit gemiddeld 4 dagen benodigd voor eileg, 26 dagen broedperiode en 32 dagen jongenfase (jongen in nest). Met name de jongenfase is echter niet erg constant qua lengte en de totale ligduur van het nest varieert dan ook van ongeveer 58 tot 69 dagen (data STONE).

Dagelijkse overlevingskansen zijn berekend met behulp van GENSTAT (GENSTAT 5 Committee 1993). Er is gerekend met een binomiaal logistisch regressiemodel (Aebischer 1999), wat ten opzichte van de "Mayfield-methode" (Mayfield 1961, 1975, Johnson 1979, Beintema 1992) het voordeel heeft dat gebruik wordt gemaakt van de variatie in de data. Schattingen voor de dagelijkse overlevingskans zijn gelijk bij beide methoden, maar gebruik van een logistisch model levert een nauwkeurigere schatting van de standaardfout (Aebischer 1999). Daarnaast kan met dit model ook de variatie tussen groepen van nesten (verschillende jaren, verschillende gebieden enzovoort) en de invloed van verschillende variabelen gekwantificeerd worden. Data-input is het aantal nestdagen en overleefde nestdagen per nest.

In deze studie waren de jaren en regio's de logische beschikbare op te nemen factoren. Met deze factoren zal deels gecorrigeerd worden voor verschillen in omgevingsfactoren die feitelijk het nestsucces (kunnen) beïnvloeden, zoals muizendichtheden, waterstanden, weer en predatiedruk. Voor het analyseren van eventuele trends binnen de verschillende regio's, is gebruik gemaakt van een selectie van de data. Reden hiervoor is dat voorkomen moet worden dat een enkel jaar aan het begin of eind van de reeks een onevenredig groot effect op de trend heeft (hefboom-effect). Voor elke regio zijn die jaren geselecteerd, waarvan de eerste en laatste drie jaren, rekenend vanaf het eerste resp. laatste jaar waarin nestdagen beschikbaar zijn, ieder samen meer dan 100 nestdagen bevatten (tab. 4)

Tabel 4. Steekproefgrootte in nestdagen per jaar per regio. De omliggende jaren zijn gebruikt voor de analyse van trends in nestsucces binnen regio's. Zie tabel 3 voor verklaring van de regio-codes.

Jaar	HAH	HLI	HLL	HOV	HZN	HZW	HZZ	LVH	RIV	RLI	ZKM	ZKZ
1977									2.475			
1979						83			2.441			
1980									29			
1981						28						
1982						37			66			
1983						25			29			
1984						40			79			
1985						110			43			
1986	159					64		16	37		68	23
1987	202					42	35		169			14
1988	410					135	50		87	212		
1989	413					89	63		695		21	222
1990	227					164	19		62	71		95
1991	627	16				127	71		81	82		
1992	946	139		31	16	80			50	454		
1993	990	17				112	62		431	163		
1994	975	222				262	308		879	534		
1995	710	166				144	68		209	516		61
1996	547	210	84		76	196	194	44	474	884		94
1997	650	462	115	51	287	139	96	121	221	1.055	139	197
1998	1.447	670	81	27	343	188	248	92	173	1.600	255	213
1999	1.609	871	30	114	306	48	353	146	158	1.515	196	353
2000	2.097	1.524	10	123	480	137	361	113	245	1.728	28	928
2001	1.428	1.257		294	195	92	203	70	292	1.499	32	372
2002	2.151	1.551		375	279	70	309	155	302	2.051	55	294
2003	1.431	489	257	272	154	30	142		41	1.075	63	94

Waarnemerseffecten

Berekening van het nestsucces van een onderzochte populatie vogels gebeurt per definitie door analyse van gegevens verzameld aan bezochte nesten. Echter, het feit dat een nest bezocht wordt, kan direct of indirect het nestsucces beïnvloeden (Rotella *et al.* 2000, Lloyd & Plaganyi 2002). Deze zogenaamde *waarnemerseffecten* worden vooral veroorzaakt door verstoring van de broedende vogels en/of het aantrekken danwel afschrikken van predatoren (visueel, geursporen). Deze effecten zullen ongewenst het berekende resultaat beïnvloeden. Daarnaast kan het plaatsvinden van nestonderzoek een bedreiging zijn voor de onderzochte populatie.

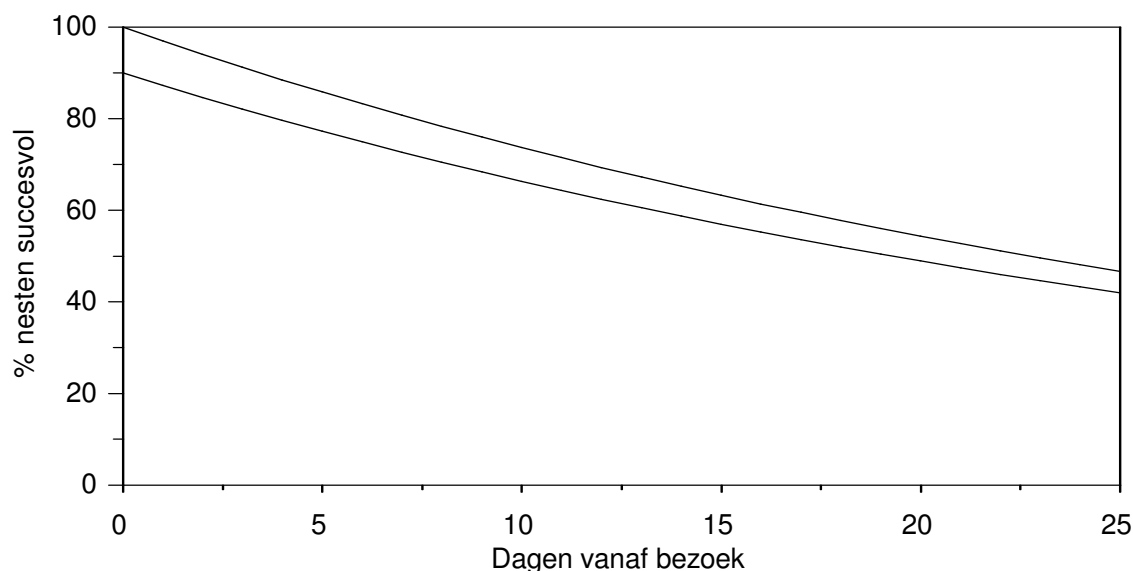
Waarnemerseffecten zijn geanalyseerd met behulp van een loglineair model met binomiale verdeling (Rotella *et al.* 2000, Lloyd & Plaganyi 2002). In dit model wordt de kans P voor een nest om het tijdsinterval van t_i dagen tussen twee aansluitende nestbezoeken te overleven, berekend met de formule

$$P(t_i) = h \cdot p^{t_i}$$

waarin p de dagelijkse overlevingskans is en h het waarnemerseffect op de overlevingskans van het nest in een korte periode direct volgend op het bezoek.

In figuur 3 is de theoretische overlevingskans voor een groep nesten in de tijd gevisualiseerd, waarbij het verloop van het percentage succesvolle nesten afhankelijk van de tijd vanaf moment van bezoeken, uitgezet voor een groep nesten waarbij geen waarnemerseffecten optreden, en van een groep nesten waarbij als gevolg van het bezoek 10% van de nesten mislukt 'direct' na het bezoek.

Modelinput is "succes" (0 of 1) per nest per interval. Aanname is dat eventuele effecten van het



Figuur 3. Theoretische overleving van een groep nesten, uitgezet in tijd vanaf het moment van bezoek (nestcontrole). De bovenste lijn laat het verloop zien van een populatie nesten zonder waarnemerseffect, met in dit voorbeeld een dagelijkse overleving $p = 97\%$. De lijn volgt het verband p^t , waarin t het aantal dagen is vanaf het bezoek. De onderste lijn laat het verloop zien van een groep nesten waarbij wel een waarnemerseffect optreedt; in dit voorbeeld gaat 10% van de nesten verloren 'direct na' (als gevolg van) het bezoek. De overleving van deze groep volgt dus het verband $h \cdot p^t$, waarbij h de overleving tijdens en kort na het bezoek is (in dit geval $100 - 10 = 90\%$) is en $p = 97\%$.

bezoek optreden binnen een tijdspanne korter dan de kortst voorkomende periode tussen twee bezoeken en dat h en p gelijk zijn voor alle nesten in de gehele onderzoeksperiode waarvan data beschikbaar zijn. Omdat $P(t_i)$ de kans is van een nest om een bepaalde periode met lengte t_i te overleven, moet eigenlijk van elk interval bekend zijn of het nest in deze periode is uitgevlogen danwel, indien het mislukt is, uit had kunnen vliegen. Immers, de periode waarin het nest kon mislukken is dan gemiddeld de helft van de gehele periode tussen de twee betreffende bezoeken. Strikt genomen kan dus alleen gerekend worden met gegevens van nesten waarvan de verwachte uitvliegdatum bekend is. In dit onderzoek ontbreekt deze informatie. Echter, omdat de bezoekfrequentie in principe onafhankelijk is van de kans van een nest om uit te vliegen, zal een analyse waarbij hiervoor niet gecorrigeerd is geen sterk afwijkend resultaat opleveren (eigen gegevens).

Overleving in de ei- en jongenfase

Berekening van de overleving van het nest in de ei- en jongenfasen afzonderlijk is minder eenvoudig dan wellicht op het eerste gezicht lijkt. Zolang er eieren of jongen in het nest aanwezig zijn, is het eenvoudig vast te stellen in welk stadium een nest zich bevindt. Echter, indien een leeg (mislukt) nest aangetroffen wordt, is het meestal alleen mogelijk om het stadium waarin mislukking plaats vond vast te stellen indien eerder jongen zijn waargenomen. Ook indien nog enige eieren aanwezig zijn, zal het vaak niet met zekerheid vast te stellen zijn of het nest mislukt is in de eifase danwel dat de andere eieren wel reeds uitgekomen waren. Vaststelling dat een nest met zekerheid in de eifase mislukt is, komt danook relatief weinig voor.

Voor berekening van de overleving in de eifase zijn hier alleen bezoeken gebruikt die maximaal 10 dagen na het vorige bezoek, waarbij eieren vastgesteld zijn, gebracht zijn. Voor het overgrote deel van deze bezoeken zal gelden dat het eventuele moment van mislukken zich binnen de eifase zal hebben bevonden. Voor een deel zal deze periode echter feitelijk betrekking hebben op de kleine jongen-fase. In dit onderzoek blijkt de selectie van intervallen van maximaal 10 dagen, een gemiddelde lengte te hebben van 6,5 dagen. Naar schatting zal dan grofweg 15% van de nestdagen betrekking hebben op de kleine-jongenfase.

De beschikbare dataset is relatief klein; van de 1689 bezoeken waarbij eieren aangetroffen werden en er daarna nog een bezoek is gebracht, vond in 276 gevallen dit vervolfbezoek maximaal 10 dagen na het eerdere bezoek plaats. In totaal betreft dit 1683 nestdagen, waarvan 1057 (179 nesten) in het Rivierengebied in 1977 of 1979. Deze dataset laat dan ook geen analyse naar variaties tussen jaren of regio's toe. Aangezien de spreiding over de regio's zeer beperkt en erg scheef is, is in de berekeningen van de overleving in de eifase de regio niet als correctiefactor opgenomen; resultaten zijn enkel gecorrigeerd voor verschillen tussen jaren.

Voor berekening van de overleving in de jongenfase, kan gebruikt gemaakt worden van alle bezoeken vanaf het moment dat voor het eerst jongen vastgesteld zijn. Immers, mislukt een nest vervolgens, dan is het met zekerheid in de jongenfase mislukt. Alle waarnemingen waarbij minimaal één jong in het nest aanwezig was, ook indien er nog niet uitgekomen eieren aanwezig waren, zijn gebruikt voor berekening van de overleving in het jongenstadium. Omdat er gemiddeld een aantal dagen verschil zit tussen het moment van uitkomen en het eerste bezoek waarbij jongen worden vastgesteld, is de kleine-jongenfase ondervertegenwoordigd in deze selectie. In totaal zijn voor deze analyse 1212 nestkaarten bruikbaar, met een totaal van 18.719 nestdagen. De verdeling over regio's en jaren is weergegeven in tabel 5.

Tabel 5. Steekproefgrootte in nestdagen voor analyse van nestjongenoverleving. Zie tabel 3 voor verklaring van de regio-codes.

Jaar	HLL	HAH	HLI	HOV	HZN	HZW	HZZ	LVH	RIV	RLI	ZKM	ZKZ	Totaal
1977									1.046				1.046
1979						34			438				472
1981						28							28
1982						18							18
1983									29				29
1984									37				37
1986		56				8		16	8		16		104
1987		64				21	14		53				152
1988		72				42	40		45	38			237
1989		195				16	63		146				420
1990		35				49				23		18	125
1991		142	16			22	34		37	74			325
1992		71	10		16	36				44			177
1993		96	17			48	20		21	123			325
1994		133	54			45	178		42	38			490
1995		112				52	23		56	182		28	452
1996	62	114	66		49	96	150	14	36	210		19	815
1997	17	81	187	23	68	76	50	26	4	305	14	58	907
1998	40	457	257	27	152	52	108	24	77	246	19	75	1.532
1999	24	853	307	100	71		181	32	19	223	45	135	1.989
2000	10	933	449	45	206	77	150	30	37	256	13	204	2.407
2001		706	643	162	92	24	100	46	42	520	32	145	2.511
2002		934	374	183	103	44	143	43	132	422	9	102	2.487
2003	99	565	174	166	122	30	60		31	318	25	49	1.639
Totaal	251	5.617	2.553	704	877	818	1.312	230	2.333	3.020	173	832	18.719

2.4 Aantal uitgevlogen jongen

De zuiverste berekening beperkt zich bij veel vogelsoorten tot de waarnemingen waarbij jongen op het punt staan het nest te verlaten danwel juist uitgevlogen zijn. Omdat steenuiljongen echter niet gelijktijdig het nest verlaten, vaak meerdere weken voor het vliegvlug worden al een deel van de tijd buiten het nest doorbrengen en juist “uitgekropen” jongen zich goed weten te verbergen (Bloem *et al.* 2001), is voor de Steenuil het aantal jongen aangetroffen tijdens het laatste nestbezoek met jongen waarschijnlijk een betere maat.

Door het aantal jongen bij het laatste bezoek voor de nacontrole aan te houden, vindt uiteraard enige overschatting plaats. Mogelijk treedt juist de laatste weken voor het vliegvlug worden relatief veel sterfte op. De jongen lopen immers meer risico te verongelukken indien ze zich buiten het nest wagen en worden dan mogelijk ook sneller gepredeerd. Daarnaast is in deze periode de voedselconcurrentie tussen de jongen maximaal.

Eventueel aanwezige eieren zijn niet meegenomen. Hierbij is dus de aanname dat bij het laatste bezoek aanwezige eieren niet meer zullen uitkomen. Voor een (klein) deel van de nesten zal dit echter niet op gaan. Voor deze nesten geldt dan wel dat het laatste bezoek dusdanig vroeg is gebracht (aanvang jongenfase), dat een deel van de jongen voor uitvliegen nog zal sterven.

In de loop der jaren is het percentage van de nesten waarbij een nacontrole is gebracht na uitvliegen van de jongen (codes C1, C2 en C3) gestegen van 9% in 1988-1995 tot 27% in 1999-

2003. Tussen de verschillende regio's bestaan eveneens verschillen hierin. Om vergelijk tussen jaren en regio's mogelijk te maken, worden daarom eventuele nacontroles in deze studie buiten beschouwing gelaten.

In de Achterhoek zijn sinds 1999 systematisch controles gebracht in de periode dat de jongen op het punt staan om uit te vliegen. Analyse van de gegevens uit deze jaren en vergelijk met gegevens uit eerdere jaren leert dat het niet brengen van een nacontrole of controle kort voor het uitvliegen een overschatting van het aantal uitgevlogen jongen van zo'n 10% geeft (Stroeken & van Harxen *in prep.*). Analyse van de voorliggende dataset leert dat van de succesvolle nesten waarbij een nacontrole is gebracht (codes C1, C2 en C3; 537 nesten), 6,8% van de eieren en jongen dood wordt aangetroffen bij de nacontrole. Een deel van de gestorven eieren en jongen zal echter gemist worden. Daarnaast is het niet mogelijk om op de nestkaart zowel het aantal levende als het aantal dode eieren en jongen te geven. Bij de met C2 (succesvol, vliegvlugge jongen aanwezig) gemarkeerde nesten zullen in een deel van de gevallen wel dode eieren of jongen aangetroffen zijn, maar zijn deze dus niet in het bestand terug te vinden. De overschatting van het broedsucces ligt danook boven 6,8%. De door Stroeken & van Harxen (*in prep.*) berekende overschatting van 10% lijkt daarmee realistisch voor de gehele dataset.

2.5. Populatie-model

In deze studie zijn alle voor de populatie-dynamica relevante reproductie-parameters geanalyseerd, waarbij onder reproductie-periode de periode van eileg tot en met uitvliegen van de jongen bedoeld wordt. Voor het opstellen van een (basaal) populatie-model, zijn daarnaast gegevens over de overleving van de jongen na uitvliegen en van volwassen dieren nodig. Deze gegevens zijn met behulp van een beperkte literatuurstudie opgezocht.

Gegeven dat Steenuilen in het broedseizoen na uitvliegen zelf al gaan broeden (Cramp 1985, Glue & Scott 1980, Glutz & Bauer 1980), kan op basis van deze overlevingsgetallen de minimaal benodigde reproductie voor een stabiele populatie berekend worden. Immers, de jaarlijkse sterfte onder volwassen dieren moet gecompenseerd worden door nieuwe aanwas. De drempel $R_{T=1}$ in uitgevlogen juvenielen per broedpaar per jaar, kan als volgt berekend worden:

$$R_{T=1} = 2 \cdot (1 - S_{ad}) / S_{juv}$$

waarin S_{ad} de adultoverleving is (dus $1 - S_{ad}$ de jaarlijkse sterfte onder volwassen vogels) en S_{juv} de juvenielenoverleving tussen het moment van uitvliegen en start van broeden. De factor $(1 - S_{ad}) / S_{juv}$ moet met 2 vermenigvuldigd worden om de benodigde reproductie per broedpaar (2 vogels) te krijgen.

Het broedsucces oftewel de overall reproductie (R) in uitgevlogen jongen per broedpaar per jaar is berekend als het percentage succesvolle nesten (nestsucces) maal het gemiddeld aantal uitgevlogen jongen per succesvol nest. Hierbij is het aantal legsels per broedpaar per jaar op 1 gesteld (Cramp 1985, Glue & Scott 1980, Glutz & Bauer 1980, Bloem *et al.* 2001). Voor het aantal uitgevlogen jongen per succesvol nest is het aantal berekend op basis van het laatste bezoek aangehouden. Welliswaar geeft dit een overschatting van het daadwerkelijke uitvliegsucces, maar naar verwachting is de overleving tussen het laatste bezoek (meestal ook moment van ringen) en het uitvliegen onderdeel van de gebruikte eerstejaars overleving.

Op basis van deze getallen kan de verwachte trend oftewel jaarlijkse groeifactor T berekend worden als

$$T = S_{ad} + (R/2) \cdot S_{juv}$$

waarbij de populatie stabiel blijft bij $T = 1$. Indien $T < 1$ neemt de populatie af, bij $T > 1$ neemt de populatie toe. Zo komt bijvoorbeeld $T = 1,05$ overeen met 5% populatiegroei per jaar.

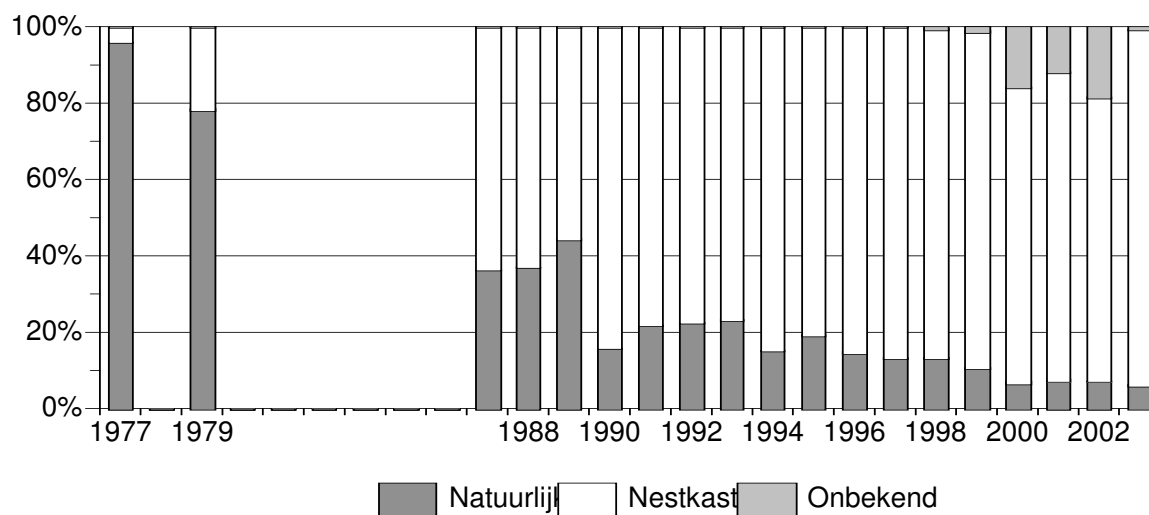
3. Resultaten

3.1. Nestplaats

Van de kaarten waar nestdagen aan toegekend konden worden, is op 2161 de nestplaats vermeld. Van deze nesten bevondt zich 77% in een nestkast (tab. 6). Het aandeel natuurlijke nesten is binnen deze dataset sterk teruggelopen in de loop der jaren (fig. 4). In het studiegebied van Piet Fuchs broedde eind zeventiger jaren de overgrote meerderheid van de vogels in natuurlijke nesten, in de negentiger jaren is de bulk van de gegevens afkomstig van nestkastonderzoek.

Tabel 6. Nestplaats zoals vermeld op de in deze studie gebruikte nestkaarten.

Nestplaats	Aantal nesten
Nestkast	1663
in boom	1390
in gebouw	130
onbekend	143
Natuurlijk	379
in boomholte	194
in gebouw	185
Onbekend	119
in boom	110
in gebouw	9



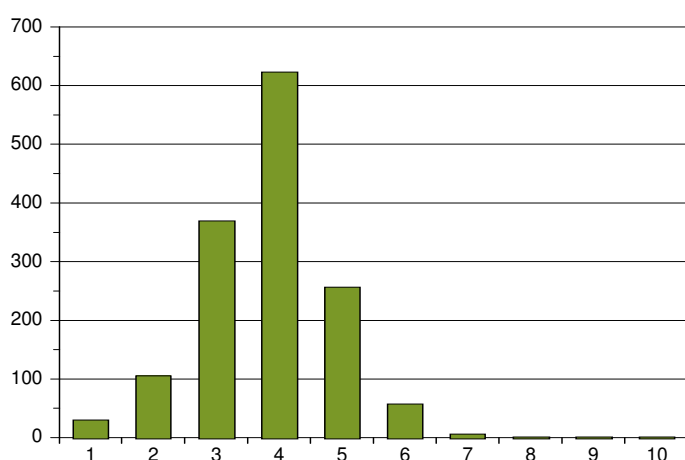
Figuur 4. Aandeel van nesttypes per jaar. Alleen jaren waarvan minimaal 10 nestkaarten met bekend nesttype beschikbaar zijn, zijn weergegeven.

3.2. Legselgrootte

Op basis van het maximum aantal aangetroffen eieren, bedroeg de gemiddelde legselgrootte $3,82 \pm 0,03$ eieren (gem. \pm s.e., $n = 1448$ nesten). De daadwerkelijke gemiddelde legselgrootte zal iets hoger liggen in verband met partiële verliezen voor vondst van het nest. Het overgrote deel van de nesten bestond uit 1 tot 6 eieren; 7 eieren zijn slechts 6 keer aangetroffen en 8, 9 en 10 eieren ieder één maal (fig. 5). Nesten van 7 of meer eieren hebben waarschijnlijk betrekking op zogenaamde “dubbellegsels”, waarbij een tweede vrouw in het zelfde nest eieren legt.

Jaarlijkse legselgroottes zijn gecorrigeerd voor verschillen in geografische herkomst. Van jaar op jaar laat de legselgrootte behoorlijke verschillen zien, waarbij in 2003, binnen de jaren waarvan van meer dan 50 nesten gegevens beschikbaar waren, de kleinste legsels gevonden zijn (fig. 6).

De legselgrootte laat een significant afnemende trend zien. Omdat de jaren 1977, 1979 (hefboomeffect) en 2003 (hefboom en negatieve uitschieter?) een relatief groot effect hebben op de trend, is de trend voor meerdere sets van jaren getest (tab. 7). Alleen de selectie waarbij alle data behalve die uit 2003 zijn gebruikt, geeft geen significante afname aan. Een negatieve trend zou op kunnen treden door een verminderde bezoekfrequentie, waardoor ook het aandeel partiële verliezen voor vondst toe zal nemen. Hiervoor is echter geen aanwijzing; in de periode 1992-2003 is het aantal bezoeken tijdens de eifase zelfs significant toegenomen in de tijd (t-test, $p = 0,015$).

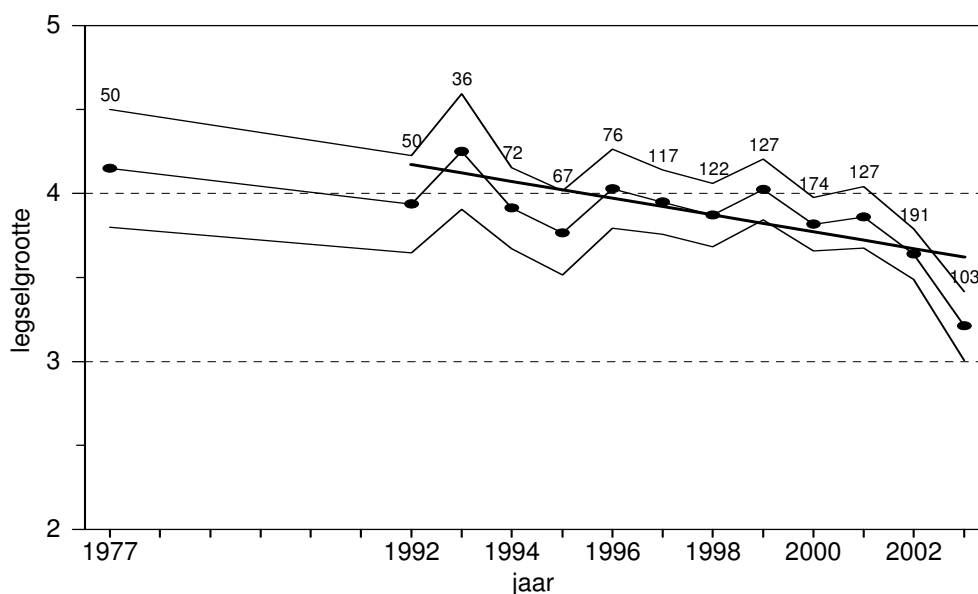


Figuur 5. Verdeling van legselgroottes van Steenuilnesten in Nederland in 1977-2003 ($n = 1448$ nesten).

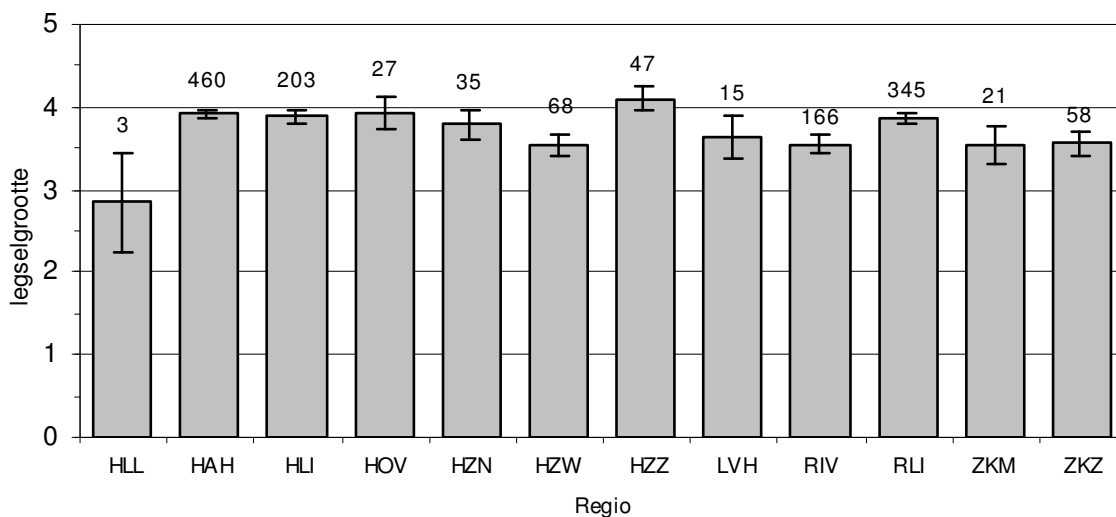
Ook tussen de regio's in Nederland zijn verschillen in legselgrootte aanwezig, alhoewel significante verschillen vrijwel afwezig zijn (fig. 7). Afgezien van het Zuid-Limburgse Heuvelland, waarvan weinig data beschikbaar zijn, zitten het rivierengebied, de zeekleigebieden en Westelijke Zandgronden onder het gemiddelde. De grootste legsels worden gevonden op de zandgronden, met uitzondering van de Westelijke Zandgronden, en het Rivierengebied-Liemers.

Tabel 7. Trend in legselgrootte van Steenuil in Nederland, getest voor verschillende selecties aan jaren. p (t-test): significantie van de helling.

Dataset	Helling		
	eieren/jaar	s.e.	p (t-test)
1977-2003	-0,019	0,006	0,001
1977-2002	-0,010	0,006	0,122
1992-2003	-0,05	0,010	<0,001
1992-2002	-0,03	0,011	0,008



Figuur 6. Legselgrootte van Steenuil in Nederland per jaar. Weergegeven zijn het gemiddelde en de boven- en ondergrens van het 95%-betrouwbaarheidsinterval, alsmede de lineaire trend voor de periode 1992-2003. Alleen jaren waarvan data van meer dan 50 nesten beschikbaar waren, zijn weergegeven. De getallen boven de balken geven het aantal nesten waarmee gerekend is weer.



Figuur 7. Legselgrootte van Steenuil per regio. Weergegeven is het gemiddelde \pm s.e. en het aantal nesten waarvan gegevens beschikbaar waren (labels). HLL: Heuvelland Z-Limburg, HAH: Hoge Zandgronden - Achterhoek, HLI: Hoge Zandgronden - Liemers, HOV: Hoge Zandgronden - Overijssel, HZN: Hoge Zandgronden - Noord, HZW: Hoge Zandgronden - West, HZZ: Hoge Zandgronden - Zuid, LVH: Laagveen Holland, RIV: Rivierengebied, RLI: Rivierengebied - Liemers, ZKM: Zeeklei - Midden, ZKZ: Zeeklei - Zuid.

3.3. Nestsucces van de Steenuil in Nederland

Bij de berekening van het nestsucces is gecorrigeerd voor jaar- en regio-effecten. De schatting voor de dagelijkse overlevingskans over de hele periode bedraagt $99,38 \pm 0,03\%$ (gemiddelde \pm s.e.; $n = 61.436$ nestdagen van 2321 nesten). Uitgaande van een ligduur van 62 dagen, komt dit neer op een nestsucces van $67,9\%$ (95%-betrouwbaarheidsinterval $65,6-70,4\%$).

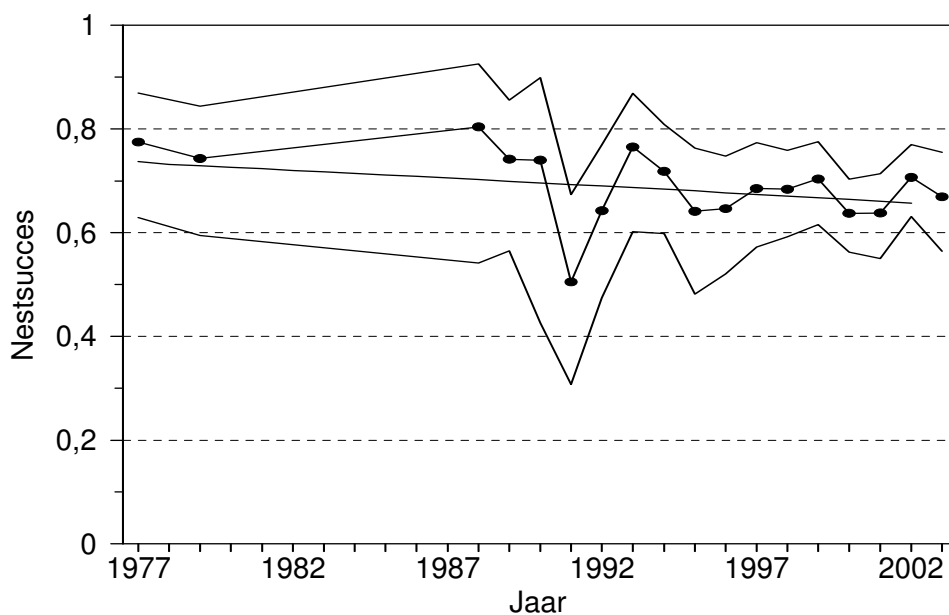
Het nestsucces van Steenuilen in Nederland laat forse fluctuaties tussen jaren zien, variërend van grofweg 50 tot 80% (fig. 8). Deze verschillen zijn echter niet significant, wat aangeeft dat ook binnen de jaren grote variatie aanwezig is. Het broedseizoen van 1991 springt er in negatieve zin uit.

De logistische trend van het nestsucces laat over de jaren een afname zien van ongeveer $0,3\%$ per jaar; de voorspelling op basis van de trend neemt af van $73,7\%$ voor 1977 naar $65,7\%$ voor 2003 (fig. 8). Deze trend is echter niet significant (t-test; $p = 0,20$; $n = 2321$ nesten).

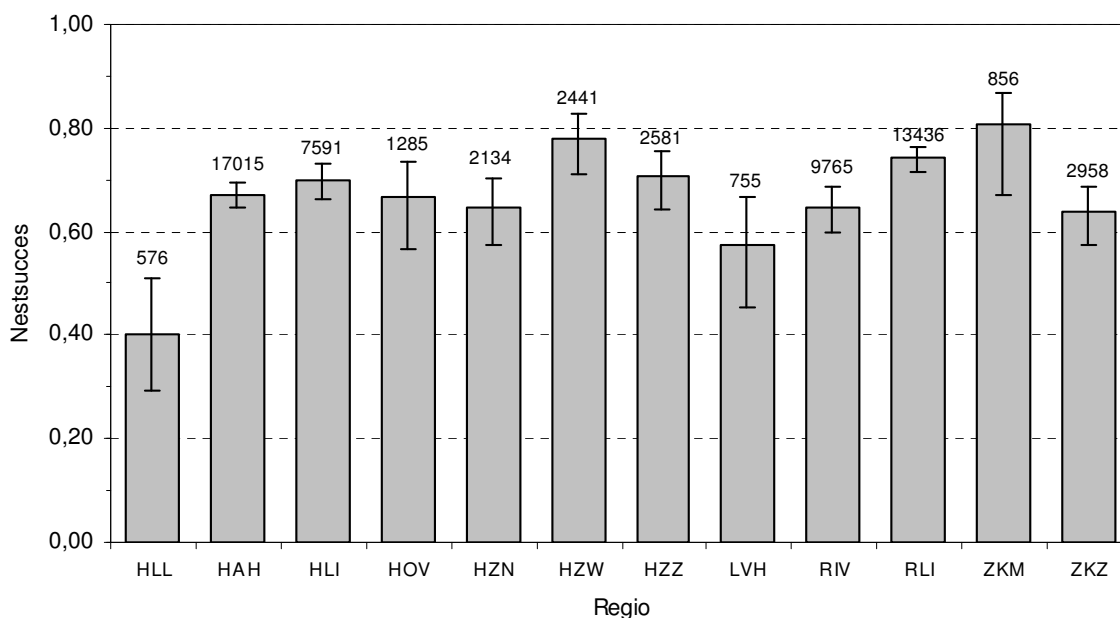
Omdat 1977 en 1979 een grote invloed hebben op de trend en van deze jaren vrijwel alleen data uit het rivierengebied afkomstig zijn, is het zinvol de trend voor alleen de jaren 1988-2003 te berekenen. De trend over deze periode is eveneens niet significant maar wel negatief, met een voorspelde afname in nestsucces van ongeveer $0,2\%$ per jaar (t-test; $p = 0,57$; $n = 2099$ nesten).

Het Zuid-Limburgse Heuvelland is de enige regio waar het nestsucces significant afwijkt van een deel van de andere regio's, maar gezien de beperkte dataset kunnen hier geen conclusies aan verbonden worden. Het hoogste gemiddelde wordt gehaald in het zeekeleigebied van Noord-Holland en Midden-Nederland (ZKM). In de zandgrond-regio's lijkt het nestsucces het hoogst in de Westelijke Hoge Zandgronden en het laagst in de Noordelijke Hoge Zandgronden (fig. 9). Opvallend is dat qua legselgrootte Zeeklei-Midden en de Westelijke Zandgronden juist duidelijk beneden het gemiddelde zaten (fig. 7). Mogelijk dat verschillen in onderzoeksmethodiek en/of -intensiteit hieraan ten grondslag liggen.

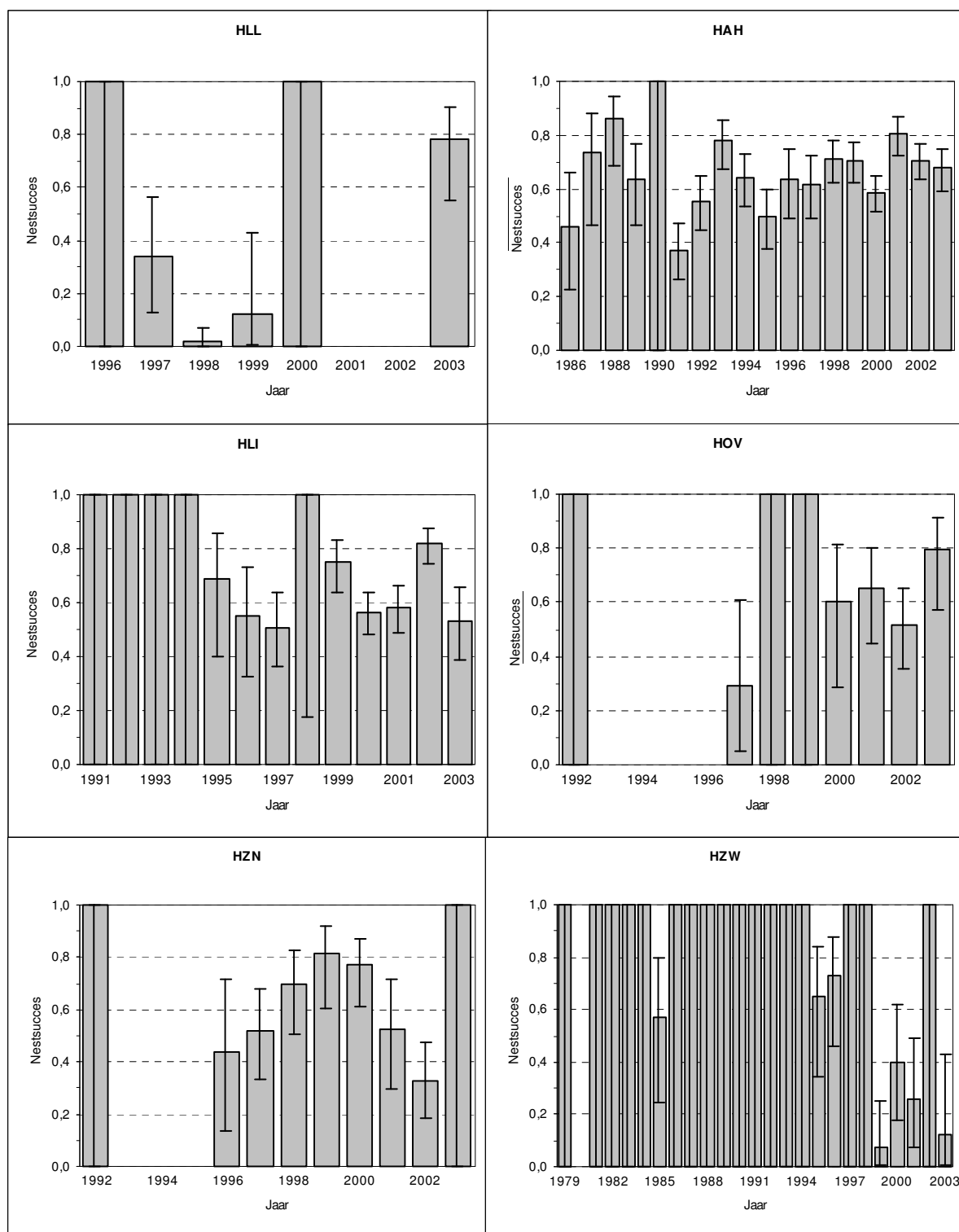
Alleen in de Hoge Zandgronden-West is een significante trend vastgesteld ($p < 0,001$), alle overige trends zijn niet significant (kleinste p -waarde $0,2$). Gezien de kleine steekproef per jaar, lijkt de afname in nestsucces die vastgesteld is in de Hoge Zandgronden-West niet direkt alarmerend. Uitbreiding van het onderzoek in deze regio zou meer inzicht kunnen bieden. Het nestsucces per regio per jaar is weergegeven in fig. 10, zie tab. 4 voor de bijbehorende steekproef.



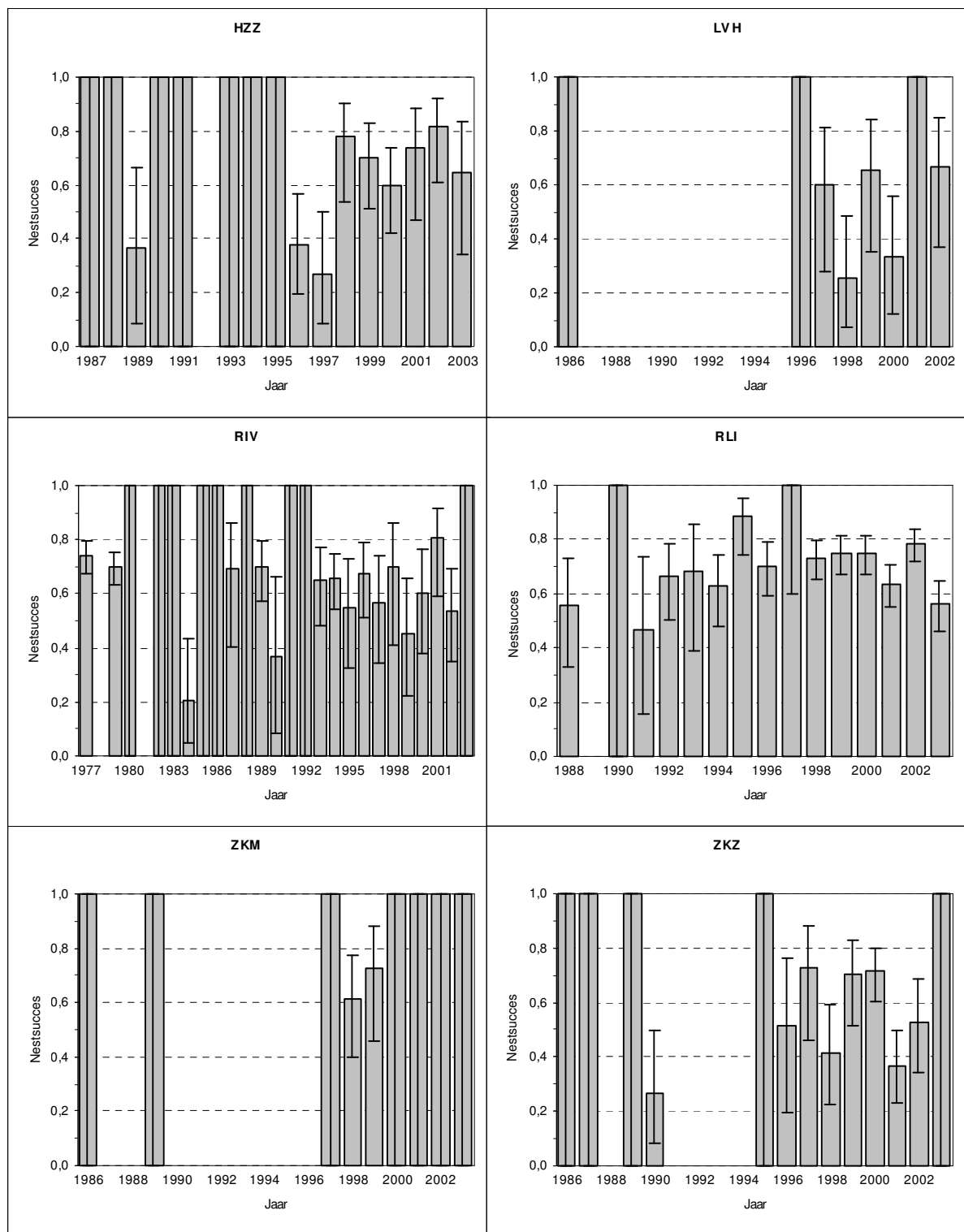
Figuur 8. Jaarlijks nestsucces (aandeel succesvolle nesten) van Steenuil in Nederland. Weergegeven zijn het gemiddelde, het 95%-betrouwbaarheidsinterval en de geschatte logistische trend. Alleen jaren waarvan >500 nestdagen beschikbaar waren, zijn weergegeven.



Figuur 9. Nestsucces (% succesvolle nesten) van Steenuil per regio. Weergegeven zijn het gemiddelde \pm s.e. en de steekproefgrootte in nestdagen (labels). HLL: Heuvelland Z-Limburg, HAH: Hoge Zandgronden - Achterhoek, HLI: Hoge Zandgronden - Liemers, HOV: Hoge Zandgronden - Overijssel, HZN: Hoge Zandgronden - Noord, HZW: Hoge Zandgronden - West, HZZ: Hoge Zandgronden - Zuid, LVH: Laagveen Holland, RIV: Rivierengebied, RLI: Rivierengebied - Liemers, ZKM: Zeeklei - Midden, ZKZ: Zeeklei - Zuid.



Figuur 10. Nestsucces (% succesvolle nesten; gemiddelde \pm s.e.) per regio per jaar. Zie tabel 4 voor de steekproefgroottes en selectie waarover de trend berekend is. HLL: Heuvelland Z-Limburg, HAH: Hoge Zandgronden - Achterhoek, HLI: Hoge Zandgronden - Liemers, HOV: Hoge Zandgronden - Overijssel, HZN: Hoge Zandgronden - Noord, HZW: Hoge Zandgronden - West.



Figuur 10 (vervolg). HZZ: Hoge Zandgronden - Zuid, LVH: Laagveen Holland, RIV: Rivierengebied, RLI: Rivierengebied - Liemers, ZKM: Zeeklei - Midden, ZKZ: Zeeklei - Zuid.

3.4. Waarnemerseffecten

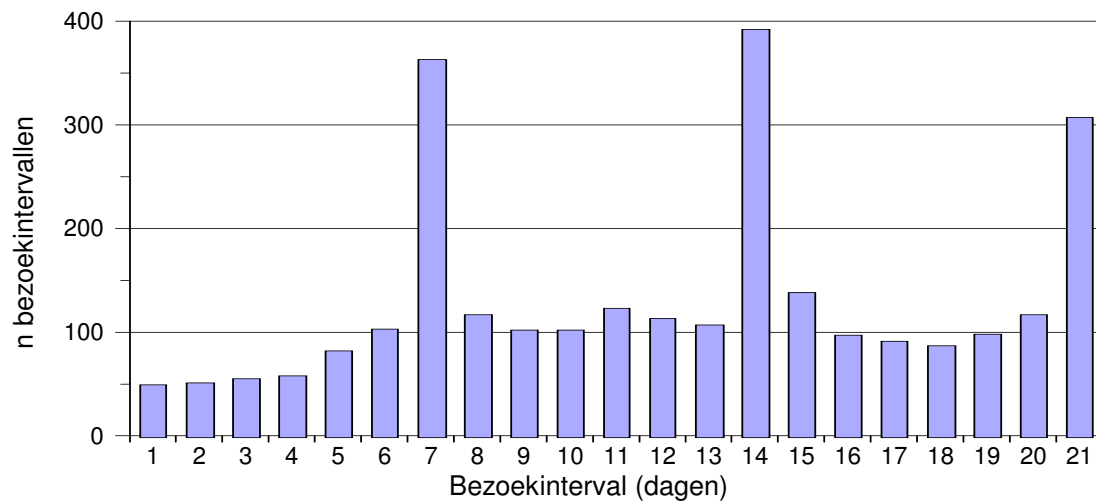
Het grootste deel van de bezoeken (61%) wordt binnen 3 weken na het voorgaande bezoek gebracht. Duidelijke pieken in de frequentie-verdeling zijn herkenbaar na 1, 2 en 3 weken (fig. 11). Om sterke hefboomeffecten te voorkomen, is het al dan niet optreden van waarnemers-effecten getest met alleen de data van bezoekenintervallen van maximaal 21 dagen. De gemiddelde overleving per interval is weergegeven in figuur 12.

Analyse met het Rotella-model levert een significant van 1 afwijkende schatter voor de kans dat een nest een nestbezoek overleeft h van 0,9707 (fig. 12; $p = 0,006$, t-test, $n = 2752$ intervallen). Dit komt overeen met een mislukkans per bezoek ($1-h$) van 3%. De dagelijkse overlevingskans p komt op 0,9961, hetgeen beduidend hoger is dan de overlevingskans berekend zonder meeneming van waarnemerseffecten. Uitgaande van een ligduur van 62 dagen, zou het nestsucces, uitgaande van geen nestbezoeken, 78,5% bedragen in plaats van de eerder berekende 67,9%.

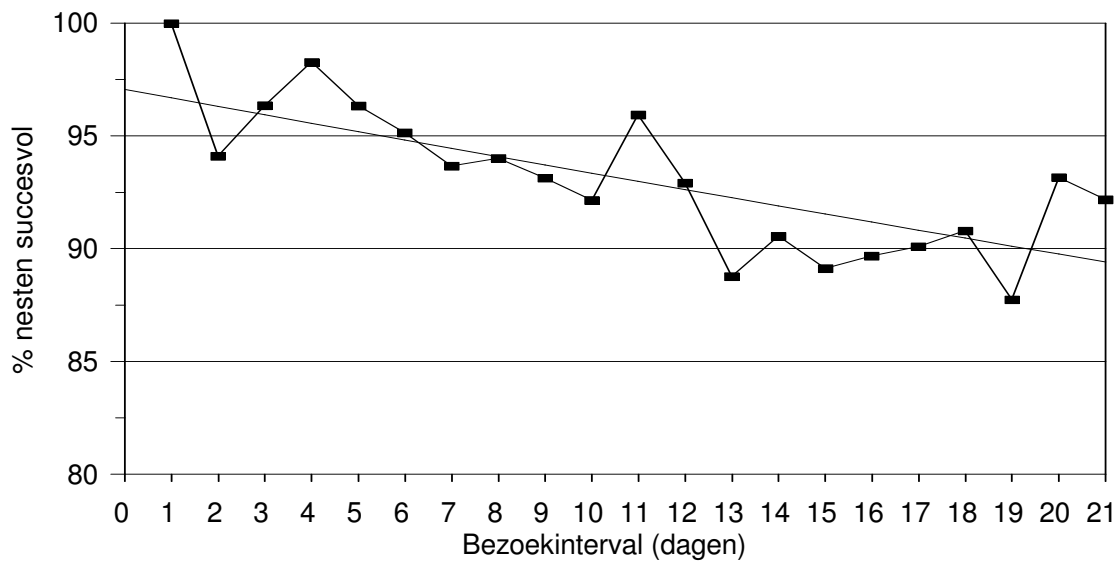
Op basis van deze resultaten kan dus gesteld worden dat het bezoeken van een nest een negatieve invloed heeft op de overlevingskansen van het nest. Het is echter de vraag of deze conclusie juist is. Voorwaarde is namelijk dat elk bezoek geregistreerd wordt. Bekend is echter dat dit voor een deel van de nestkaarten niet op gaat. Indien er tijdens een bezoek geen verandering ten opzichte van het eerdere bezoek werd vastgesteld, is dit bezoek niet altijd op de nestkaart weergegeven (eigen gegevens STONE). Bezoeken waarbij mislukken van een broedsel vastgesteld wordt, worden consequent geregistreerd. Het effect hiervan is dat voor lange intervallen, die dus ten dele feitelijk bestaan uit meerdere intervallen waarbij tijdens de tussenliggende bezoeken geen veranderingen vastgesteld werden, een overschatting van de overleving op zal treden. Voor korte intervallen zal de overleving onderschat zijn. Hierdoor wordt het waarnemerseffect overschat. Daarnaast is het essentieel dat de intervallengte oftewel de periode tussen twee bezoeken niet beïnvloed wordt door kennis over het broedstadium danwel de overleving van het nest. Bij de controle van Steenuilnesten is het gebruikelijk om de bezoeken strategisch te plannen, zodat er minimaal één bezoek gebarcht wordt tijdens de eifase, één bezoek kort na het uitkomen van de eieren en één bezoek kort voor het uitvliegen van de jongen. Aangezien de overleving in de verschillende fases niet constant is (paragraaf 3.5), zal een systematisch verschil in bezoekeninterval de resultaten beïnvloeden.

Tenslotte is de overlevingskans van de verschillende nesten niet gelijk. Zo variëren bijvoorbeeld de dichtheid aan predatoren in de directe omgeving en de conditie van de oudervogels. Van de nesten die kort na een bezoek mislukken, zal wellicht een relatief groot deel bestaan uit nesten die zowiezo een bovengemiddelde mislukkans hadden. De berekende 3% mislukkans per bezoek zal daarom waarschijnlijke de bovengrens van de daadwerkelijke optredende waarnemerseffecten aangeven.

Vanwege de bovengenoemde voetangels dienen de hier gepresenteerde resultaten alleen als indicatief beschouwd te worden. Voor een zuiverder analyse dienen deelsets, waarbij ondermeer met zekerheid alle bezoeken geregistreerd zijn, geanalyseerd te worden. Binnen het huidige project ontbrak hiervoor de tijd.



Figuur 11. Frequentieverdeling van bezoekenintervallen voor intervallen van maximaal 21 dagen. Elke periode tussen twee bezoeken is een bezoekeninterval; elk nest kan meerdere bezoekenintervallen hebben.



Figuur 12. Percentage nesten dat een bezoekeninterval heeft overleefd, uitgezet naar de lengte van het bezoekeninterval (dagen na eerder bezoek), alsmede de voorspelde overleving met meeneming van waarnemerseffect. Alleen de overleving voor intervallen van maximaal 21 dagen is weergegeven.

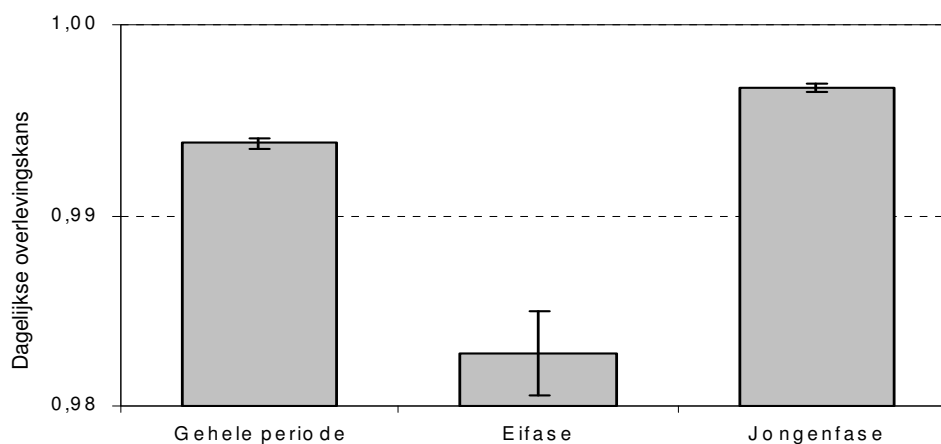
3.5. Overleving in de ei- en jongenfases

De overleving in de eifase is significant lager dan de overleving in de jongenfase en de overleving berekend voor de gehele nestperiode (tab. 8, fig. 13). Vermenigvuldiging van de overleving in de ei- en jongenfases levert een schatting voor de gehele periode, die significant lager uitkomt dan de overleving berekend voor de gehele periode zonder onderscheid in ei- en jongenfase (tab. 8). Tussen de verschillende jaren zijn duidelijke verschillen in overleving in de jongenfase zichtbaar (fig. 14). Evenals voor de overleving voor de hele nestperiode (fig. 8), was 2003 een zeer slecht jaar qua overleving in de jongenfase. 1977 en 2002 komen ook hier naar voren als relatief goede jaren. De berekende overleving in 1996 wijkt sterk af van die berekend over de gehele periode. Overleving in de jongenfase per regio wijkt niet sterk af van die berekend voor de gehele periode (fig 8, fig. 15).

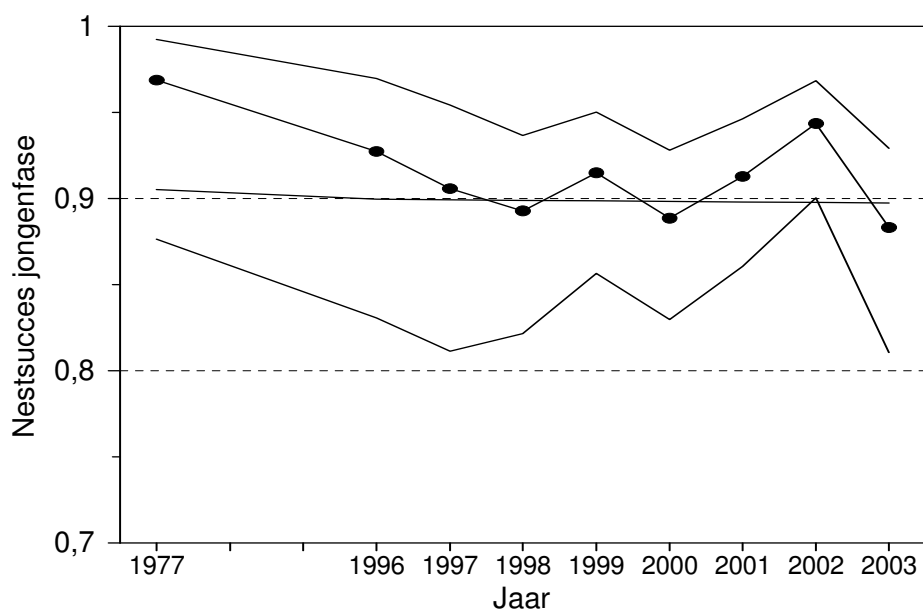
Tabel 8. Nestoverleving in de ei- en jongenfase alsmede voor de gehele periode. De overleving voor de hele periode op basis van “Eifase x jongenfase” is berekend door de overleving (gemiddelden en het 95%-betrouwbaarheidsinterval) van ei- en jongenfases te vermenigvuldigen, berekening op basis van de “Hele dataset” betreft berekening zonder onderscheid of selectie naar ei- of jongenfase. L: ligduur in dagen.

Dataset	Dagelijkse overlevingskans		L	% nesten succesvol		
	gem.	s.e.*		gem.	95%-interval	
<i>Eifase (n = 1683 nestdagen)</i>						
Alleen eifase	0,9828	0,0022	30	59,4%	51,9%	67,8%
Doorgerekend naar hele ligduur	0,9828	0,0022	62	34,0%	25,8%	44,9%
<i>Jongenfase (n = 18.719 nestdagen)</i>						
Alleen jongenfase	0,9967	0,0003	32	89,9%	88,5%	91,4%
Doorgerekend naar hele ligduur	0,9967	0,0003	62	81,4%	78,9%	84,0%
<i>Totale periode</i>						
Eifase x jongenfase				53,4%	45,9%	62,0%
Hele dataset (n = 61.436 nestdagen)	9938	3	62	67,9%	65,6%	70,4%

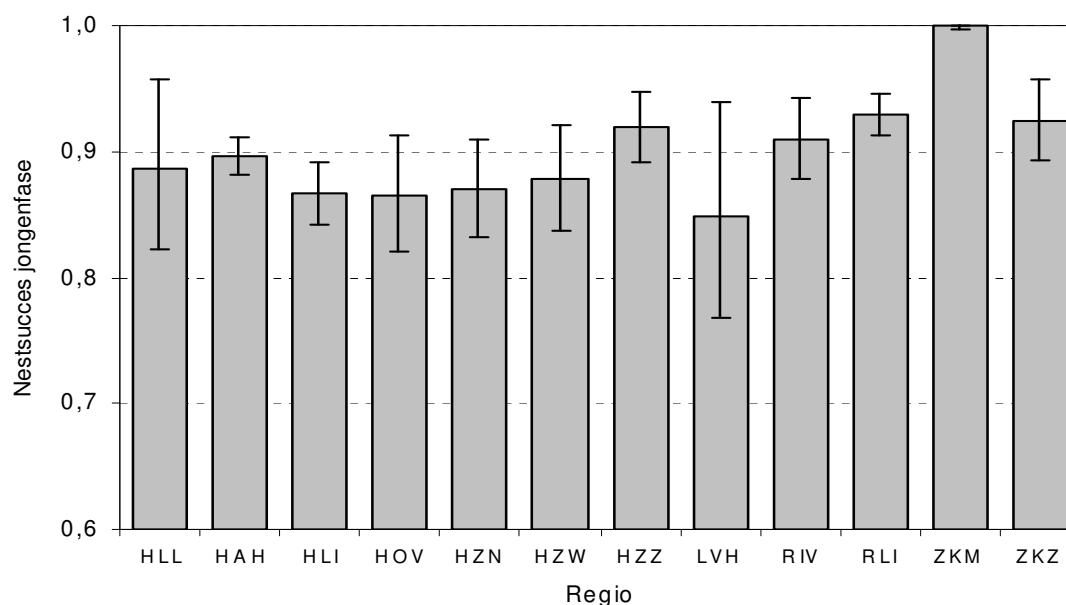
*Omdat het model niet lineair is, zijn de vermelde standaardfouten niet exact.



Figuur 13. Dagelijkse overlevingskansen (gemiddelde \pm s.e.) in de gehele nestperiode en de ei- en jongenfases afzonderlijk.



Figuur 14. Jaarlijks nestsucces (aandeel uitgekomen nesten) in de jongenfase (32 dagen). Weergegeven zijn het gemiddelde, het 95%-betrouwbaarheidsinterval en de geschatte logistische trend. Alleen jaren met meer dan 500 nestdagen zijn weergegeven.



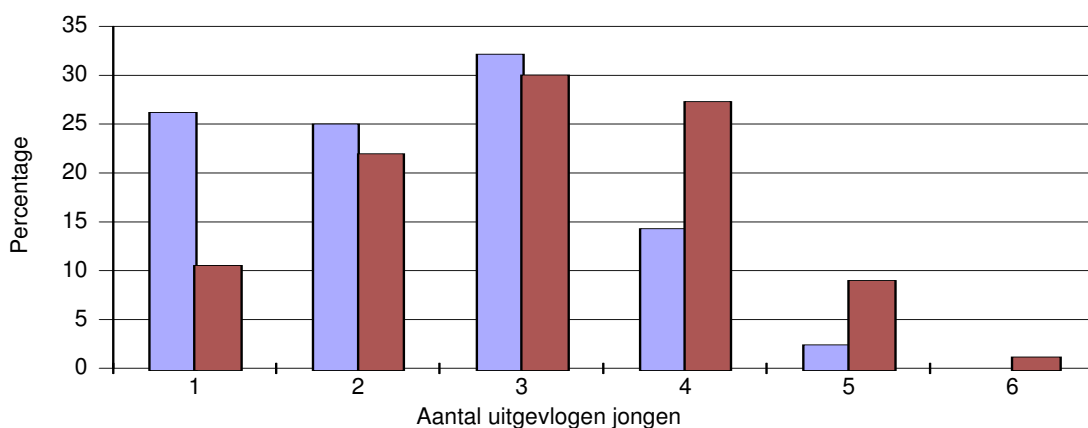
Figuur 15. Nestsucces (aandeel succesvolle nesten; gemiddelde \pm s.e.) in de jongenfase (32 dagen) van Steenuil per regio. HLL: Heuvelland Z-Limburg ($n = 251$ nestdagen), HAH: Hoge Zandgronden - Achterhoek ($n = 5617$), HLI: Hoge Zandgronden - Liemers ($n = 2553$), HOV: Hoge Zandgronden - Overijssel ($n = 704$), HZN: Hoge Zandgronden - Noord ($n = 877$), HZW: Hoge Zandgronden - West ($n = 818$), HZZ: Hoge Zandgronden - Zuid ($n = 1312$), LVH: Laagveen Holland ($n = 230$), RIV: Rivierengebied ($n = 2333$), RLI: Rivierengebied - Liemers ($n = 3020$), ZKM: Zeeklei - Midden ($n = 173$), ZKZ: Zeeklei - Zuid ($n = 832$).

3.6. Aantal uitgevlogen jongen per succesvol nest

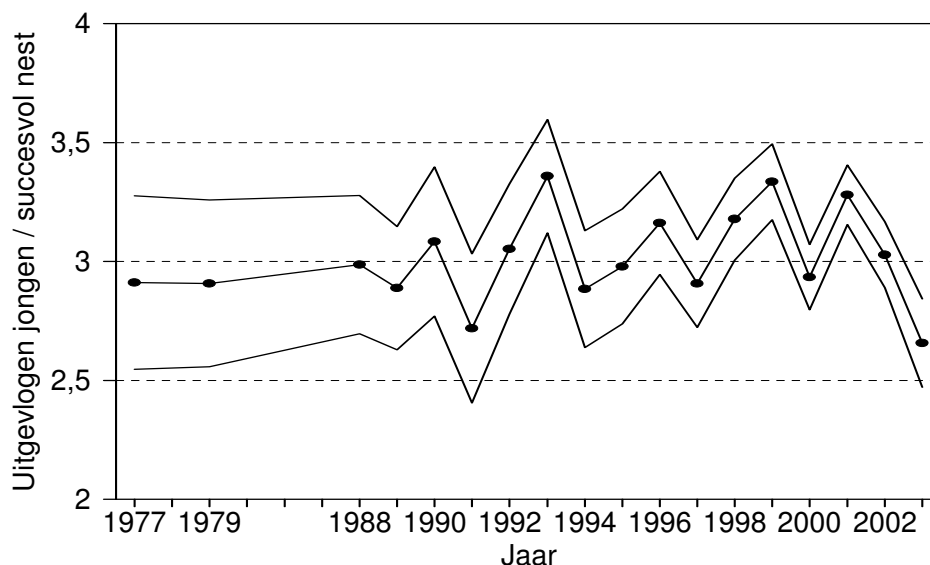
Bij slechts 84 waarnemingen is het broedstadium gemarkeerd als “jongen op uitvliegen”. Op basis van deze dataset, bedraagt het uitvliegsucces $2,42 \pm 0,12$ jongen (gemiddelde \pm s.e.) per succesvol nest. Selecteren we van elk nest het laatste bezoek waarbij jongen in het nest zijn aangetroffen, dan zijn data van 2457 nesten beschikbaar. Op basis van deze dataset, waarbij eventuele nacontroles buiten beschouwing worden gelaten, bedraagt het uitvliegsucces $3,06 \pm 0,02$ jongen (gemiddelde \pm s.e.) per succesvol nest. Het verschil in berekend uitvliegsucces is ook zichtbaar in de frequentieverdeling van het aantal jongen per nest (fig. 16). Het verschil in uitkomst zal, behalve doordat jongen op het moment van uitvliegen makkelijk gemist worden, logischerwijs verklaard worden door sterfte tussen het laatste bezoek en het moment van uitvliegen. Deze periode zal gemiddeld een aanzienlijk deel van het jongenstadium zijn, aangezien 65% van de nesten, waar jongen aangetroffen zijn, slechts één maal bezocht is tijdens de jongenfase. Uitgaande van een overschatting van 10% (Stroeken & van Harxen *in prep.*) zal het daadwerkelijke uitvliegsucces rond 2,75 jongen per succesvol nest liggen.

Met de dataset op basis van het laatste bezoek per nest, kan ook gekeken worden naar verschillen tussen jaren en regio's. Het uitvliegsucces laat geen toename of afname zien in de tijd; de lineaire trend suggereert enige toename maar is verre van significant (t-test, $p = 0,6$). Deze toename hangt mogelijk samen met de toename van het aandeel in nestkasten broedende paren, waardoor gemiddeld minder jongen gemist zullen worden. Het laagst aantal jongen per succesvol nest werd gevonden in 2003. Met uitzondering van 2002, was het aantal jongen per nest in 2003 significant lager dan in alle andere jaren vanaf 1998 (fig. 17). In 1977 en 1979 werden relatief weinig jongen per nest gevonden. Dit zal echter deels samenhangen met het feit dat het overgrote deel van deze nesten zich in natuurlijke nestholtes bevond, waar het exacte aantal jongen veel moeilijker is vast te stellen.

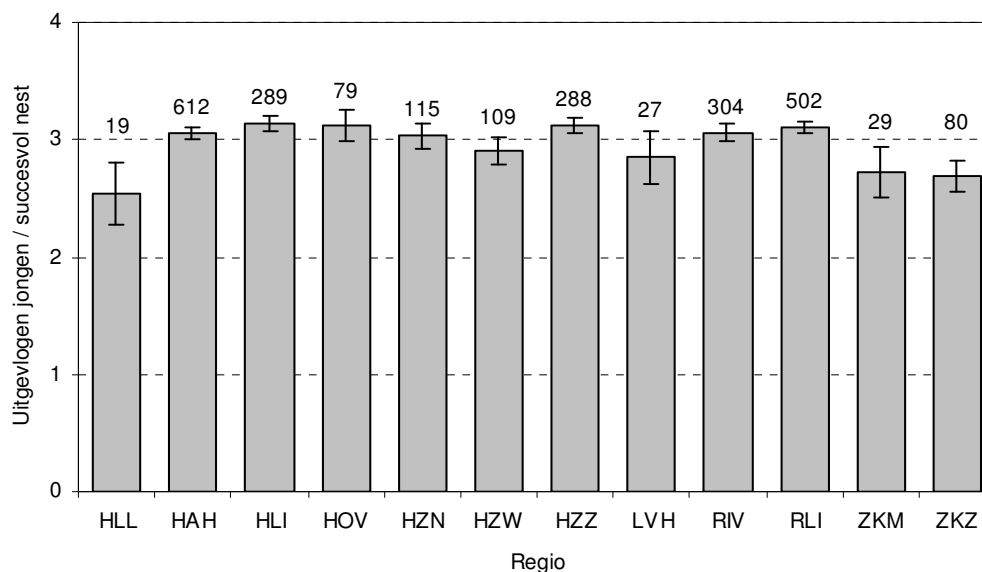
Alhoewel alleen het zuidelijk zeeleigebied (ZKZ) significant afwijkt van een deel van de overige regio's, lijkt het er in het algemeen op dat de zeelei- en laagveengebieden en heuvelland gemiddeld minder jongen per succesvol legsel hebben dan de zandgronden en het rivierengebied.



Figuur 16. Frequentieverdeling van het aantal uitgevlogen jongen per nest voor alleen nesten die bezocht zijn rond moment van uitvliegen (linker staven, $n = 84$ nesten) en op basis van het aantal jongen tijdens het laatste bezoek met jongen voor alle succesvolle nesten (rechter staven, $n = 2457$ nesten).



Figuur 17. Aantal uitgevlogen jongen per succesvol nest per jaar, gebaseerd op het aantal jongen aangetroffen tijdens de laatste nestcontrole met jongen ($n = 2457$ nesten). Weergegeven is het gemiddelde en het 95%-betrouwbaarheidsinterval. Alleen jaren waarvan data van meer dan 50 nesten beschikbaar waren, zijn weergegeven.



Figuur 18. Aantal uitgevlogen jongen per succesvol nest per regio (gemiddelde \pm s.e.), gebaseerd op het aantal jongen aangetroffen tijdens de laatste nestcontrole met jongen ($n = 2457$ nesten), en de steekproefgrootte in aantal nesten. HLL: Heuvelland Z-Limburg, HAH: Hoge Zandgronden - Achterhoek, HLI: Hoge Zandgronden - Liemers, HOV: Hoge Zandgronden - Overijssel, HZN: Hoge Zandgronden - Noord, HZW: Hoge Zandgronden - West, HZZ: Hoge Zandgronden - Zuid, LVH: Laagveen Holland, RIV: Rivierengebied, RLI: Rivierengebied - Liemers, ZKM: Zeeklei - Midden, ZKZ: Zeeklei - Zuid.

3.7. Overall reproductie en verwachte trend

Voor het opstellen van een verkennend populatie-model, zijn naast gegevens over reproductie ook overlevingsgetallen nodig. Voor de Steenuil zijn deze data slechts beperkt voorhanden. Twee studies lijken geschikt voor gebruik in deze studie (tab. 9); de twee andere gevonden studies vallen af vanwege mogelijk niet-representatieve getallen (Letty *et al.* (2001) geven een eerstejaars-overleving van slechts 14,8% voor mogelijk afwijkende Vogezen; data van Glutz & Bauer (1980) afkomstig uit waarschijnlijk afwijkende Zwitserse situatie).

Zowel rekenend met het nestsucces berekend over hele nestperiode als met het nestsucces berekend over de afzonderlijke ei- en jongenfasen, komt de gemiddelde reproductie onder de drempelwaarde van 2,21 jongen/bp/j uit (tab. 10). In beide gevallen wijkt de berekende reproductiesignificant af van de drempelwaarde. De verwachte trend laat dan ook zo'n 2-9% afname per jaar zien. Opgemerkt dient daarbij nog te worden dat het 95%-interval hier berekend is door de betrouwbaarheidsintervallen van de afzonderlijke parameters te vermenigvuldigen, wat feitelijk een te grote marge oplevert.

Tabel 9. Overleving van Steenuilen in Duitsland en Nederland. Weergegeven zijn de in de literatuur gevonden jaarlijkse overlevingsgetallen met bijbehorende steekproef. Drempel: de in deze studies uit de overlevingsgetallen berekende reproductie nodig voor een stabiele populatie in juvenielen per broedpaar per jaar.

Bron	Onderzoeksgebied	Periode	Jaarlijkse overleving (%)			Drempel juv/bp/j
			1e jaar	adulten	n	
Exo & Hennes 1980	Duitsland & Nederland	≤1925-1974	29,9%	64,8%	117*	2,35
Kämpfer-Lauenstein & Lederer 1995	Mittelwestfalen (D)	1983-1991	31,0%	67,9%	?	2,06
<i>Gemiddeld</i>			30,5%	66,4%		2,21

* 117 doodvondsten

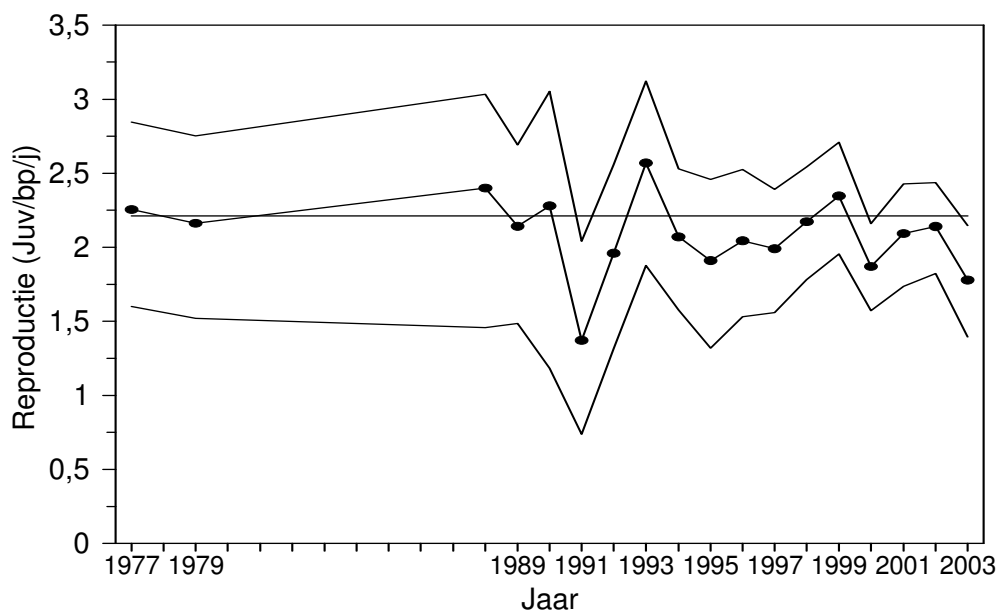
Tabel 10. Overall reproductie van de Steenuil in Nederland en de verwachte trend.

Nestsucces: % nesten waarvan minimaal 1 jong uitvliegt; zie tabel 8 voor herkomst gegeven waarden. Juvenielen/succesvol nest: gemiddeld aantal jongen per succesvol nest tijdens laatste nest met jongen; zie tekst voor details. Juvenielen/bp/j: berekend als Nestsucces x Juvenielen/succesvol nest; het 95%-interval is verkregen door de grenswaarden van de afzonderlijke parameters te vermenigvuldigen. Verwachte trend: jaarlijkse groeifactor van de populatie.

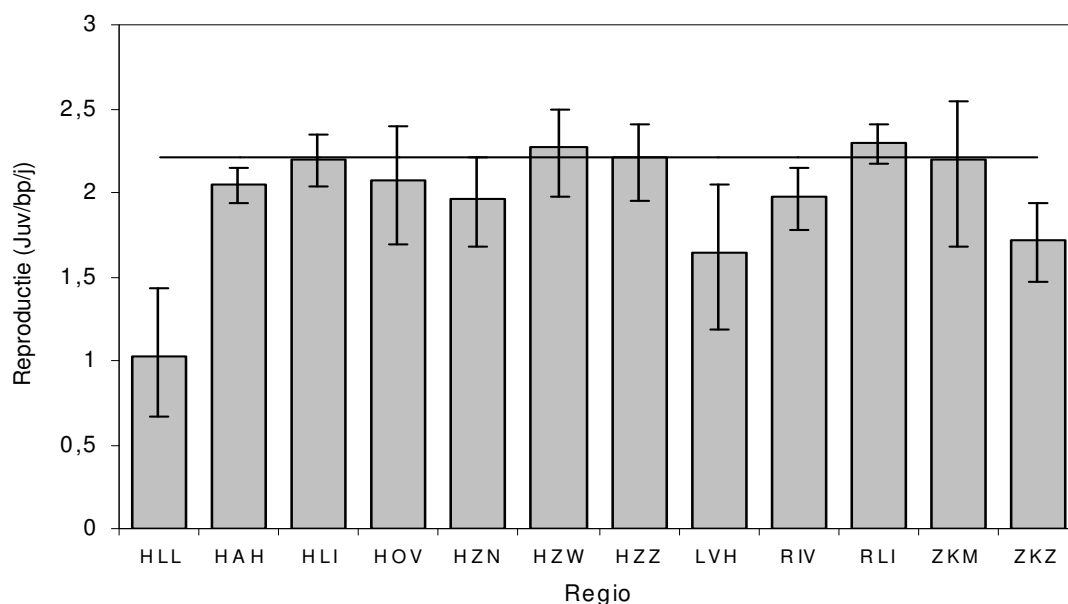
Parameters	Nestsucces hele periode			Nestsucces eifase x jongenfase		
	gemiddeld	95%-interval		gemiddeld	95%-interval	
Nestsucces	67,9%	65,6%	70,4%	53,4%	45,9%	62,0%
Juvenielen/succesvol nest	3,06	3,01	3,10	3,06	3,01	3,10
Juveniel/bp/j	2,08	1,97	2,18	1,63	1,38	1,92
Juvenielenoverleving	30,5%	30,5%	30,5%	30,5%	30,5%	30,5%
adultenoverleving	66,4%	66,4%	66,4%	66,4%	66,4%	66,4%
Verwachte trend	98	0,96	1,00	0,91	0,87	96

Als we per jaar het nestsucces (berekend op basis van de gehele nestperiode; onvoldoende data voor scheiding ei- en jongenfase per jaar) en het aantal uitgevlogen jongen per succesvol nest doorrekenen, blijkt de reproductie in 1991 extreem laag te zijn geweest (fig 19). Daarnaast valt op dat de voorspelde reproductie sinds 1993 vrijwel elk jaar onder de gehanteerde drempelwaarde zit. In 2000 en 2003 bevindt ook de bovengrens van het berekende betrouwbaarheidsinterval zich onder de drempelwaarde. Daarbij dient nog gerealiseerd te worden dat het gebruikte nestsucces, berekend over de gehele periode, een overschatting van het daadwerkelijke nestsucces is (zie tab. 8). 1977 en 1979 zitten beiden rond de drempelwaarde. In vergelijking met de andere onderzoeksjaren, waren zowel 1977 als 1979 echter bovengemiddeld goede jaren (mededeling P. Fuchs), wat betekent dat naar verwachting ook in de zeventiger en tachtiger jaren de drempelwaarde in de meeste jaren niet gehaald werd. Waarschijnlijk is echter wel het aantal jongen per nest onderschat in deze jaren.

Berekenen we de reproductie per regio, dan blijkt vooral in het Limburgs Heuvelland, het Hollandse Laagveengebied en de Zuidelijke Zeekleigebieden de gemiddelde reproductie ver beneden de benodigde drempelwaarde te zitten (fig. 20). Ook in de Noordelijke Hogezeandgronden en het Rivierengebied is de gemiddelde reproductie (iets) minder dan 2 juvenielen/paar/jaar. Alleen in de Westelijke Hogezeandgronden en het Rivierengebied van de Liemers zit de reproductie gemiddeld boven de drempelwaarde. Ook hierbij dient gerealiseerd te worden dat het gebruikte nestsucces berekend over de hele nestperiode enige overschatting van het nestsucces geeft.



Figuur 19. Jaarlijkse reproductie van de Steenuil in Nederland. Weergegeven zijn het gemiddelde en het 95%-betrouwbaarheidsinterval, berekend door de intervalgrenzen van het nestsucces, berekend over de hele nestperiode, en het aantal uitgevlogen jongen per succesvol nest met elkaar te vermenigvuldigen. De horizontale lijn geeft de geschatte reproductie benodigd voor een stabiele populatie van 2,21 juvenielen/paar/jaar aan.



Figuur 20. Gemiddelde reproductie van de Steenuil per regio. Weergegeven is het gemiddelde \pm s.e., berekend door de standaardfouten van het nestsucces, berekend over de gehele nestperiode, en het aantal uitgevlogen jongen per succesvol nest met elkaar te vermenigvuldigen. De horizontale lijn geeft de gehanteerde reproductie benodigd voor een stabiele populatie van 2,21 juvenielen/paar/jaar aan.

HLL: Heuvelland Z-Limburg, HAH: Hoge Zandgronden - Achterhoek, HLI: Hoge Zandgronden - Liemers, HOV: Hoge Zandgronden - Overijssel, HZN: Hoge Zandgronden - Noord, HZW: Hoge Zandgronden - West, HZZ: Hoge Zandgronden - Zuid, LVH: Laagveen Holland, RIV: Rivierengebied, RLI: Rivierengebied - Liemers, ZKM: Zeeklei - Midden, ZKZ: Zeeklei - Zuid.

4. Discussie en conclusies

In dit onderzoek is voor het eerst een analyse van een aantal reproductieve parameters van de Steenuil voor heel Nederland over een groot aantal jaren uitgevoerd. Het aantal beschikbare nestgegevens (data van 3176 nesten) is uniek voor Nederland en waarschijnlijk wereldwijd. Uit de data komt naar voren dat de reproductie van de Steenuil aan de magere kant is en mogelijk een oorzaak voor de afname in recente decennia is. De Nederlandse populatie is naar schatting afgenomen van 8.000-12.000 paren in 1979-1985 tot 5500-6500 paren in 1998-2000 (SOVON 2002). Dit is een afname van ongeveer 40% in c. 17 jaar, wat overeenkomt met een jaarlijkse afname van c. 3%. Deze afname valt keurig binnen de op basis van de reproductie en overleving berekende voorspelling van 2-9% afname per jaar. Vanwege een aantal onzekerheden in de berekende waarden voor met name het aantal uitgevlogen jongen per succesvol nest en de gebruikte overlevingsgetallen, zijn harde conclusies hieromtrent echter niet te trekken. Zorgelijk is daarnaast in ieder geval de significante afname in legselgrootte sinds eind jaren tachtig en mogelijk al sinds eind jaren zeventig en de ervan onafhankelijke (niet-significante) negatieve trend in nestsucces. Hierbij dient opgemerkt te worden dat de jaren 1977 en 1979 relatief goede jaren waren (med. P. Fuchs) en mogelijk een te rooskleurig beeld voor deze periode geven. Goede getallen voor deze periode kunnen alleen verkregen worden indien ook de data uit andere jaren van het onderzoek van Fuchs meegenomen worden.

Opmerkelijk is dat het aantal eieren per nest significant afneemt in de tijd, terwijl het aantal jongen per succesvol nest grofweg gelijk blijft. Mogelijk dat de toename van het aandeel in nestkasten broedende Steenuilen zorgt voor een verminderde onderschatting van het aantal grote jongen. Over de oorzaken die op hun beurt ten grondslag liggen aan de afnemende legselgrootte kan slechts gespeculeerd worden, maar een link met de voedselsituatie en daarmee de conditie van de oudervogels in het vroege voorjaar lijkt voor de hand liggend.

In vergelijking met andere studies aan Steenuilen in Noordwest-Europa, zijn de in deze studie berekende reproductiegegevens niet sterk afwijkend (tab. 11). In de landen waar deze studies plaats vonden, nemen de populaties van Steenuil eveneens af (Hagemeijer & Blair 1997).

Alhoewel in deze studie gebruik gemaakt kon worden van een omvangrijke dataset, blijven er een aantal onzekerheden in de berekening van de uiteindelijke reproductie. Zo is in dit model gesteld dat geen vervolglegels optreden. Het is echter bekend dat vervolglegels (na mislukken

Tabel 11. Overzicht van broedbiologische gegevens uit enkele studies.

Studie	Gebied en periode	Legselgrootte	nestsucces	jongen/ succesvol nest	jongen/ gestart nest
Deze studie	NL 1977-2003	3,82 ± 0,03	53,4 - 67,9%	3,06 ± 0,02	1,63 - 2,08
Bultot <i>et al.</i> 2001	Wallonië 1989-2000	3,3	-	-	2,35
Letty <i>et al.</i> 2001	Vogezen 1984-99	-	57,8%	2,87 ± 0,50	1,66 ± 0,74
Kämpfer & Lederer 1995	Mittelwestfalen 1974-94	4,15 ± 0,36	-	-	2,28 ± 0,53
Glue & Scott 1980	Groot-Brittannië 1939-77	2,4	46%	-	-
Gaßmann & Bäumer 1993	Nordrhein-Westfalen 1978-92	3,51 ± 1,0	-	3,19 ± 1,21	2,66

eerste broedsel) sporadisch voorkomen (Cramp 1985, van Harxen 1999). Daarnaast hebben legsels die snel mislukken een grote kans om gemist te worden. Waarschijnlijk is ook juist de periode van eileg een zeer kwetsbare fase (Glue & Scott 1980). Gezien de gemiddelde onderzoeksperiode van 26,5 dagen per nest (minder dan de helft van de gehele ligduur), zal een flink deel van de snel mislukte nesten gemist zijn en daarmee ook een deel van de vervolglegsels niet als zodanig herkend zijn. Deze aanname zal daarom een onderschatting van het broedsucces geven. Anderzijds zullen de waarden voor het nestsucces berekend over de gehele periode (geen onderscheid ei- en jongenfase), een overschatting van het broedresultaat geven. Immers, de berekende overleving in de eifase is significant lager dan die berekend voor de gehele periode (tab. 8, fig. 13). Omdat nesten gemiddeld niet op de dag van eerste eileg gevonden worden, maar normaliter wel gevolgd worden tot het moment van mislukken danwel uitvliegen van de jongen, zal de eifase in deze steekproef ondervertegenwoordigd zijn. Verwacht wordt daarom dat het daadwerkelijke nestsucces binnen de gegeven grenzen ligt.

Mogelijke onderschatting van het nestsucces treedt ook op doordat waarnemerseffecten niet zijn meegenomen. Uit de analyse van het waarnemerseffect blijkt dat een relevant deel van de mislukkans waarschijnlijk toe te schrijven is aan het feit dat de nesten bezocht worden. Voor nesten die niet door onderzoekers gevolgd worden, zal dus waarschijnlijk een hogere overlevingskans gelden dan in dit onderzoek is berekend. Bij de bespreking van de resultaten (paragraaf 3.4) is echter al een aantal methodologische voetangels genoemd, waardoor het niet mogelijk is harde conclusies te trekken op basis van de hier uitgevoerde analyse. Nadere analyse of waarnemerseffecten inderdaad optreden is daarom wenselijk.

De grootste onzekerheid zit in het aantal uitgevlogen jongen per succesvol nest. Het gemiddeld aantal jongen in succesvolle nesten tijdens het laatste bezoek met jongen, ligt ruim een kwart hoger dan het aantal jongen wat aangetroffen werd in nesten die rond het moment van uitvliegen bezocht werden. Dat tijdens de jongenfase nog aanzienlijke sterfte optreedt is eerder vastgesteld (van Harxen 2001, Stroeken & van Harxen *in prep.*). Echter, omdat de mobiele grote jongen met name in natuurlijke nestholtes eenvoudig gemist kunnen worden (o.a. Bloem *et al.* 2001), lijkt de eerst genoemde maat een betrouwbaardere maat voor het uitvliagsucces. Daarnaast zal de periode waarop de in Exo & Hennes (1980) en Kämpfer-Lauenstein & Lederer (1995) gegeven waarden voor de juvenielenoverleving betrekking hebben, ook een deel van de periode tussen moment van ringen en het moment van uitvliegen omvatten. In dat licht kan zelfs gesteld worden dat het gebruikte populatiemodel mogelijk een te negatief beeld schetst, omdat een deel van de sterfte tussen moment van ringen en uitvliegen wellicht in zowel het uitvliagsucces als de juvenielenoverleving meegenomen is.

Daarnaast kan getwijfeld worden aan de betrouwbaarheid en vergelijkbaarheid van de gebruikte overlevingsgetallen. Naast een aantal methodologische voetangels (zie Exo & Hennes 1980 voor een aantal referenties), is in beide studies de steekproef beperkt; Exo & Hennes (1980) hadden de beschikking over 117 terugmeldingen voor juvenielen en adulten samen uit Nederland en Duitsland van de periode 1925-1974, Kämpfer-Lauenstein & Lederer (1995) baseren hun overlevingsgetallen op acht jaar onderzoek aan een deelpopulatie in Mittelwestfalen van circa 50 broedparen. Vast staat dat de hedendaagse situatie in Nederland afwijkt van die van een aantal decennia geleden en van die in Mittelwestfalen. Zo is de intensiteit van het verkeer, een belangrijke doodsoorzaak bij Steenuilen (Bloem *et al.* 2001), in Nederland sterk toegenomen in recente decennia. Ook is het gebruik van het agrarisch gebied sinds de zeventiger jaren sterk geïntensiveerd en is het areaal grasland sterk afgenomen, wat zeker gevolgen zal hebben gehad

op de voedselsituatie en daarmee de conditie van Steenuilen. In de zelfde periode is het gebruik van veel voor Steenuilen gevaarlijke bestrijdingsmiddelen zoals DDT aanzienlijk teruggelopen en is de vervuiling van bijvoorbeeld uiterwaarden teruggedrongen.

Afgezien van reproductie en sterfte, kunnen aantalsveranderingen binnen populaties sterk bepaald worden door migratie. In deze studie is geen rekening gehouden met effecten van migratie. In het geval van Steenuil zal het effect van migratie waarschijnlijk gering zijn. Volwassen Steenuilen zijn zeer plaatstrouw, terwijl jonge Steenuilen zich meestal binnen enkele tientallen kilometers van de geboortelocatie vestigen (Exo & Hennes 1980). Daarnaast nemen de populaties in de Nederland omringende landen ook af (Hagemeijer & Blair 1997), waardoor grote influxen van jonge vogels van elders onwaarschijnlijk lijken. Om een nauwkeurig inzicht te kunnen krijgen in de daadwerkelijk optredende populatiedynamiek, zal opname van gegevens ten aanzien van migratie desondanks noodzakelijk zijn. Daarnaast is onbekend welk deel van de volwassen vogels tot broeden komt. Indien bijvoorbeeld bezette nestelplaatsen verdwijnen, zal het betreffende paar elders een lokatie moeten vinden. Onbekend is of de vogels vervolgens één of enkele jaren overslaan of wellicht niet meer tot broeden komen. In dit aspect zit dus een duidelijke link met het verdwijnen van geschikte nestelplaatsen en geschikt habitat in het algemeen, mogelijk één van de belangrijkste redenen voor de achteruitgang van de Steenuil in Nederland.

Al met al is het problematisch om zonder betere gegevens ten aanzien van ondermeer overleving en migratie harde conclusies te trekken. Een goede analyse van de bestaande Nederlandse ringdata is daarom onontbeerlijk voor verdere analyse. Ook is het wenselijk dat de nog niet ingevoerde gegevens uit het onderzoek van Piet Fuchs alsnog meegenomen worden om de ontwikkelingen voor 1990 beter in beeld te kunnen brengen. Daarnaast zal het opstellen van beter onderbouwde populatiemodellen in de nabije toekomst wel beter inzicht kunnen geven in de populatie-dynamiek van de Steenuil in Nederland, maar blijft onderzoek naar de achterliggende factoren, zoals de voedselsituatie, noodzakelijk om de optredende achteruitgang te kunnen verklaren en een halt toe te kunnen roepen. De hier gepresenteerde resultaten kunnen hiervoor een belangrijke hypothese-vormende bijdrage leveren. Zo is bijvoorbeeld bekend dat 1991 in grote delen van Nederland een erg slecht muizenjaar was (eigen data). Mogelijk dat dit een oorzaak was voor het dramatische broedsucces in dit jaar.

Ondanks alle genoemde kanttekeningen, is met dit onderzoek, waarbij gebruik is gemaakt van een dataset van unieke omvang en een goede spreiding over Nederland en over een groot aantal jaren, duidelijk aangetoond dat de reproductie van de Steenuil in Nederland verre van optimaal is. Ook staat vast dat de broedresultaten het afgelopen decennium eerder slechter dan beter geworden zijn. Een snelle verbetering van het broedhabitat lijkt dan ook noodzakelijk om de soort voor verdere achteruitgang te behoeden. Maatregelen om het agrarisch gebied weer aantrekkelijk te maken voor belangrijke prooi-soorten als muizen en grote insecten zullen daarbij een sleutelfactor vormen. Dergelijke maatregelen zijn niet alleen voor de Steenuil, maar voor het complete ecosysteem van kleinschalig cultuurland van belang. Hierbij is de Steenuil als toppredator met een brede prooi-keuze een belangrijke indicator voor het landschap als geheel. Naast het uitvoeren van verder onderzoek aan de Steenuil, verdient het dan ook aanbeveling om op korte termijn de bescherming en verbetering van het kleinschalig cultuurlandschap te intensiveren.

Literatuur

- AEBISCHER, N.J. 1999. Multi-way comparisons and generalized linear models of nest success: extensions of the Mayfield method. *Bird Study* 46 (suppl.): 22-31.
- BEINTEMA, A. 1992. Mayfield moet: oefeningen in het berekenen van uitkomstsucces. *Limosa* 65: 155 - 162.
- BLOEM, H., K. BOER, N.M. GROEN, R. VAN HAXEN & P. STROEKEN 2001. De Steenuil in Nederland. Handleiding voor onderzoek en bescherming. Stichting Steenuilenoverleg Nederland (STONE).
- BULTOT, J., P. MARIÉ & D. VAN NIEUWENHUYSE 2001. Population dynamics of Little Owl *Athene noctua* in Wallonia and its driving forces. Evidence for density-dependence. In: Van Nieuwenhuysse, D., M. Leysen & K. Leysen (eds.). The Little Owl in Flanders in its international context. Proceedings of the Second International Little Owl Symposium, 16-18 March 2001, Geraardsbergen, Belgium. *Oriolus* 67(2-3): 110-125.
- BIJLSMA, R.G. 1996. De nestkaart: hoe, wat, waar, waarom. Handleiding Nestkaartenproject. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.
- EXO, K-M & R HENNES 1980. Beitrag zur Populationökologie der Steinkauzes (*Athene noctua*) - eine Analyse deutscher und niederländischer Ringfunde. *Die Vogelwarte* 30(3): 162-179
- FUCHS, P. 1986. Structure and functioning of a Little Owl *Athene noctua* population. RIN Jaarverslag 1985, p. 113-126.
- FUCHS, P. 1987. Analysis of factors determining the dispersion, population density and reproduction of the Little Owl. RIN Jaarverslag 1986, p. 43-44.
- GABMANN H. & B. BÄUMER 1993. Zur Populationsökologie des Steinkauzes. *Die Vogelwarte* 37(2): 130-143
- GENSTAT 5 COMMITTEE 1993. Genstat 5 Release 3 Reference manual. Clarendon Press, Oxford.
- GLUE, D. & D. SCOTT 1980. Breeding biology of the Little Owl. *British Birds* 73(1)167-180
- JOHNSON D.H. 1979. Estimating nest success: The Mayfield method and an alternative. *Auk* 96: 651 - 661.
- HAGEMEIJER, E.J.M. & M.J. BLAIR (eds.) 1997. The EBCC Atlas of European Breeding Birds: Their Distribution and Abundance. T&AD Poyser, London.
- VAN HAXEN, R. 1999. Drie jaar SOVON-nestkaarten. Nieuwsbrief SteenuilenOverleg Nederland 2:18-21
- VAN HAXEN, R. 2001. De steenuil in 2000. *Athene* 5:3-7
- KÄMPFER-LAUENSTEIN, A. & W. LEDERER 1995. Bestandsentwicklung einer Steinkauzpopulation (*Athene noctua*) in Mittelwestfalen (1974-1994). *Charadrius* 31(4):211-216.
- LETTY, J., J.-C. GENOT & F. SARRAZIN 2001. Viabilité de la population de Chevêche d' Athéna *Athene noctua* dans le Parc Naturel Régional des Vosges du Nord. *Alauda* 69(3):359-372
- LLOYD, P. & E. E. PLAGANYI 2002. Correcting observer effect bias in estimates of nesting success of a coastal bird, the White-fronted Plover *Charadrius marginatus*. *Bird Study* 49: 124-130
- MAYFIELD, H. 1961. Nesting success calculated from exposure. *Wilson Bull.* 73: 255-261.
- MAYFIELD, H. 1975. Suggestions for calculating nest success. *Wilson Bull.* 87: 456 - 466.
- PLANTINGA, J. 1999. Plan van aanpak steenuil. Actierapport Vogelbescherming Nederland. Vogelbescherming Nederland. Zeist.
- ROTELLA, J.J., M. L. TAPER & A.J. HANSEN 2000. Correcting nesting-success estimates for observer effects: maximum-likelihood estimates of daily survival rates with reduced bias. *Auk* 117: 92-109.
- STROEKEN, P. & VAN R. HAXEN *in prep.* Overschatting broedsucces Steenuil. *Athene*.
- SOVON VOGELONDERZOEK NEDERLAND 2002. Atlas van de Nederlandse Broedvogels 1998-2000. - Nederlandse Fauna 5. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij en

European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden.
VAN TURNHOUT, C. 2002. Naar een betere monitoring van de Steenuil in Nederland. SOVON-onderzoeksrapport 2002/06. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.

BIJLAGEN

Bijlage 1: Woordenlijst

Broedsucces: het gemiddeld aantal uitgevlogen jongen per broedpaar in een seizoen.

Dagelijkse overlevingskans: de kans dat een bebroed nest de dag overleefd, op basis waarvan het verwachte nestsucces berekend wordt. Door het nestsucces op deze wijze te berekenen, wordt gecorrigeerd voor het feit dat nesten gemiddeld niet op de dag van start van eileg gevonden worden en dus ook nesten al mislukt zullen zijn voordat ze gevonden konden worden. De dagelijkse overlevingskans wordt berekend door het totaal aan overleefde nestdagen te delen door het totaal aantal nestdagen. Het totaal aantal nestdagen is bij succesvolle nesten gelijk aan het aantal overleefde nestdagen. Bij mislukte nesten is het totaal aantal nestdagen 1 groter dan het aantal overleefde nestdagen.

Legselgrootte: het gemiddeld aantal eieren per gestart legsel.

Ligduur: periode dat een nest aanwezig is, bestaande uit het aantal dagen nodig voor het leggen van de eieren, de broedduur en de periode dat de jongen in het nest aanwezig zijn. Bij Steenuil wordt een periode van 62 dagen aangehouden, opgebouwd uit 4 dagen eileg, 26 dagen broeden en 32 dagen jongenfase. Deze periode is echter niet zeer constant, vooral omdat het moment dat de jongen het nest verlaten sterk varieert. Grofweg varieert de ligduur tussen 58 en 69 dagen.

Nacontrole: bezoek na beëindiging van het broeden (mislukken danwel uitvliegen jongen); tijdens dit bezoek wordt het broedsucces vastgesteld. Op de nestkaart hebben deze bezoeken een broedcode beginnend met C. Bij Steenuil is de defenitie van de nacontrole enigzins problematisch, aangezien het moment van verlaten van het nest sterk wisselt. Normaliter verlaten de jongen ruim voor het vliegvlug worden reeds het nest, maar kunnen tot ver na het vliegvlug worden terugkeren op het nest.

Nestdagen: aantal dagen dat een nest bestaan heeft vanaf het moment waarop het gevonden is, oftewel het aantal dagen dat het nest "onder controle" was. Het aantal nestdagen wordt berekend als de periode tussen het eerste en laatste bezoek met eieren of jongen en de helft van de periode tussen het laatste bezoek met eieren of jongen en de 'nacontrole'.

Nestsucces: het percentage van de gestarte nesten waarvan minimaal één jong uitvliegt.