

Overleving van de boerenzwaluw in de periode 1989 – 2010

Henk van der Jeugd



**Een rapport van Vogeltrekstation -
Centrum voor vogeltrek en demografie**

COLOFON

© Vogeltrekstation 2012

Dit rapport is samengesteld in opdracht van Vogelbescherming Nederland.

Tekst: Henk van der Jeugd

Wijze van citeren: van der Jeugd H.P. 2012. Overleving van de boerenzwaluw in de periode 1991 - 2010. Vogeltrekstation rapport 2011-03. Vogeltrekstation, Wageningen.

Foto's voorzijde: Bennie van den Brink

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 Vogeltrekstation en/of de opdrachtgever.

Vogeltrekstation

Postbus 50

6700 AB Wageningen

tel. (0317) 47 34 65

fax. (0317) 47 36 75

email: vogeltrekstation@nioo.knaw.nl

website: www.vogeltrekstation.nl

Samenvatting

Om een goede schatting te verkrijgen van de overleving tijdens het eerste levensjaar van Nederlandse populaties van de boerenzwaluw is de jaarlijkse overleving geschat uit alle vondsten van dode boerenzwaluwen die in Nederland geringd zijn in de periode 1989-2010. Verreweg de meeste terugmeldingen zijn gedaan in Nederland; van de 765 boerenzwaluwen die dood werden teruggemeld zijn er slechts 37 buiten Nederland gevonden. De jaarlijkse overleving is berekend voor vogels die werden geringd als nestjong voorafgaand aan het uitvliegen (juveniel), eerste kalenderjaar vogels die met name geringd werden op slaappleaatsen, en vogels die tijdens het broedseizoen werden geringd als adult.

De overleving van juvenielen tijdens het eerste levensjaar bedroeg 14,8%. Voor zover bekend is dit de eerste gepubliceerde schatting van deze belangrijke populatie-dynamische parameter. De lage overleving kwam met name tot uiting in de eerste 45 dagen na uitvliegen. Slechts 38% overleeft deze periode. In de rest van het eerste jaar overleefde nog eens ruim 39%. In de jaren daarna is de overleving gemiddeld 39,5%. De analyse van adulte vogels bevestigt dit en laat geniddeld een overleving van ruim 38% zien. De overleving in het eerste jaar waarin gebroed wordt is echter lager, slechts 24%, en steeg in de jaren daarna naar 59,9%, vermoedelijk door selectie van vogels van hoge kwaliteit die het eerste broedseizoen en de daaropvolgende winter overleefden. Een dergelijke stijging van de overleving van broedvogels met leeftijd is ook elders vastgesteld. Omdat de steekproef voor adulte vogels in de huidige analyse echter klein is, is het verschil in werkelijkheid waarschijnlijk minder uitgesproken dan hier geconstateerd.

Variatie in de overleving na het uitvliegen tijdens het eerste jaar kon niet worden verklaard door variatie in weersomstandigheden tijdens het opgroeiseizoen. Een intensivering van de huidige ringinspanning is nodig om deze relatie verder te onderzoeken.



Inleiding en vraagstelling

Demografische gegevens (gegevens over sterfte, reproductie, immigratie en emigratie) kunnen helpen bij het opsporen van de oorzaken van voor- en achteruitgang van vogelpopulaties. Dergelijke gegevens kunnen onder andere uit ringonderzoek verkregen worden. Voor het bepalen van de overleving is ringonderzoek zelfs de enige beschikbare methode. Vogeltrekstation organiseert gestandaardiseerde ringprojecten die als doelstelling hebben de demografie van vogels te monitoren. Naast deze systematisch verzamelde gegevens kunnen demografische parameters ook geschat worden uit aanwezige historische ringgegevens.

De uit ringgegevens verkregen schattingen van belangrijke demografische parameters kunnen gebruikt worden om een populatiemodel te voeden. Met het model kan vervolgens worden voorspeld wat de populatieontwikkeling zal zijn, en kan het effect van verschillende scenario's op de populatieontwikkeling worden onderzocht.

Een andere belangrijke toepassing van populatiemodellen is de mogelijkheid te onderzoeken welke demografische parameters het meeste bijdragen aan de verandering in de populatiegrootte. Een dergelijke 'elasticiteitsanalyse' is in 2011 voor de boerenzwaluw uitgevoerd (Schekkerman *in* van den Bremer *et al.* 2012.). Het daarvoor gebruikte populatiemodel werd gevoed met alle tot dan toe bekende gegevens over reproductie en overleving van boerenzwaluwen in Nederland. De analyse wees uit dat met name de overleving van boerenzwaluwen tijdens het eerste levensjaar; tussen het moment van uitvliegen en het eerste broedseizoen, van groot belang was voor de populatieontwikkeling. Tegelijkertijd werd geconstateerd dat van deze belangrijke parameter geen goede schattingen voorhanden waren, noch uit Nederland, noch uit enig ander (Europees) land.

Schattingen van de *absolute* overleving van eerstejaars vogels kunnen uitsluitend verkregen worden door de analyse van vondsten van dode vogels. De overleving berekend aan de hand van levende vogels is beperkt tot de 'lokale overleving' van die vogels die terugkeerden naar het studiegebied, en wordt onderschat omdat een deel van de jonge vogels weliswaar overleeft maar niet terugkeert naar de geboorteplek en zich elders vestigt en daardoor een sterk verminderde waarneemkans heeft. Voor de zeer plaatstrouwe volwassen vogels speelt dit niet of nauwelijks.

Om een goede schatting te verkrijgen van de eerstejaars overleving van Nederlandse populaties van de boerenzwaluw is de jaarlijkse overleving geschat uit alle vondsten van dode boerenzwaluwen die in Nederland geringd zijn in de periode 1989-2010. Alle terugmeldingen van boerenzwaluwen met een Nederlandse ring (Vogeltrekstation Arnhem Holland) zijn aanwezig in de database van Vogeltrekstation. Alle ringgegevens, inclusief leeftijdscodes, zijn digitaal beschikbaar vanaf 1989. Uit de periode vóór 1989 zijn alleen ringgegevens digitaal beschikbaar van individuen die later zijn teruggemeld. Wel zijn overzichten aanwezig van de aantallen boerenzwaluwen die jaarlijks in Nederland zijn geringd, uitgesplitst naar niet-vliegvlugge, jonge vogels (nestjongen) en oudere vogels (eerste kalenderjaar en adulten), maar deze overzichten zijn niet altijd compleet. Om de eerstejaarsoverleving betrouwbaar te kunnen schatten is daarom voor deze analyse alleen van het materiaal vanaf 1989 gebruik gemaakt. Om de eerstejaarsoverleving goed te kunnen schatten is het bovendien nodig om in de analyse tegelijkertijd de overleving van oudere vogels te schatten op basis van terugmeldingen van als adult geringde vogels. In het door Schekkerman gebruikte populatiemodel zijn drie leeftijdscategorieën onderscheiden (eerste levensjaar, tweede levensjaar, ouder). Omdat het aantal terugmeldingen van boerenzwaluwen relatief klein is wordt hier met een eenvoudiger model gewerkt, waarin twee leeftijdsklassen worden onderscheiden; het eerste levensjaar (van uitvliegen tot de eerste zomer) en ouder. Wel worden drie groepen onderscheiden; vogels geringd als nestjong, vogels geringd als eerste

kalenderjaar vogel, en vogels geringd als adult. Voor elke van deze drie leeftijdsgroep wordt de overleving in het eerste levensjaar apart geschat van de overleving gedurende de rest van het leven.

In deze rapportage wordt getracht een antwoord te geven op de volgende vragen:

1. Wat is de overleving van nestjonge (juvenile) boerenzwaluwen vanaf het moment van uitvliegen tot de eerste zomer, d.w.z. gedurende het gehele eerste levensjaar?
2. Wat is de overleving van eerste kalenderjaar boerenzwaluwen vanaf het moment dat ze op slaapplaatsen gevangen worden tijdens de nazomer en begin van de herfst?
3. Wat is de overleving van adulte boerenzwaluwen die één jaar oud of ouder zijn?

Werkwijze en gebruikte gegevens

Voor de huidige analyse zijn alle boerenzwaluwen die in Nederland zijn geringd in de periode 1989 – 2010 en op een later tijdstip dood zijn teruggemeld gebruikt. Er is alleen gebruik gemaakt van vogels die dood zijn teruggemeld omdat het aantal levend teruggemelde vogels vrijwel altijd betrekking heeft op lokale terugmeldingen op of nabij de ringplaats. Terugmeldingen van dode vogels kunnen in principe overal gedaan worden waar mensen actief zijn, en dat voorkomt onderschatting van de overlevingskans door een begrensd studiegebied.

In totaal zijn er in de onderzoeksperiode 307.280 boerenzwaluwen geringd, waarvan er 765 dood zijn teruggemeld. Per jaar varieerde het aantal geringde vogels van ruim 7.000 tot circa 23.000 (figuur 2). Bijna éénderde van de geringde vogels (96.184) betreft vogels die geringd zijn als juveniel. Het gaat hier om vogels die geringd zijn als nestjong (EURING code 1), en om vogels die geringd zijn als eerste kalenderjaar vogel (EURING code 3) in juni of eerder op een bekende nestplaats. Deze laatste, zeer kleine categorie betreft vogels die hoogstwaarschijnlijk verkeerd door de ringer gecodeerd zijn, of vogels die net na uitvliegen in de stal zijn geringd. De gemiddelde ringdatum van alle juveniele vogels was 4 juli \pm 27.5 dagen. Van 30.325 nestjongen was de leeftijd op het moment van ringen bekend; deze bedroeg gemiddeld 10 dagen. De variatie in de ringleeftijd was klein; 50% van alle nestjongen was tijdens het ringen tussen 8 en 12 dagen oud, 90% was tussen 5 en 15 dagen oud. De gemiddelde uitvliegleeftijd van een boerenzwaluw is 22 dagen, gemiddeld is dat 12 dagen na ringen. Van de vogels die zijn geringd als nestjong zijn er in totaal 592 dood teruggemeld (0,62%, figuur 3). Terugmeldingen vóór de ringdatum, en vijf onwaarschijnlijke terugmeldingen zijn hier buiten beschouwing gelaten omdat het zo goed als zeker fouten betreft. In al deze gevallen was de bij de terugmelding opgegeven soort *geen* boerenzwaluw. Daarnaast zijn terugmeldingen die gedaan zijn binnen twee weken na de ringdatum op dezelfde locatie niet meegeteld. Aangezien nestjongen gemiddeld uitvliegen 12 dagen na ringen (zie boven) worden vondsten tot 3 dagen na uitvliegen niet meegeteld. Het betreft hier vogels die zijn doodgevonden in of onder het nest of in de stal, en het gaat dus niet om vogels die zijn uitgevlogen. Dikwijls zijn deze vondsten al verdisconteerd in het uitvliesucces (B. Van den Brink, pers. med.).

Meer dan de helft van de geringde vogels (179.707) is geringd in de nazomer en het vroege najaar als eerste kalenderjaarvogel (EURING code 3). Het betreft hier voornamelijk vogels die geringd zijn op slaapplaatsen. De gemiddelde ringdatum van deze groep vogels was 18 augustus \pm 18.6 dagen. Van deze vogels zijn er 67 teruggemeld (0,04%, figuur 3). De overige vogels (31.389) (EURING code 0, 2 en 4 of meer) zijn vogels waarvan aangenomen wordt (code 0 en 2) of zeker is (code 4 en hoger) dat ze adult waren (d.w.z. één jaar of ouder) op het moment van ringen. Het betreft vogels die zijn geringd in de stal of vogels die zijn geringd op een slaapplaats na het broedseizoen. De gemiddelde ringdatum van deze groepvogels was 22 juli \pm 36.6 dagen. Van de vogels die zijn geringd zijn als adult zijn er 104 teruggemeld (0,33%,



figuur 3), met uitzondering van twee onwaarschijnlijke waarnemingen na acht en zestien jaar waarbij de gemelde soort geen boerenzwaluw was.

Verreweg de meeste terugmeldingen zijn gedaan in Nederland; van de 765 boerenzwaluwen die dood werden teruggemeld zijn er slechts 37 buiten Nederland gevonden. In vrijwel alle jaren werden tenminste tien vogels teruggemeld, met een piek in het midden van de jaren negentig waarin per jaar 50 à 60 vogels werden teruggemeld (figuur 3). Het percentage vogels dat buiten Nederland werd gevonden was echter significant groter bij vogels die als eerste kalenderjaar werden geringd (30%) dan bij vogels die als nestjong (3%) of adult (5%) werden geringd ($\chi^2 = 70.55$, $df = 2$ $P < 0.0001$; tabel 1). Waarschijnlijk heeft dit te maken met het feit dat een groot deel van de eerste kalenderjaar vogels op slaapplaatsen werd geringd en

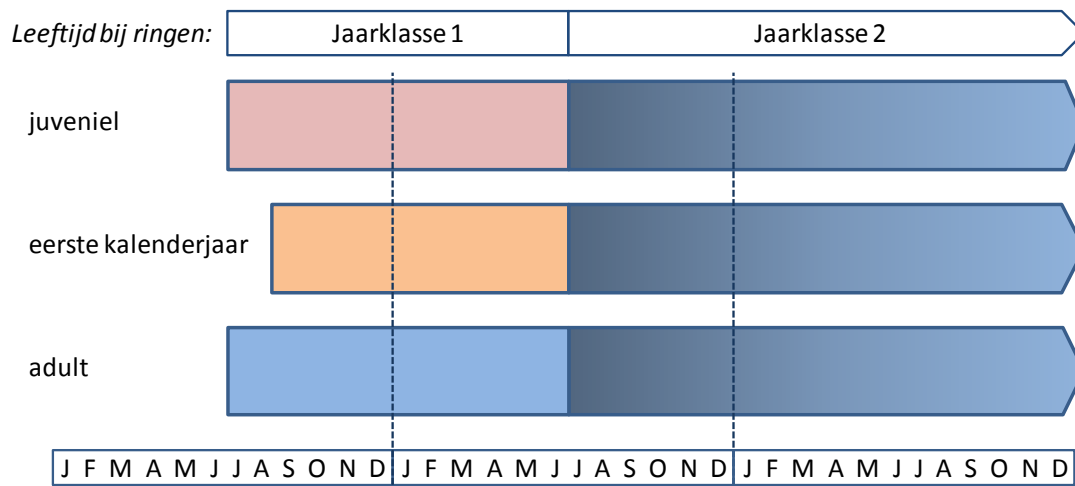
Tabel 1. Terugmeldingen per land van doodgevonden boerenzwaluwen geringd als juveniel, eerste kalenderjaar of adult in Nederland.

	Noorwegen	Nederland	België	Duitsland	Frankrijk	Spanje	Marokko	Algerije	Libië	Niger	Tsjaad	Ghana	Nigeria	Benin	Centr. Afr. Republiek	Congo	Dem. Republ. Congo	Kameroen	Zuid Afrika	totaal
Juv.																				
1		503			2		2		2										1	510
2		51										1	1		2					55
3		14	1																	15
4		8																		8
5		4															1			5
6				1																1
7																				0
totaal	0	580	1	1	2	0	2	0	2	0	0	1	1	0	2	0	1	0	1	594
1 kj.																				
1		31			2	1		1		1	2		2	1			3	1		45
2		11															2			13
3		4			1															5
4		1																		1
5		2																		2
6																				0
7		1																		1
totaal	0	43	0	1	3	1	0	1	0	1	2	0	2	1	0	0	5	1	0	61
adult																				
1	1	79	1													1				82
2		8					1													9
3		5																		5
4		3											1							4
5		2																		2
6		1																		1
7		1																		1
totaal	1	92	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	97
totaal	1	729	2	2	5	1	3	1	2	1	2	1	4	1	2	1	6	1	1	766

mogelijk niet betrekking heeft op Nederlandse broedvogels, en daardoor een kleinere terugmeldkans heeft. Immers; van zowel vogels die geringd zijn als nestjong als vogels die geringd zijn als adult zal een deel dood worden teruggevonden op de ringplaats omdat ze daarnaar terugkeren. Op de ringplaats is de vindkans van deze vogels hoog. Vogels die geringd zijn op slaapplekken hebben een geringere meldkans. Dit beïnvloedt de schatting van de overleving echter niet aangezien het verschil in terugmeldkans tussen de leeftijdscategorieën in de modellen expliciet is meegenomen.

De terugmeldingen zijn gegroepeerd in intervallen van één jaar vanaf de ringdatum, en niet in kalenderjaren. In het eerste interval vallen alle terugmeldingen die gedaan zijn vanaf de ringdatum, tot maximaal één jaar later, het tweede interval beslaat alle terugmeldingen gedaan tussen één en twee jaar na de ringdatum, etc. Op die manier kan een jaarlijkse overlevingskans worden berekend.

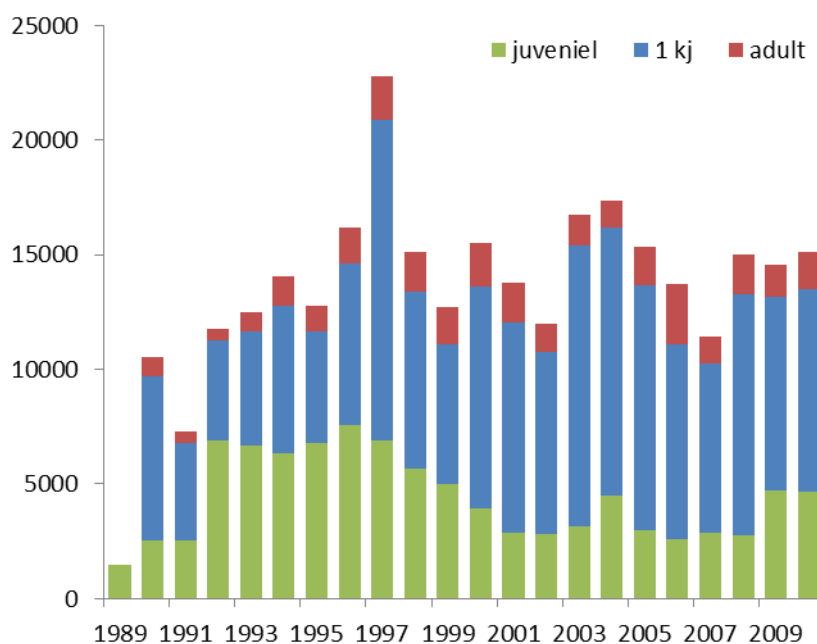
De analyses zijn uitgevoerd met behulp van het programma MARK (White & Burnham 1999). De modelselectie vond plaats op basis van een gemodificeerd AIC criterium (Q-AICc). De analyses zijn gestart met een model waarin onderscheid wordt gemaakt tussen de overleving gedurende het eerste jaar na ringen, en de overleving in daaropvolgende jaren; aangeduid als jaarklassen 1 en 2 (figuur 1). Bovendien is onderscheid gemaakt tussen vogels die geringd zijn als juveniel, vogels die geringd zijn in hun eerste kalenderjaar en vogels die geringd zijn als adult. Voor de juveniele groep betreft de overleving in de eerste jaarklasse de overleving gedurende het *gehele* eerste levensjaar vanaf het moment van uitvliegen, en de overleving in de tweede jaarklasse de overleving vanaf één jaar en ouder. Voor de vogels die geringd zijn als eerste kalenderjaar is de overleving in de eerste jaarklasse de overleving vanaf de nazomer tot en met de eerste zomer in het daaropvolgende jaar. Deze periode overlapt dus met die van de juveniele groep, maar is anderhalve maand korter. Voor de adulte groep is de overleving in beide jaarklassen die vanaf één jaar en ouder, hoewel de exacte leeftijd dikwijls onbekend is. Wel is het zo dat vogels in de tweede jaarklasse altijd één jaar ouder zijn dan vogels in de eerste jaarklasse (figuur1).



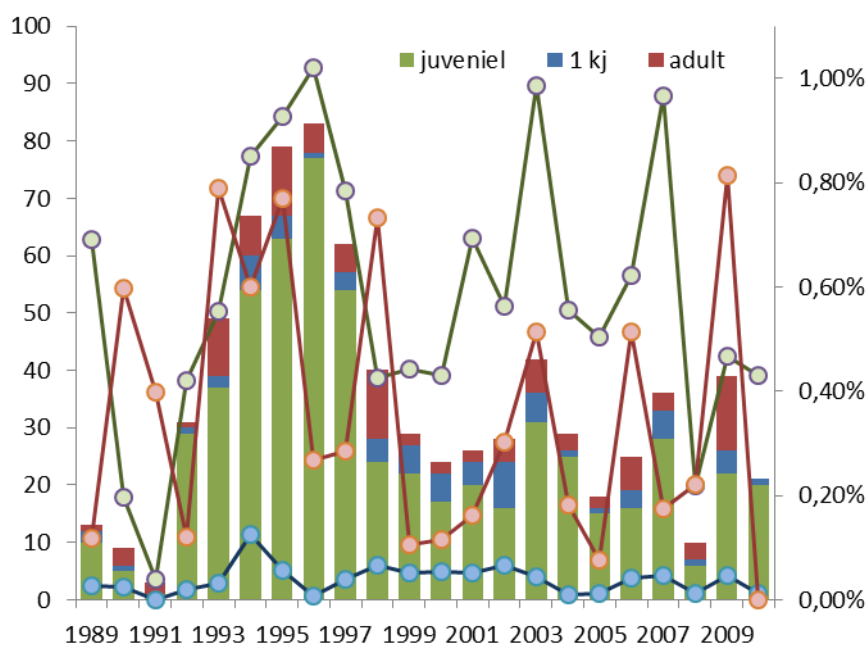
Figuur 1. Schematische weergave van de drie groepen boerenzwaluwen die in deze analyse gebruikt zijn en de indeling in jaarklassen. Vogels die geringd zijn als nestjong zijn gemiddeld eerder geringd en waren dus jonger bij het ringen dan vogels geringd als eerste kalenderjaar. Vogels geringd als adult waren al tenminste één jaar oud tijdens ringen. Indien er een leeftijdseffect op de overleving bestaat is de verwachting dat de overleving van juvenielen en eerste kalenderjaar vogels in jaarklasse 1 lager is dan die van adulten. In jaarklasse 2, wanneer alle vogels tenminste 1 jaar oud zijn, zal dit verschil geringer of afwezig zijn. Verticale stippellijnen geven de grenzen van de kalenderjaren weer.



Allereerst is een passend model gezocht voor de *terugmeldkans*. Vervolgens is successievelijk een aantal plausibele modellen gemaakt, waarin getest is of de overleving verschilt tussen jaren, groepen en jaarklassen, en of er trends in de tijd bestaan. Specifiek is gezocht naar combinaties van groepen en jaarklassen om te testen in hoeverre de overleving gedurende het eerste levensjaar verschilt van de latere overleving. Zo is de overleving in de tweede jaarklasse in de juveniel groep en de eerste kalenderjaar groep gelijkgesteld aan die van beide jaarklassen in de adultgroep, aangezien het in deze jaarklassen allemaal vogels betreft die tenminste één jaar oud zijn. Op deze manier kunnen de overleving tijdens het eerste jaar en de overleving daarna optimaal geschat worden uit de combinatie van datasets.



Figuur 2. Aantal geringde boerenzwaluwen per jaar in de periode 1989 – 2010, onderverdeeld naar drie leeftijdsklassen tijdens het ringen (zie tekst).



Figuur 3. Aantal teruggevonden dode boerenzwaluwen per jaar in de periode 1989 – 2010 onderverdeeld naar drie leeftijdsklassen tijdens het ringen (zie tekst). Cirkels en lijnen geven het terugmeldpercentage weer voor de drie groepen.



Omdat het aantal terugmeldingen klein is ten opzichte van de aantallen geringde vogels was het niet mogelijk alle modellen te testen; een aantal modellen convergeerde niet goed. Dit bemoeilijkt de interpretatie van de resultaten enigszins, omdat niet alle denkbare hypothesen getoetst konden worden.

Een tweede dataset waarbij de gegevens van de juveniele vogels werden opgesplitst in twee groepen aan de hand van de ringdatum bleek niet analyseerbaar; geen van de geteste modellen convergeerde. Het was derhalve niet mogelijk om te testen of vroeg geboren juvenielen een hogere overleving hadden dan later geboren vogels.



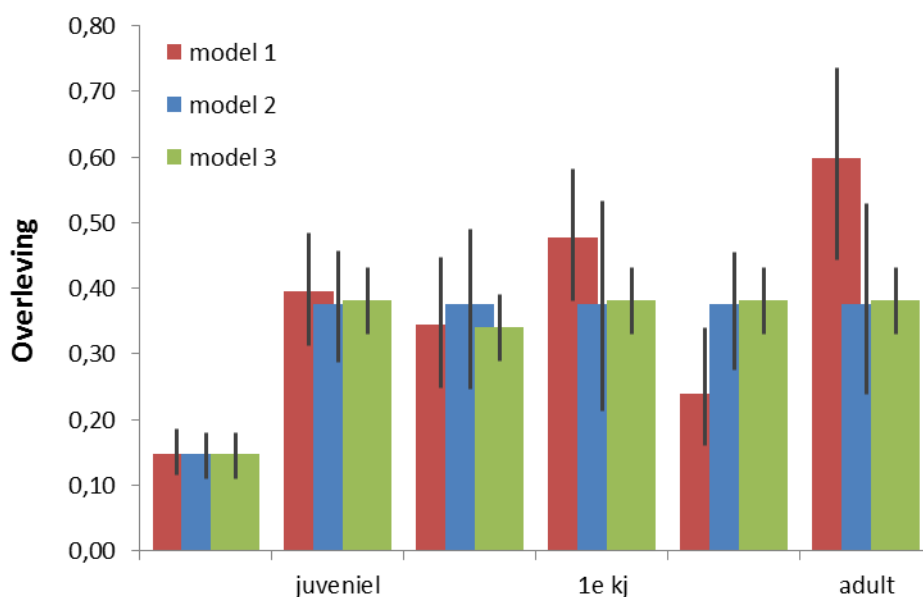
Resultaten

In het beste model dat uit de analyses naar voren kwam was de overleving constant over de tijd, maar verschilde deze tussen de drie groepen vogels die geringd waren als juveniel, als eerste kalenderjaar en als adult. Bovendien verschilde de overleving tussen de twee jaarklassen -het eerste levensjaar en de daar op volgende jaren- voor vogels die geringd waren als nestjong, als eerste kalenderjaar en voor vogels die als adult werden geringd (Tabel 2, model 2). Er bestaat een aantal varianten op dit model waarin verschillen tussen de drie groepen en de twee leeftijdsklassen variëren, maar al deze modellen hebben gemeen dat de overleving gedurende het eerste levensjaar van vogels die geringd waren als juveniel verschilt van de overleving daarna, en van de overleving in de andere groepen (Tabel 2, modellen 2 t/m 7, figuur 4).

Een model waarin de overleving in de drie groepen en twee jaarklassen gelijk aan elkaar waren voldeed zeer slecht (Tabel 2, model 0), hetgeen er op wijst dat de lagere overleving van juveniele vogels gedurende het eerste levensjaar statistisch zeer significant is. Modellen met een lineaire trend door de tijd convergeerden niet (Tabel 2, modellen 7 en 8). Modellen waarin variatie tussen de jaren bestond zonder tijdstrend voldeden over het algemeen slecht of convergeerden niet (Tabel 2, modellen 10 t/m 14). Er zijn veel meer modellen gerund dan in tabel 2 weergegeven, maar dit betreft allemaal varianten op de gepresenteerde modellen en deze voldeden slecht of convergeerden niet.

Tabel 2. Belangrijkste modellen uit de overlevingsanalyse van boerenzwaluwen. De modellen zijn onderverdeeld in een aantal groepen, en binnen elke groep gerangschikt op basis van hun Q-AICc (zie tekst), met het best passende model bovenaan in de groep.

Nr	juv		1k		ad		NP	AICc	Δ AICc	Weight	Likelihood	Deviance
	a1	a2	a1	a2	a1	a2						
<i>Modellen zonder tijdsafhankelijkheid</i>												
0	-1	-1	-1	-1	-1	-1	4	10.839,818	73,983	0,000	0,000	532,311
1	-1	-2	-3	-4	-5	-6	9	10.765,836	0,000	0,996	1,000	448,327
2	-1	-2	-2	-2	-2	-2	5	10.778,336	12,501	0,002	0,002	468,828
3	-1	-3	-2	-3	-3	-3	6	10.779,915	14,079	0,001	0,001	438,531
4	-1	-2	-3	-3	-3	-3	6	10.780,024	14,189	0,001	0,001	468,517
5	-1	-2	-3	-3	-4	-5	8	10.781,747	15,911	0,000	0,000	466,239
6	-1	-2	-3	-3	-4	-4	7	10.781,568	15,733	0,000	0,000	437,797
<i>Modellen met lineaire tijdstrend</i>												
7	lin1	-2	-2	-2	2-	-2	4	niet geconvergeerd				
8	lin1	-3	-2	-3	2-	-3	6	niet geconvergeerd				
9	lin1	-2	lin2	-2	lin2	-2	8	niet geconvergeerd				
<i>Modellen met tijdsafhankelijkheid</i>												
10	t1	-2	t2	-2	t2	-2	38	10.778,378	12,542	0,002	0,002	402,860
11	t1	-2	t2	-2	t3	-2	66	10,838059	72,224	0,000	0,000	356,921
12	t1	t4	t2	t4	t3	t4	87	niet geconvergeerd				
13	t1	t4	t2	t5	t3	t6	126	niet geconvergeerd				



Figuur 3. Overleving van boerenzwaluwen geringd als juveniel, eerste kalenderjaar en adult gedurende het eerste jaar na ringen en later. Weergegeven worden de schattingen met 95% betrouwbaarheidsinterval afkomstig van de drie beste modellen (zie tabel 2). De veel lagere overleving gedurende het eerste jaar van vogels die als juveniel (net voor uitvliegen) werden geringd komt uit alle drie modellen duidelijk naar voren.

De schattingen voor de jaarlijkse overleving uit de drie beste modellen worden weergegeven in figuur 3. De drie beste modellen verschillen in structuur. In het beste model verschilt de overleving tussen de drie leeftijdsgroepen en tussen de beide jaarklassen. De overleving gedurende het eerste jaar van de vogels die geringd zijn als nestjong is laag en bedraagt slechts 14,8%. Daarna stijgt de overleving van deze vogels naar 39,5% in het daaropvolgende jaar. In de overige modellen is de overleving in de eerste jaarklasse voor de juvenielen eveneens lager, maar wordt de overleving tussen de beide jaarklassen voor de andere leeftijdsgroepen samengenomen. Wanneer de schattingen uit alle modellen gewogen gemiddeld worden, overheerst de invloed van het beste model op de schattingen, aangezien dit 12 AIC-punten beter is dan het daaropvolgende model en dus een zeer hoog gewicht krijgt (tabel 3).

Tabel 3. Parameterschattingen op basis van alle modelvarianten op model $\{S(g*a2),r(g)$ met standaardfout en 95% betrouwbaarheidsinterval voor boerenzwaluwen geringd als nestjong, eerste kalenderjaar en adult. De schattingen zijn een gewogen gemiddelde van de schattingen uit alle modellen verkregen met de standaard procedure voor model averaging in MARK.

Groep	Jaarklasse	Schatting	Standaardfout	95% onder	95% boven
<i>Overleving</i>					
nestjong	1	0,148	0,015	0.121	0.180
	2	0,395	0,044	0.313	0.483
Eerste kalenderjaar	1	0,344	0,059	0.240	0.466
	2	0,477	0,084	0.320	0.639
Adult	1	0,240	0,044	0.163	0.338
	2	0,597	0,076	0.441	0.737
<i>Meldkans</i>					
Nestjong	1 en 2	0,00620	0,00025	0,00570	0,00670
Eerste kalenderjaar	1 en 2	0,00039	0,00005	0,00030	0,00048
Adult	1 en 2	0,00339	0,00034	0,00274	0,00405



Wat opvalt is dat naast de stijging van de overleving met leeftijd voor de vogels die geringd zijn als nestjong, de overleving ook in de andere twee leeftijdsgroepen toeneemt met leeftijd. Bij de eerste kalenderjaar vogels, die dezelfde leeftijd hebben als de nestjongen, maar later zijn geringd, stijgt de overleving na het eerste levensjaar van 34,4% naar 47,7%. Bij de adulten, die tenminste één jaar ouder zijn dan de vogels in de twee andere leeftijdsgroepen, stijgt deze zelfs van 24,0% naar 59,7% (tabel 3).

Er bestond geen enkel verband tussen de overleving in het eerste jaar en de gemiddelde temperatuur, de hoeveelheid regen, en de gemiddelde duur van de regen per dag in de periode 1 juni – 31 augustus in het geboortjaar (Temperatuur: $R^2 = 0,01$; Regensom $R^2 = 0,00$; Regenduur: $R^2 = 0,00$; $N = 22$ jaar, alle $P > 0,9$).

Discussie

De overleving gedurende het gehele eerste levensjaar van juveniele boerenzwaluwen die rond uitvliegen werden geringd bedroeg 14,8%. Dat betekent dat slechts één op de bijna zeven vogels die uitvliegt overleeft en terug kan keren om een eerste broedpoging te ondernemen. Voor zover bekend is dit de eerste keer dat de overleving *vanaf uitvliegen* voor boerenzwaluwen uit doodmeldingen wordt geschat. Siriwardena *et al.* (1998) schatten tegelijkertijd de overleving van adulte en juveniele boerenzwaluwen, net als in de huidige analyse, maar beperkten zich tot juveniele vogels die pas na uitvliegen in de nazomer werden geringd en maakten geen gebruik van vogels die geringd werden als nestjong zoals hier is gedaan. De resultaten van die studie zijn dus vergelijkbaar met de hier gepresenteerde overlevingsschattingen voor eerste kalenderjaar vogels. Siriwardena *et al.* (1998) vonden een overleving van 38.8% tot 40.8% voor eerste kalenderjaar vogels, hetgeen redelijk overeenkomt met de 34,4% die in de huidige studie werd gevonden (tabel 3). Een belangrijke conclusie die nu kan worden getrokken is dat de lagere overleving van juveniele boerenzwaluwen in het eerste levensjaar vrijwel volledig veroorzaakt wordt door een lage overleving vanaf het moment van uitvliegen tot het moment dat de vogels op slaapplekken kunnen worden gevangen. Wanneer de eerste anderhalve maand met succes zijn doorstaan zijn is de overleving ongeveer gelijk aan die van oudere vogels. De lage overleving tijdens de eerste weken na uitvliegen wordt bevestigd door een studie uit Zwitserland waarin de overleving tijdens de eerste drie weken na uitvliegen varieerde van 22,7% tot 57,1%, afhankelijk van de lengte van de ouderlijke zorg na uitvliegen (Grüebler & Naef-Daenzer, 2010). In deze analyse worden de eerste drie weken na uitvliegen als de cruciale periode beschouwd voor de jongenoverleving.

Bij adulte vogels werd in de eerste jaarklasse, waarin een aanzienlijk deel van de vogels één jaar oud zal zijn, een overleving vastgesteld van slechts 24%. In de tweede jaarklasse, waarin vogels tenminste twee jaar oud zijn, was de overleving meer dan twee keer zo hoog: 59,5%. Gemiddeld komt de overleving in de groep van adulten uit op bijna 39%. Siriwardena *et al.* (1998) vonden een overleving van 36,7 tot 37,9% voor adulte vogels. Een nog niet gepubliceerde analyse gebaseerd op teruggangsten van adulte broedvogels binnen RAS projecten wijst op 40% overleving voor mannetjes en 35% voor vrouwtjes, hetgeen ook heel vergelijkbaar is met de hier gepresenteerde gegevens (Saether en van Noordwijk ongepubliceerd). Ook uit deze analyse blijkt dat de overleving in het eerste jaar (wanneer veel vogels één jaar oud zijn) lager is dan de overleving in latere jaren. In het eerste jaar na ringen bedroeg de overleving 35% voor mannetjes en 32% voor vrouwtjes, vanaf het tweede jaar liep deze op naar respectievelijk 43% en 37%. Ook uit deze analyse blijkt dus een hogere overleving voor adulten van tenminste twee jaar oud, maar het verschil is veel minder uitgesproken. Omdat de resultaten van de huidige analyse wat betreft de adulte vogels op



relatief weinig vogels is gebaseerd, terwijl de resultaten van Saether en van Noordwijk op een grote steekproef zijn gebaseerd, hechten we meer waarde aan het door hen gevonden kleinere verschil dan het zeer grote verschil dat hier is gevonden.

Het beeld dat ontstaat is dat de overleving van vogels geringd als nestjong na uitvliegen aanvankelijk zeer laag is en over het gehele eerste jaar 14,8% bedraagt. De overleving in het eerste jaar vanaf het vangen van eerste kalenderjaar vogels op de slaappleats bedraagt 34,4%. De tijd tussen uitvliegen en dat moment bedraagt gemiddeld 45 dagen (zie methode). De overleving over deze periode kan dan worden berekend als:

$$\text{Overleving restant eerste jaar na slaappleats} = 0,344^{(320/365)} = 0,392$$

$$\text{Overleving van uitvliegen tot slaappleats} = 0,148 / 0,392 = 0,378.$$

Met andere woorden, slechts 37,8% van de uitgevlogen jongen overleeft de eerste 45 dagen na uitvliegen. Daarna overleeft 39,2% van de overlevenden ook de rest van het eerste jaar. De resultaten van Gruebler & Naef-Daenzer (2010) wijzen op een overleving tussen 22,7% en 57,1% over de eerste drie weken, door hen beschreven als de meest kritieke periode, hetgeen redelijk goed aansluit bij de resultaten van de huidige analyse. Gebaseerd op de vogels die geringd zijn als nestjong is de overleving in de jaren daarna gemiddeld 39,5 % per jaar.

De overleving van vogels die geringd zijn als adult, waarvan het merendeel op dat moment één jaar oud zal zijn, laat zien dat in het eerste jaar waarin gebroed wordt de overleving lager is dan in de daaraan voorafgaande periode, slechts 24%. Die vogels die dat eerste jaar echter overleven en terugkeren voor een tweede broedpoging zijn kennelijk van een betere kwaliteit en hebben vervolgens een duidelijk hogere overleving. Hoewel een dergelijke selectie en stijging van overleving ook elders is gevonden denken we dat het zeer grote verschil in overleving, van 24% naar 59,5% in de huidige studie mogelijk deels berust op toeval. Gemiddeld is de overleving van de vogels die als adult geringd werden circa 38%, het geen goed in overeenstemming is met de bovengenoemde 39,5% voor vogels geringd als nestjong tijdens het tweede en daaropvolgende jaren.

Bij vogels die geringd zijn als eerste kalenderjaar zien we eveneens een stijging van aanvankelijk 34,4% gedurende het eerste jaar naar 47,7% in de daaropvolgende jaren. Deze resultaten wijken enigszins af van het beeld dat ontstaat uit de boven beschreven leeftijdsgroepen. Immers, de overleving gedurende het eerste jaar van deze vogels zou overeen moeten komen met de overleving van vogels geringd als nestjong nadat de eerste anderhalve maand is overleefd, en die eerder becijferd werd op 39,2%. De overleving in de daaropvolgende jaren van de eerste kalenderjaar vogels zou gelijk moeten zijn aan de overleving van de vogels geringd als nestjong in de tweede jaarklasse, en aan de gemiddelde overleving van vogels geringd als adult, maar is echter veel hoger (47,7% versus 39,5% respectievelijk 38%). Een mogelijke verklaring voor de discrepantie kan zijn dat de grote groep vogels die als eerste kalenderjaar is geringd, naast lokale vogels bestaat uit vogels afkomstig van een groot aantal verschillende Europese populaties, terwijl de andere twee groepen uitsluitend vogels betreft die geboren zijn of broeden in Nederland. Als er populatieverschillen bestaan in de overleving kan de heterogene samenstelling van de groep eerste kalenderjaar vogels mogelijk het verschil in overleving verklaren.

Omdat de overleving tijdens het eerste levensjaar laag is, met name kort na uitvliegen, en een belangrijke factor is voor het verklaren van variatie in de populatiegrootte, ligt het voor de hand om op zoek te gaan naar factoren die mogelijk van invloed kunnen zijn op de overleving tijdens deze kritieke fase. Een poging is daarom gedaan de overleving tijdens het eerste jaar te relateren aan weersomstandigheden tijdens het broed- en opgroeiseizoen. Vooral nog is echter geen enkel verband gevonden.



Mogelijk heeft dit te maken met de mate van onbetrouwbaarheid van de afzonderlijke jaarlijkse schattingen. Modellen met variatie in de tijd voldeden ook alle zeer slecht (tabel 2). Er bestaat bovendien een sterk negatief verband tussen de jaarlijkse terugmeldkans en de standaardfout rond de schattingen ($SE = 0,18 - 15,9 \times R$, $R^2 = 0.39$, $P < 0.05$). In de jaren met de laagste terugmeldkans bedraagt de standaardfout circa 0,15, in jaren met een hoge terugmeldkans slechts 0,04.

Een onveranderd hoge of indien mogelijk nog hogere ringinspanning aan boerenzwaluwpullen is gewenst om meer licht op de vraag te kunnen werpen waardoor variatie in de overleving in het eerste levensjaar wordt veroorzaakt. Inspectie van de de standaardfout rond de jaarlijkse overlevingsschattingen en het aantal geringde nestjongen wijst uit dat bij 6000 geringde nestjongen per jaar altijd een goede schatting van de overleving te maken is, zelfs wanneer de terugmeldkans laag is. In de jaren 90 was een dergelijke inspanning normaal, maar tegen het einde van de negentiger jaren zakte deze in. Als gevolg daarvan was een schatting van de eerstejaarsoverleving in 2005 en 2009 in het geheel niet mogelijk. Pas in het jaar van de boerenzwaluw, 2011 werden er voor het eerst weer meer dan 6000 nestjongen geringd. Het verdient aanbeveling een dergelijke hoge ringinspanning te handhaven.



Literatuur

- Van den Bremer L, Schekkerman H, Roodbergen M, Hallman C, Sierdsema H. 2012. Jaar van de Boerenzwaluw. Sovon-rapport 0212/15. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- Grüebler MU, Naef-Daenzer B 2010. Survival benefits of post-fledging care: experimental approach to a critical part of avian reproductive strategies. *Journal of Animal Ecology* 79, 334-341.
- Lebreton JD, Burnham KP, Clobert J, Anderson DR 1992. Modelling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62, 67-118.
- Møller AP, Szép T 2002. Survival rate of adult barn swallows *Hirundo rustica* in relation to sexual selection and reproduction. *Ecology*, 83, 2220-2228.
- White GC, Burnham KP 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46 (Suppl.), 120-139.
- Siriwardena GM, Baillie SR, Wilson JD 1998. Variation in the survival rates of some British passerines with respect to their population trends on farmland. *Bird Study*, 45, 276-292.