



Naar een effectief en internationaal verantwoord beheer van de in Nederland overwinterende populatie Kolganzen

Eelke Jongejans,
Bart A. Nolet,
Hans Schekkerman,
Kees Koffijberg &
Hans de Kroon

Sovon-rapport 2014/56
CAPS-rapport 2014/02



Radboud Universiteit



Naar een effectief en internationaal verantwoord beheer van de in Nederland overwinterende populatie Kolganzen

Eelke Jongejans¹, Bart A. Nolet², Hans Schekkerman³, Kees Koffijberg³ &
Hans de Kroon¹

¹ Radboud Universiteit, Nijmegen

² Nederlands Instituut voor Ecologie (NIOO-KNAW)

³ Sovon Vogelonderzoek Nederland

Dit rapport is samengesteld in opdracht van het Faunafonds



Colofon

© Radboud Universiteit, Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nederlands Instituut voor Ecologie 2015

Dit rapport is samengesteld in opdracht van het Faunafonds

Editors: Eelke Jongejans¹, Bart A. Nolet², Hans Schekkerman³, Kees Koffijberg³ & Hans de Kroon¹

Met medewerking van: Silke Bauer^{2,4}, Marjolein Bruijning¹, Caspar A. Hallmann¹, Erik van Winden³, Arie J. van Noordwijk², Ramona J.F.M. Eikelenboom-Kil^{2,5}, Gerard Müskens⁵, Barwolt S. Ebbinge⁵ & Helmut Kruckenberg⁶

1. Radboud Universiteit, Nijmegen
2. Nederlands Instituut voor Ecologie (NIOO-KNAW)
3. Sovon Vogelonderzoek Nederland
4. Schweizerische Vogelwarte, Zwitserland
5. Alterra-Wageningen UR
6. Europäisches Blassgans Forschungsprogramm

Wijze van citeren: Jongejans E., Nolet B.A., Schekkerman H., Koffijberg K. & de Kroon H. 2015. Naar een effectief en internationaal verantwoord beheer van de in Nederland overwinterende populatie Kolganzen. Sovon-rapport 2014/56, CAPS-rapport 2014/02. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.

Illustraties omslag: Menno Hornman & Peter Eekelder (slaapplaats)

ISSN-nummer: 2212 5027

Sovon Vogelonderzoek Nederland
Toernooiveld 1
6525 ED Nijmegen
e-mail: info@sovon.nl
website: www.sovon.nl

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

Inhoud

Samenvatting en conclusies	5
1. Inleiding	11
1.1. Achtergrond	11
1.2. Probleemstelling	11
1.3. Dit rapport	12
2. Trekroute van Kolganzen vanuit Hongarije	13
2.1. Inleiding	13
2.2. Methode	15
2.3. Resultaten	15
2.4. Discussie	16
2.5. Conclusies	16
2.6. Dankwoord	16
3. Aantalontwikkeling flyways	17
3.1. Inleiding	17
3.2. Materiaal en analyse	17
3.3. Aantalsverloop Noordzee flyway	20
3.4. Aantalsverloop Pannonische flyway	21
3.5. Discussie	23
3.6. Conclusies	24
4. Schade	25
4.1. Inleiding	25
4.2. Materiaal en methoden	25
4.2.1. Schadecijfers	25
4.2.2. Aantallen Kolganzen	25
4.2.3. Analyse	25
4.3. Resultaten en discussie	26
4.3.1. Totale schades	26
4.3.2. Verband tussen ganzenaantallen en schade - variatie tussen jaren	27
4.3.3. Verband tussen ganzenaantallen en schade - variatie over provincies	28
4.3.4. Schade in gecontracteerde foerageergebieden en overig landbouwgebied	29
4.4. Conclusies	30
5. Reproductie	31
5.1. Inleiding	31
5.2. Materiaal en methoden	31
5.2.1. Waarnemingen aan jongenpercentages en familiegroottes	31
5.2.2. Berekening van reproductiematen	33
5.2.3. Omstandigheden in de broedgebieden	34
5.3. Resultaten en discussie	34
5.3.1. Bronnen van meetvariatie in jongenaandeel en familiegrootte	34
5.3.2. Historische ontwikkeling van jongenpercentage en familiegrootte	38
5.3.3. Relatie met lemmingcycli	40
5.3.4. Relatie met populatiegrootte	42
5.4. Conclusies	43
6. Overleving en dispersie	45
6.1. Inleiding	45
6.2. Schattingen van overleving en dispersie tussen de flyways	45
6.2.1. Data en analyse	45
6.2.2. Resultaten en discussie	45

6.3. Jaarspecifieke schattingen van overleving en dispersie	47
6.3.1. Data en analyse	47
6.3.2. Resultaten en discussie	47
6.4. Regiospecifieke overlevings- en dispersie-analyse	48
6.4.1. Data en analyse	48
6.4.2. Resultaten en discussie	49
6.5. Dispersie tussen Nederlandse provincies	51
6.6. Conclusies	52
7. Tussen twee vuren: model van de voorjaars trek	53
7.1. Inleiding	53
7.2. Modelbeschrijving en parameterisatie	54
7.2.1. Inleiding	54
7.2.2. Analyse van empirische trekgegevens	54
7.2.3. Model opbouw	55
7.2.4. Eindbeloning	56
7.2.5. Veranderingen in lichaamsreserves en locatie	56
7.2.6. Voorwaartse simulatie	57
7.3. Modelscenario's	57
7.3.1. Standaard parameterset en vergelijking met empirische trekgegevens	57
7.3.2. Scenario's	58
7.4. Resultaten	58
7.4.1. Vertrektijden en verblijfsduur	58
7.4.2. Relatie tussen vertrek- en aankomstconditie	61
7.4.3. Overleving	61
7.4.4. Verwacht broedsucces	63
7.4.5. Schade in Nederland	63
7.5. Discussie	65
7.5.1. Potentiële effecten verstoring met afschot en jacht	65
7.5.2. Keuze voor pleisterplaatsen en timing van migratiestappen	66
7.5.3. De dynamiek van foerageren en lichaamsreserves	67
7.5.4. Demografische consequenties – overleving en broedsucces	67
7.6. Conclusies	68
7.7. Dankwoord	69
7.8. Appendix A1	69
8. Moedwillig verstoren van ganzen	71
8.1. Inleiding	71
8.2. Methode	71
8.2.1. Simpel model	71
8.2.2. Meer realistische model	72
8.3. Resultaten	73
8.3.1. Simpel model	73
8.3.2. Meer realistische model	73
8.4. Discussie	75
8.5. Conclusies	76
8.6. Appendix 1a – Energieopname en -uitgave	76
8.6.1. Energetica	76
8.6.2. Opnamesnelheid	77
8.7. Appendix 1b – Berekening van de thermoregulatiekosten	79
9. Metapopulatiemodel en analyses	81
9.1. Inleiding	81
9.2. Beschrijving van het metapopulatiemodel	81
9.2.1. Populatiestructuur	81
9.2.2. Ruimtelijke indeling	82
9.2.3. Dispersie	82

9.2.4. Temporele effecten	82
9.2.5. Parametrisatie	82
9.2.6. Doorberekenen schade van begrazing door Kolganzen	82
9.3. Beheerscenario's en modelresultaten	82
9.3.1. Validatie van het metapopulatiemodel	82
9.3.2. Stabiele populatiestructuur	83
9.3.3. Gevoeligheidsanalyse	84
9.3.4. Effect van vervroegde voorjaarsrek	85
9.3.5. Effecten van verjaging	86
9.4. Discussie	89
9.5. Conclusies	90
10. Monitoringplan	93
10.1. Inleiding	93
10.2. Monitoring van aantallen	93
10.3. Monitoring van broedsucces	95
10.4. Monitoring van overleving en migratie	95
10.5. Monitoring van andere parameters	96
10.6. Conclusies	96
11. Integratie en toepassingen	97
11.1. Inleiding	97
11.2. Overleving en voortplantingssucces	97
11.3. Uitwisseling met de Pannonische populatie	98
11.4. Uitwisseling binnen en ontwikkeling van de Noordzeepopulatie	98
11.5. Verstoring en schade	99
11.6. Monitoring	99
11.7. Metapopulatiemodel als beleidsinstrumentarium	100
11.8. Aanbevelingen voor beheer	101
11.9. Toepasbaarheid van het modelinstrumentarium voor andere soorten	101
11.10. Conclusies	102
12. English summary, conclusions, and figure/table captions	105
12.1. Summary	105
12.2. Conclusions by chapter	105
12.3. Figure and table captions	108
13. Literatuur	115

Samenvatting en conclusies

Het aantal Kolganzen dat in Nederland overwintert is sinds 1960 sterk gegroeid tot ruim 800 000. De combinatie van gewasschade door Kolganzen en hun beschermde status was reden voor een opdracht van het Faunafonds tot onderzoek naar effectieve en verantwoorde beheeropties die de schade verlagen zonder de gunstige staat van instandhouding van de Kolganpopulatie aan te tasten. De centrale onderzoeksvragen waren:

1. In hoeverre beïnvloedt het afschot in Nederland de populatieontwikkeling van Kolganzen?
2. Hoe beïnvloedt het afschot in Nederland het trekgedrag en daardoor uiteindelijk het voortplantingssucces (bijv. via aankomsttijd en -gewicht)?
3. Hoe waarschijnlijk is immigratie vanuit een oostelijke trekbaan, in welke mate vindt die plaats en in hoeverre maskeert immigratie een eventueel negatief effect van afschot op de populatieomvang van Kolganzen?
4. Welk afschot kan worden toegestaan zonder de instandhouding van de populatie kolganzen in gevaar te brengen?

Hier rapporteren we onze bevindingen over het trekgedrag en de ruimtelijke populatiedynamiek. Gezenderde Kolganzen laten zien dat de trekroute van de Noordzeepopulatie slechts weinig overlap vertoont met die van de in Hongarije en omliggende landen overwinterende Pannonische populatie, terwijl de ruiplaatsen op Taimyr in Noord-Siberië wel worden bezocht door vogels van beide populaties. Analyse van ruim 30 000 waarnemingen van Kolganzen met halsbanden suggereert bovendien dat de uitwisseling tussen trekroutes behoorlijk is (12%-23% per jaar), hoewel de waarneemkans in de Pannonische wintergebieden eigenlijk te klein is voor harde conclusies. Wel is duidelijk dat er ook veel verplaatsingen zijn tussen regio's binnen de Noordzeepopulatie, zelfs binnen winters: Kolganzen worden bijvoorbeeld vaak een maand later al in een andere provincie gezien. Dit maakt het blijvend vrijwaren van gebieden van ganzenbegrazing door verjaging zeer moeilijk. Analyse van bij het Faunafonds ingediende schadeclaims geven een gemiddeld bedrag van € 6,77 per overwinterende Kolgans, waarbij de kosten toenemen bij hogere aantallen Kolganzen per provincie. Toch levert het meer gelijkmatig verdelen van de Kolganzen over Nederland hoogstens 16% kostenreductie op volgens onze berekeningen.

De analyses tonen verder aan dat de jaarlijkse overleving in de Noordzeepopulatie in het eerste decennium van de 21^{ste} eeuw gedaald is van 90% tot onder

de 80%, hetgeen samenvalt met toenemend afschot. Sinds 1991 is het aantal jongen per adulte Kolgans afgenomen, door een combinatie van afnemende lemmingcycli op de Russische toendra en negatieve dichtheidsafhankelijkheid. Reconstructies van de populatiedynamiek laten zien dat dit verschil in reproductie genoeg is om het verschil te maken tussen de exponentiële groei in de jaren zestig en zeventig en de veel bescheidenere toename daarna. Dit betekent ook dat beleid dat tot doel heeft de nu stabiele populatie Kolganzen in aantal te verkleinen rekening moet houden met opverend broedsucces en meer aanwas van jonge ganzen.

Met een gedetailleerd fysiologisch trekmodel is de voorjaarstrek bestudeerd. Doordat Kolganzen in tegenstelling tot sommige andere ganzensoorten tijdens de voorjaarstrek veel pleisterplaatsen aandoen, zijn ze goed in staat om flexibel om te gaan met lokale omstandigheden langs de trekroute. De conditie van de Kolganzen aan het eind van de winter heeft daardoor nauwelijks invloed op hun conditie bij aankomst in de broedgebieden. Wel leidde een scenario met een verhoogd predatierisico (lees: intensiteit van verjaging en/of afschot) in Nederland, contra-intuïtief, tot een langer verblijf in Nederland, een kleiner aandeel dat tot broeden kwam en een verminderde overleving. Een met veldgegevens geparameteriseerd metapopulatiemodel berekende dat dit scenario vooral effect heeft op de populatiedynamiek door de verlaagde overleving tijdens de trek, en minder door het verlaagde broedsucces. Met het metapopulatiemodel zijn ook de resultaten van een fysiologisch model van de energiebalans van Kolganzen die moedwillig verstoord worden en opvliegen. Per verstoring moet een Kolgans 6% extra foerageren die dag. Deze extra begrazingskosten van verstoring moeten in beschouwing genomen worden bij verjaging- en afschotbeheer, hoewel ze relatief klein zijn ten opzichte van de totale begrazingskosten.

Met de bevindingen van dit onderzoek bespreken we de effectiviteit van recent Kolganzenbeheer en verschillende beheeropties. Hieronder zetten we de conclusies van alle hoofdstukken op een rij, inclusief onze aanbevelingen voor een verantwoord kolganzenbeheer en verder onderzoek.

Conclusies hoofdstuk 2: Trekroute van Kolganzen vanuit Hongarije

- Kolganzen die in de winter in Hongarije met satellietzenders werden uitgerust bleken een veel oos-

telijker koers te volgen dan eerder in Nederland met satellietzenders uitgeruste vogels. De laatste vlogen via een breed uitwaaiende trekbaan door het Oostzeegebied en Noordwest-Rusland naar de toendra in Europees Rusland, terwijl de Hongaarse vogels naar het oosten trokken en via het noorden van Kazachstan en het gebied ten oosten van de Oeral vlogen om hun broedgebieden in West-Siberië te bereiken.

- Beide bovenbeschreven trekroutes schampten elkaar in de Oekraïne, in de omgeving van Kiev. Daarnaast is er veel overlap tussen beide flyways op de ruiplaatsen op Taimyr (waar niet-succesvolle broedvogels in de zomer hun vliegveren ruïen).

Conclusies hoofdstuk 3: Aantalontwikkeling flyways

- Het aantal Kolganzen in de Noordzeepopulatie, afgeleid uit de januaritellingen, groeide van 52.000-73.000 in 1960 tot 1 à 1,2 miljoen in 2000-2012. De sterkste groei vond plaats in de periode 1970-86. Sinds 2001 wordt het aantalsverloop als stabiel geclassificeerd. De aantalsveranderingen verschillen voor de afzonderlijke landen binnen de Noordzee flyway. In Nederland namen de aantallen na 2000 nog licht toe.
- Door de tendens naar zachtere winters tenderden de aantallen aan de noordrand van het winterareaal (Denemarken, Zweden) naar een toename, terwijl ze in het uiterste westen, in Groot-Brittannië, significant afnamen.
- Het optreden van koudere winters leidde ook in de kern van het winterareaal tot verplaatsingen, met een afname in het westen van Duitsland en een grotere concentratie in onder andere Nederland en België.
- Het aantalsverloop van de Pannonische flyway liet zich door de slechtere kwaliteit van de januaritellingen minder goed reconstrueren. Deze populatie groeide sinds 1986 met gemiddeld 9% per jaar. In 1986-1990 ging het gemiddeld om 19.000 vogels, in 2008-2012 om gemiddeld 139.000 vogels, maar deze aantallen zijn omgeven door onzekerheden.

Conclusies hoofdstuk 4: Schade

- De waarde van de geregistreerde landbouwschade toegeschreven aan overwinterende Kolganzen in Nederland schommelde in recente jaren tussen 2,5 en 4 miljoen euro. Meer dan de helft hiervan werd geregistreerd in Friesland, en vier provincies (Friesland, Gelderland, Noord-Holland en Overijssel) namen samen 85% van het landelijke

totaal voor hun rekening. 93% van de schade werd vastgesteld op grasland.

- Variatie in ganzenaantallen tussen de zes winterseizoenen in de analyse had (op landelijke schaal of per provincie) nauwelijks voorspellende waarde voor de hoeveelheid schade, mede door de geringe grootte van deze aantalsvariatie.
- Kijkend naar de variatie tussen provincies was er echter een duidelijke relatie tussen schade en ganzenaantallen, zowel aantallen in afzonderlijke maanden als gemiddeld over het winterseizoen. Deze werd sterk bepaald door Friesland en Gelderland, waar verreweg de grootste aantallen Kolganzen overwinteren. Het verband is samen te vatten als: schade (€) = 0,0452 x aantal^{1,4282}, waarbij 'aantal' het gemiddelde aantal ganzen is, aanwezig in oktober-maart.
- Nog sterker samengevat bedroeg de schade per gemiddeld over de zes wintermaanden aanwezige gans € 6,77. Dit bedrag verschilde echter sterk tussen provincies; de spreiding bedroeg een factor 10.
- In gecontracteerde 'ganzenfoerageergebieden' onder het Beleidskader Faunabeheer was de schade per gemiddeld aanwezige Kolgans 2,5 maal zo groot als in 'overig landbouwgebied'.

Conclusies hoofdstuk 5: Reproductie

- Hoewel tijdstip (maand) en plaats (land, habitat/gewas, en groepsgrootte) van de waarnemingen hun invloed hebben op veldgegevens over jongenpercentages en familiégroottes, vormen deze een robuuste maat voor het reproductiesucces van Kolganzen.
- De reproductie van Kolganzen in de Noordzee-flyway kende tussen 1960 en begin jaren negentig grote verschillen tussen jaren, samenhangend met fluctuaties in predatiedruk als gevolg van de driejarige populatiecycli van lemmingen op de toendra.
- Sinds 1991 is het broedsucces in deze populatie sterk afgenomen, door het uitblijven van topjaren en een geleidelijke daling van het niveau in middelmatige jaren. Tegelijkertijd verdween ook de samenhang met de aanzienlijk kleiner geworden fluctuaties in de lemmingenstand.
- Het reproductiesucces van de Pannonische flyway (beschikbaar vanaf 2001) lag gemiddeld iets boven die van de Noordzee-flyway en vertoont bovendien nog wel een samenhang met de lemmingenstand, vooral in de oostelijke delen van het broedareaal.
- De afname van het broedsucces in de Noordzee-flyway is gedeeltelijk veroorzaakt door het wegvallen van piekjaren samenvallend met lemmingpie-

ken in de toendraregio's Yamal-Taimyr, en door een sterke uitbreiding in westelijker broedgebieden waar lemmingcycli onduidelijk of afwezig zijn.

- Bovenop dit 'lemmingeffect' echter vertoont het broedsucces ook een significante afname met toenemende populatiegrootte, die een indicatie vormt dat negatief dichtheidsafhankelijke effecten de populatiegroei aan het beperken zijn.

Conclusies hoofdstuk 6: Overleving en dispersie

- De overlevings- en dispersie-analyses zijn gebaseerd op 31.719 waarnemingen, verzameld door vrijwilligers in *www.geese.org* aan 9.180 individuele Kolganzen met herkenbare halsbanden over de periode 1998-2010.
- De kans dat een Kolgan met halsband wordt gezien en gerapporteerd in een winter verschilt enorm tussen de westelijke (Noordzee) flyway (91%) en de oostelijke flyways, waaronder de Pannonische flyway (1.1%). Dit is vooral een effect van het grotere netwerk van waarnemers in het westen, en de doorgaans betere omstandigheden om ringen af te lezen.
- In de Noordzee flyway nam jaarlijkse overlevingskans af over het eerste decennium van de 21ste eeuw, met een gemiddelde van 82% en minieme verschillen tussen regio's.
- De kans dat Kolganzen een winter later in de andere flyway gezien worden bleek verrassend hoog (12%-23%), maar deze schatting kent een grote onbetrouwbaarheid vanwege de lage waarneemkansen in het oosten.
- De maand-tot-maand kansen op dispersie tussen de Nederlandse provincies laten zien dat de Kolganzen ook zeer beweeglijk zijn binnen hun overwinteringsgebied.
- De verkregen schattingen van overleving en dispersie-parameters zijn direct te gebruiken in het metapopulatiemodel dat gebruikt wordt om verschillende beheerscenario's door te rekenen (hoofdstuk 9).

Conclusies hoofdstuk 7: Tussen twee vuren: model van de voorjaarstrek

- Met een gedragsgebaseerd model zijn de gevolgen van verstoring met afschot/ jacht op de voorjaarstrek van Kolganzen onderzocht. Daarbij hebben we gekeken naar het trekgedrag, de dynamiek van lichaamsreserves, de overleving en het verwachte broedsucces. Hierbij wordt er van uitgegaan dat de ganzen verstoring (door begeleidend afschot)

en jacht ervaren als een verhoogd predatierisico en hun gedrag daarop aanpassen.

- De voorspelde gevolgen blijken afhankelijk van de locatie binnen de trekroute waar verstoring door middel van afschot/ jacht plaatsvindt.
- Afschot/ jacht vroeg in de trekroute veranderde voornamelijk de keuze voor c.q. verblijfsduur op pleisterplaatsen en de overleving, terwijl hoe dicht bij de broedgebieden afschot/jacht werd uitgevoerd, hoe meer het broedsucces werd beïnvloed.
- De conditie van de ganzen bij vertrek uit Nederland heeft weinig effect op de aankomstconditie in de broedgebieden, terwijl de vertrekconditie van pleisterplaatsen verderop langs de trekroute hier wel effect op heeft.
- Onze resultaten laten zien dat een verhoging van het predatierisico in Nederland (NL) leidt tot een langere verblijfsduur in NL, maar ook dat (de verwachting op) een hoger predatierisico in de Baltische of Russische pleisterplaatsen leidt tot latere vertrektijden vanuit NL. Beiden zijn strategieën om het predatierisico te minimaliseren door óf minder intensief te foerageren óf plaatsen met een hoog risico te vermijden. Een langer verblijf in NL betekent ook dat foerageren over een langere periode plaatsvindt en dus dat de totale schade in NL hoger zal zijn. Daarom kan het verhogen van het predatierisico in NL leiden tot het contra-intuïtieve resultaat dat hierdoor de schade toe- in plaats afneemt.
- Bij een extreme verhoging van het predatierisico in NL verlaten de ganzen NL en vertrekken naar Duitsland (D); dit gaat echter gepaard met een dramatisch lage overleving alsmede een verlaagd broedsucces, omdat de omstandigheden in D pas later in het voorjaar geschikt worden om op te vetten.

Conclusies hoofdstuk 8: Moedwillig verstoren van ganzen

- Op basis van de aanname dat ganzen in de winter een energiebalans nastreven en met gebruikmaking van de best beschikbare literatuurgegevens, hebben we berekend dat een Kolgan die ongeveer eenmaal per (winter)dag moedwillig wordt verstoord zo'n 6% meer gras nodig heeft om de extra vlieggkosten te compenseren.
- Afhankelijk van de aannames is de toename per verstoring lineair tot nagenoeg lineair; d.w.z. dat bij vijf verstoringen op een dag (ofwel ongeveer eens per twee uur op een winterdag) een gans ongeveer 30% meer gras nodig heeft.
- Uitgaande van deze 6% toename in foerageertijd per moedwillige verstoring, zullen $(100/6=)$ ca. 17 moedwillig verstoorde ganzen resulteren in

ongeveer één gansdag aan extra foerage. Derhalve levert het afschot van één gans t dagen voor het einde van het winterseizoen een even grote afname in grasconsumptie op als waarmee die door de moedwillige verstoring van $17 \times t$ ganzen toeneemt.

Conclusies hoofdstuk 9: Metapopulatiemodel en analyses

- Het met velddata geparameteriseerde metapopulatiemodel voorspelt een populatiegroei die overeenkomt met de waargenomen aantalstrends over de betreffende jaren. Ook de verdeling over de regio's binnen de Noordzee flyway en over de provincies binnen Nederland worden goed gereproduceerd door het model.
- Echter, de schattingen van de uitwisseling tussen de Noordzeeflyway en de Pannonische flyway resulteren in modelvoorspellingen die niet goed overeenkomen met de daadwerkelijke verdeling over deze flyways. Dit komt waarschijnlijk door het kleine aantal meldingen van Kolganzen met halsbanden in de Pannonische flyway. Het metapopulatiemodel moest op dit punt worden aangepast.
- Het aangepaste basismodel voorspelt bij de huidige waarden van reproductie en overleving (inclusief de huidige hoeveelheid afschot) een nagenoeg stabiele populatieontwikkeling. Dit betekent dat elke verlaging van de reproductie of de overleving naar verwachting zal resulteren in een afname, en elke verhoging in een toename van de kolganzenpopulatie.
- Gevoeligheidsanalyses tonen aan dat veranderingen in de overleving een groter effect hebben op het aantal Kolganzen dan veranderingen in reproductie. Extra afschot zal leiden tot een afname van de populatie, maar daarbij zal vermoedelijk ook een compenserend effect optreden door het wegvallen van de dichtheidsafhankelijke reductie van de reproductie bij afname van de populatiegrootte.
- Verjaging van Kolganzen uit een provincie heeft slechts een klein effect op de totale begrazingskosten in Nederland, ook als extra ondersteunend afschot en extra begrazing als gevolg van verstoring worden meegenomen in de berekeningen. Door hun grote beweeglijkheid keren de Kolganzen namelijk waarschijnlijk weer snel terug. Provinciaal beleid lijkt daarom niet zinvol als het niet deel uitmaakt van nationaal en internationaal beleid.
- Met een gelijkmatige verdeling van de Kolganzen over Nederland lijkt een kostenreductie van hoogstens 16% te bereiken, terwijl de uitvoering waarschijnlijk moeilijk en duur zal zijn.

Conclusies hoofdstuk 10: Monitoring

- Voor de monitoring van aantallen in de Noordzeeflyway: handhaven van het netwerk van tellingen in Zweden, Denemarken, Nederland, Noordrhein-Westfalen/Duitsland, België en Groot-Brittannië, uitbreiding/versterking van tellingen in de overige delen van Duitsland (m.n. Niedersachsen) en Polen. Maandelijkse tellingen zoals die nu bestaan in de kern van het winteraantal (waaronder Nederland) bieden naast een bijdrage in de schattingen van de internationale populatie ook de mogelijkheid regionale vraagstellingen te beantwoorden;
- Voor de monitoring van aantallen in de Pannonische flyway: handhaven van het netwerk van tellingen in Hongarije en Oostenrijk, versterking van tellingen in de overige landen, met name Slowakije, Kroatië, Servië, Slovenië en Italië. Stimuleren van tellingen in het Zwarte Zeegebied en rond de Kaspische Zee;
- Voor de monitoring van broedsucces: handhaven van huidige coördinatie-inspanning in de Noordzee flyway, opzetten van coördinatie en vergroting van de steekproef in de Pannonische flyway (die qua broedsucces afwijkt van de Noordzee flyway);
- Voor de monitoring van overleving en migratie: handhaven van ringinspanning in de Noordzeeflyway, uitbreiding van ringinspanning in de Pannonische flyway (specifiek Hongarije) en stimuleren van aflezen van ringen in die regio via www.geese.org;
- Opzetten en beheren van een goede internationale database met jaarlijkse afschotcijfers.

Conclusies hoofdstuk 11: Integratie en toepassing

- Na decennia van groei is de Europese kolganzenpopulatie in het afgelopen decennium gestabiliseerd; reproductie en sterfte zijn momenteel ongeveer in balans. Een verdere toename van de sterfte door afschot zal dan leiden tot een afname van de populatie.
- Twee belangrijke kanttekeningen daarbij zijn dat bij de huidige populatiegrootte grote aantallen geschoten ganzen 'nodig zijn' om een merkbaar effect op de overleving te bewerkstelligen, en dat dit effect bovendien naar verwachting deels gecompenseerd zal worden via dichtheidsafhankelijke effecten op de reproductie.
- Door een flexibel gebruik van meerdere pleisterplaatsen tijdens de voorjaarsstrek zijn Kolganzen tamelijk goed gebufferd tegen negatieve indirecte effecten van verstoring en jacht in de wintergebieden.

den op het broedsucces.

- Verschillende factoren beperken de effectiviteit van verjaging/verstoring als middel om landbouwschade door de ganzen te reduceren. De grote beweeglijkheid van Kolganzen binnen hun winterareaal maakt dat lokale of regionale aantalsverlagingen maar een beperkte duur hebben. Onder bepaalde omstandigheden kunnen verstoring/jacht in Nederland zelfs leiden tot meer in plaats van minder begrazing, doordat de ganzen hun winterverblijf verlengen. Bovendien leidt verjaging tot extra energiekosten en extra voedselbehoefte.
 - Het blijvend verjagen van Kolganzen uit alleen specifieke polders of percelen met kwetsbare gewassen kan een interessante optie zijn omdat hier verminderde gewasschade wellicht eerder opweegt tegen de kosten van continu verjagen (inclusief extra begrazing door verstoring).
 - De beweeglijkheid van de ganzen en het regio-overschrijdende karakter van effecten van menselijke ingrepen vormen een sterk argument om beleid en beheer m.b.t. Kolganzen aan te pakken op een groot schaalniveau, door middel van coördinatie en afstemming tussen provincies en landen in de flyway.
 - Het ontwikkelde modelinstrumentarium is op een breed scala van soorten toepasbaar. Hierbij kan gedacht worden aan een breed scala van analyses. Bijvoorbeeld het bestuderen van de cumulatieve effecten van verjaging, afschot, voedingswaarde van gebieden, verstoring, interactie met andere soorten van wilde dieren, etcetera op verschillende tijdstippen in het jaar en op soms totaal verschillende plekken.
-

1. Inleiding

Eelke Jongejans¹, Bart A. Nolet², Hans Schekkerman³, Kees Koffijberg³ & Hans de Kroon¹

1.1. Achtergrond

De Kolgans is de talrijkste in Nederland overwinterende ganzensoort. Elke winter komt tweederde tot driekwart van de broedpopulatie in NW-Rusland (de zogenaamde Noordzee-flyway) naar ons land om er de winter door te brengen. De omstandigheden daarvoor zijn in Nederland ideaal: de hoogproductieve landbouw biedt voedsel in overvloed, de verspreid liggende wateren en rivieren fungeren als veilige slaapplekken, terwijl extreem koude weersomstandigheden in een doorsnee winter bij ons zeldzaam zijn. Nederland is dan ook van groot internationaal belang voor Kolganzen (en een aantal andere ganzen- en zwanensoorten), zoals dat ook is vastgelegd in tal van internationale verdragen en conventies (o.a. de Europese Vogelrichtlijn en de African-Eurasian Migratory Waterbird Agreement).

Een keerzijde is dat de grote aantallen ook leiden tot schade aan landbouwgewassen en inkomstenderving voor boeren. Deze schade wordt onder voorwaarden door het Faunafonds gecompenseerd. In de afgelopen decennia zijn daarnaast verschillende vormen van landelijk ganzenbeheer toegepast. In de periode 2005-2013 was het Beleidskader Faunabeheer actief, waarin ganzen werden geconcentreerd in speciale opvanggebieden en natuurgebieden, en verjaagd in andere gebieden, met ondersteuning door afschot (Kwak *et al.* 2008, van der Zee *et al.* 2009).

De uitvoering van het beleidskader en de toepassing van afschot ter verjaging van ganzen was aanleiding voor het Faunafonds om antwoord te willen krijgen op de volgende vraag: hoe kan de in Nederland overwinterende populatie Kolganzen zodanig worden beheerd dat enerzijds de landbouwschade wordt beperkt en anderzijds de instandhouding van de ganzenpopulatie zelf niet in gevaar komt? In dat laatste geval ontstaat immers een conflict met de natuurwetgeving en internationale afspraken.

Om praktijkgericht wetenschappelijk onderzoek naar schadebeperking te stimuleren om verder te komen met het ganzenbeleid werd aan een consortium van onderzoekers van de Radboud Universiteit, het Nederlands Instituut voor Ecologie (NIOO) en Sovon Vogelonderzoek Nederland, met ondersteuning van

twee ervaren kolganzenonderzoekers, opdracht verleend de volgende vier vragen te onderzoeken:

1. In hoeverre beïnvloedt het afschot in Nederland de populatieontwikkeling van Kolganzen?
2. Hoe beïnvloedt het afschot in Nederland het trekgedrag en daardoor uiteindelijk het voortplantingssucces (bijv. via aankomsttijd en -gewicht)?
3. Hoe waarschijnlijk is immigratie vanuit een oostelijke trekbaan, in welke mate vindt die plaats en in hoeverre maskeert immigratie een eventueel negatief effect van afschot op de populatieomvang van Kolganzen?
4. Welk afschot kan worden toegestaan zonder de instandhouding van de populatie kolganzen in gevaar te brengen?

Deze vier onderzoeksvragen werden bij aanvang van het project geformuleerd. De actuele veranderingen in het ganzenbeleid (overgang van landelijk Beleidskader Faunabeheer naar provinciaal beleid) waren echter aanleiding om in overleg met het Faunafonds de focus iets te verleggen. De ruimtelijke analyses binnen Nederland richten zich nu op de provincies in plaats van op de opvanggebieden.

1.2. Probleemstelling

In Nederland pleisteren tegenwoordig ruim 800.000 Kolganzen. Dit is ongeveer 40% van de twee miljoen ganzen die bij ons overwinteren. Hiermee is de Kolgans de talrijkste wintergans. De grootste aantallen zijn aanwezig van november tot en met februari. De overwinterende aantallen zijn zowel in ons land als op populatieniveau in de afgelopen decennia sterk toegenomen. Tegelijk arriveren de vogels eerder in het najaar in onze omgeving (Koffijberg *et al.* 2010). Kolganzen pleisteren voornamelijk in het agrarisch gebied. Landelijk foerageert meer dan 80% van de vogels op grasland (Koffijberg *et al.* 1997). Het resterende deel zoekt zijn voedsel in akkergebieden, vooral op akkers met bietenresten (najaar) en wintergraan (winter). Door het groeiend areaal aan maïs wordt ook maïsstoppel steeds meer benut. De door ganzen toegebrachte schade aan landbouwgewassen nam in de afgelopen decennia sterk toe (van Bommel & van der Have 2010, Guldmond & Rijk 2012).

¹ Radboud Universiteit, Nijmegen,

² Nederlands Instituut voor Ecologie (NIOO-KNAW)

³ Sovon Vogelonderzoek Nederland

In 2004 werd een nieuw landelijk ganzenbeleid ingezet, waarbij een areaal van 80.000 ha werd aangewezen als ‘ganzenopvanggebied’, deels bestaande uit agrarisch gebied en deels uit natuurgebied. Hierbij ontvingen boeren financiële compensatie voor het tolereren van ganzen (en tevens een vergoeding van de schade, zie hoofdstuk 4), terwijl deze elders worden verjaagd. Om de ganzen effectief te kunnen concentreren in de aangewezen foerageergebieden, werd ook afschot toegepast (van der Zee *et al.* 2009). Het aantal geschoten Kolganzen nam toe van ruim 32.000 in 2005/06 tot ruim 41.000 in 2010/11 (gegevens KNJV, Sovon 2013).

Bij de in Nederland en Duitsland overwinterende Kolganzen wordt sinds enige tijd een afname van het broedsucces vastgesteld (Fox *et al.* 2010), wat suggereert dat het voortplantingssucces dichtheidsafhankelijk is (waarmee wordt bedoeld dat concurrentie plaatsvindt om bijv. veilige broedplaatsen en/of voedselbronnen). Het broedsucces is in recente jaren mogelijk te laag geworden om de populatie in stand te houden. Hoewel de populatie nu groter is dan in de periode tot 2000, toen de jacht nog via de landelijke wildlijst was geopend, en de invloed van het huidige beleidsondersteunende afschot op de totale sterfte daardoor vermoedelijk geringer is, vormt afschot wel een belangrijke limiterende factor voor de populatieomvang van langlevende soorten, waaronder trekkende ganzenpopulaties (Ebbinge 1985). Daarom dient de vraag zich aan of het huidige afschot, in combinatie met het geringe voortplantingssucces, de gunstige staat van instandhouding van de Kolgans niet schaadt.

Nederland heeft vanuit de EU-Vogelrichtlijn en internationale verdragen zoals AEWA verplicht om de populaties van trekkende ganzen, waaronder de Kolgans, in een ‘gunstige staat van instandhouding’ te bewaren. De verplichtingen vanuit de Vogelrichtlijn zijn in nationaal recht vertaald via de Natuurbeschermingswet 1998 (bescherming Natura 2000-gebieden) en de Flora- en Faunawet (bescherming soorten). De Natuurbeschermingswet beoogt het behalen van specifiek omschreven doelstellingen per Natura 2000-gebied. Daarbij dienen slaapplekken binnen Natura 2000-gebieden en foerageergebieden in samenhang te worden beoordeeld. De Flora- en Faunawet, het beschermingsregime voor soorten, beoogt het voorkomen van activiteiten die afbreuk doen aan de gunstige staat van instandhouding.

Het nationale ganzenschadebeleid moet dus worden afgewogen tegen de internationale verantwoordelijkheid en de dwingende, vaak als complex ervaren eisen vanuit de natuurwetgeving. De relevante vraag daarbij is: in hoeverre kan selectief afschot bijdragen aan het concentreren van ganzen in de winterfoerageergebieden zonder dat de gunstige staat van instandhouding en het halen van de instandhoudingsdoelstellingen in afzonderlijke Natura 2000-gebieden in gevaar komt?

Het beantwoorden van deze vraag vereist inzicht in de effecten van afschot op de dynamiek van de ganzenpopulatie als geheel. Hierbij moet rekening worden gehouden met drukfactoren (waaronder jacht) die deze populatie elders langs de trekroute beïnvloeden, en de populatiedynamiek in de verschillende trekroutes.

1.3. Dit rapport

De hoofdstukken van dit rapport gaan in detail in op verscheidene aspecten van kolganzenbegrazing, -populatiedynamiek en -beleid. De hoofdstukken zijn grofweg in drie groepen in te delen:

- Analyses van de stand van zaken wat betreft de door Kolganzen gebruikte **trekroute** (hfst. 2), de **aantalontwikkeling** (hfst. 3), de relatie tussen gerapporteerd **schade** en aantallen Kolganzen (hfst. 4), het **broedsucces** in de Russische zomer-gebieden (hfst. 5) en de **overleving en dispersie** van individuele Kolganzen (hfst. 6),
- Model-analyses van het **trekgedrag** (hfst. 7), de energetische kosten van het **verstoren** van Kolganzen (hfst. 8) en de **metapopulatie-dynamiek** van Kolganzen (hfst. 9),
- Conclusies ten aanzien van de benodigde **monitoring** (hfst. 10) en **beheer** (hfst. 11). Dit laatste hoofdstuk presenteert een integratie van de informatie van alle voorgaande hoofdstukken en geeft aanbevelingen voor beleid en beheer. Bovendien wordt besproken hoe het in dit rapport ontwikkelde modellen kunnen worden ingezet om nadere vragen en andere beheersscenario's door te rekenen.

De belangrijkste conclusies per hoofdstuk worden aan het eind van een hoofdstuk in een afzonderlijke paragraaf samengevat, en staan ook achter de samenvatting aan het begin van het rapport.

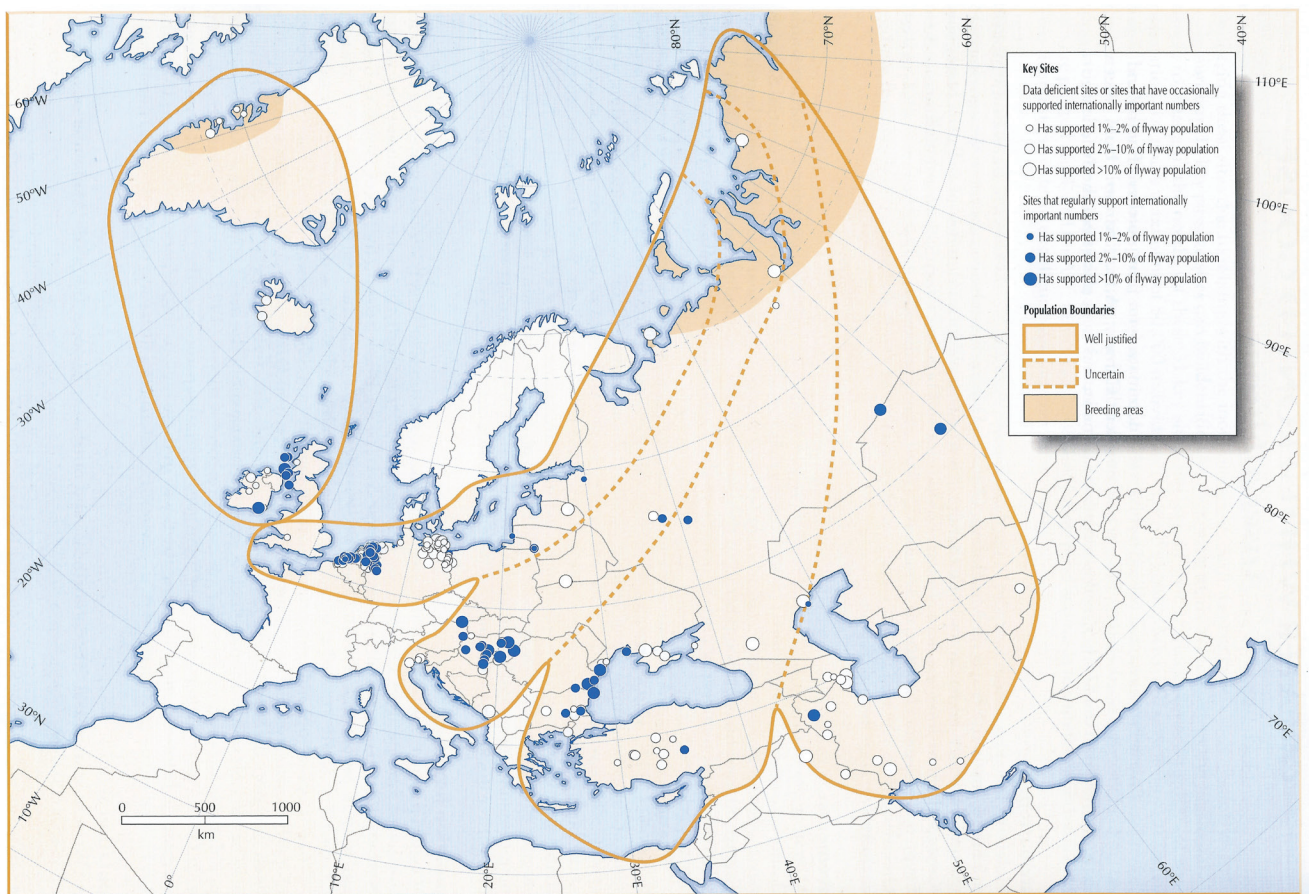
2. Trekroute van Kolganzen vanuit Hongarije

Bart A. Nolet² & Gerard Müskens⁴

2.1. Inleiding

Op het Europese continent worden vier of vijf flyways van Kolganzen onderscheiden, hoofdzakelijk gebaseerd op de ligging van de verschillende overwinteringsgebieden. In de standaardwerken wordt verondersteld dat de trekbanen vanuit deze overwinteringsgebieden parallel lopen richting het broedgebied, dat zich uitstrekt over de Russische toendra van Kolgojev in het westen tot Taimyr in het oosten (Scott & Rose 1996, Madsen *et al.* 1999) (figuur 2.1). Recent onderzoek naar de trekroute van Kolganzen die in Nederland overwinteren, wees uit

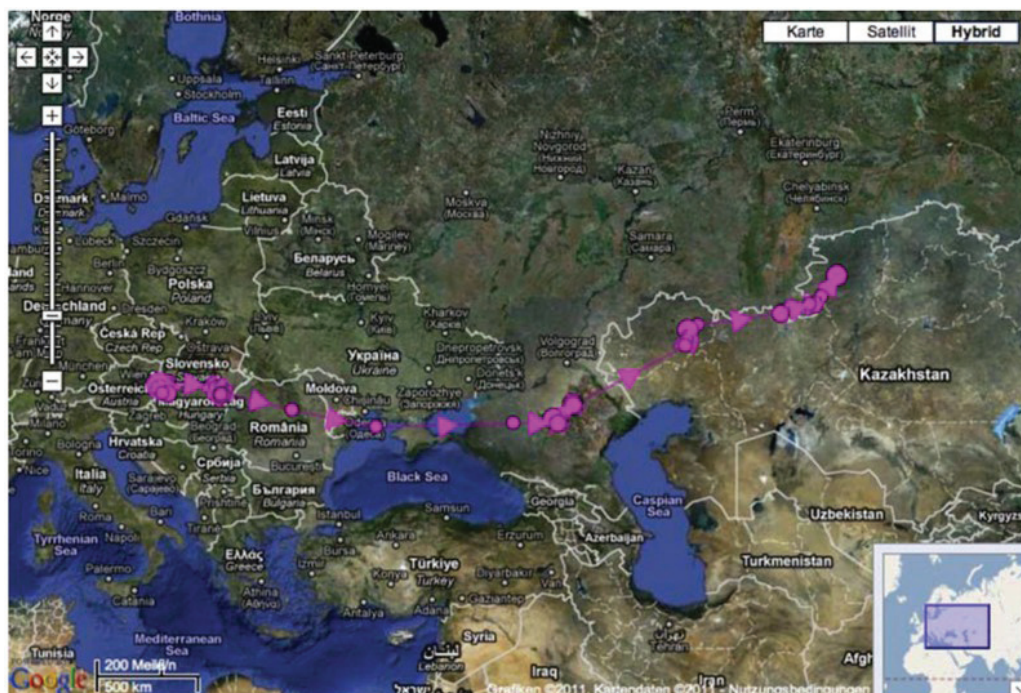
dat deze over een zeer breed uitgewaaierde trekbaan richting het noorden trekken (van Wijk *et al.* 2012; zie ook hoofdstuk 7). Ze beperken zich dus – anders dan de meeste andere ganzen- en zwanensoorten – niet tot een strook langs de Baltische kust, de Witte Zee en de Barentszee, hetgeen gezien de status van de soort als “riviergans” begrijpelijk is. Dit impliceert dat er al tijdens de voorjaartrek menging met Kolganzen uit de Pannonische populatie zou kunnen plaatsvinden. Dit was interessant omdat veel van uitwisseling tussen deze en de Noordzeepopulatie (waartoe de Kolganzen in Nederland behoren) werd verondersteld (Mooij 2000). Schattingen van ring-



Figuur 2.1. Ligging van de verschillende flyways van Kolganzen (naar Scott & Rose 1996). Van west naar oost worden achtereenvolgens onderscheiden: (1) de Groenlandse populatie (*Anser albifrons flavirostris*); (2) de Baltische/ Noordzeepopulatie (hier verder Noordzeepopulatie genoemd); (3) de Pannonische populatie; (4) de Pontisch-Anatolische populatie en (5) de Kaspische populatie. Door sommige auteurs worden de Pontische en Anatolische populaties als twee afzonderlijke flyways beschouwd (Madsen *et al.* 1999). De Groenlandse populatie (*Anser albifrons flavirostris*) die op de Britse Eilanden overwintert is strikt gescheiden van de overwinteringspopulaties van de andere flyways (alle *A. a. albifrons*). Tussen de flyways op het Euraziatische continent wordt enige uitwisseling verondersteld (op de kaart weergegeven met gestippelde lijn); zie ook hoofdstuk 6.

² Nederlands Instituut voor Ecologie (NIOO-KNAW)

⁴ Alterra-Wageningen UR



Figuur 2.2. Trekroute van een met een satellietzender uitgeruste Kolgans ('Gyula'), die in het voorjaar van 2011 vanuit Hongarije werd gevolgd (M. Ferenczi *et al.*, ongepubliceerd).

dichtheden in de provincie Kostroma ten noordoosten van Moskou lagen met 1.5 % onder die in Nederland (2-3 %), wat het idee voedde dat op die pleisterplaats reeds menging met Kolganzen vanuit Hongarije had plaatsgevonden (de ringdichtheid in Hongarije is zeer gering; B.A. Nolet & P. Glazov, ongepubliceerd).

Het was dan ook verrassend dat de eerste Kolgans ('Gyula'), die vanuit Hongarije op zijn voorjaarstrek

werd gevolgd door middel van een satellietzender recht naar het oosten bleek te vliegen en in Noord-Kazachstan terechtkwam (Figuur 2.2). Daar ging helaas in april het signaal verloren. Omdat er uit april ook ringmeldingen uit Noord-Kazachstan zijn (Ebbinge *et al.* 2010), rees de vraag of deze route een uitzondering dan wel regel was voor Kolganzen die vanuit Hongarije naar de broedgebieden trekken. Daarom werd besloten om te proberen meer Kolganzen vanuit Hongarije te volgen met zenders.



Figuur 2.3. Kolgans 'Zsolt' (met satellietzender), vlak voor vrijlating.

Tabel 2.1. Gegevens van de gezenderde Kolganzen, alle adulte mannetjes.

argos id	naam	pootringen	gewicht (g)	vleugel (mm)	kop (mm)
121835	Miki	SP00516/YJ	2500	437	103
121836	Zsolt	SP00526/YC	2470	428	104
121837	Levente	SP00525/YA	2450	425	105
121838	Ferenc	SP00510/YF	2350	418	100
121839	Gabor	SP00514/YH	2650	415	106

2.2. Methode

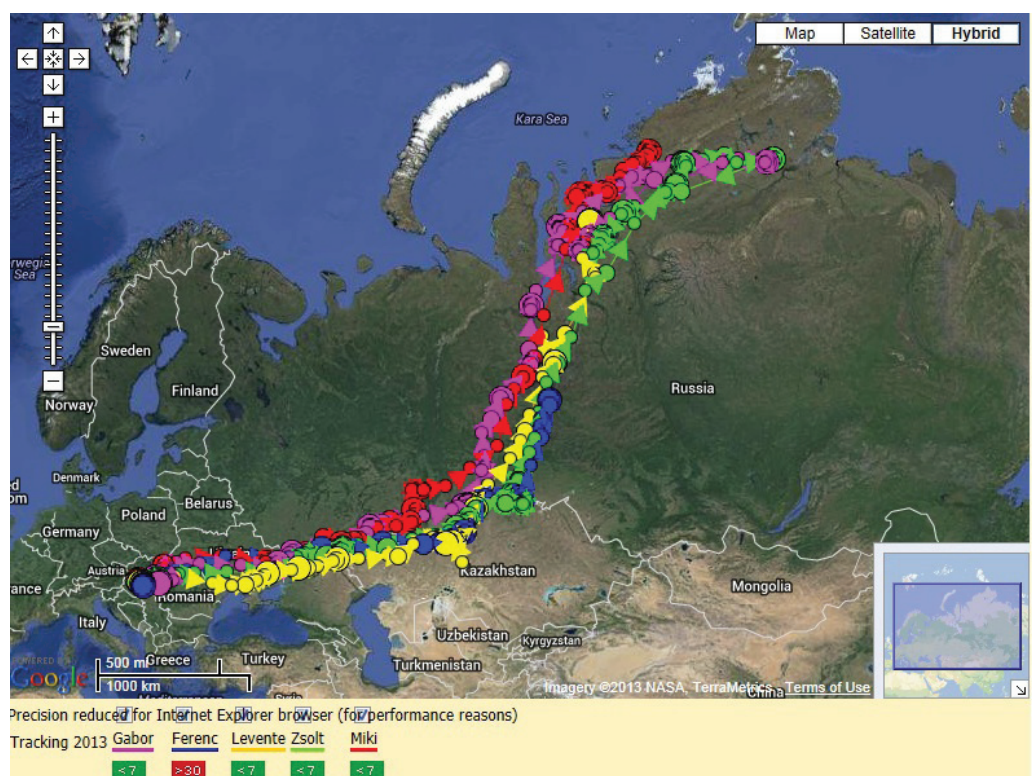
In de winter van 2012/2013 werden op drie locaties in Hongarije pogingen gedaan om Kolganzen te vangen met een kanonnet. Eind november 2012 werden vruchteloze pogingen ondernomen aan het Balatonmeer en bij Aba. Eind februari 2013 waren we wel succesvol bij Zamoly. Op 28 februari 2013 werden hier 31 Kolganzen gevangen (14 adulte mannen, 13 adulte vrouwen, 1 juveniele man, 3 juveniele vrouwen). Vijf adulte mannetjes (tabel 1) werden uitgerust met een satellietzender (PTT-100 45 gram Solar Argos/GPS PTT, Microwave Telemetry Inc., figuur 2.3). Nauwkeurigheid van de GPS is volgens opgave van de fabrikant ongeveer 18 m. Het aantal GPS fixen was afgestemd op de daglengte (i.v.m. de zonne-energie) en liep tijdens de voorjaarsstrek op van 2 (t/m 15 maart), via 4 (16 maart t/m 15 april) naar 6 (16 april t/m 31 mei). Op de broedgebieden (1 juni t/m 31 augustus) werden er 2 fixen genomen en vervolgens tijdens de najaarsstrek (1 september t/m 30 september) 4 fixen. Transmissie van de gegevens

naar de Argos satelliet was ingesteld op eens per drie dagen. De route van de Kolganzen kon ook online worden gevolgd (<http://www.blessgans.de/index.php?id=503>).

2.3. Resultaten

Alle vijf de gevolgde Kolganzen vlogen via ongeveer dezelfde route als de Kolgans uit 2011, zij het iets noordelijker, recht naar het oosten, naar Noord-Kazachstan of het nabijgelegen Bashkortostan. Na een stop in die regio van ongeveer drie weken (tabel 2) vlogen de ganzen min of meer recht naar het noorden naar de toendra op Gudan en Taimyr, oostelijk van de Oeral (figuur 2.4). De vertrekdata's uit Hongarije verschilden aanmerkelijk meer (SD = 3.6 dag) dan de aankomstdata's op de toendra (SD = 1.7 dag). Van drie vogels (Argos ID 121835, 121836 en 121839) hebben we ook de najaarsstrek kunnen vastleggen. De route in het najaar lag dicht tegen de voorjaarsroute aan.

Figuur 2.4.
Voorjaarsstrek van de
Kolganzen die vanuit
Hongarije zijn ge-
volgd in 2013.



Tabel 2.2. Tijdstippen (dag/maand en uur) van vertrek (uit Hongarije) en aankomst (overige pleisterplaatsen) van de vijf gezenderde Kolganzen, met de gemiddelde tijdstippen en de daaruit berekende pleisterduren ("Stop" in dagen).

pleisterplaats	121835	121836	121837	121838	121839	gem.	stop
Hongarije	8/4 15:00	31/3 23:00	8/4 15:00	4/4 15:00	1/4 23:00	4/4	
Oekraïne	9/4 21:00	1/4 22:00	9/4 13:00	5/4 21:00	2/4 21:00	6/4	6.3
Wolga	21/4 00:00	4/4 05:00	18/4 16:00	6/4 05:00	11/4 09:00	12/4	10.6
Oeral		17/4 05:00		13/4 10:00	18/4 04:00	16/4	6.8
Kazachstan	29/4 12:00	28/4 08:00	6/5 04:00	27/4 12:00	27/4 04:00	29/4	20.4
Khanty-Mansi	17/5 15:00	17/5 07:00	26/5 07:00	19/5 07:00	20/5 04:00	20/5	17.3
Gudan-Taimyr	4/6 19:00	6/6 18:00	8/6 19:00		6/6 07:00	6/6	

2.4. Discussie

De resultaten duiden erop dat de route oostelijk van de Oeral de gebruikelijke route van de in Hongarije overwinterende Kolganzen is. Deze is vrijwel geheel ruimtelijk gescheiden van de route van de Kolganzen die vanuit Nederland westelijk van de Oeral naar de broedgebieden tussen Kolgojev en Yamal vliegen (figuur 2.4). In de Oekraïne schampen de twee trekbanen wel aan elkaar. Zo zijn er in de regio rond Kiev (Kievskaja) zowel twee 'Nederlandse' Kolganzen gepeild (Argos ID 63250 op 22 en 23 april 2006 en 79692 van 30 maart tot 8 april 2008) als twee "Hongaarse" (121835 op 9 april 2013 en 121838 op 5 april 2013).

Onsuccesvolle broedvogels uit de Noordzeepopulatie kunnen wel doorvliegen naar het oosten om te ruien. Deze ruiplaatsen, gelegen op het Taimyr Schiereiland in Noord-Siberië is de regio waar de grootste overlap tussen de Noordzeepopulatie en de Pannonische populatie bestaat. Slecht één 'Nederlandse' Kolgan trok in de herfst oostelijk van de Oeral naar het zuiden. Dit is opvallenderwijs Argos ID 63250, die in het voorjaar dus door Kievskaja doortrok.

2.5. Conclusies

- Kolganzen die in de winter in Hongarije met satellietzenders werden uitgerust bleken een veel oostelijker koers naar de broedgebieden te volgen dan eerder in Nederland met satellietzenders uitgeruste vogels. De laatste vlogen via een breed uitwaaiende trekbaan door het Oostzeegebied en Noordwest-Rusland naar de toendra in Europees Rusland, terwijl de Hongaarse vogels naar het oosten trokken en via het noorden van Kazachstan en het gebied ten oosten van de Oeral vlogen om hun broedgebieden in West-Siberië te bereiken.
- De twee trekroute's schampten elkaar in de Oekraïne, in de omgeving van Kiev. Daarnaast is er een grote mate van overlap tussen beide flyways op de ruiplaatsen op Taimyr, waar niet-succesvolle broedvogels in de zomer hun vliegveren ruien.

2.6. Dankwoord

Dit onderzoek was niet mogelijk geweest zonder de gastvrijheid en inzet van onze Hongaarse collega's. Speciale dank gaat uit naar Péter Szinai, Zsolt Karcza, Gyula Kovács, Miklós Lóránt en Martha Ferenczi. Helmut Kruckenberg stelde zijn Argos programma alsmede zijn website www.blessgans.de voor ons project ter beschikking. We danken Peter de Vries, Sabrina van de Kraats en Fred Cottaar voor hun inzet tijdens het veldwerk. Het veldwerk werd gefinancierd door het Faunafonds.

3. Aantalontwikkeling flyways

Kees Koffijberg & Erik van Winden, Sovon Vogelonderzoek Nederland

3.1. Inleiding

De populatie Kolganzen waartoe de Nederlandse overwinteraars behoren, is de grootste op het Euraziatische continent (de nominaatvorm wordt in het westen van de Britse Eilanden vervangen door de Groenlandse Kolgans die aan de westkust van Groenland broedt). De “Europese” Kolganzen broeden op de toendra in Noord-Rusland en West-Siberië (Scott & Rose 1996). De meeste auteurs onderscheiden op het continent vier tot vijf verschillende flyways (“winterpopulaties”, Philippona 1972, Timmerman *et al.* 1976, Scott & Rose 1996, Madsen *et al.* 1999, zie ook hoofdstuk 2, figuur 2.1), waarvan de Noordzee-populatie in ons land en omringende landen tegenwoordig de grootste is (vgl. tabel 3.1). Mooij *et al.* (1996) en Mooij & Kostin (1997) hebben laten zien dat er tussen de verschillende overwinteringsgebieden uitwisseling bestaat en concluderen op grond van terugmeldingen van metalen ringen dat er tussen 1960 en 1990 een verschuiving van overwinteraars van oost naar west heeft plaatsgevonden, met een afname van aantallen in de oostelijke flyways en een toename van aantallen in de westelijke flyways (zie ook tabel 3.1). Met satellietzenders uitgeruste vogels laten zien dat overwinteraars uit Nederland en Hongarije in principe verschillende trekroutes volgen naar de broedgebieden (van Wijk *et al.* 2012, Kruckenberg/Alterra/NIOO ongepubliceerd), maar ook dat broedvogels van Noordwest-Rusland ruien op het Taimyr Schiereiland, en daar in contact kunnen komen met oostelijke broedvogels (zie verder hoofdstuk 2).

Aangezien Kolganzen reeds decennia in de belangstelling van ganzenonderzoekers staan is de grootte van de verschillende winterpopulaties relatief goed bekend (tabel 3.1), ofschoon niet altijd goed is ge-

documenteerd in hoeverre de aantallen betrekking hadden op echte tellingen (en hoe volledig die waren), of mede tot stand kwamen door schattingen. Kennis omtrent de aantalontwikkeling neemt van west naar oost bovendien sterk af. Vooral van de Pontisch-Anatolische en Kaspische winterpopulaties zijn de aantallen door gebrek aan tellingen slecht bekend, laat staan dat de ontwikkeling van aantallen in de tijd goed is te reconstrueren (Madsen *et al.* 1999). Deze situatie verslechterde na 2000 verder door gebrek aan internationaal gecoördineerde ganzen tellingen. Voor de Noordzee flyway geldt dat in mindere mate, maar is vooral de onvolledige dekking van tellingen in Duitsland een probleem (zie verder paragraaf 3.2).

De analyse in dit hoofdstuk beperkt zich dan ook noodgedwongen tot een reconstructie van het aantalverloop van de Noordzee flyway en de Pannonische flyway. Alleen van deze twee flyways bleken van het recente verleden voldoende tellingen beschikbaar om een aantalsverloop goed weer te geven. Vanuit Nederlands perspectief zijn dit bovendien de twee belangrijkste flyways.

3.2. Materiaal en analyse

Tellingen van ganzen vinden vooral in veel West-Europese landen en in Hongarije gedurende meerdere maanden in het winterhalfjaar plaats, zodat niet alleen de piekaantallen maar ook het verloop van aantallen over het seizoen wordt vastgelegd. Deels gaat het om gestandaardiseerde tellingen overdag op de voedselterreinen (zoals in Nederland, zie Hornman *et al.* 2013a), deels om tellingen op slaapplekken. Vooral in de uitgestrekte akkerbouwgebieden in het oosten van Duitsland, Polen en Hongarije

Tabel 3.1. Overzicht van gepubliceerde populatiegroottes van de verschillende kolgans-flyways (excl. Groenlandse Kolgans). Naar Madsen *et al.* 1999 (samenvatting originele bronnen), Fox *et al.* 2010 (periode 2007-09). De aantallen van de Kaspische populatie zijn naar Timmerman *et al.* 1976 en Scott & Rose 1996.

periode	Noordzee	Pannonisch	Pontisch-Anatolisch	Kaspisch
1950-60	10.000-50.000	400.000-500.000	?	?
1960-70	50.000-100.000	100.000-150.000	500.000-600.000	10.000-40.000
1970-80	200.000-300.000	100.000-175.000	>250.000-300.000	?
1980-90	c. 400.000	c. 100.000	>250.000	15.000
1990-93	400.000-600.000	10.000-40.000	>350.000-700.000	?
2007-09	1.200.000	110.000	c. 200.000	?

worden vaak slaapplaatstellingen georganiseerd (o.a. Faragó 1995). Overdag verspreiden de ganzen zich in dergelijke gebieden over grote afstanden, wat een telling op de voedselterreinen moeilijk uitvoerbaar maakt bij het beperkte aantal tellers dat er actief is, in combinatie met het soms onoverzichtelijke heuvellandschap. Tellingen overdag hebben als voordeel dat groepen betrekkelijk gemakkelijk te tellen zijn, maar vereisen wel een opzet met integrale gebiedstellingen, zoals die ook in Nederland wordt toegepast. Bij die werkwijze worden alle voedselgebieden in hun geheel door tellers doorkruist en worden de aanwezige groepen geteld.

Slaapplaatstellingen worden bemoeilijkt indien verschillende soorten samen slapen, zoals bijv. in het oosten van Duitsland het geval is bij gemengde slaapplaatsen van Kolganzen en Toendrarietganzen. Het soortonderscheid kan dan niet altijd goed worden gemaakt (J. Mooij, J. Wahl/DDA). Anders dan bij de slaapplaatstellingen die tegenwoordig in Nederland (en ook in Hongarije, Faragó 1995) worden gehouden (Hornman *et al.* 2012), is de werkwijze bovendien bij slaapplaatstellingen niet altijd goed gestandaardiseerd, er wordt bijv. soms in de avond en soms in de ochtend geteld.

De resultaten van de internationale tellingen van september (Grauwe Gans), november (alle *Anser* soorten, incl. Kolgans), januari (alle soorten, incl. Kolgans), maart (Brandgans) en mei (Zwartbuikrotgans) werden tot het einde van de jaren negentig door de *Goose Specialist Group* van *Wetlands International* in Denemarken gecoördineerd en beheerd (Madsen *et al.* 1999). Sinds 2000 is de coördinatie overgedragen aan *Wetlands International* in Wageningen. Tegelijk nam de internationale coördinatie-inspanning en de nationale coördinatie in een aantal landen af en is het netwerk van ganzentellingen en de beschikbaarheid van de tellingen verbrokken geraakt.

Bij een eerste analyse van de gegevens uit de *Goose Database* en de database van de *International Waterbird Counts* (IWC), die door *Wetlands International* (T. Langendoen, S. Nagy) beschikbaar werden gesteld, bleek dat alleen van januari gegevens met een voldoende Europese dekking beschikbaar waren om een reconstructie van het aantalverloop mogelijk te maken. Nadere inspectie van de gegevens en een vergelijking met nationale bronnen lieten echter ook zien dat de gegevens in de databases van *Wetlands International* niet altijd volledig waren. Vanaf 2008 waren de gegevens bovendien minder goed geactualiseerd. Daarop zijn in het kader van deze studie voor een aantal landen de nationale coördinatoren aangeschreven voor een overzicht van

januari-aantallen in hun land. In het laatste stadium van de analyse zijn nog een aantal recente tellingen uit de databases van *Wetlands International* toegevoegd. Deze vloeiden voort uit discussies met *Wetlands International* over de beoogde populatieschattingen voor de Conservation Status Review 6 van AEWA. Voor dat doel zijn de analyses in dit hoofdstuk en de populatieschattingen van *Wetlands International* op elkaar afgestemd, zodat van dezelfde gegevens gebruik wordt gemaakt.

Tabel 3.2 geeft inzicht in het gebruikte basismateriaal. Voor de periode 1960-83 is bij de Noordzee flyway gebruik gemaakt van een eerdere analyse door Ebbinge (2009). Die was vooral gebaseerd op eerdere samenvattingen door o.a. Philippona, Madsen en Mooij (mede ondersteund door de *Goose Database* van de *Goose Specialist Group*). Deze gegevens zijn ook gebruikt bij de meest recente populatieschattingen door Fox *et al.* (2010). Voor de Pannonische flyway waren pas vanaf 1986 van alle betrokken landen enigszins volledige aantallen beschikbaar en is pas vanaf dat jaar een reconstructie van het populatieverloop gemaakt.

Van 1984 tot en met 2012 zijn nationale overzichten opgevraagd en geraadpleegd. Vooral van de Noordzee flyway kon op deze wijze een vrijwel volledige dataset worden opgebouwd. Voor de Pannonische populatie is vooral gesteund op gegevens uit de databases van *Wetlands International*, aangevuld met gegevens van een eerder overzicht dat door J. Mooij (ongepubliceerd) was opgesteld op grond van informatie van de nationale coördinatoren. Voor wat betreft Hongarije (het land met de grootste aantallen) kwamen de telgegevens in de databases van *Wetlands International*, in tegenstelling tot de landen van de Noordzee flyway, goed overeen met de overzichten van de nationale coördinator (Faragó 1995, 2010).

De volledigheid van de tellingen wisselt per land. Voor de periode tot 1984 (Noordzee flyway) ontbrak documentatie over de volledigheid en hebben alle cijfers waarschijnlijk enkel betrekking op de som van de getelde aantallen, wellicht incidenteel aangevuld met schattingen voor niet getelde gebieden of regio's. Bij het overzicht van de Noordzee flyway vanaf 1984 is gebruik gemaakt van tellingen en aanvullende gegevens verkregen op grond van interpolatie of imputing van niet getelde gebieden. Interpolatie bleek in een enkel jaar aan het begin en het einde van de periode nodig, voor landen met geringe aantallen (in totaal bij 11 van de 232 land-jaarcombinaties). Voor twee landen is gebruik gemaakt van een standaard imputing-routine: in Nederland en Nedersachsen, Duitsland. De daarvoor gebruikte methodiek was

Tabel 3.2. Overzicht van gebruikte gegevens voor een reconstructie van het populatieverloop van Kolganzen in de Noordzee en de Pannonische flyways. Per land wordt de bron van de gegevens genoemd, eventueel met een recente bron met meer informatie over het telprogramma. Bij opmerkingen wordt onderscheiden of de gegevens betrekking hadden op pure telresultaten, of dat ook gebruik is gemaakt van bijgeschattingen.

		Baltische-Noordzee flyway	
land	januari 1960-1983	januari 1984-2012	opmerkingen
Groot-Brittannië	Ebbinghe 2009	Nationale telrapporten, bijv. Holt <i>et al.</i> 2012	tellingen, alleen <i>A.a. albifrons</i>
Frankrijk		IWC/Goose database WI	tellingen 1984-86 geïnterpoleerd ¹
België		INBO / Devos & Kuijken 2012	tellingen
Nederland		Sovon watervogeldatabase, o.a. Hornman <i>et al.</i> 2013b	tellingen en imputing niet getelde telgebieden ²
Nordrhein-Westfalen, Duitsland		1984-1987: Mooij 1993 1988-2012: AG Wildgänse NWO, Feige <i>et al.</i> 2011	tellingen, 2011-12 geïnterpoleerd ¹
Niedersachsen, Duitsland		Wasservogeldatenbank NLWKN/DDA, J. Ludwig & J. Wahl	tellingen en imputing niet getelde gebieden ³
Denemarken		IWC/Goose database WI	tellingen 1984-86 en 2012 geïnterpoleerd ¹
Zweden		IWC/Goose database WI	tellingen
		pannonische flyway	
land	januari 1960-1983	januari 1986-2011	opmerkingen
Tsjechië	Geen gegevens	IWC/Goose database WI, aangevuld met gegevens J. Mooij (ongepubliceerd)	tellingen, 1986 geïnterpoleerd ¹
Slowakije		IWC/Goose database WI, aangevuld met gegevens J. Mooij (ongepubliceerd)	tellingen, 2009, 2011-12 geïnterpoleerd ¹
Oostenrijk		IWC/Goose database WI, aangevuld met gegevens J. Mooij (ongepubliceerd)	tellingen, 1990 geïnterpoleerd ¹
Hongarije		IWC/Goose database WI	tellingen
Slovenië		IWC/Goose database WI	tellingen, 1986-91, 1993, 1995 geïnterpoleerd ¹
Kroatië		IWC/Goose database WI, aangevuld met gegevens J. Mooij (ongepubliceerd)	tellingen 1991, 1996, 2000, 2005-08 geïnterpoleerd ¹
Servië		IWC/Goose database WI	tellingen, 1986-91, 1994, 1998, 2002, 2009, 2011 geïnterpoleerd ¹
Italië		IWC/Goose database WI	1986-90, 2011 geïnterpoleerd ¹

¹ bij ontbrekende jaren in het begin en einde van de reeks is het gemiddelde aantal van de drie volgende of voorgaande jaren gebruikt

² in Nederland worden niet getelde telgebieden via een standaard routine, ontwikkeld door CBS en Sovon, bijgeschat op grond van seizoensverloop en trend in dezelfde regio, zie verder Soldaat *et al.* 2004. Voor de Kolgans ging het in 2000-2012 om gemiddeld 6% van de januari-aantallen.

³ door de goede structuur van de database is door Sovon een “conservatieve” imputing uitgevoerd (zie voor details wijze van imputing Soldaat *et al.* 2004) waarbij alleen is uitgegaan van imputing voor ontbrekende telgebieden die in december-januari in meer dan 10 seizoenen waren geteld (onder de aanname dat dit de belangrijke gebieden voor Kolganzen waren).

analoog aan de routine die voor de Nederlandse tellingen wordt gebruikt (Soldaat *et al.* 2004).

De teldekking en dus de volledigheid van de gegevens binnen de Noordzee flyway is beduidend beter dan die in de Pannonische Flyway (zie verderop). Voor de landen aan de rand van de winterverspreiding (Groot-Brittannië, België, Denemarken, Zweden) wordt de volledigheid van de tellingen door de nationale coördinatoren als zeer goed ingeschat omdat het voorkomen beperkt is tot enkele regio's die goed worden geteld. In Nederland, waar gemiddeld ongeveer tweederde van deze populatie overwintert, overlapt het netwerk van de telgebieden van Sovon vrijwel geheel met de landelijke verspreiding van de Kolgans. Een vergelijking tussen de door Sovon gecoördineerde tellingen en losse waarnemingen van groepen Kolganzen ingevoerd bij www.waarneming.nl in de seizoenen 2009/10 en 2010/11 liet zien dat maandelijks 0-7% (gemiddeld 5%) van de Kolganzen zich ophoudt in gebieden die nooit worden geteld. Dit geldt voor januari in gelijke mate als in de andere maanden van het winterhalfjaar. Uit een analyse naar de betrouwbaarheid van watervogeltellingen door Ebbing *et al.* (2014) bleken de telresultaten bij Kolganzen verder goed overeen te komen (met name in provincies met de grote aantallen) met berekende aantallen uit gegevens van aflezingen van halsbanden, wat werd beoordeeld als een indicatie voor de betrouwbaarheid van de tellingen.

De grootste onzuiverheid bij de reconstructie van de Baltische-Noordzeepopulatie bestaat in Duitsland. Alleen voor de westelijke deelstaten Niedersachsen en Nordrhein-Westfalen waren lange reeksen met gegevens beschikbaar die voor de hele periode konden worden geanalyseerd en die in tabel 3.2 zijn opgenomen. Deze dekken in veel jaren de winterverspreiding in Duitsland goed af. Vooral in hele zachte winters (bijv. januari 2006) komen echter ook grotere concentraties ten noorden en ten oosten van de Elbe voor (Schleswig-Holstein, Mecklenburg-Vorpommern, Brandenburg, Sachsen-Anhalt). Ebbing *et al.* (2009) geeft voor januari 2005 en 2006 in deze vier deelstaten aantallen op van ten minste resp. 96.626 en 45.610 vogels, gebaseerd op informatie van een lokale coördinator (deels gaat het om schattingen en extrapolaties). Deze grote aantallen zullen niet representatief zijn voor alle winters, maar geven wel aan dat in de zachte winters rond 2005 beduidende aantallen niet in de reconstructie zijn meegenomen (zie verder paragraaf 3.4 voor discussie). Onduidelijk is verder in hoeverre in zachte winters in januari nog grotere aantallen in het westen van Polen verblijven. In de koudere winters van 2008/09 tot en met 2011/12 zullen de aantallen ten oosten en noorden van de Elbe naar verwachting kleiner zijn

geweest in verband met de periodiek optredende vorst- en sneeuwperiodes (in deze winters dus sterkere mate van concentratie in het goed getelde westelijke deel van het winterareaal).

In de andere, niet genoemde Duitse deelstaten is het voorkomen meer incidenteel van aard, en gaat het meestal om verwaarloosbare aantallen (doorgaans < 500 per deelstaat) (Ebbing *et al.* 2009, J. Wahl/DDA). Hetzelfde geldt voor landen als Zwitserland, Spanje en Noorwegen (S. Nagy, *Wetlands International*).

Voor de Pannonische populatie laat zich moeilijker inschatten hoe volledig de gegevens waren. Het in het volgende hoofdstuk gepresenteerde aantalsverloop moet dan ook voorzichtig worden geïnterpreteerd. In ieder geval voor de twee belangrijkste landen, Oostenrijk en Hongarije waren goede gegevens beschikbaar, ofschoon in ieder geval in Hongarije deze niet volledig alle kolgansgebieden afdekken (M. Ferenczi). In alle landen zijn enkel tellingen gebruikt. Nergens is imputing toegepast voor niet-getelde gebieden. Er waren geen referentiegegevens beschikbaar om een dergelijke imputing uit te voeren. Wel zijn in een aantal landen jaren geïnterpooleerd om de dataset te completeren (vooral Slovenië, Kroatië, Servië, voor alle landen samen 39 van de 208 land-jaar combinaties). In deze landen verblijven doorgaans enkele duizenden Kolganzen, maar een toename na eventuele verplaatsingen in koudeperiodes (wegtrek vanuit Oostenrijk-Hongarije naar de Balkan en Italië) is in de simpele interpolatie die is toegepast niet meegenomen.

Trends voor januari-aantallen, zowel in de afzonderlijke landen binnen de flyway, als voor de flyway in zijn geheel, zijn geanalyseerd met het pakket TrendSpotter, analoog aan de manier waarop de trends voor de Nederlandse watervogeltellingen worden bepaald (zie verder Soldaat *et al.* 2007). De hier gepresenteerde trends in januari-aantallen kunnen afwijken van de trends die bijv. in de Nederlandse watervogelrapportages worden gepresenteerd (Hornman *et al.* 2013b). Die trend maakt gebruik van alle maandelijkse tellingen, terwijl hier alleen over januari wordt gerapporteerd.

3.3. Aantalsverloop Noordzee flyway

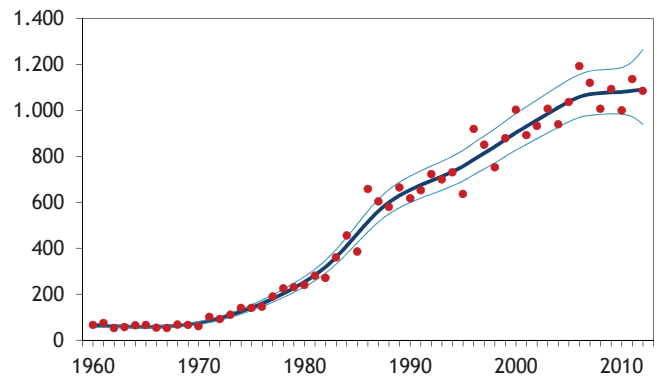
Het aantal Kolganzen in de Noordzee populatie, afgeleid van de januari-tellingen, groeide van 52-73.000 in 1960 tot 1 à 1,2 miljoen in 2000-2012 (figuur 3.1). Over de gehele periode gerekend laat de trendspotter-analyse een sterke toename van gemiddeld 6% per jaar zien; vanaf 2001 wordt het aantalsverloop als stabiel geclassificeerd, met een gemiddelde aantalsverandering van 0-1% per jaar.

De sterkste groei vond plaats in de periode 1970-1986 (gemiddeld 13% per jaar). Sindsdien is de groei gaandeweg afgevlakt.

Voor de afzonderlijke landen binnen de Noordzee flyway is het beeld niet overal gelijk (tabel 3.3, figuur 3.2). De aantallen in België en Nederland namen over de hele periode 1984-2012 significant toe (resp. gemiddeld 6 en 3% per jaar). Hetzelfde geldt voor de kleine aantallen overwinteraars in Frankrijk en Denemarken. In het westen van Duitsland is het beeld gedifferentieerder. Hier was vanaf 1984 gerekend een significante toename gaande, maar nam het aantal overwinteraars vanaf 2001 gemiddeld af (alleen Nordrhein-Westfalen significant). In Zweden was vanaf 1984 een opvallende toename te bespeuren, die echter na 2001 overging in sterk fluctuerende aantallen. Het enige land in de flyway met een significante afname is Groot-Brittannië, met een afname van gemiddeld 2% per jaar sinds 1984. Na 2001 fluctueren de aantallen er te sterk voor een statistisch significante trend.

Het werken met januaritellingen heeft als nadeel dat de nationale trends deels de wintersituatie in de betreffende landen weerspiegelen. De opvallende toename in Zweden, aan de noordrand van het winterareaal, moet vooral als een effect van de langere periode van zachte winters sinds 1997/98 worden beschouwd (Nilsson 2013). De trend wordt hier vooral gedomineerd door het zeer hoge aantal van meer dan 20.000 vogels in de extreem zachte januari 2007. In de recente koude winters van 2008/09 en later namen de aantallen er weer sterk af (vrijwel afwezig in 2011). Ook de afname in Groot-Brittannië wordt vooral als een winter-effect geïnterpreteerd, waarbij tegelijk een verschuiving plaatsvond van pleisterplaatsen in het westen van Engeland naar pleisterplaatsen in Zuidoost-Engeland (Hearn 2004, Mitchell *et al.* 2010). Deze ontwikkeling kan worden gezien als een verkorting van de trekweg. Alleen bij koudeperiodes op het continent nemen de aantallen in Groot-Brittannië nog toe, zoals de grotere aantallen in 2010/11 en 2011/12 laten zien. Vergeleken met de periode vóór 2000 gaat het echter om beduidend kleinere aantallen. De koudeperiodes in de recente winters van 2009/10 en 2010/11 leidden ook tot uitzonderlijke aantallen in België en in mindere mate in Noord-Frankrijk (Devos & Kuijken 2012).

In Nederland zijn de fluctuaties minder uitgesproken, maar lijken wintereffecten wel op te treden. Het tot nu toe grootste vastgestelde aantal Kolganzen bedraagt ruim 888.000 in januari 2009. Dit grote aantal is waarschijnlijk mede tot stand gekomen door een influx vanuit overwinteringsgebieden in Duitsland, onder invloed van de koudeperiode in

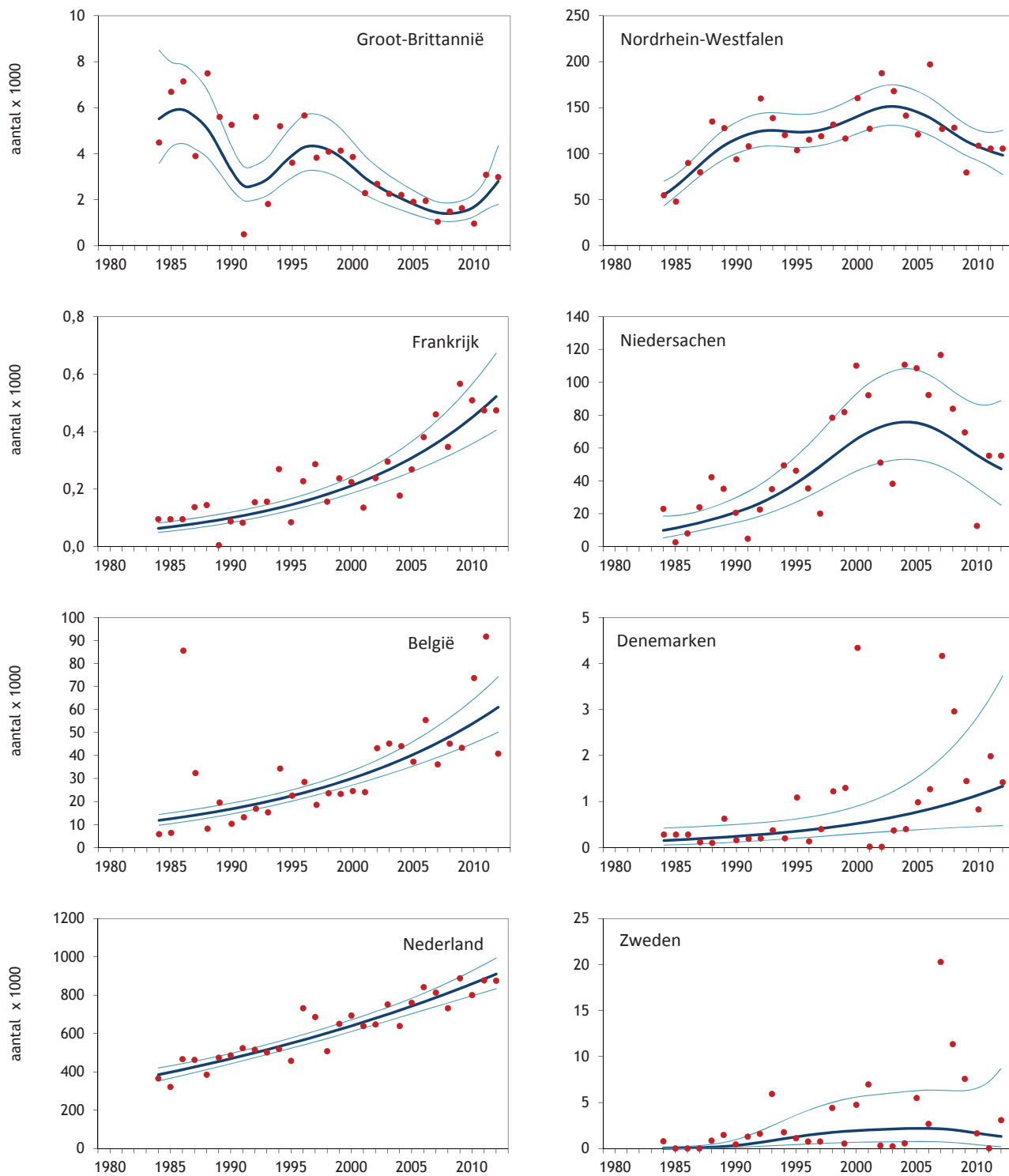


Figuur 3.1. Aantalverloop van de Noordzee flyway van de Kolgans vanaf 1960. Weergegeven is het jaarlijks getelde (deels bijgeschatte) aantal in januari (punten), de trend (donkere lijn) en het 95% betrouwbaarheidsinterval rond de trend (blauwe lijn).

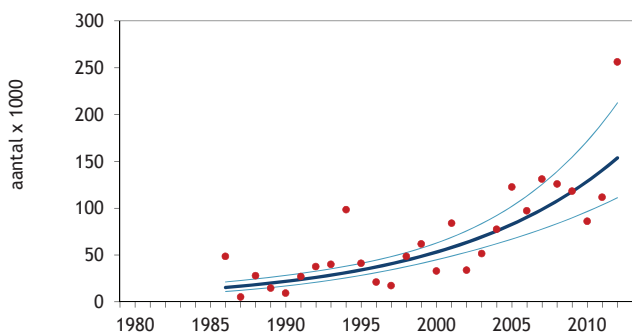
december-januari (Hornman *et al.* 2011). Dit is mogelijk in meer winters vanaf 2008/09 opgetreden, gezien de (deels) kleinere aantallen in Niedersachsen en vooral Nordrhein-Westfalen in deze seizoenen (die waarschijnlijk verplaatsingen richting Nederland reflecteren, zoals ook blijkt uit aflezingen van met halsbanden geringde vogels). De januari-aantallen in Nordrhein-Westfalen waren in de vier winters vanaf 2008/2009 gemiddeld 30% kleiner dan in de vier winters daarvoor. In Niedersachsen behoorden de aantallen in januari 2010 tot de laagste sinds 1991, maar hier is voorzichtigheid op zijn plaats vanwege de incomplete dekking en het hoge aandeel bijgeschatte vogels.

3.4. Aantalsverloop Pannonische flyway

De januaritellingen geven voor de Pannonische flyway als geheel over de periode 1986-2012 een constante groei van gemiddeld 9% per jaar. In 1986-1990 ging het gemiddeld om 19.000 vogels, in 2008-2012 om gemiddeld 139.000 vogels (figuur 3.3). Opvallend is vooral het zeer grote aantal van 256.000 in januari 2012. Vooral in Hongarije (132.000), Tsjechië (50.000) en Servië (44.000) werden uitzonderlijk grote aantallen Kolganzen geteld die zich niet gemakkelijk door de eerdere ontwikkelingen laten verklaren. Onduidelijk is of hier sprake is van bewegingen op grond van de weersituatie (eventueel influx uit de Pontisch-Anatolische flyway?), of van dubbeltellingen door ongunstig gecoördineerde teldatum in combinatie van verplaatsingen van ganzen in een korte periode. Een andere mogelijkheid is dat de aantallen in voorgaande jaren zijn onderschat door incomplete tellingen en gaten in de telreeksen (tabel 3.1, zie verder paragraaf 3.5). De trend van de populatie als geheel wordt vooral



Figuur 3.2. Aantalsverloop voor afzonderlijke landen binnen de Noordzee flyway. Weergave als in figuur 3.1. Let op verschillende schaal.



Figuur 3.3. Aantalverloop van de Pannonische flyway van de Kolgans vanaf 1986. Weergave als in figuur 3.1.

Tabel 3.3. Trendindicatie voor afzonderlijke landen binnen de Noordzee flyway. Weergegeven zijn de gemiddelde jaarlijkse groei vanaf 1984 en vanaf 2001 en een classificatie van de trend in deze twee perioden (op basis van trendspotter-analyse). Significante trends zijn weergegeven als ++ (sterke toename), + (matige toename), - (matige afname) en o (stabiel). Niet significante trends zijn weergegeven als ? (fluctuerende trend). Trendindicaties naar Sovon/CBS (zie Hornman et al. 2013b).

Land	Periode 1984-2012 (januari)	Periode 2001-2012 (januari)
Groot-Brittannië	-2% / -	+1% / ?
Frankrijk	+8% / ++	+8% / ++
België	+6% / +	+6% / +
Nederland	+3% / +	+3% / +
Duitsland,		
Nordrhein-Westfalen	+2% / +	-4% / -
Duitsland, Niedersachsen	+ 6% / +	-3% / ?
Denemarken	+8 / +	+8% / +
Zweden	+15% / ++	-4% / ?
Noordzee flyway	+6% / ++	+1% / 0

gedomineerd door de grote aantallen in Hongarije, die sinds 1986 met gemiddeld 8% per jaar toenamen. Interpretatie van de trend in de andere landen binnen deze flyway is lastiger vanwege de incomplete tellingen en onbekende teldekking. In de meeste landen is geen eenduidige trend zichtbaar, maar vooral sterke fluctuaties. Alleen in Slowakije (vooral vanaf 2004) en Italië (kleine aantallen) tenderen de aantallen naar een toename, terwijl in Oostenrijk de winterpopulatie lijkt af te nemen. Verplaatsingen in koude winters zijn vanwege het incomplete materiaal moeilijk te detecteren.

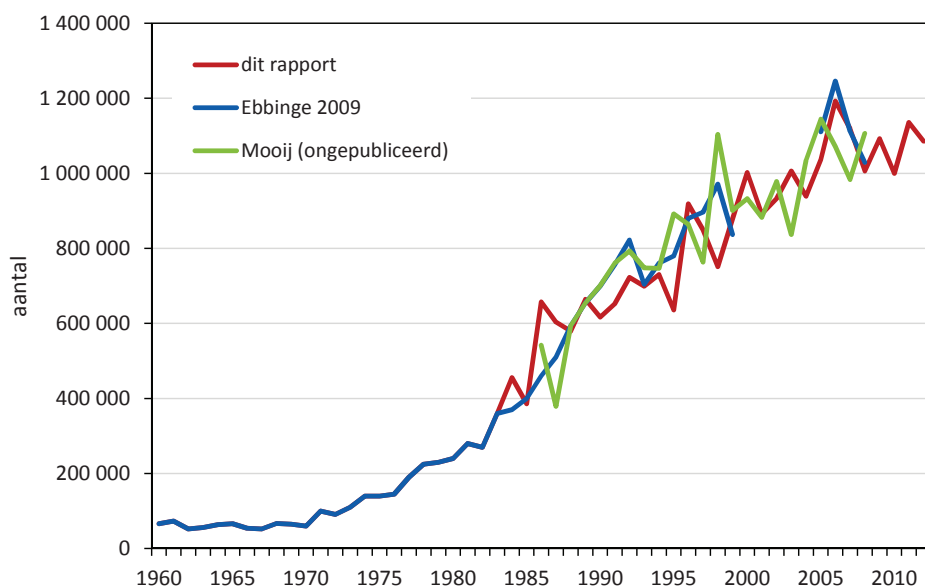
3.5. Discussie

De in dit hoofdstuk gemaakte reconstructie van het populatieverloop van de Noordzee-populatie past goed bij eerdere analyses van Ebginge (2009) en Mooij (ongepubliceerd) (figuur 3.4), ofschoon na 1984 van deels verschillende bronnen gebruik is gemaakt. Ook de tot dusverre gepubliceerde populatiegroottes (tabel 3.1) passen goed bij het huidige beeld, zeker als we rekening houden met enige ondertelling en onzekerheden (bijv. telfouten) in de bestaande tellingen. In ieder geval in januari 2005 en 2006 is een ondertelling opgetreden, als gevolg van grote aantallen in de Duitse deelstaten Schleswig-Holstein, Brandenburg, Mecklenburg-Vorpommern en Sachsen-Anhalt. Ebginge (2009) geeft voor deze

vier deelstaten in deze jaren resp. 96.626 en 45.610 vogels op, wat het populatietotaal voor deze jaren met resp. 9% en 4% verhoogt, en voor 2006 de grootste vastgestelde populatiegrootte van 1.238.000 vogels oplevert (was 1.193.000 in zelfde winter). Ebginge (2009) komt voor deze winter op een aantal van 1.246.000, met medeneming van alle Duitse tellingen en schattingen. Op grond van een analyse van de verspreiding van met halsbanden uitgeruste vogels komt hij voor dat jaar op een schatting van 1.273.000 Kolganzen. In januari 2005 en januari 2007-08 varieerde het aantal Kolganzen op grond van deze analyse van 1.058.000 vogels in 2005 tot 1.154.000 in 2008. Afgezien van 2006 liggen deze aantallen binnen het 95% betrouwbaarheidsinterval van de in figuur 3.1 weergegeven trend.

Gezien het vermoedelijk incidentele optreden van zulke grote winteraantallen in Noord- en Oost-Duitsland is het de vraag of de ontbrekende aantallen in het oosten van het winterareal het in figuur 3.1 geschetste populatieverloop in zijn geheel wezenlijk beïnvloeden. De weergegeven groeisnelheden en het aantal van orde grootte 1,2 miljoen Kolganzen voor de Baltische-Noordzee flyway, zoals ook opgegeven door Fox *et al.* (2010) lijken dan ook realistisch. De aantalsopgaven na 2006 tenderen naar een lichte afname, maar het is te vroeg om dit als structurele ontwikkeling te duiden. Gezien de koudere winters in deze periode (uitgezonderd januari 2012) is het onwaarschijnlijk dat hele grote aantallen zijn gemist omdat meer Kolganzen zich geconcentreerd zullen hebben in de regio die goed met tellingen wordt afgedekt.

De hier gepresenteerde cijfers voor de Pannonische populatie wijken af van eerder gepubliceerde cijfers. Voor de periode 1980-90 werd deze populatie geschat op 100.000 vogels (tabel 3.1), maar de hier gemaakte reconstructie voor 1986-90 komt op hooguit 48.500 vogels. De eerder veronderstelde afname in 1990-93 lijkt niet te passen bij het algemene beeld van de jaren 1990-2000, waar onze reconstructie op maximaal 98.000 vogels komt. Voor de periode 2007-2009 lijken de 110.000 vogels van Fox *et al.* (2010) een lichte onderschatting. De hier gemaakte reconstructie, inclusief geschatte aantallen in enkele landen met onvoldoende dekking, komt voor die periode gemiddeld op 125.000, maar gezien de onvolledige telreeksen is dit aantal in werkelijkheid vermoedelijk nog groter. *Wetlands International* schat de omvang van deze populatie in de periode 2009-2012 voorlopig op 220.000 vogels (S. Nagy), wat gezien de hier gepresenteerde aantallen aan de hoge kant lijkt, en mogelijk vooral door wintereffecten tot stand komt (zie paragraaf 3.4). Hoe dan ook, een goede interpretatie van de cijfers van deze flyway blijft lastig



Figuur 3.4. Weergave van drie verschillende populatie-reconstructies voor de Kolganzen van de Noordzee flyway voor de periode 1960-1999 en 2005-2008 (Ebbinge 2009), 1986-2008 (Mooij ongepubliceerd) en 1960-2012 (tot en met 1983 naar Ebbinge 2009, vanaf 1984 eigen analyse).

vanwege de deels zeer onvolledige tellingen en mogelijke verplaatsing van ganzen naar gebieden met een slechte teldekking in koude winters. Dit leidt er waarschijnlijk ook toe dat de jaarlijkse variatie veel groter is dan bij de Noordzeeflyway (vergelijk figuur 3.1 en 3.3).

3.6. Conclusies

- Het aantal Kolganzen in de Noordzee populatie, afgeleid van de januari-tellingen, groeide van 52.000-73.000 in 1960 tot 1 à 1,2 miljoen in 2000-2012. De sterkste groei vond plaats in de periode 1970-86. Sinds 2001 wordt het aantalsverloop als stabiel geïdentificeerd. De aantalsveranderingen verschillen voor de afzonderlijke landen binnen de Noordzee flyway. In Nederland namen de aantallen na 2000 nog licht toe.
- Door de tendens naar zachtere winters tendeerden de aantallen aan de noordrand van het winterareaal (Denemarken, Zweden) naar een toename, terwijl ze in het uiterste westen, in Groot-Brittannië, significant afnamen.
- Het optreden van koudere winters leidde ook in de kern van het winterareaal tot verplaatsingen, met een afname in het westen van Duitsland en een grotere concentratie in onder andere Nederland en België.
- Het aantalsverloop van de Pannonische flyway liet zich door de slechtere kwaliteit van de januaritellingen minder goed reconstrueren. Deze populatie groeide sinds 1986 met gemiddeld 9% per jaar. In 1986-1990 ging het gemiddeld om 19.000 vogels, in 2008-2012 om gemiddeld 139.000 vogels, maar deze aantallen zijn omgeven door onzekerheden.

4. Schade

Hans Schekkerman, Sovon Vogelonderzoek Nederland

4.1. Inleiding

Het overgrote deel van dit rapport gaat over aantallen ganzen en hoe deze (kunnen) worden beïnvloed door de omstandigheden en door verschillende beheermaatregelen. De hoofdaanleiding voor deze studie was dat de sterk gestegen aantallen overwinterende (Kol)ganzen in Nederland ook leiden tot landbouwschade. Om afwegingen omtrent beheermaatregelen goed te kunnen maken is inzicht nodig in de relatie tussen aantallen ganzen en schade. Die relatie is niet altijd eenduidig en kan worden beïnvloed door een groot aantal factoren waaronder gewastype, inzaaidatum, ganzensoort, begrazingsintensiteit, bodemsoort en weersomstandigheden (Groot Bruinderink 1987, Teunissen 1996, van Bommel & van der Have 2010). In dit hoofdstuk wordt deze relatie onderzocht aan de hand van schadecijfers geregistreerd door het Faunafonds, en gegevens over aantallen Kolganzen uit de Sovonganzen- en zwanentellingen. Het doel is niet om meer inzicht te krijgen in de mechanismen die leiden tot schade, maar om een praktische vertaalslag te kunnen maken van door het populatiemodel voorspelde aantallen ganzen naar de hoeveelheid te verwachten schade bij verschillende ganzenbeheersscenario's. We gebruiken informatie uit een recente periode om actuele relaties te kunnen weergeven.

In de periode 2005-2013 was in Nederland een ganzenbeleid van kracht dat zich richtte op het opvangen van zo veel mogelijk overwinterende ganzen in natuurgebieden en daarvoor gecontracteerde foerageergebieden in landbouwgebied, waar ze met rust werden gelaten. In het 'overige landbouwgebied' werden de ganzen waar nodig verjaagd, al of niet met ondersteuning door afschot, teneinde ze te concentreren in de opvanggebieden ('Beleidskader Faunabeheer', van der Zee *et al.* 2009).

4.2. Materiaal en methoden

4.2.1. Schadecijfers

Gegevens over schade zijn ontleend aan de registratie van het Faunafonds. Ze omvatten alle geregistreerde schades toegeschreven aan Kolganzen in Nederland, in de maanden oktober tot en met maart van de winterseizoenen 2005/06 tot en met 2012/13. De cijfers betreffen totale getaxeerde schades veroorzaakt over het gehele winterseizoen en zijn uitgesplitst naar provincie, gewas (overwegend grasland

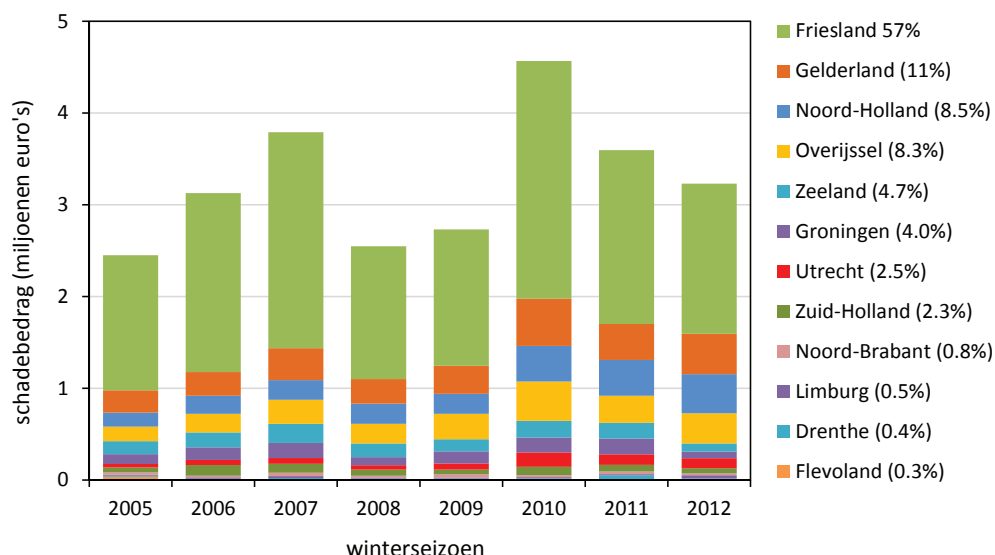
of wintergraan) en beheertype. Qua beheer is onderscheid gemaakt tussen 'gecontracteerd foerageergebied' en 'overig landbouwgebied' (in natuurgebieden werd geen schade vergoed). Omdat schadebedragen behalve door de verminderde oogst ook worden bepaald door de marktprijs van het gewas, zijn ze op twee manieren uitgedrukt: als bedrag (in €) en als volume (in tonnen opbrengstderving). Met dit laatste cijfer (schadebedrag gedeeld door marktprijs) kunnen schades worden vergeleken tussen jaren, zonder de vertekende invloed van prijsschommelingen. De variatie in de marktprijzen voor gras en wintergranen (c.v. = standaarddeviatie gedeeld door gemiddelde) bedroeg in de beschouwde periode respectievelijk 18% en 24%.

4.2.2. Aantallen Kolganzen

Gegevens over aantallen Kolganzen aanwezig in dezelfde gebiedseenheden en perioden waaruit de schadecijfers beschikbaar waren zijn ontleend aan rapportages over het gebruik van aangewezen foerageergebieden in Nederland door vier soorten ganzen waaronder de Kolgans (van der Jeugd *et al.* 2008, Schekkerman *et al.* 2014). De gegevens zijn afkomstig van de door Sovon georganiseerde maandelijkse ganzen- en zwanentellingen (zie ook hoofdstuk 3). Doordat in het kader van een evaluatie van het Beleidskader Faunabeheer (van der Zee *et al.* 2009) aan tellers werd gevraagd de precieze locaties van ganzengroepen op te geven, konden de aantallen ook worden toegedeeld aan de beheertypen (natuurgebied, gecontracteerd foerageergebied en overig landbouwgebied). Voor nadere details over deze toedeling en het bijschatten van aantallen in niet getelde gebieden, zie Van der Jeugd *et al.* 2008 en Schekkerman *et al.* 2014. Voor de seizoenen 2008/09 en 2009/10 waren dergelijke aantallen per beheertype niet voorhanden. Daarom zijn in de analyses van de relatie tussen schade en ganzen-aantallen cijfers betrokken over zes winters: 2005/06-2007/08 en 2010/11-2012/13.

4.2.3. Analyse

Verbanden tussen de hoeveelheid schade en de aantallen verblijvende Kolganzen zijn onderzocht met regressie-analyse. In eerste instantie is gekeken naar het effect van variatie in de ganzenaantallen (in bepaalde maanden of gemiddeld over het winterseizoen) tussen de zes onderzoekswinters op de schade (bedrag of volume). In deze winters vertoonden de landelijke aantallen Kolganzen en de verspreiding ervan over provincies weinig variatie (bv. het ver-



Figuur 4.1.
Getaxeerde schade (bedragen in miljoenen euro's) door Kolganzen in 2005/06 - 2012/13, per winterseizoen en per provincie. De percentages in de legenda geven het gemiddelde aandeel per provincie in de totale schade in Nederland.

schil tussen de hoogste en laagste landelijke totalen bedroeg een factor 1.2). Dit maakt de kans om een statistisch significante relatie te vinden klein, mede omdat ook andere factoren dan de ganzenaantallen van invloed kunnen zijn op de hoeveelheid schade (zie paragraaf 4.1).

Om deze reden is ook op een andere manier naar de gegevens gekeken, door schades per provincie te relateren aan de aantallen ganzen per provincie. Deze lopen veel sterker uiteen; het verschil tussen het hoogste en laagste provinciale gemiddelde aantal Kolganzen per winter bedroeg een factor 50. Een nadeel van deze aanpak is dat de vorm van het verband sterk wordt bepaald door twee provincies met zeer grote aantallen Kolganzen: Friesland en Gelderland. Om het effect hiervan te beperken zijn de analyses uitgevoerd met de logaritmen van de schadecijfers en de ganzenaantallen, waardoor de relatieve verschillen kleiner worden. Er is ook rekening gehouden met het feit dat de zes datapunten (winterseizoenen) per provincie niet als onafhankelijke waarnemingen kunnen worden beschouwd, door een 'gemengd lineair model' te gebruiken met 'seizoen' als *random* variabele.

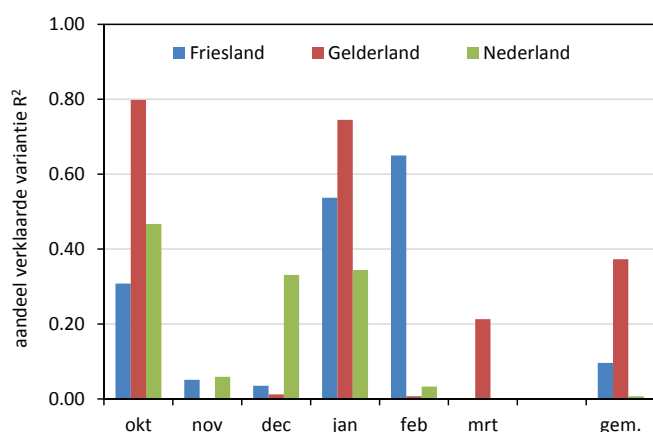
De analyses zijn zowel uitgevoerd met schadebedrag als met het schadevolume als responsvariabele. Omdat de resultaten verregaand overeenkwamen (als gevolg van een beperkte variatie in de marktprijzen) worden hier alleen de resultaten met betrekking tot schadebedragen gepresenteerd.

4.3. Resultaten en discussie

4.3.1. Totale schades

De totale getaxeerde landbouwschade toegeschreven aan Kolganzen varieerde in 2005/06-2012/13 tussen 2.5 en 4.6 miljoen euro, met een schijnbaar licht toenemende tendens die echter niet significant was (figuur 4.1; $F_{1,6}=1.3$, $P=0.39$). Van het totale schadebedrag werd 93% geregistreerd op grasland, 6% op granen, en 1% op overige akkerbouwgewassen, inclusief graszaad en groenbemesters (zie tabel 4.3 voor verschillen tussen provincies).

Schadebedragen waren zeer ongelijk verdeeld over provincies: Friesland alleen was goed voor ruim 57% van het landelijke totaal, en samen met de drie volgende provincies (Gelderland 11%, Noord-Holland 9% en Overijssel 8%) liep dit aandeel op tot bijna



Figuur 4.2. Aandeel verklaarde variantie (R^2) als maat voor de sterkte van het verband tussen schadebedrag en aantal Kolganzen in zes winterseizoenen in Friesland, Gelderland en Nederland als geheel, wanneer gebaseerd op aantallen in afzonderlijke maanden en gemiddeld over het hele winterseizoen (okt-mrt).

Tabel 4.1. Relaties, per provincie, tussen schadebedragen (in €) en aantallen Kolganzen (N_Kg) aanwezig in januari in zes recente winterseizoenen (lineaire regressie op ongetransformeerde gegevens). R^2 geeft het aandeel van de variatie in schades weer dat wordt verklaard door het aantal Kolganzen. Na Bonferroni-correctie van de significantie-drempel ($P=0.05/13=0.004$) is geen van de 13 verbanden significant te noemen.

provincie	R^2	intercept	s.e.	N_Kg	s.e.	t^4	P
Friesland	0.54	-18208	13490	1.93	0.74	2.61	0.060
Gelderland	0.75	-8310	5561	4.25	1.08	3.95	0.017
Groningen	0.04	2670468	650648	-3.72	3.40	-1.09	0.335
Drenthe	0.34	86234	150988	1.73	0.91	1.90	0.130
Overijssel	0.03	152262	49594	-0.59	1.68	-0.35	0.742
Flevoland	0.72	-1637	5881	1.02	0.28	3.68	0.021
Utrecht	0.03	28551	11315	-0.08	0.22	-0.36	0.734
Noord-Holland	0.71	-503355	222923	22.12	6.14	3.60	0.023
Limburg	0.11	181755	146194	2.60	3.73	0.70	0.523
Noord-Brabant	0.37	-25110	59649	3.26	1.64	1.99	0.118
Zuid-Holland	0.03	59751	59190	0.39	1.06	0.37	0.729
Zeeland	0.15	104986	67316	1.36	1.65	0.83	0.454
Nederland totaal	0.34	12570622	4795822	-13.63	7.16	-1.90	0.130

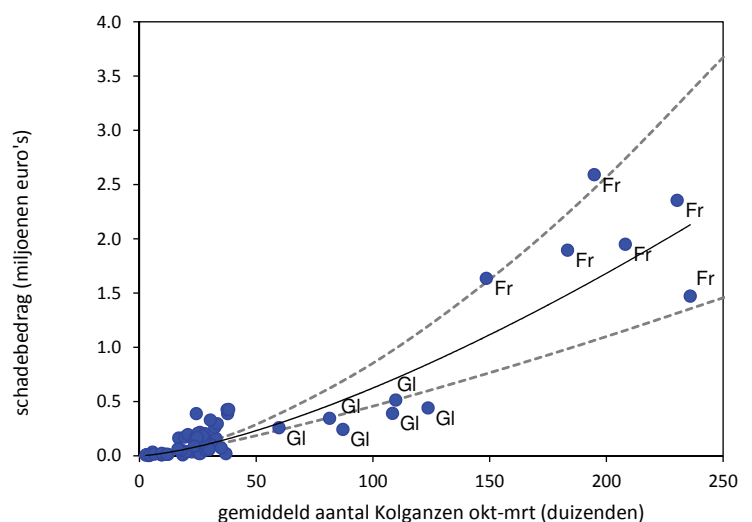
85%. Deze verdeling bleef in grote lijnen gelijk over de jaren. Hetzelfde gold voor de verdeling van ganzen over de provincies (Schekkerman *et al.* 2014; zie tabel 4.3).

4.3.2. Verband tussen ganzenaantallen en schade - variatie tussen jaren

In eerste instantie is verkend of het verband tussen de hoeveelheid schade en variatie in de aantallen aanwezige Kolganzen het sterkst is met het gemiddelde aantal ganzen over het gehele winterseizoen (oktober-maart), of juist met de aantallen in bepaalde maanden. Dit is gedaan met de gegevens voor Nederland als geheel en afzonderlijk voor de twee provincies met de grootste overwinterende aantallen, Friesland en Gelderland. Als maat voor de sterkte van deze relaties is R^2 gebruikt, het aandeel

van de variatie in schadebedragen dat in een lineaire regressie-analyse wordt verklaard door variatie in het aantal Kolganzen. Dit aandeel was gemiddeld het grootst voor de aantallen ganzen in oktober en januari, en aanzienlijk kleiner voor aantallen in de overige maanden en voor het seizoensgemiddelde (figuur 4.2). Kijken we nu per provincie en specifiek naar de januari-aantallen (omdat in sommige provincies in oktober nog nauwelijks Kolganzen zijn gearriveerd), dan blijkt dat de verbanden tussen aantallen ganzen en schade niet significant zijn (tabel 4.1). In deze analyse heeft het aantal ganzen per winter dus geen voorspellende waarde voor de hoeveelheid geregistreerde schade. Vermoedelijk is de beperkte variatie in aantallen ganzen tussen de zes onderzochte winters hiervoor mede een oorzaak.

Figuur 4.3. Verband tussen schadebedrag en gemiddelde aantallen overwinterende Kolganzen per provincie in zes recente winterseizoenen. Fr= Friesland, Gl = Gelderland. De lijn wordt beschreven door: $\text{schade} = 0.0452 \times \text{aantal}^{1.4282}$. De stippellijnen begrenzen het 95%-betrouwbaarheids-interval van de voorspelling.



Tabel 4.2. Relaties tussen schadebedragen (in €) en aantallen Kolganzen ($\log Kg$, $^{10}\log$ van aantal) per provincie in verschillende maanden van zes winterseizoenen, of gemiddeld over het hele seizoen (okt-mrt). Gemengd lineair model met seizoen als random variabele, op log-log getransformeerde gegevens. R^2 geeft het aandeel van de variatie in schade verklaard door het aantal Kolganzen alleen. P -waarden (gebaseerd op Wald tests, vetgedrukt als <0.007 ($=0.05/7$)) geven de significantie aan van het verband tussen schade en aantal ganzen $P(\log Kg)$, en of hierin systematische verschillen bestaan tussen provincies ($P(\text{prov})$), en de interactieterm $P(Kg.\text{prov})$.

maand	R^2	intercept	s.e.(int)	$\log Kg$	s.e.($\log Kg$)	$P(\log Kg)$	$P(\text{prov})$	$P(Kg.\text{prov})$
oktober	0.69	1.255	0.298	1.041	0.077	<0.001	<0.001	0.02
november	0.69	-0.445	0.436	1.223	0.098	<0.001	<0.001	0.23
december	0.54	-0.652	0.609	1.240	0.134	<0.001	<0.001	0.98
januari	0.61	-0.745	0.546	1.252	0.120	<0.001	<0.001	0.05
februari	0.74	-0.688	0.402	1.266	0.090	<0.001	<0.001	0.94
maart	0.78	0.933	0.258	1.054	0.056	<0.001	<0.001	0.14
seizoensgemiddelde	0.76	-1.345	0.423	1.428	0.095	<0.001	<0.001	0.59

4.3.3. Verband tussen ganzenaantallen en schade - variatie over provincies

In alle maanden afzonderlijk en als gemiddelde over het winterseizoen verklaarde het aantal aanwezige Kolganzen een aanzienlijk deel (54-78%) van de variatie in de hoeveelheid getaxeerde landbouwschade per provincie (tabel 4.2). Dit aandeel was wat groter aan het begin (oktober-november) en vooral aan het einde van de winter (februari-maart) dan in het midden ervan. Vermoedelijk is dit een gevolg van het feit dat in die perioden het aandeel van het totale aantal ganzen dat in Friesland verblijft het grootst is. Door de grote aantallen heeft deze provincie veel invloed op de vorm van het verband.

De seizoensgemiddelde aantallen Kolganzen hebben een vrijwel net zo grote voorspellende waarde voor de schadebedragen per provincie als de aantallen in de 'best verklarende' maanden (tabel 4.2). Door de aantallen in drie of vier afzonderlijke maanden te combineren zijn modellen te vinden met een nog grotere voorspellende kracht ($R^2 = 0.86$), maar de winst die dit oplevert is relatief gering ten opzichte van hun grotere complexiteit, en daarom is het model in figuur 4.3 gekozen als meest bruikbaar om op basis van kolganzenaantallen een verwacht schadebedrag te berekenen.

Tabel 4.3. Verschillen tussen provincies in de relatie tussen schadebedrag en aantal Kolganzen. Gegeven zijn de parameters van een (log-log) regressie met $\log(\text{aantal Kolganzen})$ en provincie als verklarende variabelen, de gemiddelde getaxeerde schadebedragen per Kolgans, het gemiddelde aantal over het winterseizoen aanwezige Kolganzen, en het aandeel van de totale schade dat werd geregistreerd in akkerbouwgewassen (vs. grasland) per provincie. Provincies gerangschikt in afnemende volgorde van 'schadegevoeligheid'.

parameter	parameter-schatting	s.e.	schadebe drag per Kolgans (€)		gemiddelde aantal Kolganzen		% schade op akkerland
				s.d.		s.d.	
Intercept	2.18	1.25					
$\log(\text{aantal Kg})$	0.78	0.24					
Noord-Holland	-0.19	0.23	10.21	3.36	28.670	6.592	0.4
Friesland	0	0	10.08	2.31	200.165	29.489	0.8
Overijssel	-0.25	0.21	8.52	2.36	32.534	3.097	0.7
Zeeland	-0.41	0.24	6.28	1.60	25.268	1.547	67.4
Groningen	-0.45	0.24	6.24	2.78	23.305	4.346	19.4
Utrecht	-0.64	0.25	3.96	1.48	21.945	4.079	0.8
Gelderland	-0.49	0.13	3.87	0.69	95.012	21.228	10.2
Zuid-Holland	-0.76	0.22	2.69	0.86	30.396	2.269	7.8
Flevoland	-1.06	0.42	2.65	1.95	4.039	926	44.6
Limburg	-1.08	0.32	1.66	0.63	11.553	4.259	26.1
Drenthe	-1.23	0.30	1.20	0.59	12.842	3.882	29.8
Noord-Brabant	-1.22	0.24	0.99	0.35	25.904	5.562	45.0

Er is echter rondom de regressielijn in figuur 4.3 nog aanzienlijke variatie in schadebedragen, wat betekent dat rondom het voorspelde schadebedrag een ruime onzekerheidsmarge in acht moet worden genomen. Een deel van deze variatie ontstaat doordat het verband tussen schade en ganzenaantallen verschilt per provincie: toevoeging van een factor 'provincie' geeft in alle maanden van het winterseizoen een significante verbetering van het model (tabel 4.2). Het gemiddelde schadebedrag per (gemiddeld over het winterseizoen aanwezige) Kolgans varieert tussen provincies met een factor 10, en is verreweg het grootst in Noord-Holland, Friesland en Overijssel, en het kleinst in Limburg, Drenthe en Noord-Brabant (tabel 4.3). Gemiddeld over heel Nederland bedroeg de 'schade per Kolgans' € 6,77.

Er zijn verschillende verklaringen denkbaar voor het grote verschil in 'schadegevoeligheid' tussen provincies. Een ervan is dat Kolganzen in verschillende regio's van Nederland voor een deel op verschillende gewastypen foerageren. Op wintergrasland bijvoorbeeld ontstaat gemakkelijker schade dan op grasland, en op akkers met oogstresten ontstaat zelden schade. In de drie provincies aan de kop van de lijst wordt echter door Kolganzen overwegend op grasland gevoerd, en de correlatie over alle provincies tussen het schadebedrag per gans en het aandeel van die schade aangebracht op akkerbouwgewassen was niet significant (tabel 4.3, $r_{10} = -0.45$, $P = 0.15$). Andere mogelijkheden zijn dat door klimaatverschillen grasland in het noorden van Nederland gevoeliger is voor schade dan in het zuiden (bv. door minder compenserende groei in de winter), of dat de aanwezigheid van relatief grote aantallen ganzen in het noorden aan het einde van de winter, wanneer op grasland sneller schade ontstaat, leidt tot hogere schadebedragen (Groot Bruinderink 1987). Noordelijke provincies zijn inderdaad gemiddeld hoger in de rangorde te vinden dan zuidelijke, maar er zijn ook opvallende uitzonderingen, zoals Drenthe,

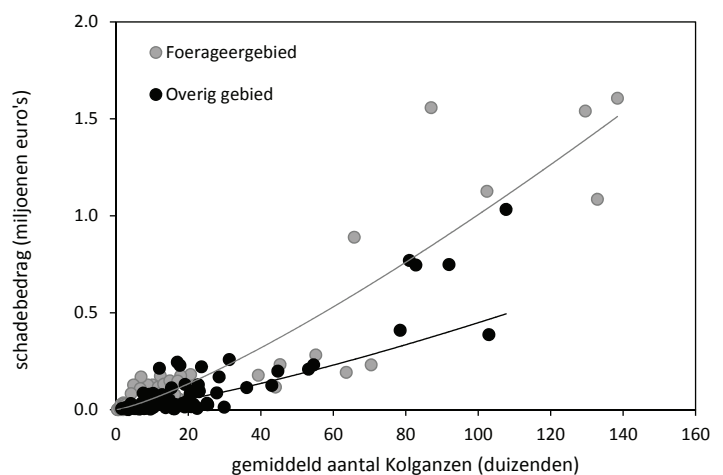
Groningen en Zeeland. Vermoedelijk spelen ook streekverschillen in de acceptatie van grazende ganzen door agrariërs een rol, die leiden tot verschillen in geneigdheid tot het melden van schade.

4.3.4. Schade in gecontracteerde foerageergebieden en overig landbouwgebied

Hoewel enigszins bezijden de hoofdvraag van dit rapport, is het interessant om na te gaan of de relatie tussen ganzenaantallen en schade verschilde tussen de gecontracteerde foerageergebieden, waar ganzen werden opgevangen en volgens de contractuele verplichtingen met rust werden gelaten, en het overige landbouwgebied waar ze konden worden verjaagd, eventueel met ondersteuning door afschot. Hiervoor is hetzelfde gemengde regressiemodel gebruikt als in de voorgaande paragraaf, met als toevoeging een factor 'beheertype' die onderscheid maakt tussen 'foerageergebied' en 'overig gebied'. In beide beheertypen was de relatie tussen schadebedrag en gemiddeld aantal overwinterende Kolganzen duidelijk aanwezig, maar de hellingshoek van het verband was significant steiler in foerageergebied. Hier werd per overwinterende gans gemiddeld 2.5 maal zo veel schade getaxeerd als in overig gebied. Ook in deze analyse was er daarnaast een significant effect van provincie, vergelijkbaar met dat beschreven in de vorige paragraaf, en bovendien verschilde het effect van beheertype tussen provincies (Wald tests, alle effecten $P < 0.001$).

Over een verklaring voor de grotere schadebedragen per overwinterende Kolgans in foerageergebied kan hier alleen worden gespeculeerd. Een factor die van belang kan zijn is het feit dat ganzen in de foerageergebieden in gemiddeld ruim vijf maal zo hoge dichtheden voorkomen als in overig landbouwgebied (sommatie over vier soorten waarvan Kolgans de talrijkste; Schekkerman *et al.* 2013). Dit dichtheidsverschil is overigens een gevolg van het feit dat foeragegebiedcontracten met name daar zijn afgesloten

Figuur 4.4. Verband tussen schadebedrag en gemiddeld aantal overwinterende Kolganzen per provincie in gecontracteerde foerageergebieden en in overig landbouwgebied. De relaties zijn te beschrijven als: schade = $0.193 \times \text{aantal}^{1.267} \times 2.5$ als beheer = foerageergebied (gemengd lineair model met seizoen als random variabele).



waar traditioneel grote aantallen ganzen verblijven, en niet van een verschuiving naar deze gebieden na de aanvang van het opvangbeleid. Denkbaar is echter wel dat in foerageergebieden sneller schade ontstaat als gevolg van frequent herhaalde begrazing van dezelfde percelen, nog versterkt doordat de ganzen hier in principe met rust werden gelaten. In het overige gebied werden de in lagere dichtheden aanwezige ganzen in principe ook nog vaker verjaagd, waardoor de begrazing wellicht meer werd gespreid over een groter aantal, maar minder vaak bezochte percelen. Over effecten van de frequentie van begrazing op het ontstaan van schade is echter nog weinig bekend.

Overigens is het opmerkelijk dat in de gecontracteerde foerageergebieden ook schade werd uitgekeerd, omdat agrariërs hier ook al een vaste vergoeding ontvingen voor het opvangen van overwinterende ganzen op hun land. Dit heeft geleid tot dubbele kosten voor de ganzenopvang onder het Beleidskader Faunabeheer (van Bommel & van der Have 2010).

4.4. Conclusies

- De waarde van de geregistreerde landbouwschade toegeschreven aan overwinterende Kolganzen in Nederland schommelde in recente jaren tussen 2.5 en 4 miljoen euro. Meer dan de helft hiervan werd geregistreerd in Friesland, en vier provincies (Friesland, Gelderland, Noord-Holland en Overijssel) namen samen 85% van het landelijke totaal voor hun rekening. 93% van de schade werd vastgesteld op grasland.
- Variatie in ganzenaantallen tussen de zes winterseizoenen in de analyse had (op landelijke schaal of per provincie) nauwelijks voorspellende waarde voor de hoeveelheid schade, mede door de geringe grootte van deze aantalsvariatie.
- Kijkend naar de variatie tussen provincies was er echter een duidelijke relatie tussen schade en ganzenaantallen, zowel aantallen in afzonderlijke maanden als gemiddeld over het winterseizoen. Deze werd sterk bepaald door Friesland en Gelderland, waar verreweg de grootste aantallen Kolganzen overwinteren. Het verband is samen te vatten als: schade (€) = $0.0452 \times \text{aantal}^{1.4282}$, waarbij 'aantal' het gemiddelde aantal ganzen is, aanwezig in oktober-maart.
- Nog sterker samengevat bedroeg de schade per gemiddeld over de zes wintermaanden aanwezige gans € 6,77. Dit bedrag verschilde echter sterk tussen provincies; de spreiding bedroeg een factor 10.
- In gecontracteerde 'ganzenfoerageergebieden' onder het Beleidskader Faunabeheer was de schade per gemiddeld aanwezige Kolgans 2.5 maal zo groot als in 'overig landbouwgebied'.

5. Reproductie

Hans Schekkerman & Kees Koffijberg, Sovon Vogelonderzoek Nederland

5.1. Inleiding

In dit hoofdstuk worden gegevens gepresenteerd over de reproductie van Kolganzen, een van de belangrijke parameters in het populatiemodel. De basisgegevens hiervoor bestaan uit percentages jonge vogels in ganzengroepen en de groottes van families met jongen, vastgesteld door middel van 'leeftijdellingen' in de overwinteringsgebieden. In dit hoofdstuk wordt de invloed verkend van mogelijke ruisfactoren zoals locatie en *timing* van de waarnemingen, de ontwikkeling van het broedsucces in de tijd beschreven, en jaarvariatie in de reproductie in verband gebracht met de predatiedruk in de arctische broedgebieden en de populatiegrootte (dichtheidsafhankelijkheid).

Omdat jongenpercentages en familiegroottes pas worden vastgesteld na aankomst van de ganzen in het wintergebied, omvatten deze reproductiecijfers ook de overleving van de vliegvlugge jongen tot en met hun eerste najaarstrek. Variatie tussen jaren in de jongenpercentages weerspiegelt echter vooral variatie in de het aantal vliegvlug geworden jongen. Daarnaast sluit deze definitie van de reproductie goed aan bij de in hoofdstuk 6 uit ringgegevens berekende overleving van de jonge vogels; die omvat *niet* de eerste najaarstrek omdat verreweg de meeste de vogels ook pas worden geringd na aankomst in het wintergebied, in Nederland en omliggende landen. Hierdoor ontstaan bij het combineren van reproductie en overleving in het populatiemodel geen problemen.

Net als bij de meeste ganzensoorten blijven kolganzenfamilies tijdens de najaarstrek en gedurende een groot deel van de winter bijeen. Jonge Kolganzen zijn in het veld tot het einde van de winter gemakkelijk te onderscheiden van adulte. Hierdoor spelen fouten in de leeftijdbepaling geen rol van betekenis. Paren zonder jongen en families met jongen vertonen echter wel enige verschillen in de timing van de najaarstrek en de verspreiding in de winter, die invloed kunnen hebben op de in het veld gemeten leeftijdverhoudingen.

Het reproductiesucces van verschillende vogelsoorten die broeden in de Russische Arctis vertoont grote jaarlijkse schommelingen die samenhangen met variatie in de talrijkheid van lemmingen (Summers 1986, Blomqvist *et al.* 2002, Nolet *et al.* 2013.). Deze variatie verloopt in de Russische toendra's vaak (maar niet altijd en overal) synchroon over uitgestrekte gebieden, en volgens een ongeveer drie-

jarig cyclisch patroon. In lemmingpiekjaren kunnen predators zoals Poolvossen, jagers (roofmeeuwen) en Sneeuwuilen zich tegoed doen aan lemmingen, en hebben dan weinig belangstelling voor eieren en jongen van ganzen, eenden en steltlopers. Deze kunnen dan vaak heel succesvol broeden, al kunnen ongunstige weers-omstandigheden daar nog een stokje voor steken (Schekkerman *et al.* 1998). In jaren na een *crash* van de lemmingpopulatie ervaren de aangegroeide predatorpopulaties voedsel-gebrek en kan de predatie op eieren en jonge vogels zeer intens zijn (Underhill *et al.* 1993). Kolganzen zijn grote vogels maar niet altijd in staat om grotere predators zoals Poolvossen bij hun nest te weren. Ze zijn daardoor potentieel gevoelig voor dit 'lemmingeffect'. Daarnaast is denkbaar dat met de sterke groei van de kolganzenpopulatie in de afgelopen decennia zogenaamde 'dichtheidsafhankelijkheid' een rol is gaan spelen in de reproductie. Hiermee wordt het veel voorkomende verschijnsel bedoeld dat bij hoge dichtheden aan dieren een toenemende concurrentie ontstaat om hulpbronnen (zoals voedsel of veilige nestgelegenheid), die een negatief effect heeft op het gemiddelde reproductiesucces in de populatie. Dit kan uiteindelijk leiden tot stabilisatie van de aantallen. Bij (Kol)ganzen valt in dit verband te denken aan zaken die spelen in het broedgebied zelf, zoals concurrentie om veilige (poolvosvrije) broedplaatsen zoals eilanden, of om broedplaatsen nabij rijke voedselgebieden, en aan uitputting van die voedselgebieden door (over)begrazing. Een andere mogelijkheid is dat ganzenvrouwtjes bij toenemende voedselconcurrentie op winter- en voorjaarspleisterplaatsen later of met een kleinere voorraad nutriënten arriveren in het broedgebied, en daardoor minder eieren produceren of de lange broedperiode niet goed kunnen volbrengen (hoofdstuk 6; Ebbinge 1989, Ebbinge *et al.* 1999).

5.2. Materiaal en methoden

5.2.1. Waarnemingen aan jongenpercentages en familiegroottes

Jonge Kolganzen zijn in het najaar en in de winter eenvoudig te onderscheiden van volwassen vogels, aan de zwarte 'nagel' aan de snavelpunt, het (groten-deels) ontbreken van zwarte bandering op borst en buik, een veel kleinere of geheel ontbrekende witte bles op het voorhoofd, en afgeronde in plaats van vrij recht afgesneden veren op de bovenzijde (figuur 5.1). De twee eerstgenoemde kenmerken zijn tot in



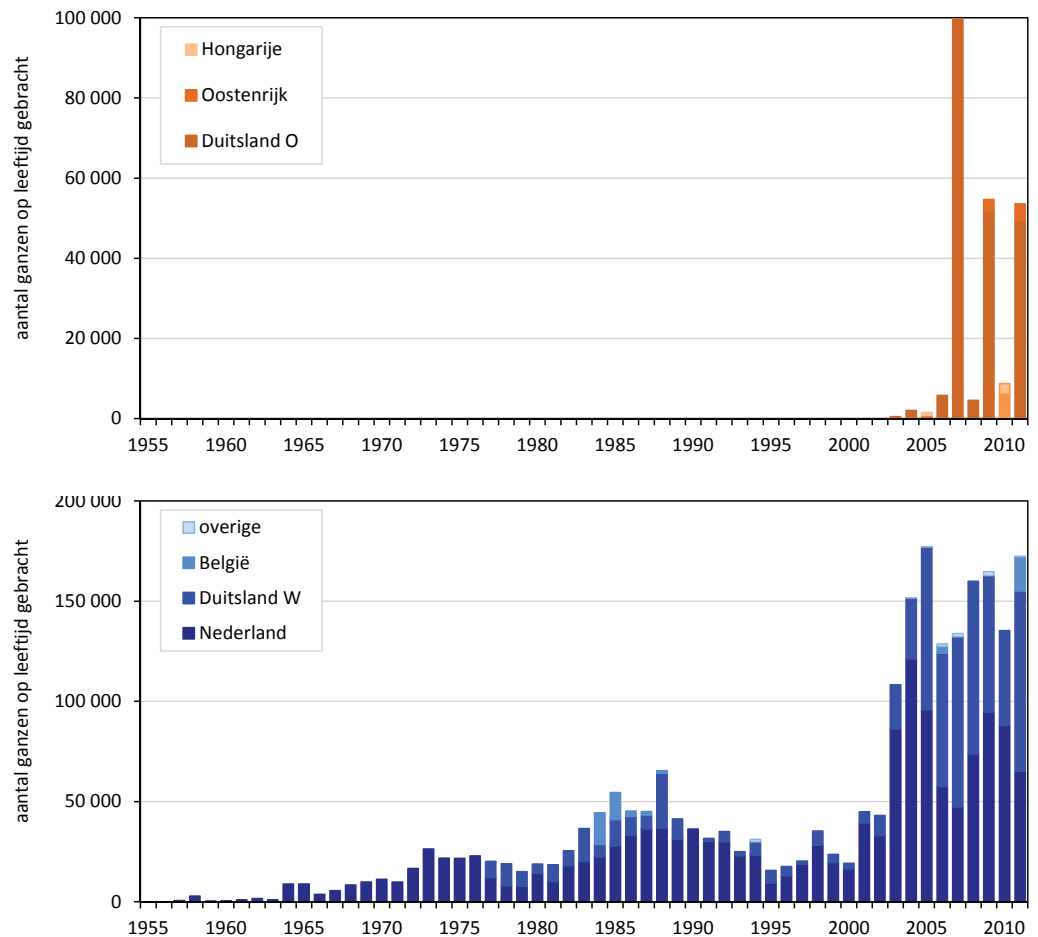
Figuur 5.1. Paartje Kolganzen met één jong (midden). De foto is gemaakt in de tweede helft van februari, bij de jonge vogel is al een beginnende witte kol zichtbaar en beginnen de flanken naar adult kleed te ruien. Foto: Kees Koffijberg.

maart-april betrouwbaar, de overige tot december (Koffijberg 2006). Op grond van de combinatie van kenmerken is herkenning van jonge Kolganzen in de overwinteringsgebieden zonder problemen mogelijk. Leeftijdstellingen bij Kolganzen zijn in de Noordzeeflyway gestart in de jaren vijftig, en sinds 1957 is jaarlijks een steekproef beschikbaar. De tellingen werden aanvankelijk uitgevoerd door individuele ganzenonderzoekers (J. Philippson, J. van Impe), later door een groep van toegewijde en ervaren vrijwilligers, die doorgaans ook gebiedstellingen en/of ringaflezingen verrichten. Coördinatie en gegevensinzameling lagen bij het *International Waterfowl Research Bureau* (IWRB) en vervolgens bij de *Goose Specialist Group* (GSG) van *Wetlands International*. Sinds 2002 is de coördinatie en gegevensinzameling in handen van K. Koffijberg (Sovon Vogelonderzoek Nederland), namens de GSG. Leeftijdstellingen worden vooral verricht in de eerste maanden na aankomst van de Kolganzen in het najaar, met name oktober-december. Groepen ganzen die zich voldoende goed laten bekijken (korte afstand, gunstige lichtval, vegetatie niet te hoog etc.) worden daarbij systematisch afgekeken met een goede kijker of telescoop, en per individu wordt vastgesteld of het een eerstejaars of oudere vogel is. De scores worden vastgelegd op papier, tikteller of dictafon. Groepen worden zo veel mogelijk compleet gescand; als dat niet mogelijk is wordt getracht een steekproef te verdelen over alle delen van de groep. Dit is van belang omdat ganzenfamilies met jongen zich vaak ophouden in de randen van -groepen (o.a.

Ebbing 1976, van Impe 1990). Naast het aantal jonge en volwassen vogels in de scan wordt doorgaans ook de totale groepsgrootte genoteerd, en sinds 2002 ook het habitat (gewastype).

Het vaststellen van familiegroottes wordt gedaan door voor alle waargenomen jonge vogels na te gaan welke andere jongen in de groep tot hetzelfde gezin behoren. Vogels uit één gezin foerageren gewoonlijk dicht bijeen, begeleid door oplettende ouders die andere ganzen op enige afstand houden. Bij actief foeragerende groepen is doorgaans een korte observatietijd (10-30 sec) voldoende om het beeld duidelijk te krijgen. In zeer dichte groepen, of groepen waar een groot deel van de vogels rust, worden geen familiegroottes bepaald.

De steekproefgrootte van de jongenpercentages was aanvankelijk beperkt tot honderden of enkele duizenden op leeftijd gebrachte vogels per winterseizoen, maar ligt sinds 1970 boven 10.000 en sinds 2003 boven 100.000 vogels per seizoen in de Noordzeeflyway (>10% van de flywaypopulatie, figuur 5.2). Verreweg de langste reeks en de grootste steekproeven komen uit Nederland; pas sinds 1977, respectievelijk 1984 worden ook leeftijdstellingen uitgevoerd in West-Duitsland en België. In andere landen zijn de steekproeven veel kleiner en onregelmatiger verdeeld, maar zijn ook de aantallen overwinterende Kolganzen veel kleiner. Tot en met 1990 zijn de gegevens alleen beschikbaar als totalen over het winterseizoen voor heel Nederland (t/m 1963) of



afzonderlijk voor oostelijk Zeeuws-Vlaanderen (waar de grootste steekproeven werden verzameld; van Impe 1996) en overig Nederland. Vanaf 1991 zijn de gegevens opgeslagen per groep/locatie en per datum. Gegevens over familiégroottes zijn nog sterker beperkt tot Nederland dan jongenpercentages. Tot de eeuwwisseling zijn alleen gemiddelde waarden beschikbaar, zonder steekproefgrootte en variatiemaat; voor de jaren daarna zijn de complete verdelingen bekend. Sinds 2003 schommelde het aantal gescoorde families in de Noordzeeflyway tussen 2700 en 6300 per jaar (gemiddeld 3600), voor het overgrote deel overwinterend in Nederland en het Duitse Nederrijngebied.

In de Pannonische (Midden-Europese) wintergebieden worden pas sinds 2003 op grotere schaal jongenpercentages geregistreerd, voornamelijk in het zuiden van voormalig Oost-Duitsland (Brandenburg, Sachsen en Thüringen), en onregelmatiger in Oostenrijk en Hongarije (figuur 5.2). Waarnemingen aan familiégroottes zijn hier nog steeds niet gangbaar, met een totale steekproefgrootte van slechts 471 families, sinds 2006. Merk op dat leeftijdstellingen uit het zuiden van voormalig Oost-Duitsland hier zijn toegerekend aan de Pannonische flyway, terwijl bij de analyses van overleving en dispersie (hoofdstuk 6) zulke vogels zijn toebedeeld aan de

Noordzeeflyway. Ring- en zendergegevens laten zien dat ganzen die deze gebieden aandoen geregeld doorvliegen naar het Noordzeegebied, maar anderszits blijkt uit de verschillende patronen in variatie in broedsucces (zie paragraaf 5.3) dat de twee hier onderscheiden groepen in het broedseizoen verschillende omstandigheden meemaken. Daarnaast zouden bij een beperking tot Oostenrijk en Hongarije over het broedsucces in de Pannonische flyway nog aanzienlijk minder gegevens voorhanden zijn dan nu al het geval is.

5.2.2. Berekening van reproductiematen

Jongenpercentage

Ganzenfamilies met jongen verschillen enigszins van paren zonder jongen in gedragsaspecten zoals de *timing* van de najaarstrekkende en de keuze van overwinteringsgebied, foerageerhabitat en groepsgrootte. Daarom is eerst verkend in welke mate deze factoren de verzamelde broedsuccesgegevens beïnvloeden. Hiertoe zijn de jongenpercentages geanalyseerd met een Gegeneraliseerd Lineair Model (GLM) met binomiale kansverdeling en een logit linkfunctie. De responsvariabele was het aantal eerstejaars vogels en het binomiale totaal het totale aantal op leeftijd gescoorde vogels. Als onafhankelijke variabelen zijn beschouwd:

- jaar (broedseizoen)

- maand (voor de jaren waaruit alleen seizoenstotalen beschikbaar zijn is een aparte maandklasse ‘onbekend’ gedefinieerd)
- land (alleen Noordzeeflyway: Zweden, Duitsland, Nederland, België, Frankrijk, Engeland)
- groepsgrootte (logaritme)
- habitat/voedseltype (acht klassen inclusief ‘water’ en ‘onbekend’)

Op basis van deze verkenning zijn de gegevens gecorrigeerd voor variatie tussen landen, maanden en habitattypen. De jaarpredicties van het GLM voor grasland in Nederland in november zijn gebruikt als de jaarlijkse fractie eerstejaars vogels in de Noordzeeflyway. Deze cijfers verschillen overigens slechts marginaal van de ruwe seizoensgemiddelde jongenpercentages (paragraaf 5.3.1). Het veel schaarsere materiaal voor de Pannonische populatie liet een dergelijke analyse niet toe; daarom zijn voor deze populatie de jaarlijkse jongenaandelen berekend als gemiddelden over alle afzonderlijke tellingen.

Aantal jongen per adult

In het populatiemodel wordt als reproductieparameter het gemiddelde aantal (vrouwelijke) jongen per (vrouwelijke) volwassen vogel gebruikt, en niet het in het veld gemeten aandeel eerstejaars vogels in de populatie. Kolganzen beginnen naar wordt aangenomen pas met broeden wanneer ze twee jaar oud zijn, zodat de populatie aan het einde van het broedseizoen bestaat uit drie groepen vogels: de net vliegvlug geworden juveniele, één jaar oude vogels die nog niet hebben gebroed, en ‘volwassen’ vogels vanaf twee jaar oud, die al of niet hebben gebroed. De grootte van het segment eenjarige niet-broedvogels kan worden berekend door het aantal juveniele vogels uit het voorafgaande najaar te vermenigvuldigen met hun overlevingskans tot het huidige jaar. Het aantal jongen per adult (R_t , reproductie in jaar t) is dan te berekenen als het aantal juveniele vogels, gedeeld door de totale populatiegrootte minus het aantal juveniele en eenjarige vogels:

$$R_t = \frac{P_{j_t} \times N_t}{N_t - (P_{j_t} - N_t) - (P_{j_{t-1}} \times N_{t-1} \times S_{j_{t-1}})}$$

Hierin is N het totale aantal vogels in de populatie (uit de midwintertellingen, zie hoofdstuk 3), P_j het aandeel juvenielen daarin, S_j de overlevingskans van juveniele gedurende hun eerste levensjaar (hoofdstuk 6), en geeft t het tijdstip weer (in jaren).

Familiegrootte

De invloed van mogelijke ruisfactoren op waargenomen familiegroottes is verkend op dezelfde wijze als bij de jongenpercentages, maar met een lineaire regressieanalyse (lineair model), met als responsvari-

abele de gemiddelde grootte van de per ganzengroep waargenomen families. Op basis van deze analyse zijn jaarlijkse gemiddelde familiegroottes in de Noordzeeflyway voor Nederland en de maand oktober bepaald. Ook dit bracht slechts geringe verschillen teweeg ten opzichte van de ruwe gemiddelden (paragraaf 5.3.1).

Door het jongenpercentage en de gemiddelde familiegrootte te combineren kan ook het aandeel van de volwassen vogels (of paren) in de populatie worden berekend dat succesvol heeft gebroed (d.w.z. minimaal één jong heeft meegebracht naar het overwinteringsgebied; B_t):

$$B_t = \frac{R_t}{F_t}$$

met R_t het gemiddelde aantal jongen per adult, en F_t het gemiddelde aantal jongen per familie.

5.2.3. Omstandigheden in de broedgebieden

Om de relatie te onderzoeken tussen broedsucces van Kolganzen en de talrijkheid van lemmingen zijn gegevens over het laatste ontleend aan Kokorev & Kuksov (2002), Blomqvist *et al.* (2002), en voor de recentere jaren aan de *Arctic Birds Breeding Conditions Survey* (www.arcticbirds.net). Deze bronnen geven de jaarlijkse talrijkheid van lemmingen op bepaalde locaties weer in een beperkt aantal klassen. Deze opgaven zijn omgezet in een classificatie tussen 0 en 2 (0 ‘vrijwel afwezig’, 1 ‘vrij schaars’, 2 ‘zeer talrijk’), en vervolgens in een jaarlijkse index voor de verwachte predatiedruk op legsels en eieren van toendravigels:

$$\text{predatie-index} = (A_{t-1} - A_t + 2)/2,$$

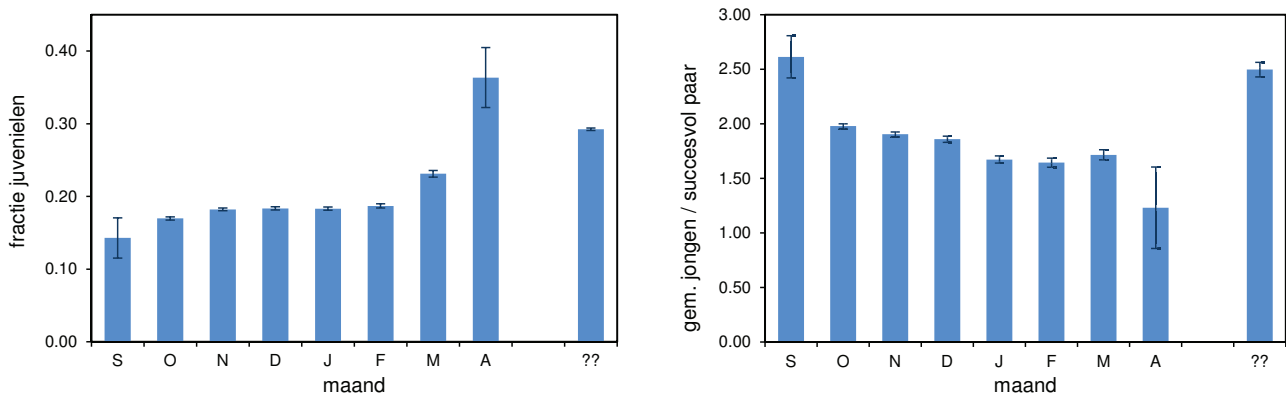
met A_t de lemmingindex (0-2) in jaar t .

Deze predatie-index varieert ook tussen 0 en 2 en is hoog na een sterke afname van de lemmingindex, laag na een toename en middelmatig bij een gelijkblijvende lemmingindex. Jaarlijkse predatie-indexen zijn berekend voor verschillende regio's in het broedareaal van Kolganzen, waarbij de beschikbaarheid van informatie het belangrijkste indelingscriterium vormde: Yamal en westwaarts daarvan, West-Taimyr, Centraal-Taimyr, Oost-Taimyr en Yakutië. Door te middelen zijn ook predatie-indexen over grotere regio's (bv. Yamal+W-Taimyr, of ‘alle gebieden’) berekend.

5.3. Resultaten en discussie

5.3.1. Bronnen van meetvariatie in jongenaandeel en familiegrootte

Het aandeel juveniele (eerstejaars) vogels onder Kolganzen in het Noordzeegebied neemt toe van



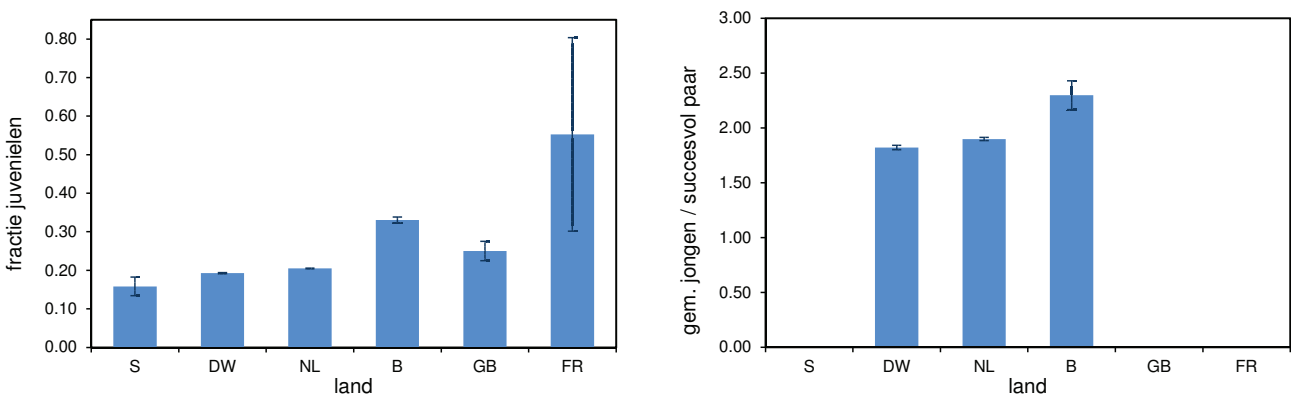
Figuur 5.3. Aandeel juveniele Kolganzen (links) en gemiddelde aantal jongen per familie (rechts) per maand in het winterseizoen. De getoonde gemiddelden zijn gecorrigeerd voor effecten van jaar en land. De kolom '??' heeft betrekking op de periode 1957-1990 waarvoor alleen seizoenstotalen beschikbaar zijn en de maand van waarneming dus onbekend is.

september tot november, blijft vervolgens stabiel tot februari om daarna verder te stijgen (figuur 5.3). De voornaamste oorzaak van dit patroon is een verschil in trekfenologie tussen families met jongen en ganzen zonder jongen. De tweede groep volbrengt de najaarstrek gemiddeld wat sneller en arriveert vroeger in de overwinteringsgebieden dan de eerste. Figuur 5.3 suggereert dat vanaf november het trekgedrag van families zich nauwelijks meer onderscheidt van dat van de overige vogels. De verdere toename van het jongenaandeel na februari wordt veroorzaakt doordat families met jongen later wegtrekken uit het wintergebied, en/of doordat de eerstejaars vogels, die nog niet gaan broeden, achterblijven en later beginnen met de voorjaarsstrek.

In tegenstelling tot het aandeel juveniele vogels in de populatie, dat gedurende vier maanden min of meer constant is, vertoont het gemiddelde aantal jongen per familie een vrij gestage afname over het winterseizoen (figuur 5.3 rechter paneel, tabel 5.2). Twee mogelijke oorzaken hiervoor zijn het uiteenvallen van een deel van de families en sterfte van jonge

vogels gedurende de winter. Tegen de eerste mogelijkheid pleit dat de gemiddelde familie grootte al vanaf het najaar afneemt, terwijl voor zover bekend Kolganzenfamilies pas in de tweede helft van de winter uiteen gaan vallen (Kruckenberg 2005). Als de afname wordt veroorzaakt door sterfte impliceert dit een sterfte van 13.3% van de jonge vogels over de vier maanden oktober t/m februari (overleving 86.7%). Dat komt tamelijk goed overeen met overlevingsschattingen op grond van ringgegevens (hoofdstuk 6). Dat de afname wel zichtbaar is in de gemiddelde familie grootte maar niet in het jongenpercentage is verklaarbaar: uit de overlevingsanalyses op basis van ringgegevens bleek dat de sterfte onder jonge vogels vergelijkbaar is met die onder oudere en dan blijft het aandeel jongen constant.

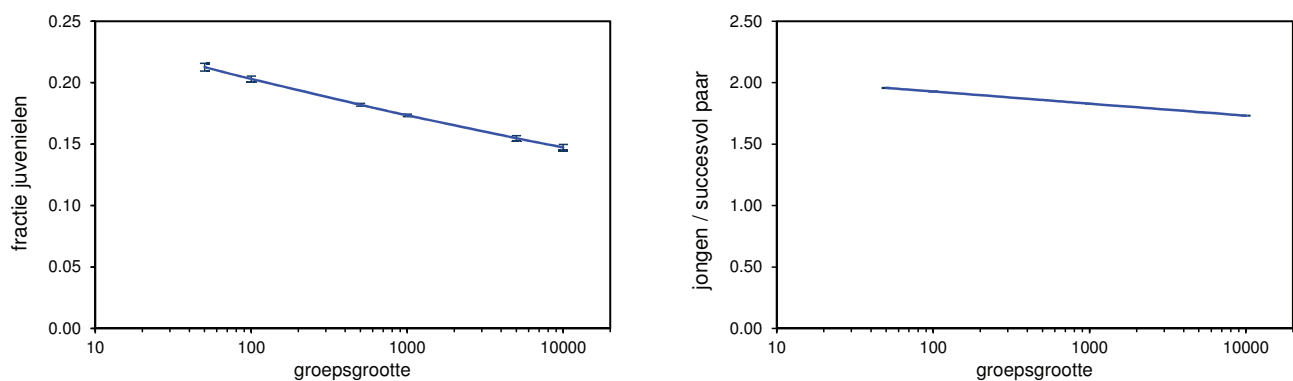
Zowel de jongenpercentages als de familie groottes zijn in België gemiddeld wat groter dan in Nederland en Duitsland. Voor de jongenpercentages lijkt dit onderdeel te zijn van een patroon van toename van noord naar zuid(west) in het winterareaal van deze



Figuur 5.4. Aandeel juveniele Kolganzen (links) en gemiddelde aantal jongen per familie (rechts) in verschillende landen in de Noordzeeflyway, gerangschikt van NO naar ZW. De getoonde gemiddelden zijn gecorrigeerd voor effecten van jaar en maand. S Zweden, DW West-Duitsland, NL Nederland, B België, GB Groot-Brittannië. FR Frankrijk.

Tabel 5.1. Resultaten van analyse (GLM) van het aandeel juvenielen in groepen Kolganzen in samenhang met mogelijke 'ruisfactoren', die één voor één aan het model werden toegevoegd.

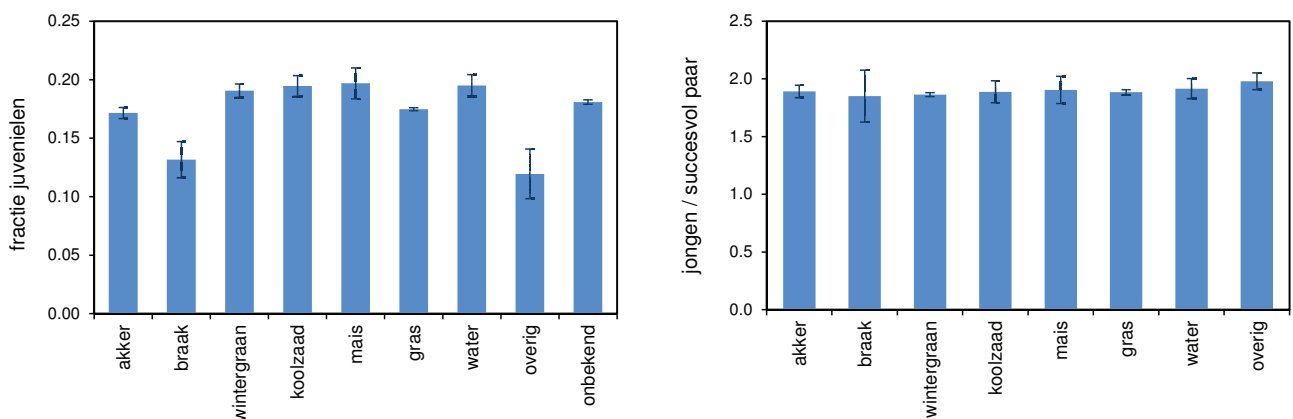
variabele	d.f.	deviance	mean deviance	deviance ratio	P
jaar	20	31250.9	1562.55	174.16	<.001
maand	5	614.9	122.98	13.71	<.001
land	4	367.2	91.81	10.23	<.001
maand.land	6	218.0	36.33	4.05	<.001
habitat/gewastype	8	332.0	41.50	4.63	<.001
log(groepsgrootte)	1	1295.6	1295.64	144.41	<.001
habitat.groepsgrootte	8	209.6	26.20	2.92	0.003
residueel	4141	37153.6	8.97		
totaal	4193	71441.8	17.04		



Figuur 5.5. Aandeel juveniele Kolganzen (links) en gemiddelde aantal jongen per familie (rechts) in relatie tot de grootte van de geobserveerde groepen. De getoonde verbanden zijn gecorrigeerd voor effecten van jaar, land en maand.

populatie (figuur 5.4, tabel 5.1). Over familiegroottes zijn geen gegevens voorhanden uit andere landen. Het lijkt er op dat kolganzenfamilies met (meer) jongen gemiddeld wat verder naar het zuidwesten trekken dan vogels zonder jongen, en onder iets mildere klimaatomstandigheden overwinteren. Eerstejaars Kolganzen worden meer aangetrof-

fen in kleinere ganzengroepen dan in grote: bij een toename van de groepsgrootte van 100 naar 1000 ganzen daalt het gemiddelde jongenaandeel met 15% (figuur 5.5). Wellicht zijn families in grotere (dichte) groepen meer tijd kwijt aan sociale interacties, en proberen zij dit te vermijden. Om dezelfde reden foerageren families doorgaans ook aan de randen



Figuur 5.6. Aandeel juveniele Kolganzen (links) en gemiddelde aantal jongen per familie (rechts) in relatie tot het habitat/gewastype waar de geobserveerde groepen verbleven. De getoonde gemiddelden zijn gecorrigeerd voor effecten van jaar, land en maand.

Tabel 5.2. Resultaten analyse (lineaire regressie) van gemiddelde familiegroottes bij Kolganzen in samenhang met mogelijke 'ruisfactoren', die één voor één aan het model werden toegevoegd.

variabele	d.f.	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
jaar	11	82.9	7.54	53.33	<.001
maand	4	12.5	3.13	22.13	<.001
land	2	0.9	0.47	3.34	0.036
maand.land	6	2.8	0.47	3.36	0.003
habitat/gewasttype	7	0.3	0.04	0.28	0.963
log(groepsgrootte)	1	2.0	1.97	13.95	<.001
habitat.groepsgrootte	7	0.4	0.06	0.42	0.888
residueel	1064	150.3	0.14		
totaal	1102	252.2	0.23		

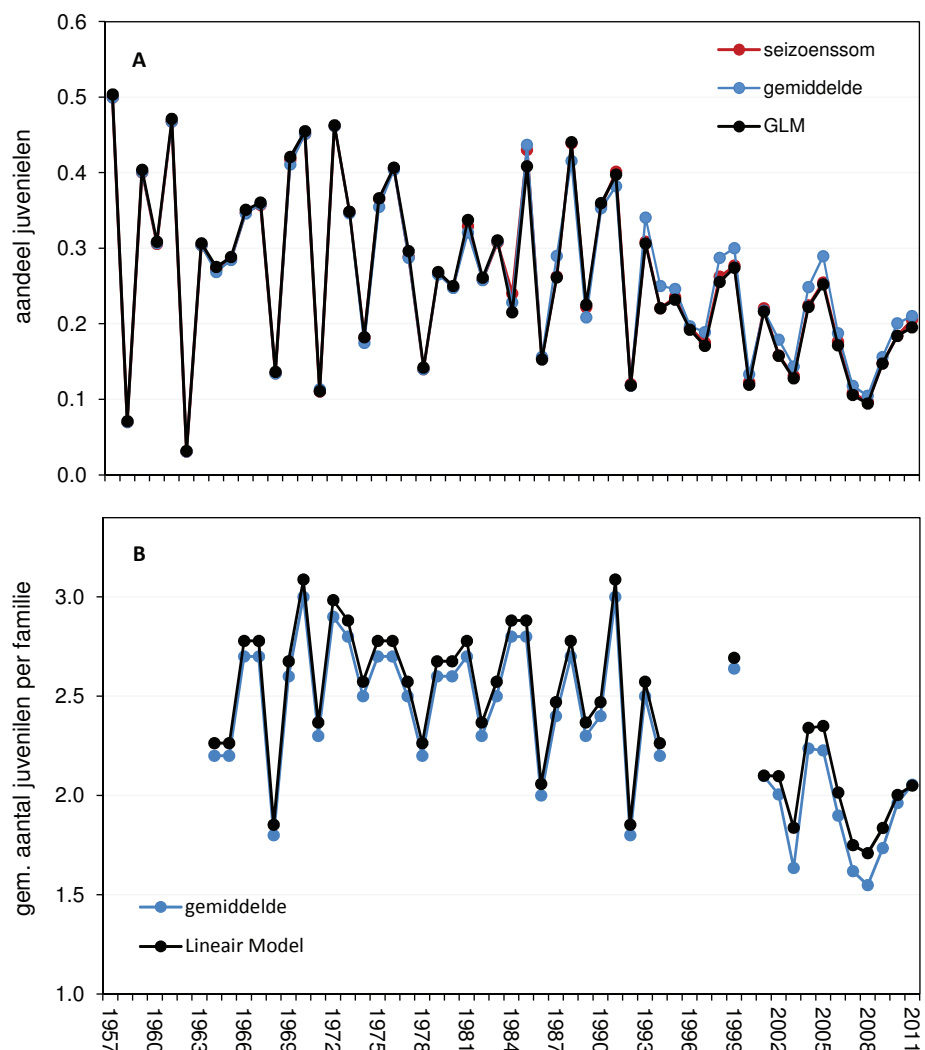
van de groepen, en veel minder vaak middenin. De gemiddelde grootte van de groepen waarin leeftijdsratio's werden bepaald is over 1991-2011 afgenomen van ongeveer 1100 naar 700 vogels, wat een toename van het gemeten jongenaandeel met ca. 1 procentpunt tweegebracht zal hebben. Bij de gemiddelde familiegrootte is een vergelijkbare, maar minder sterke afname met groepsgrootte zichtbaar.

Het aandeel juvenielen in groepen Kolganzen verschilt ook tussen habitats/gewasttypen (figuur 5.6, tabel 5.1). Het meest afwijkend zijn de kleine jongenaandelen in door Kolganzen niet vaak gebruikte terreintypen 'braak' en 'overig'. Wellicht prefereren families meer dan ganzen zonder jongen de traditionele foerageerhabitats met een betrouwbaarder voedselaanbod. Het relatief grote aandeel jongen in percelen met maïs, koolzaad en wintergraan zou

Figuur 5.7. Effect van correctie voor ruisfactoren op het jongenaandeel en de gemiddelde familiegrootte in de Noordzeeflyway.

A: Aandeel juveniele Kolganzen per jaar berekend als (1) het totale aantal per jaar geïdentificeerde jongen gedeeld door de totale steekproefgrootte ('seizoenssom'), (2) het gemiddelde van alle in het betreffende jaar bekeken groepen ('gemiddelde'), en (3) jaarpredicties gecorrigeerd voor effecten van land, maand en habitattype ('GLM').

B: Gemiddelde familiegroottes berekend als (1) het gemiddelde van alle gemiddelden per groep in het betreffende jaar ('gemiddelde'), of (2) jaarpredicties gecorrigeerd voor effecten van land, maand en habitattype ('Lineair Model').



kunnen wijzen op een voorkeur voor families voor energierijke voedsel-bronnen. Een voorkeur van families voor maïs is ook bij Kleine Rietganzen gevonden (Cottaar 2009). De invloed van de verschillen tussen gewastypen op het gemeten jongenpercentage wordt echter beperkt doordat 55% tot 91% (inclusief 36% op 'onbekend') van alle leeftijdbepalingen is verricht op grasland. Het gemiddelde aantal jongen per familie werd door habitat/ gewastype niet merkbaar beïnvloed (figuur 5.6, tabel 5.2).

Op basis van deze resultaten zijn gecorrigeerde (gestandaardiseerde) jongenaandelen berekend als de jaarvoorspellingen van het GLM, voor land=Nederland, maand=november en habitat=grasland. Hoewel het effect van groeps grootte ook significant is, is hiervoor niet gecorrigeerd omdat gegevens over de grootte van waargenomen groepen ontbraken uit de jaren vóór 1991. Daarnaast is waarschijnlijk dat het jongenaandeel vooral samenhangt met de relatieve groeps grootte in plaats van met de absolute. Families houden zich bij voorkeur op in kleinere groepen, maar bij de kleinere aantallen ganzen uit het verleden kan de absolute grootte van die groepen anders zijn geweest dan bij de huidige aantallen, en daarmee ook de relatie tussen groeps grootte en jongenaandeel. De gemiddelde familie groottes zijn op basis van het lineaire model gestandaardiseerd tot waarden voor Nederland in oktober, en dus gecorrigeerd voor jongensterfte over de wintermaanden.

Ondanks alle verschillen tussen landen, maanden, en habitats heeft de standaardisatie voor zowel het jongenaandeel als de familie grootte maar weinig invloed op de reproductie-waarden (figuur 5.7). Dit komt ten dele doordat een aanzienlijk deel van alle waarnemingen is verzameld in hetzelfde land (Nederland, 65%), maand (november, 25%) en habitattype (grasland, ca. 75%), maar vooral doordat de variatie in jongenaandeel tussen jaren veel groter is dan de variatie veroorzaakt door de ruisfactoren (tabellen 5.1 en 5.2). Dit betekent ook dat de vergelijkbaarheid van de jongenpercentages tussen de Noordzeeflyway en de Pannonische flyway niet in gevaar komt door het feit dat voor de laatste geen correctiefactoren konden worden bepaald, en niet gestandaardiseerde gegevens zijn gebruikt.

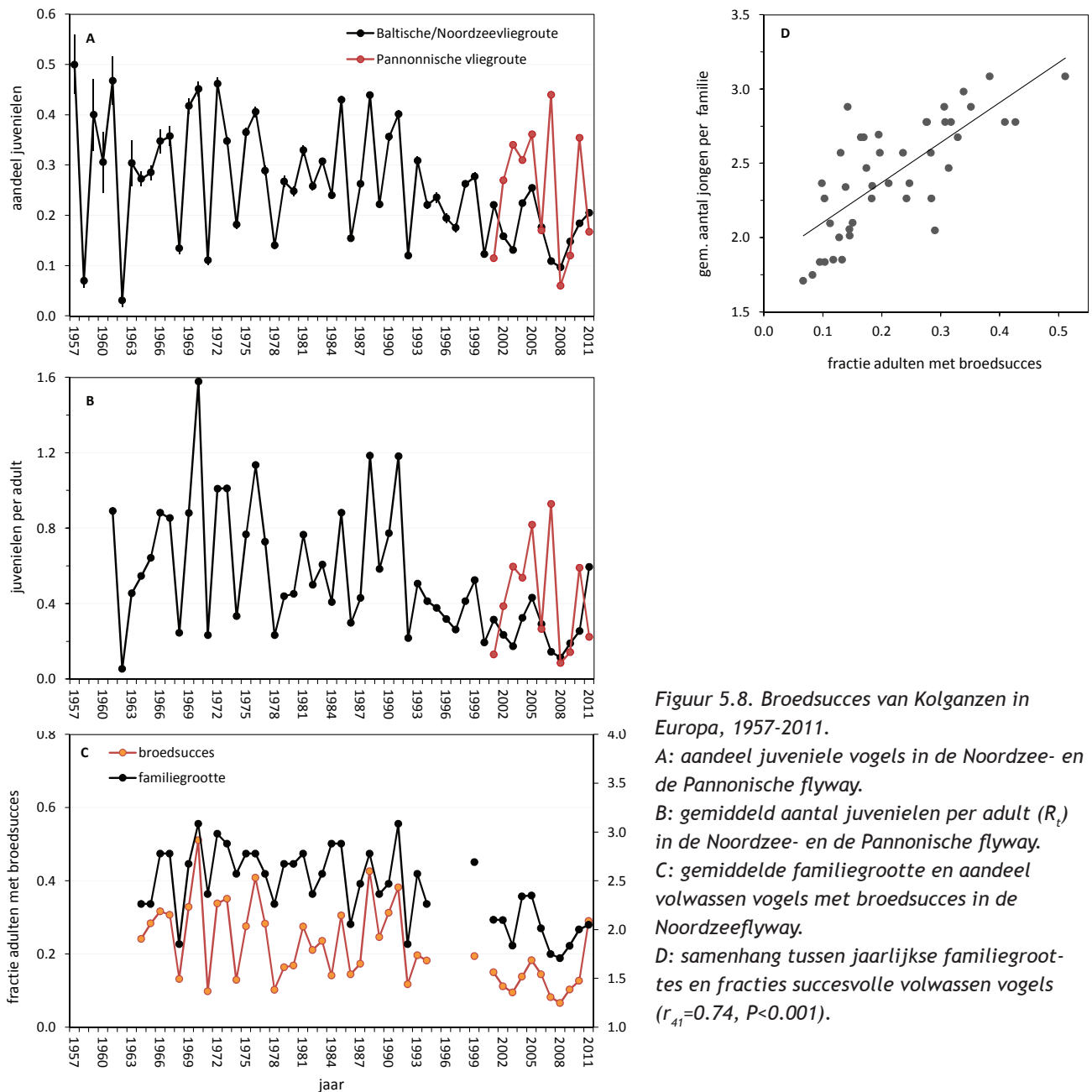
5.3.2. Historische ontwikkeling van jongenpercentage en familie grootte

Zeer opvallend in de broedsuccesgegevens van Kolganzen in de Noordzeeflyway is de grote variatie tussen jaren (figuur 5.8a). Het aandeel juveniele vogels in de populatie varieerde van 10-15% in slechte jaren tot 35-50% in de beste jaren uit de reeks. Een tweede opvallend aspect is dat het gemiddelde broedsucces in de laatste twee decennia duidelijk

is afgenomen. Tussen 1957 en 1992 vertoonde het gemiddelde jongenaandeel geen systematische verandering, maar vanaf 1991 is er een significante daling gaande (tabel 5.3). Deze komt vooral tot stand doordat 'topjaren', met meer dan 35% jongen, niet langer voor-komen, maar daarnaast kwam ook het jongenaandeel in 'middelmattige' jaren lager te liggen, op 15-20% in plaats van 25-35%. Het niveau van de 'daljaren' is niet duidelijk veranderd, en ligt nog steeds rond 10-15%. Kolganzen kennen dus geen jaren waarin de reproductie (vrijwel) compleet mislukt, zoals wel het geval is bij de Rotgans (Nolet *et al.* 2013). Vermoedelijk is dat een gevolg van het uitgestrektere broedareaal van de Kolgans, met een grotere variatie aan omstandigheden die kennelijk altijd wel ergens succesvol broeden mogelijk maakt.

Het verloop in het aantal jongen geproduceerd per volwassen vogel is vergelijkbaar met dat van het jongenpercentage, maar toont vóór 1992 een duidelijker tweedeling in goede en slechte jaren (figuur 5.8b). Dit komt doordat na een slecht jaar gewoonlijk meerdere (vaak twee) betere jaren volgden, en het aantal jongen per adult gecorrigeerd is voor het contingent éénjarige niet-broedvogels aanwezig in de tweede en latere jaren van zulke reekses. Dan blijkt in diverse jaren met 'middelmattige' jongenpercentages het aantal jongen per adult toch hoog uit te vallen. Dit aantal vertoonde in de 20 jaar na 1991 geen significant dalende trend, maar het gemiddelde bedroeg minder dan de helft van dat in de periode daarvoor (tabel 5.3; GLM: $F_{1,49}=20.0$, $P<0.001$) en lag ongeveer op het niveau van de slechte jaren van de periode ervoor.

Vergelijkbare patronen zijn ook zichtbaar in de twee componenten van het broedsucces, de fractie succesvolle adulten B_t en de gemiddelde familie grootte F_t (figuur 5.8c, tabel 5.3). Over de hele tijdreeks bezien vertonen B_t en F_t ook een duidelijke samenhang; in jaren waarin veel volwassen vogels succesvol broeden was ook het gemiddelde aantal jongen per familie groter (figuur 3.8d, $r_{41}=0.74$, $P<0.001$). Kennelijk zijn in slechte broedjaren niet alleen het aandeel vrouwtjes dat een broedpoging onderneemt kleiner of de verliezen van complete legfels (die vooral B_t beïnvloeden) groter, maar ook de legselgrootte, de uitkomstkans van individuele eieren of de overleving van kuikens kleiner (die tot uitdrukking komen in F_t). De jaarvariatie in het aandeel succesvolle adulten was echter groter (CV=48%) dan die in de familie grootte (CV=16%), zodat de eerste meer invloed heeft op de variatie in het totale reproductiesucces. Ook de daling tussen de perioden vóór en na 1991 was groter bij het aandeel succesvolle adulten (43%) dan bij de familie grootte (19%). De trend over de laatste 20 jaar is echter alleen voor de familie grootte



Figuur 5.8. Broedsucces van Kolganzen in Europa, 1957-2011.

A: aandeel juveniele vogels in de Noordzee- en de Pannonische flyway.

B: gemiddeld aantal juvenielen per adult (R_t) in de Noordzee- en de Pannonische flyway.

C: gemiddelde familie grootte en aandeel volwassen vogels met broedsucces in de Noordzeeflyway.

D: samenhang tussen jaarlijkse familie groottes en fracties succesvolle volwassen vogels ($r_{41}=0.74$, $P<0.001$).

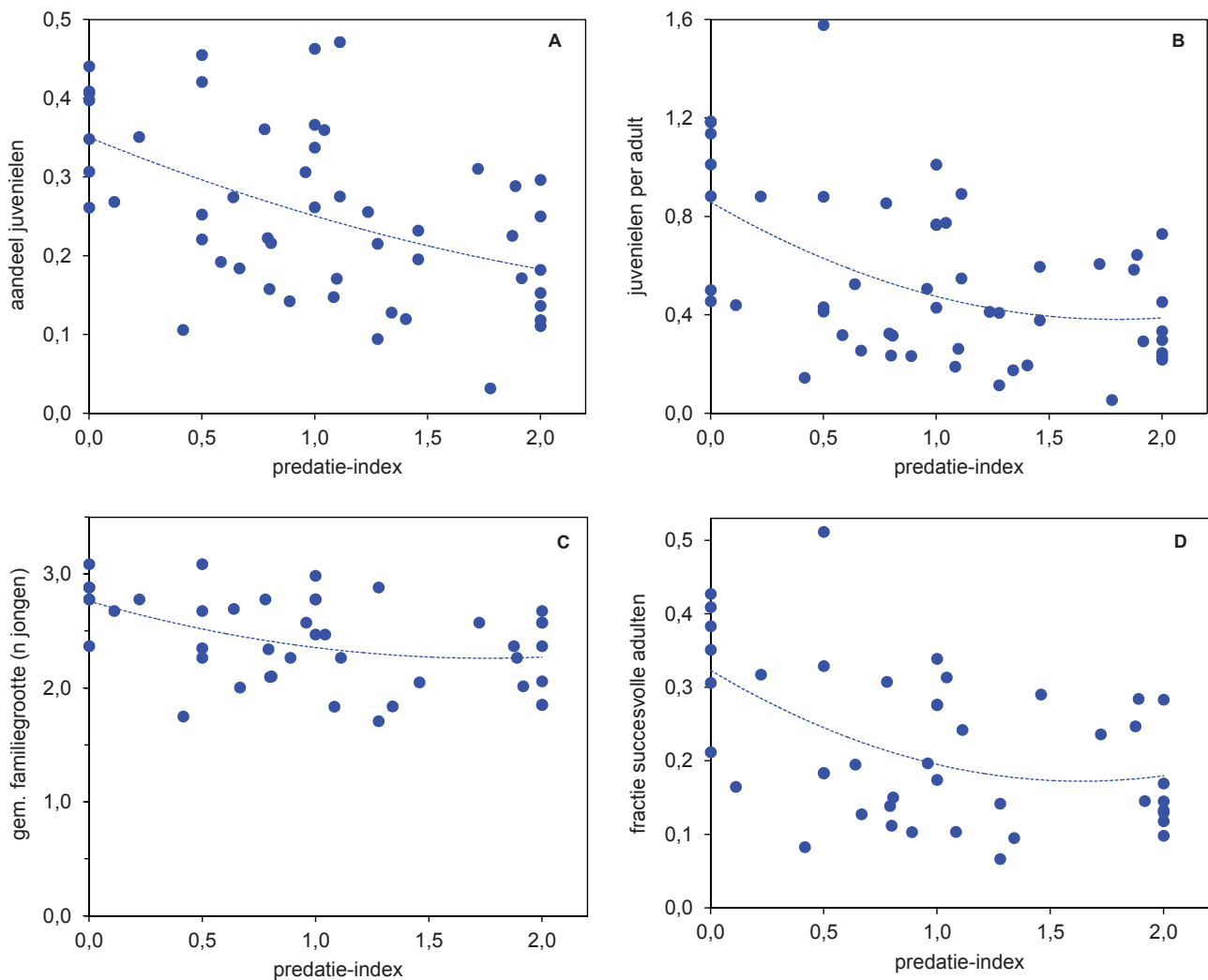
afnemend (tabel 5.3).

Uit de Pannonische flyway zijn veel minder reproductiegegevens beschikbaar dan voor de Noordzeeflyway, en deze betreffen vrijwel alleen jongenper-

centages. Twee aspecten vallen op. In de eerste plaats verlopen jaarfluctuaties in het jongenaandeel in de twee populaties niet erg parallel (figuur 4.8a, correlatie $r_9=0.10$, $P=0.77$, n.s.). Daarnaast leek het gemiddelde jongenaandeel in de Pannonische

Tabel 5.3. Gemiddelde (met standaarddeviatie) en trend (verandering per jaar) in broedsucces van Kolganzen in de Noordzeeflyway in twee perioden, vóór en na het begin van de jaren '90.

broedsuccesparameter	1957-1992						1991-2011					
	gem.	SD	trend	F	df	P	gem.	SD	trend	F	df	P
aandeel juvenielen	0.30	0.12	-0.004	0.19	34	0.66	0.19	0.06	-0.036	6.20	19	0.02
juvenielen per adult	0.66	0.35	0.000	0.00	30	0.99	0.31	0.13	-0.016	4.60	19	0.06
aantal jongen per familie	2.58	0.33	-0.002	0.06	27	0.81	2.10	0.29	-0.034	7.79	14	0.01
fractie succesvolle adulten	0.26	0.11	-0.008	0.03	27	0.87	0.15	0.06	-0.034	2.81	14	0.12



Figuur 5.9. Samenhang tussen jaarlijkse broedsuccesparameters van Kolganzen in de Noordzeeflyway en de predatie-index in het broedgebied (gemiddeld over alle regio's), 1961-2011.

flyway wat hoger te liggen (0.25 ± 0.12) dan in de Noordzeeflyway (0.17 ± 0.05), hoewel het verschil niet significant was ($t_{13} = 1.87$, $P = 0.084$).

5.3.3. Relatie met lemmingcycli

Bezien over de hele periode met gegevens over lemmingen (1961-2011) tonen alle vier de broedsuccesparameters voor de Noordzeeflyway een significante samenhang met de predatie-index in het broedareaal (figuur 5.9, tabel 5.4). In jaren met een hoge predatie-index (afnemende en lage lemmingstand) is het broedsucces gering. Dit effect is sterker bij het aandeel adulte Kolganzen met broedsucces dan bij het aantal jongen per familie. De verbanden zijn niet rechtlijnig maar vlakken af bij hogere predatiedrukken (figuur 5.9, tabel 5.5). De variatie in broedresultaten bij een gegeven predatie-index is echter groot, wat aangeeft dat ook andere factoren aanzienlijke invloed hebben op het broedsucces. Te denken valt aan variatie in weersomstandigheden en voedselaanbod op de toendra, of in de voorraad opgeslagen nutriënten waarmee de vogels in het

broedgebied arriveerden (Ebbinge 1989, Sheaffer & Malecki 1996, Skinner *et al.* 1998).

De correlaties tussen de reproductie van Noordzeekolganzen en de predatie-index waren voor alle onderscheiden regio's van vergelijkbare grootte, tot aan Yakutië toe, de meest oostelijke regio waaruit Kolganzen worden geacht naar het westen weg te trekken (tabel 5.4).

Voor de laatste 11 jaren uit de reeks, waarvoor ook uit de Pannonische flyway broedsucces-gegevens beschikbaar zijn, is het beeld heel anders. Het reproductiesucces van ganzen in de Noordzeeflyway vertoonde in deze periode helemaal geen samenhang meer met de predatie-index in welke regio dan ook (tabel 5.4). De reproductie van ganzen in de Pannonische flyway daarentegen vertoonde deze relatie nog wel, het sterkst met predatie-indexen in de oostelijkste delen van het broedareaal (Oost-Taimyr en Yakutië). De correlatie tussen het reproductiesucces van de Noordzeekolganzen en de predatie-index in het broedgebied is verloren gegaan sinds het begin

Tabel 5.4. Correlaties tussen broedsuccesparameters van Kolganzen en predatie-indexen gebaseerd op veranderingen in talrijkheid van lemmingen in het gehele broedareaal en in delen daarvan (gerangschikt van west naar oost). Significante correlaties ($P < 0.05$) zijn vet weergegeven.

populatie en periode	broedsucces- parameter	correlaties met predatie-index in					
		hele areaal	Yamal en W.	West- Taimyr	geheel Taimyr	Oost- Taimyr	Yakutië
Noordzeeflyway 1961-2011	aandeel juvenielen	-0.49	-0.49	-0.48	-0.50	-0.48	-0.44
	jongen per adult	-0.45	-0.45	-0.44	-0.45	-0.44	-0.42
	gem. familie grootte	-0.42	-0.42	-0.40	-0.41	-0.42	-0.41
	fractie succesvolle adulten	-0.43	-0.44	-0.42	-0.43	-0.43	-0.42
Noordzeeflyway 2001-2011	aandeel juvenielen	-0.21	-0.18	-0.29	-0.22	-0.19	-0.19
	jongen per adult	0.12	0.14	0.06	0.11	0.15	0.09
	gem. familie grootte	-0.25	-0.24	-0.27	-0.26	-0.23	-0.22
	fractie succesvolle adulten	0.20	0.23	0.14	0.20	0.23	0.17
Pannonische flyw. 2001-2011	aandeel juvenielen	-0.63	-0.58	-0.53	-0.59	-0.61	-0.72
	jongen per adult	-0.66	-0.60	-0.57	-0.61	-0.62	-0.76

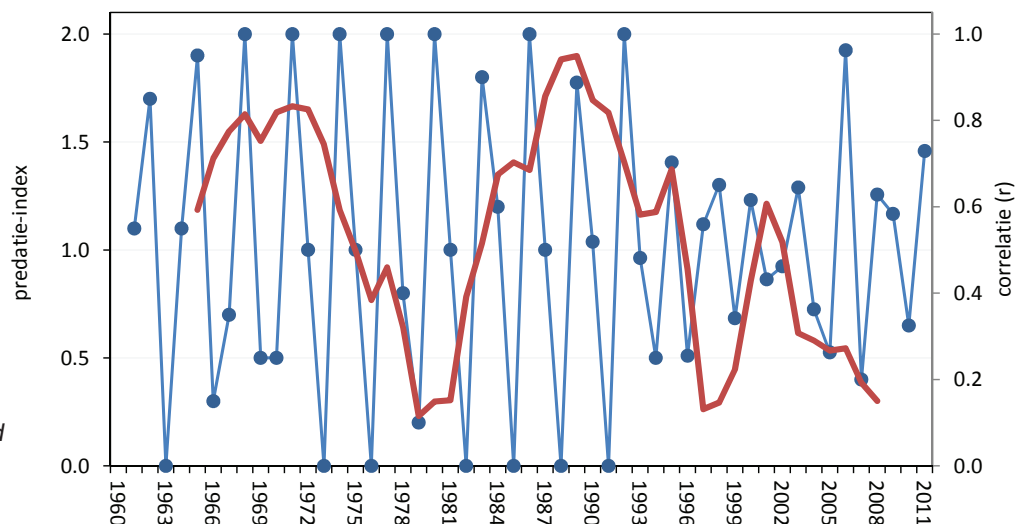
van de jaren negentig, hoewel er ook rond 1980 een periode is geweest waarin deze correlatie zwak was (figuur 5.10). Rond hetzelfde tijdstip is de variatie tussen jaren in de predatie-index afgenomen: zowel jaren met een zeer hoge (>1.5) als met een zeer lage (<0.5) index komen sinds 1992 nauwelijks meer voor (figuur 5.10). Deze 'homogenisatie' heeft in alle onderscheiden regio's plaatsgevonden, en is dus niet een gevolg van een afgenomen synchroniteit van de lemmingcycli tussen regio's. Wel was de afname sterker in de meest westelijke regio (Yamal en westwaarts) dan in de meest oostelijke (Yakutië) (Ims *et al.* 2008).

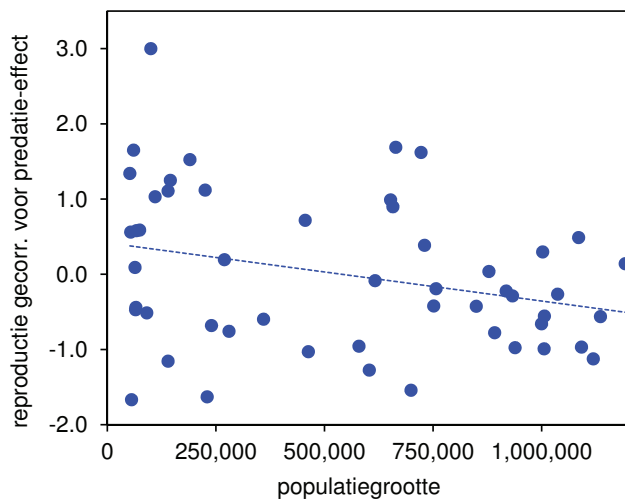
Hierin ligt vermoedelijk een verklaring voor het verschil tussen de twee populaties in het verband tussen broedsucces en lemmingstand in recente jaren. Hoewel er overlap is, wijzen o.a. terugmeldingen van geringde vogels er op dat Kolganzen van de Pannonische flyway gemiddeld verder oostwaarts

broeden, waar de fluctuaties in lemmingstand en predatiedruk nog het grootst zijn. Vogels die overwinteren in de Noordzeeflyway broeden voor een groter deel in westelijke regio's waar deze variatie sterker is afgenomen. Bovendien zijn met de groei van deze populatie de aantallen vogels in de westelijke delen van het broedareaal sterk toegenomen. Op het eiland Kolguyev bijvoorbeeld broeden tegenwoordig zeer grote aantallen Kolganzen, maar komen geen lemmingen voor, waardoor ook de grote fluctuaties in predatiedruk uitblijven. Kolganzen kunnen hier dus niet profiteren van jaren met zeer weinig predatie die 'topjaren' qua reproductie toelaten.

Mede door het niet-lineaire verband tussen reproductie en de predatie-index kan het uitblijven van dergelijke reproductieve topjaren een belangrijke (mede)oorzaak zijn van de afname van het reproductiesucces in de afgelopen decennia, net als het geval is bij de Rotgans (Nolet *et al.* 2013).

Figuur 5.10. Verloop van de predatie-index (gemiddeld over alle regio's) in het broedgebied van Kolganzen (blauwe symbolen), en van de sterkte van de correlatie tussen het reproductiesucces (aantal jongen per adult) en de predatie-index (rode lijn), 1961-2011. Correlaties zijn berekend voor schuivende perioden van negen jaar.





Figuur 5.11. Verband tussen reproductiesucces (aantal jongen per adult) van Kolganzen in de Noordzeeflyway, gecorrigeerd voor het effect van predatie-index (residuen), en de grootte van de populatie.

5.3.4. Relatie met populatiegrootte

Het is denkbaar dat met de sterke toename van de aantallen Kolganzen in de afgelopen decennia dichtheidsafhankelijkheid een rol is gaan spelen in de reproductie. Dichtheidsafhankelijke effecten zijn op te sporen door het verband te onderzoeken tussen (componenten van) het reproductiesucces en de populatiegrootte, maar bij een gestaag door groeiende populatie zoals die van de Kolgans bestaat het gevaar dat een afname van de reproductie over tijd onder invloed van andere factoren wordt aangezien voor een dichtheidseffect. De afgenomen variatie in predatiedruk in de broedgebieden zou zo'n factor kunnen zijn.

Ook nadat is gecorrigeerd voor het effect van de predatie-index vertonen alle drie de broedsuccesparameters van de Noordzeeflyway echter een negatief verband met de grootte van de populatie (tabel 5.5, figuur 5.11). Dit pleit voor een dichtheidsafhankelijk effect, maar een nog sterkere aanwijzing daarvoor zou zijn geweest als de verbanden niet rechtlijnig zouden zijn maar de afname van het reproductiesucces sterker bij de grootste aantallen, en dat is niet het geval. Gegeven de geschatte sterkte van het effect van populatiegrootte kan dit ruim de helft verklaren van de afname in het gemiddelde reproductiesucces tussen de perioden vóór en na 1992.

Tabel 5.5. Analyse van het verband tussen broedsucces van Kolganzen in de Noord-zeeflyway, de predatie-index in het broedgebied en de grootte van de populatie. De verklarende variabelen werden één voor één aan het model toegevoegd. Door het toevoegen van een kwadratische term bleek dat de relaties tussen reproductiesucces en de lemming-index niet lineair zijn (kwadratische termen significant), maar die tussen reproductie en populatiegrootte lineair. Analyses voor R en F met een lineair model, voor B met binomiaal GLM.

cumulatieve variantieanalyse	R jongen per adult			B aandeel adulten met j.			F familie grootte		
	s.s.	F _{1,47}	P	dev.	F _{1,38}	P	s.s.	F _{1,38}	P
predatie-index	0.017	0.19	0.668	0.048	0.88	0.353	0.074	0.74	0.394
predatie-index ²	0.853	9.64	0.003	0.343	6.32	0.016	1.448	14.66	<.001
populatiegrootte	0.493	5.57	0.023	0.279	5.15	0.029	0.825	8.35	0.006
populatiegrootte ²	0.003	0.03	0.859	0.002	0.04	0.845	0.093	0.94	0.338
residueel	4.143			2.059			3.752		
totaal	5.506			2.730			6.192		
parameterschattingen	par.	SE		par.	SE		par.	SE	
intercept	0.795	0.108		2.871	0.117		-0.91	0.2	
predatie-index	-0.414	0.236		-0.642	0.272		-0.53	0.477	
predatie-index ²	0.206	0.107		0.273	0.124		0.295	0.218	
populatiegrootte	-2.8E-07	1.18E-07		-4E-07	1.38E-07		-5.8E-07	2.5E-07	

5.4. Conclusies

- Hoewel tijdstip (maand) en plaats (land, habitat/gewas, en groepsgrootte) van de waarnemingen hun invloed hebben op veldgegevens over jongenpercentages en familiegroottes, vormen deze een robuuste maat voor het reproductiesucces van Kolganzen.
- De reproductie van Kolganzen in de Noordzeeflyway kende tussen 1960 en begin jaren negentig grote verschillen tussen jaren, samenhangend met fluctuaties in predatiedruk als gevolg van de driejarige populatiecycli van lemmingen op de toendra.
- Sinds 1991 is het broedsucces in deze populatie sterk afgenomen, door het uitblijven van topjaren en een geleidelijke daling van het niveau in middelmatige jaren. Tegelijkertijd verdween ook de samenhang met de aanzienlijk kleiner geworden fluctuaties in de lemmingenstand.
- Het reproductiesucces van de Pannonische flyway (beschikbaar vanaf 2001) lag gemiddeld iets boven die van de Noordzeeflyway en vertoont bovendien nog wel een samenhang met de lemmingenstand, vooral in de oostelijker delen van het broedareaal.
- De afname van het broedsucces in de Noordzeeflyway is gedeeltelijk veroorzaakt door het wegvallen van piekjaren samenvallend met lemmingpieken in de regio's Yamal-Taimyr, en door een sterke uitbreiding in westelijker broedgebieden waar lemmingcycli onduidelijk of afwezig zijn.
- Bovenop dit 'lemmingeffect' echter vertoont het broedsucces ook een significante afname met toenemende populatiegrootte, die een indicatie vormt dat negatief dichtheidsafhankelijke effecten de populatiegroei aan het beperken zijn.

6. Overleving en dispersie

Caspar A. Hallmann¹, Hans Schekkerman³ & Eelke Jongejans¹

6.1. Inleiding

Voor het reconstrueren van de demografische parameters overleving en dispersie zijn ring en halsband(terug)meldingen geanalyseerd, zoals die sinds het einde van de jaren negentig in een samenwerkingsprogramma van het *Europäisches Blessgans Forschungsprogramm* en Alterra worden verzameld, met hulp van Nederlandse ganzenvangers (Ebbinge *et al.* 2010). Deze aflezingen worden vooral gedaan in de overwinteringsgebieden en (in mindere mate) in gebieden die tijdens de voorjaars- en najaarstrek door ganzen worden bezocht. Het aantal aflezingen in de broedgebieden is incidenteel van aard en sterk afhankelijk van onderzoeksexpedities in deze regio. De aflezingen worden voor het grootste deel door vrijwilligers uitgevoerd, die hun waarnemingen melden via het online portaal www.geese.org. Analyses zijn op drie ruimtelijke schalen uitgevoerd, namelijk: overleving en dispersie tussen de twee flyways (zie paragraaf 6.2 en 6.3), overleving en dispersie tussen regio's binnen de Noordzee flyway (paragraaf 6.4), en dispersie binnen Nederland (paragraaf 6.5). In dit hoofdstuk beschrijven we de verschillende gegevensbronnen die voor verschillende analyses gebruikt zijn. De overlevings- en dispersiekansen die hieruit worden geschat zijn niet alleen interessant voor het reconstrueren van welke demografische processen het meest hebben bijgedragen aan de toename in het aantal Kolganzen in Nederland over de afgelopen decennia (zie hoofdstuk 3), maar ook voor het parameteriseren van het metapopulatiemodel (hoofdstuk 9) dat wordt gebruikt om verschillende beheerscenario's door te rekenen.

6.2. Schattingen van overleving en dispersie tussen de flyways

6.2.1. Data en analyse

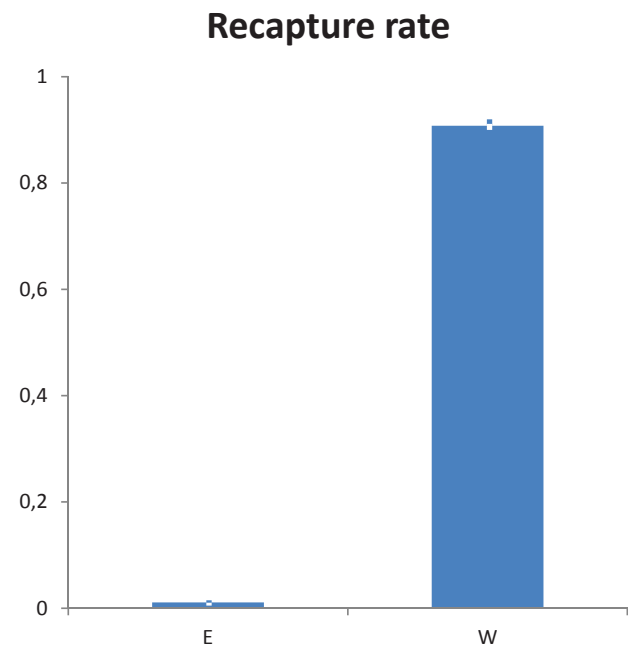
Voor de regiospecifieke overlevings- en dispersie-analyse zijn alleen de halsbandgegevens uit www.geese.org gebruikt. Het gaat hierbij om 31.719 waarnemingen van 9.180 individuele vogels uit de periode 1998-2010. Het betreft zowel in Nederland, Duitsland, Hongarije als elders (Taimyr, Kolgujev) geringde vogels. De uitgevoerde analyse is een zogenaamde *Multi-state mark-recapture analysis* (Lebreton *et al.* 1992, Brownie *et al.* 1993). In deze

eerste analyse zijn slechts twee *states* (toestanden) gebruikt: W (s.l.): alle gebieden van de westelijke flyway en E: alle gebieden van de oostelijkere flyways. De westelijke flyway komt overeen met de Noordzee flyway, de oostelijkere flyways omvatten niet alleen de Pannonische flyway, maar ook de flyways ten oosten daarvan (zie hoofdstuk 2).

Verder zijn alle waarnemingen uit dezelfde winters samengenomen (van november tot en met maart). Een meerdere malen waargenomen Kolgan is toegewezen aan die *flyway* (E of W) waar hij/zij het vaakst is gezien. Vervolgens zijn met behulp van het *multistate model* de jaarlijkse overlevingskansen, de waarneemkansen van vogels in de twee flyways, en de dispersiekansen tussen de flyways geschat. Parameter schattingen alsmede betrouwbaarheidsintervallen zijn verkregen door Monte-Carlo-Markov-Chain (MCMC) simulaties in het programma JAGS (Plummer 2003).

6.2.2. Resultaten en discussie

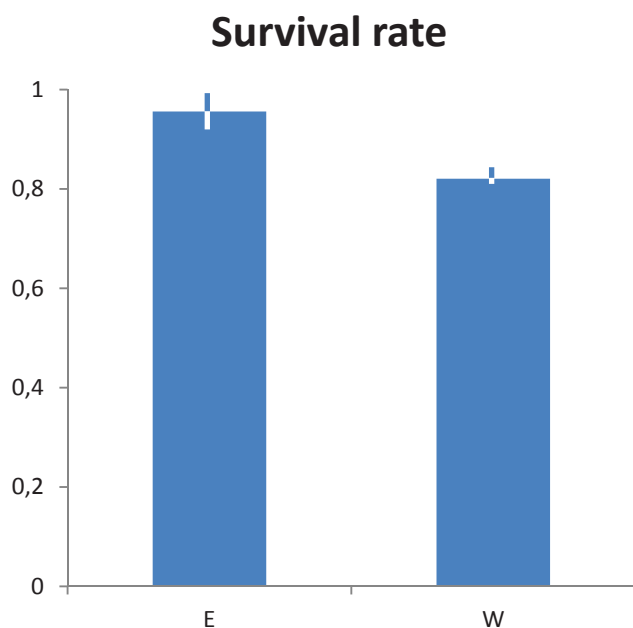
Van alle geschatte parameters zijn de betrouwbaarheidsintervallen relatief klein (onderstaande figuren tonen 95% betrouwbaarheidsintervallen), m.a.w. de schattingen zijn tamelijk nauwkeurig. De modelre-



Figuur 6.1. Geschatte gemiddelde waarneemkansen voor de oostelijke (E) en westelijke (W) flyways: respectievelijk 1,1% en 91%. Het betreft hier de kans dat een nog in leven zijnde Kolgan met halsband tenminste 1 keer gerapporteerd wordt van november tot en met maart.

¹ Radboud Universiteit, Nijmegen

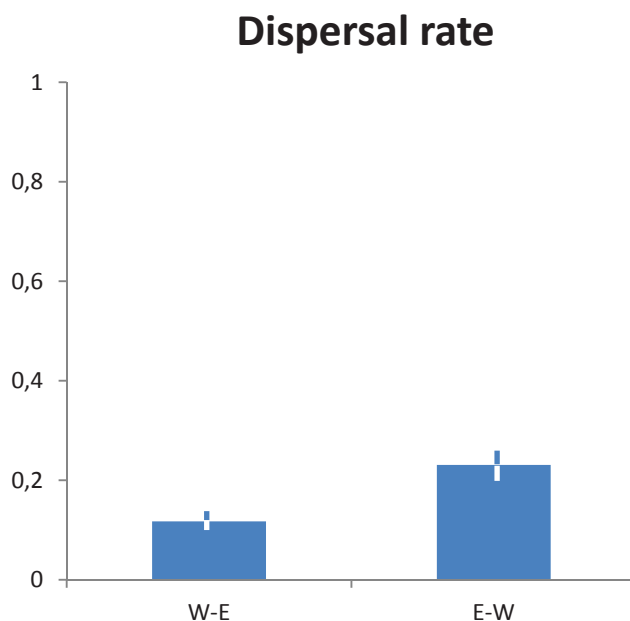
³ Sovon Vogelonderzoek Nederland



Figuur 6.2. Geschatte gemiddelde overlevingskansen van winter tot daaropvolgende winter: respectievelijk 96% in E en 82% in W.

sultaten laten zien dat de kansen dat Kolganzen met halsbanden worden waargenomen en gerapporteerd enorm verschillen tussen de flyways en veel hoger zijn in W dan in E (figuur 6.1). Dit weerspiegelt vooral het grote verschil in het aantal waarnemers dat, uitgerust met goede telescopen, groepen ganzen naar halsbanden afspeurt. Daarnaast zijn de omstandigheden (bijv. afstand tot de ganzen vanaf openbaar wegennet, schuwheid ganzen) in het westen doorgaans beter dan in het oosten, en zijn in het westen veel meer ganzen geringd, wat waarnemers een grotere kans geeft op het vinden van een ring en dus motiveert om ringen te zoeken. In de oostelijke flyways is de ringdichtheid veel lager en moeten vele duizenden ganzen worden gecontroleerd om een geringde vogel te vinden.

De jaarlijkse overlevingskans in het westen is een realistische 82.1%, maar die in het oosten is aan de hoge kant (95.6%) voor een soort die in een deel van de flyway wordt bejaagd (figuur 6.2). Deze hoge schatting wordt mede beïnvloed door de lage afleeskans. Eerdere analyses gaven geen aanwijzingen dat de overleving van eerstejaars Kolganzen (na aankomst in het wintergebied, waar de meeste vogels werden geringd), verschilde van de van oudere vogels. Er is dus ook gekozen om dit onderscheid niet te maken in het schatten van de parameters van dispersie, waarnemkansen en dispersiekansen.



Figuur 6.3. Geschatte gemiddelde dispersiekansen tussen de flyways: volgens het gefitte model wordt 12% van de vogels in het westen een winter later in het oosten gezien, en 23% van de vogels in het oosten een winter later in het westen.

Dispersie tussen de flyways, hier gedefinieerd als de kans dat een Kolganzen in het wintergebied van de ene flyway een winter later wordt gezien in de wintergebieden van de andere flyway is behoorlijk (12-23%, figuur 6.3). Bij het interpreteren van de hogere kans voor dispersie van oost naar west (23%) dan van west naar oost (12%) moet rekening gehouden worden met het feit dat de westelijke populatie groter is dan die in het oosten (zie hoofdstuk 3). Netto gaat het dus om vergelijkbare aantallen Kolganzen die van de ene naar de andere flyway verhuizen. Echter, de resultaten voor de oostelijke flyways en voor de uitwisseling tussen de de flyways moeten met een slag om de arm worden beschouwd. Bij een zo lage waarnemkans, en bij het relatief kleine waarnemingen in het oosten (en dus zeker ook weinig waarnemingen van Kolganzen die van flyway veranderden), moet bedacht worden dat individuele gevallen een relatief groot effect gehad kunnen hebben op deze schattingen. Van met satellietzenders uitgeruste vogels is bekend dat vogels uit de westelijke flyway, na het mislukken van hun broedsel in NW-Rusland, in de zomer ruilen op het Taimyr schiereiland in West-Siberië, en daar in aanraking komen met vogels uit de oostelijke flyways (hoofdstuk 2). De uitwisseling vindt dus mogelijk vooral via ruilplaatsen in de zomer plaats.

6.3. Jaarspecifieke schattingen van overleving en dispersie

6.3.1. Data en analyse

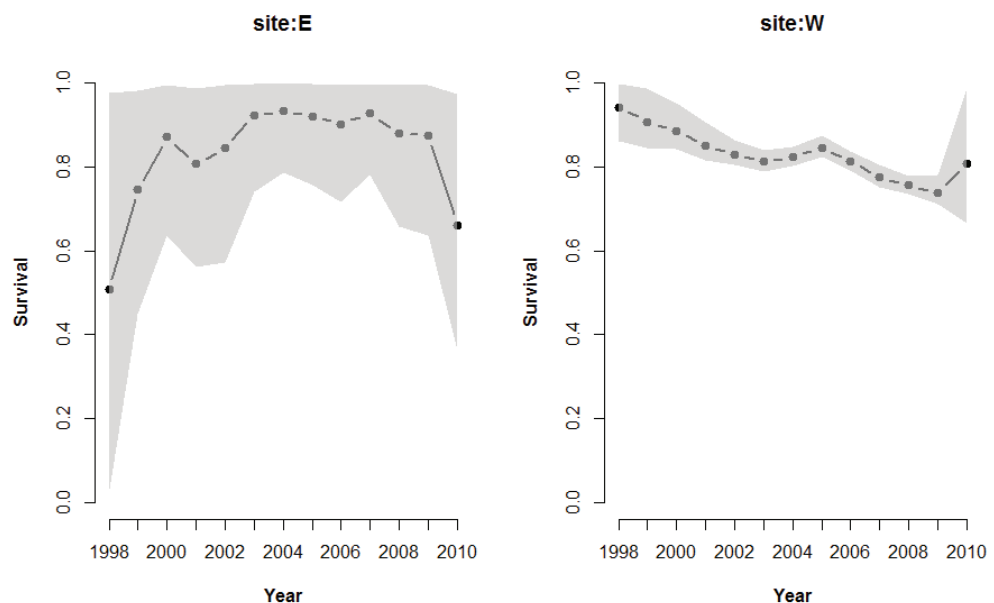
In een tweede analyse hebben we gekeken of de overleving en dispersieparameters veranderen door de tijd. Voor deze analyse hebben we dezelfde data en methodiek gebruikt als in paragraaf 6.2. Het enige verschil in de *multistate mark-recapture* analyse is dat alle parameters voor elk jaar (1998-2010) apart zijn geschat. Hiermee kunnen trends in de tijd worden beschouwd, die wellicht gedetailleerdere inzichten kunnen leveren dan de periode-gemiddelde.

6.3.2. Resultaten en discussie

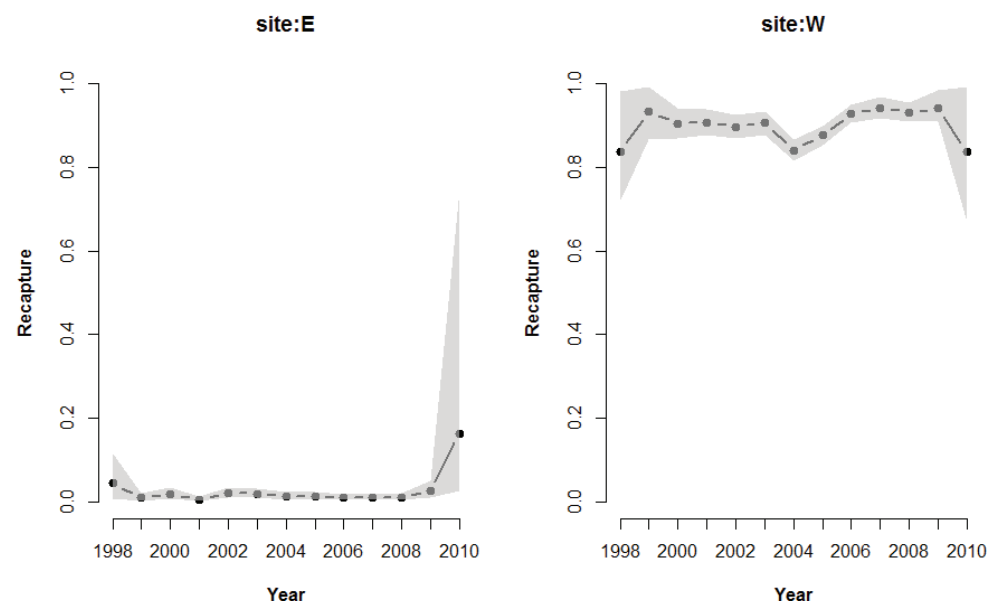
Ook voor deze resultaten geldt dat de 95% betrouwbaarheidsintervallen rond de geschatte waarden

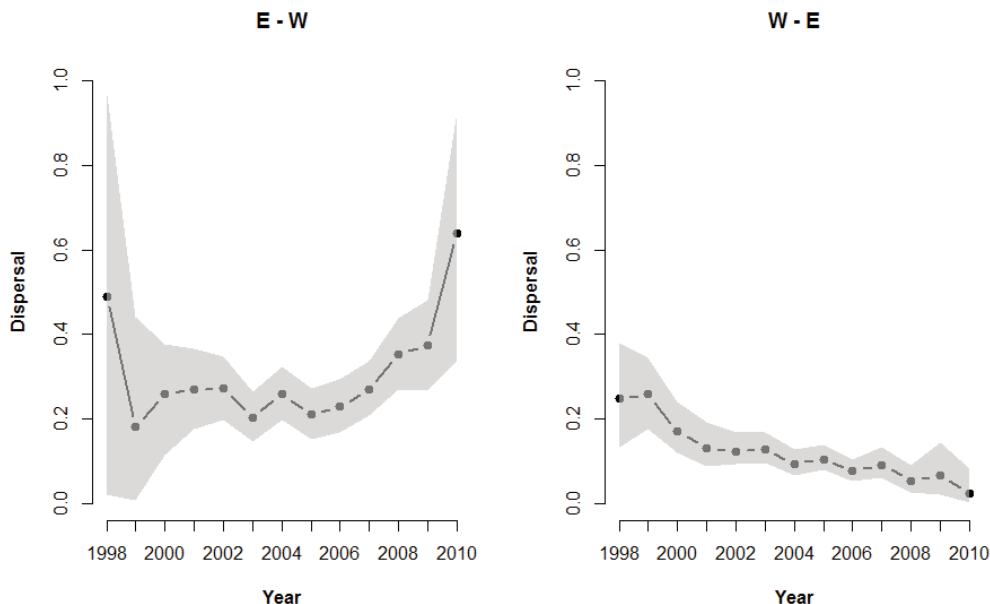
relatief klein zijn. Wel zijn ze voor de oostelijke flyways duidelijk groter dan voor de westelijke flyway (wederom effect van de geringe afleeskans). Bovendien zijn de schattingen voor het eerste en laatste jaar onnauwkeuriger, zoals gewoonlijk het geval is bij *mark-recapture* analyses. De schattingen van deze twee tijdstappen kunnen dus ook best genegeerd worden. De jaarlijkse overlevingskansen laten in deze analyse geen duidelijk verschil zien tussen de westelijke en oostelijke flyways (figuur 6.4). In het oosten is geen duidelijk patroon te zien over de onderzoeksperiode, terwijl in het westen de overlevingskans stelselmatig afneemt van 1998 tot 2009, met een kleine opleving in 2005. De waarneemkan-

Figuur 6.4. Geschatte overlevingskansen van winter tot daaropvolgende winter: per jaar voor westelijke flyway (W; rechts) en de oostelijke flyways (E; links). De grijze schaduw geeft de 95% betrouwbaarheidsinterval weer.



Figuur 6.5. Geschatte waarneemkansen voor de oostelijke en westelijke flyways. Het betreft hier de kans dat een Kolgans met halsband tenminste 1 keer gerapporteerd wordt van november tot en met maart. De grijze schaduw geeft de 95% betrouwbaarheidsinterval weer.





Figuur 6.6. Jaarspecifieke schattingen van dispersiekansen tussen de flyways (links: van oost naar west). De grijze schaduw geeft de 95% betrouwbaarheidsinterval weer.

sen vertonen nauwelijks tijdsafhankelijkheid en zijn wederom veel hoger in het westen (figuur 6.5).

De dispersiekansen laten daarentegen wel een duidelijk patroon over de jaren zien: met name de kans dat Kolganzen van de westelijke flyway een jaar later in de oostelijke flyways gezien worden halveert over de onderzoeksperiode (figuur 6.6). Andermaal moeten we er op wijzen dat door de lage waarnemingskans en het kleine aantal waarnemingen in het oosten de dispersieparameters voorzichtig geïnterpreteerd moeten worden. Ondanks die kanttekening kan toch worden nagedacht over wat die verminderde emigratie uit het westen kan betekenen. Aangezien de kolganzenpopulatie in het westen in die periode grofweg stabiel is gebleven (zie hoofdstuk 3), zou de verminderde emigratie een respons kunnen zijn op de verhoogde sterftekansen. In hoofdstuk 9 bekijken we in welke mate deze veranderingen van invloed zijn geweest op de populatieontwikkelingen.

6.4. Regiospecifieke overlevings- en dispersie-analyse

6.4.1. Data en analyse

Voor het beantwoorden van de vraag welke demografische processen het aantal Kolganzen in Nederland hebben beïnvloed, hebben we een derde *mark-recapture* analyse gedaan met daarin een verdere ruimtelijke en temporele onderverdeling van de westelijke flyway. Bij deze analyse gebruiken we dezelfde bron van data als voor paragraaf 6.2 en 6.3. Ook hier gaat het om een *Multi-state mark-recapture analysis* (Lebreton *et al.* 1992, Brownie *et al.* 1993). Bij het bepalen van de ruimtelijke en temporele structuur van de analyses is enerzijds

rekening gehouden met de vraagstellingen van het Faunafonds (scenario-analyses per provincie per wintermaand) en anderzijds met de verhouding tussen de beschikbare hoeveelheid gegevens en het aantal te schatten parameters per regio. Dat laatste is belangrijk omdat het willen schatten van meer parameters dan de beschikbare data toelaten leidt tot onnauwkeurige en onbetrouwbare schattingen. Hieruit vloeit de volgende modelstructuur voort:

- 5 tijdstappen binnen het jaar: nov->dec, dec->jan, jan->feb, feb->mrt, mrt->nov
- 5 regio's: B) België s.l., N) Nederland, D) West-Duitsland, W) Overige gebieden in de Westelijk flyway ten oosten en noorden van B, N en D, en E) voor alle oostelijke flyway gebieden. Hieronder volgt een indeling per land;
- Geen ruimtelijke onderverdeling binnen Nederland (maar zie paragraaf 6.5);
- Geen leeftijdsstructuur: uit eerdere analyses bleek dat als Kolganzen eenmaal een kwart jaar oud zijn (dus na de najaarstrek) er nauwelijks leeftijdsafhankelijkheid is in de jaarlijkse overleving;
- Geen jaar tot jaar-variatie in de geschatte parameters, omdat ook zonder deze variatie al 25 resightingparameters, 25 overlevingsparameters en 80 dispersieparameters moeten worden geschat.

De indeling van de vijf regio's is als volgt (per regio worden landen genoemd in aflopende volgorde van het aantal waarnemingen van geringde Kolganzen):

B: België, Groot-Brittannië, Frankrijk, Ierland, Spanje
 N: Nederland
 D: West-Duitsland (voornamelijk Nedersaksen, Noordrijn-Westfalen, Sleeswijk-Holstein)
 W: Oost-Duitsland, Rusland (ten noorden van 49°N

en ten westen van 60°E lengtegraad), Polen, Litouwen, Estland, Letland, Denemarken, Wit-Rusland, Zweden, Finland, Oekraïne (ten noorden van 48°N), Tsjechië (ten noorden van 49,5°N), Noorwegen

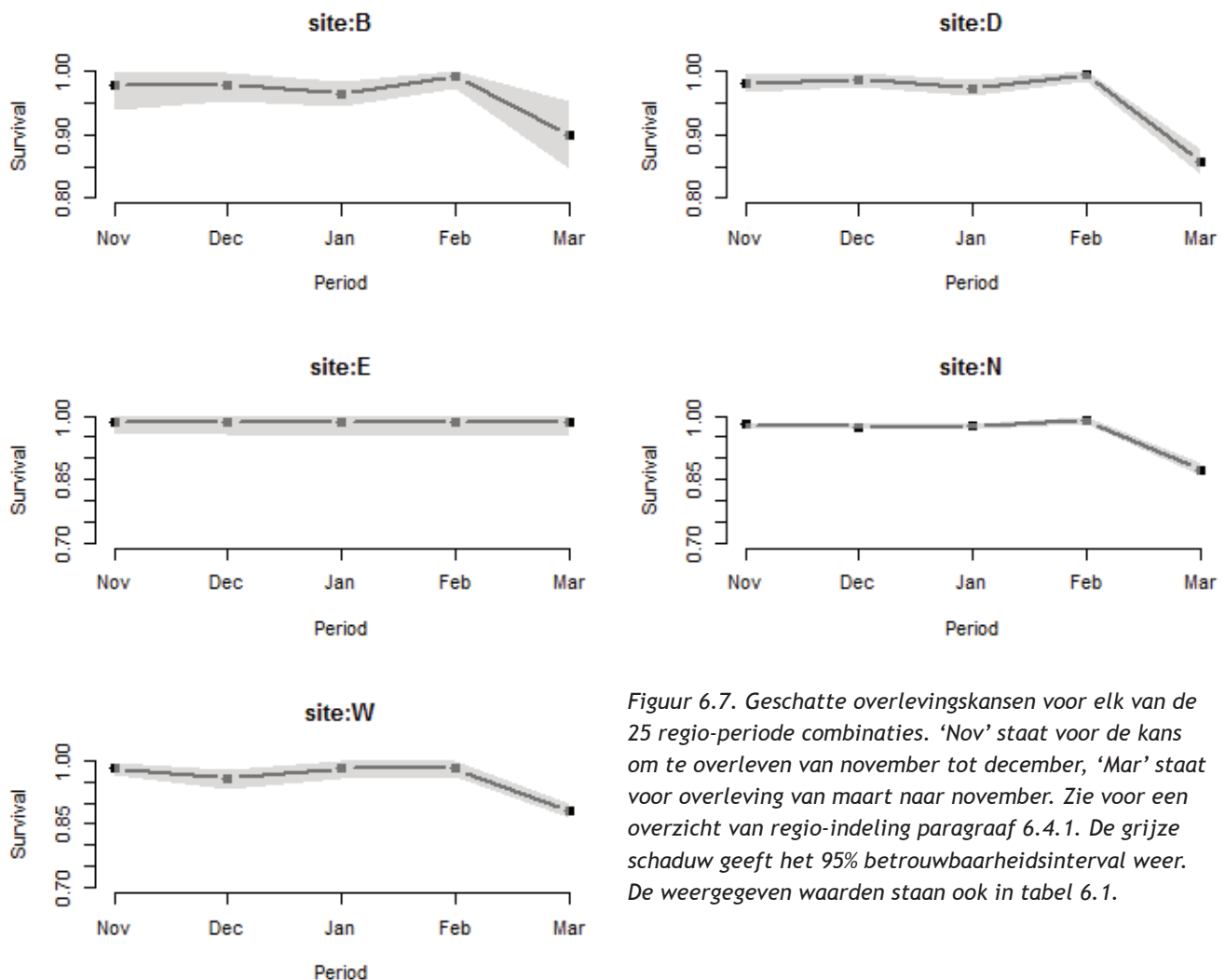
E: Hongarije, Bulgarije, Kazachstan, Rusland (overig), Oostenrijk, Italië, Roemenië, Tsjechië (overig), Oekraïne (overig), Joegoslavië, Griekenland, Turkije, Bosnië-Herzegovina, Kroatië, Iran, Slowakije

Deze indeling tussen de westelijke en oostelijke flyway is gebaseerd op de vliegroutes van gezenderde Kolganzen (zie hoofdstuk 2). De 'E' regio bevat eigenlijk niet alleen de Pannonische flyway (met Hongarije als centraal overwinteringsgebied), maar ook de Zwarte zee flyway en Kaspische flyway, maar aangezien het bij die nog oostelijkere flyways om slechts enkele waarnemingen gaat zijn de oostelijke flyways samengenomen. Net als in paragraaf 6.2 en 6.3 zijn ook hier de resightingsparameters, overle-

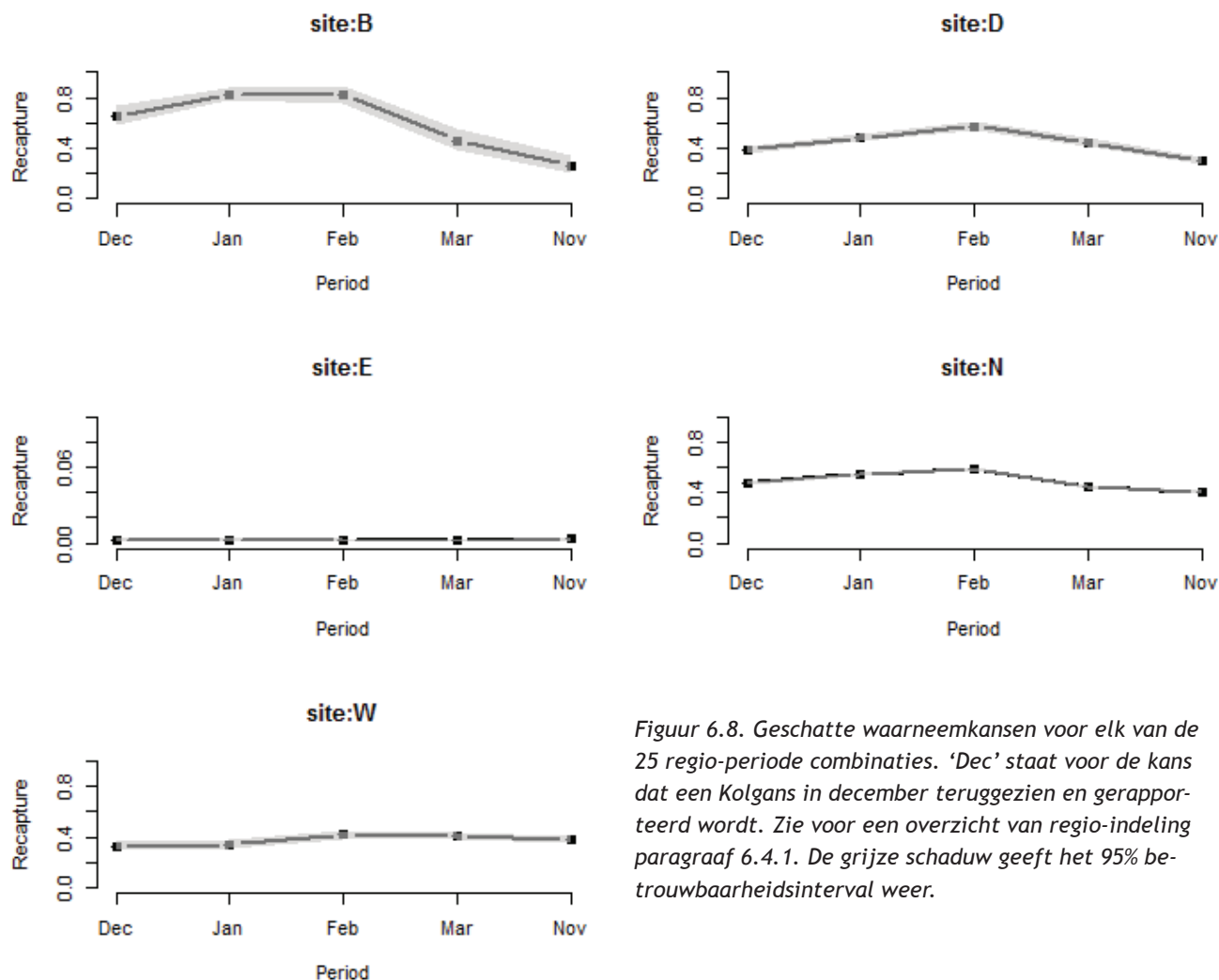
vingparameters en dispersieparameters in één gezamenlijke analyse geschat.

6.4.2. Resultaten en discussie

Ondanks het grote aantal parameters dat geschat moest worden, convergeerde twee onafhankelijke MCMC-chains op dezelfde geschatte waarden. De 95%-betrouwbaarheidsintervallen zijn bovendien relatief klein. De overlevingsschattingen laten lagere overleving zien voor de periode van maart tot november, waarschijnlijk omdat die periode niet alleen langer is dan de vier andere (8 maanden i.p.v. 1 maand), maar ook zowel de voorjaars- als de najaarstrek omvat. Verder zijn de overlevingskansen in de westelijke regio's zeer vergelijkbaar (figuur 6.7). De dispersieparameters laten zien dat de meeste oostelijke en Nederlandse Kolganzen in die regio's blijven (of daarheen terugkeren na het broedseizoen), maar ook dat elke periode een groot aandeel van de Belgische en Duitse Kolganzen uitwisseling vertoont met Nederland (figuur 6.9).



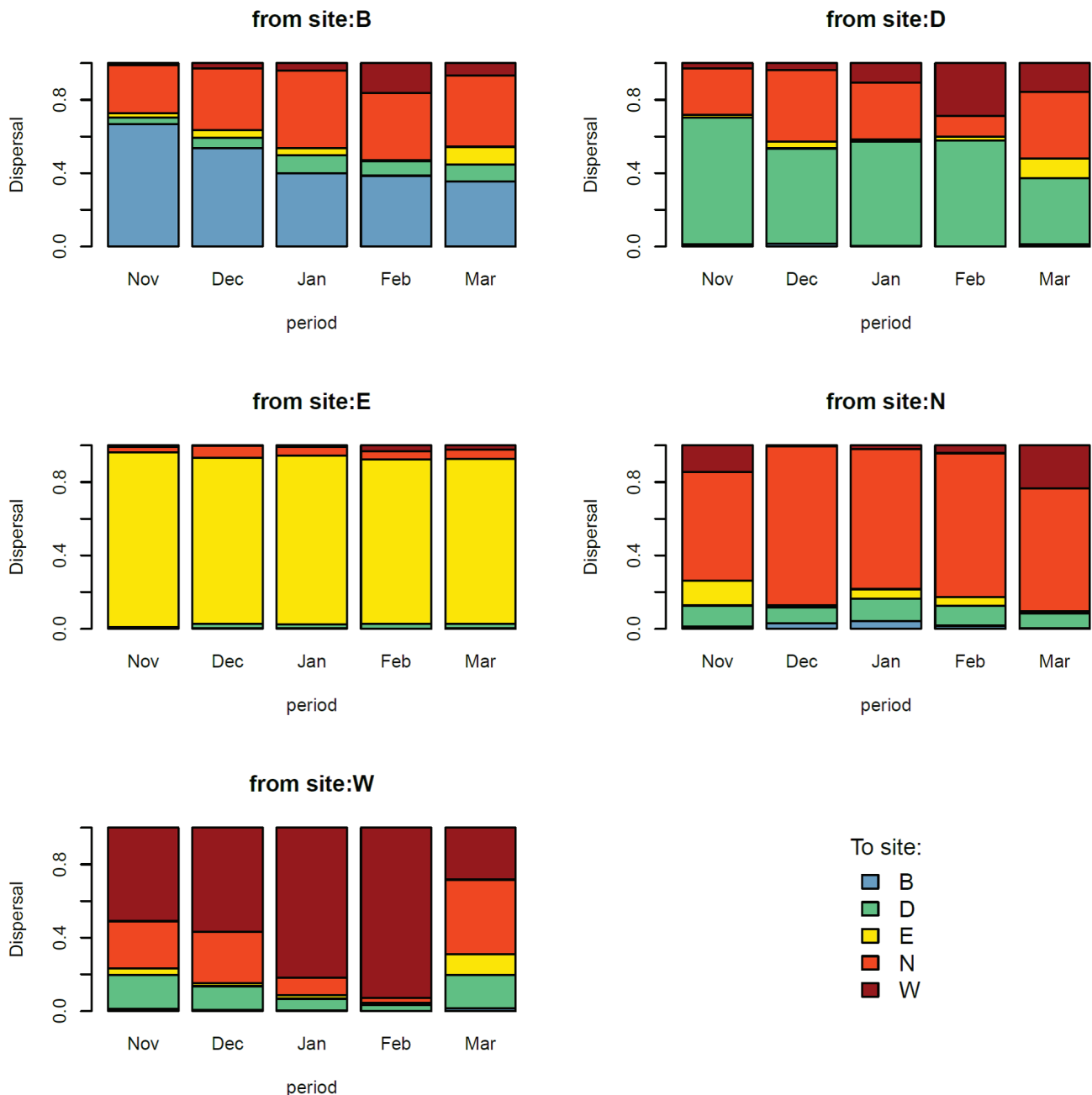
Figuur 6.7. Geschatte overlevingskansen voor elk van de 25 regio-periode combinaties. 'Nov' staat voor de kans om te overleven van november tot december, 'Mar' staat voor overleving van maart naar november. Zie voor een overzicht van regio-indeling paragraaf 6.4.1. De grijze schaduw geeft het 95% betrouwbaarheidsinterval weer. De weergegeven waarden staan ook in tabel 6.1.



Figuur 6.8. Geschatte waarneemkansen voor elk van de 25 regio-periode combinaties. 'Dec' staat voor de kans dat een Kolgans in december teruggezien en gerapporteerd wordt. Zie voor een overzicht van regio-indeling paragraaf 6.4.1. De grijze schaduw geeft het 95% betrouwbaarheidsinterval weer.

Tabel 6.1. Geschatte overlevingskansen voor elk van de 25 regio-periode combinaties. 'Nov' staat voor de kans om te overleven van november tot december, 'Mar' staat voor overleving van maart naar november. Zie voor een overzicht van regio-indeling paragraaf 6.4.1. Naast de overlevingskansen staan ook de standaard deviatie (Sd) en de onder- (L95) en bovengrens (U95) van de 95%-betrouwbaarheidsintervallen. Deze waarden zijn ook weergegeven in figuur 6.8.

Regio	Per.	Gemiddelde	Sd	L95	U95	Regio	Per.	Gemiddelde	Sd	L95	U95
B	Nov	0.978069	0.017108	0.938424	0.999100	E	Feb	0.985159	0.012547	0.952583	0.999473
B	Dec	0.978350	0.011466	0.952355	0.996981	E	Mar	0.987170	0.011241	0.957718	0.999578
B	Jan	0.965042	0.009649	0.945398	0.983333	N	Nov	0.979547	0.003971	0.971705	0.987204
B	Feb	0.991088	0.007570	0.971289	0.999684	N	Dec	0.975045	0.003683	0.968093	0.982453
B	Mar	0.899591	0.027422	0.845628	0.952368	N	Jan	0.976292	0.003607	0.969577	0.983585
D	Nov	0.981137	0.007186	0.966594	0.994931	N	Feb	0.989763	0.004357	0.980982	0.997958
D	Dec	0.987121	0.006262	0.974269	0.998487	N	Mar	0.871973	0.007770	0.857888	0.887982
D	Jan	0.973794	0.006311	0.960864	0.986066	W	Nov	0.983070	0.007712	0.968121	0.997115
D	Feb	0.994256	0.004382	0.984060	0.999817	W	Dec	0.958020	0.011780	0.934371	0.980033
D	Mar	0.856724	0.010120	0.836818	0.876783	W	Jan	0.981783	0.011382	0.956827	0.998591
E	Nov	0.987305	0.011231	0.958237	0.999681	W	Feb	0.981433	0.010121	0.959981	0.998284
E	Dec	0.986318	0.012200	0.955867	0.999581	W	Mar	0.880970	0.008526	0.864844	0.897721
E	Jan	0.983791	0.012903	0.951928	0.999263						



Figuur 6.9. Geschatte dispersiekansen. Voor elk van de 5 regio's staat voor elk van de 5 periodes de kansverdeling van bestemmingen van Kolganzen. 'Dec' staat voor de periode van december tot januari.

6.5. Dispersie tussen Nederlandse provincies

Onder de aanname dat de waarneemkansen gelijk zijn voor alle provincies in Nederland kunnen dispersiekansen tussen de provincies per maand worden berekend (tabel 6.2.). De kolommen in deze tabel geven aan hoe groot de kans is dat een 'gemiddelde' Kolganzen die in januari in een bepaalde provincie is gezien, in februari gezien wordt in een andere provincie. In deze dispersiematrix tellen de kolommen op tot 1 (100%). De diagonaal (van linksboven naar rechtsonder) geeft de aandelen van het aantal Kolganzen in een provincie dat een

maand later nog steeds in die provincie te vinden is. Die kans is redelijk groot (0.802) in Friesland, waar de meeste Kolganzen verblijven in Nederland, maar bijvoorbeeld klein (0.045) in Flevoland. Ook in Drenthe, Overijssel en Noord-Brabant lijken weinig Kolganzen in dezelfde provincie te blijven over deze twee maanden. Een belangrijke kanttekening is wel dat deze kansen gelden gegeven het feit dat de Kolganzen in Nederland blijven. In de praktijk vindt er vanaf januari wegtrek plaats naar Duitsland, terwijl Belgische vogels naar ons land komen. In koudere winters daarentegen vindt in januari en februari immigratie plaats vanuit pleisterplaatsen in Duitsland (zie hoofdstuk 3).

Tabel 6.2. Mate van uitwisseling tussen de verschillende provincies (dispersiematrix), hier weergegeven voor voor januari naar februari. Weergegeven is de kans dat een geringde Kolgans die in januari in de ene provincie wordt afgelezen in februari in dezelfde of in een andere provincie wordt afgelezen. De diagonaal geeft de kans op een aflezing in dezelfde provincie weer. Bijvoorbeeld: een gemiddelde Kolgans die in januari in Friesland wordt afgelezen heeft een kans van 80% (80.2%) in februari ook in Friesland te worden gezien.

	Drenthe	Flevoland	Friesland	Gelderland	Groningen	Limburg	Noord-Brabant	Noord-Holland	Overijssel	Utrecht	Zeeland	Zuid-Holland
Drenthe	0,256	0,000	0,010	0,004	0,060	0,000	0,002	0,013	0,014	0,003	0,018	0,003
Flevoland	0,000	0,045	0,006	0,009	0,000	0,000	0,004	0,013	0,014	0,018	0,000	0,007
Friesland	0,308	0,318	0,802	0,118	0,190	0,025	0,132	0,252	0,290	0,191	0,080	0,141
Gelderland	0,051	0,182	0,056	0,594	0,050	0,174	0,321	0,063	0,267	0,133	0,093	0,142
Groningen	0,231	0,045	0,043	0,016	0,550	0,019	0,013	0,008	0,019	0,021	0,015	0,011
Limburg	0,000	0,000	0,002	0,019	0,000	0,497	0,031	0,000	0,005	0,018	0,003	0,010
Noord-Brabant	0,000	0,023	0,007	0,070	0,030	0,174	0,285	0,008	0,010	0,054	0,031	0,041
Noord-Holland	0,000	0,182	0,018	0,023	0,020	0,019	0,026	0,403	0,038	0,112	0,021	0,050
Overijssel	0,077	0,091	0,032	0,048	0,030	0,012	0,027	0,025	0,290	0,037	0,021	0,038
Utrecht	0,077	0,068	0,013	0,045	0,050	0,043	0,058	0,172	0,024	0,317	0,039	0,109
Zeeland	0,000	0,023	0,002	0,011	0,000	0,012	0,017	0,008	0,005	0,012	0,624	0,038
Zuid-Holland	0,000	0,023	0,009	0,042	0,020	0,025	0,084	0,034	0,024	0,084	0,057	0,411

6.6. Conclusies

- De overlevings- en dispersie-analyse zijn gebaseerd op 31.719 waarnemingen, verzameld door vrijwilligers in *www.geese.org* aan 9.180 individuele Kolganzen met herkenbare halsbanden over de periode 1998-2010.
- De kans dat een Kolgans met halsband wordt gezien en gerapporteerd in een winter verschilt enorm tussen de westelijke (Noordzee) flyway (91%) en de oostelijke flyways, waaronder de Pannonische flyway (1.1%). Dit is vooral een effect van het grotere netwerk van waarnemers in het westen, en de doorgaans betere omstandigheden om ringen af te lezen.
- In de Noordzee flyway nam jaarlijkse overlevingskans af over het eerste decennium van de 21^{ste} eeuw, met een gemiddelde van 82% en minieme verschillen tussen verschillende regio's.
- De kans dat Kolganzen een winter later in de andere flyway gezien worden bleek verrassend hoog (12%-23%), maar gaat gepaard met grote onbetrouwbaarheid vanwege de lage waarneemkansen in het oosten.
- De maand-tot-maand kansen op dispersie tussen de Nederlandse provincies laten zien dat de Kolganzen ook zeer beweeglijk zijn binnen hun overwinteringsgebied.
- De verkregen schattingen van overleving en dispersie-parameters zijn direct te gebruiken in het metapopulatiemodel dat gebruikt wordt om een verscheidenheid aan beheerscenario's door te rekenen (hoofdstuk 9).

7. Tussen twee vuren: model van de voorjaars trek

Silke Bauer^{2,5}, Ramona J.F.M. Eikelenboom-Kil^{2,4} & Bart A. Nolet²

7.1. Inleiding

Trekkende dieren overschrijden vaak landsgrenzen waarbij ze overwinteren in het ene land, pleisteren in het andere land en broeden in weer een ander land. Dit principe is al lang onderkend en dat heeft geresulteerd in verschillende verdragen omtrent migrerende dieren en specifiek voor trekvogels, zoals de *Convention on Migratory Species* (<http://www.cms.int/>) en de *African-Eurasian Waterbird Agreement* (<http://www.unep-aewa.org/>). Veel soorten trekvogels gebruiken ketens van locaties tijdens hun jaarcyclus. Recent onderzoek heeft aangetoond dat het gebruik van één enkele locatie niet in isolatie kan worden gezien, maar afhangt van het gebruik van de andere locaties (Klaassen *et al.* 2006, Bauer *et al.* 2008). Beleidsmaatregelen voor trekvogels op de ene locatie kunnen dus effect hebben op andere locaties en daarom moet een benadering op het niveau van de gehele trekroute (flyway) worden gehanteerd om zo de effecten van dergelijke beleidsmaatregelen te voorspellen en te evalueren (Klaassen *et al.* 2008).

Voor vogels vormt met name de *timing* van de voortgang van de trek en uiteindelijk de aankomst in de broedgebieden een specifieke uitdaging, aangezien deze gesynchroniseerd moeten zijn met geschikte omstandigheden ter plaatse. Dit geldt zeker ook voor de voorjaars trek van Arctisch broedende trekvogels, waarbij het tijdstip van en conditie bij aankomst in de broedgebieden gecorreleerd zijn met broedsucces en overleving (Alerstam & Lindström 1990, Clark & Butler 1999, Prop *et al.* 2003). Hoe succesvol vogels zijn en wanneer en in welke conditie ze aankomen in de broedgebieden hangt echter af van de omstandigheden die ze onderweg of zelfs vóór de aanvang van de voorjaars trek tegenkomen, zoals vertrekconditie (Ebbinge & Spaans 1995), weersomstandigheden tijdens de vlucht en, belangrijker nog, omstandigheden tijdens rust- en bijtankperiodes op pleisterplaatsen (Klaassen & Lindström 1996, Weber *et al.* 1998, Ydenberg *et al.* 2002). Naast de natuurlijke omstandigheden kan ook menselijk optreden – zowel gunstig als ongunstig – op elk moment van de trek het vooruitzicht op overleving en voortplanting van trekvogels beïnvloeden.

Overwinterende Kolganzen in continentaal Europa zijn onderverdeeld in vier tot vijf groepen, gebaseerd op hun verspreiding in de winter (hoofdstuk 2). De Noordzee flyway, waartoe de Kolganzen in Nederland behoren, begon in aantal te stijgen nadat de jacht werd beperkt in 1970 (Ebbinge 1991). Deze populatie nam toe van 10.000-50.000 in de jaren vijftig tot 400.000-600.000 in de jaren negentig (Mooij *et al.* 1999) en 1 à 1,2 miljoen na 2000 (hoofdstuk 3). Door de sterke aantalsgroei van deze en andere voornamelijk grasetende ganzensoorten ontstond een conflict met de landbouw. Dit leidde uiteindelijk tot een nieuw beleidsplan voor ganzen in Nederland, het Beleidskader Faunabeheer (van der Zee *et al.* 2009, zie ook hoofdstuk 4). In de winters van 2005/06 – 2013/14 waren opvanggebieden beschikbaar waar ganzen ongestoord konden foerageren, terwijl de ganzen in agrarisch gebied buiten de opvanggebieden met opzet werden verstoord (inclusief afschot), om ze zo naar de opvanggebieden te verjagen (Schekkerman *et al.* 2014). Door deze maatregelen werd opnieuw een niet te verwaarlozen deel van de populatie overwinterende Kolganzen afgeschoten (5% in 2007/08; <http://www.nwrs.nl>). In recentere jaren ging het om nog grotere aantallen (Sovon 2013). Hierbij komt dat verder op de trekroute Kolganzen nog steeds intensief worden bejaagd in Rusland. Deze jacht vindt plaats in het voorjaar, in de tien dagen waarin het gros van de ganzen doorkomt, met een totaal aantal geschoten Kolganzen van grof geschat rond de 100.000 individuen (Mooij *et al.* 1999). Naast deze voorjaarsjacht in Rusland worden Kolganzen van de Noordzee flyway in het najaar bejaagd in grote delen van Duitsland, in de Baltische Staten, Polen Denemarken en Zweden, maar de intensiteit hiervan wordt ingeschat als geringer dan de jachtintensiteit in Rusland in het voorjaar (Mooij 2005).

Nederland heeft een internationale verantwoordelijkheid om het aantal overwinterende Kolganzen op peil te houden. De vraag dient zich aan of het huidige afschot de gunstige staat van instandhouding ondermijnt. Afschot leidt over het algemeen tot additionele sterfte onder de ganzen (Francis *et al.* 1992, Menu *et al.* 2002). Hier focussen we ons echter op een ander belangrijk aspect van afschot, namelijk dat de overlevende ganzen een hoger “predatierisico” er-

² Nederlands Instituut voor Ecologie (NIOO-KNAW)

⁴ Alterra-Wageningen UR

⁵ Schweizerische Vogelwarte, Zwitserland

varen en hun gedrag daarop aanpassen. Om de consequenties van verschillende beleidsmaatregelen met meer of minder verstoring en afschot in Nederland te bepalen, hebben wij een trekmodel gebruikt dat is gebaseerd op het gedrag van de vogels (Weber *et al.* 1998, Klaassen *et al.* 2006, Bauer *et al.* 2008). Dit model is eerst aan de hand van waargenomen trekpatronen geparameteriseerd voor Kolganzen. Vervolgens hebben we de gevolgen doorgerekend van beleidsmaatregelen met verschillende uitwerkingen op de verstoring van ganzen in termen van de *timing* van de trek en het verwachte broedsucces. Omdat het gebruik van de ene plaats afhankelijk is van omstandigheden op andere plaatsen langs de trekroute, hebben we hierbij veranderingen in jachtintensiteit in Rusland tijdens de voorjaarstrek expliciet meegenomen.

7.2. Modelbeschrijving en parameterisatie

7.2.1. Inleiding

Om de volgorde van beslissingen te vinden waarbij de *fitness* van een vrouwelijke Kogans maximaal is, gebruiken we een stochastisch dynamisch model. Dit gedragsgebaseerde model omvat de voorjaarstrek tot aan de broedgebieden. Vogels worden gekarakteriseerd aan de hand van hun lichaamsconditie en locatie (pleisterplaats) op een bepaalde dag. Pleisterplaatsen worden gekarakteriseerd aan de hand van energieverbruik, predatierisico en voedselbeschikbaarheid – waarbij de laatste wordt beschreven aan de hand van de gemiddelde opnamesnelheid, variatie van dag tot dag in opnamesnelheid (de standaarddeviatie van opnamesnelheid) en de start van het voorjaar (tijdstip waarop de opnamesnelheid >0 wordt). Binnen elke tijdstap (1 dag) besluit een vogel om óf op haar huidige locatie te blijven en te foerageren, óf om verder te trekken en naar één van de volgende pleisterplaatsen te vliegen. Beslissingen zijn afhankelijk van de huidige conditie (lichaamsreserves) van de vogel, de tijd van het jaar (dagnummer), de huidige locatie en de verwachte omstandigheden op de huidige en volgende pleisterplaatsen, zoals hieronder beschreven.

Bij aankomst op de broedgebieden wordt het huidige broedsucces bepaald door het tijdstip van en de lichaamsreserves bij aankomst. Voor veel broedvogels in sterk seizoenale omgevingen is aangetoond dat succesvol broeden alleen mogelijk is als de vogels binnen een korte tijdsperiode arriveren (o.a. Bêty *et al.* 2004, Both *et al.* 2005, Madsen *et al.* 2007). Dit geldt ook voor arctisch broedende vogels, waarbij zowel een (te) vroege als een (te) late aankomst nadelig is, omdat de vogels ofwel moeten wachten, ofwel

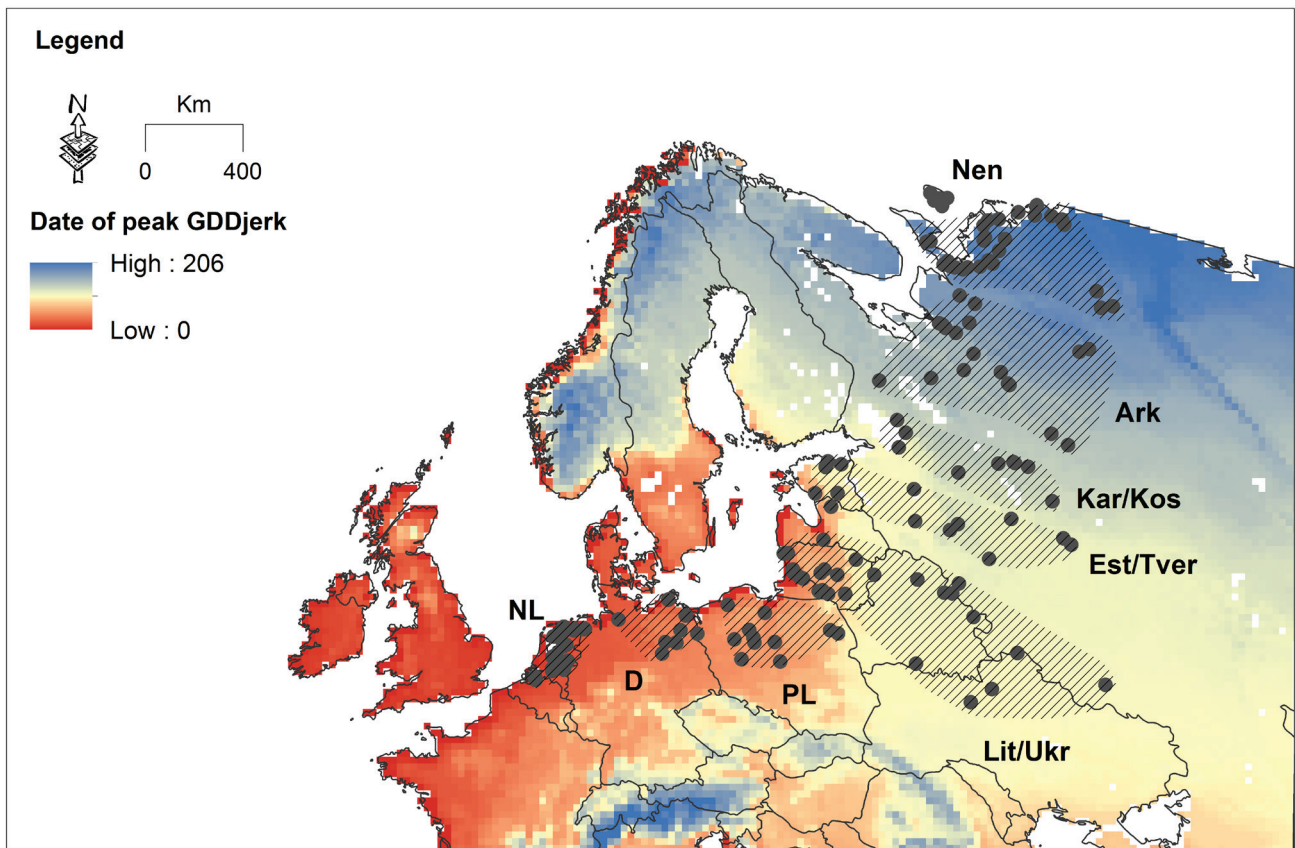
het resterende zomerseizoen te kort is om de jongen vliegvlug te krijgen. Bovendien is voor diverse ganzensoorten het voortplantingssucces ook gerelateerd aan de hoeveelheid lichaamsreserves bij aankomst, omdat ze deze nodig hebben voor eileg en incubatie (voor een review zie Klaassen *et al.* 2006). Als vogels buiten de optimale tijdsperiode arriveren, of met te weinig lichaamsreserves arriveren, zullen ze waarschijnlijk niet in het huidige jaar broeden, maar misschien wel in volgende jaren.

Met de vergelijkingen van het dynamische programmeermodel (Klaassen *et al.* 2006, Bauer *et al.* 2008) wordt het optimale trekgedrag bepaald door terug te rekenen (zgn. *backward simulation*) voor alle combinaties van lichaamsreserves, datums en pleisterplaatsen. We hanteren hierbij een fouten-in-beslissingen (*errors-in-decision-making*) aanpak (McNamara *et al.* 1997) om afwijkingen van het optimale gedrag toe te staan. Hiermee worden waarschijnlijkheden berekend voor alternatieve acties die worden gewogen afhankelijk van hun *fitness* consequenties (een alternatieve actie met hoge *fitness* kosten heeft een lage kans om te worden gekozen). De zo berekende kansen worden vervolgens gebruikt in simulaties (zgn. *forward simulations*) waarbij individuele vogels tijdens hun trek worden gevolgd. Zo kunnen we voorspellingen doen over individueel trekgedrag, zoals vertrektijd en verblijfsduur, onder bepaalde omstandigheden, en belangrijker nog, de *fitness* consequenties van dat gedrag. Deze procedure impliceert dat we er van uitgaan dat de vogels volledig zijn geïnformeerd van de omstandigheden op verder gelegen pleisterplaatsen en dat ze bijna optimaal op deze omstandigheden reageren. Hoewel dit misschien een stugge aanname lijkt, is voor andere ganzensoorten aangetoond dat ze snel op veranderingen in omstandigheden op pleisterplaatsen verder op de trekroute reageren, waarbij hun waargenomen trekgedrag dicht bij het voorspelde optimale gedrag ligt (Bauer *et al.* 2008).

7.2.2. Analyse van empirische trekgegevens

Tussen 2006 en 2008 werden in totaal 30 volwassen mannelijke Kolganzen in Nederland voorzien van een GPS/PTT-transmitter (Solar GPS 100 PTT 45 g, Microwave Telemetry Inc., Columbia; USA). Het aantal GPS locaties per dag varieerde van 1 tot 10 met een gemiddelde van 5 per dag; voor details van de trekroutes zie <http://www.blessgans.de> [20]. De gegevens werden om de dag verstuurd naar Argos satellieten. We hebben de GPS trekroutes geselecteerd van ganzen die tenminste één complete voorjaarstrek hebben opgeleverd, wat neerkwam op 16 individuele trekroutes van 15 ganzen (één individu werd tweemaal gevolgd).

Op basis van individuele pleisterplaatsen, die wer-



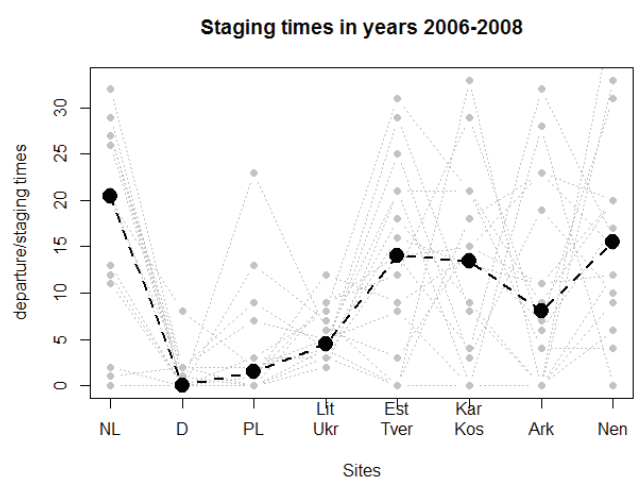
Figuur 7.1. Dagnummers van de pieken van de “GDD jerks”. Dit zijn de maxima van de derde afgeleide van de “growing-degree days” (GDD) of, in andere woorden, het moment in het voorjaar waarop de versnelling van de dagtemperatuur het hoogst is, welke volgens Van Wijk et al. (2012) een goede maat is voor de optimale aankomsttijd in het voorjaar voor Kolganzen in Europa. Punten geven pleisterplaatsen weer (van Wijk et al. 2012) en gearceerde gebieden zijn de pleisterregio’s (met vergelijkbare GDD jerks pieken) zoals gebruikt in het trekmodel. Ark staat voor Ark/Kom (zie tekst voor uitleg regio’s). © Mitra Shariati Najafabadi (ITC).

den bepaald zoals beschreven door Van Wijk *et al.* (2012), hebben we pleisterregio’s bepaald, waarin pleisterplaatsen werden gecombineerd met een vergelijkbare start van het voorjaar en gebruik door de gezenderde vogels (figuur 7.1).

Gemiddeld genomen over de jaren en individuen, vertrokken ganzen ongeveer in de tweede helft van maart, sloegen Duitsland en Polen bijna geheel over, bleven relatief kort in Litouwen/Oekraïne, gedurende twee weken in Estland/Tver en Karelia/Kostroma, één week in Arkhangelsk Oblast/Komi en nog eens twee weken in Nenetskiy Okrug, de laatste stopplaats voor de broedgebieden (figuur 7.2). Er was echter vrij veel variatie in zowel vertrektijd als verblijfsduur en de gebruikte pleisterregio’s. Vertrektijden vanuit Nederland bijvoorbeeld konden variëren met meer dan een maand tussen individuen en jaren.

7.2.3. Model opbouw

In het model veronderstellen we een trekroute met de volgende locaties, *i*: het overwinteringsgebied



Figuur 7. 2. Gemiddelde (zwarte lijn) en individuele (grijze lijnen) vertrektijden (uit NL in dagen na 1 maart) en verblijfsduur (in overige pleisterregio’s, in dagen) van gezenderde Kolganzen tijdens hun voorjaartrek van Nederland tot hun broedgebieden in Arctisch Rusland. Ark staat voor Ark/Kom.

in Nederland (NL), pleisterplaatsen in Duitsland (D), Polen (PL), Litouwen/Oekraïne (Lit/Ukr), Estland/Tver (Est/Tver), Leningrad Oblast/Karelia/Kostroma (Kar/Kos), Arkhangelsk Oblast/Komi (Ark/Kom), Nenetskiï Okrug (Nen) en de broedgebieden in arctisch Europees Rusland (figuur 7.1). De trekperiode is verdeeld in hele dagen, t , en aangenomen wordt dat de voorbereidingen voor de voorjaarsstrek in Nederland beginnen vanaf 1 maart.

Vogels worden gekarakteriseerd aan de hand van hun lichaamsreserves, x , welke kan variëren van 0, wanneer de vogel zijn minimum lichaamsgewicht heeft bereikt waaronder zij verondersteld wordt te sterven door uithongering, en x_{max} , wanneer de vogel zijn maximale reserves heeft bereikt. Voor Kolganzen zijn het minimum en maximum lichaamsgewicht respectievelijk 1.5 en 2.5 kg en heeft brandstof een energie-inhoud van 29,000 J/g (Madsen & Klaassen 2006), ofwel $x_{max} = 29,000$ kJ.

7.2.4. Eindbeloning

Wanneer een vogel het broedgebied N , heeft bereikt, modelleren we niet langer haar beslissingen, maar gaan er vanuit dat haar huidige broedsucces afhangt van aankomstdatum $K(t)$, en lichaamsconditie bij aankomst $K(x)$. We nemen dus aan dat vogels binnen een specifieke tijdsperiode in de broedgebieden moeten arriveren om succesvol te kunnen broeden en dat meer lichaamsreserves een grotere investering in broeden mogelijk maakt (vgl. Madsen & Klaassen 2006):

$$K(x) = \frac{1}{2} \left(\frac{e^{w(x-x_c)} - e^{-w(x-x_c)}}{e^{w(x-x_c)} + e^{-w(x-x_c)}} + 1 \right),$$

waarbij w en x_c respectievelijk 0.028 en 55 zijn om de relatie tussen lichaamsconditie bij aankomst en het aantal jongen te beschrijven (J.Madsen & M.Klaassen, ongepubliceerde gegevens). Bij veel andere Arctische broedvogels is aangetoond dat succesvol broeden alleen mogelijk is als vogels binnen een korte tijdsperiode in de broedgebieden arriveren ($t_{min} \leq t \leq t_{max}$). Arriveren buiten deze periode leidt tot mislukte broedsels doordat de ganzen óf te vroeg arriveren, waardoor hun eigen overleving in gevaar komt, óf te laat arriveren om hun jongen vliegvlug te krijgen:

$$K(t) = \begin{cases} 0 & \text{if } t < t_{min} \text{ or } t > t_{max} \\ 1 & \text{if } t_{min} \leq t \leq t_{max} \end{cases}$$

Hoewel er geen directe metingen beschikbaar zijn voor Kolganzen, duidt een analyse van de broedstatus van de gezenderde vogels (af te leiden uit hun verplaatsingen) [20] op een aankomstperiode tussen $t_{min} = 26$ mei en $t_{max} = 8$ juni. Wanneer de vogels buiten deze periode arriveren, kan een hogere *fitness* alleen bereikt worden door toekomstige broedpogin-

gen, B , die afhangen van overleving en toekomstig broedsucces. Omdat gedetailleerde data ontbreekt over hoe huidige lichaamsreserves toekomstig broedsucces of overleving beïnvloeden, hebben we onder voorbehoud $B = 3$ gekozen.

De totale *fitness* van een vogel wordt dus bepaald door

$$F(x, t, N) = K(t) \cdot K(x) + B$$

7.2.5. Veranderingen in lichaamsreserves en locatie

Bij elke tijdsstap kan een vogel er voor kiezen om op diens huidige locatie te blijven of om naar een andere locatie te vliegen. Als een vogel op haar huidige locatie blijft, heeft zij energie, e , nodig om haar metabolisme in stand te houden, wat voor Kolganzen 1200 kJ/dag is (Baveco *et al.* 2011). De vogel kan er vervolgens voor kiezen om te foerageren met intensiteit, u (zie hieronder). Als de toename in energie van het foerageren hoger is dan het verbruik, nemen de energiereserves van de vogel toe en andersom nemen de reserves af.

Doordat er mogelijk stochastische verschillen zijn in het foerageersucces, hebben we de toename in reserves gemodelleerd als een discrete variabele met de uitkomsten $g_1(i), \dots, g_j(i), \dots, g_{max}(i)$ en de kans om een bepaald maximum te bereiken wordt weergegeven door

$$P[G = g_j(i)] = p_j(i), \text{ waarin } \sum_j p_j(i) = 1.$$

De maximale toename kan verschillen tussen de pleisterplaatsen. De foerageerintensiteit u is de fractie van de maximale toename G die vogels op zullen slaan indien de maximale lichaamsreserves niet overschreden worden. Dus, als een vogel met lichaamsreserves x foerageert met intensiteit u op pleisterplaats i , dan zijn haar lichaamsreserves in de volgende tijdsstap $x + u g_j(i) - e$, waarbij het energieverbruik, e , 4x/d is (Baveco *et al.* 2011).

Het behouden van vetreserves en foerageren brengt *fitness* kosten met zich mee in de vorm van een groter risico op bijvoorbeeld predatie (Witter & Cuthill 1993). Wij nemen aan dat:

$$m(x, u, i) = b_0(i) + b_1(i) \frac{(x + u g_j(i))^{a_1+1} - x^{a_1+1}}{(a_1+1) u g_j(i)} \cdot b_2(i) u^{a_2}$$

waarbij het achtergrond predatierisico $b_0 = 10^{-4}$, het massa-afhankelijke coëfficiënt $b_1 = 10^{-3}$, de foerageerintensiteits-afhankelijke coëfficiënt $b_2 = 10^{-4}$ en waarbij a_1 en a_2 de massa-afhankelijke exponenten zijn die elk 2 zijn (Madsen *et al.* 2002).

Als een vogel besluit om te foerageren, dan zou het moeten foerageren met een intensiteit u waarbij de verwachte *fitness* maximaal is:

$$H_f(x, t, i) = \max_u [1 - m(x, u, i) F(x + g_j(i) - e, t + 1, i)]$$

Anderzijds kan een vogel er ook voor kiezen om naar een volgende of vorige pleisterplaats te vliegen,

indien haar lichaamsreserves voldoende zijn om de afstand D naar de desbetreffende pleisterplaats af te leggen. Zodoende zijn haar lichaamsreserves op het moment van aankomst, x_a , op de bestemming:

$$x_a = \left(\frac{c^2}{c - (c(1 - (1 + x/x_{\max})^{-0.5}) - D)^2} - 1 \right) \cdot x_{\max}$$

waarbij c een parameter is voor de vliegafstand die berekend wordt door middel van

$$c = \frac{D_{\max}}{1 - (1 + x_f / x_{\max})^{-0.5}}$$

en $D_{\max}$ is de maximale vliegafstand wanneer de fractie x_f van $x_{\max}$ aan de vlucht wordt toegekend. Voor de Kolganzen in dit onderzoek hebben we $x_f = x_{\max}$, $D_{\max}$ gebruikt en dit werd berekend door de maximale vetreserves door de vlieggkosten te delen in termen van energie over tijd:

$$D_{\max} = \frac{x_{\max}}{f}$$

De maximale vetreserves, $x_{\max}$, van 29.000 kJ levert dus een maximale vliegafstand op van $D_{\max} = 4328$ km en de parameter voor de vliegafstand, $c = 14776$. Wanneer een vogel besluit om te vertrekken, zou zij naar pleisterplaats j moeten vliegen, zodat de verwachte *fitness* op de bestemming maximaal is:

$$H_d(x, t, i) = \max_j [F(x_a, t + (\sum_{z=i}^{j-1} D_z / v) \quad j)]$$

Waarbij v de vliegsnelheid is, die geschat werd op 1440 km/d op basis van een allometrische vergelijking door Clausen *et al.* (2002) en uitgaande van een lichte rugwind (10%).

De optimale beslissing is het gedrag – foerageren of vertrekken – waarbij het hoogste verwachte broedsucces bereikt wordt:

$$F(x, t, i) = \max[H_f(x, t, i) \quad H_d(x, t, i)]$$

Met de dynamische programmeervergelijkingen kan een matrix worden gemaakt waarin de optimale gedragskeuzes staan voor alle combinaties van vetreserves, dagnummer en pleisterplaats. Vervolgens hebben we de fouten-in-beslissingen aanpak gebruikt, die afwijkingen van optimaal gedrag toestaat mits deze afwijkingen weinig kosten met zich meebrengen (McNamara *et al.* 1997). Dus, voor iedere actie wordt een waarschijnlijkheid berekend waarmee deze actie wordt uitgevoerd, afhankelijk van de *fitness* consequenties van deze actie.

7.2.6. Voorwaartse simulatie

Met behulp van de optimale beslissingsmatrix hebben we volgens de Monte-Carlo simulatie methode individuele modelvogels gevolgd tijdens hun trek naar de broedgebieden. Hierbij lieten we een popula-

tie van 100 individuen starten in de wintergebieden met een beginconditie van $x = 33 \pm 10$ op $t = 0$. Vervolgens gedragen alle individuen zich (bijna) optimaal op basis van hun huidige lichaamsconditie, plaats en dagnummer door een actie uit te voeren – migreren naar pleisterplaats j of foerageren met intensiteit u – met kansen die overeenkomen met hun *fitness* beloning (zoals bepaald in de achterwaartse berekening). De brandstoftoename op elke pleisterplaats wordt bepaald door een willekeurige trekking uit de kansverdeling van $g(t, i)$.

Vanuit deze individuele migraties konden we de vertrektijden vanuit Nederland, verblijfsduur op tussengelegen pleisterplaatsen en aankomsttijden in die broedgebieden bepalen. Daarnaast hebben we ook de lichaamsreserves in de tijd gevolgd, en de totale sterfte en het verwachte broedsucces bij aankomst in de broedgebieden bepaald.

We hebben ook geprobeerd om potentiële *carry-over* effecten te identificeren: namelijk of lichaamsconditie bij aankomst in de broedgebieden werd bepaald door omstandigheden die (veel) eerder werden ervaren. Daarom hebben we getest of er correlaties zijn tussen lichaamsconditie bij vertrek van elke bezochte plaats en lichaamsconditie bij aankomst in de broedgebieden.

Omdat we extra geïnteresseerd zijn in het verblijf van ganzen in Nederland, hebben we ook een “schade-index” bepaald als de gesommeerde individuele foerageerintensiteit tot aan het vertrek vanuit Nederland. Deze index geeft dus weer hoeveel ganzen foerageren, geschaald naar hun foerageerintensiteit. De schade index kan variëren van 0, wanneer er óf geen modelganzen aanwezig zijn op de huidige locatie óf ze wel aanwezig zijn maar niet foerageren, en 100, wanneer 100 modelganzen foerageren met de hoogste intensiteit. Waarden die hiertussen vallen betekenen dus minder individuen en/of een lagere foerageerintensiteit. Hoewel deze index vrij abstract is, kan deze worden vertaald naar foerageerhoeveelheid en kan het dus een indicatie geven van de schade die ganzen kunnen veroorzaken in het huidige voorjaar. Let wel dat de index geen rekening houdt met veranderingen in overleving verder in de trekroute, die mogelijk effect hebben op de hoeveelheid schade in het volgende voorjaar.

7.3. Modelscenario's

7.3.1. Standaard parameterset en vergelijking met empirische trekgegevens

De energetische en andere parameters besproken in de modelbeschrijving hierboven zijn gebruikt in alle *runs* van het model. Daarbij hebben we alle regio's

Tabel 7.1. Standaardinstellingen voor plaatsspecifieke parameters in het trekmodel. MEI is de dagelijkse metaboli-seerbare energie inname.

regio	acroniem	start voorjaar (d. na 1 maart)	MEI (x/dag)	predatierisico		
				b0	b1	b2
Nederland	NL	0	4.5	10^{-4}	10^{-3}	10^{-4}
Duitsland	D	5	5	10^{-4}	10^{-3}	10^{-4}
Polen	PL	10	5.5	10^{-4}	10^{-3}	10^{-4}
Litouwen/ Oekraïne	Lit/Ukr	20	6	10^{-4}	10^{-3}	10^{-4}
Estland/ Tver	Est/Tver	30	6.5	10^{-4}	10^{-3}	10^{-4}
Karelia/ Kostroma	Kar/Kos	40	7	10^{-4}	10^{-3}	10^{-4}
Arkhangelsk/Komi	Ark/Kom	50	7.5	10^{-4}	10^{-3}	10^{-4}
Nenetski	Nen	70	8	10^{-4}	10^{-3}	10^{-4}

gekaracteriseerd aan de hand van hun predatierisico, start van het voorjaar en dagelijkse metaboli-seerbare energie inname (MEI) (tabel 1).

We baseerden de schattingen voor de start van het voorjaar op de maximale temperatuur-versnelling in het voorjaar (van Wijk *et al.* 2012), maar hebben deze voor alle plaatsen naar ongeveer 4 weken eerder verschoven, rekening houdend met het feit dat voedsel beschikbaar was in de overwinteringsgebieden op de begindatum van het model, ofwel 1 maart (tabel 1).

MEIs werden indirect geschat op basis van veranderingen in abdominale profielen (API) van Groenlandse Kolganzen (*Anser albifrons flavirostris*). Voor de 'eerdere' pleisterplaatsen (NL, D, PL) hebben we gegevens gebruikt van Groenlandse Kolganzen tijdens het opvetten in Ierland, waarbij hun API veranderde van 2.5 naar 3.5 in een periode van 47 dagen tot aan hun oversteek naar IJsland (Fox *et al.* 2003). Bij een energie-inhoud van 7250 kJ/API [21, 25] komt dit overeen met 107 kJ/dag (= $0.4x$ /dag). Voor de 'latere' pleisterplaatsen van Estland/Tver tot Nenetski hebben we gebruik gemaakt van gegevens verzameld tijdens het opvetten van Groenlandse Kolganzen in IJsland. Aldaar veranderde hun API van 1 bij aankomst tot 3 vlak voor hun oversteek naar Groenland over een periode van 3 weken (Fox *et al.* 2012). Dit geeft dus een dagelijkse API toename van ongeveer 0.08/dag, overeenkomend met 580 kJ/dag (= $2x$ /dag).

In termen van modelleren, geven de MEI waarden de maximaal haalbare opvetsnelheid weer, welke niet alleen afhankelijk zijn van de voedselkwaliteit en -kwantiteit, maar ook van de beschikbare foeraageertijd. Bij het vaststellen van de MEI waarden in het model nemen we dus aan dat een toename aan lichaamsreserves in de gans bovenop de dagelijkse energieverbranding komt, dat daglengte toeneemt met de breedtegraad gedurende het voorjaar en dat de geobserveerde opvetsnelheden mogelijk al afwe-

gingen zijn met predatierisico's op bepaalde pleisterplaatsen. Om deze redenen hebben we voor MEI waarden gekozen die geleidelijk toenemen richting de broedgebieden en die hoger zijn dan de geobserveerde opvetsnelheden (tabel 1).

7.3.2. Scenario's

Omdat we vooral geïnteresseerd waren in de gevolgen van het afschotbeleid in Nederland en de mogelijke interacties tussen dit beleid met de jacht in Rusland, richtten we onze scenario's op parameters die de invloed van afschotbeleid en jacht op ganzen konden weergeven. Omdat jacht en verjagen door middel van afschot door de ganzen waarschijnlijk als levensbedreigend worden ervaren, veranderden we in het model het predatierisico. Doordat predatierisico uit drie componenten bestaat (zie modelbeschrijving) en er onzekerheid is over welk aspect wordt beïnvloed door afschot en jacht, hebben we alle drie de componenten onafhankelijk van elkaar en in combinatie gevarieerd, met zowel een verlaagd als een verhoogd predatierisico in vergelijking met de standaard parameter instellingen, met waardes van 10^{-6} tot 10^{-1} in stappen van een factor van 10.

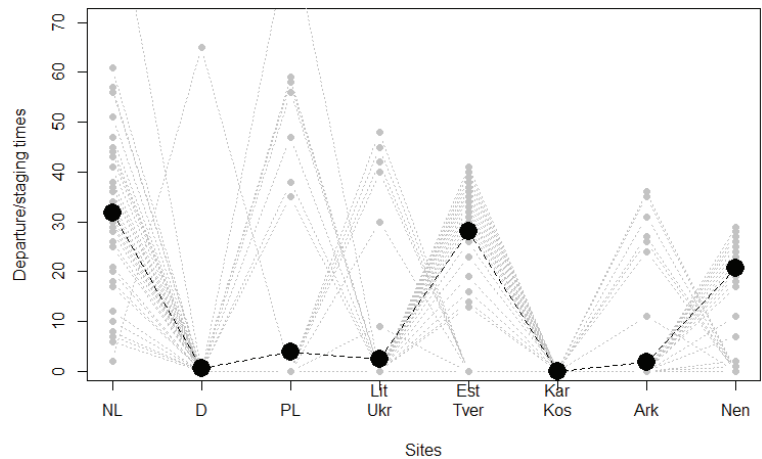
Het predatierisico werd veranderd in Nederland en in Est/Tver, Kar/Kos, Ark/Kom en Nen zowel individueel als in combinatie. Voor alle scenario's hebben we de modelvoorspellingen geanalyseerd zoals hierboven beschreven.

7.4. Resultaten

7.4.1. Vertrektijden en verblijfsduur

Met de *standaard parameterinstellingen* voorspelde het model dat de ganzen eind maart uit Nederland vertrokken en op weg naar hun broedgebieden vooral gebruik maakten van Est/Tver en Nen. Alle andere pleisterplaatsen werden hoogstens voor een paar dagen gebruikt. Er was echter ook behoorlijke

Predicted schedules



Figuur 7.3. Vertrek van de overwinteringsgebieden uit NL (dagen na 1 maart) en verblijfsduur (dagen) in alle pleisterregio's zoals voorspeld door het model; Ark staat voor Ark/Kom.

variatie in hoe individuen migreerden, welke pleisterplaatsen zij gebruikten en voor hoe lang zij bleven (figuur 7.3).

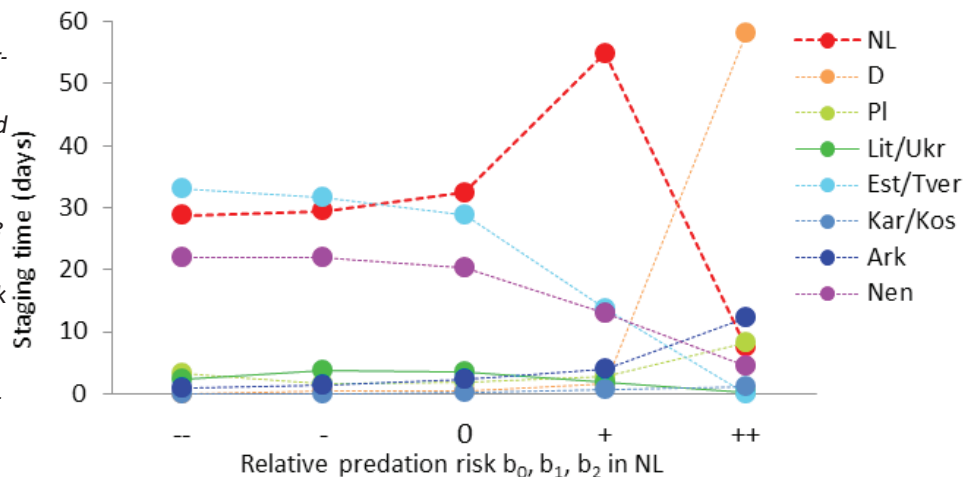
Wanneer het *predatierisico in Nederland veranderde* leidde dit tot veranderingen in vertrektijden en verblijfsduur, vooral wanneer het predatierisico toenam (figuur 7.4). Contra-intuïtief, leidde een hoog predatierisico tot een verlaat vertrek uit Nederland. Dit globale patroon ontstond ook wanneer de drie predatierisicoparameters onafhankelijk van elkaar veranderden (figuur 7.5), met het kwantitatieve verschil dat een toename in foerageerintensiteit-afhankelijk predatierisico (b_2) de grootste gevolgen had voor de vertrektijden. Het langere verblijf in Nederland is dus een direct gevolg van een hoger *predatierisico* – ganzen zijn waakzamer en verminderen hun foerageerintensiteit om de predatiekans te verminderen, maar moeten vervolgens langer blijven om hun lichaamsreserves toch voldoende te laten stijgen voor de volgende stap in de voorjaarstrek.

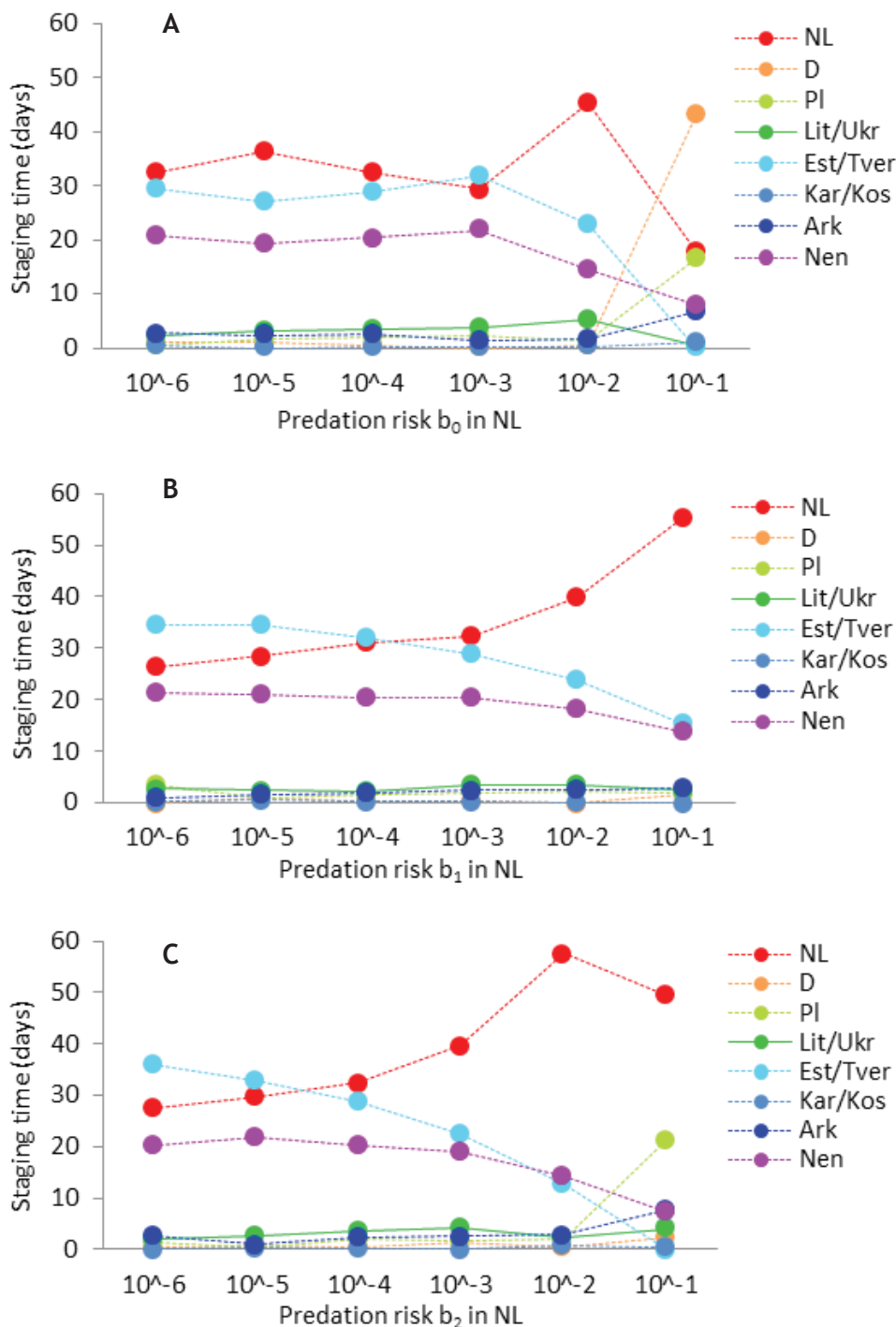
Een langer of korter verblijf in Nederland had ook

gevolgen voor het gebruik van andere pleisterplaatsen: met name Est/Tver en Nen werden veel korter gebruikt wanneer predatierisico in NL toenam. Bij het hoogste predatierisico in NL verlieten de ganzen NL echter heel vroeg en bleven in plaats daarvan in D en, in mindere mate, ook in Ark/Kom, PL en Kar/Kos. Dit werd gezamenlijk veroorzaakt was door het effect op achtergrond predatierisico (b_0) en foerageerintensiteit-afhankelijk predatierisico (b_2) (figuur 7.4, 7.5).

Als *predatierisico op één van de Baltische of Russische pleisterplaatsen veranderde*, leidde dit niet alleen tot veranderingen in verblijfsduur op de beïnvloede pleisterplaatsen, maar ook op andere pleisterplaatsen (figuur 7.6). Bij hogere risico's in Est/Tver en Nen, beide pleisterplaatsen die onder de standaardinstellingen intensief door de gemodelleerde ganzen werden gebruikt, verminderden ganzen hun verblijfsduur daar of sloegen deze plaats volledig over en bleven in plaats daarvan langer in NL en op een andere Russische pleisterplaats (Kar/Kos respectievelijk Ark/Kom). Er waren daarente-

Figuur 7.4. Vertrektijden (uit NL in dagen na 1 maart) en verblijfsduur in overige pleisterregio's (dagen) bij veranderend predatierisico in Nederland in vergelijking met de standaard parameterinstellingen (0). Alle drie de parameters voor predatierisico worden gezamenlijk opgehoogd (+ of ++) of verlaagd (- of --) met een factor van 10 of 100 (voor onafhankelijke veranderingen van b_0 , b_1 en b_2 , zie figuur 7.5).





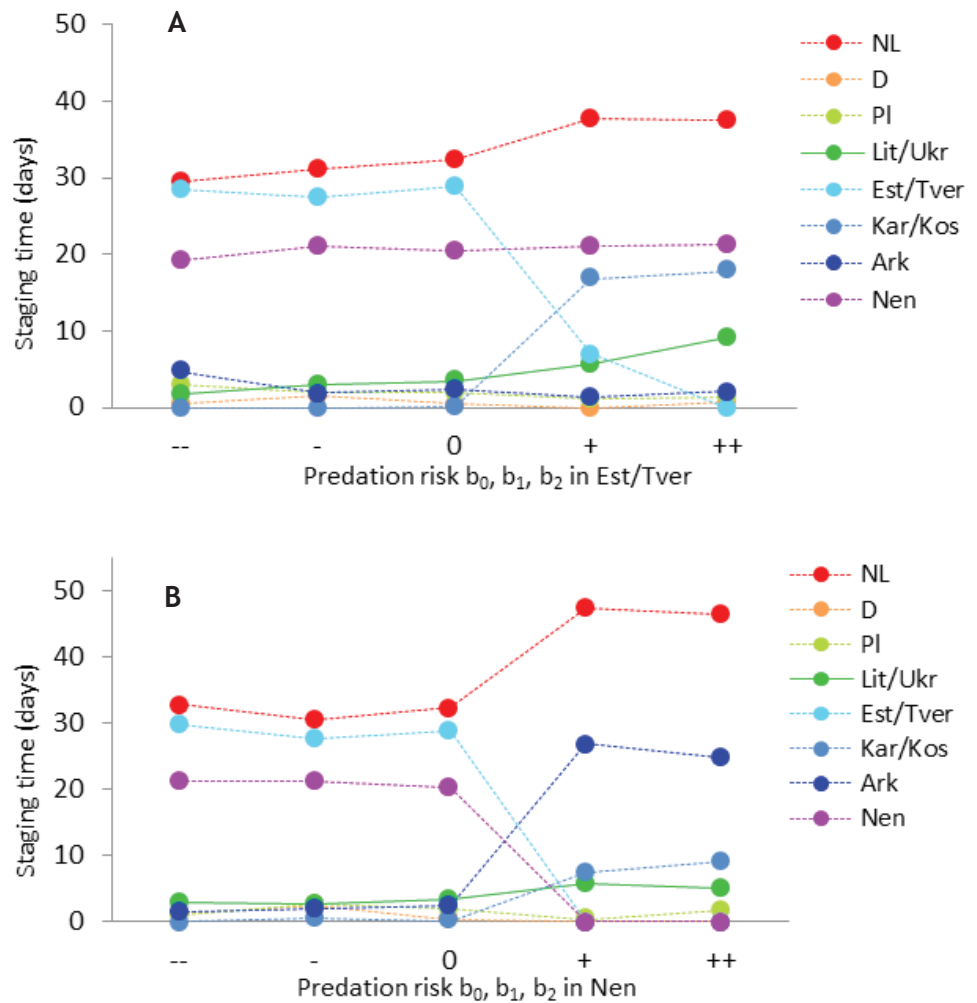
Figuur 7.5. Voorspelde vertrektijden (uit NL in dagen na 1 maart) en verblijfsduur in overige pleisterregio's (dagen) voor veranderingen in de drie individuele parameters voor predatierisico: (a) achtergrond predatierisico b_0 , (b) massa-afhankelijk predatierisico b_1 , en (c) foerageerintensiteit afhankelijk predatierisico b_2 . Standaard-instellingen waren $b_0=10^{-4}$, $b_1=10^{-3}$ en $b_2=10^{-4}$ (tabel 1).

gen maar weinig veranderingen in verblijfsduur bij veranderingen in predatierisico in Kar/Kos en Ark/Kom, pleisterplaatsen met een laag gebruik onder de standaard-instellingen.

Gelijktijdige veranderingen in predatierisico in NL en de Baltische Staten/Rusland. In bovenstaande scenario's hebben we alleen veranderingen op individuele pleisterplaatsen in acht genomen, hoewel in werkelijkheid, jacht en verjagen op meer dan één plaats kunnen voorkomen. Jacht op één of meer Russische pleisterplaatsen kan bijvoorbeeld bovenop versterking via afschot of enig andere beheersmaatregel in NL komen. Daarom is het informatief om ook

naar de effecten van gelijktijdige veranderingen in predatierisico te kijken.

Wanneer we het predatierisico in NL varieerden, terwijl één van de Baltische/Russische pleisterplaatsen - Est/Tver, Kar/Kos, Ark/Kom of Nen - tegelijkertijd een hoog predatierisico had, leidde dit tot grote veranderingen in de keuze voor een pleisterplaats en verblijfsduur (figuur 7.7). Afhankelijk van waar het predatierisico in de Baltische Staten/Rusland hoog was, leidde dit tot een langer of juist korter verblijf in NL. Wanneer predatierisico in Kar/Kos of Ark/Kom hoog was, zorgde een verhoogd predatierisico in NL er voor dat de ganzen aanzienlijk later vertrokken



Figuur 7.6. Voorspelde vertrektijden (uit NL in dagen na 1 maart) en verblijfsduur in overige pleisterregio's (dagen) ten gevolge van veranderingen in predatiedruk in (a) Est/Tver en (b) Nen. Veranderingen in predatierisico in Kar/Kos of Ark/Kom (hadden amper effect niet weergegeven).

(figuur 7.7b-c). Daarentegen leidde een hoog predatierisico in Est/Tver of Nen tot een eerder vertrek uit NL bij een verhoogd predatierisico in NL (figuur 7.7 a-d). Dan werd voorspeld dat de ganzen langer in Lit/Ukr bleven.

7.4.2. Relatie tussen vertrek- en aankomstconditie

De dynamiek van lichaamsreserves liet bij de standaard-instellingen een typisch patroon zien waarbij de ganzen relatief licht bleven gedurende hun gehele verblijf in NL en sterk in gewicht toenamen in beide regio's waar zij lang bleven (figuur 7.8). De toename in lichaamsreserves was met name snel in de laatste regio voor de broedgebieden (Nen).

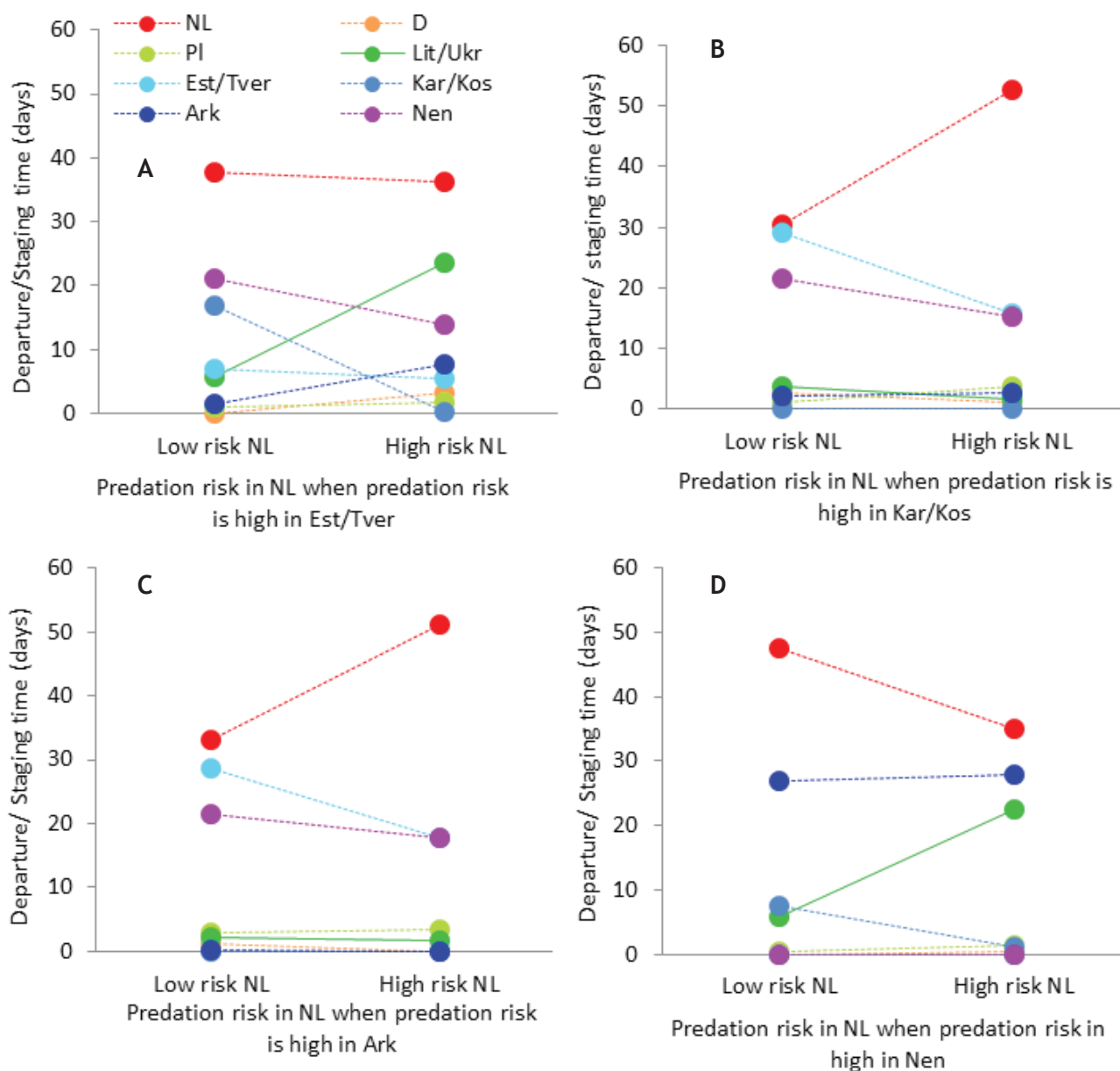
Over het algemeen nam de correlatie tussen de lichaamsconditie bij vertrek (vertrekconditie) van elke pleisterplaats en bij aankomst in de broedgebieden (aankomstconditie) toe naarmate de vogels dichterbij de broedgebieden kwamen. Er is een bijna perfecte correlatie ($\rho \approx 1$) tussen vertrekconditie uit Ark/Kom of Nen en de aankomstconditie in de broedgebieden. De vertrekconditie uit het zuidelijker gelegen Est/Tver vertoont een sterke correlatie ($\rho = 0.4 \dots 0.8$) met de aankomstconditie in de broedgebieden.

Er was echter over het algemeen geen correlatie tussen lichaamsconditie bij vertrek vanuit NL en lichaamsconditie bij aankomst in de broedgebieden. Er waren wel een paar uitzonderingen: wanneer predatierisico verhoogd was in Nen of in één van de combinaties NL&Kar/Kos, NL&Ark/Kom, was er een licht verband tussen vertrekconditie vanuit NL en de conditie bij aankomst in de broedgebieden ($\rho \sim 0.3$), omdat de ganzen dan hun vertrek uit NL zo lang mogelijk uitstelden.

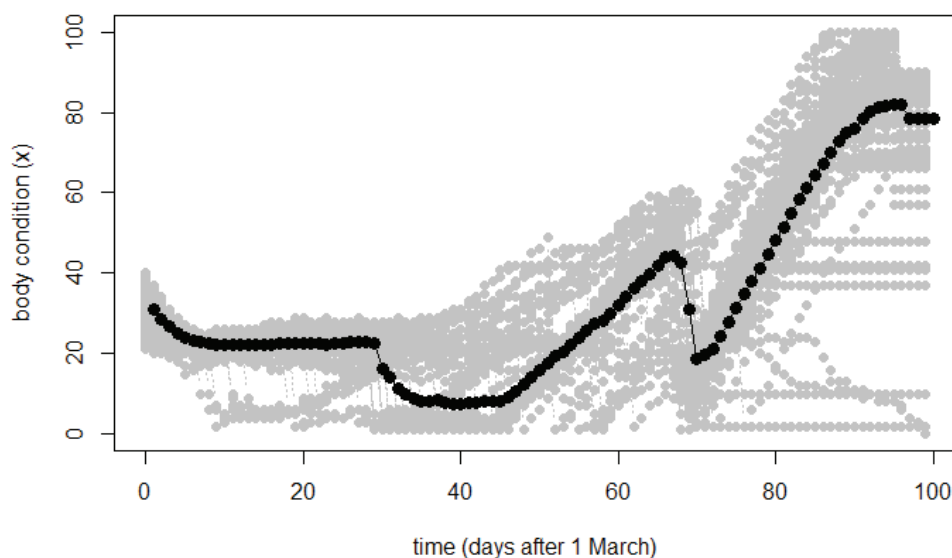
Dit geeft aan dat ganzen over het algemeen verderop tijdens de trek kunnen compenseren voor een lage vertrekconditie uit NL, maar ook dat een goede vertrekconditie niet noodzakelijkerwijs behouden blijft tot aankomst in de broedgebieden. Bovendien suggereert dit dat hoe dichter de ganzen de broedgebieden naderen, hoe minder ruimte er is om te compenseren voor belemmeringen in het foerageren.

7.4.3. Overleving

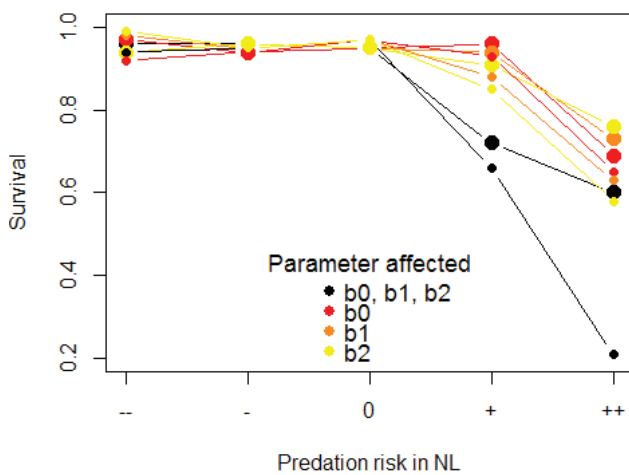
Bij de standaard-instellingen was overleving over het algemeen erg hoog (97%) (figuur 7.9). Veranderingen in predatierisico in NL hadden een sterke en niet lineaire invloed op overleving – bij een verlaagd predatierisico bleef overleving op hetzelfde



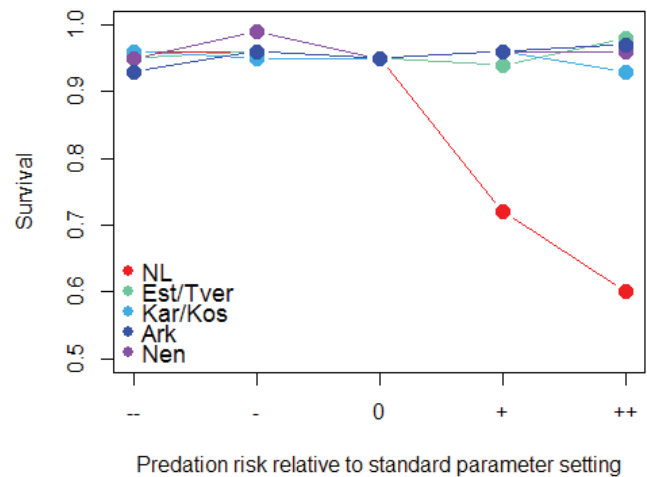
Figuur 7.7. Interactie tussen verandering in predatierisico in NL en een hoog predatierisico in (a) Est/Tver, (b) Kar/Kos, (c) Ark/Kom, en (d) Nen. Ark staat voor Ark/Kom.



Figuur 7.8. De dynamiek van lichaamsreserves zoals voorspeld door het model - zowel voor individuele lichaamsreserves (grijze punten) en het gemiddelde van de populatie (zwarte punten).



Figuur 7.9. Overleving gedurende de gehele voorjaarsstrek bij veranderend predatierisico in NL. Hier werden veranderingen onderzocht voor zowel alle drie de predatieparameters b_0 , b_1 en b_2 gelijktijdig als afzonderlijk. Let wel: kleinere punten zijn voor scenario's met een latere start van het voorjaar (zie Appendix).



Figuur 7.10. Overleving gedurende de gehele voorjaarsstrek wanneer het totale predatierisico (b_0 , b_1 , b_2) verhoogd is in, respectievelijk, NL, Est/Tver, Kar/Kos, Ark/Kom of Nen.

niveau, maar bij een toename in predatierisico daalde de overleving abrupt. Uiteraard was de sterkste daling in overleving zichtbaar wanneer alle drie de predatierisico parameters beïnvloed waren. In dat geval daalde de overleving tot slechts 60%; de gevolgen waren iets minder groot voor veranderingen in massa- en foerageerintensiteit-afhankelijk predatierisico (voor b_1 73% en voor b_2 76%) dan voor veranderingen in achtergrond predatierisico (b_0) (69%).

Eventuele effecten op de overleving waren erg afhankelijk van de mate waarin de ganzen konden reageren op veranderingen in predatierisico – ofwel door foerageerintensiteit te verlagen (zie hieronder) of door naar één van de andere pleisterplaatsen te vliegen. Dit laatste wordt vooral bepaald door de datum waarop andere pleisterplaatsen beschikbaar komen, bijvoorbeeld wanneer het voorjaar daar start. Dus als het voorjaar later start dan in de standaardinstellingen en de ganzen als het ware gedwongen zijn om in NL te blijven onder een verhoogd predatierisico, dan kunnen de gevolgen voor overleving nog veel groter zijn (figuur 7.9).

De overleving bleef ongeveer even hoog als in de standaard parameter set als het predatierisico slechts op één pleisterplaats veranderde (figuur 7.10). De enige uitzondering hierop is NL, waar een hoger predatierisico ook grote gevolgen heeft voor overleving. Dit kan worden verklaard doordat de ganzen risicovolle plaatsen langs de trekroute kunnen vermijden door in plaats daarvan veiligere pleisterplaatsen te gebruiken, maar niet kunnen ontsnappen aan slechte omstandigheden in NL als in geen van de andere pleisterplaatsen het voorjaar al is begonnen.

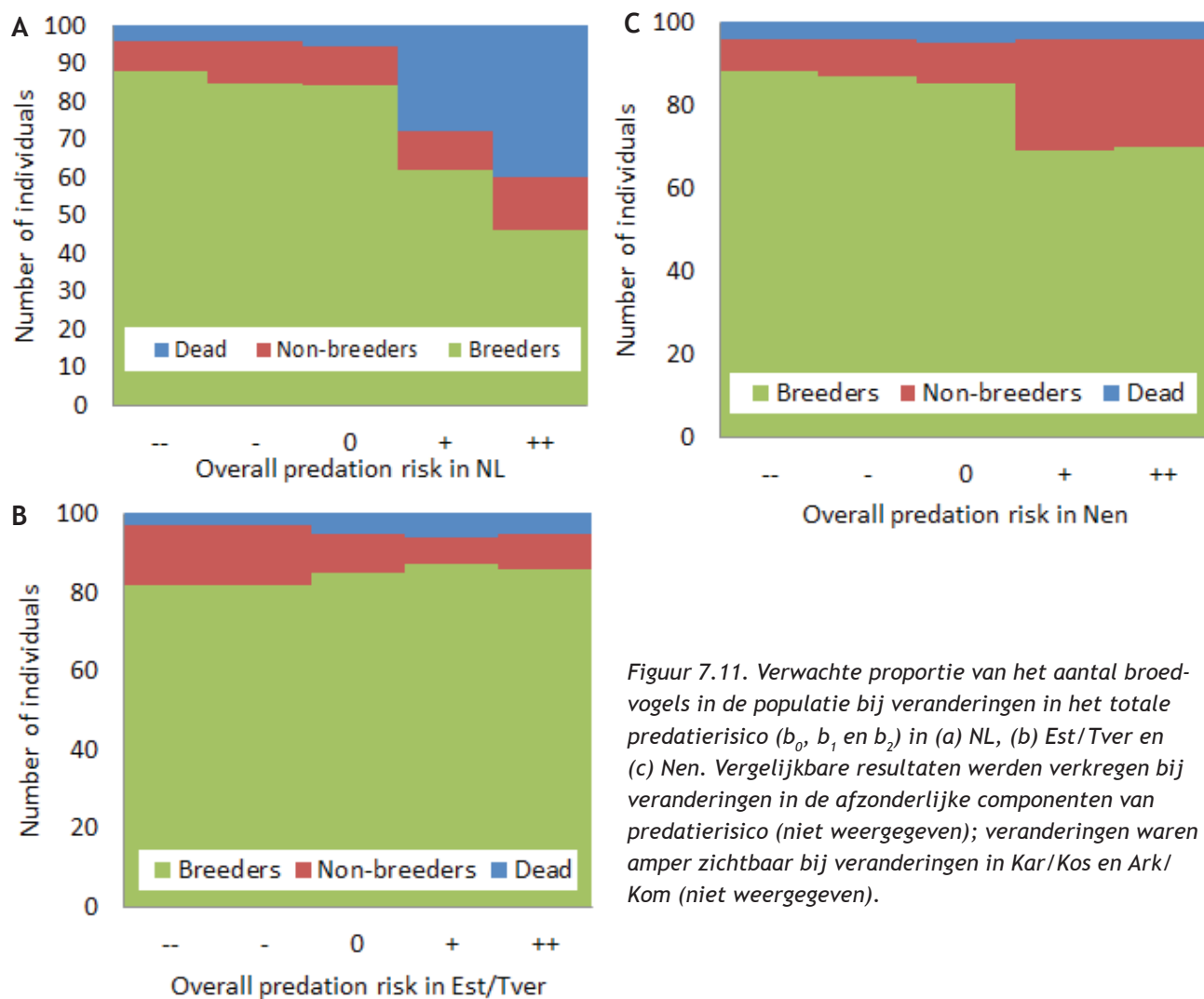
7.4.4. Verwacht broedsucces

Predatierisico had ook een groot effect op het gemiddelde broedsucces. Dit werd deels veroorzaakt door een hogere sterfte, wat leidde tot een kleiner aantal broedvogels in de populatie, maar ook door een toename in het aandeel niet-broedvogels onder de overlevende vogels. Bij verhoging van het predatierisico in NL overleven minder vogels en bovendien daalt onder de vogels die de broedgebieden bereiken het aandeel succesvolle broedvogels licht (figuur 7.11a).

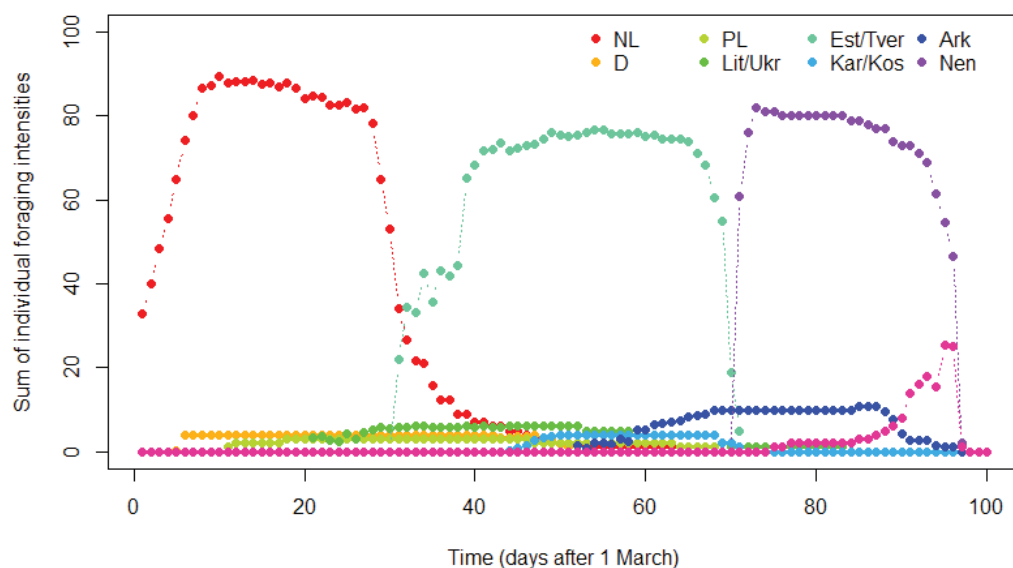
Wanneer predatierisico in de Baltische Staten/Rusland veranderde, had dit meestal geen sterk effect, omdat de ganzen “risicovolle” pleisterplaatsen konden vermijden en in plaats daarvan veiligere pleisterplaatsen konden gebruiken (figuur 7.11b). Een hoger predatierisico in Nen leidde echter tot een toename in het aantal niet-broedvogels (figuur 7.11c) - vogels die niet op tijd in de broedgebieden konden arriveren of die met een te lage lichaamsconditie op de broedgebieden aankwamen om succesvol te kunnen broeden. Dit patroon werd ook zichtbaar wanneer predatierisico in zowel NL als één van de Russische/Baltische pleisterplaatsen werd verhoogd. In het extreme geval waarbij alle Russische/Baltische pleisterplaatsen een verhoogd predatierisico hadden, leidde dit tot een volledige mislukking van alle broedpogingen, ongeacht het predatierisico in NL (niet weergegeven).

7.4.5. Schade in Nederland

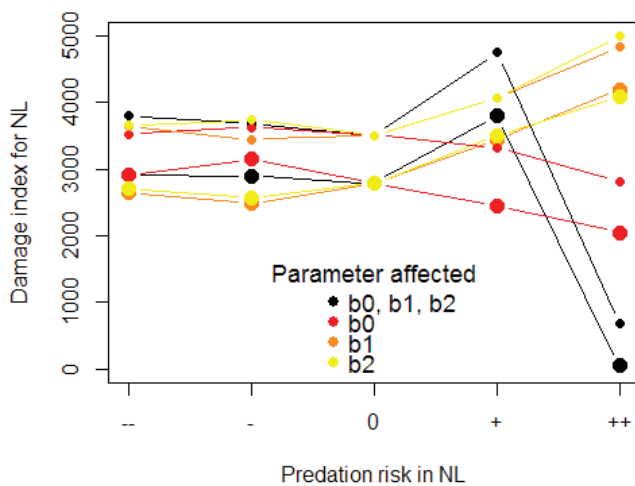
De gesommeerde foerageerintensiteit op elke pleisterplaats weerspiegelt de keuze van trekroutes, maar laat ook zien welke plaatsen vooral voor het opvetten werden gebruikt (figuur 7.12). In het standaardscen-



Figuur 7.11. Verwachte proportie van het aantal broedvogels in de populatie bij veranderingen in het totale predatierisico (b_0 , b_1 en b_2) in (a) NL, (b) Est/Tver en (c) Nen. Vergelijkbare resultaten werden verkregen bij veranderingen in de afzonderlijke componenten van predatierisico (niet weergegeven); veranderingen waren amper zichtbaar bij veranderingen in Kar/Kos en Ark/Kom (niet weergegeven).



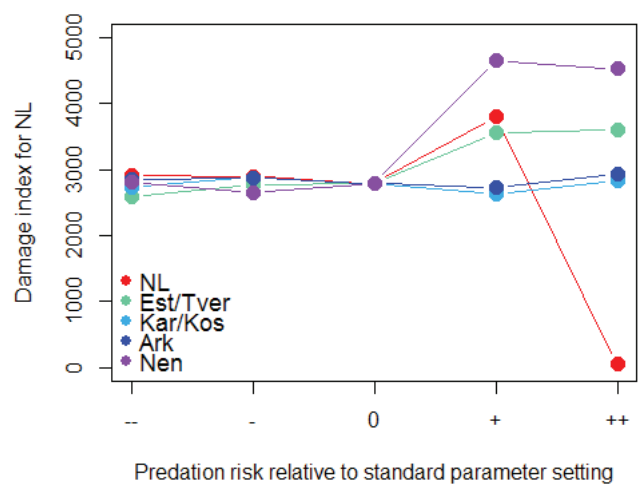
Figuur 7.12. De som van individuele foerageerintensiteiten per regio als een index voor de schade die ganzen kunnen veroorzaken tijdens het foerageren. Ark staat voor Ark/Kom.



Figuur 7.13. Schade in NL bij veranderend predatierisico in NL. 0 is de standaardset, bij -- en - zijn de parameters b_0 , b_1 en b_2 met een factor 100 resp. 10 verlaagd, en bij ++ en + met een factor 100 resp. 10 verhoogd.

nario grazen de ganzen intensief in NL en Est/Tver om zich voor te bereiden op de trek en in Nen als voorbereiding op het broeden.

De schade-index neemt aanzienlijk toe wanneer het predatierisico in NL wordt verhoogd, vooral als dit de parameterwaarden b_1 en b_2 betreft (figuur 7.13). Als alle drie de predatie-parameteren nog verder worden verhoogd, gaat de schade sterk omlaag. Dit wordt veroorzaakt door wegtrek naar D, die echter gepaard gaat met dramatisch hoge sterfte (en een enigszins lager broedsucces). Bij een veranderd predatierisico in de Baltische of Russische pleisterplaatsen, weerspiegelt de schade-index in NL de veranderingen in verblijfsduur (zie hierboven): als predatierisico op één van de Russische pleisterplaatsen verhoogd is, blijven en foerageren de ganzen langer in NL, waardoor meer schade wordt veroorzaakt (figuur 14). Dit is met name het geval voor Nen en in iets mindere mate voor Est/Tver – pleisterplaatsen die veel gebruikt werden door de ganzen bij de standaard-instellingen – waarbij een verhoogd predatierisico aldaar leidt tot (veel) meer schade in NL. Daarentegen wordt een dergelijk effect niet gevonden bij veranderingen in predatierisico in Kar/Kos en Ark/Kom, plaatsen die onder de standaard-instellingen weinig worden gebruikt. De grootte van de schade in NL hangt dus af van waar predatierisico elders langs de trekroute is veranderd.

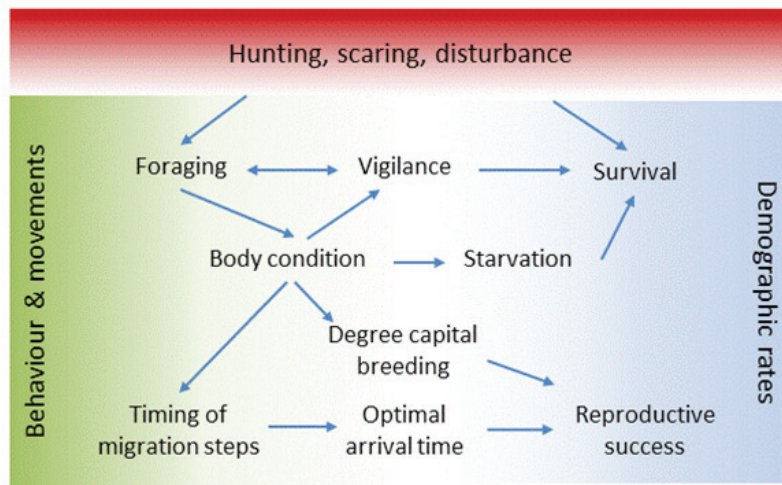


Figuur 7.14. Totale schade-index voor Nederland als gevolg van een toename in het totale predatierisico (b_0 , b_1 , b_2) in NL, Est/Tver, Kar/Kos, Ark/Kom of Nen. Hoewel een hoger predatierisico in Kar/Kos en Ark/Kom amper effect had op de schade in NL, leidde een verhoogd predatierisico in NL, Est/Tver en Nen wel tot een aanzienlijke toename in de schade in NL. De schade wordt alleen lager bij een erg hoog predatierisico in NL, maar dit komt vooral door een zeer hoge sterfte. 0 is de standaardinstelling, bij -- en - zijn de parameters b_0 , b_1 en b_2 met een factor 100 resp. 10 verlaagd, en bij ++ en + met een factor 100 resp. 10 verhoogd.

7.5. Discussie

7.5.1. Potentiële effecten verstoring met afschot en jacht

We hebben verkend welke effecten verstoring met afschot in NL en jacht elders langs de trekroute kunnen hebben op de voorjaarstrek van Kolganzen. Deze effecten blijken aanzienlijk te kunnen zijn op (a) trekgedrag (de keuze voor pleisterplaatsen, vertrektijden en verblijfsduur), (b) de dynamiek van foerageren en lichaamsreserves en (c) overleving en verwacht broedsucces. Dit is dus een verzameling van directe en indirecte (niet-dodelijke) consequenties van verstoring met afschot in NL en jacht elders langs de trekroute (figuur 7.15). Gebeurtenissen en omstandigheden op een bepaalde pleisterplaats kunnen verregaande gevolgen hebben, niet alleen voor het gedrag op en het gebruik van de desbetreffende pleisterplaats, maar ook voor gedrag op en het gebruik van andere pleisterplaatsen. Het verhogen van het predatierisico in NL vermindert bijvoorbeeld over het algemeen de foerageerintensiteit, maar het leidt ook tot uitstel van het vertrek van de ganzen uit NL en korter gebruik van de pleisterplaatsen verderop langs de trekroute. Verder zijn de specifieke gevolgen van het veranderen van het predatierisico ook afhankelijk van de identiteit van de pleisterplaatsen waar de veranderingen plaatsvonden, en de grootte van deze veranderingen.



Figuur 7.15. Schematisch overzicht van directe en indirecte effecten van afschot en jacht door verstoring. Uiteraard kan afschot en jacht de overleving van vogels verminderen wanneer zij geschoten worden. Afschot en jacht beïnvloedt foeragegedrag en alertheid, welke tegen elkaar worden afgewogen: als vogels meer (intensiever) foerageren, zullen zij hun lichaamsreserves snel aanvullen en naar de volgende pleisterplaats gaan, waardoor ze uiteindelijk op tijd in de broedgebieden zullen arriveren. Anderzijds, als vogels meer alert zijn, kunnen zij aan afschot ontkomen, maar het duurt dan (veel) langer om hun lichaamsreserves aan te vullen, wat de voortgang van de trek vertraagt en mogelijk ook hun broedsucces in gevaar brengt door hun aankomst in de broedgebieden te vertragen.

Uiteraard geldt dat hoe hoger het predatierisico was, hoe sterker de gevolgen waren. Overleving werd bijvoorbeeld minder bij een verhoogd predatierisico in NL. Het was echter wel van belang waar op de trekroute predatierisico veranderde.

Alle voorspellingen in ons model zijn gemaakt op basis van de expliciete aanname dat ganzen “alwetend” zijn wat betreft de omstandigheden op alle pleisterplaatsen, ook die welke ze later op de trek zouden bezoeken, en dat hun gedrag de optimale respons was op deze omstandigheden. We denken dat andere studies deze aannames ondersteunen in de zin dat ganzen nieuwe omstandigheden kunnen leren, hun gedrag daarop aan kunnen passen en ook nieuw trekgedrag relatief snel binnen de populatie kunnen overdragen. Onder het andere uiterste dat de ganzen totaal zouden worden verrast door de veranderde omstandigheden, zouden de gevolgen nog veel groter zijn (Klaassen *et al.* 2006). Onze resultaten geven dus een optimistisch beeld van de consequenties van verstoring en jacht en deze kunnen groter zijn als zulke veranderingen nieuw en/of abrupt zijn.

7.5.2. Keuze voor pleisterplaatsen en timing van migratiestappen

Veranderingen in predatierisico hebben effect op zowel de *timing* van de migratiestappen als de keuze voor pleisterplaatsen. Vertrek vanuit NL was aanzienlijk vertraagd als het predatierisico op die locatie hoger was. Dit kan op het eerste gezicht contra-intuïtief lijken, maar het is een gevolg van de lagere foerageerintensiteit waarmee ganzen proberen om

het effect van het hogere predatierisico te beperken. Ze hebben daardoor meer tijd nodig om voldoende lichaamsreserves op te bouwen voor de volgende stap in de trek. Ook (de verwachting op) een hoger predatierisico op de Baltische of Russische pleisterplaatsen leidde echter tot latere vertrektijden vanuit NL. In dit geval is een laat vertrek vanuit NL juist een strategie om de tijd te minimaliseren op pleisterplaatsen met een hoog risico of om deze plaatsen geheel te vermijden en om langer op andere, veiliger pleisterplaatsen te verblijven. Een dergelijke strategie is in NL niet mogelijk zolang het voorjaar nog niet is begonnen op de andere pleisterplaatsen (bijvoorbeeld D). Als de ganzen eenmaal hebben gekozen voor het interen op hun reserves onder (extreem) hoog predatierisico in NL, wordt het moeilijk om uit NL weg te trekken zelfs als de omstandigheden elders inmiddels zijn verbeterd door het intredende voorjaar.

Zulke veranderingen in verblijfsduur op pleisterplaatsen, die uiteindelijk kunnen resulteren in alternatieve trekroutes, zijn in diverse eerdere studies gezien. Alaskastrandlopers hebben hun trekroutes veranderd sinds populaties van roofvogels zich hebben hersteld (Ydenberg *et al.* 2004). Kleine Rietganzen veranderden hun verblijfsduur onder druk van verjaging op pleisterplaatsen (Klaassen *et al.* 2006) of door klimaatverandering waardoor de start van het voorjaar veranderde (Bauer *et al.* 2008). Jonker *et al.* (2010) suggereren dat een verhoogd predatierisico door toegenomen aantallen Zeearenden halverwege hun trekroute een mogelijke reden is voor

Brandganzen om hun vertrek vanuit hun overwinteringsgebied in Nederland uit te stellen.

7.5.3. De dynamiek van foerageren en lichaamsreserves

Het predatierisico bestaat uit verschillende componenten, overeenkomend met een basis-predatierisico (onafhankelijk van attributen van de vogel), een component afhankelijk van de foerageerintensiteit (of de vogel de predator ontdekt) en een component afhankelijk van het gewicht (of de vogel de predator kan ontwijken). Wanneer de foerageerintensiteitsafhankelijke component van predatierisico is verhoogd, reageren ganzen hierop door hun foerageerintensiteit te verlagen. Vergelijkbaar, als de massaafhankelijke component is verhoogd, probeerden de ganzen zolang mogelijk zo licht mogelijk te blijven. Beiden aspecten staan dan de voorbereidingen voor de trek in de weg, om dat de daarvoor benodigde lichaamsreserves niet voldoende op peil zijn.

Uiteraard hangen deze resultaten af van onze aanname in het model dat verstoring met afschot en jacht één of meerdere componenten van predatierisico verhoogt en dat predatierisico toeneemt met zowel een hoger lichaamsgewicht als intensiever foerageergedrag (Witter & Cuthill 1993). We denken dat deze aannames tamelijk goed worden ondersteund door eerdere studies. Als Sneeuwganzen werden verstoord door jacht vlogen ze herhaaldelijk weg en werden ze tijdens het foerageren onderbroken, waardoor ze (netto) minder energie verkregen dan ganzen die niet werden verstoord (Béchet *et al.* 2004). Zelfs als er geen afschot is, maar alleen maar verstoring, zullen de meeste van onze resultaten standhouden (behalve voor overleving, die hoger zal zijn) omdat de ganzen het risico vermoedelijk nog steeds als levensbedreigend zien en zullen reageren door hun gedrag aan te passen, zoals aangegeven bij de niet-dodelijke effecten van jacht (Julliet *et al.* 2012).

Het verminderd foerageren bij meer verstoring met afschot en jacht kan dus worden veroorzaakt door zowel hogere niveaus van waakzaamheid als door regelmatig opvliegen, die beide de effectieve foerageertijd reduceren. We erkennen dat er mogelijk andere factoren zijn die het effect van predatierisico op foerageerintensiteit kunnen veranderen: het fysieke landschap kan waargenomen predatierisico's veranderen, er kunnen verschillen zijn binnen groepen ganzen, bijvoorbeeld dat individuen in het midden van de groep nog steeds ongestoord kunnen foerageren terwijl degenen aan de buitenkanten het gros van de tijd waakzaam zijn. De reactie van de vogels zal ook afhangen van waar ze zich bevinden in de balans tussen verhongeren en blootstellen aan predatie (magere vogels zullen bijvoorbeeld bereid zijn om meer risico's te nemen).

7.5.4. Demografische consequenties - overleving en broedsucces

Onze resultaten hebben laten zien dat overleving hoog kan blijven, zelfs bij een verhoogd predatierisico wanneer slechts één pleisterplaats beïnvloed is, zolang deze plaats niet NL is of als de toename slechts beperkt is. De ganzen kunnen dan hun gedrag aanpassen en het risico op sterfte minimaliseren. Als een combinatie van pleisterplaatsen beïnvloed is of als NL of Nen (de eerste en laatste pleisterplaats) een hoog predatierisico hebben, dalen de overleving of het broedsucces echter aanzienlijk. Dit komt doordat er in NL veel minder uitwijkmogelijkheden zijn (omdat het voorjaar nog moet beginnen op andere pleisterplaatsen). Met toenemende klimaatverandering met zachtere winters kunnen D en PL in de toekomst wellicht eerder beschikbaar komen voor Kolganzen en zullen de effecten van verstoring met afschot naar verwachting minder dramatisch worden. Gebruik van de laatste pleisterplaats voor de broedgebieden (Nen) is ook belangrijk voor een succesvol broedseizoen, omdat er dan slechts een korte laatste vlucht nodig is en de vogels met veel reserves op de broedgebieden kunnen aankomen.

Kortom, een algemeen resultaat van onze studie is dat voor ganzen die de voorjaarstrek naar Arctisch Rusland overleven, predatierisico in NL tot een gewijzigde verblijfsduur in NL leidt en dat predatierisico op de Russische/Baltische pleisterplaatsen vooral invloed heeft op het broedsucces.

Deze bevindingen geven aan dat ganzen een aanzienlijke potentie hebben om te compenseren voor nadelige omstandigheden op eerdere pleisterplaatsen tijdens hun trekroute, maar dat de potentie om te compenseren afneemt naarmate ze dichter bij de broedgebieden komen. Het ontbreken van deze compensatiemogelijkheid komt aan het licht bij (ganzen) soorten die geen of slechts enkele tussenliggende pleisterplaatsen hebben en die dus de mogelijkheid missen om te corrigeren voor "foute" beslissingen, zoals een laat vertrek vanuit hun overwinteringsgebied (Ebbinge & Spaans 1995, Clausen & Clausen 2013).

Er is enige discussie of jacht danwel afschot echt een effectieve maatregel kan zijn om populatiegrootte te beheersen. Dit zal afhangen van de grootte van de populatie. Bij kleine populaties leidt een verandering in afschotintensiteit tot een meetbaar verschil in de procentuele sterfte en heeft direct een effect op de populatieontwikkeling (Ebbinge 1991). Dit komt doordat afschotmortaliteit bij ganzen additief is (d.w.z. bovenop de natuurlijke mortaliteit komt) (Francis *et al.* 1992, Menu *et al.* 2002). Als de populatie te

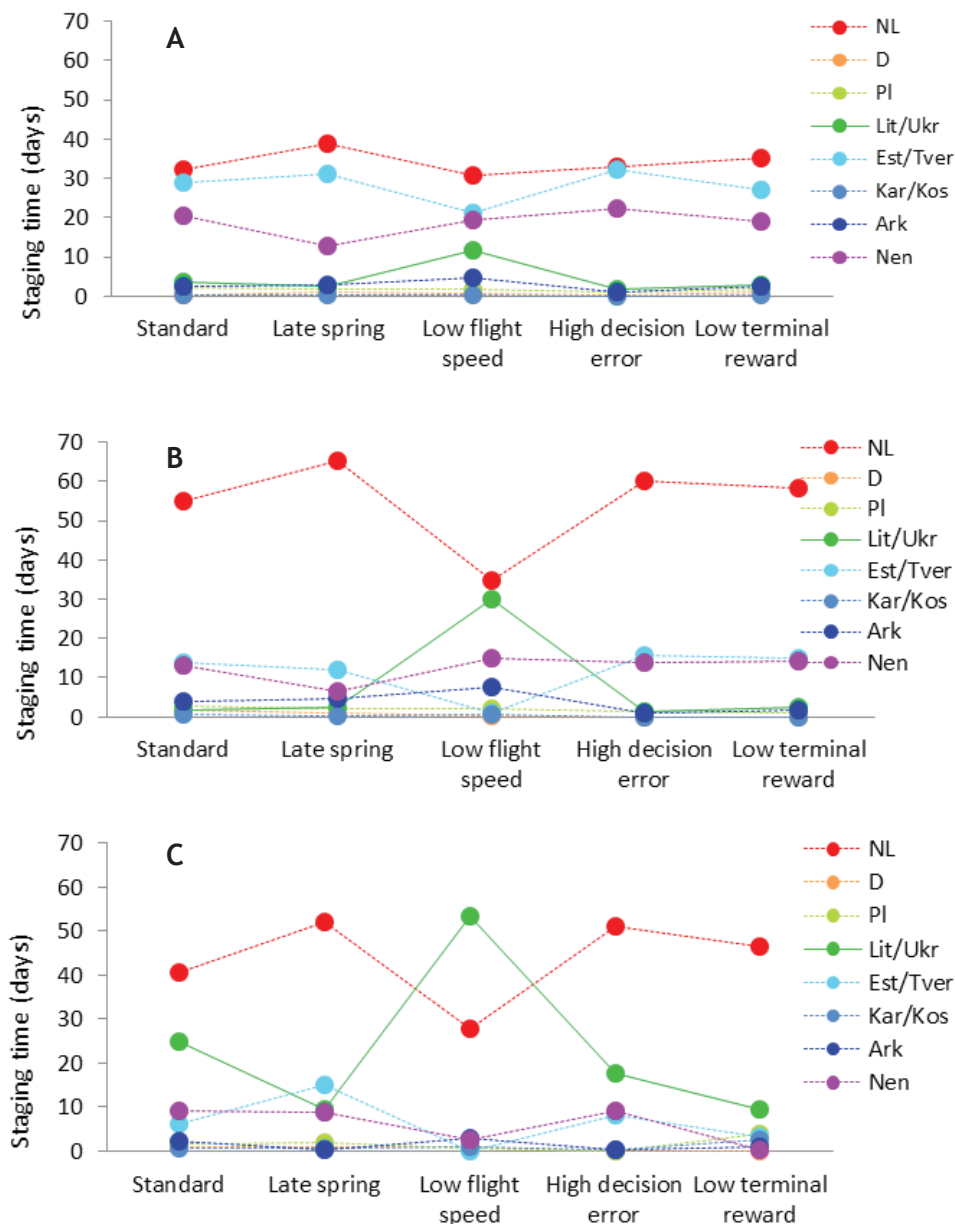
groot is geworden moet de afschotintensiteit echter enorm zijn om nog effect te hebben. In het geval van de Sneeuwgans, waarvan in Noord-Amerika enkele populaties in de laatste decennia zeer sterk zijn gegroeid, hebben studies aangetoond dat jacht tijdens de voorjaars trek de aanwas van jongen in de populatie kan verminderen (Morrisette *et al.* 2010), mogelijk door niet-dodelijke effecten (Julliet *et al.* 2012). Maar bij dergelijke zeer grote populaties blijkt een toename van de jacht geen effectieve maatregel meer om populatiegrootte te beheersen (Koons *et al.* 2014).

7.6. Conclusies

- Met een gedragsgebaseerd model hebben we de gevolgen van verstoring met afschot/ jacht op de voorjaars trek van Kolganzen onderzocht. Daarbij hebben we gekeken naar het trekgedrag, de dy-

namiek van lichaamsreserves, de overleving en het verwachte broedsucces. Hierbij wordt er van uitgegaan dat de ganzen verstoring (door begeleidend afschot) en jacht ervaren als een verhoogd predatierisico en hun gedrag daarop aanpassen.

- De voorspelde gevolgen blijken afhankelijk van de locatie binnen de trekroute waar verstoring door middel van afschot/ jacht plaatsvindt.
- Afschot/ jacht vroeg in de trekroute veranderde voornamelijk de keuze voor c.q. verblijfsduur op pleisterplaatsen en de overleving, terwijl het broedsucces sterker werd beïnvloed naarmate afschot/jacht dicht bij de broedgebieden werd uitgevoerd.
- De conditie van de ganzen bij vertrek uit Nederland heeft weinig effect op de conditie bij aankomst in de broedgebieden, terwijl de conditie bij vertrek vanuit pleisterplaatsen verderop langs de trekroute hier wel effect op heeft.



Figuur 7.16. Vertrektijden (uit NL in dagen na 1 maart) en verblijfsduur in overige pleisterregio's (dagen) voor verschillende parameter instellingen. (a) Predatierisico in NL is gelijk aan die in de standaardinstellingen. (b) Predatierisico in NL is verhoogd. (c) Predatierisico op alle Baltische/Russische pleisterplaatsen is verhoogd. Ark staat voor Ark/Kom.

- Onze resultaten laten zien dat een verhoging van het predatierisico in Nederland (NL) leidt tot een langere verblijfsduur in NL, maar ook dat (de verwachting van) een hoger predatierisico in de Baltische of Russische pleisterplaatsen leidt tot latere vertrektijden vanuit NL. Beiden zijn strategieën om het predatierisico te minimaliseren door óf minder intensief te foerageren óf plaatsen met een hoog risico te vermijden. Een langer verblijf in NL betekent dat foerageren over een langere periode plaatsvindt en dus dat de totale schade in NL hoger zal zijn. Daarom kan het verhogen van het predatierisico in NL leiden tot het contra-intuïtieve resultaat dat hierdoor de schade toe- in plaats afneemt.
- Bij een extreme verhoging van het predatierisico in NL verlaten de ganzen NL en vertrekken naar Duitsland (D); dit gaat echter gepaard met een dramatisch lage overleving alsmede een verlaagd broedsucces, omdat de omstandigheden in D pas later in het voorjaar geschikt worden om op te vetten.

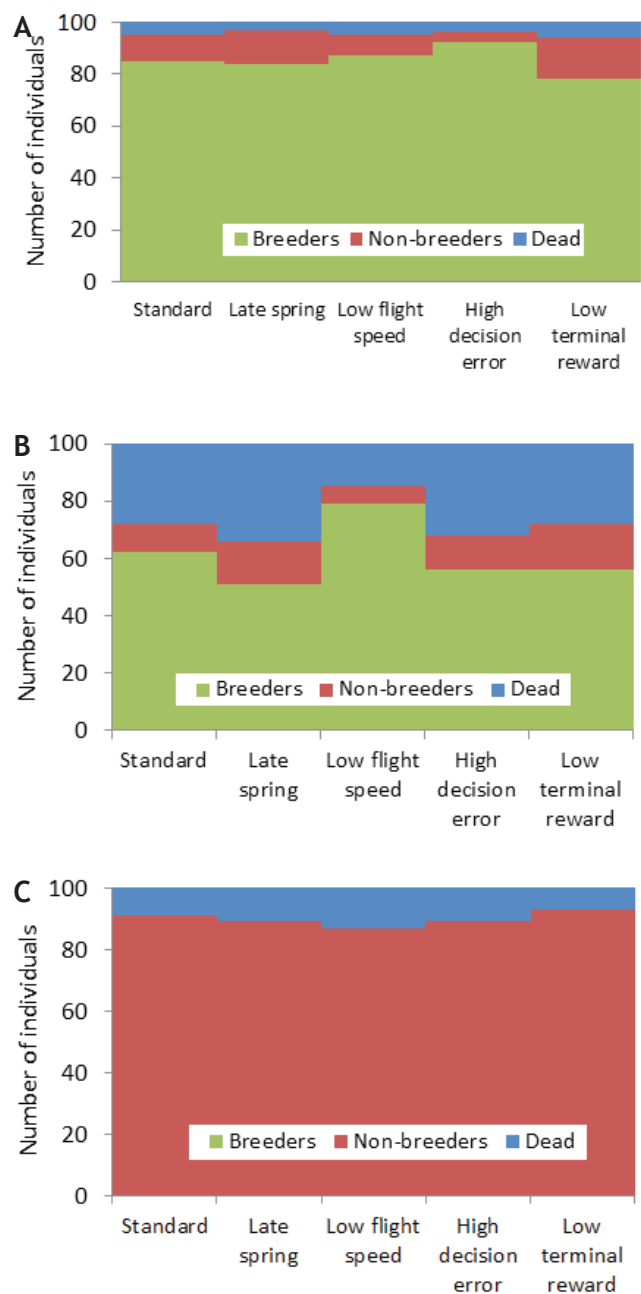
7.7. Dankwoord

Wij bedanken Sabrina van der Kraats voor haar hulp bij het parameteriseren van het model en Mitra Shariati Najafabadi voor het maken van figuur 7.1.

7.8. Appendix A1

De gevoeligheid van het model werd getest voor verschillende parameters: predatierisico (zie resultaten), start van het voorjaar (zie ook figuur 7.9), eindbeloning, vliegsnelheid en beslissingsfout. De invloed van de start van het voorjaar werd getest door de start tien dagen later te laten plaatsvinden voor elke pleisterplaats, zodat voedsel tien dagen later pas beschikbaar kwam in vergelijking met de standaardinstellingen. De eindbeloning werd gehalveerd om te kijken of vogels meer op overleving zouden inzetten dan het op tijd op de broedgebieden arriveren. De effecten van vliegsnelheid werd bekeken door de snelheid te verlagen van 1440 km/dag naar 1296 km/dag, gebaseerd op waardes gegeven door Guillemain *et al.* (2007). Tot slot veranderden we de beslissingsfout van 1000 naar 2000 om te zien of in welke mate het gedrag van de vogels verder zou afwijken van het optimale gedrag indien er meer ruimte is voor het maken van fouten.

De effecten van het veranderen van de start van het voorjaar, vliegsnelheid, beslissingsfout en eindbeloning op vertrektijden, verblijfsduur en broedsucces zijn te vinden in figuur A1 en A2. De grootte van deze



Figuur 7.17. Het aantal broedpogingen voor verschillende parameter instellingen. (a) Predatierisico in NL is gelijk aan die in de standaardinstellingen. (b) Predatierisico in NL is verhoogd. (c) Predatierisico op alle Baltische/Russische pleisterplaatsen is verhoogd.

effecten hangt af van het scenario, dus hebben we drie verschillende scenario's gebruikt: a) standaard predatierisico in Nederland, b) verhoogd predatierisico in Nederland en c) verhoogd predatierisico op alle Baltische/Russische pleisterplaatsen.

Wanneer het voorjaar tien dagen later startte, bleven de ganzen in alle scenario's langer in Nederland (figuur 7.16). Het verlagen van de vliegsnelheid naar 1296 km/dag leidde tot een eerder vertrek vanuit Nederland en tot een langere verblijfsduur in Lit/

Ukr. Daarnaast leidde een lagere vliegsnelheid in scenario b en c tot een nog eerder vertrek vanuit Nederland en tot een daarmee gepaard gaande verandering van verblijf op Est/Tver (en volgende pleisterplaatsen) naar een verblijf op Lit/Ukr. Het verhogen van de waarde voor de beslissingsfout resulteerde in een langere verblijfsduur in Nederland en Est/Tver. Het verlagen van de eindbeloning beïn-

vloedde de verblijfsduur in Nederland en Lit/Ukr.

Over het algemeen werd het broedsucces niet beïnvloed door veranderingen in bovengenoemde parameters, maar er was één uitzondering: een lagere vliegsnelheid bij een verhoogd predatierisico in Nederland leidde tot een hoger aandeel broedvogels (figuur 7.17b).

8. Moedwillig verstoren van ganzen

Bart A. Nolet & Arie J. van Noordwijk, Nederlands Instituut voor Ecologie (NIOO-KNAW)

8.1. Inleiding

Nederland is een belangrijke overwinteringsplaats voor veel watervogels. Dit is te verklaren door een combinatie van gematigde winters, een groot voedselaanbod en waterrijke gebieden. De wateren gebruiken de vogels niet alleen om te drinken, maar ook om veilig op te slapen. De meeste herbivore watervogels (o.a. zwanen, ganzen en Smienten) zijn in de laatste 50 jaar sterk in aantal toegenomen, deels door verminderde jachtdruk (Ebbing 1991) en deels door een beter voedselaanbod (van Eerden *et al.* 2005). Met deze toename in aantallen vogels is ook het conflict met de agrarische sector toegenomen. In 2012/13 ging het om een totale onkostenpost van ongeveer 25 miljoen euro (Guldmond & Rijk 2012). In de periode 2005/06 – 2013/14 werd een nieuw beleid gehanteerd met opvanggebieden, het zgn. Beleidskader Faunabeheer (Kwak *et al.* 2008, van der Zee *et al.* 2009). Boeren binnen opvanggebieden kregen vooraf compensatie uitbetaald om ganzen en Smienten ongestoord op hun land te laten foerageren. Ongestoord wil hier zeggen dat de vogels niet moedwillig worden verstoord. Verstoringen door andere oorzaken, zoals natuurlijke predatoren (of wat daar op lijkt) en toevallig passerende mensen of voertuigen ('toevallige' verstoringen) bleven veelal optreden (Kleijn *et al.* 2009). Buiten de opvanggebieden mochten de vogels worden verstoord met behulp van flankerend afschot ('moedwillige' verstoringen), om de ganzen zoveel mogelijk naar de opvanggebieden te verjagen.

Een veel gehoord argument is dat het onverstandig is om ganzen te verstoren, aangezien het zou betekenen dat ze meer vliegen en dus meer moeten eten om de extra vlieggkosten te compenseren. Sinds de invoering van het opvangbeleid nam het aandeel van "gansdagen" binnen de opvanggebieden niet toe en varieerde per winter van 55-59%, hetgeen suggereert dat de ganzen zich niet naar de opvanggebieden lieten verjagen (Schekkerman *et al.* 2014). Verstoring zou dan alleen maar de schade vergroten, niet zozeer lokaal (op het betreffende perceel), maar wel globaal (in het gebied als geheel). Kwantitatieve gegevens daarover ontbreken echter. Daarom hebben we een rekenexercitie gedaan waarin we op basis van een eerder ontwikkeld energetisch model doorrekenen hoeveel tijd ganzen per dag extra moeten foerageren om moedwillige verstoring te compenseren (figuur 8.1). Dit levert tegelijkertijd inzicht op bij welke moedwillige verstoringssintensiteit de vogels er niet

meer in slagen om in energiebalans te zijn. Daarbij maken we gebruik van buitenlandse studies, waarin de verstoringssintensiteit (Béchet *et al.* 2004) en de reactie op verstoring (Bélanger & Bédard 1990) werden bepaald.

8.2. Methode

We gebruiken zowel een simpel als een meer realistisch model om bij Kolganzen de toename in foerageertijd als gevolg van de extra vlieggkosten bij verstoring te berekenen. Er zijn naar ons weten geen kwantitatieve gegevens bekend over frequentie van en de reactie op verstoring van overwinterende ganzen in Nederland (noch van Kolgans, noch andere soorten). Daarom hebben we gebruik gemaakt van studies aan Grote Sneeuwganzen (*Anser caerulescens atlanticus*) in zuidelijk Quebec in Canada. Hieruit blijkt dat deze ganzen 1.7 maal per uur niet-moedwillig ('toevallig') worden verstoord (tabel 2 in Béchet *et al.* 2004) en gemiddeld 56 resp. 726 seconden vliegen na een toevallige danwel moedwillige verstoring (Bélanger & Bédard 1990).

8.2.1. Simpel model

In het simpele model nemen we aan dat de ganzen de gehele winter in energiebalans zijn. Dit betekent dat de dagelijkse energieopname (MEI , J dag⁻¹) gelijk is aan de dagelijkse energieuitgave (DEE , J dag⁻¹). Een etmaal ($T = 86.400$ s dag⁻¹) wordt opgesplitst in tijd besteed aan rusten, foerageren en vliegen (T_v , s dag⁻¹) en foerageren (T_f , s dag⁻¹).

De dagelijkse energieopname (MEI) is het produkt van de opnamesnelheid f (J s⁻¹), die afhankelijk is van de grashoogte (zie appendix 1a) en de dagelijkse foerageertijd T_f :

$$MEI = f \cdot T_f$$

De dagelijkse energieuitgave (DEE) is:

$$DEE = (T - T_f - T_v)RMR + T_f \cdot FMR + T_v \cdot VMR$$

waarbij RMR (J s⁻¹), FMR (J s⁻¹) en VMR (J s⁻¹) het metabolisme tijdens respectievelijk rusten, foerageren en vliegen is.

Als de gans is energetisch in balans ($MEI = DEE$) is, is de benodigde foerageertijd T_f^* gelijk aan:

$$T_f^* = \frac{(T - T_v)RMR + T_v \cdot VMR}{f - (FMR - RMR)} = \frac{T \cdot RMR + T_v \cdot (VMR - RMR)}{f - (FMR - RMR)} = \frac{T \cdot RMR}{f - (FMR - RMR)} + \frac{T_v \cdot (VMR - RMR)}{f - (FMR - RMR)}$$

Aangezien de eerste term van de rechterzijde van de vergelijking een constante is, kunnen we ook schrijven:

$$T_f^* = c + \frac{T_v \cdot (VMR - RMR)}{f - (FMR - RMR)}$$

Verstoring van ganzen heeft twee effecten. Het primaire effect is dat het extra vliegen ten koste gaat van rusten, dus de energetische kosten van verstoring zijn gelijk aan de vliegtijd maal het verschil in metabolisme tussen vliegen en rusten ($T_v \cdot (VMR - RMR)$). Het secundaire effect is dat er extra foerageertijd nodig is om die extra energetische kosten bij elkaar te eten. Deze extra foerageertijd is gelijk aan de energetische kosten van verstoring gedeeld door de *netto* energieopnamesnelheid tijdens dit extra foerageren. Deze *netto* energieopnamesnelheid is de metabole energieopnamesnelheid f minus het verschil in metabolisme tussen foerageren en rusten ($FMR - RMR$).

Deze berekening geeft de extra foerageertijd van verstoring. De toename van de foerageertijd is ook een maat voor hoeveel meer gras de boer kwijtraakt.

8.2.2. Meer realistische model

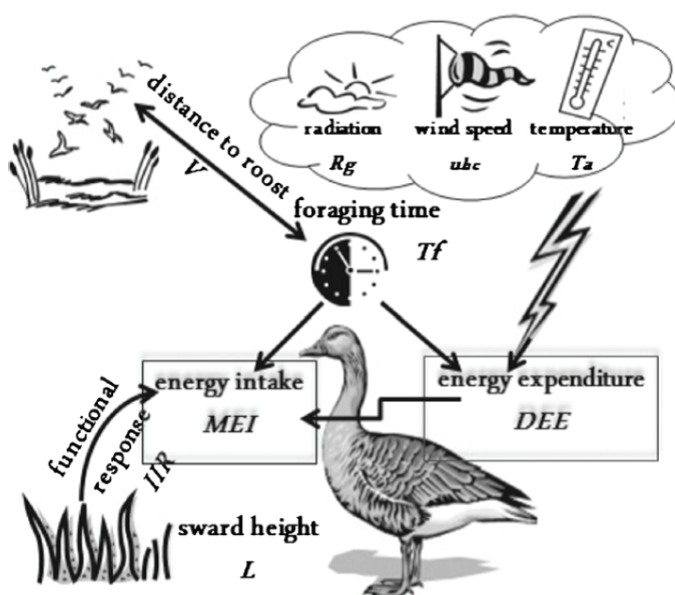
Bij het meer realistische model maken we gebruik van een energetisch model, dat is ontwikkeld om door te rekenen of er genoeg opvanggebied in Nederland is aangewezen om alle overwinterende ganzen en Smienten een hele winter te kunnen herbergen (Baveco *et al.* 2011). Ook bij dit model gaan we er van uit dat de ganzen de gehele winter (oktober t/m maart) in energiebalans proberen te zijn, of althans opgelopen gewichtsverlies zo snel mogelijk

proberen te compenseren. Het model berekent per dag de foerageertijd die een gans nodig heeft om net zoveel metaboliseerbare energie op te nemen als de gans aan energie uitgeeft (details in appendix 1a).

Indien de benodigde dagelijkse foerageertijd langer is dan de daglengte (inclusief schemerperiode) dan blijven ze ofwel op hetzelfde gewicht door voor een deel 's nachts te foerageren danwel verliezen ze gewicht, proportioneel aan het energetische tekort dat ze oplopen, en proberen dat weer aan te vullen, zodra de omstandigheden dat toelaten (details in appendix 1a).

De energieopname is afhankelijk van de grashoogte die door voedseldepletie in de loop van de winter afneemt (grasgroei komt pas in maart op gang en is verwaarloosbaar in de winter, Bos *et al.* 2008). In tegenstelling tot de analyse van Baveco *et al.* (2011), is de grashoogte in de huidige studie geen output maar input in het model. Om de waargenomen afname in grashoogte (L) te beschrijven (zie figuur 8a in Baveco *et al.* 2011), hebben we een tweedegraads polynoom door de maandgemiddelden getrokken: L (m) = $0.00000221 d^2 - 0.000340 d + 0.0501$ ($N = 6$, $R^2 = 0.995$); hierbij is d dagnummer, voor het najaar ($d \geq 184$) gecorrigeerd als dagnummer - 366.

De energieuitgaven zijn afhankelijk van het gedrag. We onderscheiden drie soorten gedragingen die verschillen in hun energetische kosten (rusten, foerageren en vliegen). Met een bio-energetisch submodel (zie appendix in Baveco *et al.* 2011) wordt berekend welke energieuitgaven de gans moet maken, afhan-



Figuur 8.1. Schematische weergave van de componenten in het energetische model.

kelijk van luchttemperatuur, windsnelheid en instraling, om zijn lichaamstemperatuur te handhaven (“heating metabolic rate”, details in appendix 1b). Indien dat meer is dan de standaardkosten voor rusten of foerageren, worden deze meerkosten in rekening gebracht (details in appendix 1a). De berekening is uitgevoerd voor Noord-Nederland (53° NB; breedtegraad bepaalt de daglengte en radiatie; details in appendix 1b). De weersgegevens (dagelijkse min. en max. temperatuur, min. en max. windsnelheid en zonneshijn) zijn afkomstig van het KNMI-weerstation in Leeuwarden. We hebben drie winters doorgerekend, die representatief zijn voor een milde winter (2006/07), een normale winter (2005/06) en een koude winter (2009/10).

8.3. Resultaten

8.3.1. Simpel model

De ganzen vliegen per etmaal op en neer naar de slaappleaats en zonder moedwillige verstoringen vliegen de ganzen $1,7 \times 10,65$ (gemiddelde daglengte inclusief schemering in de winter in uur/dag) = 18 maal op per dag. Dit levert een totale vliegtijd per etmaal op van 0,5 uur/dag (=30 min/dag) en een dagelijkse foerageertijd om in balans te blijven van 7,3 uur/dag.

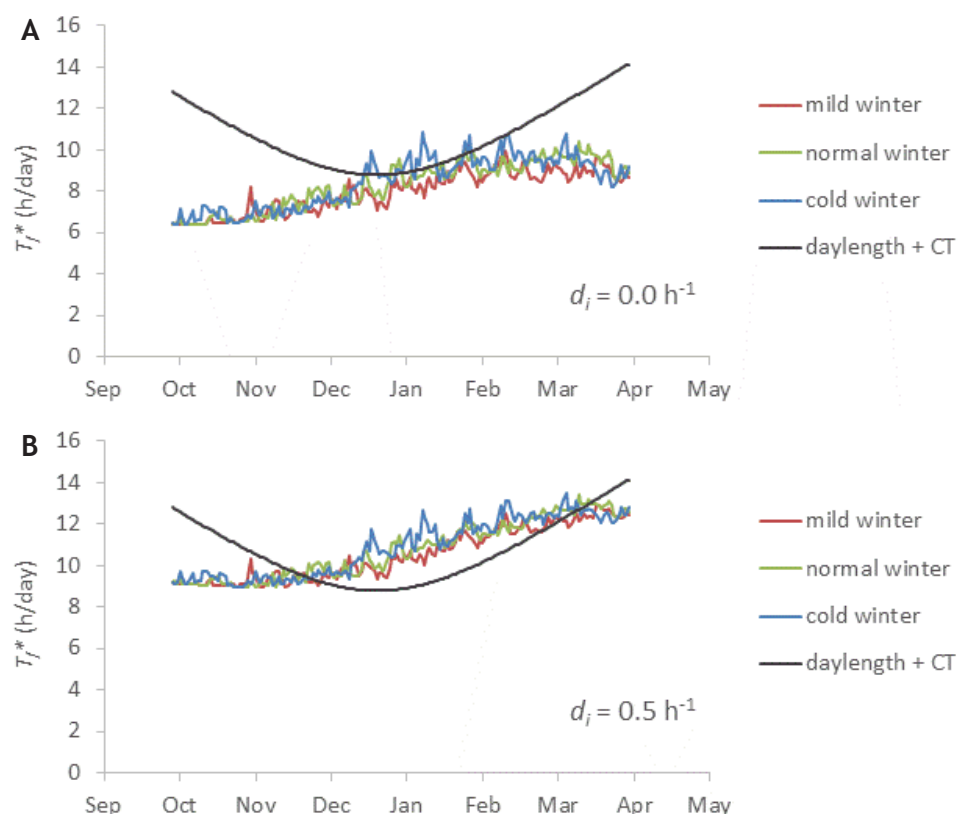
Bij verstoring vliegen ganzen op en blijven dan gemiddeld ongeveer 12 min (=720 s) vliegen. Dit heeft twee effecten. Het primaire effect is dat het extra

vliegen ten koste gaat van rusten, dus de energetische kosten per verstoring zijn gelijk aan de vliegtijd maal het verschil in metabolisme tussen vliegen en rusten = $720 \times (114 - 10) = 75.000 \text{ J}$ (= 75 kJ). Het secundaire effect is dat er extra foerageertijd nodig is om die 75 kJ extra bij elkaar te eten. De netto energieopnamesnelheid is de metabole energieopnamesnelheid (bij gras van 5 cm gelijk aan 45 J s^{-1}) minus het verschil in metabolisme tussen foerageren en rusten (4 J s^{-1} ; figuur 1 in appendix 1b), ofwel 41 J s^{-1} . Eén verstoring kost dus $75.000 / 41 = 1800 \text{ s} = 30 \text{ min}$ om die extra energetische kosten plus het secundaire effect te compenseren. Dit betekent een toename in dagelijkse foerageertijd van 7% per verstoring.

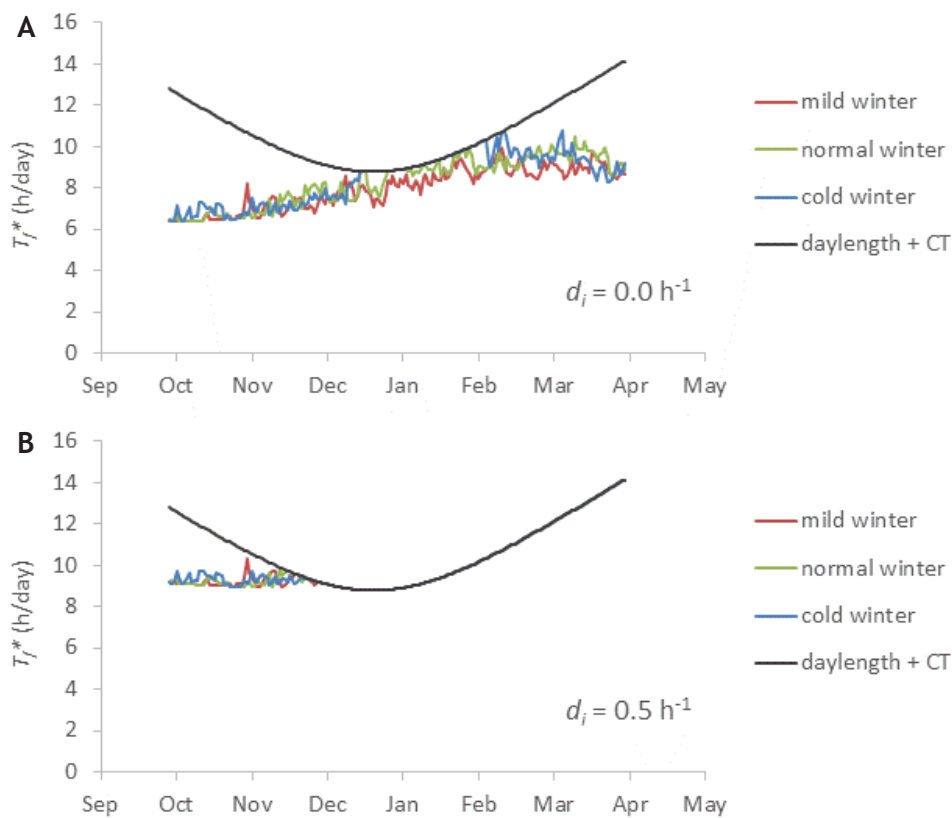
Deze berekening geeft de netto extra foerageertijd per verstoring. De toename hiervan is ook een maat voor hoeveel meer gras de boer kwijt raakt. Hierbij moet de verstoringstijd zelf nog worden opgeteld om te zien of de dag lang genoeg is.

8.3.2. Meer realistische model

Het meer realistische model voorspelt dat de foerageertijd in de loop van de winter oploopt met het korter worden van het gras en het koelere weer. Met het korter worden van het gras loopt de metabolische opnamesnelheid in de winter terug van 52 J s^{-1} naar 41 J s^{-1} . Vanaf ongeveer februari vlakt de voorspelde foerageertijd af, omdat de weersomstandigheden dan doorgaans niet verder verslechteren. De kritieke periode valt veelal rond de jaarwisseling, als



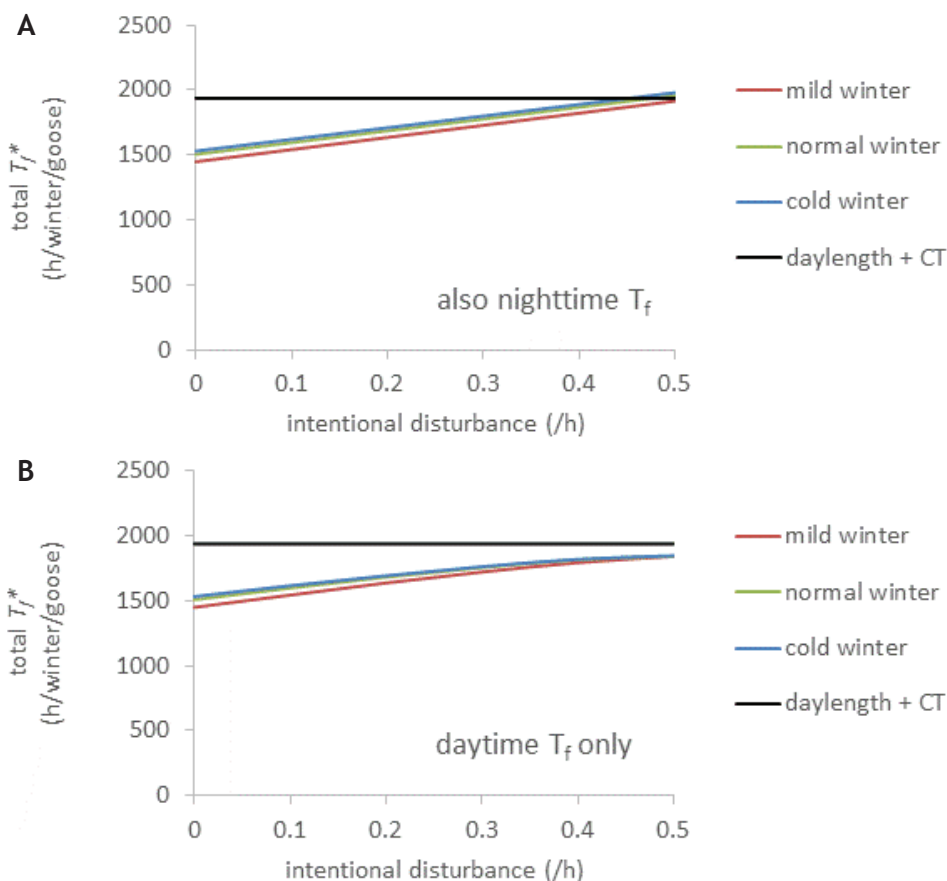
Figuur 8.2. Berekende foerageertijd nodig om de dagelijkse energieuitgaven te dekken voor drie typen winters, bij een moedwillige verstoringfrequentie van respectievelijk $d_i = 0.0 \text{ h}^{-1}$ en 0.5 h^{-1} .



Figuur 8.3. Berekende foerageertijd voor drie typen winters, bij een moedwillige verstoringfrequentie van respectievelijk $d_i = 0.0 \text{ h}^{-1}$ en 0.5 h^{-1} . Indien onder de zwarte lijn, dan is de foerageertijd genoeg om de dagelijkse energieuitgaven te dekken, anders is die gelijk aan de daglengte (plus schemerperiode).

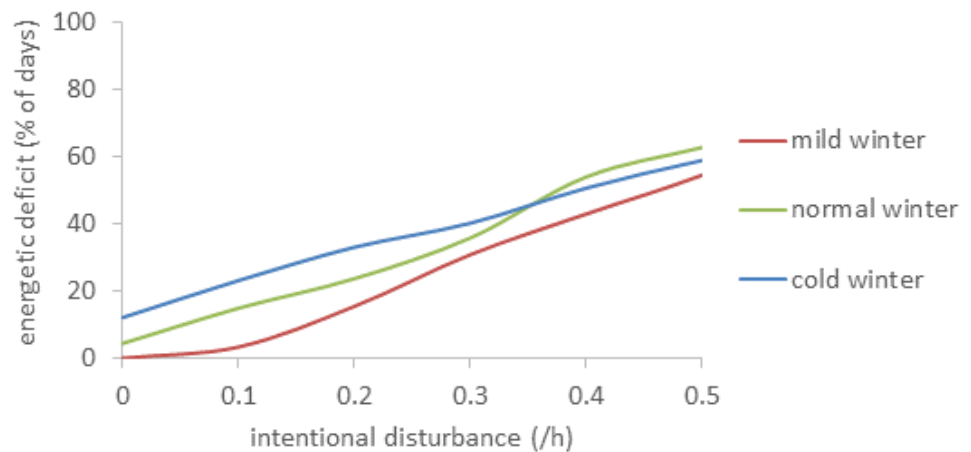
de dagen kort zijn. Zelfs bij afwezigheid van moedwillige verstoring ($d_i = 0.0 \text{ h}^{-1}$) kunnen de Kolganzen in die periode overdag alleen lang genoeg foerageren als de winter mild is, want in een normale en zeker

in een strenge winter zullen ze in die periode op hun reserves moeten interen, ofwel een klein deel in het donker moeten foerageren om de tekorten te dekken (figuur 8.2a en 8.3a).



Figuur 8.4. Berekende foerageertijd van een gemiddelde Kolgans gesommeerd over de winter in relatie tot de frequentie van moedwillige verstoringen, wanneer eventuele tekorten worden gecompenseerd door 's nachts te foerageren (a) en wanneer er alleen overdag wordt gefoerageerd (b).

Figuur 8.5. Percentage van de winterdagen dat de Kolganzen voorspeld worden niet in staat te zijn om overdag voldoende lang te foerageren om hun energiebehoefte te dekken, in drie typen winters, in relatie tot de frequentie van moedwillige verstoring.



Bij een forse frequentie van moedwillige verstoring ($d_i = 0.5 \text{ h}^{-1}$, ofwel ongeveer 5 x per dag), kunnen de ganzen in geen van de wintermaanden (december t/m februari) overdag voldoende lang foerageren om hun energiebehoefte te dekken (figuur 8.2b) en zullen ze tot en met maart de gehele dag foerageren als ze niet 's nachts bijeten (figuur 8.3b).

Aannemende dat de ganzen ieder etmaal voldoende foerageren om aan hun energiebehoefte te voldoen (en dus indien nodig voor een deel 's nachts foerageren), neemt de totale tijd die een gemiddelde gans foerageert lineair toe met de frequentie van moedwillige verstoringen. Bij $d_i = 0.5 \text{ h}^{-1}$ (ofwel ongeveer 5 x per dag) foerageren de ganzen gemiddeld over de drie winters 31% langer dan zonder moedwillige verstoring ($d_i = 0.0 \text{ h}^{-1}$), dus zo'n 6% per verstoring (figuur 8.4a). Als de ganzen niet compenseren door 's nachts te gaan foerageren, is dit gemiddeld iets minder, namelijk 23%, overeenkomend met ongeveer 5% per verstoring (figuur 8.4b). In het laatste geval komen de ganzen met een iets lager gewicht de winter uit (2%, 5% en 6% lager in een respectievelijk milde, normale en koude winter).

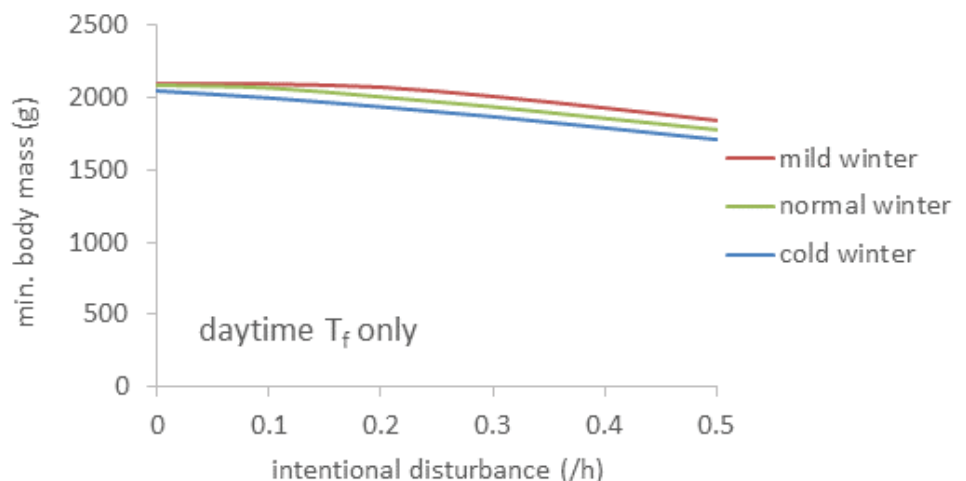
Moedwillige verstoringen lijden al snel tot energetische tekorten (figuur 8.5). In de loop van de winter

kan het gewichtsverlies bij toenemende moedwillige verstoring aardig oplopen (12%, 15% en 18% van begingewicht bij $d_i = 0.5$ in een respectievelijk milde, normale en koude winter; figuur 8.6), maar kennelijk zijn de ganzen theoretisch in staat om deze verschillen aan het einde van de winter weer goeddeels goed te maken door tot en met maart hele dagen te foerageren (figuur 8.3b).

8.4. Discussie

Dat het onverstandig is om ganzen te verstoren omdat dit zou leiden tot meer schade is een veel gehoord argument, maar kwantitatieve schattingen ontbraken tot dusver. Deze modelberekening is een eerste poging om in te schatten tot hoeveel meer schade verstoring kan leiden. Uiteraard is dit volledig afhankelijk van de verstoringssintensiteit. Bij een verstoringssintensiteit van 0.5 h^{-1} (ofwel ongeveer 5 x per dag) neemt de hoeveelheid tijd die de ganzen aan foerageren besteden toe met 31-23%. Gezien de lineaire tot vrijwel lineaire relatie tussen de verstoringssintensiteit en de foerageertijd, leidt een verstoringssintensiteit van bijvoorbeeld 0.1 h^{-1} (ofwel ongeveer 1 x per dag) tot een toename van de foerageertijd van ongeveer 6%. Dit is net iets lager dan

Figuur 8.6. Minimum lichaamsgewicht in de winter, in drie typen winters, in relatie tot de frequentie van moedwillige verstoring, indien de Kolganzen alleen overdag foerageren.

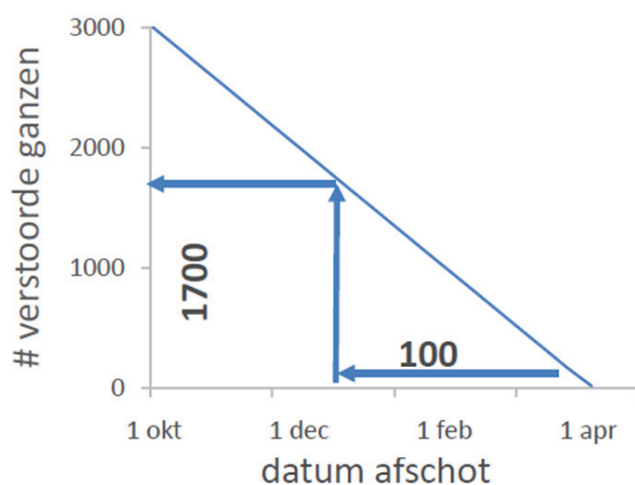


de toename berekend met het simpele model (7% per verstoring), maar dat model hield geen rekening met extra thermoregulatiekosten, waardoor de benodigde dagelijkse foerageertijd (zonder moedwillige verstoringen) iets wordt onderschat.

We hebben twee extreme scenario's doorgerekend, namelijk één waarin de ganzen opgelopen energetische tekorten volledig compenseren door 's nachts te gaan foerageren en één waarbij ze uitsluitend overdag (inclusief de schemerperiode) foerageren. Er zijn aanwijzingen dat Kolganzen deels 's nachts foerageren (Mooij 1992), maar we weten ook dat Kolganzen in de loop van de winter gewicht verliezen (ongepubliceerde gegevens, G. Müskens), dus de waarheid zal waarschijnlijk ergens in het midden liggen.

Er kan worden geredeneerd dat de schade die een gans aanricht afhankelijk is van het moment in de winter waarin de gans wordt geschoten: hoe eerder in de winter, hoe minder schade de gans zal aanrichten. Bij een 6% toename in foerageertijd per moedwillige verstoring, zal ($100 / 6 =$) ca. 17 moedwillig verstoorde ganzen in ongeveer één gansdag aan extra foerage resulteren. Derhalve levert het afschot van één gans 100 dagen voor het einde van het winterseizoen een even grote afname in schade op als waarmee de schade door de moedwillige verstoring van 1700 ganzen toeneemt (figuur 8.7).

Grote Sneeuwganzen die herhaaldelijk werden opgejaagd hadden een lagere energieopname (Béchet *et al.* 2004) en verloren gewicht (Féret *et al.* 2003). Dergelijk gewichtsverlies leidde tot kleinere en latere legfels (Mainguy *et al.* 2002) en een verminderd



Figuur 8.7. De relatie tussen de afname in schade door afschot van één gans op een bepaalde datum in de loop van de winter en de toename in schade door de moedwillige verstoring van een gegeven aantal ganzen.

reproductief succes (Juillet *et al.* 2012). De Grote Sneeuwganzen worden ook bejaagd op een voorjaarspleisterplaats en hadden dan waarschijnlijk nog maar weinig mogelijkheden om opgelopen tekorten te compenseren (vgl. hoofdstuk 7 voor de Kolgans). In onze berekeningen zijn de Kolganzen in staat dit gewichtsverlies reeds in het overwinteringsgebied grotendeels te beperken.

Helaas zijn er geen goede kwantitatieve gegevens uit Nederland over verstoringfrequentie en het gedrag van de ganzen na verstoring, zodat we met buitenlandse gegevens hebben moeten rekenen (Béanger & Bédard 1990, Béchet *et al.* 2004). Indien de uitkomsten van deze modelberekening daar aanleiding toe geven, verdient het aanbeveling hiernaar gericht veldonderzoek te doen, bij voorkeur met gezenderde ganzen om hun de reacties op individu-niveau te meten (Béchet *et al.* 2004).

8.5. Conclusies

- Op basis van de aanname dat ganzen in de winter een energiebalans nastreven en met gebruikmaking van de best beschikbare literatuurgegevens, hebben we berekend dat een Kolgans die ongeveer één maal per (winter)dag moedwillig wordt verstoord zo'n 6% meer gras nodig heeft om de extra vliegkosten te compenseren.
- Afhankelijk van de aannames is de toename per verstoring lineair tot nagenoeg lineair; d.w.z. dat bij vijf verstoringen op een dag (ofwel ongeveer eens per twee uur op een winterdag) een gans ongeveer 30% meer gras nodig heeft.
- Uitgaande van deze 6% toename in foerageertijd per moedwillige verstoring, zal ($100/6=$) ca. 17 moedwillig verstoorde ganzen in ongeveer één gansdag aan extra foerage resulteren. Derhalve levert het afschot van één gans t dagen voor het einde van het winterseizoen een even grote afname in grasconsumptie op als waarmee die door de moedwillige verstoring van $17 \times t$ ganzen toeneemt.

8.6. Appendix 1a - Energieopname en -uitgave

8.6.1. Energetica

We nemen aan dat de vogels proberen in gewichtsbalans te zijn, hetgeen erop neer komt dat de dagelijkse metabole energieopname (MEI , $J d^{-1}$) gelijk is aan de dagelijkse energieuitgave (DEE , $J d^{-1}$), of in het geval er een energietekort optreedt, dit teniet wordt gedaan zodra de omstandigheden dat toelaten. Een dag van 24 uur ($T = 86,400 s d^{-1}$) wordt opge-

splijst in de tijd gespendeerd aan rusten, foerageren (T_r , s d⁻¹), en vliegen (T_v , s d⁻¹, van en naar slaapplaats).

De dagelijkse metabole energieopname (MEI , J d⁻¹) is het product van de instantane opnamesnelheid IIR (g s⁻¹), een functie van de grashoogte (zie sectie Opnamesnelheid hieronder), na conversie in metabole energie ($q \cdot e \cdot IIR$, J s⁻¹), en de dagelijkse foerageertijd T_f :

$$MEI = q \cdot e \cdot IIR \cdot T_f$$

waarbij q de assimilatie is en e (J g⁻¹) de energieinhoud van het voedsel. T_f is een functie van de energiebalans (zie hieronder).

De dagelijkse energieuitgave (DEE , J d⁻¹) is:

$$DEE = (T - T_r - T_v)RMR + T_r \cdot FMR + T_v \cdot VMR$$

waarbij RMR (J s⁻¹) het rustmetabolisme is, FMR (J s⁻¹) het veldmetabolisme, en VMR (J s⁻¹) het vliegmetabolisme.

Vliegen is een energetisch kostbare bezigheid. De vliegtijd T_v (s d⁻¹) is $2V/v$ waarbij V de gemiddelde afstand (m) van de slaapplaats naar de foerageerplek is en v de gemiddelde vliegsnelheid (m s⁻¹) (Mooij 1992). De vlieggkosten VMR (J s⁻¹) zijn allometrisch geschaald naar lichaamsgewicht volgens empirische gegevens van andere vogelsoorten McWilliams *et al.* 2004). Voor parameterwaarden zie tabel A1.

De vogel is in balans als de foerageertijd een *netto* opname aan energie oplevert die precies de kosten van rusten en vliegen dekt. Stellen we MEI gelijk aan DEE , dan is de benodigde foerageertijd gelijk aan:

$$T_f^* = \frac{(T - T_v)RMR + T_v \cdot VMR}{q \cdot e \cdot IIR - (FMR - RMR)}$$

Doordat de ganzen alleen overdag foerageren, wordt de foerageertijd beperkt door de beschikbare tijd T_l (daglengte inclusief de schemerperiode; daglengte is berekend aan de hand van geografische positie, http://herbert.gandraxa.com/length_of_day.xml, vermeerderd met 1,5 uur voor de schemerperiode). Dus, als $T_l < T_f^*$, dan kunnen de vogels hun energiebehoefte op die dag niet dekken, en verliezen ze gewicht (Nolet & Drent 1998):

$$\Delta M = k_m (MEI - DEE) / e$$

waarbij k_m de efficiëntie van benutting van metabole energie tijdens onderhoud (0.95, Blaxter 1989) is en e is de energiedichtheid van het weefsel (27.5 kJ/g, Madsen & Klaassen 2006). Zodra de omstandigheden dat toestaan, en zolang het huidige gewicht lager is dan het begingewicht, neemt het lichaamsgewicht weer toe als:

$$\Delta M = k_m (MEI - DEE) / e$$

waarbij k_m de efficiëntie van benutting van metabole energie tijdens vetsynthese (0.8, Blaxter 1989) is.

Binnen de thermoneutrale zone, is RMR gelijk aan $1.4 \times BMR$ (basaalmetabolisme) en FMR aan $1.9 \times BMR$, Stahl *et al.* 2001). Tijdens koud weer met wind en weinig instraling van de zon, kunnen de kosten voor het behoud van lichaamstemperatuur hoger liggen dan deze standards (RMR_s and FMR_s). Daarom berekenen we op grond van de theorie van warmteuitwisseling het metabolisme HMR dat nodig is om het vogellichaam op 40 °C te houden, zowel tijdens de dag (HMR_d) als gedurende de nacht (HMR_n) (Robinson *et al.* 1976, Cartar & Morrison 1997, van der Graaf *et al.* 2001). Aldus is het gerealiseerde rustmetabolisme $RMR = \max(RMR_s, HMR_n)$ en op dezelfde wijze het gerealiseerde veldmetabolisme $FMR = \max(FMR_s, HMR_d)$. HMR is een functie van de luchttemperatuur T_a (°C), windsnelheid u_{hc} (m s⁻¹) op $h_c = 10$ m, en de globale instraling R_g (W m⁻²). Het koelingseffect van de wind is daarbij een functie van de grashoogte. We verwaarlozen het warmteverlies door evaporatie Cartar & Morrison 1997). Voor verdere details zie Appendix 1b.

8.6.2. Opnamesnelheid

De hapgrootte S (g; alle biomassa in drooggewicht) is een functie van de grashoogte L (m) (Durant *et al.* 2003, van Gils *et al.* 2007):

$$S_{(L)} = \frac{b_1 L}{1 + b_2 L}$$

waarbij b_1 en b_2 regressie-coëfficiënten zijn. Omdat deze herbivoren op een aaneengesloten grasmat foerageren (process 3, Spalinger & Hobbs 1992), is de totale hanteertijd T_h (s):

$$T_{h(S)} = T_c + \frac{1}{R_{\max}} S$$

waarbij T_c de kroptijd (s) is en $R_{\max}$ de maximale "kauw"snelheid (bij afwezigheid van kroppen, g s⁻¹). De kroptijd T_c is op zijn beurt een functie van de grashoogte L , vermoedelijk omdat de vogels selectiever worden naarmate de grashoogte stijgt (Durant *et al.* 2003):

$$T_{c(L)} = T_{c0} + cL \text{ (Box 1, Heuermann 2007)}$$

We moeten ook meenemen dat de ganzen tijdens het foerageren regelmatig opkijken om hun omgeving in de gaten te houden. De ratio kijken : foerageren varieert tussen de 0.22 en 0.03, en is lager naarmate de groep groter (Spilling *et al.* 1999) en de daglengte korter Ely *et al.* 1999) is. Tijdens het opkijken is de hartslag hoger dan tijdens rust (Nolet *et al.* 2002,

Tabel 8.1. Parameterwaarden voor de Kolgans

Variabele	Waarde	Voetnoot, (bron)
lichaamsgewicht M (g)	2094	1, Cramp & Simmons 1977
functionele respons b_1 (g m ⁻¹)	0.246	2
functionele respons b_2 (g m ⁻¹)	29	3
functionele respons c (s m ⁻¹)	0.5	4
minimale kroptijd T_{c0} (s)	0.59	5
maximale “kauw”snelheid $R_{\max}$ (g s ⁻¹)	0.032	6
metabole energieinhoud gras $q \cdot e$ (J g ⁻¹)	7300	Baveco <i>et al.</i> 2011
basaalmetabolisme BMR (J s ⁻¹)	7.35	7
vliegsnelheid v (m s ⁻¹)	12.2	Mooij 1992
vliegmetabolisme VMR (J s ⁻¹)	114.4	8, McWilliams <i>et al.</i> 2004
afstand tot de slaapplek $V_{\max}$ (m)	5100	Mooij 1992

¹ gemiddelde van adulten in de winter

² gebaseerd op allometrische vergelijking: $\log b_1 = -0.332 \log M + 0.493$ ($R^2 = 0.66$, $N = 4$)

³ gebaseerd op allometrische vergelijking: $\log b_2 = -1.49 \log M + 6.40$ ($R^2 = 0.85$, $N = 3$)

⁴ interpolatie

⁵ gemiddelde van andere soorten waterwild

⁶ gebaseerd op allometrische vergelijking: $\log R_{\max} = 0.871 \log M - 4.38$ ($R^2 = 0.84$, $N = 4$)

⁷ gebaseerd op allometrische vergelijking: $\log BMR = 0.755 \log M - 1.642$ ($R^2 = 0.97$, $N = 9$);
in Baveco *et al.* 2011, per vergissing weergegeven onder Kleine Rietgans

⁸ gebaseerd op allometrische vergelijking van McWilliams *et al.* (2004)

Ackerman *et al.* 2004), en daarom hebben we het als onderdeel van het foerageren gemodelleerd. De opnamesnelheid is berekend over de tijdspanne foerageren + kijken, onder aanname van een minimum proportie kijken van 0,05. Deze processen samen resulteren in een type 4 functionele respons, met een instantane opnamesnelheid IIR (g s⁻¹) als functie van de graashoogte L :

$$IIR_{(L)} = \frac{S_{(L)}}{\alpha T_{h(S)}} = \frac{1}{\alpha} \left\{ \frac{1 + b_2 L}{b_1 L} (T_{c0} + cL) + \frac{1}{R_{\max}} \right\}^{-1}$$

waarbij α de factor is waarmee de foerageertijd wordt vermenigvuldigd om de tijd besteed aan kijken mee te nemen ($\alpha = 1.05$). Zie tabel 8.1 voor de parameterwaarden.

8.7. Appendix 1b - Berekening van de thermoregulatiekosten

Inputvariabelen zijn de luchttemperatuur T_a (°C), windsnelheid u_{hc} (m s⁻¹) op 10 m hoogte en dagelijkse duur van zonneshijn SSD (h day⁻¹). Voor overdag gebruikten we de maximum temperatuur en windsnelheid en de dagelijkse zonneshijn, en voor 's nachts de minimum temperatuur en windsnelheid en geen zonneshijn. Output is HMR , het metabolisme dat nodig is om het lichaam op 40 °C te houden.

$HMR = H \cdot 4 \pi \cdot r^2$ (Noot: van der Graaf *et al.* 2001 gebruikten $\pi \cdot r^2$)
 waarbij r (m) de *radius* van de vogel is, berekend uit het lichaamsgewicht M (g) op grond van de empirische vergelijking (Birkebak 1966 in van der Graaf *et al.* (2001):

$$r = \sqrt{((485.6 \times M / 1000 + 592.83) / (4 \pi))} / 100$$

en H (W m⁻²) is de *heat flux per surface area*, welke op zijn beurt is berekend als:

$$H = (\rho \cdot c_p) \cdot (T_b - T_{es}) / (r_p + r_e)$$

waarbij

ρ (g m⁻³) is de *density of dry air* als functie van T_a :

$$\rho = 1292 - (5 \cdot T_a) + (0.01567 \cdot T_a^2)$$

(Monteith 1973 in Robinson *et al.* 1976)

c_p is *specific heat of air* (1.010 J g⁻¹ °C⁻¹)

T_b is *body temperature* (40 °C)

T_{es} is *standard operative temperature* (°C) (see below)

r_p is *plumage resistance* (867 s m⁻¹) (van der Graaf *et al.* 2001)

r_e (s m⁻¹) is *equivalent outer resistance*:

$$r_e = (r_r \cdot r_a) / (r_r + r_a)$$

Robinson *et al.* 1976

met:

r_r (s m⁻¹) is *radiation resistance*:

$$r_r = (\rho \cdot c_p) / [4 \cdot \varepsilon \cdot \sigma \cdot (T_a + 273)^3]$$

waarbij

ε is *emissivity of the surface* van de vogel (0.98)

(Cartar & Morrison 1997)

σ is de *Stefan-Boltzmann constant* (5.67 10⁻⁸ W m⁻² °C⁻⁴)

r_a (s m⁻¹) is *convection resistance*:

$$r_a = (r_{fr} \cdot r_{fo}) / (r_{fr} + r_{fo})$$

met:

r_{fr} (s m⁻¹) is *free convection resistance*:

$$r_{fr} = 820 [2 \cdot r / (T_s - T_a)]^{1/4}$$

en

r_{fo} (s m⁻¹) is *forced convection resistance*:

$$r_{fo} = 307 \sqrt{(2 r / u)}$$

waarbij:

u (m s⁻¹) is de windsnelheid als ervaren door de vogel (zie hieronder).

Verder:

$$T_{es} = T_b - (1 + 0.26 \cdot \sqrt{u}) \cdot (T_b - T_e)$$

(Bakken 1990 in Cartar & Morrison 1997)

waarbij:

T_e (°C) is *equivalent temperature*:

$$T_e = T_a + (R_{abs} - R_{emi}) \cdot r_e / (\rho \cdot c_p)$$

(Campbell 1977 in Cartar & Morrison 1997)

waarin:

R_{abs} (W m⁻²) is *the radiation absorbed* door de vogel:

$$R_{abs} = \alpha \cdot A_{ratio} \cdot R_g + \varepsilon_s \cdot \sigma \cdot (T_a + 273)^4$$

(Campbell 1977 in Cartar & Morrison 1997)

waarbij:

α is *absorbtivity to radiation* (0.75)

(Calder & King 1974 in Robinson *et al.* 1976)

A_{ratio} is *relative surface receiving direct radiation* (0.29) (Cartar & Morrison 1997)

ε_s is *emissivity of the surroundings* (0.94)

(Cartar & Morrison 1997)

$$R_g \text{ (W m}^{-2}\text{)} = R_a \cdot (A_a + B_a \cdot (SSD / DL))$$

waarbij:

R_a (W m⁻²) is de *extra-terrestrial radiation* berekend volgens <http://www.supit.net>

A_a en B_a zijn *Ångström-Prescott constants* (berekend met tool op <http://www.supit.net>)

SSD (h day⁻¹) is *daily sunshine duration*

§ Baveco *et al.* 2011 geven incorrect als eenheid (W)

DL (h day^{-1}) is *daylength*

R_{emi} (W m^{-2}) is de *radiation emitted* door de vogel:

$$R_{emi} = \varepsilon \cdot \sigma \cdot (T_s + 273)^4$$

(Campbell 1977 in Cartar & Morrison 1997)^{ss}

De windsnelheid u (m s^{-1}) op het niveau van de vogel is:

$$u = u^* / k_v \cdot [\ln ((h_b + z_m - pd_o \cdot h_v) / z_m)]$$

(Campbell 1977 in Cartar & Morrison 1997)

waarbij:

u^* (m s^{-1}) is *friction velocity*:

$$u^* = u_{hc} \cdot k_v / [\ln ((h_c + z_m - pd_o \cdot h_v) / z_m)]$$

(Campbell 1977 in Cartar & Morrison 1997)

met:

u_{hc} is de windsnelheid gemeten op hoogte h_c ($h_c = 10$ m)

k_v is de *Von Karman proportionality constant* (0.41) (merk op: k_v valt weg in vergelijking van u^*)

z_m is *roughness length* (0.01 m)

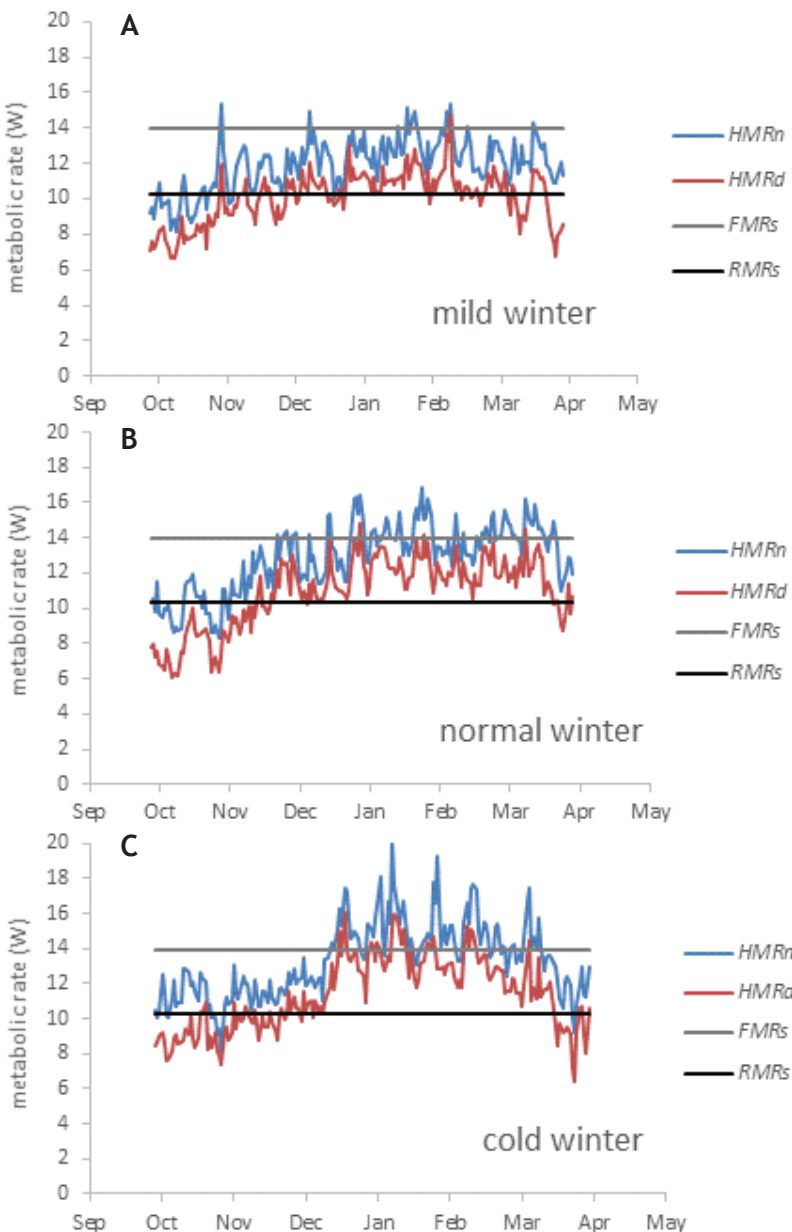
(Wieringa 1993 in van der Graaf *et al.* 2001)

pd_o is *relative displacement height* (0.78 of h_v) (Shuttleworth 1989 in van der Graaf *et al.* 2001)

h_v (m) is *vegetation height* (m)

h_b (m) is *height of the bird's centre of gravity above the ground*,

afgeleid van r (bird radius): $h_b = 1.5 \times r$



Figuur 8.8. Standaard rust- en veldmetabolisme (RMR_s and FMR_s) vergeleken met de “heating metabolic rates” overdag (HMR_d) en ‘s nachts (HMR_n) in een milde, normale, en koude winter.

^{ss} Cartar & Morrison 1997 geven incorrect T_b in plaats van T_s

9. Metapopulatiemodel en analyses

Marjolein Bruijning¹, Caspar A. Hallmann¹, Hans Schekkerman³ & Eelke Jongejans¹

9.1. Inleiding

Voor het bestuderen van de effecten van verschillende vormen van beheer op het aantal overwinterende ganzen in Nederland, hebben we een metapopulatiemodel opgesteld. Dit metapopulatiemodel, dat hieronder wordt beschreven, gebruiken we om te achterhalen welke demografische en dispersie-processen het meeste bijdragen aan veranderingen in het aantal Kolganzen, uitgesplitst naar wintermaand en regio. Het metapopulatiemodel is gevoed (geparametriseerd) met precies die overlevingskansen, broedsucceswaarden en dispersiekansen die uit de analyses van de velddata komen (hoofdstuk 5 en 6). Zo wordt dus empirische informatie over geboorte, sterfte, immigratie en emigratie van de Kolganzen geïntegreerd in het model.

Met het geparametriseerde metapopulatiemodel evalueren we verschillende beheerscenario's, door specifieke modelparameters aan te passen en te kijken naar de resulterende veranderingen in het aantal Kolganzen en in de begrazingskosten. Zo zal aan de hand van het metapopulatiemodel getoond worden wat de effecten zijn van verjaging, extra ondersteunend afschot en extra begrazing door verstoring van Kolganzen.

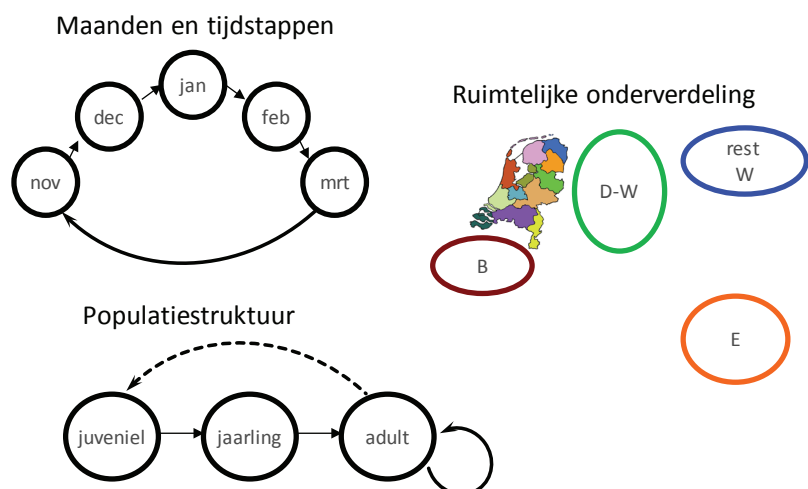
9.2. Beschrijving van het metapopulatiemodel

De verschillende componenten van het metapopu-

latiemodel zijn weergegeven in figuur 9.1. In het model wordt elke maand (van november tot en met maart) het aantal Kolganzen berekend in drie leeftijdscategorieën (juveniel, jaarling en adult) in 16 locaties. De ruimtelijke onderverdeling bestaat uit drie niveaus: (1) flyways (W west (Noordzee flyway) vs E oost (Pannonische flyway)), (2) regio's binnen de Noordzee flyway (Nederland, België s.l., westelijk deel Duitsland, en oostelijke landen binnen de Noordzee flyway) en (3) provincies binnen Nederland.

9.2.1. Populatiestructuur

We maken onderscheid tussen juvenielen, jaarlingen en oudere dieren (figuur 9.1). Hoewel Kolganzen in de zomer worden geboren, begint onze jaarcyclus in november, wanneer de najaarstrek achter de rug is en we de enkele maanden oude vogels voor het eerst zien in Nederland (een belangrijk deel van de Nederlandse winterpopulatie is dan gearriveerd). Beginnen in november is consistent met de overlevings- en dispersie-analyses in hoofdstuk 6. In het model blijven deze vogels vervolgens een jaar lang 'juveniel', dus tot november van het daaropvolgende kalenderjaar. Dan, bij een leeftijd van 1¼ jaar, worden ze 'jaarling'. Nog een november later, bij een leeftijd van 2¼ jaar, worden ze 'adult' en nemen we aan dat ze vanaf de volgende zomer deel kunnen nemen aan het reproductieproces. In het model zijn de vogels dus minimaal 3 jaar oud voordat ze zelf jongen kunnen krijgen (zie hoofdstuk 5). Omdat behalve voor de als juveniel geringde vogels niet te achterhalen is hoe oud ze zijn, en er dus geen goede leeftijds-



Figuur 9.1. Schematische weergave van het metapopulatiemodel. Zie tekst voor uitleg.

¹ Radboud Universiteit, Nijmegen

³ Sovon Vogelonderzoek Nederland

afhankelijke gegevens zijn over de overleving, blijven adulte vogels in één discrete klasse ‘adulten’ tot hun dood. Zoals in hoofdstuk 6 is te lezen zijn overleving en dispersie geschat voor alle leeftijdsklassen samen, onder meer omdat er geen aanwijzingen waren voor een verschil in jaarlijkse overlevingskans tussen juvenielen en oudere vogels. In het populatiemodel geven we jaarlingen en juvenielen daarom ook dezelfde overlevings- en dispersiekansen mee als adulten. Het verschil tussen jaarlingen en adulten in het model is dus alleen dat jaarlingen zich nog niet voortplanten. Door jaarlingen als leeftijdsklasse toe te voegen zorgen we ervoor dat geen onrealistisch korte levenscyclus mogelijk zijn: de levenscyclus-‘loops’ in het model zijn nu minimaal drie jaar lang.

9.2.2. Ruimtelijke indeling

Drie ruimtelijke niveaus zijn op een hiërarchische wijze ingebouwd. Ten eerste maken we onderscheid tussen de oostelijke (Pannonische) trekroute en de westelijke (Noordzee) trekroute, waarbinnen we vier regio's definiëren: België s.l., westelijk Duitsland, Nederland en overige plaatsen in de Noordzeevliegroute. Deze indeling komt geheel overeen met die gebruikt bij de analyses in hoofdstuk 6. Vervolgens is Nederland opgedeeld in de twaalf provincies, om het effect van beheer op provincieniveau te kunnen onderzoeken. Dit resulteert in een totaal van 16 ruimtelijke gebieden, op drie verschillende hiërarchische niveaus (figuur 9.1).

9.2.3. Dispersie

Op een soortgelijke hiërarchische wijze is dispersie meegenomen in het populatiemodel. De kansen op dispersie (binnen één tijdstep) tussen de vijf regio's, en binnen de provincies in Nederland zijn dus expliciet meegenomen in het metapopulatiemodel.

9.2.4. Temporele effecten

Omdat demografische eigenschappen (overleving en broedsucces) en dispersie niet constant zijn door het jaar heen, maken we onderscheid in vijf perioden, te weten van 1 november tot 1 december, 1 december tot 1 januari, 1 januari tot 1 februari, 1 februari tot 1 maart, en 1 maart tot 1 oktober (de voorjaarstrek, het broedseizoen en de najaarstrek combinerend). Reproductie vindt plaats tussen 1 maart en 1 oktober, wanneer ook groei naar de volgende leeftijdsklasse plaatsvindt. De overleving en dispersiekansen zijn specifiek voor elk van de periodes berekend in hoofdstuk 6.

9.2.5. Parametrisatie

Alle transities in dit metapopulatiemodel (figuur 9.1) zijn geparametriseerd met waarden voor overleving (figuur 6.7), reproductie (hoofdstuk 5) en dispersie (figuur 6.9), die direct voortkomen uit de analyses

in hoofdstukken 5 en 6. Het gaat hier dus puur om een integratie van de uit de veldwaarnemingen berekende getallen. Alleen de structuur van het metapopulatiemodel is verondersteld.

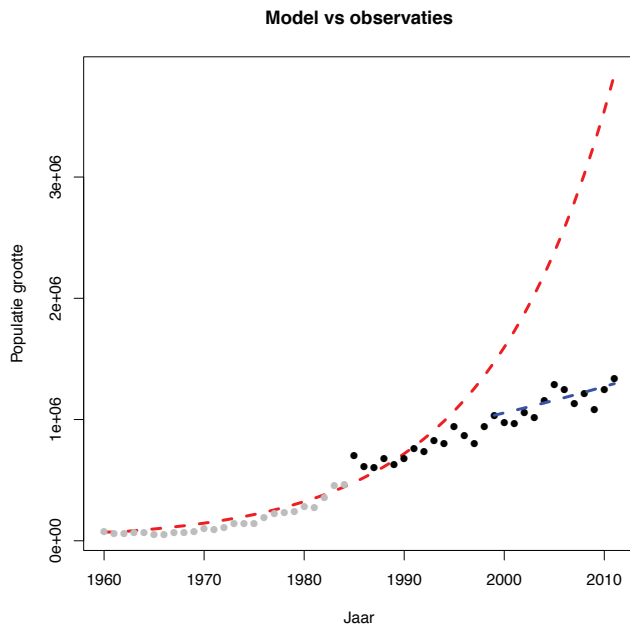
9.2.6. Doorberekenen schade van begrazing door Kolganzen

Op basis van de resultaten uit hoofdstuk 4 kunnen we de door het metapopulatiemodel berekende aantallen Kolganzen vertalen in schadebedragen. Hiervoor gebruiken we het in figuur 4.3 beschreven verband tussen de kosten in euro's per provincie per winter en het gemiddeld aantal Kolganzen in een provincie in de periode oktober-maart: $schade = 0.0452 \times aantal^{1.4282}$. Omdat we met het metapopulatiemodel het aantal Kolganzen per provincie willen berekenen over het verloop van een winter, hebben we deze formule aangepast om de kosten te geven als een functie van de aantallen ganzen in de vier wintermaanden december, januari, februari en maart: $schade = 0.0452 \times (0.91 \times aantal)^{1.4282}$. De correctiefactor 0.91 is nodig omdat in de niet meegewogen maanden oktober en november minder Kolganzen in Nederland verblijven dan gemiddeld in de vier andere wintermaanden.

9.3. Beheerscenario's en modelresultaten

9.3.1. Validatie van het metapopulatiemodel

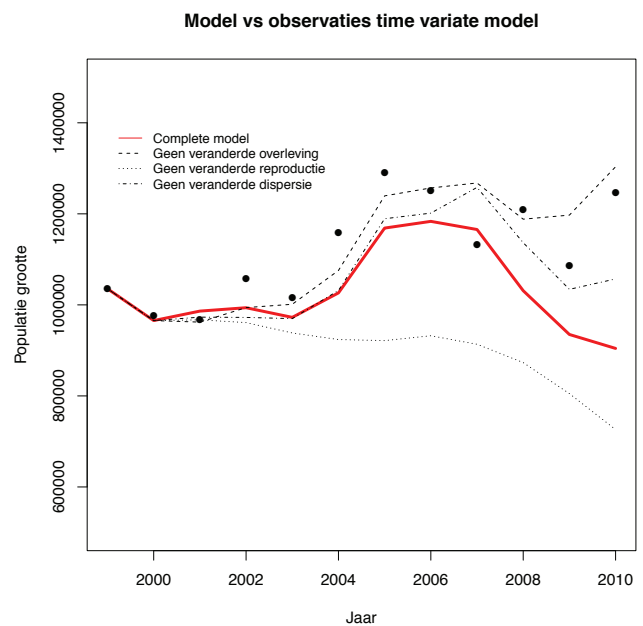
Allereerst hebben we gekeken hoe goed het geparametriseerde metapopulatiemodel het verloop van het aantal Kolganzen in Europa kan reconstrueren. Er is daarbij onderscheid gemaakt tussen twee perioden: vanaf 1960 en vanaf 1999 (figuur 9.2), omdat het aantal Kolganzen in de jaren zestig en zeventig nog exponentieel toenam, en sinds de jaren negentig meer lineair is gegroeid. Aangezien het basis-metapopulatiemodel zoals dat in dit hoofdstuk wordt gebruikt is geparametriseerd met behulp van halsbandgegevens en reproductiecijfers over de periode 1998-2010, hebben we eerst naar de modelfit in die periode gekeken. Daartoe zijn we modelberekeningen begonnen in 1999 met het waargenomen aantal Kolganzen in de bij het model behorende stabiele populatieverdeling. Dit resulteert in de blauwe lijn in figuur 9.2. Daarbij moet worden opgemerkt dat het model alleen bij de start is gekalibreerd op de waarnemingen en verder onafhankelijk van de waarnemingen ‘loopt’. Zoals te zien is past de berekende 0.9% groei over deze periode goed op de waargenomen aantallen. Vervolgens hebben we dit basismodel op één punt aangepast: de reproductiewaarde is vervangen door de gemiddelde reproductie vanaf 1961. Het resulterende model voorspelde 8.8% groei per jaar (rode lijn in figuur 9.2), wat vrij goed past bij het aantalsverloop in de jaren zestig en ze-



Figuur 9.2. Vergelijking van modelvoorspellingen en waargenomen aantallen sinds 1961. Punten geven de waargenomen aantallen weer (conform de reconstructie in hoofdstuk 3). Grijze punten geven de aantallen voor de Noordzee flyway (periode waarin nog geen schattingen van de Pannonische flyway beschikbaar zijn); zwarte punten geven de totale metapopulatie-schattingen weer (Noordzeepopulatie en Pannonische populatie samen). Blauwe lijn: modelvoorspellingen waarbij de gemiddelde reproductie vanaf 1998 is gebruikt, wat de jaren zijn waarop overlevings- en dispersieschattingen zijn gebaseerd (komt overeen met een 0.9% groei per jaar). Rode lijn: modelvoorspellingen waarbij de gemiddelde reproductie vanaf 1961 is gebruikt en dezelfde overleving en dispersieparameters als bij de blauwe lijn. Dit rode populatiemodel heeft een groei van 8.8% per jaar.

ventig. Dit betekent dat de afname in de reproductie van Kolganzen die heeft plaatsgevonden na 1991 op zichzelf al groot genoeg is om het verschil tussen de 'historische' en de huidige populatiegroeisnelheid te verklaren, ook zonder een verandering in de overleving of immigratie.

Vervolgens hebben we gekeken hoe goed een model past waarin de overlevings-, reproductie- en dispersiewaarden van jaar tot jaar variëren. Hiervoor hebben we de jaarlijkse parameterwaarden gebruikt zoals afgeleid van de gegevens in hoofdstukken 5 en 6. Figuur 9.3 laat zien dat de modelvoorspellingen (rode lijn) goed in de buurt liggen van de totale aantallen Kolganzen in Europa over de periode 1999-2007, zeker gezien het feit dat we de modelvoorspellingen alleen in het eerste jaar (1999) geïjkt hebben aan de data en de modelvoorspellingen vervolgens onafhankelijk zijn van de waargenomen aantallen. Voor de laatste jaren 2008-2010 lijken de model-

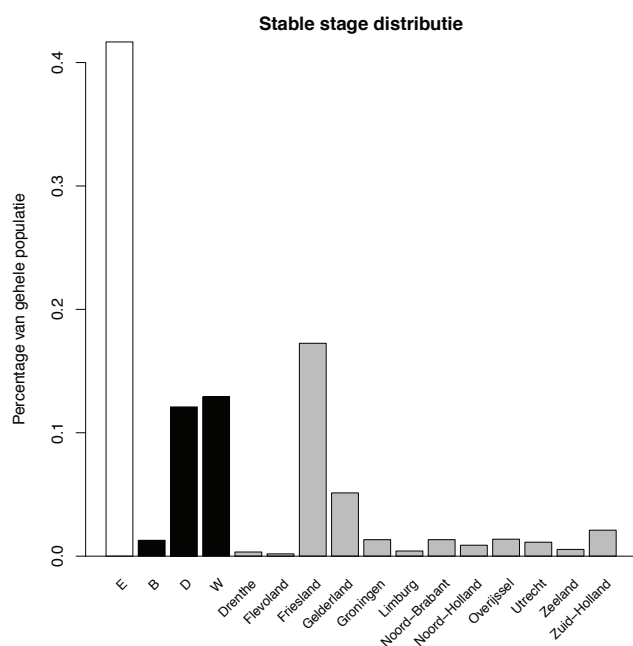


Figuur 9.3. Vergelijking: waargenomen populatiegroottes en voorspellingen van een model met van jaar tot jaar verschillende parameterwaarden. De rode lijn geeft de voorspelling, zwarte punten geven de totale populatiegroottes (Noordzee flyway en Pannonische flyway samen). Zwarte gestippelde lijnen geven modelvoorspellingen waarbij migratie, reproductie ofwel overleving constant wordt gehouden op de waarde van het jaar 1999.

voorspellingen de totale populatiegrootte iets te onderschatten. De jaarlijkse variatie in populatieveranderingen wordt voornamelijk veroorzaakt door de jaarlijkse variatie in reproductie en overleving, en in mindere mate door die in dispersie tussen deelpopulaties (zie scenario's in figuur 9.3 waarin deze parameters afzonderlijk constant zijn gehouden).

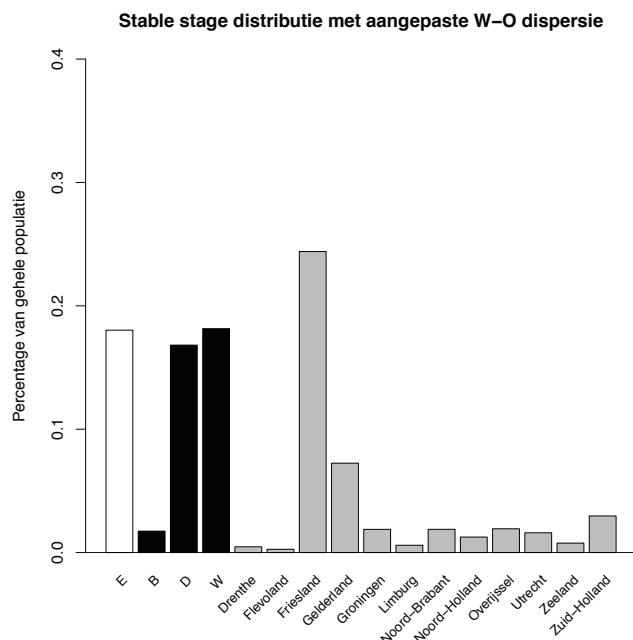
9.3.2. Stabiele populatiestructuur

De volgende stap in de evaluatie van het metapopulatiemodel is het bestuderen van de stabiele populatiestructuur die hoort bij het basismodel. Deze *stable stage distribution* is een inherente eigenschap van de transitie-matrix waaruit het metapopulatiemodel bestaat. Deze stabiele populatiestructuur is de leeftijds- en ruimtelijke opbouw die populatie aanneemt op de 'theoretische' lange termijn als de omstandigheden die het model vertegenwoordigt oneindig blijven gelden (Caswell 2001). De stabiele populatiestructuur van het model is in dit geval dus de verdeling van de Kolganzen over de flyways, regio's en provincies die verkregen wordt als het basismodel over meerdere tijdstappen wordt toegepast in een simulatie. Figuur 9.4 laat die stabiele populatiestructuur (voor de maand november) zien voor het basismodel: zoals verwacht verblijven de meeste Nederlandse Kolganzen in Friesland en Gelderland.



Figuur 9.4. Stabiele populatieverdeling (stable stage distribution) van het metapopulatiemodel (basisversie): de stabiele verdeling over de regio's en provincies.

Wat echter ook opvalt is dat volgens dit basismodel meer dan 40% van de Europese Kolganzen in de Pannonische flyway zit. Dat is ruim meer dan wat we op basis van de laatste schattingen kunnen ver-

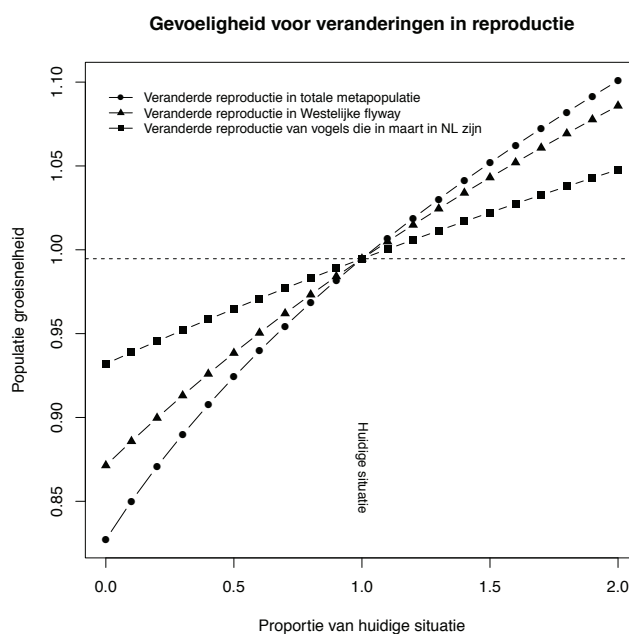


Figuur 9.5. Stabiele populatieverdeling van het aangepaste metapopulatiemodel. De dispersiekansen van de Noordzee flyway naar de Pannonische flyway zijn verlaagd tot 30% van de waarden in het basismodel. Dit zorgt voor een meer realistische verdeling over de twee flyways.

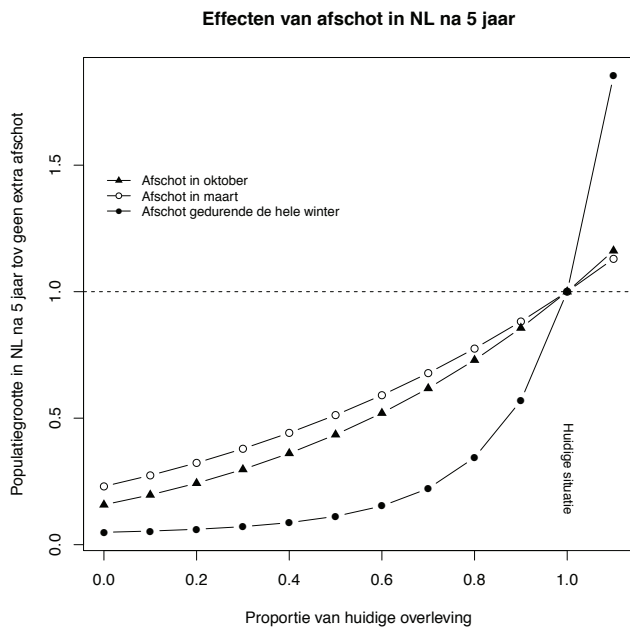
wachten (zie hoofdstuk 6). Waarschijnlijk komt dit grote aandeel tot stand door de hoge schattingen van de kansen dat Kolganzen uit het Noordzeegebied naar het Pannonische gebied dispergeren. Hoewel dit kwalitatief niet veel uitmaakt voor de dynamiek binnen de Noordzee flyway, hebben we voor de resterende beheersscenario's er toch voor gekozen het basismodel op dit punt aan te passen. Zoals reeds in hoofdstuk 6 besproken zijn er maar weinig waarnemingen van Kolganzen met halsbanden in de Pannonische flyway (en oostelijker) in onze datasets, en zijn de dispersiekansen tussen de flyways daardoor minder betrouwbaar dan andere parameterschattingen in de Noordzee flyway. Hier hebben we er dus voor gekozen om voor elke tijdstap de kans dat een Kolganzen vanuit het westen naar de Pannonische flyway vliegt flink te verlagen en te zetten op 30% van de waarden in het basismodel. De kans dat de Kolganzen in de Noordzee flyway blijven is daardoor natuurlijk verhoogd. Deze aanpassing is zo gekozen dat de stabiele populatiestructuur van het aangepaste metapopulatiemodel minder dan 20% van de Kolganzen in de Pannonische flyway positioneert en dus op realistischer wijze meer Kolganzen in Nederland (figuur 9.5). In de resterende paragrafen wordt gerekend met dit aangepaste model.

9.3.3. Gevoeligheidsanalyse

Vervolgens hebben we onderzocht hoe gevoelig het metapopulatiemodel is voor veranderingen in een aantal belangrijke parameters. Zo'n gevoeligheidsanalyse is nuttig omdat het weergeeft hoeveel effect



Figuur 9.6. Gevoeligheid voor veranderingen in reproductie: hoe de groeisnelheid van de gehele metapopulatie verandert wanneer de reproductie verandert ten opzichte van de huidige situatie (uitleg in tekst).



Figuur 9.7. Gevolgen van afschot gedurende één of meerdere maanden per winter-seizoen, uitgedrukt als de populatiegrootte in Nederland na 5 jaar afschotbeleid, als proportie van de populatiegrootte zonder (extra) afschot. In dit scenario vindt afschot alleen plaats op adulte vogels. Te zien is dat de populatiegrootte in Nederland na 5 jaar ongeveer gehalveerd zou zijn wanneer gedurende de hele winter (1 oktober - 1 maart) de adulte overleving met 10% wordt verlaagd, en alle andere parameterwaarden gelijk blijven. Wanneer de afschot maar in één maand plaatsvindt is het effect kleiner, en zou de adulte overleving in Nederland ongeveer gehalveerd moeten worden om tot een halvering van de populatiegrootte te komen.

een kleine verandering van een parameterwaarde ('een kleine draaiing aan de knop van het model') heeft op het aantal Kolganzen.

Allereerst moet worden opgemerkt dat het aangepaste basismodel bij het huidige waarden van reproductie en overleving (inclusief afschot) een nagenoeg stabiele populatiegrootte voorspelt (populatiegroei-snelheid 1, figuur 9.7), wat goed overeenkomt met de waargenomen aantalsontwikkeling in recente jaren (vgl. figuur 3.1). Dit betekent dat elke verlaging van de reproductie of de overleving naar verwachting zal resulteren in een afname, en elke verhoging in een toename van de kolganzenpopulatie. De vraag die de gevoeligheidsanalyse beantwoordt is *hoe sterk* de populatie zal reageren.

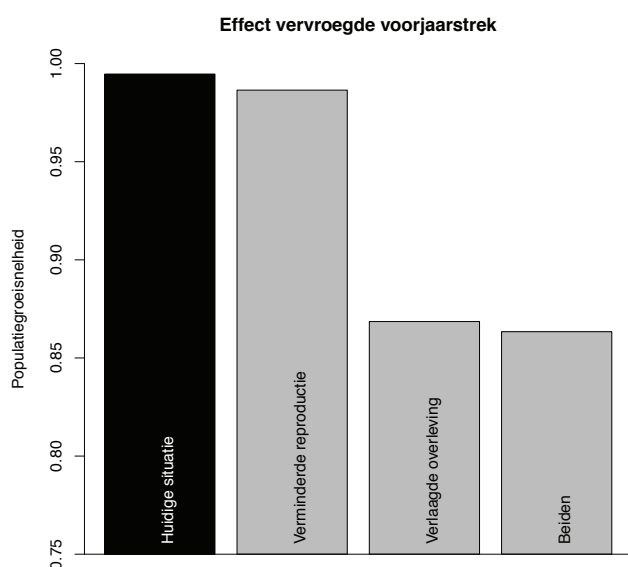
Als eerste hebben we gekeken naar een parameter die van nature sterk fluctueert van jaar tot jaar: het aantal jongen per adulte gans. In figuur 9.6 is te zien wat er gebeurt als de gemiddelde reproductie stapsgewijs wordt verlaagd of verhoogd. Bijvoorbeeld,

wanneer de reproductie voor de hele Europese populatie zou verdubbelen, neemt de populatiegroei-snelheid volgens het model met ongeveer 10% toe. Als alleen de reproductie verandert van de vogels die aan het eind van de winter in Nederland zitten, is het effect minder sterk.

Ook hebben we gekeken naar de gevoeligheid van de populatiegrootte in Nederland voor veranderingen in de overleving van adulte Kolganzen (figuur 9.7). Deze berekening kan worden gezien als een verkenning van wat er zou kunnen gebeuren als er meer sterfte plaatsvindt door extra afschot. Te zien is dat volgens het model de populatiegrootte in Nederland na 5 jaar ongeveer zou zijn gehalveerd als gedurende de hele winter (dus van 1 oktober tot 1 maart) de adulte overleving afneemt tot 90% van wat het nu is, en alle andere factoren gelijk blijven. Wanneer in slechts één maand de overleving wordt verlaagd door afschot is het effect kleiner, en zou de adulte overleving in Nederland ongeveer gehalveerd moeten worden om tot een halvering van de populatiegrootte te komen. Bij deze scenario's vindt het extra afschot dus alleen in Nederland plaats, terwijl er maandelijks flinke uitwisseling is van Kolganzen met de omliggende landen en Kolganzen ook in andere landen worden bejaagd. Ook moet worden bedacht dat ook bij een kleine procentuele verlaging van de overleving het nog steeds gaat om afschot van zeer grote aantallen Kolganzen (10% van 800.000 is nog steeds 80.000 individuen), elk jaar weer, en nog bovenop wat er nu al wordt geschoten. Tegelijkertijd geldt dat verlaging van het aantal Kolganzen door extra afschot waarschijnlijk tot gevolg zal hebben dat de reproductie, die de laatste decennia erg laag is, weer wat op zal veren. De analyses in hoofdstuk 5 maken aannemelijk dat de reproductie momenteel dichtheidsafhankelijk is. Dat betekent dat als de populatie Kolganzen in aantal af zou nemen, het aantal jongen per adulte Kolganzen weer zal toenemen.

9.3.4. Effect van vervroegde voorjaarstrek

Na het metapopulatiemodel te hebben verkend, beginnen we nu met het doorrekenen van enkele scenario's. Allereerst bestuderen we wat de populatieconsequenties zijn van een van de scenario's van het trekmodel (hoofdstuk 7). In dat hoofdstuk wordt onder andere doorgerekend wat de gevolgen zijn als door een van verhoogde jachtdruk in Nederland en niet te hoge jachtdruk elders in de vliegrou-te, Kolganzen eerder Nederland verlaten aan het eind van de winter. Hiertoe is een scenario onderzocht waarbij alle in Nederland verblijvende Kolganzen al in maart naar Duitsland zijn gevlogen. Aangezien dit in het trekmodel gepaard ging met zowel verlaagde overleving (-37%) als verlaagde reproductiekansen (-14%), rekenen we hier beide effecten door. Figuur



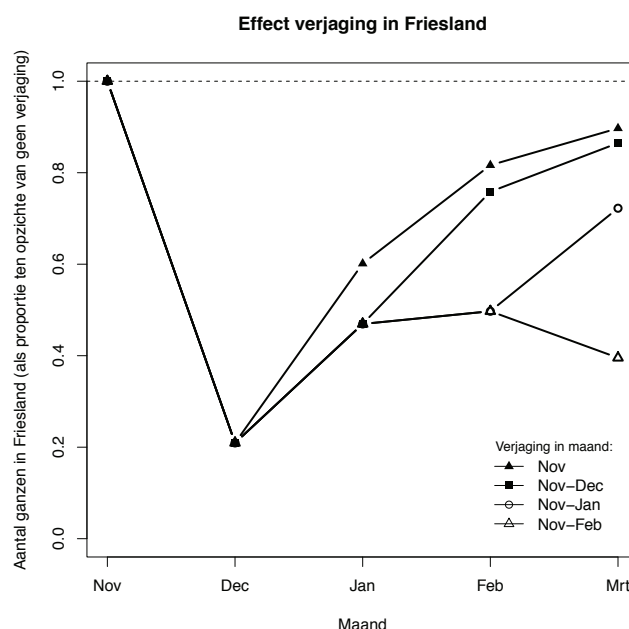
Figuur 9.8. De gevolgen op de totale populatiegroeisnelheid van een vervroegde voorjaars trek, waarbij alle vogels in Nederland al in februari naar Duitsland vertrekken en in maart geen enkele Kolganzen in Nederland verblijft. Hiervoor zijn voorspellingen van het trekmodel (hoofdstuk 7) over sterfte en reproductie doorgerekend op populatie-niveau. Te zien is dat met name de verlaging van de overleving als gevolg van de vroege trek effecten heeft op de populatiegroeisnelheid.

9.8 toont het duidelijke resultaat: de verlaagde overleving heeft een veel groter effect dan de verlaagde reproductie in dit scenario. Ten opzichte van de verlaagde overleving heeft de verlaagde reproductie bovendien weinig extra effect. Dit is niet alleen het gevolg van de relatief grotere verandering in overleving, maar ook door de grotere gevoeligheid van de populatie voor veranderingen in overleving dan voor veranderingen in reproductie, zoals ook te verwachten valt voor een langlevende soort als de Kolganzen. Hoewel een dergelijke verjaging met flink ondersteunend afschot dus een groot effect zou kunnen hebben op de jaarlijkse (!) populatiegroeisnelheid (-10%), is een scenario van verjaging van *alle* Kolganzen uit Nederland weinig realistisch. De volgende analyses gaan daar verder op in.

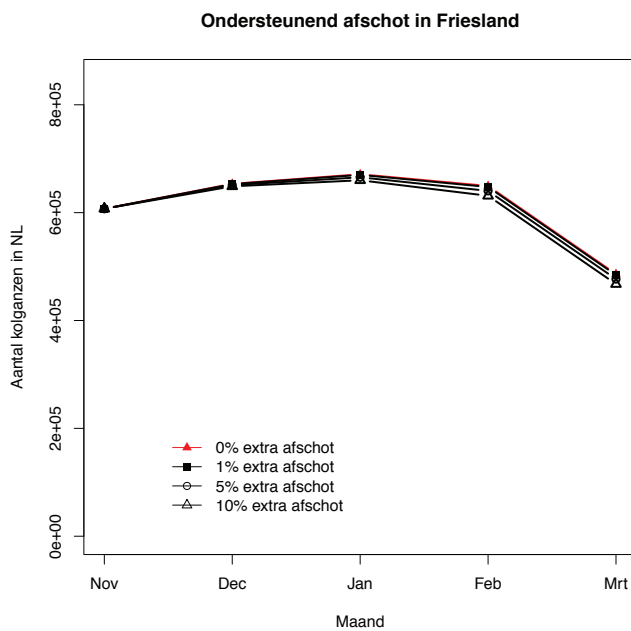
9.3.5. Effecten van verjaging

Bij de evaluatie van het Beleidskader Faunabeheer bleek dat het in geen enkel jaar lukte om meer dan 60% van de ganzen in de opvanggebieden te concentreren (Scheckerman *et al.* 2014). Als oorzaken werden onder meer genoemd dat de verschillen in de mate van rust binnen en buiten de opvanggebieden te klein waren en dat de begrenzing van de opvanggebieden vanuit ganzenperspectief niet duidelijk was ('rafelranden' en enclaves van niet deelnemende boeren binnen grotere opvanggebieden). Zoals we in hoofdstuk 6 hebben laten zien kan ook de grote mo-

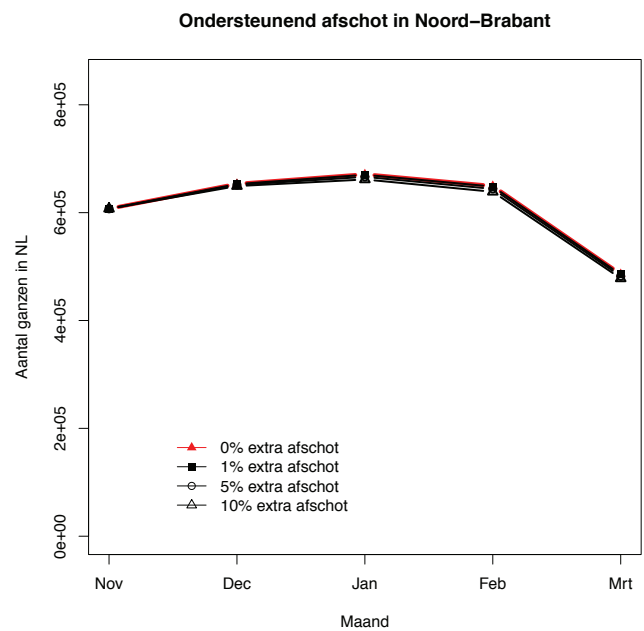
biliteit van de ganzen een knelpunt zijn om een sterke concentratie te bewerkstelligen. Om deze beweeglijkheid te illustreren hebben we allereerst doorgekeken hoe snel een provincie als Friesland weer opvult nadat alle Kolganzen eruit zijn verjaagd (wat in de praktijk weinig realistisch is, zie onder). Het gaat daarbij puur om de dispersiekansen zoals die al in het model zitten, zonder rekening te houden met extra aantrekkingskracht van een op dat moment onbegaasde provincie. De verjaagde Kolganzen verdelen we over de andere provincies naar rato van de dispersiematrix van het model. Figuur 9.9 laat zien dat eenmalige verjaging uit Friesland aan het begin van de winter (november) er inderdaad toe leidt dat er in december minder Kolganzen zijn in Friesland: 20% van het aantal dat verwacht wordt als de verjaging niet had plaatsgevonden. Dit percentage is niet nul omdat er ondertussen Kolganzen binnen zijn gekomen die in november in een andere provincie of in het buitenland waren. Als we de Kolganzen verder hun verloop laten hebben volgens het model is nog diezelfde winter (in maart) het aantal Kolganzen in Friesland weer op 90% van het scenario zonder verjaging. Ook scenario's waarin in meerdere maanden alle Kolganzen uit Friesland worden verjaagd laten zien dat daar nog altijd een substantieel aantal Kolganzen is te vinden doordat er zoveel uitwisseling is per maand (figuur 9.9). Dit is overigens in overeenstemming met experimentele studies in het



Figuur 9.9. Gevolgen van verjaging uit Friesland op de aantallen in Friesland, gedurende één of meerdere maanden. De aantallen zijn uitgedrukt als proportie ten opzichte van de aantallen die in Friesland verblijven zonder extra verjaging. Te zien is dat bij slechts verjaging in de eerste wintermaanden, de aantallen in maart weer bijna zijn opgelopen tot de aantallen zonder verjaging.



Figuur 9.10. Effect van verjaging van alle Kolganzen uit Friesland met 0, 1, 5 of 10% extra ondersteunend afschot op het totaal aantal Kolganzen in Nederland. In deze scenario's worden de Kolganzen elke maand uit Friesland verjaagd en is er elke maand 0, 1, 5 of 10% extra ondersteunend afschot ten opzichte van het basismodel dat gebaseerd is op de overlevingskansen van de afgelopen jaren en dus al de effecten van het huidige ondersteunend afschot meeneemt.



Figuur 9.11. Effect van verjaging van alle Kolganzen uit Noord-Brabant met 0, 1, 5 of 10% extra ondersteunend afschot op het totaal aantal Kolganzen in Nederland. In deze scenario's worden de Kolganzen elke maand uit Noord-Brabant verjaagd en is er elke maand 0, 1, 5 of 10% extra ondersteunend afschot ten opzichte van het basismodel dat gebaseerd is op de overlevingskansen van de afgelopen jaren en dus al de effecten van het huidige ondersteunend afschot meeneemt.

buitenland, die laten zien dat als verjaging al succes heeft, dat nooit meer dan 50% reductie in het aantal Kolganzen geeft (Percival *et al.* 1997, Kleijn *et al.* 2009).

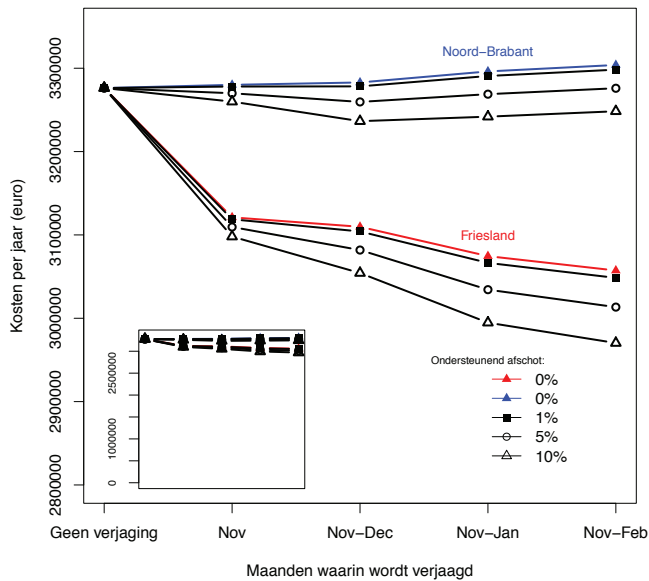
Overigens is ook dit scenario nogal theoretisch: het is zeer onwaarschijnlijk dat verjaging van alle Kolganzen uit een provincie kan worden gerealiseerd (laat staan uit heel Nederland). Toch is dit een informatieve vingeroefening omdat de provincie de kleinste ruimtelijke schaal is die momenteel in ons metapopulatiemodel zit. Ook als verjaging op een kleinere schaal (bijvoorbeeld een polder met kwetsbare gewassen) wordt overwogen, zal rekening gehouden moeten worden met de beweeglijkheid van de Kolganzen. Die beweeglijkheid zal tussen polders waarschijnlijk nog groter zijn dan tussen provincies, maar omdat verjaging op kleine schaal effectiever kan worden uitgevoerd is een dergelijke strategie in de praktijk mogelijk beter uitvoerbaar.

In figuur 9.10 laten we zien hoe het aantal Kolganzen in Nederland verloopt bij het bovenstaande scenario waarin elke maand alle Kolganzen uit Friesland worden verdreven. De afname in maart is het natuurlijke begin van de voorjaarsstrek richting Duitsland en verder oostwaarts. In figuur 9.10 is verder te zien wat de effecten zijn op het aantal Kolganzen in Nederland

door het extra ondersteunend afschot dat wellicht nodig is om alle Kolganzen uit Friesland te verjagen. We hebben hiervoor scenario's doorberekend met 1%, 5% en wel 10% extra afschot (dus nog bovenop het afschot dat nu al plaatsvindt). Zoals te zien valt zijn de effecten van deze verhoogde mortaliteit in één provincie op de aantal Kolganzen in Nederland klein, zelfs voor de provincie met het grootste aantal Kolganzen. Ter vergelijking, een zelfde simulatie voor de provincie Noord-Brabant (figuur 9.11) laat zien dat het effect van extra ondersteunend afschot daar nog veel kleiner is doordat er veel minder Kolganzen in die provincie pleisteren.

Naast de effecten op het aantal Kolganzen in Nederland is het ook interessant om te zien wat de effecten van verjaging en extra ondersteunend afschot zijn op de begrazingskosten veroorzaakt door de Kolganzen. Deze begrazingskosten worden per provincie berekend en vervolgens opgeteld voor heel Nederland. Herverdeling over de provincies door verjaging kan een effect hebben op de totale begrazingskosten in Nederland zelfs als het totale aantal Kolganzen in Nederland gelijk blijft. Dit komt doordat het verband tussen de begrazingskosten en het aantal ganzen niet lineair is maar een exponentiële functie volgt (figuur 4.3). Hierdoor gaat maandelijks verjaging van Kolganzen uit Friesland naar

Begrazingskosten bij verjaging uit een provincie

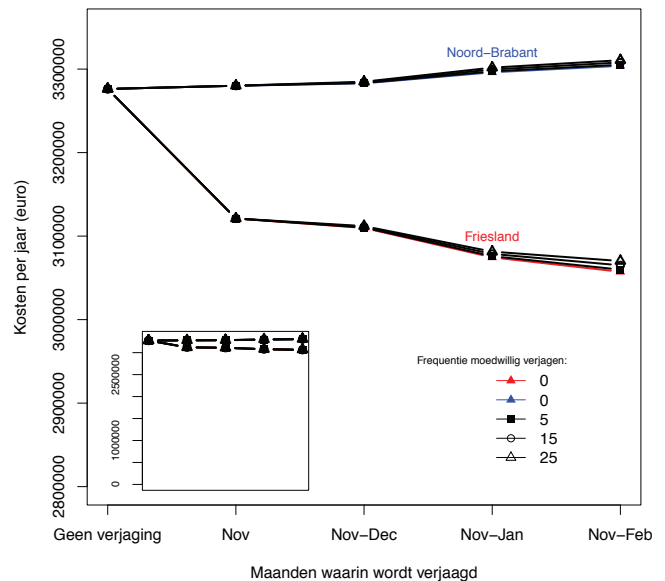


Figuur 9.12. Kosten (euro's per jaar voor heel Nederland) van begrazing door Kolganzen. In het basisscenario (gebaseerd op het geparameteriseerde metapopulatiemodel) zijn de geschatte kosten 3.28 miljoen euro. De gekleurde lijnen laten zien hoe de kosten voor heel Nederland veranderen als alle Kolganzen in één of meerdere maanden uit Friesland (rode lijn) of Noord-Brabant (blauwe lijn) worden verjaagd. De zwarte symbolen geven de kosten weer als bovenstaande verjagingsscenario's gepaard gaan met 1%, 5% of 10% extra afschot van de verjaagde Kolganzen. De inzet laat dezelfde grafiek zien, maar dan met een y-as die begint bij 0 euro, zodat de relatieve effectgrootte beter zichtbaar is.

andere provincies gepaard met een daling van de totale begrazingskosten (rode lijn in de figuur 9.12). De Kolganzen uit de meest bezochte provincie worden gelijk verdeeld over de provincies, en door de exponentiële functie levert dezelfde Kolgans minder schadeclaims op in een provincie met relatief weinig Kolganzen dan in een provincie met veel vogels zoals Friesland. Het tegenovergestelde effect is te zien in de totale kosten bij verjaging uit Noord-Brabant, waar relatief weinig Kolganzen komen (blauwe lijn in figuur 9.12). Extra ondersteunend afschot verlaagt de totale begrazingskosten overigens wel, maar de inzet in figuur 9.12 maakt duidelijk dat ten opzichte van de totale kosten per jaar (3,28 miljoen euro in dit model) deze effecten relatief klein zijn: het meest extreme scenario van elke maand alle Kolganzen uit Friesland verjagen met maandelijks 10% extra ondersteunend afschot brengt de totale kosten maar net onder de 3 miljoen euro.

Een ander aspect van verjaging is dat de hiermee gepaard gaande vliegbewegingen extra vliegkosten met zich meebrengen, waardoor de Kolganzen extra

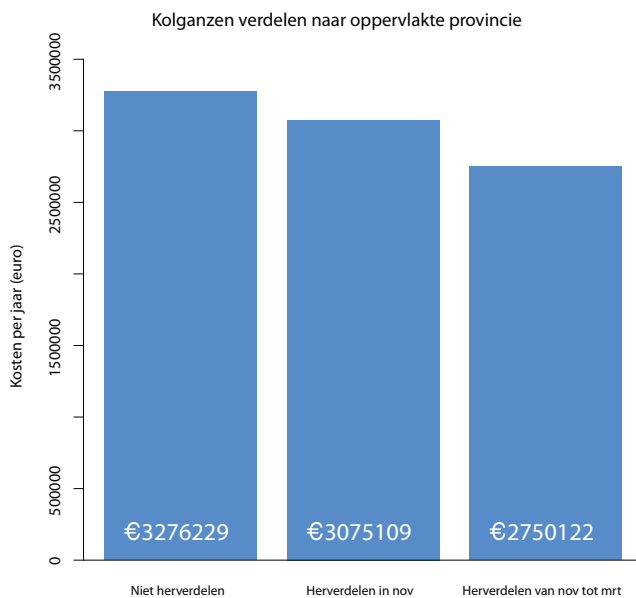
Begrazingskosten bij verjaging uit een provincie



Figuur 9.13. Kosten (euro's per jaar voor heel Nederland) van begrazing door Kolganzen. In het basis-scenario (gebaseerd op het geparameteriseerde metapopulatiemodel) zijn de geschatte kosten 3.28 miljoen euro. De gekleurde lijnen laten zien hoe de kosten voor heel Nederland veranderen als alle Kolganzen in één of meerdere maanden uit Friesland (rode lijn) of Noord-Brabant (blauwe lijn) worden verjaagd. De zwarte symbolen geven de begrazingskosten weer als bovenstaande verjagingsscenario's gepaard gaan met 5, 15 of 25 moedwillige verstoringen en bijbehorende extra begrazingskosten doordat de Kolganzen meer moeten eten door de extra vliegactiviteiten. De inzet laat dezelfde grafiek zien, maar dan inclusief 0 euro kosten op de y-as, ter relativering van de effecten op de totale begrazingskosten.

moeten grazen om energetisch in balans te blijven (zie hoofdstuk 8). Het gaat hierbij om 6% extra begrazing per Kolgans per dag per moedwillige verstoring. Om te onderzoeken hoe deze extra kosten van verjaging doorwerken in de bovenstaande verjagingsscenario's, moeten we inschatten met hoeveel verstoringen het verjagen van een Kolgans uit een provincie gepaard gaat. Hier zijn geen goede experimentele data voor beschikbaar. Daarom hebben we een verschillende frequentie van verstoring doorerekend: 0, 5, 15 en 25 verstoring per Kolgans per verjaging uit een provincie. In figuur 9.13 is te zien dat de hiermee gepaard gaande extra begrazingskosten weliswaar waarneembaar zijn, maar relatief klein ten opzichte van de totale begrazingskosten. Hierbij moet dus wel de kanttekening gemaakt worden dat het niet goed is in te schatten hoeveel verstoringen realistisch zijn.

Tot slot hebben we bekeken in hoeverre de begrazingskosten verder zijn te verlagen door Kolganzen



Figuur 9.14. Vergelijking van de totale begrazingskosten van Kolganzen in Nederland per winter, berekend met het populatiemodel. Het basisscenario wordt vergeleken met scenario's waarin in één maand (november) of in alle wintermaanden de in Nederland aanwezige Kolganzen gelijkmatig verdeeld worden naar rato van de oppervlaktes van de 12 provincies.

gelijkmatiger te verdelen over de provincies. Het idee hierbij is dat gezien de exponentiële kosten-per-kolganzen-functie (figuur 4.3) het gunstiger is het aantal in Nederland aanwezige Kolganzen zo gelijk mogelijk over de provincies te verdelen. Dat zou namelijk voorkomen dat er in één provincie bijzonder grote aantallen Kolganzen zijn, hetgeen tot onevenredig hoge kosten kan leiden. In plaats van elke provincie een twaalfde van het aantal Kolganzen toe te delen hebben we er in deze scenario's voor gekozen de vogels te verdelen naar rato van de landoppervlaktes van de provincies. Er is in deze exercitie dus geen rekening gehouden met het verschillende landgebruik in de Nederlandse provincies, noch van de beschikbaarheid van geschikte slaapplekken en andere randvoorwaarden die het huidige voorkomen bepalen. Ten opzichte van het basisscenario (waarvoor we zoals hierboven al gemeld tot een totaalbedrag van 3,28 miljoen euro aan begrazingskosten in Nederland per winter komen), veroorzaakt een scenario waarin in november alle Kolganzen eenmalig naar rato van de landoppervlaktes van de provincies verdeeld worden 200.000 euro minder aan schade op: 3,08 miljoen euro (figuur 9.14). Wordt deze herverdeling elke wintermaand herhaald, dan komen de kosten uit op een geschatte 2,75 miljoen euro. Het is hierbij zeer de vraag of deze kostenreductie opweegt tegen de inspanning en kosten vereist om deze tot stand te brengen.

9.4. Discussie

9.4.1. Bespreking van het metapopulatiemodel

Gegeven dat het metapopulatiemodel is geparameteriseerd met waarden voor overleving, reproductie en dispersie die direct zijn berekend uit veldwaarnemen van Kolganzen met halsbanden en van het aandeel jonge vogels in de winterpopulatie, is de overeenkomst van de modelprojecties met de trends in de (onafhankelijk verzamelde) populatiegrootteschattingen goed te noemen. Ook voorspelt het metapopulatiemodel een realistische verdeling van Kolganzen over de regio's in de Noordzee flyway en over de provincies in Nederland. Minder goed past de verdeling tussen de flyways: het model positioneert 40% van ganzen in de Pannonische flyway, terwijl recente tellingen wijzen op een aandeel tussen 10% en 20%. Natuurlijk kan zo'n *mismatch* zowel liggen aan de betrouwbaarheid van de tellingen als aan de modelparameters. Echter, in dit geval is er gegronde reden om te twijfelen aan de schattingen van de dispersie tussen flyways: zoals in figuur 6.6 is te zien zijn de 95% betrouwbaarheidsintervallen van deze parameters aanzienlijk. Het relatief kleine aantal waarnemingen in de Pannonische flyway maakt het kennelijk moeilijk om tot nauwkeurige en bruikbare schattingen te komen. Ook doordat er weinig historische waarnemingen zijn van geringde Kolganzen in de Pannonische flyway is het moeilijk om in te schatten of de sterke toename van het aantal Kolganzen in Nederland in het verleden deels te herleiden valt tot een belangrijke netto immigratie vanuit de Pannonische flyway, zoals door sommige auteurs is verondersteld (Mooij *et al.* 1996). Wel is duidelijk dat de uitwisseling tussen de flyways groter lijkt te zijn dan verwacht (hoofdstuk 6) en dat het aantal Kolganzen in Nederland gevoelig is voor deze parameter (dit hoofdstuk). Echter, onze analyses laten ook zien dat een simpele substitutie van het huidige (vanaf 1998) gemiddelde reproductiesucces voor dat over de periode 1961-1985 het verschil kan maken tussen een nog maar licht groeiende Europese populatie zoals het afgelopen decennium, en een sterk exponentieel groeiende populatie zoals in de jaren zestig en zeventig.

De gevoeligheidsanalyses en beheersscenario's in dit hoofdstuk geven een consistent beeld van welke knoppen van het metapopulatiemodel het gevoeligst afgesteld staan. Veranderingen in overleving hebben een groter effect op het aantal Kolganzen en de door hen veroorzaakte schade dan veranderingen in reproductie en dispersie. Dit beeld past goed bij een relatief lang levende en zeer mobiele soort. Toch geeft deze gevoeligheidsanalyse niet het totale beeld: de reproductie vertoont namelijk veel grotere jaar-op-jaar variatie en bepaalt daarmee grotendeels de

fluctuaties in het aantal Kolganzen van jaar tot jaar (zie figuur 9.3). Het is daardoor goed mogelijk dat in een beheerscenario met nog meer afschot dan nu al plaatsvindt (de populatie is de afgelopen jaren min of meer gestabiliseerd) een opleving van de reproductie het effect van verminderde overleving door afschot teniet doet, doordat de dichtheidsafhankelijke effecten worden opgeheven.

De verschillende verjagingsscenario's die in dit hoofdstuk zijn doorgerekend zijn niet allemaal even realistisch in de zin dat ze ook in de praktijk uitvoerbaar zijn. Toch zijn het wel zinvolle vingeroefeningen, omdat ze laten zien in welke richting zulke ingrepen de populatie zullen sturen, en hoe sterk die effecten in 'extreme' gevallen kunnen zijn. Waar die effecten beperkt zijn, zal dat nog sterker gelden voor minder grote ingrepen die in de praktijk wel haalbaar zijn.

Een belangrijk punt dat de verschillende verjagingsscenario's laten zien, is dat geïsoleerd provinciaal beleid waarschijnlijk nauwelijks gaat werken. Doordat zelfs op maandbasis een groot deel van de Kolganzen zich tussen provincies verplaatst, kan provinciaal verjagen gezien worden als dweilen met de kraan open. Het zou interessant zijn om ook voor een kleiner ruimtelijk schaalniveau te onderzoeken of lokaal beheer mogelijk is, bijvoorbeeld om polders of zelfs percelen met kostbare gewassen te beschermen (verjaging op kwetsbare gewassen vond plaats in de periode voorafgaand aan het Beleidskader Faunabeheer). Of dergelijk lokaal beheer gaat werken is natuurlijk maar de vraag aangezien sommige experimenten hebben laten zien dat maximaal 50% reductie in het aantal ganzen te verwachten is (Percival *et al.* 1997, Kleijn *et al.* 2009). Of herhaaldelijk verjagen (bijvoorbeeld met ondersteunend afschot) zal leiden tot het leren vermijden van betreffende percelen/polders hangt natuurlijk in de eerste plaats af van of steeds dezelfde individuen verjaagd worden of dat door de beweeglijkheid van de Kolganzen sprake is van een grote lokale *turn-over* en steeds weer nieuwe ganzen met de maatregelen worden geconfronteerd.

Het type metapopulatiemodel dat we hier presenteren is geschikt om op een nog fijner ruimtelijk schaalniveau te gebruiken, maar parametrisatie van zo'n model vereist wel meer en meer parameters. Het is haast ondoenlijk om die parameters op eenzelfde manier te schatten als gedaan in de analyses in hoofdstukken 5 en 6. Afleesgegevens van halsbanden lijken niet de meest geschikte bron van informatie als het gaat om dispersie over zulke kleine afstanden. Het punt is dat bij een fijner ruimtelijk schaalniveau ook kleinere tijdstappen horen. In plaats van te onderzoeken of Kolganzen volgende maand nog in

dezelfde provincie zitten is het dan de vraag of ze de volgende dag nog op hetzelfde perceel zitten. Voor een dergelijke intensiteit van informatie zijn gegevens van gezenderde vogels (bijvoorbeeld zoals die nu worden verzameld door het Max-Planck Institut für Ornithologie) meer geschikt dan de aflezingen van halsbanden. Deze gezenderde vogels geven frequent hun positie door en worden met behulp van speciale apparatuur uitgelezen. Ter benadrukking: het type metapopulatie-modellen dat hier beschreven is kan ook prima op dat schaalniveau toegepast worden mochten er prangende vragen zijn over beheer op polder of perceelniveau, maar dat vereist dus een andere manier van parametrisatie van de modellen, met een ander type gegevens.

Dat brengt de discussie van dit metapopulatiemodel hoofdstuk op het onderwerp van de mogelijkheden van dit type modellen. Zoals de schematische weergave (figuur 9.1) en de exercities in dit hoofdstuk laten zien hebben deze mega-transitiematrixmodellen het grote voordeel dat ze transparant zijn, gebruik maken van matrix algebra voor bijvoorbeeld projecties en gevoeligheidsanalyses, direct kunnen worden geparameteriseerd met de uitkomsten van bijvoorbeeld *mark-recapture* analyses, en gemakkelijk gebruikt kunnen worden in simulaties en *what-if-scenario-analyses* (Caswell 2001, Jongejans & de Kroon 2012). Ruimtelijke megamatrixmodellen zijn dus enerzijds heel flexibel wat betreft het aantal ruimtelijke schalen, het aantal gebieden per schaal en het aantal tijdstappen, en hebben tegelijkertijd een duidelijke matrix structuur die vergelijking van modeluitkomsten mogelijk maakt tussen modellen van verschillende populaties en zelfs soorten (Sæther & Bakke 2000, van de Kerk *et al.* 2013, Salguero-Gómez *et al.* 2015). Dat betekent ook dat deze metapopulatiemodellen zeer geschikt zijn om toe te passen op andere soorten met een duidelijk ruimtelijke component in hun populatiedynamiek.

9.5. Conclusies

- Het met velddata geparameteriseerde metapopulatiemodel voorspelt een populatiegroei die overeenkomt met de aantaltrends over de betreffende jaren. Ook de verdeling over de regio's binnen de Noordzee flyway en over de provincies binnen Nederland worden goed gereproduceerd door het model.
- Echter, de schattingen van de uitwisseling tussen de Noordzeeflyway en de Pannonische flyway resulteren in modelvoorspellingen die niet goed overeenkomen met de daadwerkelijke verdeling over deze flyways. Dit komt waarschijnlijk door het kleine aantal meldingen van Kolganzen met

halsbanden in de Pannonische flyway. Het metapopulatiemodel moest op dit punt worden aangepast.

- Het aangepaste basismodel voorspelt bij de huidige waarden van reproductie en overleving (inclusief de huidige hoeveelheid afschot) een nagenoeg stabiele populatieontwikkeling. Dit betekent dat elke verlaging van de reproductie of de overleving naar verwachting zal resulteren in een afname, en elke verhoging in een toename van de kolganzenpopulatie.
 - Gevoeligheidsanalyses tonen aan dat veranderingen in de overleving een groter effect hebben op het aantal Kolganzen dan veranderingen in reproductie. Extra afschot zal leiden tot een afname van de populatie, maar daarbij zal vermoedelijk ook een compenserend effect optreden door het
- wegvallen van de dichtheidsafhankelijke reductie van de reproductie bij afname van de populatiegrootte.
 - Verjaging van Kolganzen uit een provincie heeft slechts een klein effect op de totale begrazingskosten in Nederland, ook als extra ondersteunend afschot en extra begrazing als gevolg van verstoring worden meegenomen in de berekeningen. Door hun grote beweeglijkheid keren de Kolganzen namelijk waarschijnlijk weer snel terug. Provinciaal beleid lijkt daarom niet zinvol als het niet deel uitmaakt van nationaal en internationaal beleid.
 - Met een gelijkmatige verdeling van de Kolganzen over Nederland lijkt een kostenreductie van hoogstens 16% te bereiken, terwijl de uitvoering waarschijnlijk moeilijk en duur zal zijn.
-

10. Monitoringplan

Kees Koffijberg & Hans Schekkerman, Sovon Vogelonderzoek Nederland

10.1. Inleiding

De resultaten die in de voorgaande hoofdstukken zijn gepresenteerd laten zien dat een goede combinatie van verschillende gegevensreeksen veel inzicht geeft in de populatiedynamiek en populatiedemografie van Kolganzen, die vervolgens als basis kunnen dienen voor goed onderbouwde beleidsscenario's ten aanzien van ganzen en landbouwschade. Veel van de gebruikte gegevens konden worden afgeleid van bestaande langlopende monitoringreeksen, waarvan sommige startten rond 1960. Tegelijk is echter ook duidelijk geworden dat er bij een aantal parameterschattingen nog belangrijke hiaten zitten, die leiden tot onzekerheden in de populatiecijfers en model-schattingen. Dat geldt vooral voor de Pannonische flyway, waar tellingen de grootste gaten vertonen en zowel overleving als dispersiekansen niet goed konden worden geschat vanwege de kleine steekproeven. In dit hoofdstuk wordt beschreven hoe de monitoring van Kolganzen (en overwinterende ganzen in het algemeen) kan worden voortgezet, en waar optimalisatie en mogelijkheden voor verbeteringen liggen. De hier gepresenteerde aanbevelingen sluiten zoveel mogelijk aan bij de eerdere analyse van Fox *et al.* (2010), gemaakt naar aanleiding van een *Goose Specialist Group* bijeenkomst in Zweden, najaar 2009. Voor Nederland passen de aanbevelingen voor wat betreft de tellingen goed in het huidige Netwerk Ecologische Monitoring zoals dat momenteel door het Ministerie van EZ en andere overheidsinstellingen wordt georganiseerd.

10.2. Monitoring van aantallen

Hoewel ganzen zich in vergelijking tot andere vogelsoorten in het algemeen goed laten tellen (komen doorgaans voor in open landschap, met concentraties in grote groepen of op gemeenschappelijke slaappleatsen) bleek bij de reconstructie van het populatieverloop dat het netwerk van telgebieden in Europa een toenemend aantal hiaten vertoont (zie hoofdstuk 3). Tot het einde van de jaren negentig bestond er een goede coördinatie van ganzentellingen onder auspiciën van de *Goose Specialist Group* van *Wetlands International*, gecoördineerd door het *National Environmental Research Institute* in Kalø, Denemarken (tegenwoordig Aarhus University) (Madsen *et al.* 1999). Sinds de overname van de database met ganzentellingen door *Wetlands International* zelf, rond 2000, is het netwerk van

ganzentellingen echter gaandeweg verbrokkeld, zowel door verminderde internationale coördinatie als door ontwikkelingen in individuele landen (Fox *et al.* 2010). De nadruk van de internationale tellingen ligt tegenwoordig op de *International Waterbird Count* (IWC), die zich richt op het volgen van watervogelpopulaties in het algemeen. Voor dat doel worden in de meeste Europese landen alle belangrijke wateren en wetlands in januari geteld. Ganzen (en zwanen) pleisteren echter veelvuldig buiten die wateren en wetlands, en worden zodoende met de IWC maar ten dele opgepikt. Belangrijke concentraties ganzen worden dus in het kader van de IWC niet geteld.

Er is maar een handvol landen/staten met een goed funktionerende ganzenmonitoring (d.w.z. maandelijkse tellingen in de periode oktober-maart, zie verderop). Daartoe behoren Nederland, Nordrhein-Westfalen in Duitsland, België en Groot-Brittannië in de Noordzee-flyway, en Hongarije en Oostenrijk in de Pannonische flyway. De tellingen in deze landen overlappen met de belangrijkste kolganzengebieden en kennen slechts plaatselijk (vooral Nordrhein-Westfalen, Hongarije) een aantal hiaten. In Nederland zelf wordt bij de maandelijkse tellingen naar schatting gemiddeld slechts 5% (0-7%) van de aanwezige Kolganzen gemist, omdat ze zich buiten het netwerk van reguliere telgebieden ophouden (zie hoofdstuk 3.2). Eventuele gaten in telreeksen binnen het netwerk van telgebieden zijn klein en kunnen met behulp van imputing goed worden bijgeschat met uit andere telgebieden beschikbare gegevens (zie verder hoofdstuk 3.2).

In Zweden, Denemarken en grote delen van Duitsland wordt alleen geteld op de internationale teldatum (september voor Grauwe Gans, november voor alle *Anser* ganzen, januari alle soorten ganzen, maart Brandgans, mei Rotgans). Voor de Kolgans zijn in dit kader dus twee tellingen per winterhalfjaar beschikbaar (november en januari). In Zweden en Denemarken zijn deze tellingen (vrijwel) volledig. Vooral in Duitsland echter zijn de reeksen erg onvolledig en is er een grote achterstand in gegevensbeheer. Zelfs nationale schattingen zijn hier niet te maken voor de afgelopen tien jaar. In Niedersachsen worden momenteel een aantal regio's frequent geteld (soms zelfs meerdere keren per maand in Natura 2000 gebieden of gebieden met speciaal ganzenbeheer), maar worden andere gebieden infrequent of niet geteld, waardoor het beeld vaak incompleet blijft. Grotere hiaten zijn verder te vinden in het

noorden (Schleswig-Holstein) en het oosten (vooral Mecklenburg-Vorpommern, Brandenburg, Sachsen-Anhalt) van het land. In zachte winters zoals rond 2005 kunnen hierdoor belangrijke aantallen worden gemist (zie hoofdstuk 3.4). In koudere winters, als de Kolganzen zich voornamelijk in het centrum en westen van het winterareaal bevinden, worden beduidend minder vogels gemist. Bij de huidige tendens naar zachte winters ligt echter het risico op de loer dat steeds meer vogels zich in de slecht getelde gebieden gaan begeven.

In alle resterende landen wordt voornamelijk in januari geteld, maar niet altijd met een goede landelijke dekking. Vooral in Slovenië, Servië, Kroatië en Italië ontbraken bovendien veel januari-tellingen (zie tabel 3.2). Vooral bij vorst in de vaste overwinteringsgebieden in Hongarije en Oostenrijk zijn dit belangrijke uitwijkgebieden waar grote aantallen kunnen pleisteren (S. Farago). In de Pannonische flyway geldt dus in sterke mate dat bij verplaatsingen onder invloed van vorst en sneeuw de overlap met slecht getelde gebieden groter wordt, en verhoudingsgewijs veel vogels worden gemist. Dit is vermoedelijk een belangrijke reden voor de grote variatie in jaarlijks getelde aantallen in deze flyway (zie hoofdstuk 3.4).

In de nog oostelijker trekroutes, rond de Zwarte Zee en de Kaspische Zee, zijn tellingen slechts fragmentarisch en lenen zich momenteel niet voor welke trendanalyse dan ook. Met name in Bulgarije en Roemenië worden recent wel pogingen ondernomen om de tellingen te verbeteren (S. Nagy/*Wetlands International*).

Voor een goede monitoring van het populatieverloop en de verspreiding van Kolganzen in de Noordzee flyway bevelen we aan:

1. Voortzetten van maandelijkse tellingen in de periode oktober tot en met maart in de kern van het winterareaal in Nederland, Nordrhein-Westfalen/Duitsland, België en Groot-Brittannië;
2. Versterken en uitbreiden van het netwerk van tellingen in Niedersachsen/Duitsland tot alle relevante gebieden, maandelijks te tellen in de periode oktober tot en met maart;
3. Versterken van (internationale) tellingen in november en januari in de overige delen van Duitsland (voor Kolgans in ieder geval Schleswig-Holstein, Mecklenburg-Vorpommern, Brandenburg, Sachsen-Anhalt) en in Polen;
4. Voortzetten (internationale) van tellingen in Denemarken en Zweden in november en januari.

Deze telstrategie maakt het mogelijk op twee momenten in een winter (november en januari) een schatting voor de gehele flyway te maken. Twee tel-

lingen per winter zijn aan te bevelen om te voorkomen speciale omstandigheden (minder goede teldekking door slechte weersomstandigheden of veranderingen in verspreiding bij vorst en sneeuw) het beeld gaan domineren (zie ook Fox *et al.* 2010).

Voor de kern van het winterareaal dragen de maandelijkse tellingen in oktober-maart niet alleen bij tot de schattingen van de totale populatie, maar bieden ze vooral ook de mogelijkheid in te zoomen op lokaal niveau, bijv. voor een analyse van ontwikkelingen in aantallen en verspreiding per provincie, of binnen en buiten rustgebieden of opvang (of ander beheersregime). Maandelijkse tellingen kwantificeren namelijk ook eventuele veranderingen in verspreiding gedurende de winter, en veranderingen in het seizoensverloop, die bij slechts één of enkele tellingen gemaskeerd zouden worden (Koffijberg *et al.* 2000). Om die reden worden bij de Nederlandse watervogeltellingen (waaronder ganzen en zwanen) de trends in de tijd gepresenteerd op grond van gemiddelden over het hele seizoen.

Het organiseren van maandelijkse tellingen in Niedersachsen/Duitsland vereist verbetering van de regionale coördinatie in dat land, alsmede een goede facilitatie van gegevensbeheer richting de waarnemers, opdat de resultaten van de tellingen sneller beschikbaar komen. Het organiseren van de november- en januari-telling in de andere delen van Duitsland en in Polen vereist verbetering van de landelijke coördinatie (en gegevensbeheer) en versterking van het netwerk van tellers. In Polen zijn daartoe recent reeds initiatieven ondernomen die hun eerste vruchten afwerpen (Lawicki *et al.* 2013). Bij alle nieuwe initiatieven is het belangrijk om tellingen in grensregio's (bijv. de Oder, op de grens van Polen en Duitsland) nauw op elkaar af te stemmen, met name als in het ene land slaaplaattellingen worden georganiseerd, en in het andere land tellingen overdag, op de voedselterreinen (groot risico van dubbeltellingen).

Voor de Pannonische populatie gelden de volgende aanbevelingen:

1. Voortzetten van maandelijkse tellingen in de periode oktober tot en met maart in de kern van het winterareaal in Hongarije en Oostenrijk;
2. Versterken en uitbreiden van netwerk van tellingen in november en januari tot alle relevante gebieden in de overige landen van de flyway, met name Slowakije, Kroatië, Servië, Slovenië en Italië (Tsjechië heeft goed netwerk van tellingen).

Ook hier geldt dat tellingen in november en januari de basis vormen voor schattingen van de totale populatie, terwijl de maandelijkse tellingen de mogelijkheid bieden regionale beleidsvraagstukken te beantwoorden. Het aspect van grensoverschrijdende co-

ördinatie speelt in de Pannonische flyway nog sterker dan in de Noordzee flyway, met name langs de Donau op de grens van Hongarije en Kroatië-Servië.

Voor de flyways verder oostelijk, zijn vooral in Roemenië en Bulgarije de afgelopen jaren goede resultaten geboekt met tellingen die werden uitgevoerd in het kader van een speciaal programma voor Roodhalsganzen (S. Nagy/*Wetlands International*). Hier behoren meerdere tellingen per winter (in ieder geval november en januari) goed tot de mogelijkheden. Bij de overige landen rond de Zwarte Zee en Kaspische Zee lijkt een goede januaritelling momenteel het hoogst haalbare, mede ook gezien de politieke instabiliteit in deze regio (Oekraïne). Wat betreft telmethodiek zijn de tellingen in voedselgebieden overdag in alle landen goed gestandaardiseerd (bijv. Hornman *et al.* 2012). Bij slaapplaattellingen is dat in mindere mate het geval. Deze zijn bij de uitgestrekte ganzenpleisterplaatsen in o.a. het oosten van Duitsland en Hongarije vaak wel de enige manier om goed inzicht te krijgen in de aanwezige aantallen. Zo zijn in Hongarije recent (winter 2014/15) ook slaapplaattellingen uitgevoerd die het hele land afdekten (P. Szinai). Slaapplaattellingen worden nu echter afwisselend in de ochtend en de avond uitgevoerd, wat wisselende resultaten geeft. Avondtellingen worden op veel plaatsen geprefereerd vanwege de praktische uitvoerbaarheid, maar hebben als groot nadeel dat ganzen worden gemist omdat ze tot ver na zonsondergang (na het einde van de telling) op de slaapplaats arriveren en worden gemist, of in het donker niet kunnen worden gedermineerd. Interpretatie van slaapplaattellingen in het oosten van Duitsland worden bijvoorbeeld bemoeilijkt vanwege het grote aandeel ongedetermineerde ganzen (doorgans Kol- of rietganzen). Vanuit dit oogpunt zijn tellingen in de ochtend doorgaans te prefereren. Het verdient aanbeveling in ieder geval voor slaapplaattellingen een goed telprotocol op te stellen, bij voorkeur onder auspiciën van de *Goose Specialist Group/Wetlands International*. Beide organisaties zullen ook een belangrijke rol moeten vervullen bij het aansturen van de internationale coördinatie van de tellingen (sterker dan nu het geval is) en het faciliteren van nationale coördinatoren in de verschillende landen.

10.3. Monitoring van broedsucces

Vooraf dankzij het pionierwerk van Jules Philippona en anderen (Philippona 1972, 2005) is van de Kolgans sinds 1957 een unieke reeks gegevens over het broedsucces opgebouwd (hoofdstuk 5). Vergelijkbare reeksen zijn alleen beschikbaar voor Rotganzen (Ebbing *et al.* 2013, Nolet *et al.* 2013).

Ervaringen na 2002 laten zien dat met een betrekkelijk geringe coördinatie-inspanning op grote schaal gegevens van broedsucces te verzamelen zijn (zowel aandeel eerstejaars in populatie als familiegroottes). Anders dan bij de tellingen van aantallen, die integraal moeten worden uitgevoerd, volstaan bij broedsucces steekproeven in de verschillende delen van het winterareaal. Voor de Noordzeeflyway werd vanaf 2003/04 jaarlijks op deze wijze ten minste 10-20% van de flywaypopulatie bemonsterd. Het veldwerk wordt uitgevoerd door een kleine groep vrijwilligers met professionele expertise. Het onderhouden van dit netwerk is dus belangrijk om de reeks te kunnen voortzetten. Dit wordt momenteel uitgevoerd door de *Goose Specialist Group* (K. Koffijberg), gefaciliteerd door Sovon Vogelonderzoek Nederland. Uitbreiding van broedsucces metingen is wenselijk in de Pannonische populatie. Hier wordt structureel door slechts één persoon (J. Laber, Oostenrijk) jaarlijks een steekproef verzameld. In Hongarije zijn tot dusverre alleen bij bezoeken door Nederlanders tellingen verricht. Het uitvoeren van goede leeftijdstellingen wordt hier bemoeilijkt door de grote schuwheid van de ganzen (vaak grote afstanden te overbruggen, terrein moeilijk toegankelijk), maar is met een goede aansturing niet ondoenlijk. De mogelijkheid om leeftijdstellingen te doen zal ook per gebied verschillen. De nu verzamelde gegevens laten zien dat het broedsucces in de Pannonische populatie afwijkt van die in de Noordzeepopulatie (hoofdstuk 5), wat het verzamelen van gegevens in deze regio dus extra belangrijk maakt. Gezien de grote aantallen die in Hongarije pleisteren, volstaat de aansturing van een klein netwerk aan tellers in dit land om goede steekproeven te verkrijgen.

10.4. Monitoring van overleving en migratie

Sinds de start van het ringprogramma met halsbanden bij Kolganzen in 1997 zijn in de verschillende flyways meer dan 12.000 Kolganzen geringd (naast het reeds bestaande ringprogramma met metalen ringen). Dit resulteerde in meer dan 150.000 individuele aflezings, uitgevoerd door een groot aantal vrijwilligers die hun waarnemingen invoeren in het portaal www.geese.org. Deze gegevens lenen zich bij uitstek voor het uitvoeren van overlevingsanalyses en immigratie en emigratie tussen de flyways (hoofdstuk 6). Onze resultaten laten zien dat net als bij de aantallen, ook de overleving en mate van emigratie en immigratie onderhevig is aan veranderingen in de tijd. Om de overleving en emigratie/immigratie te volgen is voortzetting van het huidige ringprogramma dus belangrijk, ten minste met een inspanning die de jaarlijkse sterfte van de ganzen compenseert. We bevelen aan om in de Noordzeeflyway ten minste de

ringdichtheid van 2-3 promille zoals die nu bestaat (B.S. Ebbinge) in de populatie op peil te houden.

Uitbreiding van de steekproef is gewenst in de Pannonische populatie. Schattingen van immigratie en emigratie en overleving (hoofdstuk 6) werden in deze studie sterk bemoeilijkt door de zeer kleine steekproef aan geringde dieren in deze populatie. Het verdient aanbevelingen deze ringactiviteiten te organiseren in Hongarije, waar reeds enkele malen vogels zijn geringd en enige mate van infrastructuur voor het ringen bestaat. Dit is bovendien minder kostbaar dan het ringen op de ruiplaatsen op Taimyr (die bovendien niet alleen de Pannonische populatie omvat, maar ook de Noordzeeflyway (Mooij *et al.* 1996), die met het ringen in Nederland al goed wordt bemonsterd). Het ringonderzoek kan ook worden gecombineerd met onderzoek aan andere vragen, zoals verspreiding van ziekten zoals vogelgriep. Bij het opvoeren van de ringinspanning in Hongarije is het tevens belangrijk om ter plaatse het aflezen van ringen door vrijwilligers (zowel in Hongarije als omliggende landen) te stimuleren, zodat ook de afleeskans omhoog gaat. Zoals in hoofdstuk 6 valt te lezen is de kans dat een Kolgans met een halsband in de winter gezien en gerapporteerd wordt in de Noordzeeflyway nu 91%, maar in de Pannonische flyway slechts 1%. Naar verwachting zal het aflezen van ringen in de Pannonische flyway ook profiteren van een hogere ringdichtheid, omdat waarnemers dan worden gemotiveerd de groepen ganzen op ringen af te zoeken.

Ebbinge (2009) bepleitte om de aflezingen van individueel gemerkte vogels ook te gebruiken voor het genereren van populatieschattingen. Aan een aantal belangrijke aannames die aan zo'n analyse ten grondslag liggen, waaronder een gelijke terugmeldkans binnen het winterareaal, of een vergelijkbare ringdichtheid, wordt nu echter niet voldaan (zie boven), zodat deze werkwijze nog de nodige onzekerheden kent. Onzekerheden in deze methodiek leiden bovendien snel tot grote afwijken in berekende schattingen. Alleen als in de verschillende gebieden binnen de flyway in het veld ringdichtheden worden bepaald zullen de mogelijkheden om vanuit ringgegevens populatieschattingen te genereren verbeteren (Ganter & Madsen 2001). Momenteel gebeurt dit in de Noordzeeflyway in slechts twee gebieden (Ooijpolder/Nederland en Niederrhein/Duitsland).

10.5. Monitoring van andere parameters

Kolgansen worden in verschillende landen binnen de flyway op verschillende momenten bejaagd. De meeste landen kennen een jachtseizoen van het najaar tot in het midden van de winter. In Rusland

wordt vooral tijdens de voorjaarsstrek in april-mei gejaagd. Effecten van afschot zijn onder bepaalde aannames weliswaar indirect af te leiden uit de overlevings-analyses, maar kunnen sterk worden verbeterd indien ook uit alle relevante landen afschotcijfers beschikbaar zijn. Op dit moment worden goede cijfers onder meer verzameld in Nederland (zij het niet centraal, op landelijk niveau), in Denemarken en Zweden. In Duitsland worden geschoten ganzen niet op soort gebracht (alles valt onder de categorie "Wildgänse"), terwijl in Rusland geen enkele vorm van afschotregistratie bestaat.

Voor het registreren van jaarlijks afschot is in principe een belangrijke rol weggelegd bij internationale jachtorganisaties zoals FACE (*European Federation of Associations for Hunting & Conservation*) en bij de *Harvest Specialist Group* van *Wetlands International*. Het bijhouden van een goede database met afschotcijfers is voor de monitoring net zo belangrijk als de databases met telresultaten, reproductiecijfers en ringgegevens.

10.6. Conclusies

- Voor de monitoring van aantallen in de Noordzeeflyway: handhaven van het netwerk van tellingen in Zweden, Denemarken, Nederland, Nordrhein-Westfalen/Duitsland, België en Groot-Brittannië, uitbreiding/versterking van tellingen in de overige delen van Duitsland (m.n. Niedersachsen) en Polen. Maandelijks tellingen zoals die nu bestaan in de kern van het winterareaal (waaronder Nederland) bieden naast een bijdrage in de schattingen van de internationale populatie ook de mogelijkheid regionale vraagstellingen te beantwoorden;
- Voor de monitoring van aantallen in de Pannonische flyway: handhaven van het netwerk van tellingen in Hongarije en Oostenrijk, versterking van tellingen in de overige landen, met name Slowakije, Kroatië, Servië, Slovenië en Italië. Stimuleren van tellingen in het Zwarte Zeegebied en rond de Kaspische Zee;
- Voor de monitoring van broedsucces: handhaven van huidige coördinatie-inspanning in de Noordzee flyway, opzetten van coördinatie en vergroting van de steekproef in de Pannonische flyway (die qua broedsucces afwijkt van de Noordzee flyway);
- Voor de monitoring van overleving en migratie: handhaven van ringinspanning in de Noordzeeflyway, uitbreiding van ringinspanning in de Pannonische flyway (specifiek Hongarije) en stimuleren van aflezen van ringen in die regio via www.geese.org;
- Opzetten en beheren goede internationale database met jaarlijkse afschotcijfers.

11. Integratie en toepassingen

Bart A. Nolet², Hans Schekkerman³, Eelke Jongejans¹, Kees Koffijberg³ & Hans de Kroon¹

11.1. Inleiding

Kolganzen, die broeden op de toendra's van Europees Rusland, overwinteren voor het overgrote deel (ongeveer 70% van de flyway-populatie) in het grasrijke Nederland, dat gunstig is gelegen in een delta van grote rivieren en nabij de vorstgrens. Daarmee heeft Nederland een grote internationale verantwoordelijkheid voor de instandhouding van de populatie Kolganzen. Maar omdat Kolganzen tijdens de winter gras en akkerbouwgewassen eten, veroorzaakt dit tegelijkertijd conflicten met de agrarische sector. De afgelopen tien jaar is er een speciaal opvangbeleid gevoerd (Beleidskader Faunabeheer). Dit hield in dat de ganzen met rust werden gelaten in opvanggebieden (zowel agrarisch gebied als natuurgebied), maar daarbuiten mochten worden verstoord om ze naar de opvanggebieden te verjagen. Dit verjagen ging gepaard met afschot. Het ging hierbij om aanzienlijke aantallen geschoten Kolganzen (tot 47.000 per jaar in de periode 2005/06-2010/11 volgens laatste landelijk gepubliceerde opgaven van KNJV ofwel zo'n 5% van de in Nederland overwinterende aantallen).

De geschoten aantallen waren van dien aard dat de vraag opdoemde in hoeverre dit de gunstige staat van instandhouding van de populatie Kolganzen zou beïnvloeden. Ondanks het afschot vertoonde de aantalsontwikkeling van de Kolgans in Nederland tot recent nog weinig tekenen van een afname van de groei. Dit was opmerkelijk, omdat afschotmortaliteit bij ganzen over het algemeen additief is en bovenop de overige mortaliteit komt (Francis *et al.* 1992, Menu *et al.* 2002). Die overige mortaliteit is al hoger dan de natuurlijke mortaliteit, omdat Kolganzen van oudsher worden bejaagd in Rusland (tegenwoordig voornamelijk in het voorjaar), in Polen en in delen van Duitsland (voornamelijk in het najaar).

Op het Europese continent worden vijf wintergroepen ("flyways") van Kolganzen onderscheiden (Madsen, Cracknell & Fox 1999). De grootste groep is de Noordzee flyway populatie (verderop kortweg Noordzeepopulatie), die hoofdzakelijk overwintert in België, Nederland en Duitsland. Al eerder was geopperd dat er netto immigratie naar deze Noordzee populatie plaatsvond vanuit de groep die in Hongarije en omgeving overwintert (de Pannonische populatie)

(Mooij 2000). Een dergelijke netto immigratie zou een deel van de toename in Nederland verklaren en het effect van afschot op de aantalsontwikkeling in Nederland kunnen maskeren.

In dit onderzoek hebben we de beschikbare tellingen op een rijtje gezet om een actueel overzicht te krijgen van de aantalsontwikkeling van zowel de Noordzee als de Pannonische populatie. Daarnaast hebben we dankbaar gebruik gemaakt van bestaande gegevens van met kleurringen gemerkte Kolganzen. Deze bestanden zijn klaar gemaakt voor analyse en gebruikt om de overleving en dispersie tussen en binnen de flyways te schatten. Om trends in de reproductie vast te stellen, zijn de bestaande jongentellingen (op de wintergebieden) geanalyseerd in relatie tot de lemmingcyclus op de toendra en de populatiegrootte. Daarmee is vervolgens een meta-populatiemodel geparameteriseerd, waarmee beheerscenario's kunnen worden doorgerekend. We hebben ook gebruik gemaakt van bestaande gegevens van op hun trek met satellietzenders gevolgde Kolganzen om een trekmodel te parameteriseren, waarmee we de effecten van verschillende afschotintensiteiten op de voorjaars trek hebben gemodelleerd. Omdat er nog geen volledige voorjaars trek van Kolganzen vanuit Hongarije beschikbaar waren, hebben we een aantal Kolganzen in Hongarije van satellietzenders voorzien en daarmee de contactzone van de flyways in kaart gebracht. Tenslotte hebben we aan de hand van literatuurgegevens doorgerekend wat het effect is van moedwillig verstoren van Kolganzen op hun grasconsumptie.

11.2. Overleving en voortplantingssucces

De overlevingskansen van individuele Kolganzen zijn over de onderzochte periode 1998-2009 in de Noordzeepopulatie geleidelijk afgenomen van circa 90% naar circa 80%. Tegelijkertijd is zo'n trend niet te zien in de Pannonische populatie. Het lijkt er dus op dat toegenomen afschot in Nederland, waar het grootste aandeel van de Noordzeepopulatie zit, inderdaad zijn weerslag heeft op de overleving van Kolganzen. De gemiddelde (over de genoemde tijdsperiode) overleving van de Kolganzen in Nederland verschilt overigens niet van die in andere overwinteringsgebieden van de Noordzeepopulatie. Analyses

¹ Radboud Universiteit, Nijmegen

² Nederlands Instituut voor Ecologie (NIOO-KNAW)

³ Sovon Vogelonderzoek Nederland

van onze populatiemodellen laat verder zien dat verdere verlaging van de overleving een relatief sterk effect kan hebben op het totale aantal Kolganzen, als er geen rekening wordt gehouden met dichtheidsafhankelijke processen en veranderende trekgewoonten.

Het voortplantingssucces is erg grillig en dit houdt verband met de lemmingcyclus op de toendra, met een hoog voortplantingssucces in jaren met veel lemmingen, de zogenaamde lemmingpiekjaren (Madsen *et al.* 1999). In dergelijke jaren jagen de predatoren zoals poolvossen vooral op lemmingen en laten de vogels met rust (Gauthier *et al.* 2004, Nolet *et al.* 2013). Sinds het begin van de jaren negentig ontbreken in de Noordzeepopulatie de hoge uitschieters in voortplantingssucces echter en is het aandeel eerstejaars in de populatie gedaald. Opvallenderwijs vertoont het voortplantingssucces van de Pannonische populatie nog wel de uitschieters naar boven. Onze interpretatie is dat deze populatie, die verder naar het oosten broedt, nog wel wordt beïnvloedt door het voorkomen van lemmingen. Het broedareaal van de Noordzeepopulatie is recentelijk juist sterk uitgebreid in westelijke richting, met een sterke toename op Kolgojev, een eiland waar geen lemmingen voorkomen. De algemeen dalende trend van het voortplantingssucces in de Noordzeepopulatie lijkt ook te maken te hebben met dichtheidsafhankelijke effecten in het broedgebied (d.w.z. meer competitie door toegenomen aantallen).

11.3. Uitwisseling met de Pannonische populatie

Onze analyses laten zien dat er inderdaad uitwisseling plaatsvindt tussen de Noordzeepopulatie en de Pannonische populatie. Dit gebeurt voornamelijk tussen winters en niet zozeer binnen winters. De uitwisseling vindt vermoedelijk vooral plaats via gemeenschappelijke ruiplaatsen (zie verderop). Uit onze analyses over de periode 1998-2010 blijkt dat gemiddeld 12% van de vogels in de Noordzeepopulatie een winter later in de Pannonische populatie gezien wordt, en 23% van de vogels in de Pannonische populatie een winter later in de Noordzeepopulatie. Voordat deze percentages met elkaar vergeleken kunnen worden, moet rekening worden gehouden met de groottes van de respectievelijke populaties. Bovendien zijn deze percentages niet stabiel. Vanuit de Noordzeepopulatie gezien blijkt vooral de emigratiekans sterk afgenomen te zijn, terwijl de immigratiekans vrij stabiel bleef (met een lichte toename naar het eind toe). Bij deze dispersiepatronen moet wel de kanttekening geplaatst worden dat het gaat om een klein aantal

waarnemingen van Kolganzen met halsbanden in de Pannonische populatie, mede doordat de waarnemings- en meldkans daar veel lager ligt dan in de Noordzee populatie (1% vs 91%). Nadat een metapopulatiemodel (hoofdstuk 9) geparametriseerd werd met deze dispersiekansen tussen de flyways, voorspelde het model dat een onwaarschijnlijk hoog aandeel (40%) van de gehele populatie gebruik maakt van de Pannonische flyway. Voor realistische beheerscenario's waren we dan ook genooddaakt de kans naar beneden bij te stellen dat Kolganzen die in de wintergebieden van de Noordzeepopulatie zitten een winter later in de Pannonische populatie verblijven.

In een nevenproject hebben we Kolganzen in Hongarije met satellietzenders uitgerust. Deze ganzen volgden allemaal dezelfde route als de eerste in Hongarije gezenderde Kolgans, die in het voorjaar van 2011 pal oost naar Kazachstan trok (M. Ferenczi *et al.*, ongepubliceerd). In het voorjaar van 2013 bleek dat de Kolganzen van daaraf recht naar het noorden, naar Gudan en Taimyr vliegen en dus oostelijk van de Oeral naar hun broedgebied trekken (hoofdstuk 2). Deze trekroute verschilt sterk van de in Nederland gezenderde Kolganzen, die over een breed front trekken, maar allemaal ten westen van de Oeral blijven (van Wijk *et al.* 2012). In het noorden van Oekraïne schampen deze trekbanen elkaar, maar verder vertonen ze geen overlap. De Nederlandse vogels gaan broeden op de toendra tussen Kolgojev en Yamal en ook de broedgebieden lijken dus gescheiden. Vogels die niet tot broeden komen of waarvan de broedpoging mislukt, vliegen echter verder naar het oosten om op Taimyr te ruïen, zo lieten met satellietzenders uitgeruste vogels zien (H. Kruckenberg, ongepubliceerd). Daar komen zij in gemengde ruigroepen met Kolganzen van de Pannonische populatie voor (Mooij *et al.* 1996). Mogelijk dat sommige ganzen op de terugweg in het najaar met Kolganzen van de andere deelpopulatie meevliegen en aldus in het andere overwinteringsgebied terechtkomen. Een in Nederland met satellietzenders uitgerust individu bleek vanaf de ruiplaats op Taimyr in het najaar deels via dezelfde route te vliegen als de Hongaarse vogels (ten oosten van de Oeral; H. Kruckenberg, ongepubliceerd).

11.4. Uitwisseling binnen en ontwikkeling van de Noordzeepopulatie

Binnen de Noordzeepopulatie vinden erg veel verplaatsingen over kortere afstanden plaats. Afhankelijk van de koude van de winter overwinteren Kolganzen meer noordelijk/oostelijk binnen het overwinteringsgebied van de Noordzeepopulatie. Langlopende tellingen laten een afname op de Britse

eilanden zien (tevens met verschuiving van concentraties van west naar oost), terwijl aan de noordrand van het winterareaal (Zweden, Denemarken) de aantallen tot de recente koudere winters groeiden. Net als andere watervogels lijken Kolganzen dus op de tendens tot zachte winters te reageren door noordelijker en oostelijker te overwinteren. Na een aantal zachte winters (2003/04 t/m 2007/08) volgden recent weer een aantal minder zachte en deels sneeuwrijke winters (2009/10 t/m 2012/2013). De aantallen Kolganzen in Niedersachsen en Nordrhein-Westfalen lagen in deze winters duidelijk lager en de kou en sneeuw heeft dus vermoedelijk een verschuiving vanuit deze deelstaten naar Nederland veroorzaakt, zoals ook aflezingen van met halsbanden gemerkte vogels laten zien. Deze koude-influx vanuit Duitsland heeft de aantallen Kolganzen in Nederland in die periode opgedreven.

Ook binnen Nederland is er veel uitwisseling tussen de provincies, zelfs van de ene wintermaand op de daarop volgende. Simulaties met het metapopulatiemodel laten zien dat eenmalige verjaging van alle Kolganzen uit bijvoorbeeld Friesland, bij de huidige dispersiekansen al snel (binnen enkele maanden) zal leiden tot terugkeer van nagenoeg even grote aantallen Kolganzen in die provincie.

Als we de aantallen in de deelgebieden van de Noordzeepopulatie bij elkaar optellen, dan zien we dat deze populatie sinds 2001 is afgevlakt. Het geparameteriseerde metapopulatiemodel kan het waargenomen patroon van de aantalsontwikkelingen tamelijk goed reconstrueren. Uit scenarioanalyses blijkt dat zowel de schommelingen in de totale aantallen Kolganzen in Europa als die in de Noordzeepopulatie over de periode 1999-2010 beter verklaard kunnen worden door de jaarspecifieke veranderingen in reproductie en overleving dan door die in immigratie en emigratie.

11.5. Verstoring en schade

Anders dan in de klassieke veldstudie van de Rotgans (Ebbinge & Spaans 1995), vinden we in onze modelstudie van de Kolgans over het algemeen geen relatie tussen de lichaamsconditie bij vertrek uit Nederland en het broedsucces. In tegenstelling tot Rotganzen vertrekken Kolganzen relatief vroeg uit Nederland (maart in plaats van in mei) en gebruiken zij onderweg veel meer pleisterplaatsen (van Wijk *et al.* 2012). Dit betekent dat zij na hun vertrek in Nederland nog voldoende mogelijkheden hebben, in tijd en in plaats, om een eventuele geringe vertrekconditie te compenseren.

Verstoring met ondersteunend afschot en jacht kunnen soms contra-intuïtieve gevolgen hebben. Zulke activiteiten kunnen door de ganzen als levensbedreigend worden ervaren. In zo'n geval kan verstoring met afschot leiden tot een later vertrek van de ganzen uit Nederland. Dit komt doordat de ganzen naar verwachting hun waakzaamheid verhogen (dus hun foerageerintensiteit verlagen) en de toename in hun gewicht uitstellen (om wendbaar te blijven). Jacht in Rusland kan ook leiden tot een later vertrek uit Nederland als dit latere vertrek de vogels in staat stelt om daardoor gevaarlijke pleisterplaatsen verderop langs de trekroute te vermijden. Onderzoek in Canada liet zien dat Sneeuwganzen na een moedwillige verstoring langer vliegen dan na een willekeurige verstoring (Bélanger & Bédard 1990). Omdat vliegen ten koste gaat van rusten en (veel) meer energie kost dan rusten, moet volgens onze berekening een moedwillig verstoorde gans ongeveer 6% extra foerageren om deze energetische kosten te dekken. Verstoring kan dus leiden tot meer schade. In Vlaanderen worden ganzen om die reden voornamelijk met rust gelaten, om vliegbewegingen zoveel mogelijk te beperken.

De uitgekeerde schadevergoedingen waren goed gecorreleerd met de aantallen Kolganzen: de kosten per provincie nemen exponentieel toe met het aantal overwinterende Kolganzen. Dit betekent dat de waargenomen patronen in de aantallen Kolganzen, en de gemodelleerde effecten op deze aantallen, vertaald kunnen worden naar schade-schattingen. De gegevens over de uitgekeerde schadevergoedingen suggereren dat het opvangbeleid mede zo kostbaar is geworden doordat in de gecontracteerde opvanggebieden naast de vaste vergoeding voor de opvang ook de schade werd uitgekeerd. Een nog niet goed begrepen vaststelling daarbij was dat de schade per aanwezige gans in de opvanggebieden groter was dan daarbuiten.

11.6. Monitoring

Om het effect van afschot op de Noordzeepopulatie van Kolganzen te kunnen analyseren, bleken gedegen tellingen onontbeerlijk. Bij de analyse van de tellingen kwam naar voren dat de kwaliteit van de tellingen in het buitenland lager is dan in Nederland (enkele uitzonderingen daargelaten). Gezien de mobiliteit van ganzen zijn goede tellingen op internationale schaal echter onmisbaar om de effecten van ganzenbeleid te evalueren en onze studie is daarvoor illustratief. Naast het voortzetten van de Nederlandse maandelijkse tellingen zijn daarom verbeteringen in het internationale netwerk aan ganzenmonitoring noodzakelijk om het verloop van de

populatie als geheel te volgen.

Onze studie geeft geen onderbouwing voor de veronderstelling dat een netto immigratie vanuit de Pannonische populatie het effect van afschot maskeert of een belangrijke factor is geweest in de groei van de Noordzeepopulatie, maar de grote onzekerheid omtrent de schattingen van dispersie tussen de flyways maakt harde conclusies hierover onmogelijk. Voor een gedegen analyse in de toekomst is het essentieel dat de inspanning om Kolganzen in Hongarije te ringen en waar te nemen wordt vergroot, zeker nu er voorlopig geen Kolganzen meer zullen worden geringd in Taimyr (waar veel Hongaarse overwinteraars ruïen).

11.7. Metapopulatiemodel als beleidsinstrumentarium

Hoe kan het gepresenteerde metapopulatiemodel gebruikt worden voor beleidsvraagstukken? De ultieme vraag van het Faunafonds is namelijk: aan welke 'knoppen' van het Kolganzensysteem kunnen we het beste draaien om enerzijds de begrazingschade te verminderen en tegelijkertijd de populatie in een gunstige staat van instandhouding te houden. (Meta-)populatiemodellen zijn geschikt voor het beantwoorden van dergelijke vragen omdat ze de gevoeligheid kwantificeren van outputparameters zoals schade en populatiegrootte voor veranderingen in de overlevings-, dispersie- en reproductiekansen.

Tabel 11.1. Verschillende aspecten van de 'knoppen' (modelparameters) van het metapopulatiemodel voor de Kolgans: de gevoeligheid van de populatiegroeisnelheid voor veranderingen in modelparameters, (natuurlijke) variatie, en de haalbaarheid van nieuwe veranderingen in die modelparameters. De laatste zaken zijn uitdrukkelijk niet in dit onderzoek meegenomen en horen dus thuis in dit discussiehoofdstuk.

modelparameter	gevoeligheid	variatie	haalbaarheid
reproductie	De populatiegroeisnelheid is vrij gevoelig voor veranderingen in broedsucces (Fig. 9.6).	Broedsucces is erg variabel van jaar tot jaar (Fig. 5.8), mede veroorzaakt door externe oorzaken, maar toont ook een dichtheidsafhankelijk patroon: afnemend succes bij toenemende populatiegrootte.	Broedsucces direct beïnvloeden kan alleen in de arctische broedgebieden. Het trekmodel toont verder aan dat broedsucces moeilijk indirect is te beïnvloeden door beheer in Nederland.
overleving	De populatiegroeisnelheid is zeer gevoelig voor veranderingen in overleving (Fig. 9.7). Hierin is echter nog geen rekening gehouden met het bufferende effect van dichtheidsafhankelijke reproductie.	In de Noordzee flyway varieert de jaarlijkse overleving tussen 74% en 94%, met een duidelijk dalende trend (Fig. 6.4). Er is echter geen duidelijk verband zichtbaar tussen variatie in afschotintensiteit in Nederland en de geschatte overleving.	In principe kan de overleving worden verlaagd door afschot - mortaliteit door afschot is bij ganzen in de regel additief. Lokaal afschot heeft echter geen lokaal effect op de aantallen. Verder zal waarschijnlijk een toenemende reproductie het effect van verlaagde overleving deels compenseren.
dispersie binnen de Noordzee flyway	Daar de overlevingskansen niet sterk verschillen tussen regio's (Tabel 6.1) is de groeisnelheid van de populatie als geheel niet gevoelig voor deze dispersieparameters.	Er zijn veel verplaatsingen tussen regio's binnen een winter (Fig. 6.9), en tussen winters ook tussen landen (Fig. 3.2), waarschijnlijk mede veroorzaakt door variatie in de strengheid van winters.	Kolganzen verjagen uit grote gebieden zal op zijn minst zeer veel inspanning vergen, weer snel teniet worden gedaan door dispersie, en leidt slechts tot beperkte schadereductie. Herhaalde verjaging uit kwetsbare percelen of polders is vermoedelijk een haalbaarder optie, mits een duidelijk contrast in jachtdruk wordt geschapen: dus geen jacht buiten de percelen waaruit ganzen worden verjaagd.
dispersie tussen flyways	Deze parameters hebben een grote invloed op het aantal Kolganzen in de Noordzee-flyway, maar konden niet nauwkeurig worden geschat.	Emigratie uit de Noordzee flyway varieert van jaar tot jaar tussen de 2% en 26%, maar met hoge onnauwkeurigheid (Fig. 6.6)	Het is onbekend of en hoe deze parameter kan worden beïnvloed.

Hoewel deze gevoeligheid inzicht geeft in de effectiviteit van beleid dat een bepaalde verandering in het leven van Kolganzen teweegbrengt, houdt deze maat nog geen rekening met de haalbaarheid of wenselijkheid van zulke veranderingen in levensgeschiedenisparameters. In een overzicht van de 'knoppen' van het metapopulatiemodel moeten dus meerdere aspecten worden meegenomen: gevoeligheid, natuurlijk variatie en haalbaarheid van de beleidsopties. In tabel 11.1 hebben we een poging gewaagd deze aspecten op een rij te zetten, met uitzondering van de wenselijkheid van bepaalde maatregelen omdat dat vooral een maatschappelijk discussie is. Onderstreept moet worden dat deze tabel een onderdeel is van dit discussiehoofdstuk, omdat de haalbaarheid van nieuwe maatregelen een aspect is dat niet experimenteel in ons onderzoek is onderzocht.

11.8. Aanbevelingen voor beheer

Uit bovenstaande integratie van onze bevindingen kunnen we een aantal aanbevelingen voor beleid en beheer distilleren. We hebben daarbij geprobeerd zo kort en duidelijk mogelijk te zijn. Daarbij moeten we wel de kanttekening plaatsen dat de aanbevelingen geen gegarandeerd recept voor succes zijn: effecten op de populatieontwikkeling kunnen context-afhankelijk zijn en veranderen met nieuwe omstandigheden. Bovendien is goed beheer 'actief adaptief beheer': plan bij nieuw beheer meteen ook de monitoring en modelstudies die nodig zijn om het effect van het beheer te evalueren en daaruit nieuwe kennis af te leiden en stuur tijdig bij als met het beheer niet de gewenste resultaten worden bereikt (Shea *et al.* 2002).

- Pak het beheer van Kolganzen aan op een zo groot mogelijk schaalniveau: in overleg met alle landen die Kolganzen aandoen op hun jaarlijkse trektocht, zoals bij de Kleine Rietgans (Madsen & Williams 2012). Geïsoleerd provinciaal beleid zal waarschijnlijk niet leiden tot een verlaging van de schade door Kolganzen vanwege hun grote beweeglijkheid.
- Het aanwijzen van gebieden waar Kolganzen ongestoord mogen overwinteren heeft waarschijnlijk alleen zin als die gebieden duidelijk aaneengesloten zijn en groot genoeg om het merendeel van de overwinterende Kolganzen op te vangen. Ook moet het contrast tussen gebieden met en zonder verstoring en ondersteunend afschot duidelijk zijn voor de Kolganzen zelf. Zelfs bij een dergelijk beleid zal rekening moeten worden gehouden dat het verjagen van Kolganzen slechts ten dele zal lukken.
- Het blijvend verjagen van Kolganzen uit alleen

specifieke polders of percelen met kwetsbare gewassen kan een interessante optie zijn om te verkennen met begeleidend onderzoek (bijvoorbeeld met gezenderde vogels en verschillende methoden om de vogels af te schrikken en verjagen). Het zal hier echter waarschijnlijk moeten gaan om continu beheer omdat het aannemelijk is dat het vaak om wisselende individuen gaat, wat het leren vermijden van de gebieden bemoeilijkt. Ook mag worden verwacht dat het averechts werkt als er in een landschap veel polders/percelen zijn waaruit ganzen worden verjaagd. Een dergelijk beleid zou zich dus toe moeten spitsen op de meest kwetsbare gewassen, waarbij ook gekeken wordt of de kosten van continu verjagen (inclusief extra begrazing door verstoring) wel opwegen tegen de verminderde gewas-schade.

- Een gelijkmatiger verdeling van de Kolganzen over de provincies door verjaging lijkt de begrazingskosten weinig te verminderen.
- Het lijkt er sterk op dat het toegenomen afschot van de afgelopen jaren heeft geleid tot een verlaagde overleving van de Kolganzen die in Nederland en omliggende landen overwinteren. De Noordzeepopulatie is de laatste jaren niet meer gegroeid maar in aantal gestabiliseerd. Meer afschot van deze beschermde vogelsoort zal waarschijnlijk leiden tot een afname van het aantal Kolganzen, maar deels worden gecompenseerd door toenemende aanwas van jonge Kolganzen doordat het broedsucces dan minder gelimiteerd wordt door hoge dichtheden. Er zal dan dus een groter aantal dieren moeten worden gedood om het zelfde effect op het aantal Kolganzen te bereiken. Bovendien gaat afschot gepaard met verstoring, waardoor ganzen meer moeten foerageren en meer schade veroorzaken.

11.9. Toepasbaarheid van het modelinstrumentarium voor andere soorten

Uit de studies die in dit rapport worden gepresenteerd komen een aantal karakteristieke eigenschappen naar voren van het trekgedrag en ruimtelijke populatiedynamiek van de Kolkans. De gebruikte en ontwikkelde onderzoeksmethoden zijn echter op een breed scala van soorten toepasbaar. Mede door dit Kolganzen-project zijn de betrokken onderzoeksgroepen bedreven geworden in het analyseren van de grote datasets met veldwaarnemingen die voor veel soorten onderhouden worden, het opstellen en analyseren van fysiologische modellen en het ontwerpen en analyseren van ruimtelijke (meta-)populatiemodellen. In dit Kolganzenproject was de integratie van het fysiologische trekmodel met het metapopulatiemodel een interessante wetenschappelijke uitdaging.

Door het optimale trekgedrag en compenserende foerageergedrag na verstoring door te rekenen in het metapopulatiemodel waren we in staat de gevolgen te laten zien van deze gedragingen van individuele ganzen voor het aantal Kolganzen in Nederland en de door hen veroorzaakte gewasschade.

De in dit rapport besproken beheersscenario's omvatten geenszins alle mogelijke opties. De keuzen daarin zijn mede beïnvloed door het feit dat het ganzenbeheer in Nederland zich in een overgangsfase bevindt, nu de verantwoordelijkheid ervoor is overgedragen van het rijk naar de provincies. Welke wegen daarbij worden ingeslagen is nog niet voor alle provincies duidelijk. Het in dit project ontwikkelde modelinstrumentarium kan ook voor afzonderlijke provincies van nut zijn bij het maken van beleidsafwegingen. De ruimtelijke inrichting van het metapopulatiemodel maakt het mogelijk effecten van ingrepen in één provincie te verkennen, waarbij deze niet alleen voor de provincie zelf maar ook op het niveau van Nederland en de gehele (flyway) populatie in beeld kunnen worden gebracht. Het feit dat effecten op deze hogere schaalniveaus belangrijk zijn pleit wel voor een gezamenlijke, onderling afgestemde aanpak. Het doorrekenen van nieuw ontwikkelde scenario's met de hier ontwikkelde modellen is overigens niet iets dat beleidsmakers en beheerders eenvoudig zelf kunnen doen; daarvoor is wel input van professionele onderzoekers nodig. Maar nu het instrumentarium klaarstaat kunnen dergelijke aanvullende verkenningen wel worden uitgevoerd met een (zeer) beperkte extra inspanning en kosten.

In iets mindere mate geldt hetzelfde voor beleidsvraagstukken ten aanzien van andere ganzensoorten. De in de modellen gebruikte parameters voor reproductie, overleving, dispersie en gedragsaspecten en de relaties tussen aantallen en schade zijn soortspecifiek en zullen voor andere soorten (iets) andere waarden hebben, al vertonen verschillende ganzensoorten veel overeenkomsten in hun demografie en gedrag. Vanwege die overeenkomsten is de basisstructuur van de modellen wel al geschikt voor toepassing bij andere soorten, zodat het daarvoor benodigde werk vooral zal bestaan uit het kiezen en implementeren van de juiste parameterwaarden. Afhankelijk van of er direct bruikbare literatuurgegevens beschikbaar zijn of schattingen moeten worden afgeleid door analyse van veldgegevens, zoals bij de Kolganzen, kan dit overigens nog een flinke klus zijn. Van het in hoofdstuk 7 beschreven trekmodel bestaan overigens al versies voor verschillende soorten; het is oorspronkelijk ontwikkeld voor de Kleine Rietgans (Bauer *et al.* 2006, 2008, Klaassen *et al.* 2006), maar ondertussen ook al aangepast voor de Brandgans (Jonker *et al.* 2010) de

Kleine Zwaan (Beekman *et al.* 2002) en zelfs voor de Kanoetstrandloper (Bauer *et al.* 2010).

Met betrekking tot het metapopulatiemodel zou toepassing op enkele andere talrijke schadeveroorzakende soorten interessant zijn, waaronder Brandgans en Grauwe Gans. Deze soorten verschillen van de Kolganzen onder meer in het feit dat naast de overwinterende trekvogels ook een aanzienlijke (bij de Grauwe Gans tegenwoordig zelfs belangrijkere) eigen broedpopulatie jaarrond in Nederland voorkomt, maar de structuur en de ingebouwde flexibiliteit van het model bieden goede mogelijkheden om ook deze aspecten een plaats te geven, zodat geïntegreerde analyses van zomer- en winterganzenbeleid mogelijk worden.

Een andere gebruiksmogelijkheid van dit modelinstrumentarium is de integratie van de effecten van meerdere menselijke activiteiten (bijvoorbeeld beheer, verstoring, aantasting leefmilieu) op individuele dieren via ruimtelijke populatiemodellen om de consequenties te kunnen onderzoeken van die activiteiten voor populaties op nationaal en internationaal niveau. Het mede hier gesmede samenwerkingsverband, verder geformaliseerd in het Centre for Avian Population Studies (CAPS, www.avianpopulationstudies.org), brengt de data en expertises bij elkaar die nodig zijn voor een dergelijke gedetailleerde opschaling van menselijke activiteiten naar populatiedynamiek.

Bij de toepassingsmogelijkheden van deze expertises, data en modellen kan gedacht worden aan een breed scala van analyses. Bijvoorbeeld het bestuderen van de cumulatieve effecten van verjaging, afschot, voedingswaarde van gebieden, verstoring, interactie met andere soorten van wilde dieren, etcetera op verschillende tijdstippen in het jaar en op soms totaal verschillende plekken. Deze analyses kunnen zowel resulteren in voorspellingen van lokale aantallen dieren, alsook de ruimtelijke verdeling van dieren en van de mogelijke impact die zij hebben op de landbouw of andere economische of natuurwaarden.

11.10. Conclusies

- Na decennia van groei is de Europese kolganzenpopulatie in het afgelopen decennium gestabiliseerd; reproductie en sterfte zijn momenteel ongeveer in balans. Een verdere toename van de sterfte door afschot zal dan leiden tot een afname van de populatie.
- Twee belangrijke kanttekeningen daarbij zijn dat bij de huidige populatiegrootte grote aantallen geschoten ganzen 'nodig zijn' om een merkbaar ef-

fect op de overleving te bewerkstelligen, en dat dit effect bovendien naar verwachting deels gecom-penseerd zal worden via dichtheidsafhankelijke effecten op de reproductie.

- Door een flexibel gebruik van meerdere pleister-plaatsen tijdens de voorjaarsstrek zijn Kolganzen tamelijk goed gebufferd tegen negatieve indirecte effecten van verstoring en jacht in de wintergebie-den op het broedsucces.
- Verschillende factoren beperken de effectiviteit verjaging/verstoring als middel om landbouw-schade door de ganzen te reduceren. De grote beweeglijkheid van Kolganzen binnen hun winter-areaal maakt dat lokale of regionale aantalsver-lagingen maar een beperkte duur hebben. Onder bepaalde omstandigheden kunnen verstoring/jacht in Nederland zelfs leiden tot meer in plaats van minder begrazing, doordat de ganzen hun winterverblijf verlengen. Bovendien leidt verja-ging tot extra energiekosten en extra voedselbe-hoeft.
- Het blijvend verjagen van Kolganzen uit alleen specifieke polders of percelen met kwetsbare gewassen kan een interessante optie zijn omdat hier verminderde gewasschade wellicht eerder opweegt tegen de kosten van continu verjagen (in-clusief extra begrazing door verstoring).
- De beweeglijkheid van de ganzen en het regio-overschrijdende karakter van effecten van men-selijke ingrepen vormen een sterk argument om beleid en beheer m.b.t. Kolganzen aan te pakken op een groot schaalniveau, door middel van coör-dinatie en afstemming tussen provincies en lan-den in de flyway.
- Het ontwikkelde modelinstrumentarium is op een breed scala van soorten toepasbaar. Mede door dit Kolganzen-project zijn de betrokken onderzoeks-groepen bedreven geworden in het analyseren van de grote datasets met veldwaarnemingen die voor veel soorten onderhouden worden, het opstellen en analyseren van fysiologische modellen, en het ontwerpen en analyseren van ruimtelijke (meta-) populatiemodellen. Bij de toepassingsmogelijk-heden van deze expertises, data en modellen kan gedacht worden aan een breed scala van analyses. Bijvoorbeeld het bestuderen van de cumulatieve effecten van verjaging, afschot, voedingswaarde van gebieden, verstoring, interactie met andere soorten van wilde dieren, etcetera op verschil-lende tijdstippen in het jaar en op soms totaal ver-schillende plekken.

12. English summary, conclusions, and figure/table captions

12.1. Summary

Since 1960, the number of Greater White-fronted Geese (GWFG) wintering in The Netherlands has grown to over 800,000. The combination of crop damage inflicted by GWFG and their protected status led the Dutch 'Faunafonds' to commission a study into management strategies that could reduce damage costs without jeopardising the favourable conservation status of the GWFG population. Here we report our findings with respect to migratory behaviour and spatial population dynamics. Satellite-tagged GWFG showed that the migratory route of the Baltic/North Sea flyway population overlaps only very little with that of the Pannonic flyway population wintering in countries centred on Hungary, except on moulting sites in northern Siberia that are used by birds from both flyways. Analysis of 30,000 resightings of neck-banded geese suggests that considerable exchange exists between these populations (12-23% per year), although the resighting probability in the Pannonic renders this estimate quite imprecise. Furthermore, movement between regions within the North Sea flyway occurs frequently, even within winters: many GWFG are seen in different provinces in consecutive months. This complicates safeguarding areas permanently from goose grazing by scaring campaigns, even when supported by shooting. Analysis of crop damage reimbursements to farmers by Faunafonds revealed a mean cost of van € 6,77 per GFWG present on average during the six winter months, with a tenfold variation between provinces that is related to wintering geese numbers, resulting in a nonlinear relationship between numbers and damage. Despite this, our calculations suggest that a more even spreading of geese across The Netherlands will reduce damage by no more than 16%.

The analyses further show that the annual survival rate of GWFG in the North Sea flyway declined from 90% to below 80% in the first decade of the 21st century, broadly in line with an increase in the number of birds shot in The Netherlands. Since 1991 the breeding productivity in this flyway has also declined, due to a combination of weakened lemming cycles in the Russian tundra, westward expansion to breeding areas without lemming peaks, and negative density-dependent effects. Reconstructions of the population dynamics indicate that the decline in productivity alone can have made the difference between the exponential population growth in the 1960s and the very slight growth since 1998. This also means that management aiming to reduce the now stable GWFG population must take into account

the probability that breeding productivity will veer up when numbers decline.

The spring migration of GWFG has been analysed with a detailed physiologically-based individual model. Because GWFG, in contrast to some other goose species, use multiple stopover sites during their spring migration, they can cope flexibly with local conditions along the migratory route. Hence, body condition at the end of the winter does not strongly carry over to condition upon arrival on the breeding grounds. However, a scenario with increased predation risk (read: intensity of scaring and/or shooting in The Netherlands), contra-intuitively led to a prolonged stay in The Netherlands (thereby increasing grazing damage), fewer birds starting a breeding attempt, and reduced survival. A metapopulation model parameterised with field data predicted that this scenario will affect population dynamics primarily through the reduction in survival and less so through the lower breeding productivity. With this metapopulation model also the results have been evaluated of a physiological model describing the energy balance of geese that are intentionally disturbed. Each disturbance flight increases goose foraging needs by 6%, and these costs need to be considered in management strategies, even if they are small relative to total crop damage costs.

12.2. Conclusions by chapter

Based on the results of this study we discuss the effectivity of recent GFWG management policies. Below we summarise the conclusions of each chapter, including our recommendations for management and further research.

Chapter 2: Migration route of GWFG wintering in Hungary

- Greater White-fronted Geese (GWFG) that were fitted with a satellite transmitter on their wintering grounds in Hungary, followed a much more easterly migratory track to the breeding grounds than geese that had been satellite-tagged in The Netherlands previously. Dutch birds followed a wide migratory corridor through the Baltic region and NW-Russia to tundras in European Russia, while the Hungarian birds migrated eastward through northern Kazakhstan and east of the Ural mountains towards breeding areas in West-Siberia.
- These two migration routes touched in Ukraine in the vicinity of Kiev. In addition, much over-

lap occurs in the moulting areas on the Taimyr Peninsula, where unsuccessful breeding birds moult their flight feathers in summer.

Chapter 3: Development of flyway population sizes

- The number of SWFG in the Baltic/North Sea flyway population, derived from January counts, increased from 52,000-73,000 in 1960 to 1 to 1.2 million in 2000-2012. The fastest growth occurred between 1970 and 1986. Since 2001, the trend is classified as stable. Numerical trends differ somewhat between separate countries within the flyway; in The Netherlands, numbers still slightly increased after 2000.
- Due to the recent predominance of mild winters GWFG numbers near the northern edge of the winter range (Denmark, Sweden) tended to increase, while in the west, in Britain, they declined significantly.
- Colder winters led to movements also in the core of the winter range, leading to declines in western Germany and concentration in The Netherlands and Belgium.
- The population development in the Pannonic flyway was reconstructed with more difficulty due to the lower quality of January counts in this region. Since 1986 this population has grown by 9% per year on average. In 1986-1990 it the population comprised on average 19,000 birds, in 2008-2012 on average 139,000, but these estimates are rather imprecise.

Chapter 4: Crop damage

- The total value of crop damage reimbursed to farmers in The Netherlands and attributed to GWFG in recent years varied between 2.5 and 4 million euros. More than half of this sum was registered in Friesland, and four provinces (Friesland, Gelderland, Noord-Holland and Overijssel) made up 85% of the total. 93% of all damage occurred on grasslands.
- Variation in GWFG numbers between the six study winters was limited and did not explain annual variations in crop damage, either within provinces or summed for the whole country.
- Based on variation between provinces however there was a clear relationship between crop damage and goose numbers, either in particular months or averaged over the winter season, although it was heavily influenced by the two provinces with highest goose numbers. The nonlinear relationship is: $\text{damage (€)} = 0.0452 \times N^{1.4282}$, with N the mean number of GWFG present during October-March.
- Simplified even further the mean damage per GWFG present on average during the winter

months was € 6,77. This figure varied between provinces by a factor 10 however.

- In designated 'goose foraging areas' contracted under the national policy, the amount of crop damage per goose present was on average 2.5 times higher than in farmland elsewhere.

Chapter 5: Reproduction

- Although timing (month) and location of counts (country, crop type) and flock size influenced field measurements of juvenile proportions and mean family size, these form a robust measure of reproductive success of the GWFG population.
- Between 1960 and the early 1990s, the reproduction of GWFG in the Baltic/North Sea flyway showed large annual variations, correlated with variation in predation pressure as a result of three-year cycles in lemming abundance in the tundra breeding areas.
- After 1991 reproductive output of this population declined strongly, due to the disappearance of 'peak years' and a gradual decline of the level in 'moderate years'. Simultaneously, the correlation with the much diminished fluctuations in lemming abundance disappeared.
- Reproductive output of GWFG in the Pannonic flyway (measured since 2001) was on average slightly higher than in the North Sea flyway and still does show a correlation with lemming abundance, particularly in the eastern parts of the breeding range.
- The decline in reproductive success in the North Sea flyway was caused partly by the disappearance of lemming peaks in the regions of Yamal and Taimyr, and by a strong expansion into more westerly breeding areas where cycles are weak or lemmings absent altogether.
- Correcting for this lemming effect however, breeding output also has declined significantly with increasing population size, indicating that density-dependent effects currently limit population growth.

Chapter 6: Survival and dispersal

- Our survival and dispersal analyses are based on 31,719 resightings by volunteer observers of 9,180 individual neck-banded GWFG reported to www.geese.org in the period 1998-2010.
- The probability that a neck-banded and living GWFG is observed and reported in a given winter differs enormously between the western (North Sea) flyway (91%) and the eastern (Pannonic) flyway (1.1%). This is primarily due to a larger network of observers in the west, and conditions that are often more suitable for ring reading here.
- In the North Sea flyway annual survival declined during the first decade of the 21st century, with a

mean value of 80% and minute differences between regions.

- The probability that surviving GWFG are seen in the other flyway in the following winter was estimated surprisingly high (12-23%), but this estimate is imprecise because of the low resighting probability in the Pannonic flyway.
- Month-to-month dispersal probabilities between Dutch provinces show that GWFG are also quite mobile within their wintering region.
- De estimates of survival and dispersal parameters obtained in this chapter are directly applicable in the metapopulation model used to evaluate various management scenarios in chapter 9.

Chapter 7: Between a rock and a hard place: model of the spring migration

- We used a behaviour-based migration model, parameterised for GWFG, to assess the consequences of scaring and shooting in the Netherlands and its interaction with ongoing hunting in Russia. We investigated the effects on migration behaviour, body reserve dynamics and resulting survival and reproductive success. The underlying assumption is that the geese perceive disturbance (with additional shooting) and hunting as an increase in predation risk and adjust their behaviour accordingly.
- The predicted consequences appear to depend on the location along the migratory route where shooting takes place.
- Shooting early in the migratory trajectory primarily changed the choice of or staging time at stopover sites and affected survival, whereas shooting close to the breeding destination primarily affected breeding success.
- The condition at which GWFG left the Netherlands had little effect on the condition of arrival at the breeding grounds; such an effect of departure condition on arrival condition was found for stopover sites closer to the breeding grounds.
- Our results showed that higher predation risk in The Netherlands (NL) led to longer stays in NL but also (the expectation of) higher predation risk in Baltic or Russian sites led to later departures from NL. Both are strategies to minimise predation risk by either avoiding high-risk sites or by reducing foraging intensity. A longer stay in NL meant foraging over longer periods and thus an overall higher damage for agriculture. Thus, increasing predation risk in NL may yield the counter-intuitive result that it increases rather than alleviates damage.
- With extremely high predation risk in NL, the geese left NL earlier and went to Germany (D); this was however associated with a dramatically

low survival and a lower breeding success, because the conditions in D only became good enough to build up reserves later in spring.

Chapter 8: Intentional disturbance of geese

- Under the assumption that in winter geese try to maintain their energy balance, we have calculated, based on the best available literature data, that a GWFG that is intentionally disturbed once a (winter) day needs c. 6% more grass to cover the extra flight costs.
- Depending on the assumptions, the increase per disturbance was linear or nearly linear; this means that at five intentional disturbances a day (or about every two hours on a day in winter) a GWFG needs c. 30% more grass.
- Based on this 6% increase in foraging time per intentional disturbance, one intentional disturbance of $(100 / 6 =)$ c. 17 GWFG will result in one goose-day of extra foraging. Hence, shooting one GWFG t days before the end of the winter season results in an equal decrease in grass consumption as the increase in grass consumption by the intentional disturbance of $17 \times t$ GWFG.

Chapter 9: Metapopulation model and analyses

- A metapopulation model was parameterized with field data. Its predictions correspond well with the trend in the number of GWFG over the years. The distributions of geese over the regions within the North Sea flyway, and over provinces within the Netherlands also match observations well.
- However, estimations of the exchange between the North Sea and the Pannonic flyways resulted in model predictions that did not match the relative numbers of geese in those flyways. This is probably due to the small number of reported sightings of collared geese from the Pannonic flyway. Therefore, we adjusted the flyway-exchange parameter in the metapopulation.
- The adjusted baseline metapopulation model projects, for the current reproduction and survival values (i.e. including the current amount of geese being shot), an approximately stable population size. This means that any further lowering of reproduction or survival is expected to lead to population decline, and every increase in those vital rates in population growth.
- Sensitivity analyses show that changes in survival have a larger effect of the number of GWFG than changes in reproduction. Shooting additional GWFG would likely lead to population decline, but simultaneously increased reproduction is expected to partly compensate for those losses: the density-dependent reduction in reproduction due to high population density will become less influ-

ential.

- Chasing all GWFG away from a Dutch province will only have a small effect on the total costs of damage claims in the Netherlands, even when additional mortality due to shooting and additional grazing costs due to disturbance are taken into account. Due to the high mobility during winter, GWFG numbers are likely to replenish soon after the management of chasing away geese stops. It therefore seems unlikely that local policy and management will be successful, unless it is part of a national and international plan.
- A more equal distribution of GWFG over the Dutch provinces seems to reduce the total costs by 16% at the most, while its implementation is likely to be difficult and expensive.

Chapter 10: Monitoring

- For monitoring GWFG numbers in the Baltic/North Sea flyway it is recommended that the network of counts in Sweden, Denmark, Netherlands, Nordrhein-Westfalen (Germany), Belgium and Great Britain are maintained, and those in other parts of Germany (particularly Niedersachsen) and Poland are extended and reinforced. Monthly counts as currently carried out in the core winter range (including The Netherlands) enable answering regional research questions in addition to their contribution to estimates of the size of the international flyway population.
- For monitoring of numbers in the Pannonic flyway it is recommended that the network of counts in Hungary and Austria are maintained, and those in other countries (Slovakia, Croatia, Serbia, Slovenia and Italy) are reinforced. Counts in the Black Sea and Caspian Sea regions should be stimulated.
- For monitoring of breeding success it is recommended that the current coordination effort in the Baltic/North Sea flyway is maintained, and that coordination is established and sampling effort increased in the Pannonic flyway (where breeding output differs from that in the North Sea flyway).
- For monitoring of survival and dispersal it is recommended that the current ringing effort in the Baltic/North Sea flyway is maintained, and effort is increased in the Pannonic flyway (particularly in Hungary), and that ring-reading is stimulated in this region, e.g. through the website www.geese.org.
- It is recommended that a sound international database containing annual shooting bags is set up and maintained.

Chapter 11: Synthesis and application

- After decades of growth, the European metapopulation of GWFG has stabilised in recent years;

reproduction and mortality approximately balance each other. A further increase in mortality through shooting will therefore likely lead to a decline of the population.

- However, at the current large population size, large numbers of individuals need to be shot to establish a noticeable effect on survival, and this effect will be partly compensated by density dependent effects on reproduction.
- By a flexible use of multiple stopover sites during their spring migration, GWFG are fairly well buffered against negative indirect effects of disturbance and shooting in the wintering areas on breeding success.
- Various factors limit the effectiveness of disturbance/shooting as a means to reduce crop damage by grazing geese. The mobility of GWFG causes local or regional reductions in goose numbers by scaring to be only short-lived. Under certain conditions, disturbance/shooting in The Netherlands could even lead to more crop damage rather than less, as the geese prolong their winter stay. In addition, disturbance leads to increased energy expenditure and hence food intake.
- Scaring geese away entirely from specific polders or fields with vulnerable crops could be an interesting option as here the crop damage reduction may be more likely to outweigh the costs of continuous scaring.
- The mobility of GWFG and the supranational character of effects of human interference form a strong argument to coordinate policy and management of the GWFG population at a large spatial scale, of countries in the flyway.
- The modelling tools developed in this project are applicable to a wider range of species and management issues.

12.3. Figure and table captions

In order of appearance:

Figure 2.1. Migratory flyways of Greater White-fronted Goose populations (Scott & Rose 1996). From W to E: (1) Greenlandic flyway; (2) Baltic/North Sea flyway; (3) Pannonic flyway; (4) Pontic-Anatolian flyway and (5) Caspian flyway. The population breeding in Greenland and wintering in the British Isles (Anser albifrons flavirostris) is fully separated from the other flyway populations (all A. a. albifrons). Some exchange is supposed to occur between flyways on the Eurasian continent.

Figure 2.2. Migratory track of a satellite-tagged White-fronted Goose ('Gyula') followed from Hungary in the spring of 2011 (M. Ferenczi et al., unpublished).

Figure 2.3. White-fronted Goose 'Zsolt' with satellite transmitter, just before release.

Table 2.1. Characteristics of the satellite-tagged geese. All were males.

Figure 2.4. Spring migration of the GWFG that were tracked from Hungary in 2013.

Table 2.2. Timing (day/month/hour) of departure (from Hungary) and arrival (other stopovers) of the five GWFG, with mean time points and stopover durations (days) derived from these.

Table 3.1. Published population size estimates of GWFG flyways. After Madsen et al. 1999 (summarising original sources) and Fox et al. 2010 (period 2007-09). Estimates for the Caspian population are according to Timmerman et al. 1976 en Scott & Rose 1996.

Table 3.2. Data used in reconstructing the population trajectories of GWFG in the Baltic/North Sea and Pannonic flyways. Per country ('land'), the data source is mentioned, where possible with a recent reference describing the counting scheme. Under 'opmerkingen' it is explained whether figures refer to counted numbers only, or imputing of missing counts was undertaken.

Figure 3.1. Population development in the North Sea flyway since 1960. Shown are the annual counts in January (partly imputed; dots), the smoothed trend (dark line) and its 95% confidence interval (blue lines).

Figure 3.2. Population development in countries in the North Sea flyway: GB Britain, Fr France, B Belgium, NL Netherlands, NI Germany/Niedersachsen, NW Germany/Nordrhein-Westfalen, DK Denmark, S Sweden. Symbols as in fig. 3.1. Note the different scales.

Table 3.3. Trend indications for separate countries in the North Sea flyway. Shown are the mean annual population growth rate since 1984 and since 2001, and a classification of the trends in these periods. Significant trends are denoted by ++ (strong increase), + (moderate increase), - (moderate decline) en o (stable). Non-significant (fluctuating) trends are denoted by '?'.

Figure 3.3. Population development of GWFG in the Pannonic flyway since 1986. Symbols as in fig. 3.1.

Figure 3.4. Three reconstructions of the population development of GWFG in the North Sea flyway in the periods 1960-1999 and 2005-2008 (Ebbing 2009), 1986-2008 (Mooij unpub-lished) and 1960-2012 (up to 1983 after Ebbing 2009, from 1984 own reconstruction).

Figure 4.1. Crop damage (in million €) by GWFG in

2005/06 - 2012/13, per winter and per province.

Percentages in the figure legend denote the mean share of the provinces in the total damage in The Netherlands.

Figure 4.2. Proportion of variance explained (R^2) as a measure of the strength of the relationship between crop damage cost and numbers of GWFG in six winters in Friesland, Gelderland and The Netherlands as a whole, based on numbers in separate months and averaged over the entire winter (Oct-Mar).

Table 4.1. Relationships, per province, between damage costs (in €) and numbers of GWFG (N_Kg) present in Januari in six recent winter (linear regression on un-transformed data). R^2 denotes the proportion of the variance explained by goose numbers. After Bonferroni correction of the significance threshold ($P = 0.05/13 = 0.004$) none of the 13 relationships was significant.

Figure 4.3. Relationship between damage costs and mean number of GWFG wintering per province in six recent winters. Fr= Friesland, Gl = Gelderland. The relationship is described by: damage (in €) = $0.0452 \times \text{number}^{1.4282}$. Dotted lines encompass the 95% confidence interval of the prediction.

Table 4.2. Relationships between damage costs (in €) and GWFG numbers ($\log K_g$, $^{10}\log$ of number) per province in various months of six winter seasons, or averaged over the entire winter (Oct-Mar). Mixed linear model with season as random variable, on log-log-transformed data. R^2 denotes the proportion of the variance explained by goose numbers. P-values (based on Wald tests, bold if <0.007 ($=0.05/7$)) denote the significance of the relationship between costs and goose numbers $P(\log K_g)$, of differences between provinces $P(\text{prov})$, and the interaction between these $P(K_g.\text{prov})$.

Table 4.3. Differences between provinces in the relationship between crop damage costs and GWFG numbers. Shown are the parameters of a (logarithmic) regression model with $\log(\text{goose number})$ and province as independent variables, the average damage costs per goose, the average number of GWFG present over the winter months, and the proportion of the total damage registered in arable crops (as opposed to grassland) per province. Provinces are ordered by decreasing 'vulnerability to damage'.

Figure 4.4. The relationship between damage costs and mean number of wintering GWFG per province in contracted 'goose foraging areas' and in farmland elsewhere is described by: damage = $0.193 \times \text{number}^{1.267} \times 2.5$ if management=contracted (mixed linear model with season as random variable).

Figure 5.1. Adult (left) and juvenile (right) Greater

White-fronted Geese in December.

Figure 5.2. Sample size (number of birds aged) for breeding productivity of GWFG in the Pannonic (top) and North Sea flyways (bottom), by country. Note the difference in scale between the panels.

Figure 5.3. Proportion juvenile GWFG (left) and mean number of young per family (right) by winter month. The averages shown have been corrected for differences between years and countries. The column '??' refers to the period 1957-1990 for which only seasonal totals are available and the month of observation is unknown.

Figure 5.4. Proportion juvenile GWFG (left) and mean family size (right) in various countries in the North Sea flyway, ordered from NE to SW. The averages shown have been corrected for differences between years and months. S Sweden, DW West-Germany, NL Netherlands, B Belgium, GB Brittain. FR France.

Figure 5.5. Proportion juvenile GWFG (left) and mean family size (right) in relation to the size of observed flocks, corrected for differences between years, months and countries.

Figure 5.6. Proportion juvenile GWFG (left) and mean family size (right) in relation to habitat/crop type where flocks were observed. The averages shown have been corrected for differences between years, months and countries.

Table 5.1. Results of GLM analysis of the proportion juveniles in GWFG flocks in relation to potential nuisance factors, that were added to the model one by one.

Table 5.2. Results of GLM analysis of the mean family size in GWFG flocks in relation to potential nuisance factors, that were added to the model one by one.

Figure 5.7. Effects of correction for nuisance variables of the proportion juveniles and mean family size in the North Sea flyway. A: Annual juvenile proportions calculated as (1) the total number of young identified divided by the total sample size per year ('seizoenssom'), (2) the mean of proportions in all flocks observed per year ('gemiddelde'), and (3) year predictions corrected for effects of country, month and habitat type ('GLM'). B: Mean family size calculated as (1) the mean of all group means per year ('gemiddelde'), or (2) year predictions corrected for effects of country, month and habitat type ('Lineair Model').

Figure 5.8. Breeding productivity of GWFG in Europe, 1957-2011. A: Proportion juveniles in the North Sea and Pannonic flyways. B: Mean number of juveniles per adult (R_1) in the North Sea flyway. C: Mean no. of young per fa-

mily and proportion of adult birds with at least 1 young in the North Sea flyway. D: Relationship between annual mean family sizes and proportion of successful adults ($r_{41}=0.74$, $P<0.001$).

Table 5.3. Mean (and sd) and trend (change per year) in breeding productivity of GWFG in the North Sea flyway in two periods, before and after the early 1990s.

Figure 5.9. Relationships between annual breeding productivity parameters of GWFG in the North Sea flyway and a predation index in the Russian breeding range (averaged over all regions), 1961-2011.

Table 5.4. Correlations between breeding success parameters and predation indices based on changes in lemming abundance in the entire GWFG breeding range and in parts of it (ordered from W to E). Significant correlations ($P<0.005$) printed bold.

Figure 5.10. Development of the predation index (mean overall regions) in the breeding areas of GWFG (blue symbols), and of the strength of the correlation between mean no. of young GWFG per adult and the predation index (red line, correlations calculated over moving 9-year window), 1961-2011.

Figure 5.11. Relationship between breeding productivity (no. of young per adult) of GWFG, corrected for the effect of predation pressure (residuals), and the size of the North Sea flyway population.

Table 5.5. Analysis of the relationship between breeding productivity of GWFG in the North Sea flyway, predation pressure in the breeding range and population size. Inclusion of quadratic terms showed the effect of lemming abundance to be nonlinear, but that of population size to be linear. Analyses for R and F with a linear model, for B with a binomial GLM.

Figure 6.1. Estimates of mean resighting probability in the Pannonic flyway (E, 1.1%) and the North Sea flyway (W, 91%). This is the probability that a neck-banded GWFG that is still alive is reported at least once between November and March.

Figure 6.2. Estimated mean survival probabilities from one winter to the next in the Pannonic flyway (E, 96%) and the North Sea flyway (W, 82%).

Figure 6.3. Estimated mean dispersal probabilities between the Pannonic (E) and North Sea (W) flyways. According to the fitted model 12% of the birds in W is seen in E during the next winter, and 23% of all birds in E a year later in W.

Figure 6.4. Annual estimates of survival probability from

one winter to the next in the Pannonic flyway (E, left) and the North Sea flyway (W, right). The grey shaded areas encompass the 95% confidence intervals.

Figure 6.5. Annual estimates of resighting probability in the Pannonic flyway (E, left) and the North Sea flyway (W, right). The grey shaded areas encompass the 95% confidence intervals.

Figure 6.6. Annual estimates of dispersal probabilities between the Pannonic and North Sea flyways (left E to W; right W to E). The grey shaded areas encompass the 95% confidence intervals.

Figure 6.7. Estimated survival probabilities for each of the 25 region-period combinations. 'Nov' denotes survival from November to December, 'Mar' survival from March to November. For the definition of regions see paragraph 6.4.1. The grey shaded areas encompass the 95% confidence intervals. The values are also given in table 6.1.

Figure 6.8. Estimated resighting probabilities for each of the 25 region-period combinations. 'Dec' denotes the probability that a goose alive and present in a region in December is resighted and reported. For the definition of regions see paragraph 6.4.1. The grey shaded areas encompass the 95% confidence intervals.

Table 6.1. Estimated survival probabilities (with sd and 95% confidence limits) for each of the 25 region-period combinations. 'Nov' denotes survival from November to December, 'Mar' stands for survival from March to November. For the definition of regions see paragraph 6.4.1.

Figure 6.9. Estimated dispersal probabilities between regions. For each of the five regions and 5 periods the probabilities are given that geese are in each of the regions in the next period. 'Dec' denotes the period from December to January.

Table 6.2. Probabilities of movement between provinces in The Netherlands (dispersion matrix), here for January to February. Shown are the probabilities for a goose observed in one province in January and resighted in February to be seen in that month in the same (on the diagonal) or any other province.

Figure 7.1. Dates of peak GDD jerks, a measure of optimal spring arrival date of White-fronted Geese, in Europe. These are the maxima in the third derivative of growing-degree days (GDD), or in other words the moment in spring when the acceleration in daily temperatures is highest. Dots indicate stopovers (van Wijk et al. 2012) and shaded areas are the stopover regions (with similar peak GDD jerks) as used in the migration model.

Ark stands for Ark/Kom. © Mitra Shariati Najafabadi (ITC).

Figure 7.2. Mean (black line) and individual (grey lines) departure (days after 1 March) and staging times (days) of satellite-tagged White-fronted Geese on their spring migration from the Netherlands to their Arctic Russian breeding grounds. Ark stands for Ark/Kom.

Table 7.1. Standard settings for site-specific parameters in the migration model. *MEI is metabolizable energy intake.

Figure 7.3. Departure from the wintering site and staging times on all stop-over regions as predicted by the model. Ark stands for Ark/Kom.

Figure 7.4. Departures and staging times when predation risk in the Netherlands changes compared to the standard parameter setting. Here, all three predation risk parameters were jointly increased or decreased, by a factor 10 or 100 (for independent changes of b_0 , b_1 and b_2 , see Fig. 7.5).

Figure 7.5. Predicted departure and staging times for changes in the three individual parameters of predation risk: (a) background predation risk b_0 , (b) mass-dependent predation risk b_1 , and (c) foraging-intensity dependent predation risk b_2 . Standard settings were $b_0=10^{-4}$, $b_1=10^{-3}$ and $b_2=10^{-4}$ (Tab. 1).

Figure 7.6. Predicted departure and staging times as resulting from changes in predation pressure in (a) Est/Tver and (b) Nen. Hardly any changes resulted from changes in predation risk in Kar/Kos or Ark/Kom (not shown).

Figure 7.7. Interaction between changes in predation risk in NL and high predation risk in (a) Est/Tver, (b) Kar/Kos, (c) Ark/Kom, and (d) Nen. Ark stands for Ark/Kom.

Figure 7.8. Body reserve dynamics as predicted by the model - both for individual body reserves (grey dots) and the average over the population (black dots).

Figure 7.9. Survival over the whole spring migration when predation risk in NL is changed. Here, changes in all three parameters simultaneously as well as individually were explored. Note: smaller dots are for scenarios with later onset of spring (see Appendix).

Figure 7.10. Survival over the whole spring migration when overall predation risk (b_0 , b_1 , b_2) is increased in NL, Est/Tver, Kar/Kos, Ark/Kom or Nen, respectively.

Figure 7.11. Expected proportion of breeders in the po-

pulation under changes in overall predation risk (b_0 , b_1 and b_2) in a) NL, b) Est/Tver and c) Nen. Similar results were obtained for changes in the individual components of predation risk (not shown); hardly any changes resulted for changes in Kar/Kos and Ark/Kom (not shown).

Figure 7.12. The sum of individual foraging intensities per region as an index for the damage that geese may cause by their foraging. Ark stands for Ark/Kom.

Figure 7.13. Damage caused in NL when predation risk in NL is changed.

Figure 7.14. Overall damage index for Nederland as resulting from increasing overall predation risk (b_0 , b_1 , b_2) in NL, Est/Tver, Kar/Kos, Ark/Kom or Nen, respectively. While higher predation risk in Kar/Kos and Ark/Kom hardly changed the damage cause in NL, increasing predation risk in NL, Est/Tver and Nen substantially increased the damage in NL. Only at a very high level of predation risk in NL, damage drops but mainly as a result of immensely high mortality.

Figure 7.15. Schematic overview of direct and indirect effects of hunting and scaring disturbances and their potential interactions. Obviously, hunting can reduce survival if birds are shot. Hunting influences foraging and alerting behaviour, which must be traded off against each other: if birds forage more (intensively) they increase their body stores swiftly and proceed to the next stopover site, allowing them ultimately to arrive at the optimal time in the breeding grounds. If, alternatively, birds behave more risk-averse (alerting), they may escape being shot but take (much) longer to replenish body reserves, which delays their migratory progression and possibly jeopardizes reproductive success by delaying their timely arrival in the breeding grounds.

Figure 7.16. Departure and staging times (days) for different parameter settings. a) Predation risk in the Netherlands is the same as for the standard settings. b) Predation risk in the Netherlands is increased. c) Predation risk on all Baltic/Russian stopovers is increased. Ark stands for Ark/Kom.

Figure 7.17. The number of breeding attempts for different parameter settings. a) Predation risk in NL is the same as for the standard settings. b) Predation risk in the Netherlands is increased. c) Predation risk on all Baltic/Russian stopover locations is increased.

Figure 8.1. A scheme of the components in the energetic model.

Figure 8.2. The calculated foraging time necessary to cover the daily energy expenditure in three types of winter for two frequencies of intentional disturbance d_i

= 0.0 h⁻¹ en 0.5 h⁻¹, respectively.

Figure 8.3. The calculated foraging time necessary to cover the daily energy expenditure in three types of winter for two frequencies of intentional disturbance d_i = 0.0 h⁻¹ en 0.5 h⁻¹, respectively. When the time necessary is more than the day length (above the black line) the foraging time is set equal to the day length (plus twilight).

Figure 8.4. The calculated foraging time of an average goose summed over the entire winter in relation to the frequency of intentional disturbances a) under the assumption that any shortages are compensated for by foraging at night and b) when foraging is limited to day time.

Figure 8.5. The percentage of winter days that white-fronted geese are predicted to be unable to cover their energy requirements through foraging in the daytime in relation to the number of intentional disturbances for three types of winters.

Figure 8.6. Minimum body weight during three types of winter in relation to the frequency of intentional disturbances under the assumption that white-fronted geese only forage during daylight.

Figure 8.7. Relationship between decrease in damage by shooting one goose at a given date in the course of the winter and the increase in damage by the intentional disturbance of a given number of geese.

Table 8.1. Parameter values for GWFG.

Figure 8.8. Standard resting and field metabolic rate (RMR_s and FMR_s) compared to heating metabolic rates during the day (HMR_d) and night (HMR_n) in a mild, normal, and cold winter.

Figure 9.1. Main components of the metapopulation model. Top left: months and time steps. Top right: the spatial structure: all 12 Dutch provinces, Belgium and other countries to the south and west (B), western Germany (D-W), the remainder of the North Sea flyway (rest W), and the combined other flyways (E).

Figure 9.2. Comparison of model predictions and observed number of GWFG since 1961. The dots represent observed numbers (according to the reconstruction in chapter 3). Grey dots represents numbers in the North Sea Flyway (for this period no estimations are available for the Pannonic flyway); black dots represent the estimations for the total metapopulation (North Sea and Pannonic flyways together). Blue line: model prediction based on the average reproduction value since 1998, which are the same years on which the survival and dis-

persal estimations are based (the blue line corresponds with an annual increase of the population by 0.9%). Red line: model prediction based on the average reproduction value since 1961 and based on the same survival and reproduction estimates as in the case of the blue line. The red population model predicts a population growth of 8.8% per year.

Figure 9.3. Comparison: observed population sizes and predictions of a model with time-variant parameter values. The red line represents the prediction, the black dots the total population size (North Sea and Pannonic flyways combined). Black dotted lines represent model predictions in which either migration, reproduction or survival are kept constant at their value for the year 1999.

Figure 9.4. Stable stage distribution of the metapopulation model (basic scenario): distribution over the regions and provinces.

Figure 9.5. Stable stage distribution of the adjusted metapopulation model. The dispersal rates from the North Sea flyway to the Pannonic flyway were lowered to 30% of the values of the basic model. This adjustment causes a more realistic distribution over the flyways.

Figure 9.6. Sensitivity of the population growth rate for changes in reproduction, compared to the basic scenario ('huidige situatie').

Figure 9.7. Effects of shooting GWFG during one or more months per Winter season, quantified by the population size in the Netherlands after 5 years of a certain shooting policy, proportional to the population size in a scenario without extra shooting. In this scenario only adult birds are shot. The figure shows that the population size in the Netherlands after 5 years would be halved when during the entire winter (1 October - 1 March) adult survival is lowered by 10%, while all other parameters remain the same. The effect is smaller when extra shooting takes place in only 1 month: adult survival in the Netherlands would need to be halved approximately to result in a 50% reduction of population size.

Figure 9.8. The consequences of expedited spring migration on the total population growth rate. In this scenario all birds have left the Netherlands by March. For this scenario we used survival and reproduction predictions used from the migration model (chapter 7) to predict population level effects. Especially lowered survival due to early spring migration has an effect on the population growth rate, while the reproduction change has little effect.

Figure 9.9. Effects of chasing all GWFG out of the province of Friesland on the number of GWFG in that province over the months of a Winter season.

The different lines represent scenarios in which geese are chased away in 1 or multiple months. The numbers are plotted as the proportion of geese that are predicted to be in Friesland when no geese are chased away. When geese are chased away only in the first month, the local abundance nearly returns to the numbers in the undisturbed scenario towards the end of the Winter season. This is due to the high dispersal rates between the provinces.

Figure 9.10. Effect of chasing all GWFG out of the province of Friesland accompanied by 0, 1, 5 or 10% extra mortality due to 'supportive shooting'. In these scenarios all geese are chased away each month, and each month mortality is increased with the reported percentage, compared to the basic scenario that already includes the effects of the hunting pressure of recent years on the survival probabilities of GWFG.

Figure 9.11. Effect of chasing all GWFG out of the province of Noord-Brabant accompanied by 0, 1, 5 or 10% extra mortality due to 'supportive shooting'. In these scenarios all geese are chased away each month, and each month mortality is increased with the reported percentage, compared to the basic scenario that already includes the effects of the hunting pressure of recent years on the survival probabilities of GWFG.

Figure 9.12. Cost (euros per year for the Nederland as a whole) of grazing by GWFG. In the basic scenario (based on the parameterized metapopulation model) are the total cost 3.28 million euro. The coloured lines show how the costs for the Netherlands as a whole change when all GWFG are chased away for 1 or multiple months out of the provinces of Friesland (red line) or Noord-Brabant (blue line). The black symbols represent the costs when these scenarios are accompanied with 1, 5 or 10% additional mortality due to 'supportive shooting'. The small figure shows the same graph with a y-axis that includes zero, to put to relative small effect sizes in perspective.

Figure 9.13. Cost (euros per year for the Nederland as a whole) of grazing by GWFG. In the basic scenario (based on the parameterized metapopulation model) are the total cost 3.28 million euro. The coloured lines show how the costs for the Netherlands as a whole change when all GWFG are chased away for 1 or multiple months out of the provinces of Friesland (red line) or Noord-Brabant (blue line). The black symbols represent the costs when these scenarios are accompanied with 5, 15 or 25 intentional disturbances, resulting in additional costs because the geese have to graze more due to the additional flying activity. The small figure shows the same graph with a y-axis that includes zero, to put to relative small effect sizes in perspective.

Figure 9.14. Comparison of the total costs in the

Netherlands due to grazing by GWFG in different model scenarios. The basic scenario is compared with a scenario in which in one month (November) or in all Winter months all GWFG in the Netherlands are redistributed over the provinces proportional to the surface areas of the 12 provinces.

Table 11.1. Several aspects of the 'dials' (model parameters) of the metapopulation model: the sensitivity of the population growth rate to change in model parameters, (natural) variation, and the feasibility of new changes in those parameters.

13. Literatuur

- ACKERMAN J.T., TAKEKAWA J.Y., KRUSE K.L., ORTHMEYER D.L., YEE J.L., ELY C.R., WARD D.H., BOLLINGER K.S. & MULCAHY D.M. 2004. Using radiotelemetry to monitor cardiac response of free-living tule greater white-fronted geese (*Anser albifrons elgasi*) to human disturbance. *Wilson Bulletin* 116:146-151.
- ALERSTAM T. & LINDSTRÖM Å. 1990. Optimal bird migration: the relative importance of time, energy, and safety, in bird migration. Gwinner E (ed). Springer: Berlin. 331-351.
- BAUER S., ENS B.J. & KLAASSEN M. 2010. Many routes lead to Rome: potential causes for the multi-route migration system of Red Knots, *Calidris canutus islandica*. *Ecology* 91:1822-1831.
- BAUER S., MADSEN J. & KLAASSEN M. 2006. Intake rates, stochasticity, or onset of spring - what aspects of food availability affect spring migration patterns in Pink-footed Geese *Anser brachyrhynchus*? *Ardea* 94:555-566.
- BAUER S., VAN DINTHER M., HØGDA K.-A., KLAASSEN M. & MADSEN J. 2008. The consequences of climate-driven stop-over sites changes on migration schedules and fitness of Arctic geese. *Journal of Animal Ecology* 77: 654-660.
- BAVECO J.M., KUIPERS H. & NOLET B.A. 2011. A large-scale multi-species spatial depletion model for overwintering waterfowl. *Ecological Modelling* 222:3773-3784.
- BÉCHET A., GIROUX J.F. & GAUTHIER G. 2004. The effects of disturbance on behaviour, habitat use and energy of spring staging snow geese. *Journal of Applied Ecology* 41:689-700.
- BEEKMAN J.H., NOLET B.A. & KLAASSEN M. 2002. Skipping swans: fuelling rates and wind conditions determine differential use of migratory stopover sites of Bewick's Swans *Cygnus bewickii*. *Ardea* 90:437-460.
- BÉLANGER L. & BÉDARD J. 1990. Energetic cost of man-induced disturbance to staging snow geese. *Journal of Wildlife Management* 54:36-41.
- BÊTY J., GIROUX J.F. & GAUTHIER G. 2004. Individual variation in timing of migration: causes and reproductive consequences in greater snow geese (*Anser caerulescens atlanticus*). *Behavioural Ecology and Sociobiology* 57:1-8.
- BLAXTER K.L. 1989. Energy metabolism in animals and man. Cambridge: Cambridge University Press.
- BLOMQUIST S., HOLMGREN N., ÅKESSON S., HEDENSTRÖM A. & PETTERSSON J. 2002. Indirect effects of lemming cycles on sandpiper dynamics: 50 years of counts from southern Sweden. *Oecologia* 133:146-158.
- BOS D., NOLET B.A., BOUDEWIJN T., VAN DER JEUGD H.P. & EBBINGE B.S. 2008. Capacity of accommodation areas for wintering geese in the Netherlands: field tests of first principles. Altenburg & Wymenga ecologisch onderzoek: Veenwouden.
- BOTH C., BIJLSMA R.G. & VISSER M.E. 2005. Climatic effects on timing of spring migration and breeding in a long-distance migrant, the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Journal of Avian Biology* 36:368-373.
- BROWNIE C., HINES J.E., NICHOLS J.D., POLLOCK K.H. & HESTBECK J.B. 1993. Capture-recapture studies for multiple strata including non-Markovian transitions. *Biometrics* 49:1173-1187.
- CARTAR R.V. & MORRISON R.I.G. 1997. Estimating metabolic costs for homeotherms from weather data and morphology: an example using calidridine sandpipers. *Canadian Journal of Zoology* 75: 94-101.
- CASWELL H. 2001. Matrix Population Models Construction, Analysis and Interpretation. Sunderland, MA: Sinauer.
- CLARK C.W. & BUTLER R.W. 1999. Fitness components of avian migration: A dynamic model of Western Sandpiper migration. *Evolutionary Ecology Research* 1:443-457.
- CLAUSEN K.K. & CLAUSEN P. 2013. Earlier Arctic springs cause phenological mismatch in long-distance migrants. *Oecologia* 173:1101-1112.
- CLAUSEN P., NOLET B.A., FOX A.D. & KLAASSEN M. 2002. Long-distance endozoochorous dispersal of submerged macrophyte seeds by migratory waterbirds in northern Europe—a critical review of possibilities and limitations. *Acta Oecologica* 23:191-203.
- COTTAAR F. 2009. Kleine Rietganzen benutten tijdens het najaar in Friesland geoogste maïsakkers als nieuwe voedselbron. *Limosa* 82:23-25.
- CRAMP S. & SIMMONS K.E.L. eds. 1977. The Birds of the Western Palearctic, Vol. 1. Oxford University Press
- DEVOS K. & KUIJKEN E. 2012. Wintering wild geese in Belgium: an update on numbers and trends (1990/91–2011/12). *Goose Bulletin* 15:18-27.
- DURANT D., FRITZ H., BLAIS S. & DUNCAN P. 2003. The functional response in three species of herbivorous *Anatidae*: effects of sward height, body mass and bill size. *Journal of Animal Ecology* 72:220-231.
- EBBINGE B. 1976. Problemen bij het bepalen van het percentage eerstejaars vogels bij wilde ganzen. *Watervogels* 1:51-53.
- EBBINGE B.S. 1985. Factors determining the population size of arctic-breeding geese, wintering in western Europe. *Ardea* 73:121-128.
- EBBINGE B.S. 1989. A multifactorial explanation for variation in breeding performance of Brent Geese *Branta bernicla*. *Ibis* 131:196-204.
- EBBINGE B.S. 1991. The impact of hunting on mortality-rates and spatial- distribution of geese wintering in the western palearctic. *Ardea* 79:197-209.
- EBBINGE B.S. 2009. Evaluatie Opvangbeleid 2005-2008 overwinterende ganzen en smienten. Deelrapport 4. Invloed opvangbeleid op de internationale verspreiding

- van overwinterende ganzen in NW-Europa. Alterra-rapport 1842. Alterra, Wageningen.
- EBBINGE B.S., BERREVOETS C., CLAUSEN P., GANTER B., GÜNTHER K., KOFFLIJBERG K., MAHÉO R., ROWCLIFFE M., STJOSEPH A.K.M., SÜDBECK P. & SYROECHKOVSKY E.E. 1999. Dark-bellied Brent Goose *Branta bernicla bernicla*. In: Madsen J., Cracknell G. & Fox A.D. eds. 1999. Goose populations of the Western Palearctic. A review of status and distribution. Wetlands International Publ. No. 48:284-297.
- EBBINGE B.S., GOEDHART P.W., KIERS M. & NAEFF H. 2014. Betrouwbaarheid van aantalsschattingen van schadeveroorzakende watervogelsoorten. Alterra-rapport 2427. Alterra, Wageningen.
- EBBINGE B.S., KLEIJN D.A., MÜSKENS G.J.D.M. & POLDERDIJK C.A. 2010. Onderzoek naar ganzentrek en het voorkomen van vogelgriep. Alterra Wageningen-UR & Nederlandse Vereniging van Ganzenvangers, Wageningen.
- EBBINGE B.S. & SPAANS B. 1995. The importance of body reserves accumulated in spring staging areas in the temperate zone for breeding in dark-bellied brent geese *Branta b. bernicla* in the high arctic. Journal of Avian Biology 26:105-113.
- EBBINGE B.S., BLEW J., CLAUSEN P., GÜNTHER K., HALL C., HOLT C., KOFFLIJBERG K., LE DRÉAN-QUENEC'H DU S., MAHÉO R. & PIHL S. 2013. Population development and breeding success of Dark-bellied Brent Geese *Branta b. bernicla* from 1991–2011. Wildfowl Special Issue 3:74-89.
- ELY C.R., WARD D.H. & BOLLINGER K.S. 1999. Behavioral correlates of heart rates of free-living Greater White-fronted Geese. Condor 101:390-395.
- FARAGÓ S. 1995. Geese in Hungary 1986-1991. Numbers, migration and hunting bags. IWRB Publication 36. IWRB, Slimbridge.
- FARAGÓ S. 2010. Numbers and distribution of geese in Hungary 1984-2009. Ornis Svecica 20:144-154
- FEIGE N., DOER D., WILLE V., KRÜGER M. & BINDRICH F. 2011. Bestandsentwicklung der arktischen Wildgänse in NRW in den Winterhalbjahren 2004/05 bis 2009/10. Charadrius 47:161-174.
- FÉRET M., GAUTHIER G., BÉCHET A., GIROUX J.-F. & HOBSON K.A. 2003. Effect of a spring hunt on nutrient storage by greater snow geese in southern Quebec. Journal of Wildlife Management 67:796-807.
- FOX A.D., EBBINGE B.S., MITCHELL C., HEINICKE T., AARVAK T., COLHOUN K., CLAUSEN P., DERELIEV S., FARAGO S., KOFFLIJBERG K., KRUCKENBERG H., LOONEN M., MADSEN J., MOOLIJ J., MUSIL P., NILSSON L., PIHL S. & VAN DER JEUGD H. 2010. Current estimates of goose population sizes in western Europe, a gap analysis and an assessment of trends. Ornis Svecica 20:115-127.
- FOX A.D., GLAHDER C.M. & WALSH A.J. 2003. Spring migration routes and timing of Greenland white-fronted geese - results from satellite telemetry. Oikos 103:415-425.
- FRANCIS C.M., RICHARDS M.H., COOKE F. & ROCKWELL R.F. 1992. Long-term changes in survival rates of lesser Snow Geese. Ecology 73:1346-1362.
- GANTER B. & MADSEN J. 2001. An examination of methods to estimate population size in wintering geese. Bird Study 48:90-101.
- GAUTHIER G., BÉTY J., GIROUX J.-F. & ROCHEFORT L. 2004. Trophic interactions in a high arctic snow goose colony. Integrative and Comparative Biology 44:119-129.
- GUILLEMMAIN M., FRITZ H., JOHNSON A.R. & SIMON G. 2007. What type of lean ducks do hunters kill? Weakest local ones rather than migrants. Wildlife Biology 13:102-107.
- GULDEMOND J.A. & RIJK P.J. 2012. Doorrekenen ganzen-scenario G-7 en IPO. CLM Onderzoek en Advies & LEI Wageningen UR: Culemborg.
- GROOT BRUINDERINK G.W.T.A. 1987. Begrazing van cultuurland door wilde ganzen. Levende Natuur 88:200-204.
- HEARN R.D. 2004. Greater White-fronted Goose *Anser albifrons albifrons* (Baltic/North Sea population) in Britain 1960/61-1999/2000. Waterbird Review series, WWT/JNCC, Slimbridge.
- HEUERMANN N. 2007. Tall swards and small grazers: competition, facilitation and coexistence of different-sized grazers. Wageningen University.
- HOLT C.A., AUSTIN G.E., CALBRADE N.A., MELLAN H.J., HEARN R.D., STROUD D.A., WOTTON S.R. & MUSGROVE A.J. 2012. Waterbirds in the UK 2010/11: The Wetland Bird Survey. BTO/RSPB/JNCC, Thetford.
- HORNMAN M., HUSTINGS F., KOFFLIJBERG K., VAN WINDEN E., SOVON GANZEN- EN ZWANENWERKGROEP & SOLDAAT L. 2011. Watervogels in Nederland in 2008/2009. Sovon rapport 2011/03, Waterdienst rapport BM 10.24. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- HORNMAN M., HUSTINGS F., KOFFLIJBERG K. & KLAASSEN O. 2012. Handleiding Sovon Watervogel- en slaap-plaatstellingen. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- HORNMAN M., HUSTINGS F., KOFFLIJBERG K., KLAASSEN O., VAN WINDEN E., SOVON GANZEN- EN ZWANENWERKGROEP & SOLDAAT L. 2013a. Watervogels in Nederland in 2010/2011. Sovon rapport 2013/02, Waterdienst rapport BM 13.01. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- HORNMAN M., HUSTINGS F., KOFFLIJBERG K., KLAASSEN O., KLEEFSTRA R., VAN WINDEN E., SOVON GANZEN- EN ZWANENWERKGROEP & SOLDAAT L. 2013b. Watervogels in Nederland in 2011/2012. Sovon rapport 2013/66, Waterdienst rapport BM 13.27. Sovon Vogelonderzoek Nederland.
- IMS R.A., HENDEN J.-A. & KILLENGREEN S.T. 2008. Collapsing population cycles. Trends in Ecology and Evolution 23:79-86.
- JONGEJANS E. & DE KROON H. 2012. Matrix models. Encyclopedia of Theoretical Ecology (eds. Hastings A. &

- GROSS L., University of California Press) 415-423.
- JONKER R.M., EICHHORN G., VAN LANGEVELDE F. & BAUER S. 2010. Predation danger can explain changes in timing of migration: The case of the Barnacle Goose. *PLoS ONE* 5:e11369.
- JUILLET C., CHOQUET R., GAUTHIER G., LEFEBVRE J. & PRADEL R. 2012. Carry-over effects of spring hunt and climate on recruitment to the natal colony in a migratory species. *Journal of Applied Ecology* 49:1237-1246.
- KLAASSEN M., BAUER S., MADSEN J. & TOMBRE I. 2006. Modelling behavioural and fitness consequences of disturbance for geese along their spring flyway. *Journal of Applied Ecology* 43:92-100.
- KLAASSEN M., BAUER S., MADSEN J. & POSSINGHAM H. 2008. Optimal management of a goose flyway: migrant management at minimum cost. *Journal of Applied Ecology* 45:1146-1152.
- KLAASSEN M. & LINDSTRÖM Å. 1996. Departure fuel loads in time-minimizing migrating birds can be explained by the energy costs of being heavy. *Journal of Theoretical Biology* 183:29-34.
- KLEIJN D., JANSMAN H.A.H., OORD J.G. & EBBINGE B.S. 2009. Effectiviteit verjaagmethoden in foerageergebieden met speciale aandacht voor verjaging met ondersteunend afschot. In: *Evaluatie Opvangbeleid 2005-2008 overwinterende ganzen en smienten*. Alterra: Wageningen.
- KOFFIJBERG K. 2006. Herkenning en ruipatronen van eerstejaars Kolganzen in de winter. *Limosa* 79:163-168.
- KOFFIJBERG K., VOSLAMBER B. & VAN WINDEN E. 1997. Ganzen en zwanen in Nederland, overzicht van pleisterplaatsen in de periode 1985-1994. *Sovon Vogelonderzoek Nederland: Beek-Ubbergen*.
- KOFFIJBERG K., VAN ROOMEN M.W.J., BERREVOETS C. & NOORDHUIS R. 2000. Tellen van watervogels in Nederland: verdere ontwikkelingen en integratie vanaf 2000. *Sovon Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen*.
- KOFFIJBERG K., BEEKMAN J., COTTAAR F., EBBINGE B., VAN DER JEUGD H., NIENHUIS J., TANGER D., VOSLAMBER B. & VAN WINDEN E. 2010. Doortrekkende en overwinterende ganzen in Nederland. *De Levende Natuur* 111:3-9.
- KOKOREV Y.I. & KUKSOV V.A. 2002. Population dynamics of lemmings, *Lemmus sibirica* and *Dicrostonyx torquatus*, and arctic fox *Alopex lagopus* on the Taimyr peninsula, Siberia, 1960-2001. *Ornis Svecica*.
- KOONS D.N., ROCKWELL R.F. & AUBRY L.M. 2014. Effects of exploitation on an overabundant species: the lesser snow goose predicament. *Journal of Animal Ecology* 83:365-374.
- KRUCKENBERG H. 2005. Wann werden „die Kleinen“ endlich erwachsen? Untersuchungen zum Familienzusammenhalt farbmarkierter Blessgänse *Anser alb. albifrons*. *Vogelwelt* 126:253-258.
- KWAK R., VAN DER JEUGD H.P. & EBBINGE B.S. 2008. The new Dutch policy to accommodate wintering waterfowl. *Vogelwelt* 129:134-140.
- LAWICKI L., WYLEGALA P. & SMYK B. 2013. Monitoring geese in Poland: the start of a new project. *Goose Bulletin* 16:4-5.
- LEBRETON J.-D., BURNHAM K.P., CLOBERT J. & ANDERSON D.R. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62:67-118.
- MADSEN J., CRACKNELL G. & FOX A.D. (eds). 1999. *Goose populations of the Western Palearctic. A review of status and distribution*. Wetlands International and National Environmental Research Institute, Wageningen, The Netherlands and Rönne, Denmark.
- MADSEN J., FREDERIKSEN M. & GANTER B. 2002. Trends in annual and seasonal survival of Pink-footed Geese *Anser brachyrhynchus*. *Ibis* 144:218-226.
- Madsen J. & Klaassen M. 2006. Assessing body condition and energy budget components by scoring abdominal profiles in free-ranging geese. *Journal of Avian Biology* 37: 283-287.
- MADSEN J., TAMSTORF M., KLAASSEN M., EIDE N., GLAHDER C., RIGÉT F., NYEGAARD H. & COTTAAR F. 2007. Effects of snow cover on the timing and success of reproduction in high-Arctic pink-footed geese *Anser brachyrhynchus*. *Polar Biology* 30:1363-1372.
- MADSEN J. & WILLIAMS J.H. (eds). 2012. *International Species Management Plan for the Svalbard Population of the Pink-footed Goose Anser brachyrhynchus*. AEWA Technical Series No. 48. Bonn, Germany.
- MAINGUY J., BÉTY J., GAUTHIER G. & GIROUX J.F. 2002. Are body condition and reproductive effort of laying Greater Snow Geese affected by the spring hunt? *Condor* 104:156-161.
- MCMANARA J.M., WEBB J.N., COLLINS E.J., SZÉKELY T. & HOUSTON A.I. 1997. A general technique for computing evolutionarily stable strategies based on errors in decision-making. *Journal of Theoretical Biology* 189:211-225.
- McWILLIAMS S.R., GUGLIELMO C., PIERCE B. & KLAASSEN M. 2004. Flying, fasting, and feeding in birds during migration: a nutritional and physiological ecology perspective. *Journal of Avian Biology* 35: 377-393.
- MENU S., GAUTHIER G. & REED A. 2002. Changes in survival rates and population dynamics of greater snow geese over a 30-year period: implications for hunting regulations. *Journal of Applied Ecology* 39:91-102.
- MITCHELL C., COLHOUN K., FOX A.D., GRIFFIN L., HALL C., HEARN R.D., HOLT C.A. & WALSH A. 2010. Trends in goose numbers wintering in Britain & Ireland, 1995 to 2008. *Ornis Svecica* 20:128-143.
- MOOIJ J.H. 1992. Behaviour and energy budget of wintering geese in the Lower Rhine area of North Rhine-Westphalia, Germany. *Wildfowl* 43:121-138.
- MOOIJ J.H. 1993. Development and management of wintering geese in the Lower Rhine area of North Rhine-Westphalia/Germany. *Die Vogelwarte* 37: 55-77.
- MOOIJ J.H. 2000. Population dynamics and migration of White-fronted Geese (*Anser albifrons*) in Eurasia.

- Heritage of the Russian Arctic: Research, Conservation and International Co-operation. Ebbinge BS, Mazourov YL & Tomkovich PS (eds), 372-393. Ecopros Publishers, Moscow.
- MOOIJ J.H. 2005. Protection and the use of water-birds in the European Union. *Beiträge zur Jagd- und Wildforschung* 30:49-76.
- MOOIJ J.H., EBBINGE B.S., KOSTIN I.O., BURGERS J. & SPAANS B. 1996. Panmixia in White-fronted Geese (*Anser a. albifrons*) of the Western-Palearctic. In: Mooij JH. Ecology of geese wintering at the Lower Rhine area (Germany). BSKW, Wesel.
- MOOIJ J.H., FARAGÓ S. & KIRBY J.S. 1999. White-fronted Goose *Anser albifrons albifrons* in Goose populations of the Western Palearctic. A review of status and distribution, Madsen J, Cracknell G & Fox AD (eds). Wetlands International and National Environmental Research Institute. 94-128.
- MOOIJ J.H. & KOSTIN I.O. 1997. Bestände der Saat- und Bläßgans in Deutschland und der westlichen Paläarktis. *Beiträge zur Jagd- und Wildforschung* 22: 23-41.
- MORRISSETTE M., BÊTY J., GAUTHIER G., REED A. & LEFEBVRE J. 2010. Climate, trophic interactions, density dependence and carry-over effects on the population productivity of a migratory Arctic herbivorous bird. *Oikos* 119:1181-1191.
- NILSSON L. 2013. Censuses of autumn staging and wintering goose populations in Sweden 1977/1978–2011/2012. *Ornis Svecica* 23:1–40.
- NOLET B.A., BAUER S., FEIGE N., KOKOREV Y.I., POPOV I.Y. & EBBINGE B.S. 2013. Faltering lemming cycles reduce productivity and population size of a migratory Arctic goose species. *Journal of Animal Ecology* 82:804-813.
- NOLET B.A., BEVAN R.M., KLAASSEN M., LANGEVOORD O. & VAN DER HEIJDEN Y.G.J.T. 2002. Habitat switching by Bewick's swans: maximisation of average long-term energy gain? *Journal of Animal Ecology* 71:979-993.
- NOLET B.A. & DRENT R.H. 1998. Bewick's Swans refueling on pondweed tubers in the Dvina Bay (White Sea) during their spring migration: first come, first served. *Journal of Avian Biology* 29:574-581.
- PERCIVAL S.M., HALPIN Y. & HOUSTON D.C. 1997. Managing the distribution of Barnacle geese on Islay, Scotland, through deliberate human disturbance. *Biological Conservation* 82:273-277.
- PHILIPPONA J. 1972. Die Blessgans. Ziemsen, Wittenberg/Lutherstadt.
- PHILIPPONA J. 2005. Leeftijdstellingen bij de Kolgans (*Anser albifrons*). *Vogeljaar* 53:99-103.
- PLUMMER M. 2003. JAGS: A program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling. Proceedings of the 3rd International Workshop on Distributed Statistical Computing (DSC 2003).
- PROP J., BLACK J.M. & SHIMMINGS P. 2003. Travel schedules to the high arctic: barnacle geese trade-off the timing of migration with accumulation of fat deposits. *Oikos* 103:403-414.
- ROBINSON D.E., CAMPBELL G.S. & KING J.R. 1976. An evaluation of heat exchange in small birds. *Journal of Comparative Physiology B* 105:153-166.
- SALGUERO-GÓMEZ R., JONES O.R., ARCHER C.R., BUCKLEY Y.M., CHE-CASTALDO J., CASWELL H., HODGSON D., SCHEUERLEIN A., CONDE D.A., BRINKS E., DE BUHR H., FARACK C., GOTTSCHALK F., HARTMANN A., HENNING A., HOPPE G., RÖMER G., RUNGE J., RUOFF T., WILLE J., ZEH S., DAVISON R., VIEREGG D., BAUDISCH A., ALTWEGG R., COLCHERO F., DONG M., DE KROON H., LEBRETON J.-D., METCALF C.J.E., NEEL M.M., PARKER I.M., TAKADA T., VALVERDE T., VÉLEZ-ESPINO L.A., WARDLE G.M., FRANCO M. & VAUPEL J.W. 2015. The COMPADRE Plant Matrix Database: an open online repository for plant demography. *Journal of Ecology* 103:202-218.
- SCHIEKMAN H., HORNMAN M. & VAN WINDEN E. 2013. Monitoring van het gebruik van ganzenfoerageergebieden in Nederland in 2012/13. SOVON-rapport 2013/17. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- SCHIEKMAN H., HORNMAN M. & VAN WINDEN E. 2014. Monitoring van het gebruik van ganzenfoerageergebieden in Nederland in 2012/13. SOVON-rapport 2014/28. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- SCHIEKMAN H., VAN ROOMEN M.J.W. & UNDERHILL L.G. 1998. Growth, behaviour of broods and weather-related variation in breeding productivity of Curlew Sandpipers *Calidris ferruginea*. *Ardea* 86:153-168.
- SCOTT D.A. & ROSE P.A. 1996. Atlas of Anatidae populations in Africa and Western Eurasia. Wetlands International Publication 41. Wetlands International, Wageningen.
- SHEA K., POSSINGHAM H.P., MURDOCH W.W. & ROUSH R. 2002. Active adaptive management in insect pest and weed control: intervention with a plan for learning. *Ecological Applications* 12:927–936.
- SHEAFFER S.E. & MALECKI R.A. 1996. Predicting breeding success of Atlantic population Canada Geese from meteorological variables. *Journal of Wildlife Management* 60:882-890.
- SKINNER W.R., JEFFERIES R.L., CARLETON T.J., ROCKWELL R.E. & ABRAHAM K.E. 1998. Prediction of reproductive success and failure in lesser snow geese based on early season climatic variables. *Global Change Biology* 4:3-16.
- SOLDAAT L., VAN WINDEN E., VAN TURNHOUT C., BERREVOETS C., VAN ROOMEN M. & VAN STRIEN A. 2004. De berekening van indexen en trends bij het watervogelmeetnet. SOVON-onderzoeksrapport 2004/02. Centraal Bureau voor de Statistiek, Voorburg/Heerlen.
- SOLDAAT L., VISSER H., VAN ROOMEN M. & VAN STRIEN A. 2007. Smoothing and trend detection in waterbird monitoring data using structural time-series analysis and the Kalman filter. *Journal of Ornithology* 148:351-357.
- SOVON. 2013. Vogelbalans: thema ganzen. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- SPALINGER D.E. & HOBBS N.T. 1992. Mechanisms of foraging

- p>ging in mammalian herbivores: new models of functional response.
- American Naturalist*
- 140:325-348.
- SPILLING E., BERGMANN H.-H. & MEIER M. 1999. Truppgroößen bei weidenden Bläß- und Saatgänsen (*Anser albifrons*, *A. fabalis*) an der Unteren Mittelelbe und ihr Einfluß auf Fluchtdistanz und Zeitbudget. *Journal für Ornithologie* 140:325-334.
- SUMMERS R.W. 1986. Breeding production of Dark-bellied Brent Geese *Branta b. bernicla* in relation to lemming cycles. *Bird Study* 33:105-108.
- SÆTHER B.-E. & BAKKE Ø. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81:642-653.
- TEUNISSEN W.A. 1996. Ganzenschade in de akkerbouw. Rapport 211. IBN-DLO, Wageningen.
- TIMMERMAN A., MÖRZER-BRUYNS M.F. & PHILIPPONA J. 1976. Survey of the winter distribution of Palearctic Geese in Europe, Western Asia and North Africa. *Limosa* 49:230-292.
- UNDERHILL L.G., PRYS-JONES R.P., SYROECHKOVSKI E.E.J., GROEN N.M., KARPOV V., LAPPO H.G., VAN ROOMEN M.W.J., RYBKIN A., SCHEKKERMAN H., SPIEKMAN H. & SUMMERS R.W. 1993. Breeding of waders (*Charadrii*) and Brent Geese *Branta bernicla bernicla* at Pronchishcheva Lake, northeastern Taimyr, Russia, in a peak and a decreasing lemming year. *Ibis* 135:277-292.
- VAN BOMMEL F.P.J. & VAN DER HAVE T.M. 2010. Toenemende aantallen ganzen, toenemende kosten? *Levende Natuur* 111:22-24.
- VAN DE KERK M., DE KROON H., CONDE D.A. & JONGEJANS E. 2013. Carnivora population dynamics are as slow and as fast as those of other mammals: implications for their conservation. *PLoS ONE* 8:e70354.
- VAN DER GRAAF A.J., STAHL J., BOS D. & DRENT R.H. 2001. Influence of wind exposure and temperature on energy expenditure and site choice in brent and barnacle geese. In: Limits to the co-occurrence of avian herbivores. How geese share scarce resources, Stahl J. PhD thesis, University of Groningen. 121-151.
- VAN DER JEUGD H.P., VAN WINDEN E. & KOFFLIJBERG K. 2008. Evaluatie opvangbeleid 2005-2008 overwinterende ganzen en smienten, deelrapport 5: Invloed opvangbeleid op de verspreiding van overwinterende ganzen en smienten binnen Nederland. SOVON-onderzoeksrapport 2008/20. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.
- VAN DER ZEE F.F., VERHOEVEN R.H.M. & MELMAN D. 2009. Evaluatie opvangbeleid 2005-2008 overwinterende ganzen - eindrapportage. Directie Kennis, Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit, Ede.
- VAN EERDEN M.R., DRENT R.H., STAHL J. & BAKKER J.P. 2005. Connecting seas: western Palaearctic continental flyway for water birds in the perspective of changing land use and climate. *Global Change Biology* 11:894-908.
- VAN GILS J.A., GYIMESI A. & VAN LITH B. 2007. Avian herbivory: an experiment, a field test, and an allometric comparison with mammals. *Ecology* 88:2926-2935.
- VAN IMPE J. 1990. Ongelijke verdeling van jonge Rotganzen *Branta b. bernicla* over groepen in het zuidelijk Deltagebied. *Limosa* 63:41-46.
- VAN IMPE J. 1996. Long-term reproductive performance in White-fronted Geese *Anser a. albifrons* and Tundra Bean Geese *A. fabalis rossicus* wintering in Zeeland (The Netherlands). *Bird Study* 43:289-289.
- VAN WIJK R.E., KÖLZSCH A., KRUCKENBERG H., EBBINGE B.S., MÜSKENS G.J.D.M. & NOLET B.A. 2012. Individually tracked geese follow peaks of temperature acceleration during spring migration. *Oikos* 121:655-664.
- WEBER T.P., ENS B.J. & HOUSTON A.I. 1998. Optimal avian migration: A dynamic model of fuel stores and site use. *Evolutionary Ecology* 12:377-401.
- WITTER M.S. & CUTHILL I.C. 1993. The ecological costs of avian fat storage. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 340:73-93.
- YDENBERG R.C., BUTLER R.W., LANK D.B., GUGLIELMO C.G., LEMON M. & WOLF N. 2002. Trade-offs, condition dependence and stopover site selection by migrating sandpipers. *Journal of Avian Biology* 33:47-55.
- YDENBERG R.C., BUTLER R.W., LANK D.B., SMITH B.D. & IRELAND J. 2004. Western sandpipers have altered migration tactics as peregrine falcon populations have recovered. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 271:1263-1269.



In opdracht van het  **Fauna**fonds



Radboud Universiteit

Sovon Vogelonderzoek Nederland

Postbus 6521
6503 GA Nijmegen
Toernooiveld 1
6525 ED Nijmegen
T (024) 7 410 410

E info@sovon.nl
I www.sovon.nl

