



Schadeveroorzakende zoogdiersoorten in Nederland

Inzicht in de betrouwbaarheid van aantalsbepalingen

Alterra-rapport 2426
ISSN 1566-7197

G.W.T.A. Groot Bruinderink, P.W. Goedhart, D.R. Lammertsma en J.J.A. Dekker

Schadeveroorzakende zoogdiersoorten in Nederland

Dit onderzoek is uitgevoerd in opdracht van het Faunafonds te Dordrecht

Schadeveroorzakende zoogdiersoorten in Nederland

Inzicht in de betrouwbaarheid van aantalsbepalingen

Geert W.T.A. Groot Bruinderink¹⁾, Paul W. Goedhart²⁾, Dennis R. Lammertsma¹⁾ en Jasja J.A. Dekker¹⁾

¹⁾ Alterra Wageningen UR

²⁾ Biometris Wageningen UR

Alterra-rapport 2426

Alterra Wageningen UR
Wageningen, 2013

Referaat

Geert W.T.A. Groot Bruinderink, Paul W. Goedhart, Dennis R. Lammertsma en Jasja J.A. Dekker, 2012. *Inzicht in de betrouwbaarheid van aantalsbepalingen van enkele schadeveroorzakende zoogdiersoorten in Nederland*. Wageningen, Alterra, AlterraRapport. 98 blz.; 13 fig.; 16 tab.; 36 ref.

Het Faunafonds heeft Alterra gevraagd voorstellen te doen om de kwaliteit van de gehanteerde schattingen van populaties zoogdieren te bestuderen en waar gewenst en mogelijk te verbeteren. Bijzondere aandacht wordt gevraagd voor de methode 'Integrated Population Monitoring' (IPM). De aandacht gaat hierbij uit naar ree, edelhert, wild zwijn en damhert. Er wordt ingegaan op gedragskenmerken die het resultaat van een telling kunnen beïnvloeden en op internationaal en nationaal gangbare telmethodieken. Het rapport kan worden gezien als een eerste aanzet voor het ontwikkelen en toepassen van 'state-space models' en 'integrated population models' (IPM) op gegevens van hoefdieren. Dit blijkt in principe mogelijk, ook rekening houdend met sterfte door afschot en verkeer. Het verkrijgen van betere gegevens om de modellen beter te voeden vereist meerjarig ecologisch onderzoek.

Trefwoorden: aantalsbepalingen, wilde hoefdieren, IPM-modellen.

Foto omslag: Jasja Dekker, Staatsbosbeheer

ISSN 1566-7197

Dit rapport is gratis te downloaden van www.wageningenUR.nl/alterra (ga naar 'Alterra-rapporten'). Alterra Wageningen UR verstrekt geen gedrukte exemplaren van rapporten. Gedrukte exemplaren zijn verkrijgbaar via een externe leverancier. Kijk hiervoor op www.rapportbestellen.nl.

© 2013 Alterra (instituut binnen de rechtspersoon Stichting Dienst Landbouwkundig Onderzoek)
Postbus 47; 6700 AA Wageningen; info.alterra@wur.nl

- Overname, verveelvoudiging of openbaarmaking van deze uitgave is toegestaan mits met duidelijke bronvermelding.
- Overname, verveelvoudiging of openbaarmaking is niet toegestaan voor commerciële doeleinden en/of geldelijk gewin.
- Overname, verveelvoudiging of openbaarmaking is niet toegestaan voor die gedeelten van deze uitgave waarvan duidelijk is dat de auteursrechten liggen bij derden en/of zijn voorbehouden.

Alterra aanvaardt geen aansprakelijkheid voor eventuele schade voortvloeiend uit het gebruik van de resultaten van dit onderzoek of de toepassing van de adviezen.

Alterra-rapport 2426

Wageningen, April 2013

Inhoud

Samenvatting	7
1 Vraagstelling Faunafonds, doel en werkwijze	9
2 Precisie, nauwkeurigheid en betrouwbaarheid	13
3 Haas en konijn	17
4 Wilde hoefdieren, gedrag en inventarisaties	21
5 Gehanteerde telmethodieken voor wilde hoefdieren	23
5.1 Indirecte waarnemingen	23
5.2 Directe waarnemingen	23
5.3 In Nederland gehanteerde telmethodieken voor wilde hoefdieren	26
5.4 Voorbeeld Oostvaardersplassen (edelhert, Heckrond, Konikpaard)	35
6 Analyse datasets wilde hoefdieren	39
6.1 Een state-space model zonder afschot en verkeer	42
6.2 Een State-Space model inclusief afschot en verkeer	45
6.3 Uitbreidingen van het state-space model	46
7 Resultaten	49
7.1 Edelhert Veluwe	49
7.1.1 Modeluitbreidingen	53
7.2 Ree Veluwe	56
7.3 Wild zwijn Veluwe	60
7.4 Ree Amsterdamse Waterleiding Duinen	61
7.5 Damhert Amsterdamse Waterleiding Duinen	63
8 Discussie en conclusies	65
8.1 Discussie	65
8.2 Conclusies	67
9 Literatuur	69
Appendix A1	71
Appendix A2	72
Appendix A3	73
Appendix A4	74
Appendix A5	75

Appendix A6	76
Appendix A7	77
Appendix B1	79
Appendix B2	80
Appendix B3	81
Appendix B4	82
Appendix B5	83
Appendix B6	84
Appendix C	85
Appendix D1	87
Appendix D2	88
Appendix D3	89
Appendix D4	90
Appendix D5	91
Appendix D6	92
Appendix D7	93
Appendix E1	95

Samenvatting

Het Faunafonds heeft Alterra gevraagd voorstellen te doen om de gehanteerde schattingen van populaties zoogdieren onder de loep te nemen en om deze, waar gewenst en mogelijk, te verbeteren. In het bijzonder luidt de vraag of de methode 'Integrated Population Monitoring' (IPM), zoals die ontwikkeld is voor vogels, toepasbaar is op zoogdieren. Door het Faunafonds aangewezen, schadeveroorzakende soorten in dit onderzoek zijn haas en konijn en de wilde hoefdiersoorten ree, edelhert, wild zwijn en damhert. Voor een juist begrip wordt ingegaan (hoofdstuk 2) op precisie, nauwkeurigheid en betrouwbaarheid van een telling. Door het ontbreken van geschikte datasets (hoofdstuk 3) vallen haas en konijn af voor deze studie. Omdat alleen de wilde hoefdieren overblijven wordt ingegaan op specifieke gedragskenmerken die effect kunnen hebben op de uitkomst van een telling (hoofdstuk 4). Zo kunnen bijvoorbeeld inventarisaties beter vanuit een rijdende auto worden gedaan dan te voet en altijd moet worden verdisconteerd dat de dieren een voorkeur of afkeer kunnen hebben voor verschillende landschapselementen en dat hun zichtbaarheid daarmee samenhangt. Het dag- en nachtritme, weersomstandigheden, voedselaanbod en de stand van de maan kunnen hierbij een rol spelen. Een internationale inventarisatie van ervaringen (hoofdstuk 5) leert dat bij tellingen grofweg onderscheid kan worden gemaakt in directe en indirecte observaties, al dan niet met gebruik van een scala aan hulpmiddelen als verrekijker, telescoop, schijnwerpers, verschillende typen camera's, restlichtversterkers en warmtebeelden. Vaak is het aanvullend maken van foto- of filmopnamen van belang voor een juiste interpretatie achteraf. Methoden waarmee een schatting kan worden gemaakt van het deel van de populatie dat niet wordt gezien kunnen efficiënt zijn in termen van geïnvesteerde tijd. Denk daarbij aan 'stratified sampling', distance sampling, de vangst-merk-terugvangst (terug zien) methode (capture-mark-recapture respectievelijk resighting), de catch-per-unit effort (CPUE) of de lijn-transect-methode. Zichtwaarnemingen vanaf de grond zijn het meest ingeburgerd. Over het algemeen wordt aangenomen dat deze methode een onderschatting oplevert van de werkelijke populatie. Zichtwaarnemingen vanuit de lucht zijn in open landschappen goed te gebruiken voor het schatten van de populatieomvang en het vaststellen van een tijdtrend (index), maar geven een minder nauwkeurig beeld van de geslachts- en leeftijdsopbouw van een populatie.

De in Nederland meest gangbare telmethoden zijn evenzovele variaties op het thema 'methode Directie Faunabeheer'. Hierbij worden elk jaar in het voorjaar drie opeenvolgende tellingen uitgevoerd (avond, ochtend, avond) gedurende circa twee uur rond zonsopkomst en zonsondergang. Waarnemingen worden gedaan vanuit vaste of mobiele posten en soms worden delen van een gebied letterlijk uitgekamd. De uitkomst wordt vaak uitgedrukt in het MNA, Minimum Number Alive. Ook worden de resultaten van de drie telronden gebruikt als drie onafhankelijke schattingen van de minimum populatie waaruit een gemiddelde en betrouwbaarheidsinterval worden berekend. En tenslotte worden de resultaten ook gebruikt om een zo goed mogelijk schatting te maken van de daadwerkelijk aanwezige aantallen. De methode geldt als arbitrair en onnauwkeurig met als hoogst haalbare product een trend (index) in de aantallen over de jaren. Aandachtspunten zijn het risico van dubbeltellingen, het aantal dieren dat wordt gemist en de betrouwbaarheid in de zin van het zoveel mogelijk constant houden van variabelen over de jaren. Bij dit laatste horen bijvoorbeeld een vaste telgroep (omvang en samenstelling), een vast moment in het jaar en van de dag, gebruik van dezelfde hulpmiddelen en vergelijkbare weersomstandigheden. Bij het wild zwijn vormt de na-aanwas een aanvullend probleem voor de nauwkeurigheid en betrouwbaarheid: het gaat om de biggen die na de telling worden geboren. In de praktijk wordt hiervoor een standaard correctie gehanteerd.

Populatie-dynamische modellen worden gebruikt om het verloop van de omvang en samenstelling van een populatie dieren in de tijd te beschrijven (hoofdstuk 6). Afhankelijk van de beschikbare data zijn 'state-space models' en 'integrated population models' (IPM) in zwang. Omdat in Nederland weinig ervaring is opgedaan met

deze modellen waar het hoefdieren betreft, moet de voorliggende rapportage gezien worden als een eerste aanzet voor het ontwikkelen en toepassen van deze modellen voor deze soorten. In deze rapportage worden daar de meest complete sets voor gebruikt, die van de tellingen van edelhert, ree en wild zwijn op de Veluwe en ree en damhert in de Amsterdamse Waterleiding Duinen. Aangezien er alleen tellingen beschikbaar zijn van de populatie-omvang van hoefdieren, kunnen alleen state-space modellen gebruikt worden (hoofdstuk 7).

In het algemeen geldt dat er gedurende het gehele jaar verkeersslachtoffers vallen en dat er afschot plaatsvindt in seizoenen die soort-specifiek zijn vastgelegd. Dit moet in het model verdisconteerd worden. Het State-Space model is in eerste instantie ontwikkeld voor het edelhert op de Veluwe, waarbij ook afschot en verkeersslachtoffers worden ingebracht in het model. Bij het bekijken van de data blijken in een bepaald jaar meer dieren van een bepaald geslacht of leeftijd te worden geteld dan verwacht mocht worden op basis van de aantallen van het jaar daarvoor (vermeerderd met aanwas en verminderd met sterfte door afschot en verkeer). Deze 'meetfout', toe te schrijven aan de tellingen, geldt voor alle leefgebieden en is iets hoger voor de categorie spitsers/smaldieren dan voor de categorie volwassen dieren. Gemiddeld bedraagt die meetfout ca. 50%.

Het blijkt in principe mogelijk om een State-Space populatie-model te formuleren voor edelherten waarin ook rekening gehouden wordt met afschot en verkeer. In het model wordt verondersteld dat de natuurlijke mortaliteit uitsluitend plaatsvindt in de winterperiode, na het afschot en ook na de verkeersslachtoffers. Zo'n model bestaat uit een stochastisch populatiemodel en een meetfout model.

Het model is, in aangepaste vorm, toegepast op ree, damhert en wild zwijn. Bij reeën op de Veluwe wijst het op grote verschillen in de overlevingskansen voor kalveren tussen de negen leefgebieden en vinden we een aanwijzing dat de overleving van volwassen reeën afneemt in de tijd. Opmerkelijk is dat in bijna alle leefgebieden de overleving van mannelijke adulten hoger lijkt dan die van vrouwelijke adulten. Het wild zwijn is moeilijker te modelleren omdat er zowel aanwas plaatsvindt vóór als ná de teldatum en de aanwas afhankelijk is van de mast in het najaar daarvoor en de weersomstandigheden in de zomer na de telling. Een poging om ook voor deze soort een State-Space model te formuleren is mede hierdoor gestrand.

Het model is ook toegepast op reeën en damherten in de Amsterdamse Waterleidingduinen. Bij reeën zien we een duidelijke aanwijzing dat zowel de overleving van de kalveren als die van de adulten afneemt in de tijd. Bij het damhert wijst de modeluitkomst op een afname van de overlevingskansen van de kalveren in de tijd van 0.91 in 1996 tot 0.69 in 2010. Ook is er een duidelijke aanwijzing dat de overleving van de mannelijke kalveren lager is dan die van de vrouwelijke kalveren. In het algemeen zien we een exponentiële groei van de aantallen damherten.

In het algemeen geldt dat voor enkele procesparameters steeds weer schattingen moeten worden gedaan. De resultaten van de modellen voor de onderzochte diersoorten zijn dan beslist redelijk te noemen, maar het is evident dat de kwaliteit van de modellering afhangt van de kwaliteit van de beschikbare data. Het verkrijgen van betere gegevens vereist meerjarig ecologisch onderzoek.

Het rapport maakt duidelijk dat de huidige telmethoden geen nauwkeurig beeld geven van de werkelijke omvang en structuur van de populaties wilde hoefdieren. Toch worden de telresultaten gebruikt als onderbouwing van het afschot in het kader van het populatiebeheer, soms zelfs na toepassing van, niet altijd even goed onderbouwde, standaardcorrecties voor gemiste dieren. Hier is duidelijk sprake van een spanningsveld. Om dit spanningsveld te verminderen geeft het rapport enkele aanbevelingen.

1 Vraagstelling Faunafonds, doel en werkwijze

Vraagstelling Faunafonds

Het Faunafonds heeft Alterra benaderd met de vraag voorstellen te doen om gehanteerde schattingen van omvang en trends van populaties zoogdieren onder de loep te nemen om deze, waar gewenst en mogelijk, te verbeteren.

Achtergrond

Er zijn diverse monitoringsprogramma's in Nederland in uitvoering om een indruk te krijgen van de trends en populatiegroottes van verschillende diersoorten. In het algemeen worden dit tellingen genoemd. De uitkomsten zijn veelal aantalsschattingen, die elk een bepaalde mate van onzekerheid in zich dragen. Die onzekerheid kan ontstaan door telfouten in het bepalen van de aantallen direct waargenomen dieren (veelal vogelsoorten), maar ook doordat slechts een deel van de aanwezige dieren waargenomen wordt (dit geldt vooral voor zoogdieren). Deze rapportage handelt over zoogdieren. De door het Faunafonds in dit verband aangewezen soorten zijn haas, konijn en de wilde hoefdiersoorten ree, edelhert, wild zwijn en damhert.

Haas en konijn

Hazen, maar vooral konijnen, staan bekend om de dynamiek in dichtheid met flinke pieken in dichtheden in het voorjaar en de zomer en dalen in de herfst en winter. Bij schijnwerper-tellingen (nachtelijke tellingen met kunstlicht) hangt de trefkans sterk af van een aantal omgevingsfactoren zoals de aanwezigheid van burchten of hollen, legers van hazen, tijd van de dag, seizoen, maanfase, weer en mate van dekking. Keuteltellingen hebben zich bewezen als een goede methode voor het vaststellen van relatieve verschillen in aantallen of graasdruk van konijnen binnen een gebied. Voor grotere oppervlakten zijn keuteltellingen, ook voor hazen, minder geschikt. De tellingen die nu worden uitgevoerd worden niet gebruikt om absolute aantallen of dichtheden te berekenen, maar worden gebruikt voor het opstellen van landelijke en regionale trends. Dit gebeurt door het Centraal Bureau voor de Statistiek CBS. De berekeningen worden uitgevoerd met het maximaal getelde aantal dieren per gebied per jaar.

Wilde hoefdieren

Elk voorjaar worden verspreid over heel Nederland, in alle zogenaamde leefgebieden, de wilde hoefdieren 'geteld'. Het gaat om ree (landelijk), edelhert (Veluwe, Oostvaardersplassen), wild zwijn (Veluwe en NP De Meinweg) en damhert (met de grootste populaties op de Veluwe, Kop van Schouwen, Manteling van Walcheren en Amsterdamse Waterleidingduinen/Kennemerduinen). Dit gebeurt veelal op basis van vaste 'telprotocollen'. De manier van waarnemen en tellen die het meest is ingeburgerd in Europa zijn zichtwaarnemingen vanaf vaste (uitkijk) en/of mobiele posten. Toch bestaat er twijfel over de nauwkeurigheid en de precisie van de uitkomsten. Over het algemeen wordt aangenomen dat deze methode een onderschatting oplevert van de werkelijke populatie (Groot Bruinderink en Dekker, 2010; Jaarlijkse Nieuwsbrief VWW). Deze onzekerheid ontstaat door een combinatie van telfouten in het bepalen van de aantallen waargenomen dieren, van hun geslacht en leeftijd, maar ook doordat in bijna alle gevallen een onbekend deel van de aanwezige dieren niet wordt waargenomen. Tegelijkertijd is men de overtuiging toegedaan dat een methodisch consequent over de jaren uitgevoerde telling bruikbare informatie oplevert over trends in de aantalsontwikkeling en de geslachts- en leeftijdsstructuur van de populatie. Een gebieddekkende telling kan ook interessante gegevens opleveren over de conditie van de dieren en hun terreingebruik. Als een maatschappelijk belang dit vereist kan op basis van deze informatie

worden besloten of en in welke vorm populatiebeheer nodig is. Voorbeelden van maatschappelijke belangen zijn schade aan gewassen, de verkeersveiligheid en het dierenwelzijn.

Vraagstelling

De algemene vraag die het Faunafonds stelt luidt:

‘Hoe kunnen verschillende typen tellingen methodologisch en praktisch geïntegreerd worden om efficiënt de omvang en trend van een regionale populatie zo goed mogelijk te schatten en van onzekerheidsmarges te voorzien?’

Specifieke vragen daarbij zijn:

1. Welke factoren beïnvloeden de nauwkeurigheid van tellingen?
2. Is de methodiek van *Integrated Population Monitoring* (IPM) zoals die ontwikkeld is voor vogels, toepasbaar op zoogdieren?
3. Hoe kunnen afschotgegevens gekoppeld worden aan geografische gegevens?
4. Wat zijn de belangrijkste factoren die de relatie tussen afschotgegevens en werkelijke dichtheden beïnvloeden?

Doel

Het doel van dit project is verschillende datasets over aantallen zoogdieren met elkaar te vergelijken en te komen tot voorstellen om schattingen van trends en (relatieve) omvang van populaties in het wild voorkomende schadeveroorzakende dieren te verbeteren. Gekeken wordt of en hoe de informatie uit verschillende databanken gecombineerd kan worden tot schattingen die beter zijn dan op basis van analyse van gegevens uit de afzonderlijke databanken.

Werkwijze

Voor elke van de te onderzoeken diersoort wordt een korte biologische beschrijving opgesteld, waarin de nadruk gelegd wordt op aspecten die het vaststellen van de talrijkheid van die soort kunnen beïnvloeden/ bemoeilijken geïnventariseerd welke methoden in de literatuur beschreven worden om de populatie-omvang te schatten geïnventariseerd welke gegevens in de periode 2000-2010 in Nederland worden verzameld zijn of en hoe deze gegevens afzonderlijk gebruikt (kunnen) worden om tot een (landelijke of regionale) schatting te komen van de populatie omvang inclusief een betrouwbaarheid van die schatting of het mogelijk is om gegevens vanuit verschillende bronnen te combineren om zo tot een nauwkeurigere schatting te komen welke aanvullende gegevens noodzakelijk dan wel wenselijk zijn om tot een voldoende nauwkeurige schatting te komen een protocol opgesteld voor het schatten van de populatie omvang binnen de door het Faunafonds op te stellen randvoorwaarden Dankwoord en afbakening

We hebben de secretarissen van een aantal FBE's en beheerders van enkele grote natuurgebieden benaderd met de vraag of zij hun gegevens over gehanteerde telprotocollen en jaarlijks getelde aantallen wilde hoefdieren ter beschikking van het onderzoek wilden stellen. Ook vroegen we naar tijdreeksen van verkeersslachtoffers en afschot. Zonder uitzondering hebben deze personen hun data ter beschikking gesteld.

Op deze plaats dan ook een woord van dank aan:

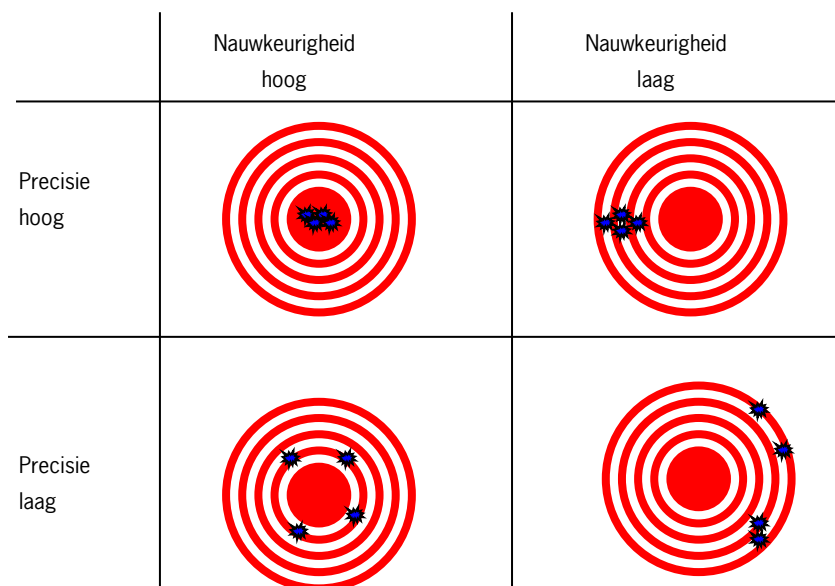
- dhr. L. van Breukelen (Amsterdamse Waterleidingduinen)
- dhr. J. Leidekker (Nationale Park De Hoge Veluwe)
- dhr. J. Bakker en mevr. L. van Haaften (FBE Gelderland Achterhoek)
- dhr. G.J. Spek (Vereniging Wildbeheer Veluwe)
- dhr. C. Uddink (FBE Groningen, Friesland en Drenthe)
- dhr. A. Melissen (FBE Limburg)
- dhr. E. Koffeman en dhr. T. Castelein (FBE Noord-Brabant)
- dhr. J. Nuijsl (FBE Utrecht)
- mvr. L. Paree (FBE Zeeland)

Nader onderzoek wees uit dat de meeste datasets te weinig gegevens bevatten voor een IPM-analyse als bedoeld door het Faunafonds. Dit kan zijn omdat de tijdreeks te kort was, omdat data over geslacht en leeftijd ontbraken of omdat tijdreeksen van bijvoorbeeld verkeersslachtoffers onvoldoende of niet aansloten bij de telgegevens. Dit heeft ertoe geleid dat slechts twee datasets konden worden geanalyseerd, die van de Veluwe (edelhert, ree en wild zwijn) en die van de Amsterdamse Waterleidingduinen (damhert en ree). Hoewel haas en konijn ook gerekend kunnen worden tot diersoorten die schade kunnen toebrengen en onderdeel vormen van de opdracht, ontbreken de benodigde datasets. Wel wordt ingegaan op de ingeburgerde telmethodieken voor deze soorten. De analyses en de modelbenadering zijn beperkt gebleven tot de wilde hoefdieren. Een concept versie van dit rapport werd becommentarieerd door Leo van Breukelen (Waternet), Gerrit Jan Spek (Vereniging Wildbeheer Veluwe), Frans van Bommel (Faunafonds), Colinda Vergeer en Margriet Montizaan (KNJV). Aan hen allen een bijzonder woord van dank.

2 Precisie, nauwkeurigheid en betrouwbaarheid

Bij elke hoefdier telling spelen bij de gehanteerde methode twee begrippen een rol (Mayle et al., 1999; figuur 1):

1. Precisie (Engels: precision): hoe dicht liggen de herhaalde schattingen bij elkaar;
2. Nauwkeurigheid (Engels: accuracy): hoe dicht ligt het geschatte gemiddelde bij het werkelijke aantal.



Figuur 1

De begrippen nauwkeurigheid en precisie. De kern van de roos staat voor de 'grote onbekende': het exacte aantal dieren dat in een gebied aanwezig is (Uit: Cornelissen en Groot Bruinderink, 2012).

Nauwkeurigheid

De nauwkeurigheid van een methode is in de praktijk het lastigst te kwantificeren, immers het werkelijke aantal hoefdieren is (meestal) niet bekend. Onder de voorwaarde dat alle individuen zich waarneembaar presenteren, is in het algemeen de nauwkeurigheid groter bij een kleine populatie dan bij een grote populatie.

Precisie

Precisie is te bepalen bij herhaalde tellingen. In het voorbeeld van figuur 1 zijn vier tellingen uitgevoerd. Als we meerdere keren tellen, bijvoorbeeld een ochtend, de aansluitende avond en een tweede ochtend met aansluitende avond, komen we in de regel steeds op een ander aantal dieren uit. Beschouwen we die vier telrondes statistisch als vier onafhankelijke steekproeven, dan kunnen we een gemiddeld telresultaat berekenen en een betrouwbaarheidsinterval ($\text{gem} \pm 2 \cdot \text{de standaardafwijking SD}$), waarvan de statistiek zegt dat 95% van alle herhalingen daarbinnen zullen vallen. Hiermee hebben we een maat voor de precisie. Stel het gemiddeld resultaat bedraagt 500 Heckrunderen met een betrouwbaarheidsinterval van (400,600) stuks. Dat

betekent dat de meeste uitkomsten bij vele herhalingen van de drie telrondes zullen liggen tussen 400 en 600 Heckrunderen.

Het betrouwbaarheidsinterval zegt alles over de precisie van de methode, maar weinig over de werkelijke populatieomvang. Onbekend blijft immers in de praktijk bijna altijd welke fractie van het exacte aantal hoefdieren we tellen, ofwel hoe nauwkeurig de telling is.

Betrouwbaarheid

Naast de begrippen nauwkeurigheid en precisie is ook de betrouwbaarheid van de telling van belang. De betrouwbaarheid van de telling hangt samen met de mate waarin de uitvoerder er in slaagt om elk jaar consequent dezelfde telmethode toe te passen, gelet op objectiviteit van (zoveel mogelijk dezelfde) waarnemers, karakteristieken van het gebied (dekking, open), mate waarin het gehele gebied wordt afgedekt door de telling, weersomstandigheden, datum, tijdstip en duur van de telling, bemensing (aantal deelnemers en hun expertise) en hulpmiddelen (kijkers, telescopen, camera's e.d.). Het doel hierbij is om de systematische foutencomponent (Engels: *bias*) zo klein mogelijk te houden.

Opmerkingen bij precisie en nauwkeurigheid

In ISO 5725-1 (1994) wordt onder nauwkeurigheid verstaan een combinatie van *random components* (de precisie) en een *systematic error or bias component* (de bias). Daarbij wordt niet gespecificeerd hoe deze twee (precisie en bias) gecombineerd moeten worden! Maar dit zou wel impliceren dat wat in figuur 1 nauwkeurigheid wordt genoemd, eigenlijk bias (of vertaald juistheid) zou moeten heten.

Op http://en.wikipedia.org/wiki/Accuracy_and_precision blijkt in de Talk over dit onderwerp dat sommigen het niet eens zijn met de daar gebruikte terminologie. Er wordt geschreven *but historically many people using accuracy as trueness (incorrectly according ISO 5725)*. Tevens is er een referentie naar http://www.bipm.org/utls/common/documents/jcgm/JCGM_200_2008.pdf. Daarin staat op pagina 35 min of meer dezelfde definitie van accuracy als in de ISO 5725 norm:

- Accuracy: closeness of agreement between a measured quantity value and a true quantity value of a measurand.
- NOTE 1 The concept 'measurement accuracy' is not a quantity and is not given a numerical quantity value. A measurement is said to be more accurate when it offers a smaller measurement error.
- NOTE 2 The term 'measurement accuracy' should not be used for measurement trueness and the term measurement precision should not be used for 'measurement accuracy', which, however, is related to both these concepts.

Note 2 geeft duidelijk aan dat nauwkeurigheid geen numerieke waarde gegeven kan worden. We zouden dus ook het woord nauwkeurigheid kunnen vermijden en vervangen door juistheid (of door bias als dat handiger is). In de statistiek wordt regelmatig gebruikt gemaakt van de zogenaamde root mean squared error of prediction (RMSEP). Deze is gelijk is aan $\sqrt{bias^2 + variantie}$. Waarbij de variantie dan gelijk is aan variantie van herhaalde metingen onder dezelfde condities (de precisie). We zouden dit dus de nauwkeurigheid (accuracy) kunnen noemen, maar in het licht van bovenstaande discussie kunnen we dat woord maar beter vermijden. In het navolgende hanteren we de begrippen als aangegeven bij figuur 1.

Werkelijke populatieomvang of trend

Bij een hoefdiertelling is uitgangspunt om een zo nauwkeurig mogelijk beeld van de werkelijke populatie te verkrijgen. Zich bewust van de tekortkomingen van de telmethode bedient men zich vaak van een trend of index over een reeks van jaren. De praktijk wijst uit dat in het beheer zelden rekening wordt gehouden met de betrouwbaarheid. Een zo nauwkeurig en betrouwbaar mogelijke index vereist echter wel het consequent gebruik van eenzelfde methode over de jaren. Onduidelijk blijft hoe precies de trend of index is. Altijd, maar

zeker bij herhaalde tellingen met als doel een meerjarig overzicht, dienen de telresultaten bewaard te blijven als bron van informatie voor toekomstig onderzoek (Groot Bruinderink en Dekker, 2010).

Ofschoon het, gelet op het bovenstaande, in veel opzichten beter is te praten over jaarlijkse *schattingen* van de aantallen wilde hoefdieren dan over *tellingen*, hanteren wij in het navolgende consequent het begrip hoefdiertelling.

3 Haas en konijn

Populatie dynamiek

Hazen, maar vooral konijnen, staan bekend om de dynamiek in dichtheid. Er kunnen in het voortplantingsseizoen¹ (februari tot augustus voor haas, maart tot juli voor konijn) veel nakomelingen geboren worden, maar de mortaliteit onder dieren jonger dan één jaar kan ook zeer hoog zijn.

Zo zijn er gevallen beschreven van 80% mortaliteit onder konijnen tot één jaar oud. In sommige gebieden komt daar in het najaar sterfte onder jonge en oude dieren door uitbraken van myxomatose of Viral Haemorrhagic Disease (bij konijn) of parasieten (bij haas) bij. Deze twee factoren resulteren in pieken in dichtheden in het voorjaar en de zomer en dalen in de herfst en winter.

Hevige regenval en koude kunnen flinke impact hebben op de overlevingskans van jonge dieren en uitbraak van infecties en toename parasieten (Rödel en Dekker, in druk).

Telmethoden

Er is relatief veel onderzoek gedaan naar de effectiviteit van de manier van schatten van aantallen hazen en konijnen. Vooral voor konijnen, zowel in Europa als in Australië om verschillende reden aandachtsoorten, is er veel werk verricht. In de regel gaat het dan om studies van vrijlevende populaties, waarvan het 'ware' aantal dieren onbekend is. Er worden dan ook verschillende methoden uitgevoerd, waarbij één van de methoden als 'de baseline' wordt gekozen, meestal schijnwerper counts (Langbein, 1999).

Schijnwerper-tellingen in de vroege avond zijn voor beide soorten in open terrein een vrij nauwkeurige methode, maar bij beide soorten hebben telexperimenten getoond dat de trefkans sterk afhangt van een aantal omgevingsfactoren. Konijnen leven in burchten of holen. Afhankelijk van de tijd van de dag, seizoen, maanfase, weer en mate van dekking is slechts een zeker percentage van de populatie tijdelijk of permanent boven de grond (Ballinger en Morgan, 2002). Een reguliere zichttelling is daarom altijd een steekproef. Hoe bijvoorbeeld de maanfase de bovengrondse activiteit beïnvloedt, is niet eenduidig tussen studies/studiegebieden. Hoewel de haas geen holen graaft en zich dus in mindere mate verschuilt, wordt ook de zichtbaarheid (en dus de trefkans tijdens tellingen) van deze soort beïnvloed door bovengenoemde factoren.

Er wordt ook wel getracht aantallen te schatten aan de hand van keuteltellingen (in het Engels Pellet counts) in vaste telplots. Dit is een goede methode voor het vaststellen van relatieve verschillen in aantallen of graasdruk binnen een gebied. Verteerbaarheid van het voedsel, verteringsefficiëntie en energiebehoefte van het dier verschillen tussen de seizoenen en ook tussen gebieden. Dit laatste geldt ook voor de vindbaarheid en afbraaksnelheid van de keutels. Deze veranderen per seizoen en zorgen daarmee voor onnauwkeurigheden in extrapolatie van aantal keutels naar aantal dieren. Deze problemen kunnen deels worden voorkomen door al deze variabelen te meten per gebied (Putman, 1984), geen geringe opgave. Een alternatieve benadering is de vaste telplots eerst leeg te rapen en na een week de bijgekomen keutels te tellen, waarbij latrines niet worden meegeteld. Op die manier zijn keuteltellingen (voor konijn) geschikt gebleken als alternatief voor schijnwerper-tellingen (Diaz, 2011), zeker als de faecatiesnelheid bepaald is (Bankert et al., 2003). Keuteltellingen voor

1 Het seizoen van paren en geboortes: doordat er meerdere worpen per jaar zijn is er geen apart parings- en geboorteseizoen te onderscheiden.

hazen blijken echter weinig geschikt voor regionale of landelijke bepalingen van aantallen of dichtheden (Langbein, 1999).

Tellingen van haas en konijn in Nederland

In Nederland worden op landelijke schaal door twee partijen tellingen uitgevoerd: door jagers in hun Wildbeheereenheid (WBE), waarbij coördinatie in handen is van de Koninklijke Nederlandse Jagersvereniging (KNJV) en door een consortium van Zoogdierverseniging-SOVON-Centraal Bureau voor de Statistiek (CBS), in opdracht van de Gegevensautoriteit Natuur. In beide gevallen gaat het om zichttellingen. Daarnaast wordt de afschotdata van haas en konijn bij jacht en populatiebeheer verzameld door de KNJV. De KNJV stelt deze ook op verzoek beschikbaar voor onderzoek (zie bijvoorbeeld Rödel en Dekker, in press).

- De voorjaarstellingen van haas en konijn van de WBE's zijn onderdeel van de voorjaarsstelling fauna. In de regel vindt deze plaats op de eerste zaterdag van april, tijdens de nationale wild- en faunatelling. In elke WBE zijn een aantal telgebieden gekozen, die representatief zijn voor de WBE en samen ongeveer 10% van het WBE beslaan. Onder 'representatief' wordt verstaan dat de verschillende in de WBE aanwezige biotopen in dezelfde verhouding aanwezig moeten zijn in de telgebieden. Deze telgebieden worden via een vaste route doorkruist en alle waargenomen hazen en konijnen worden geteld. De telling wordt twee maal uitgevoerd: eenmaal na zonsopgang en eenmaal vanaf een uur voor zonsondergang. De telresultaten, het maximum van de twee bezoeken per telgebied, worden gevalideerd en sinds 2012 opgeslagen in het Nederlands Wild Registratie Systeem. Voor 2012 gebeurde dit in de KNJV WBE databank. Deze telling wordt uitgevoerd sinds 2006, met een pilotjaar in 2005.
- De tellingen van haas en konijn door vrijwilligers van SOVON en de Zoogdierverseniging gebeuren in het kader van het meetnet 'Dag actieve Zoogdieren' van het Netwerk Ecologische Monitoring. Het gaat om zichtwaarnemingen die worden gedaan tijdens de uitvoering van de landelijke Broedvogelmonitoring (BMP) van SOVON. De methodiek hiervan is vastgelegd in Van Dijk en Boele (2011) en omvat 7-10 bezoeken van een vast telgebied van 10-250 hectare groot, tussen maart en juni, waaronder één nachtelijk bezoek. Bij deze bezoeken worden waargenomen hazen en konijnen genoteerd. De telgebieden moeten representatief zijn voor de regio. Deze tellingen worden uitgevoerd sinds 1994. Het gaat hierbij landelijk om jaarlijks rond de 800 gebieden voor hazen en 600 voor konijnen. Daarnaast wordt in de duinstreek tussen Den Haag en Den Helder, en op Texel, Vlieland en Terschelling door de beheerders 4-6 maal in voorjaar en 4-6 maal in najaar het aantal konijnen geteld op vaste transecten van 1-2 kilometer lang. Deze transecten worden 's avonds met auto's met een vaste snelheid van 25 km/uur bereden waarbij alle dieren die opduiken in de koplampen worden geteld. Dit meetnet is in de loop van de jaren uitgebreid, dus de lengte van de dataset verschilt per gebied. De langste reeksen lopen van 1984-heden. De verzamelde telgegevens worden na validatie opgeslagen in de databank van de Zoogdierverseniging en in de Nationale Databank Flora en Fauna van de Gegevensautoriteit Natuur. De tellingen worden niet gebruikt om absolute aantallen of dichtheden te berekenen, maar voor het opstellen van landelijke en regionale trends. Dit gebeurt door het CBS. De berekeningen worden uitgevoerd met het maximaal getelde aantal dieren per gebied per jaar. De resultaten van deze twee tellingen worden jaarlijks gerapporteerd in de Zoogdierverseniging-uitgave 'De Telganger', op de website Statline van het CBS, en in het Compendium van de Leefomgeving van het Centraal Planbureau.
- Voor Limburg ligt de gemiddelde dichtheid van hazen volgens de tellingen van het meetnet Dag actieve Zoogdieren (DAZ) hoger dan de dichtheidsschatting door de Faunabeheereenheid. Wellicht komt dit door verschil in de telgebieden: DAZ-gebieden zijn representatief voor de hele regio, terwijl de FBE zich richt op bejaagbaar oppervlak (Buys en Dekker, 2010).
- Naast deze landelijke projecten zijn er lokale initiatieven. Zo tellen onderzoekers van de Rijksuniversiteit Groningen al enige decennia jaarlijks het aantal hazen op de kwelder van Schiermonnikoog (Van Wieren et al., 2006). Dit gebeurt door drijven over de volle breedte van het eiland, waarbij elke waarnemer de hazen telt die rechts van hem of haar passeren. Er wordt gelopen van het begin van de kwelder tot aan het oostpunt. In het Junner Koeland bij Ommen worden jaarlijks in de schemering het aantal actieve konijnen geteld door Maurits Gleichman van Wageningen University.

Bij al dit in Nederland uitgevoerd onderzoek worden alleen aantallen dieren bepaald, waarbij soms onderscheid wordt gemaakt in volgroeide en niet-volgroeide dieren.

Integrated Population Monitoring

Voor zover ons bekend is *Integrated Population Monitoring (IPM)* zoals die ontwikkeld is voor vogels nog niet toegepast op haas en konijn. De data die op dit moment in Nederland wordt verzameld is daarvoor ook niet voldoende.

Er is in Europa één studie uitgevoerd aan een ingerasterde populatie waarbij dieren individueel werden gevolgd (Rodel, 2008). In deze studie zijn echter geen nadere analyses van populatiedynamiek gedaan voor een nauwkeuriger schatting van de populatiedichtheid. Immers, het aantal dieren was direct bepaalbaar omdat alle dieren gemerkt werden.

Knelpunt bij het toepassen van de IPM-methode op konijnen en hazen is de leeftijdsbepaling voor parametrisatie van populatiemodellen. Met enige oefening kan bij zichttellingen onderscheid worden gemaakt tussen dieren tot drie maanden en volgroeide dieren. Echter, er kunnen in het voortplantingsseizoen nog vroege jonge dieren volgroeid zijn, terwijl deze pas het volgend jaar aan de voortplanting deelnemen. Er wordt ook wel geclaimd dat leeftijdsklassen aan de hand van keutels bepaald kunnen worden, maar proeven toonden aan dat de relatie tussen diameter van de keutel en leeftijd niet zeer sterk is (Rouco et al., 2012).

Een (bewerkelijke) methode om de leeftijd van dieren te bepalen is aan de hand van het ooglens-gewicht. In de jaren 1980 is deze methode gebruikt om leeftijdsopbouw en populatiedynamiek te bepalen in een populatie hazen (Broekhuizen, 1982) en een populatie konijnen (Drees, 1982).

Een tweede knelpunt is het ontbreken van kennis van de waarnemingsinspanning. Net als bij andere soorten zoogdieren wordt de inspanning bij jacht niet vastgelegd. Bij de tellingen door vogelaars wordt een richt-tijdsbesteding aangegeven, maar deze wordt zover ons bekend niet vastgelegd.

Een derde knelpunt is het ontbreken van kennis over de trefkans van beide soorten bij de gebruikte methode van waarnemen. Een combinatie of vergelijking van transect-tellingen en tellingen door FBE's en SOVON/Zoogdiervereniging, en de afschotgegevens zou inzicht moeten geven in nauwkeurigheid en vergelijkbaarheid van de lopende tellingen. Er zijn zeker gebieden waarin zowel SOVON als een FBE tellingen uitvoert en dieren worden bejaagd. Een onderzoek naar de trefkans van deze twee soorten bij verschillende telmethoden, bijvoorbeeld zoals Van Strien et al. (2012) deden voor de tellingen van konijnen in de duinen, zou de interpretatie van de tellingen sterk kunnen verbeteren: daarmee kan duidelijk worden hoeveel dieren er bij een telling onder bepaalde omstandigheden worden gemist en kan geprobeerd worden de absolute aantallen te schatten.

Een laatste knelpunt bij dit soort relatief kleine dieren is dat de trefkans sterk afhangt van de zichtbaarheid. Een lichte verruiging van de vegetatie leidt met de meest gebruikte directe observaties tot een afname van het aantal waarnemingen.

4 Wilde hoefdieren, gedrag en inventarisaties

Het 'succes', in termen van nauwkeurigheid, precisie en betrouwbaarheid van inventarisaties van wilde hoefdieren, hangt samen met de mate waarin de gehanteerde methode is toegesneden op gedrag en leefwijze van de soorten.

Uit directe observaties blijkt dat het terreingebruik soort-specifiek is en dat een relatie met bepaalde ecotopen (eikenbos, naaldbos, kapvlakte, heide etc.) kan wisselen met het moment van de dag of in het jaar (Groot Bruinderink en Lammertsma, 2001). Wel heeft bijvoorbeeld het edelhert consequent een voorkeur voor grasland en grove den en worden wilde zwijnen maar ook edelherten weinig aangetroffen in de ecotoop heide. Mast-leverend bos is voor alle soorten interessant in herfst en winter en alle soorten vinden jaarrond kapvlakten interessant. Directe observaties worden veelal bij daglicht gedaan waardoor data uit de nachtelijk uren ontbreken. Hier kunnen GPS-zenders uitkomst bieden. Ook blijkt uit Groot Bruinderink en Lammertsma (2001), dat waarnemingen in het bos beter kunnen worden gedaan vanuit een rijdende auto dan te voet.

Uit studies naar inventarisaties van damherten en reeën in de duinen komt naar voren dat naast gebruikmaken van de auto het uitkammen van gebieden door er doorheen te lopen soelaas kan bieden. Het risico van dubbeltellingen (zie onder) wordt dan wel groter (Groot Bruinderink et al., 2004; 2010).

Relevant voor het tellen van dieren is het besef dat ze onderscheiden landschapselementen niet even frequent bezoeken en dat de waarnemingen feitelijk daarvoor moeten worden gecorrigeerd. Voor tellingen betekent dit dat niet kan worden volstaan met waarnemen in de open ecotopen, maar dat bijvoorbeeld in het bos en het struweel apart moet worden geteld. Voor dit laatste is in grote gebieden rondrijden met een auto een geschikte methode. In de duinen kan het bovendien nuttig zijn delen van het duingebied uit te kammen door er doorheen te lopen.

Voor informatie over activiteit van wilde hoefdieren vallen we terug op een studie naar verkeersveiligheid en wilde hoefdieren (Groot Bruinderink et al., 2012). Daaruit komen seizoens- en etmaalpatronen, variatie in ruimte en tijd van de dichtheid (aanwezigheid) en de activiteit van de hoefdieren als belangrijke factoren bij aanrijdingen naar voren. Er zijn wat betreft activiteit piekwaarden tussen 06:00-08:00h en 22:00-24:00h en een dalwaarde tussen 09:00-17:00h. Ook zijn er seizoenen waarin dieren relatief actief zijn, zoals het voortplantingsseizoen.

Seizoenen bepalen ook de sociale verbanden waarin de dieren voorkomen. De seksen zijn samen in het voortplantingsseizoen, maar dit seizoen verschilt tussen de soorten. In open landschap vormen reeën in de winter grotere groepen (sprongen) dan in bosrijk gebied, wilde zwijnen vormen, met uitzondering van de volwassen mannetjes (keilers), jaarrond grote familiegroepen (rottes).

Voor een telling op basis van directe observaties betekent dit dat rekening moet worden gehouden met het seizoen en dat zoveel mogelijk in avond- en/of ochtendschemering moet worden geteld.

De mast van eik en beuk bepalen in belangrijke mate het dieet en daarmee de seizoensbewegingen van wilde hoefdieren op de Veluwe. Eikels zijn in trek bij edelhert, ree en wild zwijn en beukennotjes vooral bij wild zwijn en ree. De snelheid waarmee deze voedselbron opraakt is afhankelijk van de omvang van de mastval en de

dichtheid aan hoefdieren. Als regel zijn de eikels in herfst al op en kunnen beukennootjes nog langer, zelfs in de vorm van nootjes en zaailingen tot in juni van het jaar erop, onderdeel vormen van het menu (Groot Bruinderink en Hazebroek, 1995; Groot Bruinderink et al., 1994; 2000). Om een mogelijk effect van de beschikbaarheid van mast op de demografie en bewegingen van wilde hoefdieren te bestuderen, gebruikten we de Alterra/Vereniging Wildbeheer Veluwe-dataset met de jaarlijkse mastval gescoord op een schaal van weinig, gemiddeld en veel. Deze kwalificaties slaan dus vooral op de periode september-december van elk jaar.

Mast heeft invloed op de zichtbaarheid en dus op het telresultaat bij wilde hoefdieren.

Het meest spectaculair is dit bij het wild zwijn, dan bij het ree en veel minder bij het edelhert. Dit heeft te maken met de welhaast unieke relatie van het wild zwijn met deze voedselbron en de daarmee samenhangende voedseltochten. Mast is niet altijd in de zelfde mate op dezelfde plekken beschikbaar en kan verschillen tussen beuk, Amerikaanse eik en inlandse eik. Als de mast op is moet ander voedsel worden gezocht en dus worden andere ecotopen aangedaan. Hierbij kunnen ook verschillen tussen geslachten optreden. Het is duidelijk dat dit ook meer tijd kan vergen om dezelfde hoeveelheid verteerbare energie op te nemen.

Voor een telling op basis van zichtwaarnemingen betekent dit, het meest bij het wild zwijn, dat het best kan worden geteld in de mastarme periode (voorjaar) en ook nog eens op aantrekkelijke plaatsen zoals wildweiden, wildakkers en lokvoerplekken, waarbij moet worden opgemerkt dat deze plaatsen weer minder aantrekkelijk zullen zijn na een mastrijke herfst.

Weersomstandigheden bepalen mede de activiteit en daarmee de zichtbaarheid van wilde hoefdieren. Onder winterse omstandigheden zullen ze energie willen sparen, de luwte opzoeken en zo min mogelijk bewegen. Hetzelfde geldt voor het mijden van warme plekken (met veel vliegen) in de zomer. Daarnaast kan de strengheid van de winter en de hoeveelheid neerslag in het voorjaar de overlevingskansen van de jonge dieren beïnvloeden. Ook de hoeveelheid maanlicht is van invloed op de nachtelijke activiteit, bijvoorbeeld van reeën: bij volle maan wordt volop 's nachts gefoerageerd (Groot Bruinderink en Van Breukelen, 2009). Bij een telling is het van belang om niet onder de wind van de dieren te komen.

Voor het resultaat van een telling betekent dit dat rekening moet worden gehouden met weersomstandigheden voor en tijdens het moment van de telling en met de maanstand.

5 Gehanteerde telmethodieken voor wilde hoefdieren

Op tal van manieren is getracht om een schatting te maken van de omvang van populaties wilde hoefdieren, bijvoorbeeld met schijnwerpers, tellingen vanaf wegen, keuteltellingen, distance sampling, mark-recapture en afschotgegevens. Veel van die methoden kunnen worden gebruikt om betrekkelijk snel een indruk te krijgen over grotere oppervlakten en geven een indicatie van de populatieomvang in de loop van de tijd, een trend of index. Bovendien vergen zij als regel weinig oefening. Hoe nauwkeuriger de gewenste informatie, des te meer tijd en geld gaat zitten in de methode. Een belangrijk onderscheid in telmethoden is het gebruik van indirecte of directe waarnemingen. Bij de meest gangbare methoden wordt in het navolgende stilgestaan. Veel van het onderstaande is rechtstreeks ontleend aan Groot Bruinderink en Dekker (2011). Voor aanvullende informatie en literatuurgegevens volstaan we met daarnaar te verwijzen.

5.1 Indirecte waarnemingen

Als indirecte maat voor de presentie van hoefdieren kan worden gekozen voor het inventariseren van prenten of keutelhopen. Het dusdanig lezen van prenten, bijvoorbeeld in spoor sneeuw, dat daaruit een dichtheid voor een bepaald gebied kan worden vastgesteld, is een methode met veel onzekerheden. Keutel(hoop)tellingen worden vooral in het Verenigd Koninkrijk gebruikt als maat voor de presentie en dichtheid van hoefdieren. De mestdichtheid kan worden bepaald volgens de plot-clearance methode, waarbij de uitwerpselen steeds bij ieder veldbezoek van de transecten worden verwijderd, om dubbeltellingen bij een volgend bezoek te voorkomen. Op die manier kan nauwkeurig worden bepaald hoeveel mest accumuleert in de gekozen intervaltijd.

Een transect-telling moet zoveel mogelijk door dezelfde waarnemers worden uitgevoerd om de menselijke fout (bias) te minimaliseren. Ook deze methode kent veel onzekerheden. Zo is niet altijd even duidelijk wat nu precies een mesthoop is. Ook het bemonsteringsinterval is problematisch: het moet lang genoeg zijn om een representatief aantal mesthopen aan te treffen, maar kort genoeg om te voorkomen dat de periode tussen twee waarnemingen langer is dan de afbraaksnelheid van de mest. Achter de methode zit de aanname dat dieren onafhankelijk van plaats, tijd en gedrag mest deponeren. In werkelijkheid is dit niet altijd het geval. Een ander nadeel van deze methode kan zijn, dat bij een lage populatiedichtheid de dataset teveel nul-waarden en een grote mate van variatie in aantallen uitwerpselen tussen de transecten vertoont, waardoor statistische interpretatie bemoeilijkt wordt. En tenslotte, mest van edelhert, damhert en ree kan ook lang niet altijd op soort gedetermineerd worden, ook niet door een ervaren *coproloog*. Om het aantal keutelgroepen te kunnen vertalen in het aantal aanwezige dieren, is het nodig om te weten hoeveel keutelgroepen per dier per tijds-eenheid worden geproduceerd. Er is weinig gedegen onderzoek gedaan naar de keutelfrequentie van dieren, maar bekend is dat onder andere dieet een grote invloed kan hebben op de aantallen keutels per tijdseenheid.

5.2 Directe waarnemingen

Directe waarnemingen van dieren spreken over het algemeen het meest aan en liggen het meest voor de hand. Concentratie van de dieren in groepen, op aantrekkelijke plaatsen in het terrein, kan deze telmethode vergemakkelijken. Grote groepen kunnen echter een nauwkeurige telling bemoeilijken doordat de dieren door

elkaar lopen. Het maken van foto- of filmopnamen is dan van belang voor een juiste interpretatie achteraf. Voor de meeste hertachtigen geldt dat individuele dieren moeilijk te onderscheiden zijn zonder kunstgrepen als bijvoorbeeld oormerken.

Methoden waarbij een schatting kan worden gemaakt van het deel van de populatie dat niet wordt gezien kunnen efficiënt zijn in termen van geïnvesteerde tijd. Dit geldt bijvoorbeeld voor de vangst-merk-terug vangst (terug zien) methode (capture-mark-recapture respectievelijk resighting), maar het vangen en merken is, zeker bij grote populaties, duur en kan zorgen voor stress en ander ongerief. Alternatieve methoden zijn de catch-per-unit effort (CPUE) of de lijn-transect-methode.

Zichtwaarnemingen vanaf de grond

Zichtwaarnemingen vanaf vaste (uitkijk) posten en/of mobiele posten zijn het meest ingeburgerd in Europa als middel om wilde hoefdieren te inventariseren. Desondanks bestaat twijfel aan de nauwkeurigheid en de precisie. Over het algemeen wordt aangenomen dat deze methode een onderschatting oplevert van de werkelijke populatie. Mysterud et al. (2007) gaan in op de waarde van een combinatie van jaarrond zichtwaarnemingen en aantal afgeschoten dieren, met de uitkomsten van voorjaarstellingen van het edelhert. Zij benadrukken dat de voorjaarstelling zich over meerdere dagen moet uitstrekken (herhaling die leidt tot een gemiddelde met standaardafwijking) en dat zoveel mogelijk onder dezelfde omstandigheden moet worden geteld.

Zichtwaarnemingen vanaf de grond zijn goed te gebruiken voor het schatten van de populatieomvang, het vaststellen van een index en het verkrijgen van informatie over de geslachts- en leeftijdsopbouw van een populatie. Ze zijn relatief goedkoop uit te voeren (Mayle, 1999).

Zichtwaarnemingen vanuit de lucht

Zichtwaarnemingen vanuit de lucht zijn goed te gebruiken voor het schatten van de populatieomvang en het vaststellen van een index, maar geven een minder nauwkeurig beeld van de geslachts- en leeftijdsopbouw van een populatie. Het spreekt voor zich dat de methode beter werkt in een open landschap dan in een bosgebied. De personele kosten zijn relatief laag maar de benodigde uitrusting en analyse is duur (Mayle, 1999). Hoewel vergelijkbaar wat betreft kostprijs, verdient het gebruik van een klein bemand vliegtuig de voorkeur boven een helikopter. Het voornaamste argument hierbij is het risico van verstoring van de hoefdieren (waardoor een nauwkeurige telling wordt bemoeilijkt of onmogelijk wordt) en van vogels. Bij gebruik van een helikopter in de Oostvaardersplassen bleek de verstoring van de hoefdieren niet op te treden wanneer de helikopter voldoende hoog (> 150m) vloog (Cornelissen en Groot Bruinderink, 2012).

Capture-mark-recapture CMR en Catch per Unit effort CPUE

Met de capture-mark-recapture of de catch-per-unit-effort (CPUE) methode kan op basis van het aantal gevangen dieren uit een populatie een schatting van de totale omvang van die populatie worden gemaakt. Als slechts een kleine fractie van de populatie wordt gevangen, neemt de nauwkeurigheid van deze methode snel af. Ook staat vast dat in gebieden met veel dekking (struiken, bos) het missen van een deel van de populatie en dus een onderschatting van de aantallen een probleem kan zijn. De CPUE kan vrij gemakkelijk worden vastgesteld, maar kan worden beïnvloed door aanpassingen in de benutting van de omgeving door een soort (dichtheid), bijvoorbeeld door de aanwezigheid van een predator of de tellers zelf. CPUE indices, zoals het aantal edelherten gezien per waarnemer per dag, zijn bovendien gevoelig voor de waarnemingsinspanning of schaal van het waarnemingsgebied. Denk daarbij bijvoorbeeld aan waarnemers die 'hot spots' opzoeken waarvan ze weten dat er veel dieren zitten.

Overigens, in principe hoeven dieren niet gevangen en gemerkt te worden. Het gaat er om dat (op controleerbare wijze) al waargenomen dieren kunnen worden onderscheiden van nog niet waargenomen dieren. Als er voldoende unieke individuele kenmerken zijn, kan dat ook worden gebruikt. De ervaring leert dat dit bij zwijnen en hertachtigen in onvoldoende mate het geval is.

Strata en lijntransecttellingen

Schattingen van aantallen hoefdieren kunnen worden bemoeilijkt omdat sommige wilde hoefdiersoorten in grote groepen door hun leefgebied trekken, ze zijn er niet altijd. Ook zijn inventarisaties lastig in bos-, duin- of andere structuurrijke gebieden. Soms wordt hiervoor een soort drukjacht zonder afschot georganiseerd, maar ook de eerder genoemde keuteltellingen en tellingen vanuit de lucht zijn ingeburgerd. Als de waarschijnlijkheid groot is dat er binnen het studiegebied variatie optreedt in gemeten factoren, bijvoorbeeld in de vervalsnelheid van keutelhopen in verschillende habitats of in de zichtbaarheid van hoefdieren afhankelijk van boomsoort, -dichtheid en -leeftijd, dan wordt gestratificeerd waarnemen of monstere van belang (Engels: stratified sampling). Hiervoor wordt het gebied opgedeeld in z.g. strata: groepen van gelijke eenheden (vegetatie- of landschapstypen). Van elk stratum wordt een onafhankelijk random monster genomen (geteld) en de schatting van de totale populatie wordt dan berekend door de gemiddelden van de strata te combineren en te vertalen naar het gehele gebied.

Bij het gebruik van lijn transecten worden waarnemingen over strata langs vaste transecten in het landschap gedaan. Vaak wordt daarbij gebruik gemaakt van het bestaande net aan wegen en paden. De lijn transecten kunnen worden beschouwd als lange en smalle rechthoeken. De dichtheid van de dieren per stratum kan worden berekend met behulp van de totale lengte van het transect c.q. de transecten en het aantal dieren dat is gezien binnen een vastgestelde afstand tot de transecten. Hiervoor is het nodig dat de loodrechte afstand van het waargenomen dier tot de transectlijn wordt bepaald. Voor een optimale uitvoering zijn meestal twee waarnemers vereist, waarvan één zich vooral bezighoudt met het bepalen van de afstanden en hoek van waarneming (om achteraf de loodrechte afstand te kunnen berekenen). Hiervoor is het programma DISTANCE beschikbaar (<http://www.ruwpa.st-and.ac.uk/distance/>).

Aan deze methode kleven in het algemeen dezelfde bezwaren als aan de zichtwaarnemingen: in dichte vegetatietypen wordt weinig waargenomen. De methode is gevoelig voor verstoring van hoefdieren door de waarnemer (vluchtgedrag vergroot de waarnemingsafstand en dat leidt tot een onderschatting van de populatie) en is arbeidsintensief.

Hulpmiddelen

Standaard uitrusting voor een teller zijn een verrekijker en/of telescoop. Daarnaast wordt gebruik gemaakt van schijnwerpers, verschillende typen camera's, restlichtversterkers of warmtebeelden.

Schijnwerpers

Nachtelijke observaties met schijnwerpers worden vaak gebruikt om aantallen hertachtigen te schatten. Er zijn relatief weinig kosten mee gemoeid, het is eenvoudig, verstoring is minimaal bij een juiste toepassing en het biedt de mogelijkheid reeksen over jaren met elkaar te vergelijken. Problemen duiken op bij slecht weer en dichte vegetaties, geringe afstand tot de dieren en problemen met lichtreflectie. Deze methode is ook onnauwkeurig als het gaat om het vaststellen van de populatiestructuur (leeftijds- en geslachtsopbouw). Bij gebruik van de schijnwerpermethode worden al gauw de dichtheden aan hertachtigen overschat op open terrein en onderschat in gesloten vegetaties.

Camera's

Naast het welhaast voor de hand liggend, ondersteunend gebruik bij tellingen vanaf de grond of vanuit de lucht, kunnen camera's worden gebruikt voor detectie op afstand (time lapse en triggered camera of video systemen). Deze methode vindt brede toepassing in ecologisch onderzoek. Denk aan voedsel生态学, identificeren van ei- en nestpredatie, documenteren van (broed)gedrag e.d. Nadeel is het optreden van technische problemen, de frequentie van de monitoring, het gegeven dat de apparatuur opvalt voor dier en mens (diefstal), de verstoring door andere soorten dan de bestudeerde soort en gewinning aan aas. Aantallen opnamen met cameravallen bleken in een studie naar hoefdieren in tropische bossen een goede schatter voor

dichtheden, maar schattingen van aantallen/dichtheden zijn niet uitvoerbaar bij hoge dichtheden. Ook individuele herkenbaarheid van de dieren is een probleem.

Versterking (rest)licht en gebruik warmtebeelden

Allison en Destefano (2006) schreven een review over uitrustingen en technieken om bij geringe lichtsterkte, in het donker dieren waar te nemen door beeldversterking (bv. restlichtversterkers). Hun conclusie is dat hiermee een belangrijk hulpmiddel beschikbaar is voor nachtelijke studies van wild. Echter, er blijven problemen bestaan met contrast, slecht weer, groeps grootte en dichtheid. Restlichtversterkers verzamelen licht uit de onderste waarden uit het infrarood spectrum, versterken de fotonen (lichtdeeltjes) en zetten ze om in elektrische energie.

De ontwikkeling van het gebruik van warmtebeelden (Engels: thermal imaging of TI) in ecologisch onderzoek gaat snel. Er wordt in toenemende mate gebruik gemaakt van het detecteren (opsporen) van dieren met apparatuur die onderscheid maakt tussen de hoeveelheid warmte die de dieren uitstralen en hun omgeving. Die warmtestraling bevindt zich in het zogenaamde thermisch infrarood-deel van het stralingsspectrum. Bij het gebruik van warmtebeelden worden de hoogste waarden uit het infrarood licht spectrum verzameld en uitgestraald als warmte. De toepassing is veelal militair of industrieel van aard, maar thermisch infrarood wordt in toenemende mate ook gebruikt bij faunatellingen. Er zijn handzame monoculaire, binoculaire, camera's en wapenkijkers. De huidige apparatuur maakt waarnemingen op grote afstand mogelijk, heeft een hoge resolutie (een helder beeld) en is gevoelig voor zeer kleine temperatuurverschillen. Apparatuur is in de handel voor een prijs variërend van 1000 tot tienduizenden euro's.

Drake et al. (2005) vergeleken tellingen van witstaartherten (*Odocoileus virginianus*) vanuit de auto met tellingen die met Forward-Looking Infrared (FLIR) sensoren over het zelfde traject waren verkregen. Beide methoden leverden een vrijwel identiek resultaat. Focardi et al. (2001) vergeleek het resultaat van thermal infrared (TI) met schijnwerpertellingen (ST) voor edelhert, damhert, wild zwijn, vos, konijn en haas. Gemiddeld werden 53,8% van het aantal dieren dat met TI werd gespot ook gezien met de ST. Voor het wild zwijn was dit slechts 18%. Voor damhert en vos maakte het niet zoveel uit. Bij het edelhert was TI efficiënter met uitzondering van de winterperiode. Groepen mannelijke edelherten werden beter gezien met TI dan met ST. Op korte afstand werd bij het wild zwijn met TI het beste resultaat bereikt, o.a. omdat deze soort niet beschikt over een reflecterend *tapetum lucidum* in de ogen en dus minder zichtbaar is bij ST.

Een in deze onderzoeken niet genoemd voordeel van deze TI-techniek kan zijn de relatief eenvoudige organisatie (er zijn weinig mensen bij betrokken: goedkoop) en het feit dat alle beelden digitaal worden vastgelegd. Gemiddeld leverde de TI-telling van Dunn et al. (2002) ca. 50% van de traditionele zichtwaarnemingen op de grond.

5.3 In Nederland gehanteerde telmethodieken voor wilde hoefdieren

Methode 'Directie Faunabeheer' (ree, damhert)

De methode 'Directie Faunabeheer' is oorspronkelijk gericht op de inventarisatie van reeën, maar de laatste jaren in toenemende mate ook van damherten. Zij is bij de invoering van de beheer jacht rond 1969 geadviseerd door de Directie Faunabeheer van het toenmalige ministerie van Landbouw en Visserij (L&V), nu Economische Zaken (EZ). In die tijd lag ook de verantwoordelijkheid en coördinatie van de tellingen bij het ministerie.

Uitvoering

Elk jaar, aan het eind van de winter (eind maart/begin april), worden drie opeenvolgende tellingen uitgevoerd (avond, ochtend, avond) gedurende circa twee uur rond zonsopkomst en zonsondergang. De teldatum wordt gerelateerd aan de nieuwe maan in verband met de met maanstand verbonden nachtelijke activiteit van de dieren. Geteld wordt deels vanuit vaste telposten, deels vanuit auto's. Het geheel aan tellers wordt zodanig verdeeld dat het gehele gebied wordt bestreken. De indeling van de rijploegen en de stationaire ploegen is dusdanig dat er ten minste één, maar vrijwel altijd minimaal twee ervaren mensen in zitten. De verdeling van de mensen over de telgebieden ligt, daar waar het de vaste kern van tellers betreft, eigenlijk al jaren vast: ieder heeft zijn eigen telgebied. Dat dit ook een nadeel kan zijn spreekt voor zich (geen frisse blik).

Omdat alleen in de daglichtperiode wordt geteld wordt alleen gebruik gemaakt van 'normale' verrekijkers en/of telescopen. Er wordt niet met lokvoer gewerkt. Tijdens de telling wordt elke waarneming (individu of groep, geslacht, leeftijd) ingetekend op een kaartje met een nummer en op een bijbehorend formulier genoteerd. Ook wordt aangegeven vanuit welke richting de dieren opdoken, hoe laat en in welke richting ze hoe laat weer verdwenen. Dit wordt gedaan om later het elimineren van dubbeltellingen te vergemakkelijken.

Per geslachts- en leeftijdsgroep wordt het maximale resultaat van de drie ronden opgeteld (per geslacht en leeftijdscategorie) om de totale populatieomvang te bepalen. Er zitten minimaal 'a' volwassen mannetjes, 'b' volwassen vrouwtjes etc. Dit resultaat wordt ook wel aangeduid als de MNA, Minimum Number Alive. Dewaarnemingen van de hoogste telling worden ook vergeleken met de waarnemingen van de twee andere tellingen om te bezien of er toen dieren zijn gezien die niet tijdens de hoogste telling zijn waargenomen.

Tegenwoordig worden in veel gebieden de resultaten van de drie telronden ook wel gebruikt als drie onafhankelijke schattingen van de minimum populatie waaruit een gemiddelde en betrouwbaarheidsinterval worden berekend (zie boven bij 'precisie').

Gemiste en dubbelgetelde dieren

In principe wordt het gehele leefgebied geïnventariseerd, maar vooral in gebieden met veel bos en struiken (dekking) is het zeker dat niet elk stukje wordt overzien. Er zullen dus onvermijdelijk dieren worden gemist tijdens de tellingen.

Dieren kunnen tijdens de telling bewegen van de ene naar de andere telploeg of -post. Daardoor ontstaat de kans dat dieren meer dan één keer worden opgevoerd in het eindresultaat, de z.g. 'dubbels'. Vooral bij de inzet van rijploegen, die immers grotere gebieden beslaan, neemt de kans op dit soort dubbeltellingen toe. De dubbeltellingen worden bij de uitwerking zo goed mogelijk geëlimineerd op basis van een combinatie van individuele kenmerken, plaats, groepssamenstelling en trekrichting. Gezien de voor het menselijk oog zeer geringe verschillen tussen individuen en de mobiliteit (bijvoorbeeld van damherten) is dit een hachelijke onderneming.

Trend of index

Afhankelijk van het al dan niet streng toepassen van criteria voor het vermijden van dubbeltellingen, kan het eindresultaat erg fluctueren. Daarom geldt de methode 'Directie Faunabeheer' als arbitrair en onnauwkeurig met als hoogst haalbare product een trend (index) in de aantallen over de jaren. Bij de introductie van deze methode werd verteld dat ca. 70% van het werkelijke aantal zou worden gezien, maar ook die bewering kon nooit worden gestaafd. In de praktijk blijkt veelal dat harde uitspraken over geslachts- en leeftijdsstructuur, met name van het jonge deel van de populatie (juveniele en subadulte dieren) er lastig aan ontleend kunnen worden (Groot Bruinderink, 1987). Dit laatste ligt niet zozeer aan onderscheid in waarnemingskansen dan wel aan een juiste determinatie door de teller.

De methode 'Directie Faunabeheer' wordt landelijk toegepast voor inventarisaties van ree en damhert met als doel een trendbepaling. Ook de KNJV en de WBE's scharen zich achter deze methode (een afgeleide van de Leidraad Reeënbeheer, opgesteld door de KNJV en de Vereniging Het Reewild; KNJV, 2012).

Methode 'Veluwe' (edelhert, wild zwijn, damhert, ree)

Op de Veluwe vinden jaarlijks in de perioden maart-juni gecoördineerde tellingen van wilde hoefdieren plaats per leefgebied. Het gaat om edelhert, damhert, ree en wild zwijn (FBP Veluwe deel II Veluwe 2009-2014).

Uitvoering edelhert

Vanaf 1959 vinden er jaarlijkse inventarisaties plaats. In de periode maart-april wordt elk leefgebied via twee tel-avonden/-ochtenden geïnventariseerd. Het telgebied wordt afhankelijk van de situatie ter plaatse verdeeld met vaste telploegen, dan wel met rijdende telploegen. Het gebruik van lokvoer wordt alleen gebiedsdekkend toegepast op de Hoge Veluwe. Daarom wordt hier niet in april maar in maart geteld: er is dan minder concurrentie met natuurlijk voedsel. In de overige leefgebieden vindt het gebruik van lokvoer in beperkte mate plaats.

De inventarisatiegegevens van beide telavonden/-ochtenden worden met elkaar vergeleken en door een redelijke plaats-trouwheid van de edelherten, per begrensd gebiedsdeel binnen het totale leefgebied beoordeeld. Dit kan betekenen dat de resultaten van twee telling bij elkaar op worden geteld. De inventarisatiegegevens worden waar nodig aangevuld met waarnemingen van lokale gebiedsdeskundigen als blijkt dat er bekende dieren zijn gemist. Daarnaast worden er relaties gelegd met het verleden. In de directe relatie tussen jaren bestaat altijd de kans op een onjuiste beoordeling. Gemiddeld is er een telplek op elke 280-290 ha (tabel 1).

Tabel 1

Aantal telplekken met dichtheid op de Veluwe voor het edelhert (cijfers tussen haakjes: situatie 1998).

Leefgebied	Oppervlak	N-telplekken	1 telplek per ha
Noord West	10.300	31 (30)	330 (340)
Noord Oost	10.500	37 (38)	280 (280)
Midden	10.590	38 (38)	280 (280)
Zuid West	5.200	21 (21)	250 (250)
Zuid Oost	11.300	37 (43)	305 (260)
Veluwe gemiddeld	47.890	164 (170)	290 (280)

Categorieën edelhert

Telling: hert (adult mannelijk), hinde (adult vrouwelijk), spitser (subadult mannelijk), smaldier (subadult vrouwelijk), kalf (juveniel)

Afschot: idem

Verkeersslachtoffer: idem

Een kalf is, door het moment van de telling, altijd een kalf van het jaar voorafgaand aan de telling. Op het moment dat de nieuwe kalveren worden geboren, in mei na de telling, worden die eerste, getelde kalveren smaldier (♀) of spitser (♂).

De uitwerking gebeurt gezamenlijk door een coördinator (Veluwe niveau) en organisator (leefgebied niveau), eventueel bijgestaan door gebiedsdeskundigen uit het betrokken leefgebied. De coördinator op Veluwe niveau verzorgt de verslaglegging van de verkregen gegevens (incl. aanvullende waarnemingen) en de uitwerking tot

1) de voorjaarsstand, 2) aanwas, 3) zomerstand, 4) bestandsvermindering en 5) de verdeling van het afschot over het leefgebied op hoofdlijnen. De uiteindelijk bepaalde actuele voorjaarsstand wordt geacht de werkelijke populatiegrootte te zijn. Het telverslag geeft inzicht hoe de actuele voorjaarsstand is bepaald.

Uitvoering wild zwijn

Vanaf de midden jaren '70 vinden er jaarlijks tellingen van wilde zwijnen plaats. De systematiek is nagenoeg gelijk aan die van de edelherten. Essentieel verschil is dat bij de wilde zwijnen de zomerstand en niet de voorjaarsstand wordt geteld. Dit wordt gedaan omdat de jaarlijkse aanwas erg kan fluctueren. Er is ook nog een link met een zichtbaarheidspiek in de maanden mei en juni. Je kunt ze met goed licht tellen. In tegenstelling tot de edelherten worden vrijwel alle wilde zwijnen op vaste plekken met lokvoer of op grazige plekken geteld. Dit gebeurt in de periode mei-juni vanwege de grote energiebehoefte bij de zogende zeugen. Er zijn 328 telplekken met gemiddeld één telplek op elke 169 ha (tabel 2).

Tabel 2

Aantal telplekken met dichtheid op de Veluwe voor het wild zwijn (situatie 2006).

Leefgebied	Oppervlak	N-telplekken	Dichtheid 1 per .. ha
I	8.200	40	205
II	9.250	48	193
III	9.750	60	163
IV & V	10.590	65	168
VI	5.100	20	255
VII	11.750	63	187
VIII	1.550	16	97
Hoge Veluwe	5.000	20	250
Veluwe totaal	56.190	332	169

Categorieën wild zwijn

Telling: keiler (adult mannelijk), zeug (adult vrouwelijk), overloper (subadult), big (juveniel)

Afschot: idem + overloper gedifferentieerd naar geslacht

Verkeersslachtoffer: keiler, zeug, overloper, big

Biggen zijn tussen 0 en 12 maanden oud. Een wild zwijn in de leeftijdscategorie van 12-24 maanden wordt overloper genoemd. Op het moment van de telling worden zowel biggen van verschillende leeftijd gezien, als overlopers.

Na-aanwas

Ongeacht de voedselsituatie worden in meer of mindere mate biggen geboren in de maanden juni tot en met augustus, dus na de tellingen. We noemen dit 'na-aanwas'. De laatste jaren wordt standaard deze na-aanwas binnen de range van ervaringsgegevens verwerkt in de zomerstand, dat geeft een nauwkeuriger beeld van de daadwerkelijke aantallen. In veel jaren blijkt in de afschotperiode dat ondanks deze correcties de uitkomsten van de tellingen een steeds groter verschil met de werkelijke aantallen vertonen. De verklaring is dat bij hogere dichtheden een toenemend aantal wilde zwijnen niet meer op de telplekken komen omdat ze hier weg worden gehouden door andere wilde zwijnen. Bij hoge dichtheden en een goed natuurlijk voedselaanbod hebben de tellingen de geringste betrouwbaarheid. Bij lage dichtheden en een slecht voedselaanbod zien we de hoogste betrouwbaarheid.

Op basis van deze ervaringsgegevens zullen in de aankomende periode de telgegevens worden geïnterpreteerd en aangepast op de volgende wijze (tabel 3).

Tabel 3

In de praktijk gehanteerde correcties van voorjaarsstand (geteld) naar zomerstand (gecorrigeerd).

Onderwerp	Actie
Uniforme uitvoering en uitwerking wilde zwijnen tellingen	Bewaking binnen grofwildtellingscomité
Correcties voorjaarsstand en aanwas	Deze worden jaarlijks aan de hand van de geldende omstandigheden bepaald binnen het grofwildtellingscomité en daarna vastgesteld binnen het ABVWW.
Correcties voorjaarsstand aan de hand van betrouwbaarheidsscore	Betrouwbaar = geen correctie Redelijk betrouwbaar = $1,05 - 1,1x$ Minder betrouwbaar = $1,1 - 1,2x$ Onbetrouwbaar = $> 1,2x$
Correcties aanwas op basis referentie jaar uitgangspunt is maximale zeug: big verhouding, tot nu toe binnen range.	Afhankelijk van de mastsituatie. Voorbeeld Veluwe Slecht = 4,0 – goed = 5,5

Voor een buitenstaander is dit een lastig verhaal. Aan de correcties kleven allemaal onzekerheden en die zou je eigenlijk willen kwantificeren. Je zou ook willen weten hoe deze onzekerheden doorwerken in het eindresultaat. Dan kun je een zomerstand presenteren inclusief de daarbij behorende onzekerheid (die groot zal zijn).

De telling wordt uitgewerkt door de coördinator en organisator, eventueel bijgestaan door gebiedsdeskundigen. Deze organisator of coördinator vergaart zo nodig aanvullende achtergrondinformatie bij beheerders voor een definitief overzicht zomerstand. Per leefgebied wordt na de twee teldagen in principe de hoogste uitkomst voor de onderscheiden categorie gehanteerd. Daarna wordt gecontroleerd in hoeverre er wilde zwijnen zijn waargenomen, die niet tijdens de hoogste telling zijn gezien. Vervolgens wordt de correctie voor de aanwas toegepast conform Veluwe afspraken. Ook wordt er een correctie van de voorjaarsstanden toegepast wanneer is geteld onder omstandigheden waarvan wordt vermoed dat ze onnauwkeurigheden veroorzaken. De coördinator bepaalt aan de hand van de verkregen gegevens (incl. aanvullende waarnemingen) de: 1) voorjaarsstand, 2) aanwas, 3) zomerstand, 4) bestandsvermindering aan de hand van de doelstanden zoals afgesproken in het Faunabeheerplan en 5) de verdeling van het afschot over het leefgebied op hoofdlijnen.

Uitvoering damhert

Vanaf 1999 wordt het damhert geïnventariseerd tijdens de edelhert- en wild zwijn-tellingen. Het damhert laat zich moeilijk tellen en zit qua telbaarheid (trefkans) tussen reeën en edelherten in. Een soort waarbij dan ook bijzonder gewaakt moet worden, net als bij het wild zwijn, voor onderschatting van de stand. De resultaten van het met de andere soorten meetellen waren zo afwijkend van de werkelijkheid dat met ingang van het seizoen 2002 voor een andere methode is gekozen. Alle jachthouders / terreineigenaren met damherten in hun gebied noteren tegenwoordig al hun waarnemingen gedurende de maanden april en mei. Deze gegevens worden in samenwerking met de jachthouders en de betreffende WBE uitgewerkt tot de actuele voorjaarsstand.

Als wordt gesteld dat de aantallen afwijken van 'de werkelijkheid', dan luidt de eerst vraag: hoe is die werkelijkheid bepaald. Het is duidelijk uit het voorafgaande, dat in het geval 'damhert Veluwe' de begrippen precisie, nauwkeurigheid en betrouwbaarheid zijn losgelaten. Het gevolg hiervan is dat een in de toekomst geconstateerde verandering in aantallen (trendbreuk) niet noodzakelijkerwijs een afspiegeling van de werkelijkheid is, maar mogelijk wordt veroorzaakt door de wijziging van telmethode.

Categorieën damhert

Telling: hert (mannelijk adult), hinde (vrouwelijk adult), spitsier (mannelijk subadult), smaldier (vrouwelijk subadult) en kalf (juveniel).

Afschot: idem

Verkeersslachtoffer: idem

Een kalf of jaarling is, door het moment van de telling, altijd een kalf van het jaar voorafgaand aan de telling. Op het moment dat de nieuwe kalveren worden geboren, in mei na de telling, worden die eerste, getelde kalveren smaldier of spitsier.

Uitvoering ree

De inventarisatie gebeurt door schemertellingen (zie boven bij 'methode Directie Faunabeheer') in april en/of jaarrondwaarnemingen. Er zijn geen andere methoden in een overwegend gesloten boslandschap om een nauwkeuriger beeld van de aanwezige stand te verkrijgen. Dit is in tegenstelling tot de manier van inventariseren van reeën die voornamelijk voorkomen in half open landschappen. Door groepsvorming en trek in het voorjaar op inliggende landbouwgronden zijn voorjaarstellingen, de zogenaamde schemertellingen, hier wel zinvol. Voor reeën is geen doelstand vastgesteld. Er wordt uitgegaan van de actuele draagkracht.

Categorieën ree

Telling: bok (adult mannelijk), geit (adult vrouwelijk), kalf (juveniel)

Afschot: idem, spitsier of jaarlingbok (subadult mannelijk), smalree (subadult vrouwelijk)

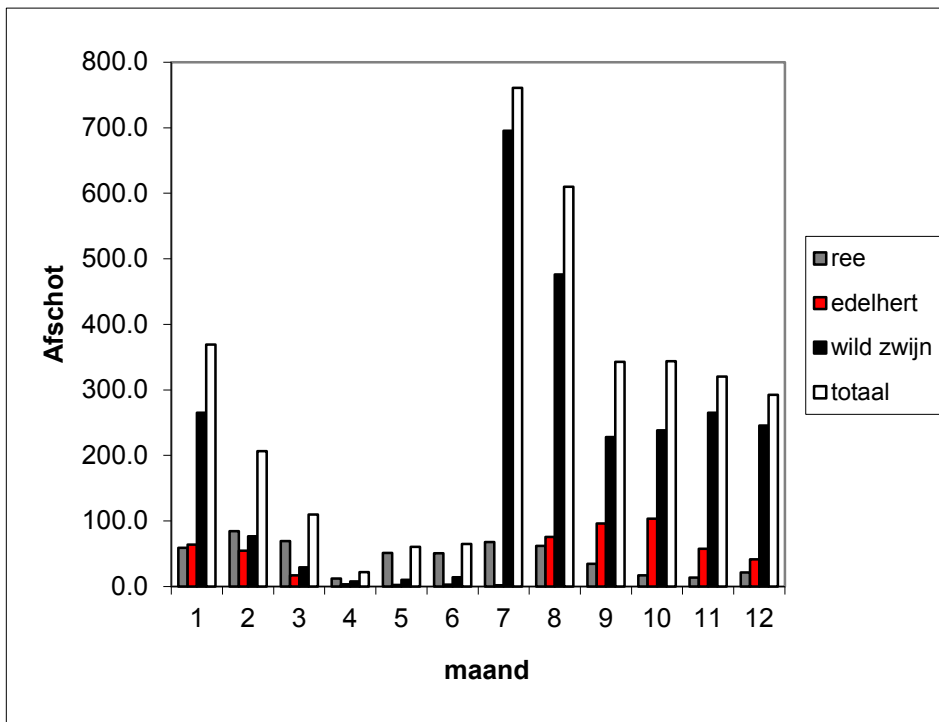
Verkeersslachtoffer: bok, geit, kalf.

Een kalf of jaarling is, vanwege het moment van de telling, altijd een kalf van het jaar voorafgaand aan de telling. Op het moment dat de nieuwe kalveren worden geboren, in mei na de telling, worden die eerste, getelde kalveren smalree of spitsier genoemd.

Afschot en verkeersslachtoffers wilde hoefdieren op de Veluwe

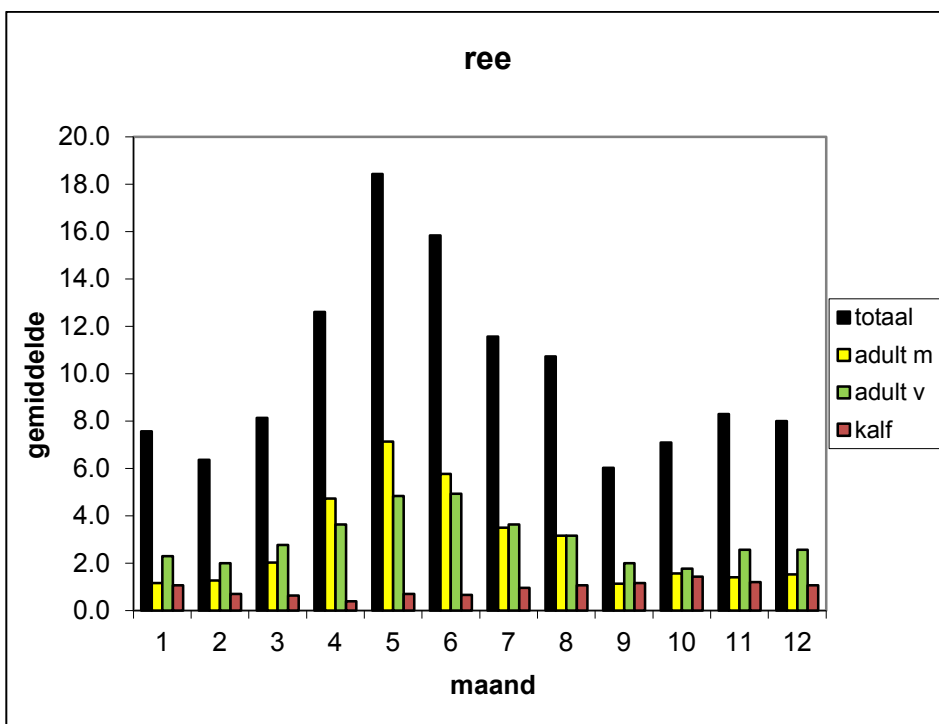
Het afschot van wilde hoefdieren op de Veluwe speelt zich voornamelijk af in de periode juli t/m januari (figuur 2; Groot Bruinderink et al., 2010).

Aanrijdingen met wilde hoefdieren komen het gehele jaar voor, met piekwaarden gerelateerd aan het voortplantingsseizoen en, bij het wild zwijn, ook aan de periode waarin de biggen op stap gaan. Een tweede piek bij de wilde zwijnen heeft te maken met aanrijdingen in de herfst in slechte mastjaren door een boven normale aantrekkelijkheid van de wegbermen (figuren 3 t/m 5).



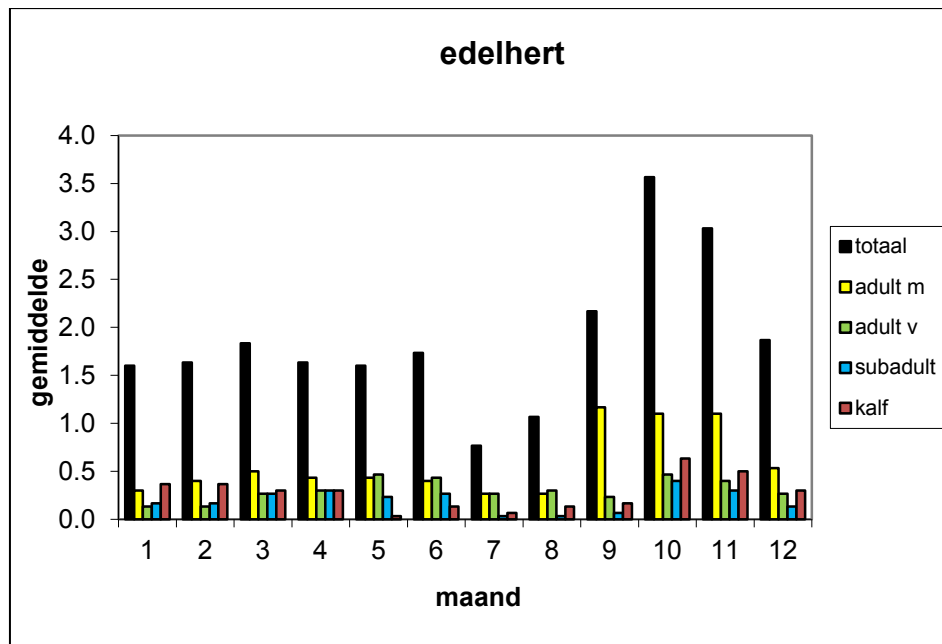
Figuur 2

Aantallen afschot per soort en maand op de Veluwe.

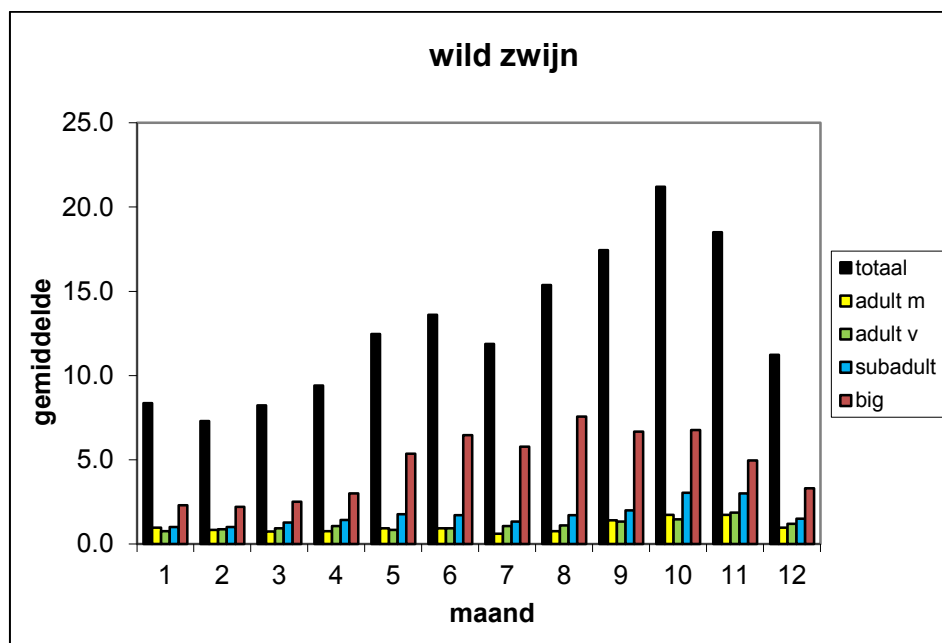


Figuur 3

Maandpatronen van aanrijdingen met reeën op de Veluwe.



Figuur 4
Maandpatronen van aanrijdingen met edelherten op de Veluwe.



Figuur 5
Maandpatronen van aanrijdingen met wilde zwijnen op de Veluwe.

Als jachtactiviteiten al een effect hebben op het gedrag en de zichtbaarheid van de wilde hoefdieren, kan het moment van de telling het best vallen in de periode maart – juni. Het is lastig aan te geven of de patronen van aanrijdingen implicaties hebben voor het moment waarop een telling het best kan worden uitgevoerd.

Methode 'Amsterdamse Waterleidingduinen' (damhert, ree)

Deze methode richt zich op inventarisaties van damhert en ree. In 1997 besloot het gemeentebestuur van Amsterdam om, bij wijze van experiment, voor vijf jaar de beheerjacht op reeën in de Amsterdamse Waterleidingduinen (AWD) te staken. De damherten waren nooit bejaagd. Sindsdien is het experiment voortgezet. Er is dus geen afschot en dus geen afschotdataset. Ook de data over landbouwschade en verkeersslachtoffers worden pas zeer recent op een gestructureerde en gestandaardiseerde manier verzameld.

Uitvoering ree en damhert

Sinds 1969 wordt het aantal reeën en later ook het aantal damherten geteld volgens de methode 'Directie Faunabeheer'. De AWD wordt daartoe in elf deelgebieden verdeeld, met ieder een eigen groep tellers in een auto. De grootte van de telgebieden is dusdanig dat ze door de telgroep in één ronde kunnen worden doorkruist. Er wordt dus niet langs een vaste route geteld, maar er worden deelgebieden 'uitgekamd': het hele telgebied wordt zo dekkend mogelijk doorkruist. In een aantal gevallen wordt daarbij meerdere keren (2-3) over (een deel van) dezelfde paden gereden. Hierdoor bestaat de kans dat individuen of groepen meerdere malen worden waargenomen.

De meeste groepen maken aantekeningen over geweigrootte (damhert: spitser, 2e kops, 3e kops etc.; ree: spitser, gaffel, 6-ender). Het resultaat van de tellingen wordt gepresenteerd als de weergave van de minimaal aanwezige populatie (MNA: Minimum Number Alive): het resultaat van de hoogste telronde of van het hoogste aantal per geslacht als zijnde de minimaal aanwezige populatie. Omdat onmogelijk volledige zekerheid kan bestaan over het aantal herkende of het aantal niet herkende dieren en bovendien onduidelijk is of drie telronden voldoende zijn om 'alle dieren' te tellen, is het methodisch zuiverder om uit te gaan van het resultaat van de hoogste telronde of van het hoogste aantal per geslacht als zijnde de minimaal aanwezige populatie.

De zogenaamd minimaal aanwezige aantallen worden verkregen uit het hoogste aantal getelde dieren uit één van de drie telronden.

Categorieën damhert

Telling: hert (mannelijk adult), hinde (vrouwelijk adult), hertkalf (mannelijk juveniel), hindeskalf (vrouwelijk juveniel), niet aangesproken.

Afschot en verkeersslachtoffers: n.v.t.

Categorieën ree

Telling: bok (mannelijk adult), geit (vrouwelijk adult), bokkalf (mannelijk juveniel), geitkalf (vrouwelijk juveniel), niet aangesproken.

Afschot en verkeersslachtoffers: n.v.t.

Methode 'NP De Meinweg' (wild zwijn)

Het leefgebied De Meinweg is ca. 1700 ha. groot, dit is ongeveer één derde van het totale leefgebied (voor een groot deel in Duitsland gelegen) en het heeft nagenoeg geheel de status van Nationaal Park.

De telmethode richt zich op inventarisaties van het wild zwijn met als doel het zo exact mogelijk bepalen van de zomerstand (standwildpopulatie inclusief aanwas) en daarnaast het jaarrond, op elk gewenst moment, kunnen beschikken over betrouwbare gegevens over de populatieomvang en samenstelling. Uitgangspunt voor het populatiebeheer is een voorjaarsstand van 60 stuks, zijnde 20 keilers, 20 zeugen en 20 overlopers met hierbinnen een geslachtsverhouding van 1:1. Regulatie: 80% in de jeugd-klasse en 20% in de oudere-klasse. De jaarlijkse regulatieperiode in leefgebied De Meinweg loopt van 1 augustus t/m 31 januari het jaar erop volgend, met een mogelijkheid tot verlenging met de maand februari. Voor elk afschot geldt dat door de betrokken jager opgave wordt gedaan van de z.g. 'bijstaande varkens' op het moment van regulatie. Ook dit vormt onderdeel van de bestandsinventarisatie.

Uitvoering wild zwijn

In de Meinweg spreekt men over een zogenaamde aanwastelling. Bij de aanwastelling worden zoveel mogelijk, vaste gesloten hoogzitten verspreid over het totale leefgebied bemand, door per zit één vaste beheerder uit het betreffende gebiedsdeel, vergezeld van één of meerdere onafhankelijke waarnemers. Er wordt geteld in juni, bij wassende maan. De maand juni is gekozen vanwege de hoge energie-behoefte van zeugen die net gebigd hebben en dan is de aanwas ook zichtbaar. Er is dan geen verstoring in het leefgebied, het is dan al vier maanden schoontijd (de periode waarin geen wilde zwijnen worden geschoten). De varkens trekken structureel en vroeg naar de lokvoederplaatsen. Er is nog geen mast voorhanden en ze halen uiteraard het voedsel waar dit het makkelijkst voorhanden is: de telplaatsen met lokvoer. Het lokvoer bestaat meestal uit maïs of graan dat vanaf 2 tot 3 weken van tevoren mondjesmaat wordt ondergewerkt.

Er wordt geteld vanaf een 30-tal gesloten hoogzitten en vanuit enkele auto's op plaatsen waar varkens door voorafgaande waarnemingen vermoed worden (foerageergebied). Gemiddeld gaat het, inclusief autoploegen, om ca. één telplaats per 60 ha. Er wordt op twee opeenvolgende avonden geteld, met uitloop naar een derde avond, mochten de weergesteldheid en/of andere factoren (verstoring) hiertoe aanleiding geven. Aanvang telling: 19.00 uur (alle telplekken bezet); einde telling: 23.30 uur.

Categorieën wild zwijn

Telling en afschot: keiler (adult mannelijk), zeug (adult vrouwelijk), overloper (subadult), big (juveniel).

5.4 Voorbeeld Oostvaardersplassen (edelhert, Heckrund, Konikpaard)

Ter illustratie hoe lastig het kan zijn om de aantallen hoefdieren in een gebied vast te stellen, wordt, zeer beknopt, ingegaan op de situatie in de door Staatsbosbeheer beheerde Oostvaardersplassen. Voor uitgebreider informatie hierover wordt verwezen naar het rapport van Cornelissen en Groot Bruinderink (2012).

Tot 2010 werd de omvang ('N') van de populaties grote herbivoren in de Oostvaardersplassen op 1 januari van elk jaar vastgesteld volgens onderstaande regel:

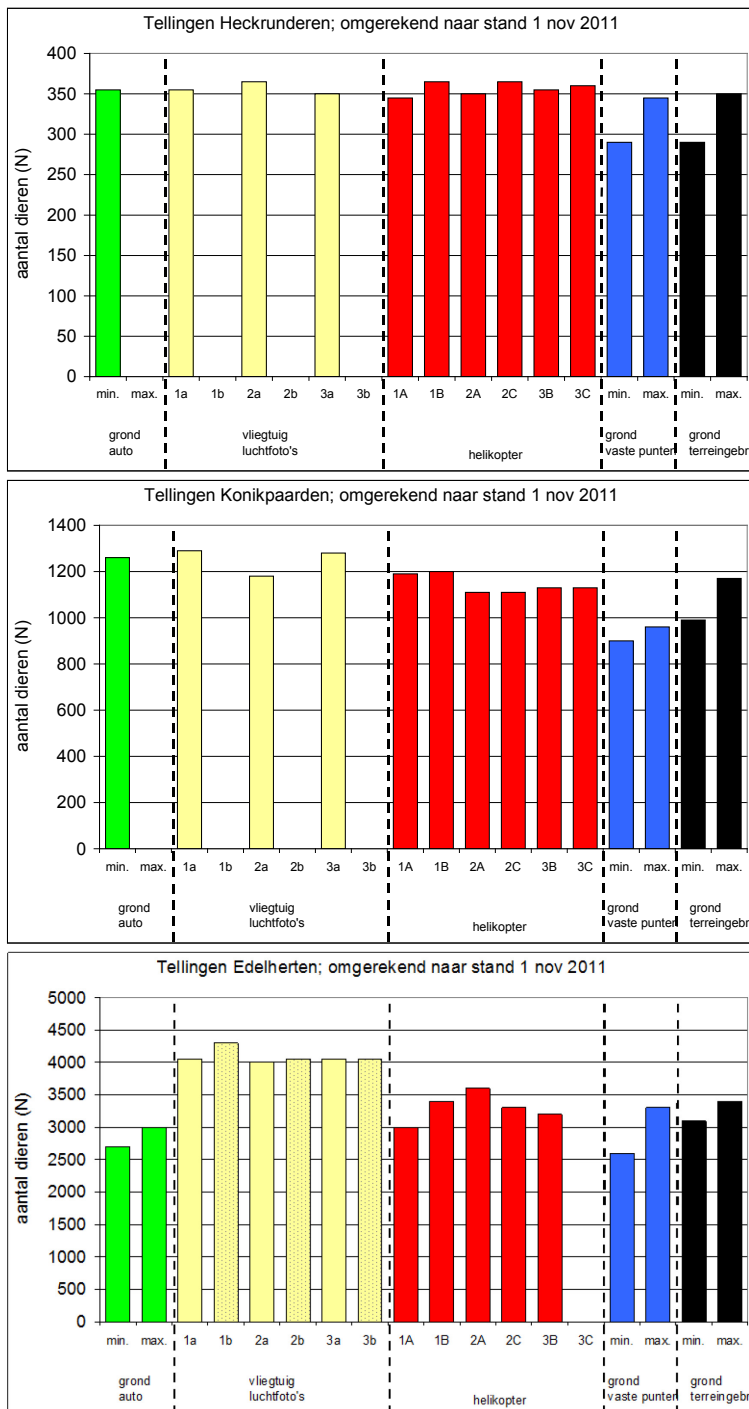
$$N_{i+1} = N_i + \text{geboorte jaar}_i - \text{sterfte jaar}_i$$

Een 'telling' van N in de zomer van 2010 wees echter uit dat de werkelijke aantallen in de loop der jaren waren gaan divergeren van de uitkomsten van deze benadering, met verschillen tussen de soorten. Daardoor, en vanwege de maatschappelijke en politieke zorg rond de sterfte van de grote herbivoren tijdens de strenge winter van 2009-2010, adviseerde in november 2010 de International Commission on the Management of large herbivores in the Oostvaardersplassen (ICMO) om de populatieomvang van de verschillende grote herbivoren vast te stellen op basis van tellingen vanuit een helikopter.

Dit is gedaan in oktober 2011. Ter ondersteuning en als proof of principle liet Staatsbosbeheer echter meerder tellingen uitvoeren, met als gevolg dat in 2011 kon worden beschikt over de volgende uitkomsten:

- Grondtellingen met auto uitgevoerd in 2010
- Telling Heckrunderen juli 2010
- Telling van de edelherten september 2010
- Telling Konikpaarden september 2010
- Vliegtuigtellingen aangevuld met luchtfoto's in januari-februari 2011
- Helikoptertellingen aangevuld met luchtfoto's in oktober 2011
- Grondtellingen vanuit vaste en mobiele telpunten in november 2011
- Terreingebruik-waarnemingen van de drie soorten in november 2011

Om de uitkomsten van de tellingen met elkaar te vergelijken, zijn de aantallen via de door de beheerder geregistreeerde geboorte en sterfte omgerekend naar het aantal op 1 november 2011 (figuur 6).



Figuur 6

Berekende aantallen Heckrunderen, Konikpaarden en edelherten op 1 november 2011 in de Oostvaardersplassen op basis van de getelde aantallen volgens verschillende methoden en de geregistreeerde geboorte en sterfte. Bij de luchtfototelling geven de cijfers de verschillende tellingen weer; de kleine letters hebben betrekking op een correctie van de luchtfototelling op basis van de simultaantellingen in het Oostvaardersbos. Een kleine letter a betreft aantallen zonder deze correctie en een kleine letter b met correctie. Bij de helikoptertellingen verwijzen de cijfers naar de telling en de hoofdletters naar de waarnemers A, B of C.

Bij toenemende populatiegrootte wordt de inventarisatie duidelijk lastiger. Bij de omrekening van de aantallen Heckrunderen naar deze stand is te zien dat vrijwel alle tellingen rond de 350 Heckrunderen uitkomen. Bij de Konikpaarden zijn de verschillen tussen de methoden groter en is het al lastiger om aan te geven wat nu zeer waarschijnlijk het aantal Konikpaarden is dat op 1 november 2011 in het gebied aanwezig was. Bij de edelherten zijn de verschillen tussen de methoden nog groter dan bij de paarden.

Nauwkeurigheid, precisie en betrouwbaarheid

De nauwkeurigheid van de methoden is ook hier het lastigst in te vullen, immers het werkelijke aantal hoefdieren is niet bekend. Ook kan door het ontbreken van voldoende tellingen (minimaal drie achter elkaar) veelal geen precisie van een methode worden gegeven. Door de betrouwbaarheid te maximaliseren en de tellingen in de toekomst tenminste drie maal achter elkaar uit te voeren, wil Staatsbosbeheer de precisie en uiteindelijk daarmee ook de nauwkeurigheid van de tellingen vergroten. De daartoe gekozen methode is die van de helikopter telling in het najaar (minst verstoring voor vogels), ondersteund met luchtfoto's en synchrone waarnemingen in de bosgebieden waarin de dieren lastig vanuit de lucht zijn waar te nemen. Voor bewaking van mogelijke trendbreuken door veranderde telmethodiek wordt de traditionele grondtelling op ongeveer hetzelfde moment (maar ook in het voorjaar) voortgezet.

6 Analyse datasets wilde hoefdieren

Populatie-dynamische modellen

Populatie-dynamische modellen kunnen gebruikt worden om het verloop van de omvang en samenstelling van een populatie dieren in de tijd te beschrijven. Deze modellen onderscheiden altijd meerdere jaarklassen van dieren en daarbinnen wordt weer onderscheid gemaakt tussen mannelijke en vrouwelijke dieren. De belangrijkste *demografische parameters* in een populatie-dynamisch model zijn de vruchtbaarheid, uitgedrukt in het aantal jongen per volwassen vrouwtje, en de fractie dieren die elk jaar overleeft in elk van de jaarklassen (de zogenaamde survival). Uitgaande van een bepaalde populatieomvang kan een dergelijk model gebruikt worden om het verloop van de populatie te simuleren, bijvoorbeeld onder verschillende beheer scenario's. Hiermee kan inzicht verkregen worden in de meest effectieve strategie om een bepaald doel te bereiken.

Deterministische en stochastische modellen

De klassieke benadering is deterministisch en dat wil zeggen dat elke simulatie met het model exact dezelfde resultaten geeft (Caswell (2001)). Het is echter inmiddels gebruikelijk om aan dit deterministische model zogenaamde demografische stochasticiteit toe te voegen. Dit betekent dat in plaats van alleen maar vaste waarden, 'natuurlijke' variatie in de vorm van variabelen wordt geïntroduceerd. Dit zijn kansverdelingen met gemiddelden die gelijk zijn aan de parameters in het deterministische model. In elke nieuw simulatie wordt nu uit deze kansverdelingen getrokken en op deze wijze worden verschillende realisaties van hetzelfde model verkregen. Deze stochasticiteit representeert bijvoorbeeld goede of slechte jaren voor de reproductie en/of de overleving. Fluctuaties in aantallen die hier het gevolg van zijn, kunnen lang doorwerken en in extreme gevallen of in geval van kleine populaties, zelfs leiden tot het uitsterven van de populatie.

'Integrated population models'

Het afgelopen decennium zijn in de wetenschappelijke literatuur vele artikelen verschenen waarin de parameters van een stochastisch populatie-dynamisch model worden geschat met waarnemingen aan een populatie dieren. De gebruikte modellen zijn daarbij specifiek voor een diersoort, bijvoorbeeld in de aanname welke jaarklassen reproduceren, of er wel of geen interne dichtheidsregulatie en of er wel of geen emigratie of immigratie plaatsvindt. Tevens dient een model geënt te zijn op de beschikbare data. In het kader van voorliggend project bijvoorbeeld of de reproductie plaatsvindt vóór of juist ná een teldatum. Afhankelijk van de beschikbare data zijn de volgende twee benaderingen in zwang:

1. 'state-space models' wanneer alleen tellingen van de populatie-omvang beschikbaar zijn, zie Buckland et al. (2004). Deze modellen combineren een populatie-dynamisch model met een zogenaamd 'observation process model'. Dit model modelleert de afwijkingen tussen de waargenomen tellingen en het onderliggende aantal volgens het populatie-dynamische model.
2. 'Integrated population models' (IPM-models) wanneer er naast tellingen van de populatieomvang ook separate gegevens beschikbaar zijn over de demografische parameters. De basis van dit model wordt gevormd door een 'state-space model' maar nu worden de parameters niet alleen uit de tellingen geschat. De reproductie-parameters worden nu ook geschat uit tellingen van het aantal jongen per vrouwtje. Daarnaast kunnen vangst-terugvangst gegevens mede gebruikt worden om de overleving van de jaarklassen te schatten. De benadering is 'integrated' en dat wil zeggen dat alle demografische parameters simultaan uit de beschikbare data worden geschat (Schaub en Abadi, 2011).

Voor beide benaderingen is de doelstelling om uit de beschikbare data de parameters van het state-space model te schatten. Standaard schattingsmethoden, zoals kleinste kwadraten of maximum likelihood, zijn niet geschikt voor het schatten van de parameters; de likelihood is te complex. Bayesiaanse methoden zijn in

principe uitermate geschikt om parameters in deze complexe modellen te schatten. In een Bayesiaans model wordt voor elke parameter een zogenaamde *a priori* kansverdeling gespecificeerd; voor een survival parameter kan bijvoorbeeld een uniforme verdeling tussen 0 en 1 worden gebruikt. De combinatie van de *a priori* verdelingen én de likelihood van de data resulteert dan in zogenaamde *a posteriori* kansverdelingen. Als er weinig informatie in de data is over een parameter, dan is de *a posteriori* vrijwel identiek aan de *a priori* kansverdeling. Anderzijds als er veel informatie over een parameter is, dan speelt de *a priori* kansverdeling een kleine rol. Een 'schatting' voor een parameter wordt dan bijvoorbeeld gegeven door het gemiddelde van de *a posteriori* kansverdeling en een 95% interval door kwantilen van deze kansverdeling. Een exacte Bayesiaanse analyse is slechts mogelijk voor zeer simpele modellen. Daarom wordt bijna altijd gebruik gemaakt van programmatuur die trekkingen geeft uit de *a posteriori* kansverdeling via zogenaamde Markov Chain Monte Carlo (MCMC) methoden. Dit is een iteratieve methode die start vanuit zogenaamde beginwaarden voor de parameters en in elke iteratie een trekking geeft uit de *posterior*. Het is goed gebruik om de iteratieve methode eerst voor een groot aantal iteraties te laten lopen, de zogenaamde burn-in, voordat trekkingen uit de *posterior* worden opgeslagen. Deze technieken zijn geïmplementeerd in het programma OpenBugs (versie 3.2.2 revision 1063, zie www.openbugs.info) en daarvan is hier gebruik gemaakt. Het R package R2OpenBUGS (www.cran.r-project.org/package=R2OpenBUGS) is gebruikt om OpenBugs aan te sturen.

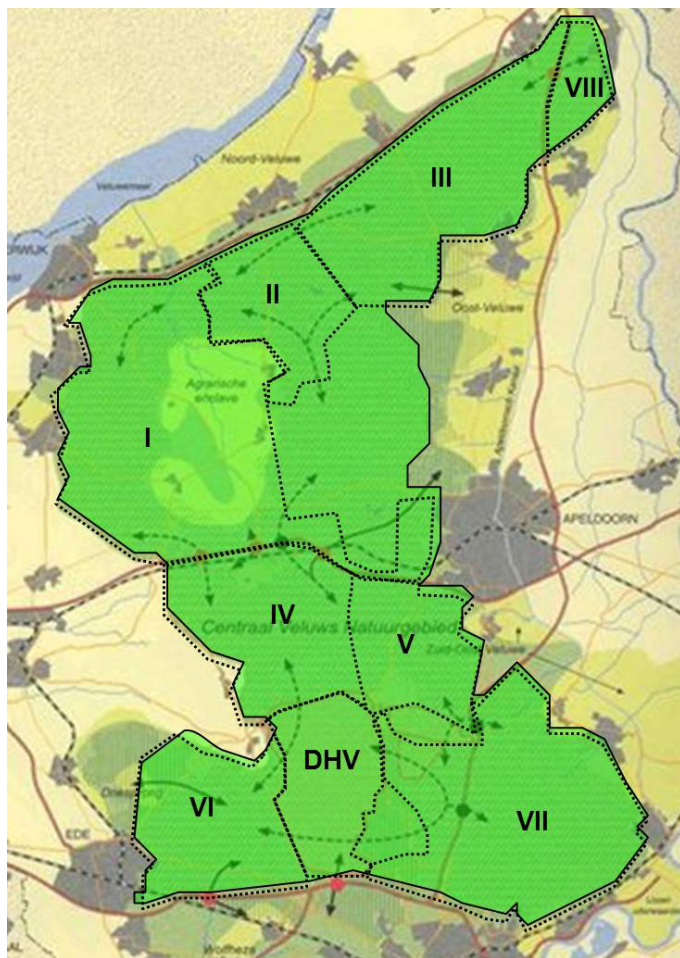
In Nederland lijkt er weinig ervaring te zijn met deze modellen en technieken. Sovon en de Radboud Universiteit Nijmegen experimenteren momenteel met IPM voor de grote stern, bonte strandloper, blauwe kiekendief en tapuit. Dit verloopt niet bij alle soorten even succesvol en blijkt in alle gevallen een tijdrovend proces te zijn (Hans Schekkerman, persoonlijke mededeling). Tevens is Sovon van plan om een IPM op te zetten voor de kolgans waarbij overigens allereerst de demografische parameters separaat (dat wil zeggen niet integrated) zullen worden geschat. De meerwaarde van een IPM voor de kolgans zit in het schatten van de immigratie. Bij de grote stern kon de overleving in de eerste levensjaren worden geschat, die vrijwel geheel in de Afrikaanse wintergebieden worden doorgebracht waaruit weinig ringterugmeldingen voorhanden zijn.

Hoefdieren

Voor hoefdieren is er in Nederland nog geen enkele ervaring met state-space modellen of met IPM. De voorliggende rapportage moet dan ook gezien worden als een eerste aanzet voor het ontwikkelen en toepassen van deze modellen op gegevens van hoefdieren. Aangezien er slechts tellingen beschikbaar zijn van de populatie-omvang van hoefdieren, kunnen alleen state-space modellen toegepast worden. Deze modellen zijn ontwikkeld en toegepast op edelherten en reeën op de Veluwe en op damherten en reeën in de Amsterdamse Waterleiding Duinen. Daarnaast is een niet succesvolle poging ondernomen om ook wild zwijntellingen op de Veluwe te analyseren. Specifiek aan de situatie op de Veluwe is dat er gedurende het gehele jaar verkeersslachtoffers vallen en ook dat er na de tellingen afschot plaatsvindt. Dit moet in het model verdisconteerd worden. Het state-space model is in eerste instantie ontwikkeld voor het edelhert op de Veluwe. Daarom wordt allereerst kort de beschikbare data voor het edelhert beschreven.

Edelhert Veluwe

Van edelherten op de Veluwe zijn tellingen beschikbaar voor de jaren 1985-2011 voor zes verschillende leefgebieden op de Veluwe. De leefgebieden hebben de codering NW (I, II), NO (III, VIII), MI (IV, V), ZW (VI), ZO (VIII) en DHV (figuur 7).



Figuur 7

Ligging van de leefgebieden voor ree, edelhert en wild zwijn op de Veluwe (bron: Vereniging Wildbeheer Veluwe).

Elk jaar zijn tellingen beschikbaar van kalveren, zowel vrouwelijk als mannelijk, smaldieren (1-jarige vrouwen, d.w.z. in hun tweede levensjaar), spitsers (1-jarige mannen, ook in hun tweede levensjaar), hinds (vrouwelijke dieren ouder dan twee jaar) en herten (mannelijke dieren ouder dan twee jaar). De aanduiding van de jaargang is enigszins verwarrend omdat de kalveren (0-jarig) zijn geboren in het jaar voorafgaand aan de telling en deze dieren zijn feitelijk (bijna) één jaar zijn op het moment van de telling. Bijgevolg zijn de smaldieren en spitsers (bijna) twee jaar oud, en de hinds en herten zijn drie jaar of ouder. De zes categorieën worden verder als volgt aangeduid: 1F, 2F, 3F, 1M, 2M en 3M, waarbij F staat voor *female* en M voor *male*. Er zijn ook gegevens beschikbaar over de omvang van het afschot en het aantal verkeersslachtoffers, beide uitgesplitst naar dezelfde zes categorieën. Het afschot aan kalveren betreft de afgeschoten kalveren die geboren zijn na de teldatum, en dit geldt ook voor de verkeersslachtoffers. Het afschot van smaldieren en spitsers betreft de dieren die op de teldatum als éénjarig mogen worden gezien en dus feitelijk als 2-jarige dieren worden geschoten. De tellingen, het afgeschoten aantal en het aantal verkeersslachtoffers in jaar t worden als volgt aangeduid:

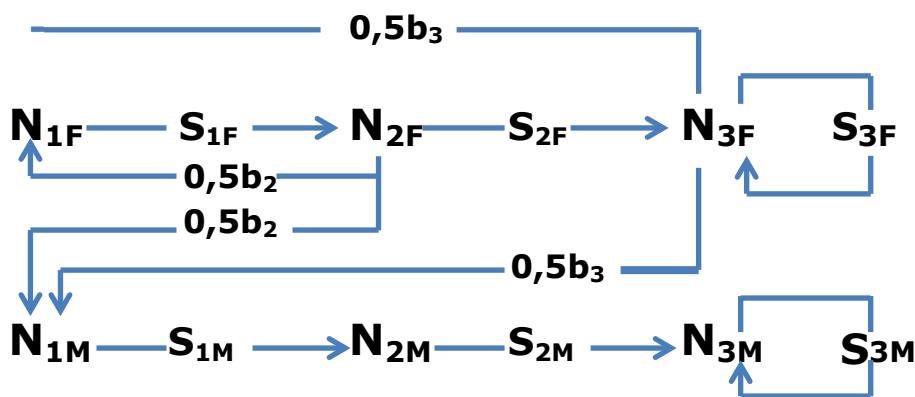
– telling	$Y_{1F,t}$	$Y_{2F,t}$	$Y_{3F,t}$	$Y_{1M,t}$	$Y_{2M,t}$	$Y_{3M,t}$
– afschot	$A_{1F,t}$	$A_{2F,t}$	$A_{3F,t}$	$A_{1M,t}$	$A_{2M,t}$	$A_{3M,t}$
– verkeersslachtoffers	$V_{1F,t}$	$V_{2F,t}$	$V_{3F,t}$	$V_{1M,t}$	$V_{2M,t}$	$V_{3M,t}$

Wellicht ten overvloede geldt dat het afschot en verkeer de periode van mei in jaar (t) tot mei in jaar ($t+1$) betreft.

6.1 Een state-space model zonder afschot en verkeer

Het eenvoudige populatiemodel (1)

Een grafische weergave van een eenvoudig populatie-model met drie jaarklassen en een onderverdeling in mannelijke (M) en vrouwelijke (F) dieren wordt hieronder gegeven (figuur 8 8). De N-waarden stellen de aantallen voor van de drie jaargangen voor mannen (M) en vrouwen (F) op de teldatum. De 's' parameters representeren de overlevingskans (*survival*) van de verschillende jaargangen en de 'b' parameters representeren de aanwas (*birth*) van de populatie. In dit model is (nog) geen rekening gehouden met afschot of verkeer. Het model specificeert dat het aantal vrouwen bepalend is voor de reproductie en dat de reproductie gelijkmatig verdeeld wordt over mannelijke (M) en vrouwelijke (F) kalveren (elk 0,5). Zowel 2- als 3-jarige vrouwen zijn reproductief, mogelijk met verschillende parameters b_2 en b_3 . De 'b' parameters zijn feitelijk een product van een reproductiefactor r , zijnde het aantal jongen per vrouwtje, en de overlevingskans van de kalveren s_0 . Deze zijn echter niet te onderscheiden. Zowel de overlevings- als de reproductieparameters kunnen in principe van jaar tot jaar verschillen, of kunnen afhangen van co-variabelen zoals weersomstandigheden, de hoeveelheid voedsel en/of de dichtheid aan dieren.



Figuur 8

Schematische weergave van een eenvoudig populatie-model met drie jaarklassen en een onderverdeling in mannelijke (M) en vrouwelijke (F) dieren, met een aanduiding van de aanwas (b) en overleving (S) per leeftijdsklasse.

De bij dit model horende vergelijkingen zijn als volgt (1a t/m 1f):

- $N_{1F,t+1} = 0.5 b_{2,t} * N_{2F,t} + 0.5 b_{3,t} * N_{3F,t}$ [1a]
- $N_{2F,t+1} = N_{1F,t} * S_{1F,t}$ [1b]
- $N_{3F,t+1} = N_{2F,t} * S_{2F,t} + N_{3F,t} * S_{3F,t}$ [1c]
- $N_{1M,t+1} = 0.5 b_{2,t} * N_{2F,t} + 0.5 b_{3,t} * N_{3F,t}$ [1d]
- $N_{2M,t+1} = N_{1M,t} * S_{1M,t}$ [1e]
- $N_{3M,t+1} = N_{2M,t} * S_{2M,t} + N_{3M,t} * S_{3M,t}$ [1f]

Merk op dat in dit model verondersteld wordt dat de aanwas plaatsvindt ná de teldatum. Immers het aantal jongen in de eerste jaarklasse hangt in deze formulering af van het aantal vrouwen in het voorafgaande jaar en niet van het aantal vrouwen in het huidige jaar. Er zijn twee problemen met dit model:

- (1) Het aantal adulten N_3 , van bijvoorbeeld de vrouwen, hangt af van de overlevingsparameters s_2 en s_3 . Het is eenvoudig in te zien dat een grotere waarde voor s_2 gecompenseerd kan worden door een lagere waarde voor s_3 en vice versa. Veronderstel bijvoorbeeld dat $N_2=50$ en $N_3=100$ en dat het aantal drie-jarigen in het daaropvolgende jaar weer gelijk is aan 100. Dat nieuwe aantal van 100 kan met verschillende waarden van s_2 en s_3 verkregen worden, bijvoorbeeld:
 - $100 = 0.4 * 50 + 0.8 * 100$

- $100 = 0.2 * 50 + 0.9 * 100$
- $100 = 0.0 * 50 + 1.0 * 100.$

Hieruit blijkt dat de parameters s_2 en s_3 niet goed identificeerbaar zijn. Dit kan verholpen worden door het opleggen van een restrictie zoals $s_2 = s_3$, of meer algemeen door een vaste verhouding voor s_2 en s_3 te veronderstellen. Een andere mogelijkheid is om te veronderstellen dat $s_1 = s_2$ en dat s_3 hiervan afwijkt. Deze laatste veronderstelling lijkt beter op te gaan voor de edelherten (Groot Bruinderink en Spek; persoonlijke mededeling).

- (2) Voor de reproductieparameters geldt iets vergelijkbaars: grotere waarden voor b_2 kunnen gecompenseerd worden door kleinere waarden voor b_3 . Het is redelijk om te veronderstellen dat $b_2 = b_3$.

Demografische stochasticiteit toevoegen (2)

Bovenstaand model beschrijft de exacte ontwikkeling van de populatie zonder enige stochasticiteit. Dat wil zeggen dat een uitgangspopulatie altijd leidt tot dezelfde populatie-ontwikkeling. Aan dit deterministische model kan zogenaamde demografische stochasticiteit toegevoegd worden. Dit betekent dat bovenop vergelijkingen [1] statistische verdelingen worden geïntroduceerd met gemiddelden zoals gedefinieerd door [1]. Op deze manier worden fluctuaties geïntroduceerd in het model; zoals hierboven al aangegeven kunnen deze fluctuaties langdurig doorwerken. Voor het aantal 1-jarigen is het gebruikelijk om de Poisson verdeling te gebruiken met gemiddelde zoals in [1a] en [1d]. Voor de Poisson verdeling geldt dat de variantie gelijk is aan het gemiddelde, en de mogelijke uitkomsten zijn 0, 1, ... etc. Een alternatief is de negatief binomiale verdeling; de variantie van deze verdeling is groter dan zijn gemiddelde. Het aantal 2-jarigen wordt gelimiteerd door het aantal 1-jarigen in het voorafgaande jaar en via de binomiale verdeling kan deze restrictie worden opgelegd: $N_{2,t+1} \sim \text{Binomial}(N_{1,t}, s_{1,t})$. Ook het aantal 3-jarigen wordt gelimiteerd door het aantal 2-jarigen plus het aantal 3-jarigen in het voorafgaande jaar. We hebben dan het volgende model met vergelijkbare vergelijkingen voor de mannen.

$$N_{1F,t+1} \sim \text{Poisson}(0.5 b_{2,t} N_{2F,t} + 0.5 b_{3,t} N_{3F,t}) \quad [2a]$$

$$N_{2F,t+1} \sim \text{Binomial}(N_{1F,t}, s_{1F,t}) \quad [2b]$$

$$N_{3F,t+1} \sim \text{Binomial}(N_{2F,t}, s_{2F,t}) + \text{Binomial}(N_{3F,t}, s_{3F,t}) \quad [2c]$$

De vergelijkingen [2a t/m 2c] beschrijven hoe, in een stochastisch raamwerk, de populatie zich ontwikkelt. Belangrijke impliciete veronderstellingen zijn dat (1) de populatie gesloten is, er is dus geen emigratie of immigratie en (2) de parameters zijn niet afhankelijk van de dichtheid.

Meetfouten (3)

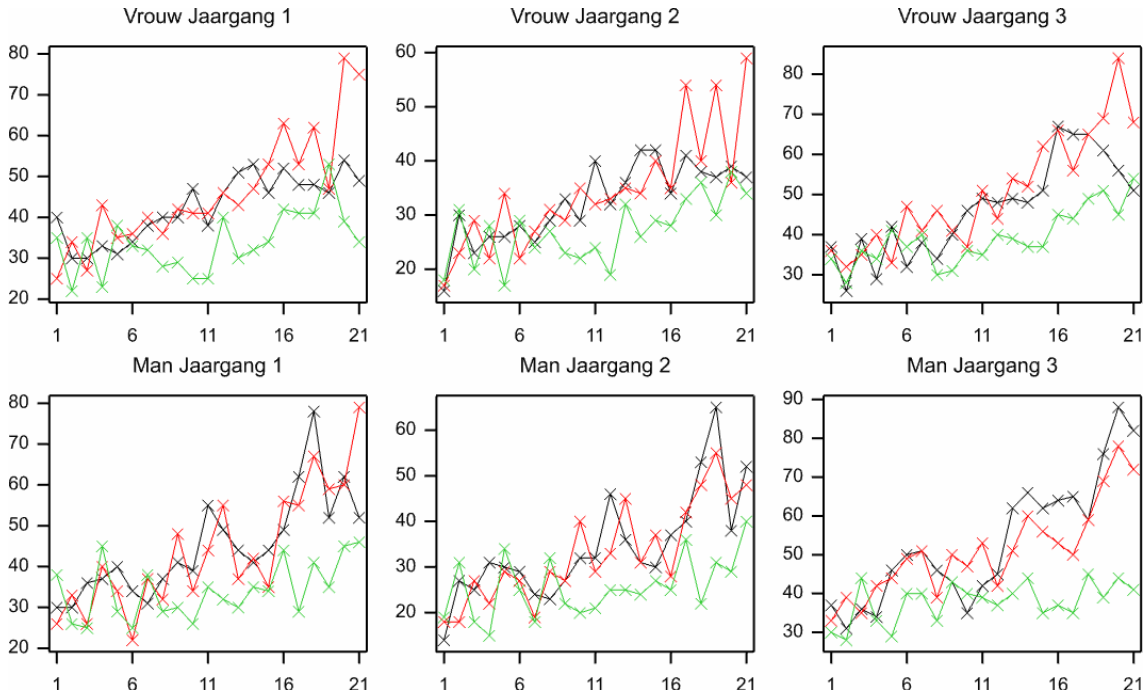
De populatie wordt, bijvoorbeeld in het geval van de edelherten, van jaar tot jaar geteld. Het is redelijk om te veronderstellen dat deze tellingen meetfouten bevatten. Als we veronderstellen dat de meetfout toeneemt met de omvang van de populatie, dan ligt een Poisson verdeling voor de hand. Noteren we de tellingen met Y , dan is het meetfout model:

$$Y_{1F,t} \sim \text{Poisson}(N_{1F,t}) \quad [3]$$

en dit geldt ook voor de andere jaargangen en voor de mannen. Een alternatief is om voor de meetfout een normale verdeling te veronderstellen, zie bijvoorbeeld Schaub en Abadi (2011). In beide gevallen wordt verondersteld dat er geen bias is in het waarnemingsproces, dat wil zeggen dat gemiddeld genomen de telling 'betrouwbaar' is.

Het schatten van de parameters (4)

De vergelijkingen [2] en [3] vormen nu samen een zogenaamd state-space model. De doelstelling is nu om gegeven waarnemingen Y de parameters van het state-space model te schatten met behulp van Bayesiaanse technieken. Om na te gaan of deze schattingsmethode goede resultaten geeft zijn data gesimuleerd volgens model [2] en [3] met de volgende parameterwaarden: $s_{1f}=s_{2f}=0.8$, $s_{1m}=s_{2m}=0.8$, $s_{3f}=s_{3m}=0.5$ en $b_2=b_3=1.1$. De initiële populatie-omvang is $N_{1f}=N_{2f}=N_{1m}=N_{2m}=20$ en $N_{3f}=N_{3m}=40$. Drie gesimuleerde datasets, zonder Poisson meetfout, zijn weergegeven in figuur 9. De drie kleuren representeren de drie datasets.



Figuur 9

Drie gesimuleerde datasets (elk hun eigen kleur, zonder Poisson meetfout) voor de ontwikkeling van drie jaargangen vrouwelijke en mannelijke dieren in een virtuele populatie.

De parameters van het model zijn vervolgens geschat voor de drie gesimuleerde datasets. Hierbij zijn uniforme priors tussen 0 en 1 gebruikt voor de overlevingsparameters en een uniforme prior tussen 0 en 10 voor de reproductieparameter b . Het resulterende gemiddelde van de posterior, evenals het 95% interval van de posterior, is weergegeven in tabel 4.

De schattingen komen goed overeen met de waarden waarmee de data zijn gesimuleerd ($s_{1f}=s_{2f}=0.8$, $s_{1m}=s_{2m}=0.8$, $s_{3f}=s_{3m}=0.5$ en $b_2=b_3=1.1$).

Om de Bayesiaanse analyse te starten zijn zogenaamde beginwaarden nodig voor de parameters en voor de onderliggende aantallen N . De resultaten blijken nauwelijks af te hangen van deze beginwaarden. Een alternatieve implementatie voor [2c], die straks handig is als afschot en verkeer wordt meegenomen, gebruikt niet de som van twee binomiale verdelingen voor N_3 , maar één enkele binomiale verdeling met een gewogen binomiale kans:

$$- N_{3f,t+1} \sim \text{Binomial}(N_{2f,t} + N_{3f,t}, (N_{2f,t} s_{2f,t} + N_{3f,t} s_{3f,t}) / (N_{2f,t} + N_{3f,t})) \quad [4]$$

Tabel 4

Resultaat van de schatting van de parameters voor de drie gesimuleerde datasets uit figuur 7. Weergegeven is het gemiddelde van de posterior met bijbehorend 95% interval.

Parameter	Dataset 1 (zwart)	Dataset 2 (rood)	Datasets 3 (groen)
b_2	1.127 (1.036, 1.223)	1.099 (1.013, 1.189)	1.026 (0.931, 1.124)
s_{1F}	0.791 (0.712, 0.874)	0.798 (0.719, 0.874)	0.828 (0.741, 0.913)
s_{3F}	0.456 (0.344, 0.558)	0.503 (0.408, 0.608)	0.449 (0.340, 0.559)
s_{1M}	0.814 (0.738, 0.894)	0.799 (0.714, 0.881)	0.789 (0.695, 0.878)
s_{3M}	0.516 (0.415, 0.605)	0.509 (0.403, 0.612)	0.486 (0.369, 0.600)

Het gemiddelde van deze verdeling is gelijk aan het gemiddelde van [2c], maar de variantie is groter. Echter als s_2 en s_3 niet teveel verschillen dan zijn de varianties van de verdelingen [2c] en [4] goed vergelijkbaar. Met [4] in plaats van [2c] zijn de resultaten voor de gesimuleerde data gegeven in tabel 5.

Tabel 5

Resultaat van de schatting van de parameters voor de drie gesimuleerde datasets uit figuur 8. Weergegeven is het gemiddelde van de posterior met bijbehorend 95% interval na toepassing van de alternatieve implementatie [4] in plaats van [2c]

Par	Dataset 1 (zwart)	Dataset 2 (rood)	Datasets 3 (groen)
b_2	1.125 (1.037, 1.219)	1.106 (1.021, 1.196)	1.032 (0.941, 1.128)
s_{1F}	0.788 (0.712, 0.864)	0.802 (0.728, 0.880)	0.822 (0.736, 0.907)
s_{3F}	0.462 (0.357, 0.562)	0.490 (0.386, 0.585)	0.454 (0.335, 0.564)
s_{1M}	0.815 (0.740, 0.893)	0.798 (0.717, 0.880)	0.787 (0.698, 0.877)
s_{3M}	0.509 (0.411, 0.600)	0.515 (0.411, 0.611)	0.484 (0.367, 0.592)

Deze resultaten zijn goed vergelijkbaar zodat [4] een goede benadering vormt voor [2c].

6.2 Een State-Space model inclusief afschot en verkeer

Afschot en verkeer in het model (5)

Afschot

Afschot wordt als deterministisch beschouwd, dat wil zeggen dat verondersteld wordt dat deze geen meetfout bevatten. Allereerst wordt afschot in het model ondergebracht. Als verondersteld wordt dat de natuurlijke mortaliteit plaatsvindt in de winter ná het afschot, dan kan [2b] vervangen worden door de volgende vergelijking, met A het afschot:

$$- \quad N_{2F,t+1} \sim \text{Binomial}(N_{1F,t} - A_{2F,t}, s_{1F,t}) \quad [5b]$$

Op dezelfde manier kan [2c] worden gemodificeerd, behalve dan dat slechts het gecombineerde afschot van de twee categorieën 2F en 3F bekend is. Nu komt vergelijking [4] van pas, want deze kan wel eenvoudig worden aangepast:

$$- \quad N_{3F,t+1} \sim \text{Binomial}(N_{2F,t} + N_{3F,t} - A_{3F,t}, (N_{2F,t} s_{2F,t} + N_{3F,t} s_{3F,t}) / (N_{2F,t} + N_{3F,t})) \quad [5c]$$

Voor de kalveren moet nu de reproductie en de overleving worden gescheiden. Immers eerst vindt reproductie plaats, dan volgt afschot en tenslotte vindt er natuurlijke mortaliteit plaats. Met r_2 en r_3 de reproductiefactoren, dat wil zeggen het aantal kalveren per vrouwtje, en s_0 de overlevingsparameter van de kalveren volgt dan.

$$- N_{1F,t+1} \sim \text{Poisson}(s_{0F,t} (0.5 r_{2,t} N_{2F,t} + 0.5 r_{3,t} N_{3F,t} - A_{1F,t})) \quad [5a]$$

Merk op dat in het model zonder afschot de product parameter $b = r s_0$ werd gebruikt. Het mag duidelijk zijn dat de parameters s_{0F} , r_2 en r_3 slecht of niet identificeerbaar zijn. Daarom is het nu noodzakelijk om additionele veronderstellingen te doen, zoals bijvoorbeeld dat het aantal jongen per vrouwtje gelijk is aan 1 en dus dat $r_2=r_3=1$.

Verkeer

Net als het aandeel jacht wordt ook het aandeel verkeersslachtoffers als deterministisch beschouwd. Het inbrengen van verkeersslachtoffers in het model is lastiger omdat verkeersslachtoffers gedurende het gehele jaar vallen, dat wil zeggen zowel voor, tijdens als na de periode met natuurlijke mortaliteit. Als T , U en V de aantallen slachtoffers zijn in die drie perioden, dan kan het volgende schema worden gehanteerd, waarin N het aantal op de teldatum is:

Tabel 6

Definiëring van het aantal slachtoffers T , U en V in het model respectievelijk vóór (periode 1), tijdens (periode 2) en na (periode 3) de periode met natuurlijke mortaliteit.

Periode 1	Periode 2	Periode 3
Slachtoffers T	Slachtoffers U	Slachtoffers V
	Overleving s	
$N - T$	$s(N - T - \frac{1}{2}U) - \frac{1}{2}U$	$s(N - T - \frac{1}{2}U) - \frac{1}{2}U - V$

Het enige probleem is in periode 2 waarin mortaliteit en verkeersslachtoffers gelijktijdig plaatsvinden. Dit is opgelost door te veronderstellen dat de helft van deze slachtoffers vóór de overleving plaatsvindt en de helft erna. Dit schema impliceert dat er feitelijk twee perioden worden verondersteld, namelijk een periode vóór overleving met aantal slachtoffers $(T + \frac{1}{2}U)$ en een periode ná overleving met slachtoffers $(\frac{1}{2}U + V)$. Voor de gegevens van de Veluwe geldt dat in de huidige data slechts de som $(T+U+V)$ beschikbaar is, hoewel de onderliggende data wel een uitsplitsing toelaten. Aangezien het aantal verkeersslachtoffers gering is ten opzichte van het afschot voor de Veluwe-data, is nu gekozen voor een eenvoudige benadering waarin verondersteld wordt dat alle verkeersslachtoffers vóór de overleving vallen. Dan kunnen de vergelijkingen [5] gebruikt worden waarin nu A de som is van afschot en verkeer.

6.3 Uitbreidingen van het state-space model

Er zijn vele mogelijkheden om het bovenstaande state-space model uit te breiden. Hieronder worden een aantal mogelijkheden besproken.

Parametrisering

Een alternatieve parametrisering voor de survival parameters wordt gegeven door $\text{logit}(s) = \alpha$ waarbij nu voor α een prior gespecificeerd moet worden. De logit transformatie zorgt ervoor dat de survival parameter in het

interval (0,1) blijft liggen. Het is gangbaar als prior voor α een normale verdeling met gemiddelde 0 en zekere variantie te gebruiken. De grootte van de variantie is hierbij cruciaal omdat zeer grote varianties zorgen voor een survival dicht in de buurt van de 0 of van de 1; dit wordt ook wel een badkuip-verdeling genoemd. Dat zou dan sterk afwijken van een homogene prior voor de survival parameter zelf. Een standaardafwijking van 10 voor de prior lijkt voldoende breed zonder al teveel nadruk op de 0 of de 1. Dit geeft aan dat de *a priori* verdeling van een parameter op verschillende manieren gespecificeerd kan worden. Dit kan verschillende *a posteriori* verdelingen geven, vooral als er onvoldoende informatie in de data zit over een parameter.

Schatten van de bias

Een belangrijke vraag is of de data informatie bevatten over het wel of niet onderschatten van de aantallen. Anders geformuleerd, hebbende tellingen een systematische bias. Dit kan gemodelleerd worden door de introductie van een bias parameter, zeg B. Het deel van de populatie dat geteld wordt is dan niet N maar $B \times N$ en het meetfout model kan dan als volgt worden gespecificeerd, met Z_t het deel van de populatie dat geteld wordt op tijdstip t:

$$- \quad Z_t = B N_t \quad Y_t \sim \text{Poisson}(Z_t)$$

Op voorhand is het duidelijk dat het onwaarschijnlijk is dat de parameter B identificeerbaar is. Immers hogere aantallen N_t (startend vanuit een hoger aantal N_1) kunnen gecompenseerd worden door een lagere waarde voor B.

Overleving afhankelijk van co-variabelen

De survival kan afhangen van co-variabelen zoals jaar en mast. Als X een dergelijke co-variabele is, dan kan het effect van X op bijvoorbeeld s_0 als volgt worden gemodelleerd:

$$- \quad \text{logit}(s_0) = \beta_0 + \beta_1 X$$

Hierin zorgt de logit functie ervoor dat de survival parameter in het interval (0,1) blijft. In een Bayesiaanse context zijn dan *a priori* verdelingen voor de parameters β_0 en β_1 nodig en het is gebruikelijk om hiervoor brede normale verdelingen met gemiddelde 0 te nemen. Voor de standaardafwijking van de prior kan weer 10 worden genomen.

Overleving afhankelijk van geslacht

Dit kan op verschillende manieren worden geparametriseerd. Geslacht kan gezien worden als een co-variabele X, zoals hierboven, waarbij vrouwen bijvoorbeeld de waarde $X=0$ krijgen en mannen de waarde $X=1$. De parameter β_1 in het model $\text{logit}(s_0) = \beta_0 + \beta_1 X$ representeert dan het verschil tussen mannen en vrouwen. Een 'bayesiaanse toets' op het verschil wordt dan verkregen door te kijken of het posterior interval voor β_1 de waarde 0 bevat. Een alternatieve meer directe parametrisering is door verschillende survival parameters s_M en s_F in het model op te nemen en dan de posterior van het verschil ($s_M - s_F$) te bewaren. Dit heeft als mogelijk voordeel dat dan uniforme priors tussen 0 en 1 kunnen worden genomen.

7 Resultaten

7.1 Edelhert Veluwe

Meetfout

Omdat de jaargangen elkaar opvolgen moet aan de volgende voorwaarden worden voldaan:

$$\begin{aligned} - N_{2F,t+1} &\leq N_{1F,t} - A_{2F,t} - V_{2F,t} \\ - N_{3F,t+1} &\leq N_{2F,t} + N_{3F,t} - A_{3F,t} - V_{3F,t} \end{aligned}$$

Onder de veronderstelling dat de tellingen Y de werkelijke onderliggende stand N representeren kan gekeken worden of aan beide voorwaarden is voldaan voor de tellingen Y . Dus of voldaan wordt aan

$$\begin{aligned} - Y_{2F,t+1} &\leq Y_{1F,t} - A_{2F,t} - V_{2F,t} & (= m_{2F,t+1}) \\ - Y_{3F,t+1} &\leq Y_{2F,t} + N_{3F,t} - A_{3F,t} - V_{3F,t} & (= m_{3F,t+1}) \end{aligned}$$

In Appendices A1-A7 zijn de resultaten hiervan opgenomen (de laatste zes kolommen 'f' komen later ter sprake). De kolommen 'd' in de Appendices zijn de verschillen tussen het maximale aantal 'm' op basis van de gegevens van het voorgaande jaar en het getelde aantal 'y', bijvoorbeeld $d_{2F,t} = m_{2F,t} - Y_{2F,t}$. Als niet aan bovenstaande voorwaarde is voldaan, dan is dit verschil negatief.

Een voorbeeld kan dit verduidelijken: in gebied NW, zie appendix A1, zijn in 2010 20 dieren in categorie 2F en 104 in categorie 3F geteld. Deze dieren behoren in 2011 beide tot categorie 3F en dat zijn er in totaal 124. De som van het afschot en de verkeersslachtoffers voor deze categorie is gelijk aan 47, dus het maximale aantal dieren in 2011 is dan gelijk aan $124 - 47 = 77$. Dit getal staat in kolom 'm3F'. Het verschil tussen het getelde aantal (163) en het maximale aantal (77) is gelijk aan -86 en dit aantal staat in kolom 'd3F'. Er zijn in 2011 dus veel meer hinds (3F) geteld dan op basis van de gegevens van 2010 maximaal verwacht mocht worden. Dit wordt mede veroorzaakt door meetfouten. Onder de aanname dat het afschot en de (lage aantallen) verkeersslachtoffers correct zijn, zijn dit meetfouten in de tellingen. In het genoemde voorbeeld zou het kunnen zijn dat de aantallen in 2010 hoger liggen dan de telling en in 2011 juist lager. Bijvoorbeeld omdat in 2010 hinds zijn gemist en in 2011 hinds juist dubbel zijn geteld.

Het percentage negatieve verschillen, uitgerekend op twee verschillende manieren, in de verschillende appendices is opgenomen in onderstaande tabel 7. De linker kolom in tabel 7 geeft het percentage als alle negatieve verschillen worden geteld. De rechter kolom in tabel 7 houdt rekening met Poisson meetfout in de aantallen.

Voorbeeld met en zonder Poisson meetfout

Als bijvoorbeeld het maximale aantal volgens het voorgaande jaar gelijk is aan V en het waargenomen aantal is gelijk aan A , dan wordt alleen die verschillen geteld waarvoor geldt dat $P(x \geq A | x \sim \text{Poisson}(V)) < 5\%$. Bijvoorbeeld voor $V=100$ en $A=105$ dan is deze kans gelijk aan 0.28 en wordt dit verschil niet meegeteld. Als echter $A=120$, dan is de bijbehorende kans gelijk aan 0.02 en wordt het verschil wel meegeteld. De veronderstelling bij deze berekeningswijze is dat er sprake is van een Poisson meetfout.

Tabel 7

Percentage negatieve verschillen tussen het maximale aantal dieren wat kon worden verwacht op basis van de gegevens van het voorafgaande jaar en het feitelijk getelde aantal dieren in een bepaald jaar, per geslachts- en leeftijdscategorie en per leefgebied. Bijvoorbeeld in 50% van de tellingen is er een verschil tussen wat je telt en wat je had verwacht.

Gebied	Percentage negatieve verschillen				Idem, rekening houdend met Poisson meetfout			
	2F	3F	2M	3M	2F	3F	2M	3M
NW	35	50	54	42	12	12	31	19
NO	38	62	88	69	8	27	62	23
MI	77	65	77	50	23	19	46	19
ZW	88	48	65	58	31	12	19	15
ZO	73	72	81	69	35	40	50	42
DHV	84	57	40	68	32	14	15	16
Alle gebieden	81	62	88	73	50	46	65	46

Voor alle categorieën zijn de percentages hoog en enigszins wisselend van gebied tot gebied. In werkelijkheid zijn de percentages nog hoger omdat in deze berekening nog geen rekening gehouden is met natuurlijke mortaliteit. Naast de geschatte aantallen zijn er in de laatste jaren ook systematische schemertellingen uitgevoerd. Deze zijn opgenomen in Appendix B, tezamen met de geschatte aantallen. Merk op dat slechts vier categorieën worden onderscheiden: kalveren, de som van smaldieren en hinds, spitsers en tenslotte herten. Grafieken van de geschatte aantallen en het gemiddelde van de twee schemertellingen zijn ook opgenomen in Appendix B.

De afschotgegevens van het gebied DHV zijn niet compleet, zie ook Appendix A6. De ontbrekende afschotgegevens zijn vervangen door gefitte waarden volgens een log-linear model met de factoren gebied en jaar (analoog aan het gebruikelijke model voor vogeltellingen). Ontbrekende tellingen zijn geen probleem voor het model.

De vergelijkingen [5b] en [5c] leggen restricties op aan de beginwaarden voor N_2 en N_3 in de Bayesiaanse analyse. Aangezien de data zelf niet voldoen aan deze restricties is een ingewikkelde procedure gevolgd om beginwaarden voor de Bayesiaanse analyse te vinden. De verschillen tussen de gevonden beginwaarden voor N en de tellingen Y zelf zijn zeer groot, vooral voor de 3-jarige categorie. Het iteratieve Bayesiaanse algoritme moet daarom ruim de tijd krijgen om weg te komen van deze beginwaarden. Vandaar dat een burn-in van 50.000 iteraties wordt gebruikt, gevolgd door 20.000 trekkingen uit de posterior. Met Poisson-verdelingen voor het meetfout model, gelijke survival parameters voor de mannen en vrouwen en onder de veronderstelling dat het aantal kalveren per vrouwtje gelijk is aan 1 (dus $r_2=r_3=1$), worden de volgende resultaten verkregen (tabel 8).

Tabel 8

Resultaat van de Bayesiaanse analyse voor de bepaling van de overlevingskans 's' per leeftijdscategorie voor edelherten op de Veluwe (met Poisson verdelingen voor het meetfout model, gelijke survival parameters voor de mannen en vrouwen en onder de veronderstelling dat het aantal kalveren per vrouwtje gelijk is aan 1 (dus $r_2=r_3=1$))

Par	Gebied NW	Gebied NO	Gebied MI	Gebied ZW
s_0	0.872 (0.803,0.944)	0.993 (0.976,1.000)	0.991 (0.969,1.000)	0.988 (0.960,1.000)
s_1	0.980 (0.945,0.998)	0.996 (0.990,1.000)	0.997 (0.990,1.000)	0.996 (0.987,1.000)
s_3	0.972 (0.954,0.990)	0.999 (0.995,1.000)	0.998 (0.995,1.000)	0.998 (0.994,1.000)

Par	Gebied ZO	Gebied DHV	Alle gebieden
s_0	0.995 (0.983,1.000)	0.946 (0.880,0.996)	0.998 (0.992,1.000)
s_1	0.999 (0.996,1.000)	0.991 (0.974,0.999)	0.999 (0.999,1.000)
s_3	0.999 (0.998,1.000)	0.997 (0.989,1.000)	1.000 (0.999,1.000)

De survival parameters s_1 en s_3 zijn zeer hoog, dit impliceert dat na het afschot nagenoeg alle dieren zouden overleven. De waarde voor s_0 is enigszins arbitrair omdat deze afhangt van de gekozen vaste waarde voor r_2 en r_3 . Merk op dat de schatting voor s_0 gelimiteerd wordt door de *a priori* kansverdeling voor deze parameter waarvoor een uniforme verdeling tussen 0 en 1 is gebruikt. Als de waarde $r=1$ realistisch is, dan geeft de analyse aan dat, met uitzondering van het gebied NW, ook de kalveren een zeer hoge survival s_0 hebben. Tevens zijn na de analyse posteriors beschikbaar voor de onderliggende aantallen N_1 , N_2 en N_3 . De gemiddelden van deze posteriors zijn gegeven in de kolommen 'f' in Appendices A en tevens grafisch in Appendices D. De figuren laten zien dat er regelmatig grote discrepanties zijn tussen de waargenomen aantallen Y en de gemodelleerde aantallen N. Ook geldt vaak dat de gemodelleerde aantallen consequent boven de waarnemingen liggen, zodat er geen sprake lijkt te zijn van een meetfout die soms hogere en soms lagere aantallen geeft. Dit wordt waarschijnlijk veroorzaakt door de restricties waaraan de data Y zelf niet voldoen, maar waaraan de gemodelleerde aantallen N wel (moeten) voldoen. Het zou kunnen dat dit een indicatie is dat de tellingen te laag zijn. Een tweede analyse met $r_2=r_3=1.2$ geeft nauwelijks verschillende posteriors voor N_1 , N_2 en N_3 . De gemiddelden van de posteriors voor N_1 , N_2 en N_3 kunnen als nieuwe beginwaarden worden gebruikt; dat geeft voor alle gebieden vergelijkbare resultaten, ook als andere beginwaarden voor de survival parameters worden gebruikt. Dat impliceert dat de resultaten vrij robuust lijken te zijn.

Het meetfout model kan de resultaten beïnvloeden, Daarom is ook de normale verdeling gebruikt voor het meetfout model, en wel met variantie 10 voor de categorieën 1F, 2F, 1M en 2M, en 100 voor 3F en 3M. Er is gekozen voor een hogere variantie voor 3F en 3M omdat de aantallen in deze categorieën hoger zijn. Verder zijn de gekozen waarden arbitrair. De resultaten zijn dan, met $r_2=r_3=1$, als volgt (tabel 9).

Tabel 9

Resultaat van de Bayesiaanse analyse voor de bepaling van de overlevingskansen 's' per leeftijdscategorie voor edelherten op de Veluwe met normale verdeling voor het meetfout model, gelijke survival parameters voor de mannen en vrouwen en onder de veronderstelling dat het aantal kalveren per vrouwtje gelijk is aan 1 (dus $r_2=r_3=1$). Voor gebied MI chrashed het OpenBugs programma.

Par	Gebied NW	Gebied NO	Gebied MI	Gebied ZW
s ₀	0.772 (0.709,0.839)	0.992 (0.972,1.000)		0.982 (0.942,0.999)
s ₁	0.985 (0.962,0.999)	0.998 (0.994,1.000)		0.998 (0.993,1.000)
s ₃	0.995 (0.985,1.000)	0.999 (0.998,1.000)		0.999 (0.997,1.000)

Par	Gebied ZO	Gebied DHV	Alle gebieden
s ₀	0.941 (0.887,0.990)	0.922 (0.854,0.986)	0.905 (0.886,0.923)
s ₁	0.999 (0.998,1.000)	0.995 (0.987,1.000)	1.000 (1.000,1.000)
s ₃	1.000 (0.999,1.000)	0.998 (0.994,1.000)	1.000 (1.000,1.000)

Alleen voor de parameter s₀ geeft dit wat afwijkende resultaten, vooral voor de gebieden NO, ZO en voor de categorie 'Alle gebieden'. Andere beginwaarden geven voor deze gebieden ook enigszins afwijkende resultaten.

Leefgebied NW

Het is goed mogelijk dat enkele waarnemingen een grote invloed hebben op de resultaten. Daarom is voor het gebied NW het model nogmaals aangepast aan de jaren tot en met 2004, waarbij de jaren met de grootste discrepanties worden weggelaten (zie Appendix A1). De resultaten, met $r_2=r_3=1$, zijn dan als volgt (tabel 10).

Tabel 10

Resultaat van de Bayesiaanse analyse voor de bepaling van de overlevingskansen 's' per leeftijdscategorie voor edelherten in leefgebied NW op de Veluwe t/m het jaar 2004 en met weglaten van jaren met de grootste discrepanties, met Poison verdeling voor het meetfout model, gelijke survival parameters voor de mannen en vrouwen en onder de veronderstelling dat het aantal kalveren per vrouwtje gelijk is aan 1 (dus $r_2=r_3=1$)).

Par	Gebied NW
s ₀	0.760 (0.676,0.852)
s ₁	0.866 (0.767,0.959)
s ₃	0.947 (0.904,0.987)

De schattingen van de overlevingskansen zijn nu beduidend lager. In Appendix E1 zijn de gemiddelden van de posteriors voor N₁, N₂ en N₃ weergegeven. Deze volgen de data goed.

7.1.1 Modeluitbreidingen

Parametrisering leefgebied NW

Voor de NW-data tot en met 2004 (na dat jaar gaan de gefitte en waargenomen aantallen sterk uiteen lopen voor adulte en subadulte dieren) is nagegaan of de resultaten met de alternatieve parametrisering $\text{logit}(s_i) = \alpha_i$ afhangen van de variantie voor de a priori verdeling van α . De resultaten van deze exercitie zijn weergegeven in onderstaande tabel (tabel 11).

Tabel 11

Analyse data leefgebied NW tot en met 2004. Nagegaan is of de resultaten met de alternatieve parametrisering $\text{logit}(s_i) = \alpha_i$ afhangen van de variantie voor de a priori verdeling van α .

Par	Variantie 10	Variantie 100	Variantie 10^4	Variantie 10^8
s_0	0.761 (0.676,0.853)	0.764 (0.676,0.862)	0.772 (0.681,0.874)	0.793 (0.694,0.895)
s_1	0.869 (0.777,0.957)	0.865 (0.758,0.971)	0.845 (0.725,0.977)	0.778 (0.707,0.938)
s_3	0.945 (0.905,0.983)	0.949 (0.901,0.994)	0.958 (0.901,1.000)	0.989 (0.919,1.000)

Hieruit kan geconcludeerd worden dat de resultaten pas gaan afwijken bij zeer grote varianties.

Schatten van bias leefgebied NW

Het model inclusief bias is toegepast op de NW data tot en met 2004. Als prior voor de bias parameter B is genomen een uniforme verdeling tussen 0 en 100. Dit model resulteert in een schatting van 0.230 (0.163, 0.322) voor de bias parameter B. Dat zou impliceren dat slechts een kwart van de populatie wordt geteld en dat lijkt zeer onwaarschijnlijk. Het is opvallend dat het betrouwbaarheidsinterval voor B vrij nauw is. Blijkbaar zijn deze waarden voor B zodanig dat het model 'zich thuis voelt' bij de data.

Overleving afhankelijk van co-variabelen alle leefgebieden

Voor alle leefgebieden is nagegaan of de overlevingsparameters afhangen van het jaar, oftewel of er sprake is van een dalende dan wel stijgende overleving. De gebruikte parametrisering voor de drie overlevingsparameters is $\text{logit}(s_i) = \alpha_i + \beta_i(\text{jaar} - 1994)$. De enigszins arbitraire verschuiving van de tijd zorgt ervoor dat de parameters α_i en β_i minder gecorreleerd zijn. De parameter β_i geeft nu aan of er een relatie is tussen de overleving s_i en de tijd. Indien het interval voor deze parameter de 0 omvat, dan is er geen duidelijke relatie met de tijd. De gemiddelden van de posteriors en de 95% posterior intervallen voor β_i zijn gegeven in onderstaande tabel 12.

Tabel 12

Verandering van de overlevingsparameters 's' in de loop van de tijd, aangegeven met de gemiddelden van de posteriors en de 95% posterior intervallen voor β . Indien het interval voor deze parameter de 0 omvat, dan is er geen duidelijke relatie met de tijd.

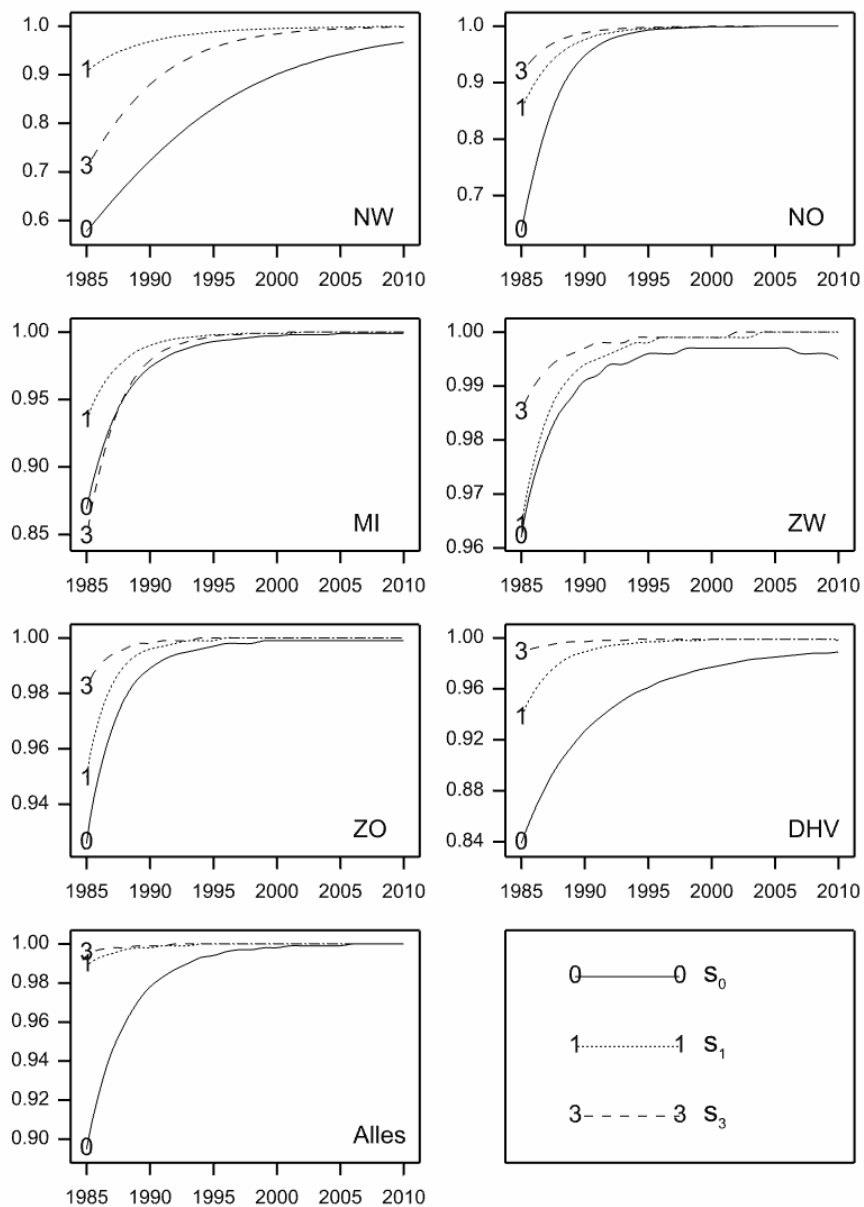
Par	Gebied NW	Gebied NO	Gebied MI	Gebied ZW
β_0	0.130 (0.072,0.208)	0.505 (0.220,0.901)	0.327 (-0.091,0.874)	0.199 (-0.220,0.763)
β_1	0.265 (0.058,0.697)	0.407 (0.147,0.772)	0.377 (0.055,0.815)	0.351 (-0.001,0.858)
β_3	0.220 (0.161,0.292)	0.381 (0.035,0.748)	0.428 (0.191,0.744)	0.248 (-0.141,0.734)

Par	Gebied ZO	Gebied DHV	Alle gebieden
β_0	0.316 (-0.115,0.844)	0.187 (-0.074,0.649)	0.343 (0.102,0.737)
β_1	0.489 (0.087,0.990)	0.365 (-0.002,0.865)	0.363 (0.055,0.786)
β_3	0.360 (-0.064,0.906)	0.186 (-0.222,0.725)	0.303 (-0.047,0.721)

Hieruit kan het volgende worden geconcludeerd voor de aparte gebieden:

- NW: zowel s_0 , s_1 als s_3 hangen af van het jaar, met toenemende overleving in de tijd.
 NO: zowel s_0 , s_1 als s_3 hangen af van het jaar, met toenemende overleving in de tijd.
 MI: s_1 en s_3 hangen af van het jaar met toenemende overleving.
 ZW: er is een aanwijzing dat s_1 afhangt van het jaar.
 ZO: s_1 hangt af van het jaar met toenemende overleving.
 DHV: s_0 en s_1 hangen af van het jaar met toenemende overleving.

Het gemiddelde van de posteriors voor de survival parameters als functie van de tijd is weergegeven in figuur 10. Hieruit blijkt dat, met uitzondering van NW, de overleving tussen 1985 en 1995 stijgt en daarna stabiliseert op een waarde dicht bij de één.



Figuur 10

Gemiddelde waarde van de posteriors voor de survival parameters als functie van de tijd.

Overleving afhankelijk van geslacht

Ook is nagegaan of de overleving verschilt tussen mannelijke en vrouwelijke dieren. Daarvoor zijn separate overlevingsparameters in het model geïntroduceerd elk met een uniforme prior tussen 0 en 1. Door niet alleen de posterior trekkingen van de overlevingsparameters te monitoren in de Bayesiaanse analyse, maar ook de verschillen tussen mannen en vrouwen voor elke leeftijdscategorie, kan een uitspraak gedaan worden over de verschillen (tabel 13).

Tabel 13

Overleving van edelherten op de Veluwe uitgesplitst naar mannen en vrouwen met intervallen voor het verschil 'd' tussen mannen en vrouwen. Een negatief verschil geeft aan dat de vrouwen een hogere overleving hebben dan de mannen.

Par	Gebied NW	Gebied NO	Gebied MI	Gebied ZW
s_{M0}	0.765 (0.688,0.846)	0.894 (0.819,0.971)	0.973 (0.921,1.000)	0.975 (0.924,0.999)
s_{M1}	0.969 (0.914,0.998)	0.987 (0.962,0.999)	0.995 (0.983,1.000)	0.991 (0.974,0.999)
s_{M3}	0.965 (0.937,0.993)	0.991 (0.973,1.000)	0.996 (0.988,1.000)	0.995 (0.983,1.000)
s_{F0}	0.961 (0.893,0.999)	0.995 (0.981,1.000)	0.990 (0.964,1.000)	0.985 (0.949,1.000)
s_{F1}	0.981 (0.943,0.999)	0.997 (0.991,1.000)	0.995 (0.985,1.000)	0.995 (0.983,1.000)
s_{F3}	0.979 (0.959,0.997)	0.999 (0.996,1.000)	0.998 (0.992,1.000)	0.998 (0.991,1.000)
d_0	-0.196 (-0.282,-0.103)	-0.101 (-0.176,-0.023)	-0.017 (-0.070,0.021)	-0.010 (-0.064,0.035)
d_1	-0.012 (-0.072,0.038)	-0.010 (-0.036,0.004)	-0.001 (-0.013,0.011)	-0.003 (-0.022,0.012)
d_3	-0.014 (-0.047,0.019)	-0.008 (-0.026,0.001)	-0.001 (-0.011,0.006)	-0.003 (-0.015,0.007)

Par	Gebied ZO	Gebied DHV	Alle gebieden
s_{M0}	0.941 (0.885,0.991)	0.981 (0.938,0.999)	0.966 (0.934,0.994)
s_{M1}	0.997 (0.990,1.000)	0.995 (0.984,1.000)	0.999 (0.997,1.000)
s_{M3}	0.999 (0.996,1.000)	0.998 (0.992,1.000)	0.999 (0.998,1.000)
s_{F0}	0.996 (0.985,1.000)	0.811 (0.729,0.899)	0.998 (0.993,1.000)
s_{F1}	0.998 (0.995,1.000)	0.961 (0.907,0.996)	0.999 (0.998,1.000)
s_{F3}	0.999 (0.997,1.000)	0.989 (0.968,1.000)	1.000 (0.999,1.000)
d_0	-0.055 (-0.111,-0.004)	0.170 (0.079,0.255)	-0.033 (-0.064,-0.004)
d_1	-0.001 (-0.008,0.003)	0.034 (-0.003,0.089)	0.000 (-0.003,0.002)
d_3	0.000 (-0.004,0.002)	0.009 (-0.003,0.030)	0.000 (-0.001,0.001)

Voor gebied NW is er een duidelijk aanwijzing dat de mannelijke kalveren een lagere overleving hebben dan de vrouwelijke kalveren, immers het interval voor d_0 omvat niet de 0. Hetzelfde kan geconcludeerd worden voor de gebieden NO en ZO en alle gebieden tezamen. Gebied DHV laat juist een hogere overleving zien voor de mannelijke kalveren. Voor de beide andere overlevingsparameters, s_1 en s_3 , zijn er geen aanwijzingen voor verschillen tussen mannelijke en vrouwelijke dieren.

7.2 Ree Veluwe

De dataset

Er zijn ree-tellingen beschikbaar voor negen leefgebieden (figuur 7).

De gegevens beslaan, afhankelijk van het leefgebied, 12 tot en met 16 jaar. In de tellingen wordt onderscheid gemaakt tussen twee jaargangen (kalveren en volwassenen), voor zowel bokken als geiten. Het afschot maakt een onderscheid in drie jaargangen waarbij voor de kalveren geen onderscheid gemaakt wordt tussen bokken en geiten. Het verkeer maakt een onderscheid tussen twee jaargangen waarbij weer de mannelijk en vrouwelijke kalveren niet separaat gegeven zijn. De data zijn ook niet helemaal compleet, dat wil zeggen dat sommige jaargangen ontbreken. Na enige bewerkingen, waaronder het op nul stellen van ontbrekende afschot- en verkeersgegevens en het inschatten van ontbrekende tellingen, zijn de data tot complete set gemaakt. Ook voor deze dataset is gecontroleerd of de noodzakelijke restricties, zoals golden bij het edelhert, ook gelden en ook voor ree geldt dat aan de restricties niet altijd is voldaan.

Het populatie dynamisch model

Omdat de tellingen én de verkeersslachtoffers slechts betrekking hebben op twee jaargangen is een populatie dynamisch model aangepast met twee jaargangen. Daartoe is het afschot van mannelijke (spitsers) en vrouwelijke (smalreeën) jaarlingen toegevoegd aan het afschot van de volwassen reeën. Het afschot en de verkeersslachtoffers van de kalveren zijn in gelijke mate verdeeld over mannen en vrouwen. Het model voor de vrouwelijke reeën wordt dan gegeven door (met een vergelijkbaar model voor de mannelijke dieren):

- $N_{1F,t+1} \sim \text{Poisson}(s_{0F,t} (0.5 r_{1,t} N_{2F,t} - A_{1F,t}))$
- $N_{2F,t+1} \sim \text{Binomial}(N_{1F,t} + N_{2F,t} - A_{2F,t}, s_{1F,t})$

Hierin is A weer de som van het afschot en de verkeersslachtoffers.

Overlevingskansen

Opnieuw kan de reproductie parameter r_1 slecht onderscheiden worden van de overlevingsparameter s_{0F} en daarom wordt wederom verondersteld $r_1=1$. Als we verder veronderstellen dat de overleving van de vrouwen en mannen gelijk zijn, dan krijgen we schattingen voor de verschillende leefgebieden als in tabel 14.

Tabel 14

Resultaat van de Bayesiaanse analyse voor de bepaling van de overlevingskansen 's' per leeftijdscategorie (kalf s_0 en volwassen s_1) voor reeën per leefgebied op de Veluwe.

Par	Gebied 1	Gebied 2	Gebied 3
s_0	0.993 (0.975,1.000)	0.839 (0.765,0.918)	0.930 (0.869,0.988)
s_1	0.844 (0.832,0.856)	0.883 (0.862,0.903)	0.843 (0.828,0.859)
Par	Gebied 4	Gebied 5	Gebied 6
s_0	0.762 (0.663,0.870)	0.812 (0.714,0.918)	0.549 (0.505,0.596)
s_1	0.940 (0.910,0.967)	0.894 (0.866,0.921)	0.864 (0.849,0.878)
Par	Gebied 7	Gebied 8	Gebied DHV
s_0	0.806 (0.756,0.859)	0.938 (0.839,0.997)	0.620 (0.553,0.690)
s_1	0.827 (0.813,0.841)	0.972 (0.943,0.995)	0.786 (0.764,0.808)

De modeluitkomst toont veel geografische variatie in overlevingskansen van reeën, vooral van kalveren. Afhankelijk van het leefgebied blijkt de overlevingskans s_0 voor kalveren te liggen tussen 0,55 en 0,99. Bij de volwassen dieren zijn de geografische verschillen minder groot: de s_1 beweegt zich tussen 0,79 en 0,97.

Jaarpatronen in overlevingskansen

Vervolgens is nagegaan of de survival parameters s_0 en s_1 afhangen van het jaar via een logistische curve. Voor de regressieparameter voor jaar worden onderstaande resultaten verkregen (tabel 15).

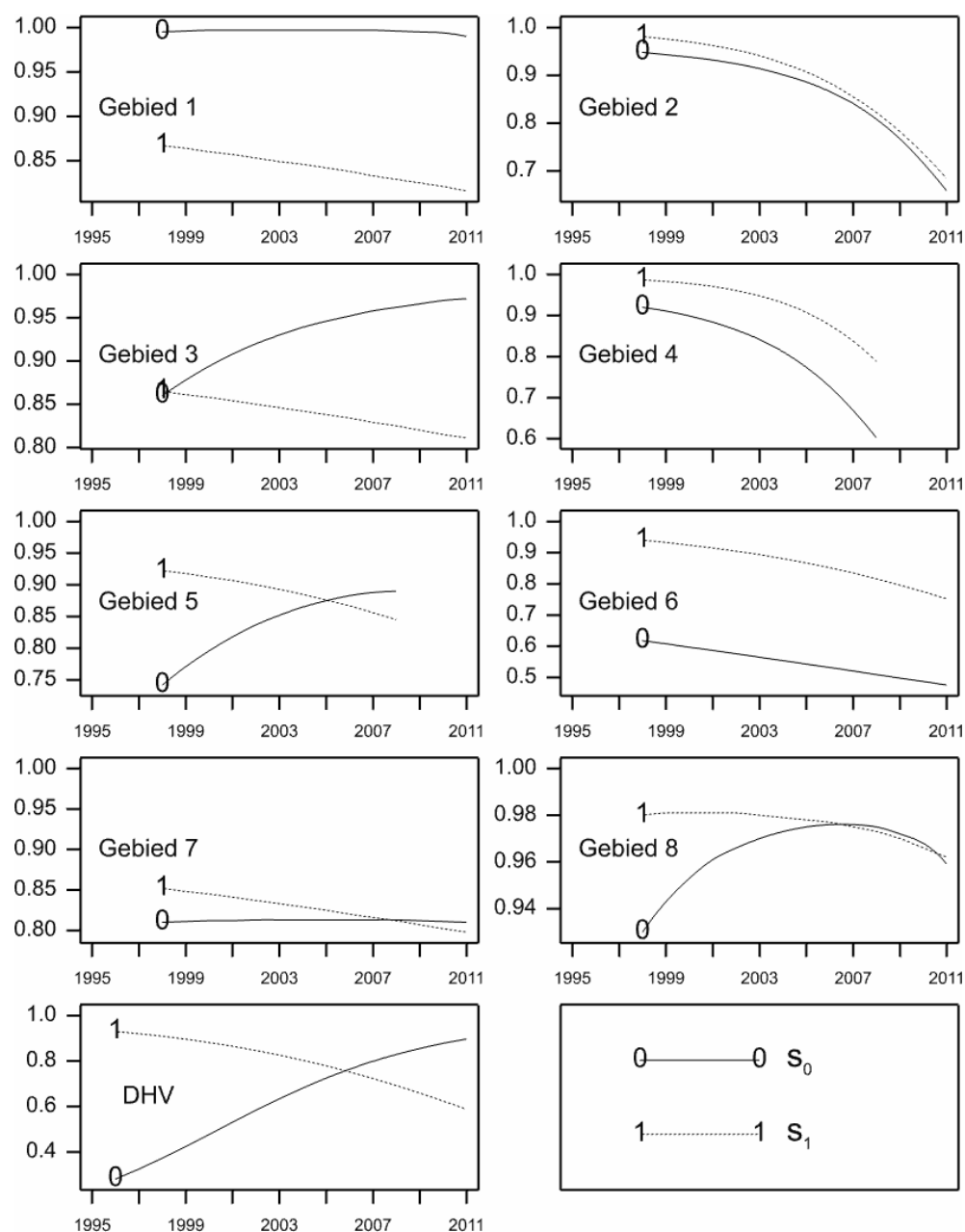
Tabel 15

Regressie-coëfficiënten β_0 en β_1 van het effect van 'jaar' op de overlevingskans voor respectievelijk kalveren en volwassen reeën per leefgebied op de Veluwe.

Par	Gebied 1	Gebied 2	Gebied 3
β_0	-0.148 (-0.999,0.528)	-0.262 (-0.749,0.031)	0.146 (-0.098,0.378)
β_1	-0.030 (-0.057,-0.003)	-0.251 (-0.341,-0.173)	-0.031 (-0.060,-0.002)
Par	Gebied 4	Gebied 5	Gebied 6
β_0	-0.289 (-0.921,0.041)	0.104 (-0.548,0.468)	-0.045 (-0.093,0.002)
β_1	-0.323 (-0.518,-0.160)	-0.081 (-0.209,0.042)	-0.128 (-0.167,-0.089)
Par	Gebied 7	Gebied 8	Gebied DHV
β_0	0.000 (-0.082,0.080)	-0.025 (-0.960,0.603)	0.216 (0.123,0.326)
β_1	-0.030 (-0.055,-0.003)	-0.037 (-0.360,0.368)	-0.150 (-0.190,-0.113)

Daaruit blijkt dat er in alle gebieden, met uitzondering van 5 en 8, een aanwijzing is dat de overleving van volwassen reeën s_1 afneemt in de tijd. Alleen voor gebied DHV is er een duidelijke aanwijzing dat de overleving van kalveren s_0 toeneemt met de tijd.

Het gemiddelde van de posteriors voor de survival parameters als functie van de tijd is weergegeven in onderstaande grafiek (figuur 11). Daarbij moet bedacht worden dat alleen voor DHV er een aanwijzing is dat er daadwerkelijk een relatie is tussen s_0 en jaar; de grafieken lijken wat anders te suggereren omdat er geen betrouwbaarheidsgebieden om de curves zijn afgebeeld.



Figuur 11

Het gemiddelde van de posteriors voor de survival parameters als functie van de tijd voor reekalveren (0) en volwassen reeën (1). Alleen voor DHV is er een aanwijzing dat er daadwerkelijk een relatie is tussen s_0 en jaar.

Overleving en geslacht

Tenslotte is nagegaan of de overleving van reeën afhangt van het geslacht, geheel analoog aan de manier waarop dit uitgevoerd is voor het edelhert. In onderstaand tabel zijn opgenomen de overleving uitgesplitst naar mannen en vrouwen en tevens intervallen voor het verschil 'd' tussen mannen en vrouwen (tabel 16).

Tabel 16

Overleving van reeën op de Veluwe uitgesplitst naar mannen en vrouwen, met intervallen voor het verschil 'd' tussen mannen en vrouwen. Een negatief verschil geeft aan dat de vrouwen een hogere overleving hebben dan de mannen.

Par	Gebied 1	Gebied 2	Gebied 3
s_{MO}	0.988 (0.958,0.999)	0.821 (0.725,0.925)	0.942 (0.869,0.996)
s_{MI}	0.906 (0.886,0.925)	0.935 (0.901,0.966)	0.876 (0.853,0.900)
s_{FO}	0.985 (0.951,1.000)	0.841 (0.744,0.943)	0.905 (0.828,0.981)
s_{FI}	0.815 (0.799,0.830)	0.857 (0.830,0.884)	0.823 (0.803,0.844)
d_0	0.003 (-0.031,0.040)	-0.020 (-0.148,0.109)	0.038 (-0.057,0.129)
d_1	0.091 (0.067,0.116)	0.078 (0.035,0.120)	0.053 (0.022,0.084)
Par	Gebied 4	Gebied 5	Gebied 6
s_{MO}	0.864 (0.744,0.979)	0.823 (0.699,0.955)	0.545 (0.486,0.608)
s_{MI}	0.988 (0.963,0.999)	0.959 (0.916,0.993)	0.887 (0.864,0.909)
s_{FO}	0.647 (0.527,0.779)	0.776 (0.651,0.913)	0.555 (0.495,0.619)
s_{FI}	0.907 (0.866,0.945)	0.857 (0.818,0.894)	0.847 (0.826,0.867)
d_0	0.218 (0.057,0.373)	0.047 (-0.120,0.211)	-0.010 (-0.091,0.071)
d_1	0.081 (0.037,0.125)	0.102 (0.046,0.155)	0.040 (0.010,0.070)
Par	Gebied 7	Gebied 8	Gebied DHV
s_{MO}	0.796 (0.730,0.864)	0.900 (0.772,0.993)	0.595 (0.509,0.688)
s_{MI}	0.859 (0.838,0.879)	0.976 (0.938,0.998)	0.787 (0.755,0.818)
s_{FO}	0.823 (0.757,0.892)	0.943 (0.836,0.998)	0.646 (0.556,0.743)
s_{FI}	0.805 (0.786,0.823)	0.964 (0.926,0.994)	0.785 (0.754,0.814)
d_0	-0.027 (-0.113,0.060)	-0.044 (-0.184,0.092)	-0.051 (-0.171,0.070)
d_1	0.055 (0.027,0.082)	0.012 (-0.036,0.058)	0.002 (-0.041,0.045)

Er zijn sterke aanwijzingen dat in alle gebieden, met uitzondering van gebied 8 en gebied DHV, de overleving van mannelijke adulten hoger is dan van vrouwelijke adulten. Alleen voor gebied 4 is er een sterke aanwijzing dat ook de mannelijke kalveren een hogere overleving hebben.

7.3 Wild zwijn Veluwe

De dataset

De gegevens over wild zwijn beslaan 20 jaar. Deze soort is veel moeilijker te modelleren omdat er zowel aanwas plaatsvindt vóór als ná de teldatum. De aanwas is afhankelijk van de mast in het najaar daarvoor. Ook wordt aangenomen dat een nat voorjaar additionele sterfte van vooral biggen geeft. Een goed mast jaar gevolgd door gunstige weersomstandigheden in het voorjaar kan zeer veel biggen in de vroege zomer geven. De populatie-dynamica van het wild zwijn is dus zeer dynamisch door een directe reactie op gunstige dan wel ongunstige omstandigheden. Toch is een poging ondernomen om ook voor deze soort een state-space model te formuleren.

Het populatie-dynamisch model

Voor het wild zwijn worden drie jaargangen onderscheiden voor zowel mannen als vrouwen. Alleen de tellingen en verkeersslachtoffers van biggen (0-jarig) en overlopers (1-jarig) zijn samengevoegd voor mannen en vrouwen. Ook deze data zijn compleet gemaakt door het invullen van een 0 voor perioden met ontbrekende

verkeersslachtoffers en het verdelen van niet-gecodeerde verkeersslachtoffers over de verschillende categorieën. Vervolgens zijn de samengevoegde tellingen en verkeersslachtoffers van biggen en overlopers gelijkelijk verdeeld over de mannen en vrouwen. Dan zijn de data voor alle categorieën 1M, 2M, 3M, 1F, 2F en 3F bekend en kunnen de restricties worden gecontroleerd (geheel analoog aan het edelhert). Deze data zijn anders dan die voor edelhert of ree, omdat het getelde aantal biggen op de teldatum in de periode daarvoor geboren is; er worden dus echte 0-jarigen geteld. In het model moet rekening gehouden worden met aanwas na de teldatum, verder na-aanwas genoemd. Deze na-aanwas en de overleving van biggen zijn slecht identificeerbaar; een grotere na-aanwas kan gecompenseerd worden door een kleinere overleving en vice versa. Het is daarom noodzakelijk om veronderstellingen te doen over de na-aanwas of de overleving van biggen. Er is gekozen voor een vaste na-aanwas afhankelijk van de mast in het voorafgaande najaar en de droogte in het voorjaar. Daarbij zijn negen categorieën onderscheiden voor de na-aanwas die specificeren dat het aantal biggen per vrouwelijk wild zwijn, dus inclusief de biggen die al aanwezig zijn op de teldatum, gelijk is 1, 2, 3, 4, 6 of 8. Onder gunstige omstandigheden worden dus acht extra biggen per zeug na de teldatum geboren, terwijl dit onder ongunstige omstandigheden gelijk is aan 1. Het aantal 1-jarigen op een teldatum is dan de som van het getelde aantal biggen in het jaar daarvoor plus de na-aanwas. Het is noodzakelijk om in het model voor het wild zwijn de overleving in de winter af te laten hangen van het voedselaanbod zoals gespecificeerd door het mastjaar. Er wordt verder verondersteld dat er geen dichtheidsafhankelijkheid is, mogelijk een onjuiste aanname als de omstandigheden voor groei van de populatie gunstig zijn.

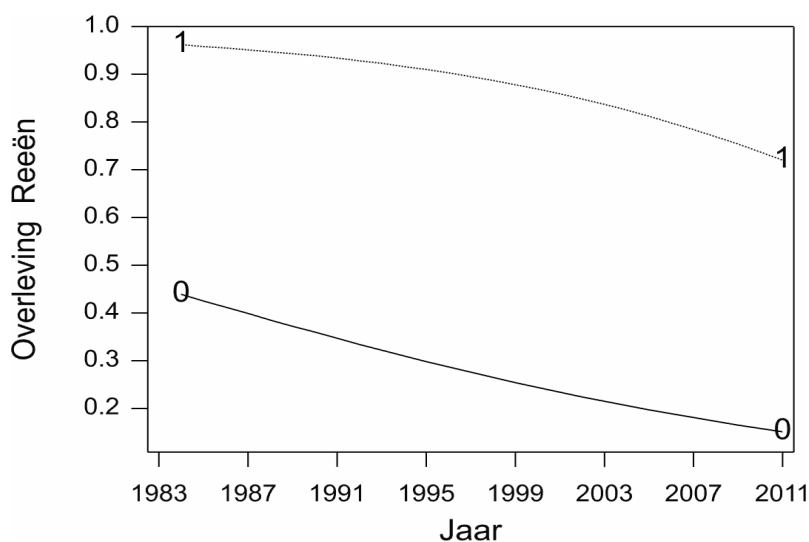
Er zijn verschillende pogingen ondernomen om een dergelijk model, inclusief allerlei simplificaties, aan te passen met behulp van OpenBugs, maar geen van deze pogingen kwam ook maar in de buurt van redelijke resultaten. Vooral het vinden van goede startwaarden voor het model lijkt een belangrijke bottleneck. Het MCMC algoritme leek in geen van de gevallen te convergeren, zelfs niet als zeer lange runs van 100.000 of meer werden gebruikt. Verdere pogingen om een state-space model voor het wild zwijn te fitten zijn daarna gestaakt.

7.4 Ree Amsterdamse Waterleiding Duinen

De dataset

Voor de Amsterdamse Waterleiding Duinen zijn tellingen beschikbaar van de periode 1969-1976 en ook vanaf 1983 tot heden. Deze laatste serie wordt hier geanalyseerd. De tellingen van de mannen zijn uitgesplitst naar kalveren, spitsers en adulten. De tellingen van de spitsers zijn gelijk aan 0, met uitzondering van één spitsers in 2009 en twee spitsers in 2010. De tellingen van de vrouwen zijn uitgesplitst naar kalveren en adulten. Daarnaast is er een categorie 'kalf onbekend' met alleen maar nullen, en een categorie 'onbekend' waarvan verondersteld mag worden dat dit adulten zijn.

Het percentage onbekende adulten, ten opzichte van de som van de mannelijke en vrouwelijke adulten, is maximaal 21% in 1975. In alle andere jaren is dit percentage 12% of kleiner. Aangezien de verhouding tussen mannelijke en vrouwelijke adulten *grasso modo* gelijk is aan één, zijn de onbekende adulten in gelijke mate verdeeld over mannen en vrouwen. Tevens zijn de weinige spitsers toegevoegd aan de mannelijke adulten. Er kan dan een model aangepast worden met twee jaargangen net zoals voor reeën op de Veluwe, met dien verstande dat er nu geen afschot of verkeersslachtoffers zijn. Opnieuw wordt aangenomen dat alle kalveren na de teldatum worden geboren. Onder de veronderstelling dat het aantal kalveren per vrouwelijke adult gelijk is aan 1 ($r_1=1$) worden de volgende schattingen verkregen voor de overlevingsparameters: $s_0=0.296$ (0.264, 0.330) en $s_1=0.846$ (0.832, 0.860). Er is een duidelijke aanwijzing dat zowel de overleving van de kalveren als die van de adulten afneemt in de tijd (figuur 12). Het 95% posterior interval voor de bijbehorende regressie parameters is gelijk aan (-0.084, -0.028) voor de kalveren en (-0.119, -0.055) voor de adulten.

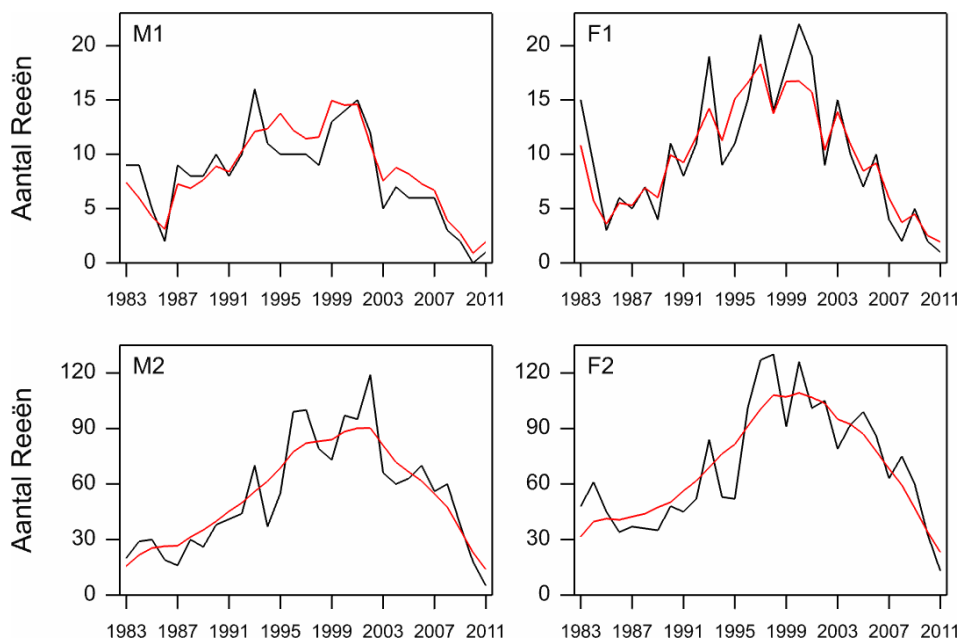


Figuur 12

Het gemiddelde van de posteriors voor de survival parameters als functie van de tijd voor reekalveren (0) en volwassen reeën (1) in de Amsterdamse Waterleidingduinen.

Overleving en geslacht

Er is geen aanwijzing dat de overleving van de mannen en vrouwen verschillend is. De intervallen voor de verschillen in overleving tussen mannen en vrouwen zijn (-0.120, 0.012) voor de kalveren en (-0.033, 0.030) voor de adulten. De fit van de modellen is goed. Voor het model met overleving afhankelijk van jaar zijn de waarnemingen (zwart) en gefitte waarden (rood) grafisch weergegeven voor de vier categorieën (figuur 13). Ook voor deze data geldt dat niet altijd voldaan wordt aan de voorwaarden die impliciet gesteld worden in het model zoals $Y_{2F,t+1} \leq Y_{1F,t} + Y_{2F,t}$. Er zijn ook plotselinge grote uitschieters, zoals te zien is in de grafiek.



Figuur 13

Waarnemingen (zwart) en gefitte waarden (rood) voor de aantallen van vier categorieën reeën in de Amsterdamse Waterleidingduinen.

7.5 Damhert Amsterdamse Waterleiding Duinen

De dataset

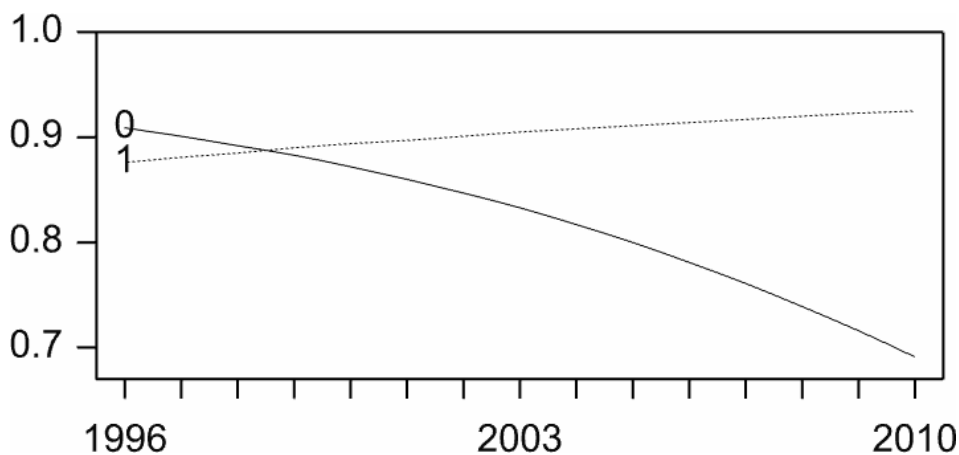
Voor het damhert zijn tellingen beschikbaar vanaf 1996. De uitsplitsing in jaargangen en geslacht is gelijk aan die voor ree. Een aantal gegevens in de dataset vallen op:

- 1) spitsers worden geteld vanaf 2005 en gaan dan opeens van 0 naar 69, terwijl het aantal mannelijke adulten min of meer gelijk blijft;
- 2) de categorie onbekende kalveren is in alle jaren gelijk aan 0 met uitzondering van vier in 2008 en 69 (!) in 2011;
- 3) het aantal onbekende adulten wisselt sterk van jaar met uitschieters 24% in 2001, 41% in 2010 en 39% in 2011;
- 4) de geslachtsverhouding (m:v) varieert tussen 0.49 en 1.60 voor de kalveren en 0.41 en 1.28 voor de adulten. In de meeste jaren zijn er meer vrouwen dan mannen.

We hebben de onbekenden gelijkelijk verdeeld over mannen en vrouwen. Het model met twee jaargangen kan dan worden aangepast. Er is geen afschot en ook zijn er geen verkeersslachtoffers.

Het populatie dynamisch model

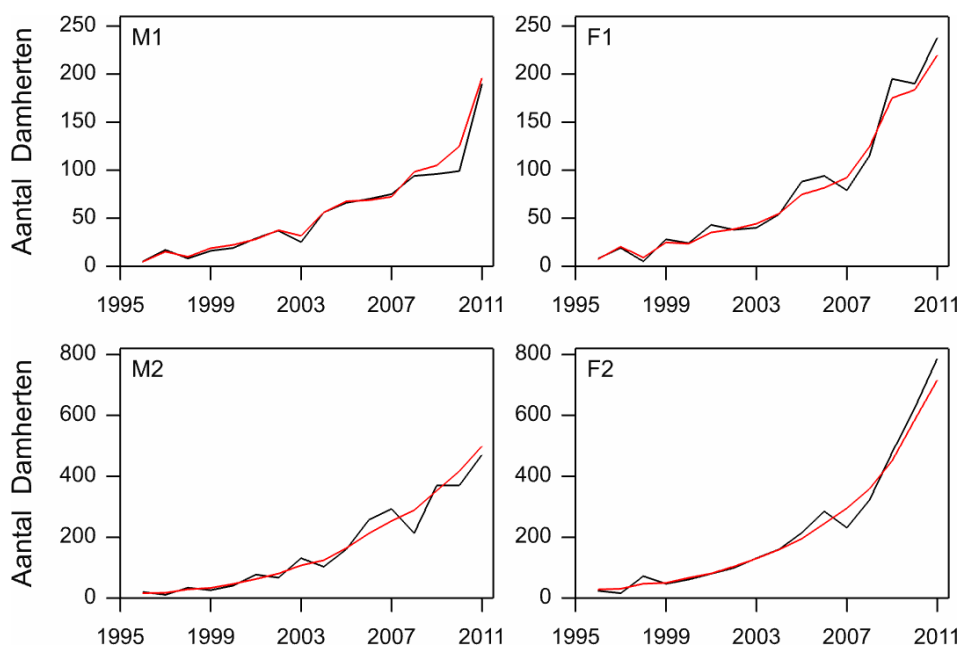
Onder de veronderstelling dat het aantal kalveren per vrouwtje gelijk is aan 1 ($r_1=1$) worden de volgende schattingen verkregen: $s_0=0.759$ (0.708, 0.812) en $s_1=0.915$ (0.900 0.930). Er is een duidelijke aanwijzing dat de overleving van de kalveren afneemt in de tijd van 0.91 in 1996 tot 0.69 in 2010 (figuur 13). Deze aanwijzing wordt bevestigd door de beheerder Waternet (persoonlijke mededeling dr. L. van Breukelen). De overleving van de adulten is constant.



Figuur 13

Het gemiddelde van de posteriors voor de survival parameters als functie van de tijd voor damhertkalveren (0) en volwassen damherten (1) in de Amsterdamse Waterleidingduinen.

Er is een duidelijke aanwijzing dat de overleving van de mannelijke en vrouwelijke kalveren verschillend is, met $s_{0M}=0.629$ (0.569, 0.693) en $s_{0F}=0.873$ (0.800, 0.949). Ook de fit van deze modellen is zeer goed zoals weergegeven in onderstaande figuur. Merk op dat er sprake lijkt van min of meer exponentiële groei van de damherten (figuur 14).



Figuur 14

Waarnemingen (zwart) en gefitte waarden (rood) voor de aantallen van vier categorieën damherten in de Amsterdamse Waterleidingduinen.

8 Discussie en conclusies

8.1 Discussie

Op verzoek van het Faunafonds wordt in het voorliggend rapport een overzicht gepresenteerd van internationaal en nationaal gebruikte methoden voor het schatten van de aantallen wilde hoefdieren. In Nederland gebeurt dit over het algemeen volgens (varianten op) de methode 'Directie Faunabeheer'. Het Faunafonds vroeg ook om voorstellen te doen om de gehanteerde schattingen van trends van populaties zoogdieren onder de loop te nemen om deze, waar gewenst en mogelijk, te verbeteren.

Edelhert Veluwe

We gebruikten een state-space populatie dynamisch model om het verloop van de omvang en samenstelling van populaties edelherten, reeën, damherten en wilde zwijnen in de tijd te beschrijven. Het is in principe mogelijk om een dergelijk model te formuleren voor wilde hoefdieren waarin ook rekening gehouden wordt met afschot en verkeer. Zo'n model heeft twee onderdelen:

- 1) een stochastisch populatiemodel dat het verloop van de onderliggende populatie beschrijft en
- 2) een meetfout-model dat beschrijft hoe de tellingen samenhangen met het onderliggende proces.

Voor het model zonder afschot en verkeer zijn een paar datasets gesimuleerd en deze data zijn gebruikt om de parameters terug te schatten. Dat gaf goede resultaten. Een kleiner model met twee jaargangen en één sexe (hier niet gerapporteerd) gaf ook goede resultaten die niet of weinig afhangen van de beginwaarden en het gekozen meetfoutmodel. Voor een simpel twee-jaargangen model met één sexe en afschot en verkeer zijn ook een paar datasets gesimuleerd (hier niet gerapporteerd). Ook dat gaf bevredigende resultaten.

Belangrijke veronderstellingen in de hier geformuleerde modellen voor het edelhert zijn:

1. er is geen bias in het meetfout model; dat wil zeggen dat gemiddeld genomen de tellingen overeenkomen met het onderliggende proces;
2. de tellingen van edelhert, damhart en ree vinden plaats vlak voor de reproductie;
3. de populatie is ruimtelijk gesloten; er is geen immigratie of emigratie;
4. er is geen dichtheidsafhankelijkheid;
5. smaldieren en hinds zijn reproductief. Er moet verondersteld worden dat de reproductiefactor van smaldieren en hinds gelijk is;
6. er moet een restrictie opgelegd worden op de drie survival parameters s_1 , s_2 en s_3 . Hier is gekozen voor de restrictie $s_1=s_2$;
7. er kan geen onderscheid gemaakt worden tussen de reproductieparameter r (het aantal kalveren per hinde) en de survival s_0 van de kalveren. In het model zonder afschot/verkeer wordt daarom de productparameter $b=s_0 r$ gebruikt. In het model met afschot en verkeer worden de separate parameters s_0 en r gebruikt, maar wordt een vaste waarde $r=1.0$ verondersteld;
8. afschot en verkeer worden verondersteld deterministisch te zijn. Verder wordt verondersteld dat het afschot plaatsvindt vóór de natuurlijke mortaliteit. Voor het gemak is ook verondersteld dat de verkeersslachtoffers vóór natuurlijke mortaliteit vallen.

De veronderstelling 3 heeft enige toelichting nodig. Bij de analyse wordt uitgegaan van de situatie in de onderscheiden leefgebieden en wordt een gesloten situatie gesuggereerd. De tellingen vinden plaats met tussenpozen van één jaar. In dat jaar kan er natuurlijk best sprake zijn geweest van emi- of immigratie, respectievelijk vanuit dan wel in het leefgebied. De omvang hiervan is onbekend.

De veronderstellingen 5, 6 en 7 kunnen losgelaten worden als er separate gegevens beschikbaar zijn over reproductie en survival zoals in een Integrated Population Model (IPM). Maar deze gegevens zijn niet beschikbaar en kunnen slechts door intensief onderzoek worden verkregen. Dit zou ook licht kunnen werpen op aanname 4, de rol van dichtheidsafhankelijkheid. Bij de uitputtend bestudeerde soort wild zwijn kon immers een dichtheidsafhankelijkheid van de reproductie worden vastgesteld (Groot Bruinderink en Hazebroek, 1995b).

Voor het modelleren van verkeersslachtoffers kan in principe een tijdsperiode vóór en ná survival onderscheiden worden. Een andere mogelijkheid is om over te gaan op bijvoorbeeld een kwartaal model. Dat maakt het mogelijk om de verkeersslachtoffers in elk kwartaal apart te verdisconteren, en ook het afschot kan dan hopelijk toegewezen worden aan één enkel kwartaal. Nadeel van een dergelijke benadering is dat elk kwartaal zijn eigen overleving heeft en dat hierover ongetwijfeld veronderstellingen gemaakt moeten worden. De edelhert-data konden niet zomaar geanalyseerd worden met het model met afschot en verkeer omdat het lastig was goede beginwaarden voor de populaties te vinden. Dit komt omdat de data zelf zeer slecht voldoen aan restricties zoals opgelegd door het model. De schattingen voor de overlevingskansen zijn zeer hoog, dat lijkt te impliceren dat er na afschot en verkeer nauwelijks natuurlijke mortaliteit plaatsvindt. Volgens Groot Bruinderink en Spek (mondelinge mededeling) is dit overeenkomstig de werkelijkheid. Er zijn echter grote, soms systematische, discrepanties tussen het onderliggende proces en de waargenomen aantallen. Dit wordt waarschijnlijk veroorzaakt door de restricties waaraan de data zelf niet voldoen, maar waaraan de gemodelleerde aantallen wel (moeten) voldoen. Het feit dat de tellingen niet voldoen aan de restricties kan vele oorzaken hebben, zoals (zonder uitputtend te willen zijn):

- 1) het is niet goed mogelijk om de populatie te tellen;
- 2) de tellers kunnen slecht een correcte onderverdeling maken in de jaargangen en seksen;
- 3) de registratie van het afschot en/of de verkeersslachtoffers is niet correct;
- 4) de jaargangen van de tellingen en het afschot/verkeer lopen niet synchroon en
- 5) het model klopt niet omdat bijvoorbeeld er in werkelijkheid dichtheidsafhankelijkheid is. Een dichtheidsafhankelijkheid op dit moment binnen de populatie edelherten wordt echter niet waarschijnlijk geacht (mondelinge mededeling Groot Bruinderink en Spek).

Ree Veluwe

De tijdreeksen van de dataset van reeën op de Veluwe zijn kort: 12 tot en met 16 jaar. Een additioneel probleem is dat in de registratie van de tellingen, het afschot en de verkeersslachtoffers niet consequent eenzelfde indeling in leeftijd en geslacht wordt gehanteerd. Het populatie-dynamisch model is daarom aangepast met twee jaargangen.

Voor de overlevingskansen per leeftijdscategorie en sekse zijn veronderstellingen gedaan omdat gegevens ontbreken. Net als bij het edelhert is het niet mogelijk om de reproductie parameter r_1 te onderscheiden van de overlevingsparameter s_{of} . Er moeten ook dan weer, net zoals bij het edelhert op de Veluwe, veronderstellingen worden gedaan. Ook hier geldt dat voor het verkrijgen van deze data meerjarig onderzoek noodzakelijk is.

We hebben geen verklaring voor de verschillen in overlevingskans voor kalveren tussen de negen leefgebieden op de Veluwe, noch voor de aanwijzing dat over het algemeen de overleving van volwassen reeën afneemt in de tijd. Dit kan een indicatie zijn voor dichtheden in de buurt van de ecologische draagkracht (Groot Bruinderink en Hazebroek, 1995b) en/of een toename van de gemiddelde leeftijd (Gaillard et al., 2004). Het resultaat dat in bijna alle leefgebieden de overleving van mannelijke adulten hoger is dan van vrouwelijke adulten is opmerkelijk te noemen. Bedenk hierbij dat de jaarling bokken (spitsers), een extra kwetsbare groep, aan de categorie volwassen bokken moesten worden toegevoegd. Het resultaat bevreemdt ons niet alleen omdat over het algemeen de jachtdruk op bokken berust, maar ook omdat uit veel internationaal onderzoek blijkt dat bokken een groter risico op 'ongelukken' lopen dan geiten (Groot Bruinderink et al., 2010).

Wild zwijn Veluwe

Een probleem bij het modelleren van het wild zwijn zit in de omvang van de na-aanwas i.c. de factoren waarvan deze afhankelijk is.

De hoeveelheid mast in het voorafgaand jaar, de natheid van het voorjaar en de droogte in de zomer spelen hierbij een rol. Deze na-aanwas en de overleving van biggen zijn bovendien slecht identificeerbaar (maar dat geldt ook voor de andere hoefdiersoorten), omdat een grotere na-aanwas gecompenseerd kan worden door een kleinere overleving en *vice versa*. Ook hier zijn weer veronderstellingen gedaan. Ook is geen dichtheidsafhankelijkheid gemodelleerd, terwijl zeker is dat die een rol speelt (Groot Bruinderink en Hazebroek, 1995). Alle pogingen om een dergelijk model, inclusief allerlei simplificaties, aan te passen met behulp van OpenBugs hebben tot niets geleid.

Ree Amsterdamse Waterleidingduinen

Bij de reeën in de Amsterdamse Waterleidingduinen hebben we de categorie onbekende adulten in de dataset in gelijke mate verdeeld over mannen en vrouwen. Tevens zijn de spitsers toegevoegd aan de mannelijke adulten. Zo kon een model aangepast worden met twee jaargangen net zoals voor reeën op de Veluwe, met dien verstande dat er nu geen afschot of verkeersslachtoffers zijn. Ook hier weer een aantal veronderstellingen voor geboorten na de teldatum en aantal kalveren per vrouwelijk adult. De modeluitkomst geeft aan dat de overleving van de kalveren en van de adulten afneemt in de tijd, zonder aanwijzing dat er verschillen tussen de seksen zijn.

Damhert Amsterdamse Waterleidingduinen

Voor het damhert in de Amsterdamse Waterleidingduinen kon het model worden aangepast analoog aan de werkwijze bij ree. Na een aantal veronderstellingen geeft de modeluitkomst een aanwijzing dat de overleving van de kalveren afneemt in de tijd van 0.91 in 1996 tot en met 0.69 in 2010. De overleving van de adulten is constant. En hier vinden we wel een effect van sekse: er is een duidelijke aanwijzing dat de overleving van de mannelijke kalveren lager is dan die van de vrouwelijke kalveren. In het algemeen zien we een exponentiële groei van de aantallen damherten. In aanvulling op deze realiteit wordt vermeld dat in de afgelopen jaren dieren de populatie hebben kunnen verlaten en er dus sprake was van emigratie. Inmiddels is dit door een aangepast raster moeilijker gemaakt.

8.2 Conclusies

Het bovenstaande maakt duidelijk dat de huidige telmethoden geen nauwkeurig beeld geven van de werkelijke omvang en structuur van de populaties wilde hoefdieren. Toch worden de telresultaten gebruikt als onderbouwing van het afschot in het kader van het populatiebeheer, soms zelfs na toepassing van, niet altijd even goed onderbouwde, standaardcorrecties voor gemiste dieren. Hier is duidelijk sprake van een spanningsveld. Om dit spanningsveld te verminderen kan het volgende van belang zijn:

1. Een zo nauwkeurig mogelijke begrenzing van het leefgebied van de betrokken populatie wilde hoefdieren en de criteria voor die begrenzing. Dit komt natuurlijk lang niet altijd overeen met de administratieve begrenzing van een WBE of FBE. Omdat echter altijd vrijwel overal is geteld kan in opnieuw begrensde leefgebieden vrijwel zeker gebruik worden gemaakt van bestaande telreeksen, waarbij telpunten wellicht aan een ander leefgebied moeten worden toegevoegd. Een trendbreuk in bestaande telreeksen hoeft dit dus niet te veroorzaken.
2. Voortzetting van de traditionele telling in de schemerperiode in het leefgebied om de trend te bewaken. Ook art. 37 lid 1 van de Flora en Faunawet (goede staat van instandhouding handhaven) legt de beheerder deze verplichting op. Zorg voor minimaal drie tellingen in een kort tijdsbestek, bijvoorbeeld binnen een week, in het voorjaar. Belangrijk voordeel van de tellingen is dat men elkaar ontmoet, ervaringen uitwisselt

en andere zaken van belang voor het beheer kunnen passeren. Correcties voor dubbeltellingen en voor gemiste dieren hebben daarbij weinig aandacht nodig.

3. De wet geeft de argumenten om in te grijpen in de aantallen wilde hoefdieren, de zogenaamde maatschappelijke belangen:

FF-wet (art. 68, eerste lid, onderdeel e)

- a. de volksgezondheid en openbare veiligheid;
- b. de veiligheid van het luchtverkeer;
- c. voorkoming van belangrijke schade aan gewassen, vee, bossen, bedrijfsmatige visserij en wateren;
- d. voorkoming van schade aan flora en fauna of
- e. met het oog op andere, bij algemene maatregel van bestuur aan te wijzen, belangen (Besluit Beheer en Schadebestrijding, art. 4).

Besluit Beheer en Schadebestrijding (art. 4), specifiek voor wilde hoefdieren

Als andere belangen als bedoeld in artikel 68, eerste lid, onderdeel e, van de wet, zijn aangewezen:

- a. de voorkoming en bestrijding van onnodig lijden van zieke of gebrekkige dieren, behorende tot de diersoorten edelhert, ree, damhert of wild zwijn;
- b. het reguleren van de populatieomvang van dieren, behorende tot de diersoorten edelhert, ree, damhert of wild zwijn, met dien verstande dat door dit belang slechts ontheffing kan worden verleend, indien de aanleiding is gelegen in de schadehistorie ter plaatse en van het omringende gebied of de maximale populatieomvang in relatie tot de draagkracht van het gebied waarin de dieren zich bevinden.

Hierbij spelen een aantal zaken (1 – 3; zie ook Groot Bruinderink et al. 2011a):

1. de definitie van criteria voor de voor het leefgebied relevante maatschappelijke belangen waarboven dat belang wordt geschaad. Bijvoorbeeld wanneer sanitair afschot noodzakelijk is. En als het gaat over het dierenwelzijn in relatie tot de draagkracht van een gebied, monitor het reproductiesucces (aantal jongen/vrouwelijk dier), de conditie van de dieren en noteer na afschot de tijd, datum, plek, soort, geslacht, gewicht ontweid met of zonder kop, gewei-kenmerken als afspiegeling van de kwaliteit van het habitat, de inhoud van de baarmoeder (foeten, corpora lutea). In de Oostvaardersplassen is hiermee veel ervaring opgedaan. Noteer bij aanrijdingen altijd datum, tijd, locatie, soort en geslacht. Op den duur ontstaan op deze manier gegevensreeksen waarop men een beheerplan kan baseren.
2. de ruimtelijke verdeling van de maatschappelijke belangen over het leefgebied. Een leefgebied bestaat uit een mozaïek van gebieden waarop zeer verschillende beheeraccenten kunnen rusten. Een particulier die voor zijn inkomen afhankelijk is van voldoende hout van goede kwaliteit kijkt anders naar edelherten dan een natuurbeheerder. Geef de meest kwetsbare gebiedsdelen in het leefgebied aan en maak een preventieplan. Dreigen de criteria onder 1 te worden overschreden, bekijk dan op welke plek welke vorm van ingrijpen in de aantallen het meest effectief kan zijn.
3. Selecteer een aantal gebieden waar naast de traditionele tellingen door ecologisch onderzoek wordt uitgevoerd om dichterbij de werkelijke stand te komen en vergelijk de resultaten met die van de traditionele tellingen. Het opvoeren van de telinspanning bij traditionele directe observaties leidt vrijwel zeker tot hogere aantallen, maar de onzekerheid over de fractie die niet is waargenomen en daarmee de onzekerheid over de werkelijke populatieomvang, blijft bestaan. Als echt de absolute populatieomvang bepaald moet worden, dan zijn er andere methoden dan nu veelal gebruikt worden.

Literatuur

- Allison, N.L. en S. Destefano, 2006. Equipment and Techniques for Nocturnal Wildlife Studies. *Wildlife Society Bulletin* 34(4): 1036-1044.
- Ballinger, A. en D.G. Morgan, 2002. Validating two methods for monitoring population size of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Wildlife Research* 29: 431-437.
- Bankert, D., K.C.G. in 't Groen en S.E. van Wieren, 2003. A review of the transect method by comparing it with three other counting methods to estimate rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) density. *Lutra* 46(1): 27-34.
- Broekhuizen, S., 1982. Hares in the Netherlands. Proefschrift. Landbouwwuniversiteit Wageningen, Wageningen.
- Buys, J. en J.J.A. Dekker, 2010. In een groen groen boerenland.... Hazen en landgebruik in Limburg. *Natuurhistorisch maandblad* 99(5): 97-102.
- Caswell, H., 2001. Matrix population models: Construction, analysis and interpretation, 2nd Edition. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Cornelissen, P. en G.W.T.A. Groot Bruinderink, 2012. Tellingen van de hoefdieren in de Oostvaardersplassen. Staatsbosbeheer 2012.
- Drake, D., C. Aquila en G. Huntington, 2005. Counting a suburban deer population using forward looking infrared radar and road counts. *Wildlife Society Bulletin* 33(2):656-661.
- Drees, J.M., 1982. Rabbits in the coastal sand dunes: weighed and counted. Proefschrift. Rijksuniversiteit Groningen, Groningen.
- Dunn, W.C., J.P. Donnelly en W.J. Krausmann, 2002. Using Thermal Infrared Sensing to Count Elk in the Southwestern United States. *Wildlife Society Bulletin* 30 (3): 963-967.
- Fernandez-de-Simon, J., F., Díaz-Ruiz, F. Cirilli, F. Sánchez Tortosa, R. Villafuerte, M. Delibes-Mateos en P. Ferreras, 2011. Towards a standardized index of European rabbit abundance in Iberian Mediterranean habitats. *European Journal of Wildlife Research* 57:1091-1100.
- Fieberg, J.R., K.W. Shertze, P.B. Conn, K.V. Noyce en D.L. Garshelis, 2010. Integrated Population Modeling of Black Bears in Minnesota: Implications for Monitoring and Management. *PLoS ONE* 5(8): e12114. doi:10.1371/journal.pone.0012114.
- Focardi, S. A.M. De Marinis, M. Rizzotto en A. Pucci, 2001. Comparative Evaluation of Thermal Infrared Imaging and Schijnwerpering to Survey Wildlife. *Wildlife Society Bulletin*, Vol. 29(1): 133-139.
- Gaillard, J.M., A. Viallefont, A. Loison en M. Festa-Bianchet, 2004. Assessing senescence patterns in populations of large mammals. *Animal Biodiversity and Conservation* 27.1.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A., 1987. Reewild in de Alde Feanen (Friesland). Rapport 87/11, Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Arnhem.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A., E. Hazebroek en H. Van der Voet, 1994. Diet and condition of wild boar, *Sus scrofa scrofa*, without supplementary feeding. *Journal of Zoology, Lond.* 233: 631-648.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A. en E. Hazebroek, 1995a. Ingestion and diet composition of red deer (*Cervus elaphus* L.) in the Netherlands from 1954-1993. *Mammalia* 9(2): 187-195.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A. en E. Hazebroek, 1995b. Modelling carrying capacity for wild boar in a forest/heathland ecosystem. *Wildlife Biology* 1:2: 81-87.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A., D.R. Lammertsma en E. Hazebroek, 2000. Effects of cessation of supplemental feeding on mineral status of red deer *Cervus elaphus* and wild boar *Sus scrofa* in the Netherlands. *Acta Theriologica* 45(1): 71-85.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A., D.R. Lammertsma, A.T. Kuiters, G. Wösten, W. den Hollander en C.B. de Jong, 2000. Terreingebruik en menusamenstelling van reeën, damherten en runderen in de Manteling van Walcheren. Tussenrapportage. Alterra, Wageningen.

- Groot Bruinderink, G.W.T.A. en D.R. Lammertsma, 2001. Terreingebruik en gedrag van runderen, pony's, edelherten, reeën en wilde zwijnen in het Nationaal Park Veluwezoom van de Vereniging Natuurmonumenten. Alterra-rapport 343.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A., G.J. Spek, P.C.H. Van Schooten, G.W.W. Wamelink en D.R. Lammertsma, 2004. Damherten en verkeersveiligheid rond de Amsterdamse Waterleidingduinen. Evaluatie van de telmethoden en adviezen voor toekomstig beheer. Alterra-rapport 1070.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A. en L. Van Breukelen, 2009. Damherten en reeën in het natuurreserveaat De Kop van Schouwen. Inventarisaties. Alterra rapport 1933.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A., I. Laros en W. Dimmers, 2010. Damherten op de Kop van Schouwen. Inventarisatie 2010, Deel II Analyse, bevindingen en conclusies van Alterra. In: Faunabeheereenheid Zeeland: Hoefdertelling 2010.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A., D.R. Lammertsma, P.W. Goedhart, W.G. Buist, R.M.A. Wegman en G.J. Spek, 2010. Factoren bij aanrijdingen met wilde hoefdieren op de Veluwe. Alterra rapport 2026.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A. en J. Dekker, 2011. Inventarisaties van hoefdieren in de Oostvaardersplassen. Rapport 2011.6 Zoogdierverseniging Nijmegen.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A., J.B.M. Thissen, C. Achterberg, M. Broekmeyer en S.A. Westra, 2011a. Evaluatie van twee generaties Faunabeheerplannen. Zoogdierverseniging rapport nummer 2011.25.
- KNJV, 2012. Instructie Voorjaarsstelling 2012. Instructie voor WBE's bij de organisatie van faunatellingen. Koninklijke Nederlandse Jagersvereniging, Amersfoort.
- Langbein, J, M.R. Hutchings, S. Harris, C. Stoate, S.C. Tapper en S. Wray, 1999. Techniques for assessing the abundance of Brown Hares *Lepus europaeus*. Mammal Review 29(2): 93-116.
- Mayle, B.A., Peace, A.J. en R.M.A. Gill, 1999. How many deer? A Field Guide to Estimating Deer Population Size. Field Book 18, Forestry Commission, Edinburgh.
- Mysterud, A., E.L. Meisingset, V. Veiberg, R. Langvatn, E.J. Solberg, L.E. Loe en N.C. Stenseth, 2007. Monitoring population size of red deer *Cervus elaphus*: an evaluation of two types of census data from Norway. - Wildl. Biol. 13: 285-298.
- Putman R.J., 1984. Facts from faeces. Mammal Review 14:79-97.
- Rödel, H.G., A. Starkloff, M.W. Seltsmann, G. Prager en D. von Holst, 2009. Causes and predictors of nest mortality in a European rabbit population. Mammalian Biology 7(3): 198-209
- Rödel, H.G. en J.J.A. Dekker, in press. Influence of weather factors on population dynamics of two lagomorph species based on hunting bag records. European Journal of Wildlife Research.
- Rouco, C., A. Starkloff, M. Delibes-Mateos, M. Schubert en H.G. Rodel, 2012. Differentiation of animals from different age classes by means of pellet size: assesment of a field method in European rabbits. Mammalian Biology 77(6): 451-454.
- Schaub, M. en F. Abadi, 2011. Integrated population models: a novel analysis framework for deeper insights into population dynamics. A review. J. Ornithol. (2011) 152 (Suppl 1):S227-S237.
- Van Dijk, A.J. en A. Boele, 2011. Handleiding SOVON broedvogelonderzoek. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- Van Strien, A.J., J.J.A. Dekker, M. Straver, M., T. van der Meij, L.L. Soldaat, A. Ehrenburg en E.E. van Loon, 2011. Occupancy dynamics of wild rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) in the coastal dunes of the Netherlands with imperfect detection. Wildlife Research: 38, 717-725.
- Van Wieren, S.E., M. Wiersma en H.H.T. Prins, 2006. Climatic factors affecting a brown hare (*Lepus europaeus*) population Lutra 49 (2): 103 - 110.

Appendix A1

Gebied NW: tellingen (y), som afschot en verkeer (a), max aantal op basis data voorgaand jaar (m), verschil $d = m - y$ en gefitte waarden f.

jaar	y1M	y2M	y3M	y1F	y2F	y3F	a1M	a2M	a3M	a1F	a2F	a3F	m2M	m3M	m2F	m3F	d2M	d3M	d2F	d3F	f1M	f2M	f3M	f1F	f2F	f3F
1985	22	20	41	15	18	55	8	5	9	8	3	9	-	-	-	-	-	-	-	-	19	19	37	16	14	42
1986	21	15	56	21	18	56	8	3	13	16	5	15	17	52	12	64	2	-4	-6	8	17	13	45	18	12	45
1987	18	15	47	12	20	51	6	3	9	11	4	8	18	58	16	59	3	11	-4	8	13	13	43	13	13	40
1988	15	9	49	11	15	36	3	2	6	3	0	0	15	53	8	63	6	4	-7	27	14	10	44	11	9	42
1989	20	16	43	19	13	53	7	3	8	8	4	8	13	52	11	51	-3	9	-2	-2	17	12	45	17	11	48
1990	17	17	42	16	16	53	6	1	8	12	2	5	17	51	15	58	0	9	-1	5	13	14	46	14	13	48
1991	22	9	51	16	12	63	12	3	8	6	6	9	16	51	14	64	7	0	2	1	17	11	48	17	11	53
1992	15	14	38	25	18	54	9	2	7	9	11	8	19	52	10	66	5	14	-8	12	13	14	48	21	11	52
1993	22	11	49	23	14	64	8	5	5	12	2	12	13	45	14	64	2	-4	0	0	17	11	52	17	10	52
1994	16	11	51	16	14	47	6	0	7	11	1	7	17	55	21	66	6	4	7	19	15	12	55	14	14	47
1995	17	13	49	17	15	55	4	2	6	6	7	4	16	55	15	54	3	6	0	-1	14	14	56	16	13	52
1996	18	8	60	18	10	53	7	4	11	7	4	8	15	56	10	66	7	-4	0	13	17	12	61	19	9	58
1997	18	11	51	18	14	56	7	1	7	10	5	5	14	57	14	55	3	6	0	-1	17	13	58	20	14	57
1998	19	14	57	19	13	60	9	6	11	18	9	9	17	55	13	65	3	-2	0	5	19	16	61	23	14	63
1999	16	10	57	15	13	50	10	2	14	9	7	6	13	60	10	64	3	3	-3	14	19	12	63	23	13	66
2000	17	15	48	17	15	58	5	6	7	18	7	10	14	53	8	57	-1	5	-7	-1	20	17	59	25	16	72
2001	22	11	56	18	10	63	11	9	12	12	7	6	11	56	10	63	0	0	0	0	24	14	67	27	18	76
2002	20	8	58	21	12	69	15	12	11	11	7	16	13	55	11	67	5	-3	-1	-2	27	15	67	33	20	86
2003	21	8	48	27	12	78	13	11	9	20	15	16	8	55	14	65	0	7	2	-13	34	15	69	42	25	88
2004	20	14	55	27	12	71	17	10	18	20	13	28	10	47	12	74	-4	-8	0	3	34	23	73	41	27	96
2005	29	11	73	29	11	84	20	15	29	32	15	27	10	51	14	55	-1	-22	3	-29	39	24	77	41	28	94
2006	20	5	57	24	10	85	19	17	25	19	17	20	14	55	14	68	9	-2	4	-17	40	24	70	40	26	93
2007	22	14	69	23	14	74	11	12	19	30	17	25	3	37	7	75	-11	-32	-7	1	40	23	68	47	23	97
2008	21	15	74	21	15	61	21	13	27	19	17	19	10	64	6	63	-5	-10	-9	2	40	27	71	42	30	94
2009	21	13	75	23	13	75	23	10	24	29	21	30	8	62	4	57	-5	-13	-9	-18	41	26	70	52	25	103
2010	26	20	72	30	20	104	37	12	32	46	23	47	11	64	2	58	-9	-8	-18	-46	33	31	71	40	31	97
2011	28	23	133	34	23	163	-	-	-	-	-	-	14	60	7	77	-9	-73	-16	-86	28	21	69	27	17	79

Appendix A2

Gebied NO: tellingen (y), som afschot en verkeer (a), max aantal op basis data voorgaand jaar (m), verschil $d = m - y$ en gefitte waarden f .

jaar	y1M	y2M	y3M	y1F	y2F	y3F	a1M	a2M	a3M	a1F	a2F	a3F	m2M	m3M	m2F	m3F	d2M	d3M	d2F	d3F	f1M	f2M	f3M	f1F	f2F	f3F
1985	23	14	36	13	22	61	16	4	4	19	7	20	-	-	-	-	-	-	-	-	16	11	26	24	22	61
1986	19	13	45	18	20	63	16	7	9	21	2	22	19	46	6	63	6	1	-14	0	19	11	32	24	17	63
1987	19	19	44	17	19	65	13	4	9	22	8	28	12	49	16	61	-7	5	-3	-4	16	12	34	23	22	57
1988	23	15	32	18	12	55	9	2	4	16	4	17	15	54	9	56	0	22	-3	1	18	12	36	22	15	51
1989	17	20	46	14	13	50	6	3	10	19	5	8	21	43	14	50	1	-3	1	0	17	16	43	23	18	49
1990	22	23	44	12	15	56	12	7	13	16	7	11	14	56	9	55	-9	12	-6	-1	18	14	48	20	18	58
1991	24	14	41	17	10	67	12	6	8	17	18	11	15	54	5	60	1	13	-5	-7	19	11	48	31	13	64
1992	26	13	36	21	10	64	14	5	7	18	15	15	18	47	-1	66	5	11	-11	2	20	13	51	34	13	66
1993	20	12	44	25	20	63	23	8	7	19	24	20	21	42	6	59	9	-2	-14	-4	22	15	56	38	19	64
1994	19	15	49	19	15	53	20	7	16	12	16	13	12	49	1	63	-3	0	-14	10	21	14	64	34	14	62
1995	19	14	47	20	14	57	22	3	16	16	15	14	12	48	3	55	-2	1	-11	-2	20	14	61	30	18	62
1996	15	15	52	19	10	65	16	6	10	18	17	12	16	45	5	57	1	-7	-5	-8	21	17	58	35	15	65
1997	16	13	56	16	13	57	16	5	15	10	13	14	9	57	2	63	-4	1	-11	6	22	15	65	33	18	67
1998	16	14	57	16	14	52	13	6	16	12	9	11	11	54	3	56	-3	-3	-11	4	24	17	64	38	20	70
1999	21	12	56	22	15	74	22	6	16	19	24	22	10	55	7	55	-2	-1	-8	-19	31	17	64	47	29	79
2000	23	15	58	23	10	72	20	12	23	25	19	18	15	52	-2	67	0	-6	-12	-5	33	25	65	47	23	85
2001	17	11	52	16	5	71	19	6	14	12	16	12	11	50	4	64	0	-2	-1	-7	30	21	66	45	28	89
2002	25	8	66	25	15	90	36	18	23	28	28	29	11	49	0	64	3	-17	-15	-26	39	24	72	68	29	105
2003	20	8	65	21	15	84	34	9	18	21	27	28	7	51	-3	76	-1	-14	-18	-8	35	21	72	54	40	104
2004	26	9	62	26	11	110	32	13	13	23	42	20	11	55	-6	71	2	-7	-17	-39	46	26	75	70	27	115
2005	36	13	84	37	18	140	48	17	34	36	44	37	13	58	-16	101	0	-26	-34	-39	51	33	87	72	28	122
2006	30	18	93	31	18	100	32	16	27	24	29	27	19	63	-7	121	1	-30	-25	21	42	34	85	53	28	113
2007	34	11	82	33	11	115	19	13	34	33	25	28	14	84	2	91	3	2	-9	-24	47	26	91	53	24	113
2008	41	17	95	42	19	130	27	19	37	38	15	22	21	59	8	98	4	-36	-11	-32	56	34	82	47	28	108
2009	36	20	86	35	20	135	31	17	30	35	13	29	22	75	27	127	2	-11	7	-8	48	37	79	42	32	114
2010	35	22	98	42	22	140	25	16	25	34	18	37	19	76	22	126	-3	-22	0	-14	44	31	85	46	28	116
2011	47	28	138	55	30	145	-	-	-	-	-	-	19	95	24	125	-9	-43	-6	-20	51	28	90	51	28	107

Appendix A3

Gebied MI: tellingen (y), som afschot en verkeer (a), max aantal op basis data voorgaand jaar (m), verschil $d = m - y$ en gefitte waarden f .

jaar	y1M	y2M	y3M	y1F	y2F	y3F	a1M	a2M	a3M	a1F	a2F	a3F	m2M	m3M	m2F	m3F	d2M	d3M	d2F	d3F	f1M	f2M	f3M	f1F	f2F	f3F
1985	10	17	35	10	12	32	1	3	7	3	0	2	-	-	-	-	-	-	-	-	16	17	34	14	10	24
1986	15	16	42	13	20	35	3	1	6	4	0	4	7	45	10	42	-9	3	-10	7	15	13	43	12	14	31
1987	18	15	53	16	15	47	10	4	14	13	4	9	14	52	13	51	-1	-1	-2	4	20	14	49	18	12	40
1988	18	23	52	18	21	48	9	7	15	15	5	10	14	54	12	53	-9	2	-9	5	18	16	48	15	14	42
1989	19	15	62	13	13	47	8	6	9	13	3	6	11	60	13	59	-4	-2	0	12	16	11	48	14	10	45
1990	19	12	49	13	14	45	9	3	6	9	2	8	13	68	10	54	1	19	-4	9	19	10	49	15	11	49
1991	20	20	40	19	15	52	14	2	14	11	4	10	16	55	11	51	-4	15	-4	-1	20	16	53	20	13	51
1992	15	18	47	17	15	49	9	7	9	10	2	7	18	46	15	57	0	-1	0	8	19	18	54	24	16	54
1993	23	13	50	23	25	57	12	6	10	16	6	19	8	56	15	57	-5	6	-10	0	26	12	62	26	22	62
1994	22	16	49	19	17	61	13	13	9	21	9	14	17	53	17	63	1	4	0	2	25	20	63	31	20	64
1995	23	10	69	23	25	75	15	9	21	13	13	20	9	56	10	64	-1	-13	-15	-11	28	12	73	27	22	70
1996	24	15	64	24	10	66	20	15	18	12	10	15	14	58	10	80	-1	-6	0	14	32	19	64	34	14	71
1997	19	13	51	19	17	67	10	9	9	14	10	12	9	61	14	61	-4	10	-3	-6	29	17	64	32	24	69
1998	25	17	66	24	15	66	17	16	17	18	13	12	10	55	9	72	-7	-11	-6	6	36	20	72	34	22	80
1999	26	12	64	26	15	87	17	16	18	21	15	17	9	66	11	69	-3	2	-4	-18	45	20	74	42	21	90
2000	31	25	68	31	25	86	28	20	28	16	17	20	10	58	11	85	-15	-10	-14	-1	44	29	76	42	27	93
2001	29	12	67	30	16	93	19	14	26	14	8	21	11	65	14	91	-1	-2	-2	-2	40	23	75	43	25	99
2002	21	8	63	22	8	80	31	11	20	18	21	19	15	53	22	88	7	-10	14	8	45	26	72	52	35	103
2003	27	15	70	27	15	103	26	16	34	30	24	37	10	51	1	69	-5	-19	-14	-34	48	34	78	58	31	118
2004	27	12	66	28	12	90	13	16	25	27	19	34	11	51	3	81	-1	-15	-9	-9	54	32	77	55	34	111
2005	40	11	85	40	18	110	31	24	36	33	33	41	11	53	9	68	0	-32	-9	-42	65	37	83	62	36	111
2006	40	19	97	40	19	112	19	23	37	31	23	31	16	60	7	87	-3	-37	-12	-25	50	40	84	53	29	105
2007	29	11	94	30	11	93	18	16	43	34	17	35	17	79	17	100	6	-15	6	7	55	27	87	50	30	103
2008	39	27	68	38	27	116	24	25	33	37	28	42	13	62	13	69	-14	-6	-14	-47	54	39	71	48	33	98
2009	41	21	97	42	21	109	22	25	52	33	29	23	14	62	10	101	-7	-35	-11	-8	49	29	76	45	20	88
2010	26	19	66	32	19	87	33	17	31	30	26	36	16	66	13	107	-3	0	-6	20	33	24	52	38	16	85
2011	19	16	59	22	16	74	-	-	-	-	-	-	9	54	6	70	-7	-5	-10	-4	22	16	45	25	12	64

Appendix A4

Gebied ZW: tellingen (*y*), som afschot en verkeer (*a*), max aantal op basis data voorgaand jaar (*m*), verschil $d = m - y$ en gefitte waarden *f*.

jaar	<i>y1M</i>	<i>y2M</i>	<i>y3M</i>	<i>y1F</i>	<i>y2F</i>	<i>y3F</i>	<i>a1M</i>	<i>a2M</i>	<i>a3M</i>	<i>a1F</i>	<i>a2F</i>	<i>a3F</i>	<i>m2M</i>	<i>m3M</i>	<i>m2F</i>	<i>m3F</i>	<i>d2M</i>	<i>d3M</i>	<i>d2F</i>	<i>d3F</i>	<i>f1M</i>	<i>f2M</i>	<i>f3M</i>	<i>f1F</i>	<i>f2F</i>	<i>f3F</i>
1985	22	-	-	25	12	73	10	18	24	30	13	24	-	-	-	-	-	-	-	-	32	34	42	38	16	91
1986	32	17	53	19	23	66	27	22	11	31	10	33	4	-	12	61	-13	-	-11	-5	38	14	52	32	25	81
1987	19	16	56	16	22	74	20	11	14	27	16	33	10	59	9	56	-6	3	-13	-18	27	16	54	27	22	72
1988	22	20	57	28	10	60	15	10	23	17	15	24	8	58	0	63	-12	1	-10	3	24	16	55	32	11	60
1989	16	13	50	15	16	43	8	6	11	4	12	4	12	54	13	46	-1	4	-3	3	24	14	48	25	17	46
1990	20	23	43	23	13	55	18	9	11	6	16	12	10	52	3	55	-13	9	-10	0	25	18	50	31	13	59
1991	14	20	59	27	12	59	22	11	7	21	12	23	11	55	7	56	-9	-4	-5	-3	22	16	56	33	14	59
1992	16	18	67	18	21	56	15	12	12	11	11	12	3	72	15	48	-15	5	-6	-8	20	11	65	23	21	50
1993	18	11	62	22	12	53	14	9	14	10	7	18	4	73	7	65	-7	11	-5	12	21	8	64	30	11	58
1994	17	14	59	20	23	46	12	10	12	9	7	18	9	59	15	47	-5	0	-8	1	22	12	57	27	23	51
1995	23	14	51	24	18	59	19	13	12	15	13	18	7	61	13	51	-7	10	-5	-8	26	12	57	26	20	55
1996	20	12	55	23	10	62	19	5	12	18	7	19	10	53	11	59	-2	-2	1	-3	23	12	56	25	13	56
1997	14	21	52	15	15	52	10	3	13	16	6	12	15	55	16	53	-6	3	1	1	15	18	55	20	17	49
1998	18	10	58	19	14	55	13	8	9	15	11	14	11	60	9	55	1	2	-5	0	21	12	59	24	14	54
1999	15	11	52	16	11	44	12	8	11	11	5	4	10	59	8	55	-1	7	-3	11	20	13	62	22	13	53
2000	16	11	53	15	12	57	6	8	9	11	3	4	7	52	11	51	-4	-1	-1	-6	21	12	64	23	16	61
2001	24	9	56	20	12	66	15	10	10	9	7	9	8	55	12	65	-1	-1	0	-1	32	13	66	31	20	73
2002	21	14	53	20	10	61	16	11	24	15	6	16	14	55	13	69	0	2	3	8	34	22	68	38	24	84
2003	24	12	49	24	13	78	25	11	33	26	14	27	10	43	14	55	-2	-6	1	-23	38	23	66	41	32	90
2004	28	15	52	28	13	100	20	20	17	21	15	26	13	28	10	64	-2	-24	-3	-36	46	27	55	47	27	95
2005	36	16	63	37	23	110	26	19	13	24	12	41	8	50	13	87	-8	-13	-10	-23	49	26	65	42	32	95
2006	40	18	84	40	18	105	28	24	33	16	20	34	17	66	25	92	-1	-18	7	-13	52	30	77	47	30	85
2007	35	23	85	36	20	83	24	22	29	26	22	30	16	69	20	89	-7	-16	0	6	40	28	73	42	26	80
2008	28	15	81	29	15	79	14	13	11	18	12	20	13	79	14	73	-2	-2	-1	-6	36	18	71	34	20	76
2009	33	22	88	33	22	77	16	16	20	15	13	16	15	85	17	74	-7	-3	-5	-3	37	23	78	35	22	75
2010	32	20	93	38	20	91	30	15	25	23	22	39	17	90	20	83	-3	-3	0	-8	33	21	80	38	22	80
2011	22	16	82	26	15	72	-	-	-	-	-	-	17	88	16	72	1	6	1	0	25	18	75	30	16	63

Appendix A5

Gebied ZO: tellingen (y), som afschot en verkeer (a), max aantal op basis data voorgaand jaar (m), verschil $d = m - y$ en gefitte waarden f.

jaar	y1M	y2M	y3M	y1F	y2F	y3F	a1M	a2M	a3M	a1F	a2F	a3F	m2M	m3M	m2F	m3F	d2M	d3M	d2F	d3F	f1M	f2M	f3M	f1F	f2F	f3F
1985	28			20	22	80	23	12	19	25	11	29	-	-	-	-	-	-	-	-	31	59	33	29	20	71
1986	20	17	67	14	20	61	14	6	12	11	5	10	16	-	9	73	-1	-	-11	12	25	19	72	21	17	62
1987	22	17	75	24	16	67	18	7	20	21	8	13	14	72	9	71	-3	-3	-7	4	31	19	78	27	16	69
1988	23	24	62	19	14	70	19	12	19	14	11	14	15	72	16	70	-9	10	2	0	31	24	76	25	19	71
1989	18	21	86	21	13	78	13	7	15	18	5	15	11	67	8	70	-10	-19	-5	-8	28	19	81	29	14	75
1990	29	17	84	23	18	69	11	10	21	17	5	17	11	92	16	76	-6	8	-2	7	32	21	84	30	24	74
1991	34	18	80	27	19	81	26	13	16	17	11	22	19	80	18	70	1	0	-1	-11	37	22	84	36	25	80
1992	20	16	81	30	20	64	20	7	19	19	9	8	21	82	16	78	5	1	-4	14	33	24	89	47	25	82
1993	32	27	89	32	36	77	32	17	23	33	18	31	13	78	21	76	-14	-11	-15	-1	43	26	94	44	38	98
1994	22	21	76	22	20	79	17	9	21	17	9	24	15	93	14	82	-6	17	-6	3	36	26	97	47	26	104
1995	25	18	101	26	25	85	21	18	27	24	13	29	13	76	13	75	-5	-25	-12	-10	43	27	101	51	38	106
1996	32	16	108	32	16	102	25	14	38	36	15	38	7	92	13	81	-9	-16	-3	-21	54	25	100	56	38	115
1997	35	27	84	35	24	117	46	21	30	34	27	54	18	86	17	80	-9	2	-7	-37	52	40	87	66	41	114
1998	25	24	101	25	24	85	31	8	32	29	19	21	14	81	8	87	-10	-20	-16	2	37	31	96	55	39	100
1999	33	19	98	33	20	126	39	23	32	41	23	47	17	93	6	88	-2	-5	-14	-38	51	29	95	57	36	117
2000	25	27	92	25	20	100	19	17	31	32	14	22	10	85	10	99	-17	-7	-10	-1	34	28	91	47	34	106
2001	26	9	89	25	11	98	18	8	15	16	11	24	8	88	11	98	-1	-1	0	0	40	17	88	55	33	118
2002	41	15	76	40	24	111	27	17	20	31	22	37	18	83	14	85	3	7	-10	-26	62	32	89	86	44	126
2003	39	29	83	39	30	110	25	20	24	35	26	29	24	71	18	98	-5	-12	-12	-12	58	45	100	70	64	133
2004	46	17	111	47	21	170	33	25	32	40	34	45	19	88	13	111	2	-23	-8	-59	74	38	120	90	44	167
2005	52	28	126	52	27	150	27	20	22	40	20	30	21	96	13	146	-7	-30	-14	-4	81	49	126	97	56	165
2006	58	36	151	58	36	180	33	26	38	41	18	33	32	132	32	147	-4	-19	-4	-33	83	61	153	89	77	190
2007	66	23	175	67	23	236	59	33	56	63	41	66	32	149	40	183	9	-26	17	-53	107	57	175	122	71	233
2008	77	51	180	77	50	255	60	37	77	89	49	95	33	142	26	193	-18	-38	-24	-62	93	74	175	110	81	238
2009	63	20	177	62	20	241	40	32	48	51	36	45	40	154	28	210	20	-23	8	-31	96	56	172	99	61	224
2010	101	45	224	120	45	350	72	42	89	81	64	91	31	149	26	216	-14	-75	-19	-134	87	64	179	98	63	239
2011	95	24	227	113	24	337	-	-	-	-	-	-	59	180	56	304	35	-47	32	-33	95	45	153	100	34	210

Appendix A6

Gebied DHV: tellingen (*y*), som afschot en verkeer (*a*), max aantal op basis data voorgaand jaar (*m*), verschil $d = m - y$ en gefitte waarden *f*.

jaar	y1M	y2M	y3M	y1F	y2F	y3F	a1M	a2M	a3M	a1F	a2F	a3F	m2M	m3M	m2F	m3F	d2M	d3M	d2F	d3F	f1M	f2M	f3M	f1F	f2F	f3F
1985	24	24	70	23	15	67	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	28	28	77	23	15	61
1986	17	16	75	17	-	65	26	12	22	19	7	28	-	-	-	-	-	-	-	-	25	19	89	19	19	63
1987	15	10	65	15	10	50	13	7	22	18	2	13	5	69	10	-	-5	4	0		21	13	86	16	12	53
1988	15	12	69	15	10	51	11	8	19	10	4	10	8	53	13	47	-4	-16	3	-4	24	13	75	16	14	52
1989	18	17	67	18	12	58	5	5	18	9	3	3	7	62	11	51	-10	-5	-1	-7	24	16	69	19	11	55
1990	20	18	75	20	16	69	5	4	10	12	3	3	13	66	15	67	-5	-9	-1	-2	29	18	67	18	16	62
1991	29	28	80	29	14	83	8	9	-	9	-	-	16	83	17	82	-12	3	3	-1	32	25	74	25	15	74
1992	27	20	89	28	21	77	14	12	-	14	-	-	20	-	-	-	0	-	-	-	35	23	87	27	20	77
1993	23	20	89	22	19	82	11	8	-	10	7	11	15	-	-	-	-5	-	-	-	32	23	97	23	22	88
1994	25	20	99	24	11	95	25	17	27	25	14	18	15	-	15	90	-5	-	4	-5	38	24	104	31	16	98
1995	21	16	90	21	15	87	23	19	21	27	13	21	8	92	10	88	-8	2	-5	1	40	21	100	26	17	96
1996	22	23	96	22	-	109	26	10	26	21	2	15	2	85	8	81	-21	-11	-	-28	34	21	100	21	13	91
1997	25	22	99	25	14	100	23	10	22	24	2	14	12	93	20	-	-10	-6	6	-	32	24	94	23	19	88
1998	27	22	99	27	-	110	29	9	31	29	10	27	15	99	23	100	-7	0	-	-10	37	22	95	26	20	92
1999	17	27	81	17	13	65	26	6	22	23	13	29	18	90	17	-	-9	9	4	-	26	28	86	22	16	84
2000	18	16	91	18	-	73	13	4	31	14	5	7	11	86	4	49	-5	-5	-	-24	23	20	91	21	9	70
2001	26	11	70	26	14	70	10	7	31	9	7	6	14	76	13	-	3	6	-1		31	19	79	24	16	71
2002	21	16	67	18	17	90	12	6	-	12	4	10	19	50	19	78	3	-17	2	-12	32	23	67	25	17	80
2003	28	20	73	21	20	73	25	8	13	25	6	30	15	-	14	97	-5	-	-6	24	40	26	69	27	21	86
2004	34	25	75	32	20	65	19	15	25	20	9	24	20	80	15	63	-5	5	-5	-2	37	32	81	28	21	75
2005	22	15	81	21	16	60	21	18	26	20	16	17	19	75	23	61	4	-6	7	1	38	22	87	27	19	71
2006	27	20	74	27	15	70	12	9	28	18	7	9	4	70	5	59	-16	-4	-10	-11	35	20	82	25	11	72
2007	25	24	83	27	20	58	18	14	21	18	12	18	18	66	20	76	-6	-17	0	18	35	26	74	26	18	73
2008	30	21	85	30	17	62	13	11	20	20	5	18	11	86	15	60	-10	1	-2	-2	34	21	78	27	14	72
2009	29	22	94	24	20	60	24	18	25	15	4	24	19	86	25	61	-3	-8	5	1	33	22	78	21	22	68
2010	23	15	77	21	15	73	21	10	31	18	11	14	11	91	20	56	-4	14	5	-17	25	15	75	22	16	64
2011	16	16	73	18	8	55	18	10	24	23	11	18	13	61	10	74	-3	-12	2	19	18	15	58	20	11	66

Appendix A7

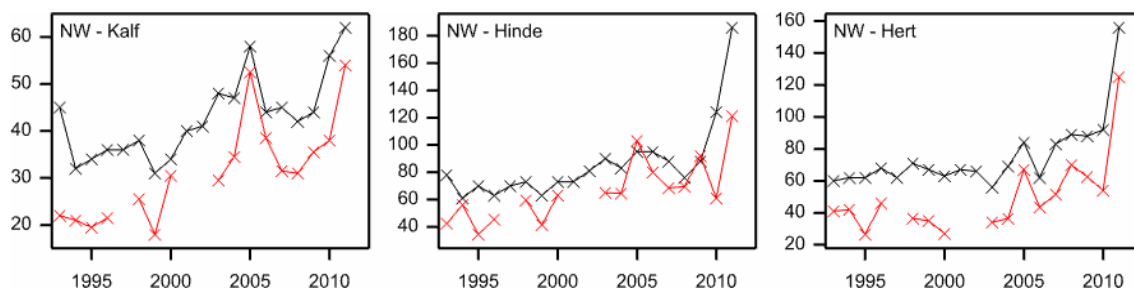
Alle gebieden: tellingen (y), som afschot en verkeer (a), max aantal op basis data voorgaand jaar (m), verschil $d = m - y$ en gefitte waarden f.

jaar	y1M	y2M	y3M	y1F	y2F	y3F	a1M	a2M	a3M	a1F	a2F	a3F	m2M	m3M	m2F	m3F	d2M	d3M	d2F	d3F	f1M	f2M	f3M	f1F	f2F	f3F
1985	129	75	182	106	101	368	58	42	63	85	34	84									142	112	252	123	97	341
1986	124	94	338	102	101	346	94	51	73	102	29	112	87	194	72	385	-7	-144	-29	39	141	92	286	128	86	341
1987	111	92	340	100	102	354	80	36	88	112	42	104	73	359	73	335	-19	19	-29	-19	128	90	304	118	99	315
1988	116	103	321	109	82	320	66	41	86	75	39	75	75	344	58	352	-28	23	-24	32	130	92	305	114	76	309
1989	108	102	354	100	80	329	47	30	71	71	32	44	75	338	70	327	-27	-16	-10	-2	123	89	311	125	75	309
1990	127	110	337	107	92	347	61	34	69	72	35	56	78	385	68	365	-32	48	-24	18	133	93	328	118	93	339
1991	143	109	351	135	82	405	94	44	53	81	51	75	93	378	72	383	-16	27	-10	-22	146	99	352	157	83	375
1992	119	99	358	139	105	364	81	45	54	81	48	50	99	407	84	412	0	49	-21	48	133	102	385	167	101	372
1993	138	94	383	147	126	396	100	53	59	100	64	111	74	403	91	419	-20	20	-35	23	157	88	420	171	114	415
1994	121	97	383	120	100	381	93	56	92	95	56	94	85	418	83	411	-12	35	-17	30	153	104	434	183	107	418
1995	128	85	407	131	112	418	104	64	103	101	74	106	65	388	64	387	-20	-19	-48	-31	166	97	446	166	127	430
1996	131	89	435	138	56	457	113	54	115	112	55	107	64	389	57	424	-25	-46	1	-33	171	102	440	188	92	451
1997	127	107	393	128	97	449	112	49	96	108	63	111	77	409	83	406	-30	16	-14	-43	158	117	426	179	133	435
1998	130	101	438	130	80	428	112	53	116	121	71	94	78	404	65	435	-23	-34	-15	7	167	109	446	201	116	456
1999	128	91	408	129	87	446	126	61	113	124	87	125	77	423	59	414	-14	15	-28	-32	186	114	439	201	130	478
2000	130	109	410	129	82	446	91	67	129	116	65	81	67	386	42	408	-42	-24	-40	-38	169	125	439	202	114	482
2001	144	63	390	135	68	461	92	54	108	72	56	78	63	390	64	447	0	0	-4	-14	192	102	434	221	137	514
2002	149	69	383	146	86	501	137	75	98	115	88	127	90	345	79	451	21	-38	-7	-50	235	138	428	298	165	573
2003	159	92	388	159	105	526	148	75	131	157	112	167	74	354	58	460	-18	-34	-47	-66	257	159	446	301	210	611
2004	181	92	421	188	89	606	134	99	130	151	132	177	84	349	47	464	-8	-72	-42	-142	278	182	474	322	189	653
2005	215	94	512	216	113	654	173	113	160	185	140	193	82	383	56	518	-12	-129	-57	-136	318	179	525	332	190	664
2006	215	116	556	220	116	652	143	115	188	149	114	154	102	446	76	574	-14	-110	-40	-78	305	205	544	301	192	660
2007	211	106	588	216	99	659	149	110	202	204	134	202	100	484	106	614	-6	-104	7	-45	321	190	560	335	187	697
2008	236	146	583	237	143	703	159	118	205	221	126	216	101	492	82	556	-45	-91	-61	-147	310	211	548	304	201	682
2009	223	118	617	219	116	697	156	118	199	178	116	167	118	524	111	630	0	-93	-5	-67	297	192	553	282	178	666
2010	243	141	630	283	141	845	218	112	233	232	164	264	105	536	103	646	-36	-94	-38	-199	251	179	546	279	166	677
2011	227	123	712	268	116	846	21	14	46	25	14	27	131	538	119	722	8	-174	3	-124	233	139	491	247	115	578

Appendix B1

Gebied NW: tellingen (y), schemertelling 1 en 2 uitgesplitst naar Hert, Spitsers, Hinds en Smal dieren, Kalveren. In de grafiek is de zwarte lijn voor de geschatte aantallen (y) en de rode lijn voor het gemiddelde van de twee schemertellingen (1 en 2). Hierbij zijn de spitsers opgeteld bij de herten.

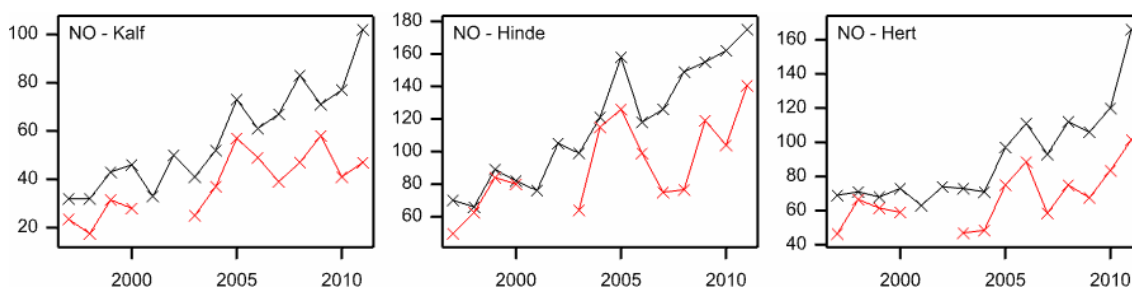
jaar	y1M	y2M	y3M	y1F	y2F	y3F	1Kalf	1HiSm	1Spits	1Hert	2Kalf	2HiSm	2Spits	2Hert
1985	22	20	41	15	18	55								
1986	21	15	56	21	18	56								
1987	18	15	47	12	20	51								
1988	15	9	49	11	15	36								
1989	20	16	43	19	13	53								
1990	17	17	42	16	16	53								
1991	22	9	51	16	12	63								
1992	15	14	38	25	18	54								
1993	22	11	49	23	14	64	20	33	8	34	24	52	3	37
1994	16	11	51	16	14	47	17	56	8	33	25	56	5	38
1995	17	13	49	17	15	55	14	21	10	14	25	48	6	23
1996	18	8	60	18	10	53	25	45	6	54	18	46	4	28
1997	18	11	51	18	14	56								
1998	19	14	57	19	13	60	27	70	5	19	24	49	7	42
1999	16	10	57	15	13	50	14	37	0	23	22	46	5	42
2000	17	15	48	17	15	58	27	55	1	15	34	71	8	30
2001	22	11	56	18	10	63								
2002	20	8	58	21	12	69								
2003	21	8	48	27	12	78	46	92	3	20	13	38	7	38
2004	20	14	55	27	12	71	27	51	6	21	42	78	12	34
2005	29	11	73	29	11	84	48	97	10	66	57	109	10	48
2006	20	5	57	24	10	85	42	93	5	37	35	67	7	38
2007	22	14	69	23	14	74	30	62	8	29	33	75	11	55
2008	21	15	74	21	15	61	35	67	6	57	27	72	13	64
2009	21	13	75	23	13	75	39	91	13	42	32	93	0	70
2010	26	20	72	30	20	104	44	76	15	45	32	46	14	34
2011	28	23	133	34	23	163	52	126	16	108	56	116	20	106



Appendix B2

Gebied NO: tellingen (y), schemertelling 1 en 2 uitgesplitst naar Hert, Spitsers, Hinderen en Smalderen, Kalveren. In de grafiek is de zwarte lijn voor de geschatte aantallen (y) en de rode lijn voor het gemiddelde van de twee schemertellingen (1 en 2). Hierbij zijn de spitsers opgeteld bij de herten.

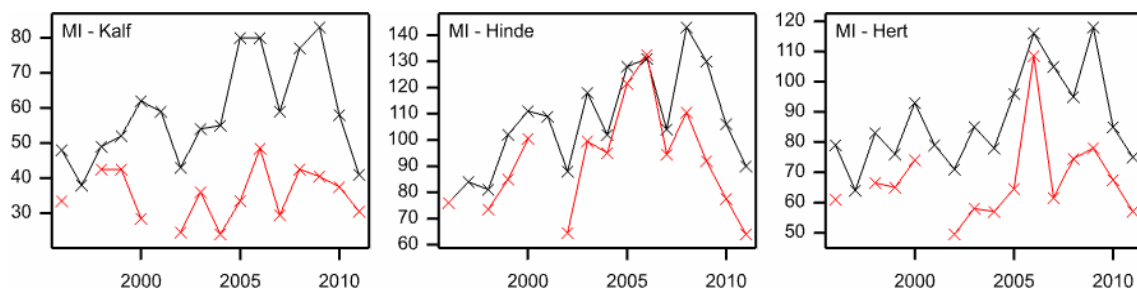
jaar	y1M	y2M	y3M	y1F	y2F	y3F	1Kalf	1HiSm	1Spits	1Hert	2Kalf	2HiSm	2Spits	2Hert
1985	23	14	36	13	22	61								
1986	19	13	45	18	20	63								
1987	19	19	44	17	19	65								
1988	23	15	32	18	12	55								
1989	17	20	46	14	13	50								
1990	22	23	44	12	15	56								
1991	24	14	41	17	10	67								
1992	26	13	36	21	10	64								
1993	20	12	44	25	20	63								
1994	19	15	49	19	15	53								
1995	19	14	47	20	14	57								
1996	15	15	52	19	10	65								
1997	16	13	56	16	13	57	25	41	8	36	22	58	6	43
1998	16	14	57	16	14	52	18	62	20	53	17	63	6	54
1999	21	12	56	22	15	74	30	91	11	48	33	77	10	54
2000	23	15	58	23	10	72	30	75	22	45	26	85	12	39
2001	17	11	52	16	5	71								
2002	25	8	66	25	15	90								
2003	20	8	65	21	15	84	33	90	6	52	17	38	3	33
2004	26	9	62	26	11	110	47	111	2	44	27	119	8	43
2005	36	13	84	37	18	140	51	110	10	67	63	142	12	61
2006	30	18	93	31	18	100	41	93	10	65	57	105	14	88
2007	34	11	82	33	11	115	46	93	7	46	32	57	6	58
2008	41	17	95	42	19	130	66	95	8	52	28	58	14	76
2009	36	20	86	35	20	135	57	121	12	51	59	117	11	61
2010	35	22	98	42	22	140	33	99	11	78	49	109	20	58
2011	47	28	138	55	30	145	51	133	17	92	43	148	17	77



Appendix B3

Gebied MI: tellingen (y), schemertelling 1 en 2 uitgesplitst naar Hert, Spitsers, Hinde en Smalderen, Kalveren. In de grafiek is de zwarte lijn voor de geschatte aantallen (y) en de rode lijn voor het gemiddelde van de twee schemertellingen (1 en 2). Hierbij zijn de spitsers opgeteld bij de herten.

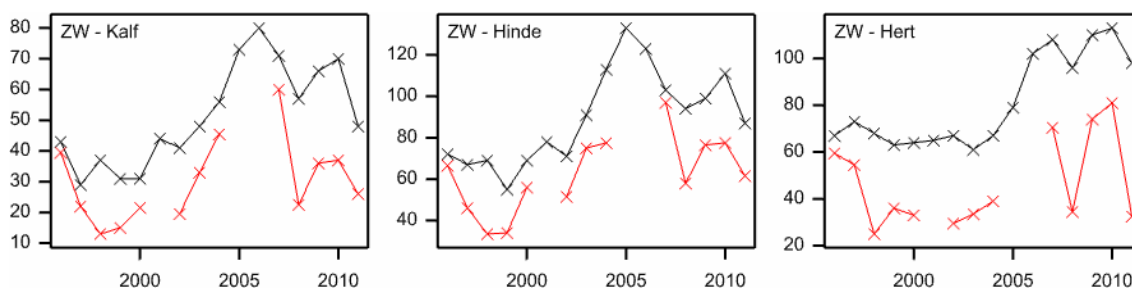
jaar	y1M	y2M	y3M	y1F	y2F	y3F	1Kalf	1HiSm	1Spits	1Hert	2Kalf	2HiSm	2Spits	2Hert
1985	10	17	35	10	12	32								
1986	15	16	42	13	20	35								
1987	18	15	53	16	15	47								
1988	18	23	52	18	21	48								
1989	19	15	62	13	13	47								
1990	19	12	49	13	14	45								
1991	20	20	40	19	15	52								
1992	15	18	47	17	15	49								
1993	23	13	50	23	25	57								
1994	22	16	49	19	17	61								
1995	23	10	69	23	25	75								
1996	24	15	64	24	10	66	36	78	5	51	31	74	11	55
1997	19	13	51	19	17	67	22	57	6	30				
1998	25	17	66	24	15	66	30	70	3	55	55	77	15	60
1999	26	12	64	26	15	87	41	95	9	68	44	75	6	47
2000	31	25	68	31	25	86	28	65	18	54	29	136	17	59
2001	29	12	67	30	16	93								
2002	21	8	63	22	8	80	25	55	6	41	24	74	3	49
2003	27	15	70	27	15	103	28	102	8	46	44	97	12	50
2004	27	12	66	28	12	90	23	94	4	51	25	96	8	51
2005	40	11	85	40	18	110	37	123	11	65	30	120	2	51
2006	40	19	97	40	19	112	38	113	19	82	59	152	19	97
2007	29	11	94	30	11	93	23	72	5	44	36	117	9	65
2008	39	27	68	38	27	116	44	131	21	62	41	90	15	51
2009	41	21	97	42	21	109	18	61	6	47	63	123	18	85
2010	26	19	66	32	19	87	32	81	8	53	43	74	18	56
2011	19	16	59	22	16	74	33	62	6	43	28	66	14	51



Appendix B4

Gebied ZW: tellingen (y), schemertelling 1 en 2 uitgesplitst naar Hert, Spitsers, Hinderen en Smalderen, Kalveren. In de grafiek is de zwarte lijn voor de geschatte aantallen (y) en de rode lijn voor het gemiddelde van de twee schemertellingen (1 en 2). Hierbij zijn de spitsers opgeteld bij de herten.

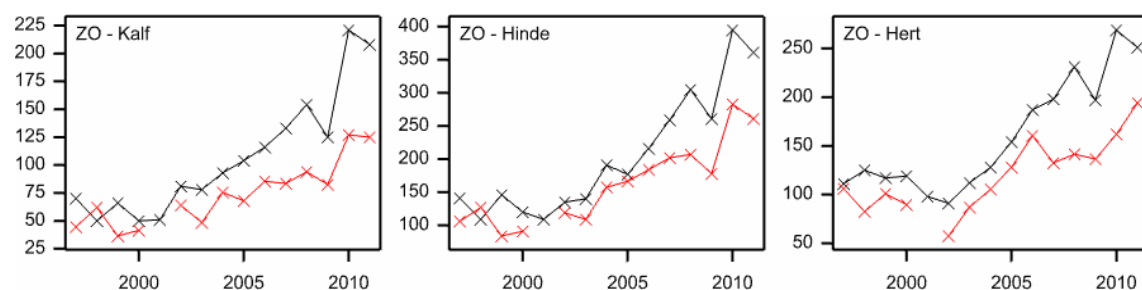
jaar	y1M	y2M	y3M	y1F	y2F	y3F	1Kalf	1HiSm	1Spits	1Hert	2Kalf	2HiSm	2Spits	2Hert
1985	22	-	-	25	12	73								
1986	32	17	53	19	23	66								
1987	19	16	56	16	22	74								
1988	22	20	57	28	10	60								
1989	16	13	50	15	16	43								
1990	20	23	43	23	13	55								
1991	14	20	59	27	12	59								
1992	16	18	67	18	21	56								
1993	18	11	62	22	12	53								
1994	17	14	59	20	23	46								
1995	23	14	51	24	18	59								
1996	20	12	55	23	10	62	36	63	10	50	43	70	11	48
1997	14	21	52	15	15	52	32	64	19	52	12	28	14	24
1998	18	10	58	19	14	55	18	35	5	25	8	32	2	18
1999	15	11	52	16	11	44	10	28	2	30	20	40	9	31
2000	16	11	53	15	12	57	15	52	7	27	28	60	6	26
2001	24	9	56	20	12	66								
2002	21	14	53	20	10	61	21	56	11	30	18	47	0	18
2003	24	12	49	24	13	78	41	75	11	19	25	75	9	28
2004	28	15	52	28	13	100	40	63	5	23	51	92	12	38
2005	36	16	63	37	23	110	37	108	12	46				
2006	40	18	84	40	18	105	73	130	18	79				
2007	35	23	85	36	20	83	51	88	9	36	69	106	21	75
2008	28	15	81	29	15	79	14	34	2	21	31	82	6	40
2009	33	22	88	33	22	77	39	74	22	47	33	79	11	68
2010	32	20	93	38	20	91	42	97	17	61	32	58	13	71
2011	22	16	82	26	15	72	25	59	1	19	27	64	4	41



Appendix B5

Gebied ZO: tellingen (y), schemertelling 1 en 2 uitgesplitst naar Hert, Spitsers, Hindes en Smaldieren, Kalveren. In de grafiek is de zwarte lijn voor de geschatte aantallen (y) en de rode lijn voor het gemiddelde van de twee schemertellingen (1 en 2). Hierbij zijn de spitsers opgeteld bij de herten.

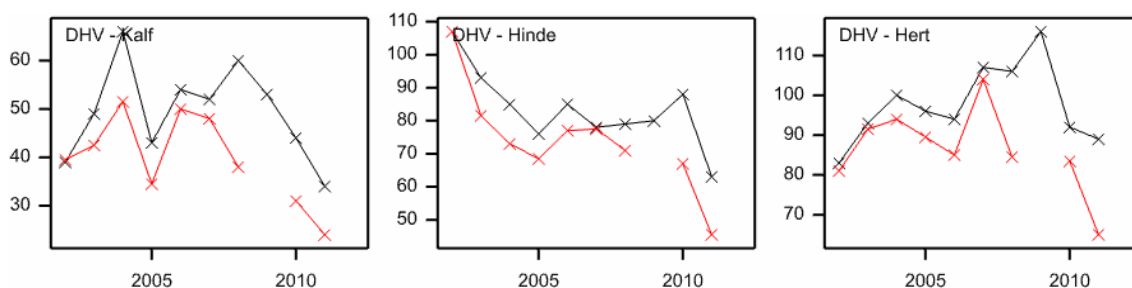
jaar	y1M	y2M	y3M	y1F	y2F	y3F	1Kalf	1HiSm	1Spits	1Hert	2Kalf	2HiSm	2Spits	2Hert
1985	28			20	22	80								
1986	20	17	67	14	20	61								
1987	22	17	75	24	16	67								
1988	23	24	62	19	14	70								
1989	18	21	86	21	13	78								
1990	29	17	84	23	18	69								
1991	34	18	80	27	19	81								
1992	20	16	81	30	20	64								
1993	32	27	89	32	36	77								
1994	22	21	76	22	20	79								
1995	25	18	101	26	25	85								
1996	32	16	108	32	16	102								
1997	35	27	84	35	24	117	36	83	19	75	53	129	16	102
1998	25	24	101	25	24	85	62	124	20	47	62	130	22	76
1999	33	19	98	33	20	126	35	82	21	65	38	86	21	95
2000	25	27	92	25	20	100	43	89	23	69	40	93	10	77
2001	26	9	89	25	11	98								
2002	41	15	76	40	24	111	78	124	8	43	50	114	11	53
2003	39	29	83	39	30	110	51	110	20	70	46	108	23	61
2004	46	17	111	47	21	170	88	177	14	94	63	138	12	91
2005	52	28	126	52	27	150	54	140	13	101	82	193	29	113
2006	58	36	151	58	36	180	69	152	29	125	102	216	22	145
2007	66	23	175	67	23	236	83	179	20	106	84	225	22	117
2008	77	51	180	77	50	255	104	189	22	122	84	225	22	117
2009	63	20	177	62	20	241	77	176	16	134	88	180	12	111
2010	101	45	224	120	45	350	131	317	30	160	123	249	22	112
2011	95	24	227	113	24	337	106	232	19	165	144	290	21	183



Appendix B6

Gebied DHV: tellingen (y), schemertelling 1 en 2 uitgesplitst naar Hert, Spitsers, Hinde en Smalderen, Kalveren. In de grafiek is de zwarte lijn voor de geschatte aantallen (y) en de rode lijn voor het gemiddelde van de twee schemertellingen (1 en 2). Hierbij zijn de spitsers opgeteld bij de herten.

jaar	y1M	y2M	y3M	y1F	y2F	y3F	1Kalf	1HiSm	1Spits	1Hert	2Kalf	2HiSm	2Spits	2Hert
1985	24	24	70	23	15	67								
1986	17	16	75	17	-	65								
1987	15	10	65	15	10	50								
1988	15	12	69	15	10	51								
1989	18	17	67	18	12	58								
1990	20	18	75	20	16	69								
1991	29	28	80	29	14	83								
1992	27	20	89	28	21	77								
1993	23	20	89	22	19	82								
1994	25	20	99	24	11	95								
1995	21	16	90	21	15	87								
1996	22	23	96	22	-	109								
1997	25	22	99	25	14	100								
1998	27	22	99	27	-	110								
1999	17	27	81	17	13	65								
2000	18	16	91	18	-	73								
2001	26	11	70	26	14	70								
2002	21	16	67	18	17	90	40	107	15	64	39	107	16	67
2003	28	20	73	21	20	73	36	70	20	71	49	93	19	73
2004	34	25	75	32	20	65	64	83	21	75	39	63	25	67
2005	22	15	81	21	16	60	43	76	15	76	26	61	10	78
2006	27	20	74	27	15	70	46	69	14	72	54	85	17	67
2007	25	24	83	27	20	58	44	77	24	78	52	78	23	83
2008	30	21	85	30	17	62	39	75	10	69	37	67	11	79
2009	29	22	94	24	20	60								
2010	23	15	77	21	15	73	29	61	9	75	33	73	11	72
2011	16	16	73	18	8	55	34	63	12	46	14	28	10	62



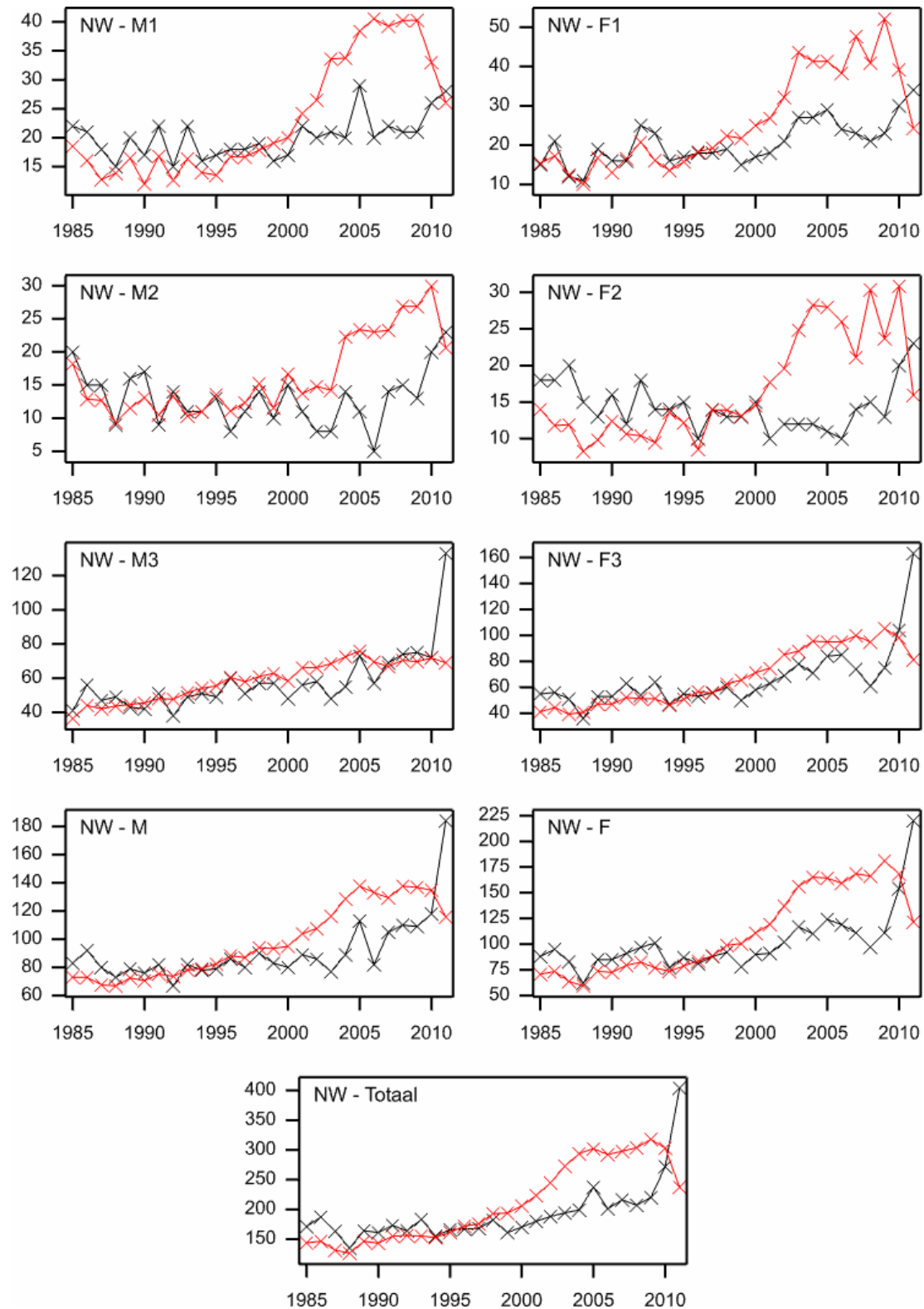
Appendix C

Implementatie van het state-space model zonder afschot/verkeer in OpenBugs.

```
model
{
  # Priors for the parameters
  nF1[1] ~ dnorm(50,0.0001) I(0,)
  nF2[1] ~ dnorm(50,0.0001) I(0,)
  nF3[1] ~ dnorm(50,0.0001) I(0,)
  nM1[1] ~ dnorm(50,0.0001) I(0,)
  nM2[1] ~ dnorm(50,0.0001) I(0,)
  nM3[1] ~ dnorm(50,0.0001) I(0,)
  tmpF2[1] ~ dnorm(50,0.0001) I(0,)
  tmpF3[1] ~ dnorm(50,0.0001) I(0,)
  tmpM2[1] ~ dnorm(50,0.0001) I(0,)
  tmpM3[1] ~ dnorm(50,0.0001) I(0,)
  b2 ~ dunif(0,10)
  s1F ~ dunif(0,1)
  s3F ~ dunif(0,1)
  s1M ~ dunif(0,1)
  s3M ~ dunif(0,1)
  for (tt in 2:nt){ # System process
    meanBirth[tt] <- 0.5*b2*nF2[tt-1] + 0.5*b2*nF3[tt-1]
    # Females
    nF1[tt] ~ dpois(meanBirth[tt])
    nF2[tt] ~ dbin(s1F, nF1[tt-1])
    tmpF2[tt] ~ dbin(s1F, nF2[tt-1])
    tmpF3[tt] ~ dbin(s3F, nF3[tt-1])
    tmpFsum[tt] <- tmpF2[tt] + tmpF3[tt]
    nF3[tt] ~ dnorm(tmpFsum[tt], 1)
    # Males
    nM1[tt] ~ dpois(meanBirth[tt])
    nM2[tt] ~ dbin(s1M, nM1[tt-1])
    tmpM2[tt] ~ dbin(s1M, nM2[tt-1])
    tmpM3[tt] ~ dbin(s3M, nM3[tt-1])
    tmpMsum[tt] <- tmpM2[tt] + tmpM3[tt]
    nM3[tt] ~ dnorm(tmpMsum[tt], 1)
  }
  for (tt in 1:nt) { # Observation process
    yF1[tt] ~ dpois(nF1[tt])
    yF2[tt] ~ dpois(nF2[tt])
    yF3[tt] ~ dpois(nF3[tt])
    yM1[tt] ~ dpois(nM1[tt])
    yM2[tt] ~ dpois(nM2[tt])
    yM3[tt] ~ dpois(nM3[tt])
  }
}
```

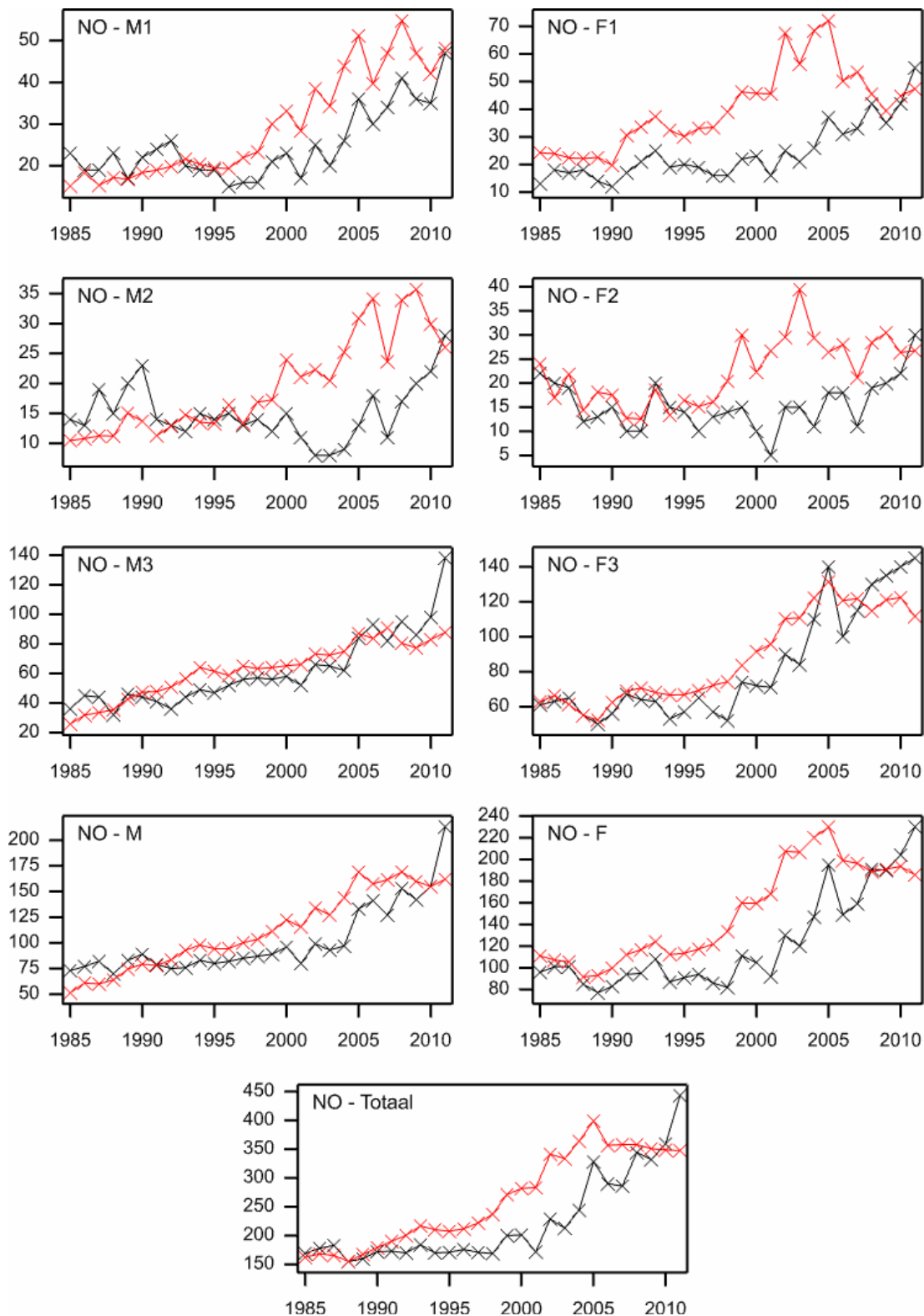

Appendix D1

Gebied NW: waargenomen aantallen (zwart) en gefitte aantallen (rood) met $r_2=r_3=1$.



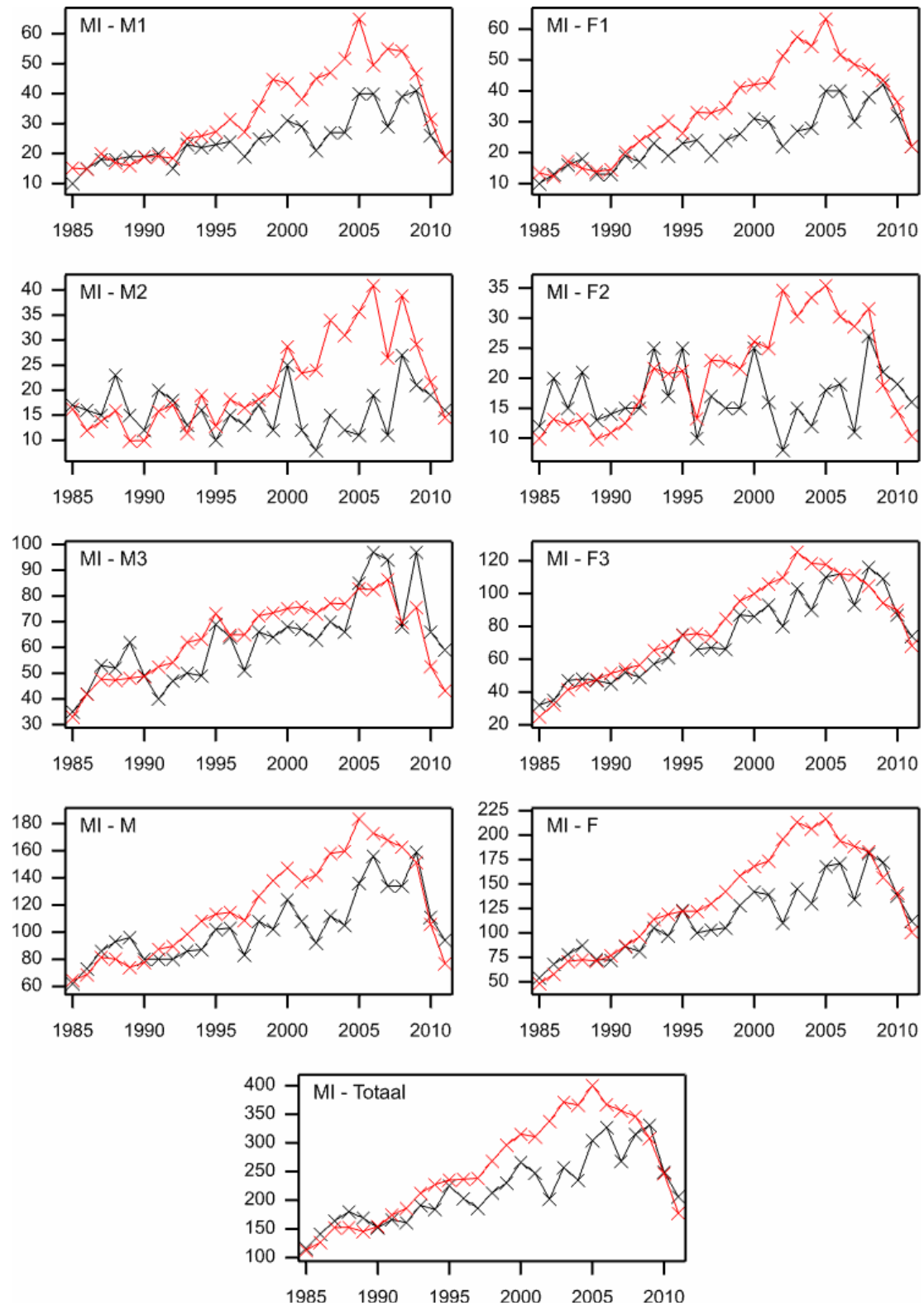
Appendix D2

Gebied NO: waargenomen (zwart) en gefite aantallen (rood) met $r^2=r_3=1$.



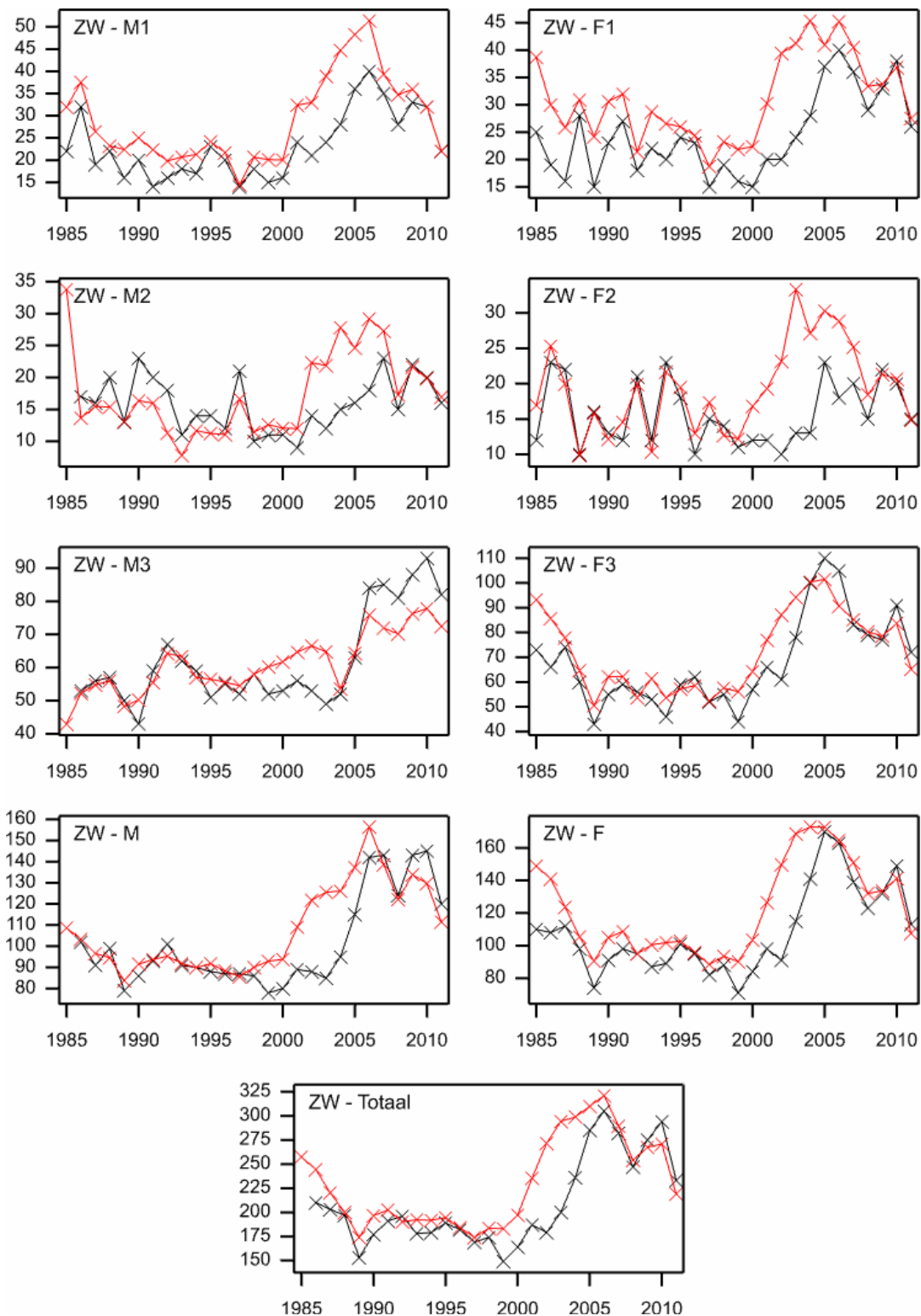
Appendix D3

Gebied MI: waargenomen aantallen (zwart) en gefitte aantallen (rood) met $r_2=r_3=1$.



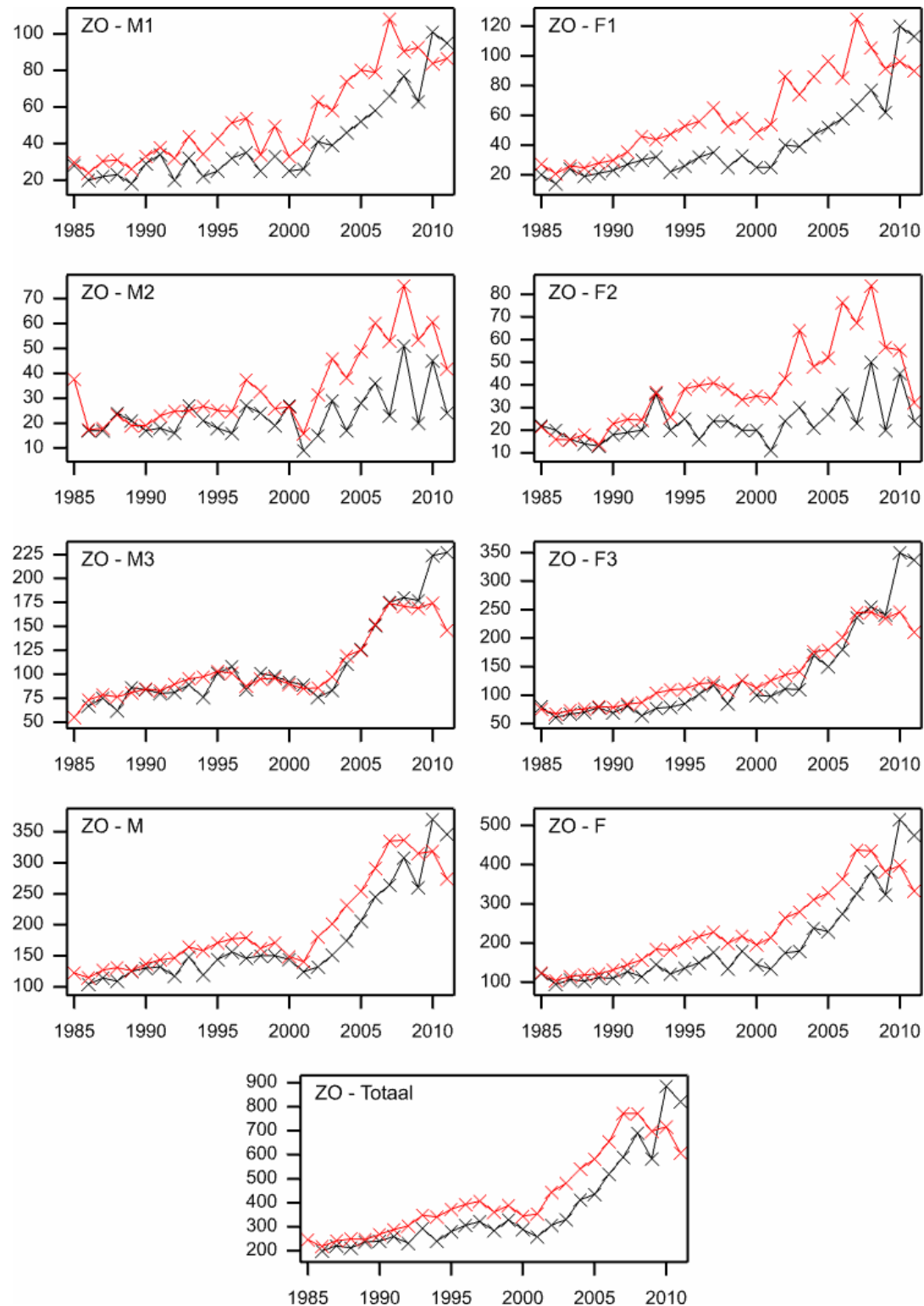
Appendix D4

Gebied ZW: waargenomen aantallen (zwart) en gefitte aantallen (rood) met $r_2=r_3=1$.



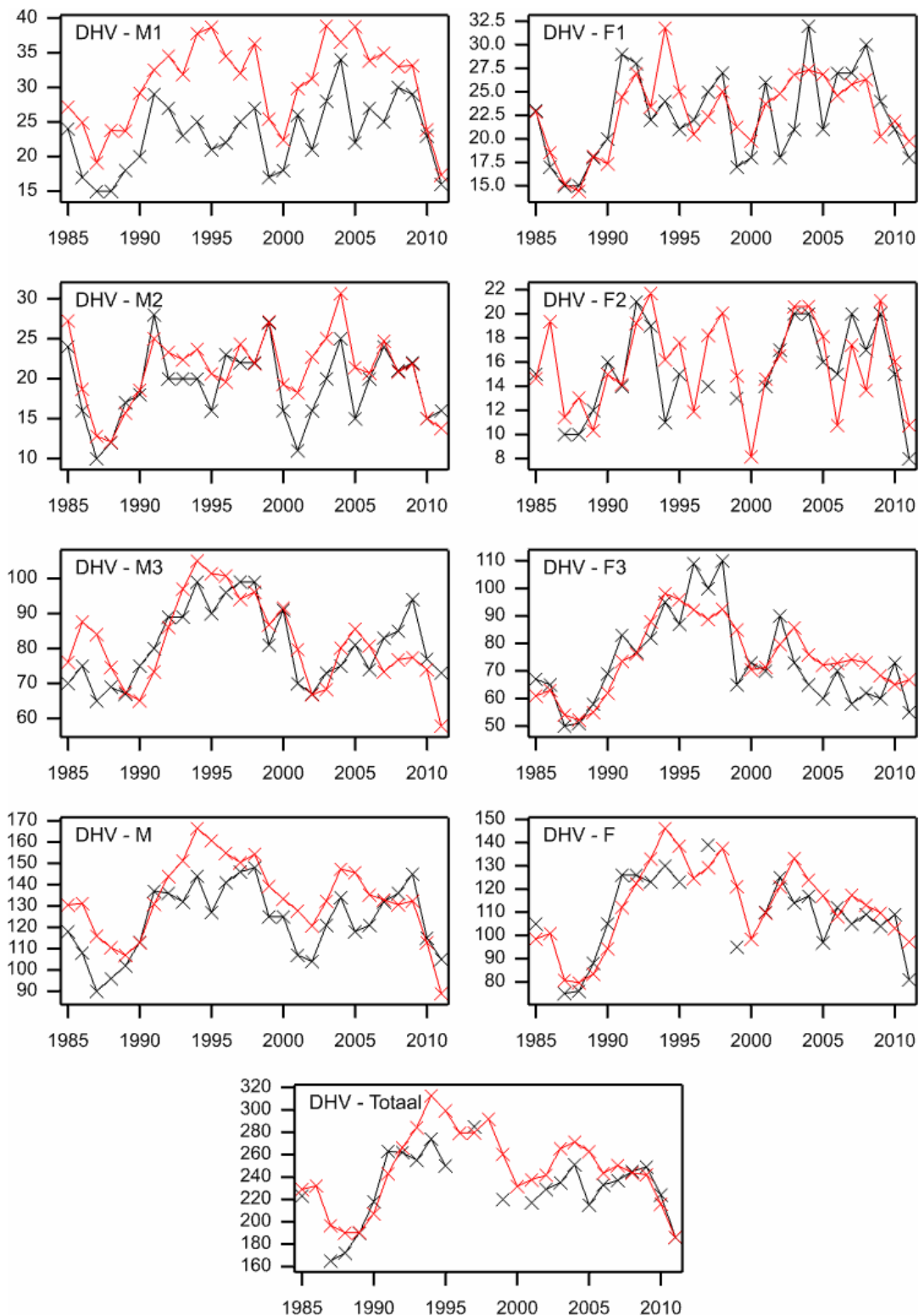
Appendix D5

Gebied ZO: waargenomen aantallen (zwart) en gefitte aantallen (rood) met $r_2=r_3=1$.



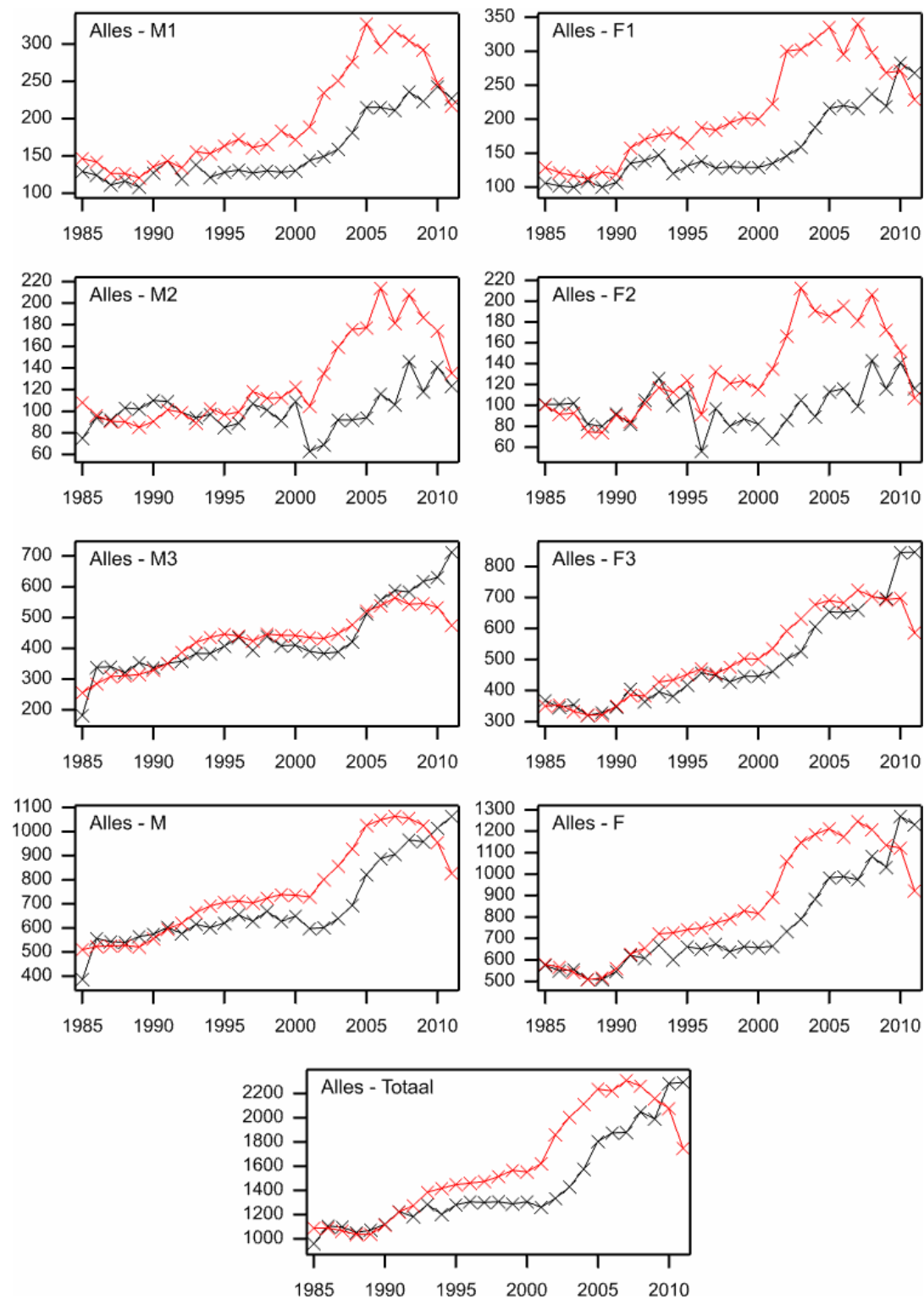
Appendix D6

Gebied DHV: waargenomen aantallen (zwart) en gefitte aantallen (rood) met $r_2=r_3=1$.



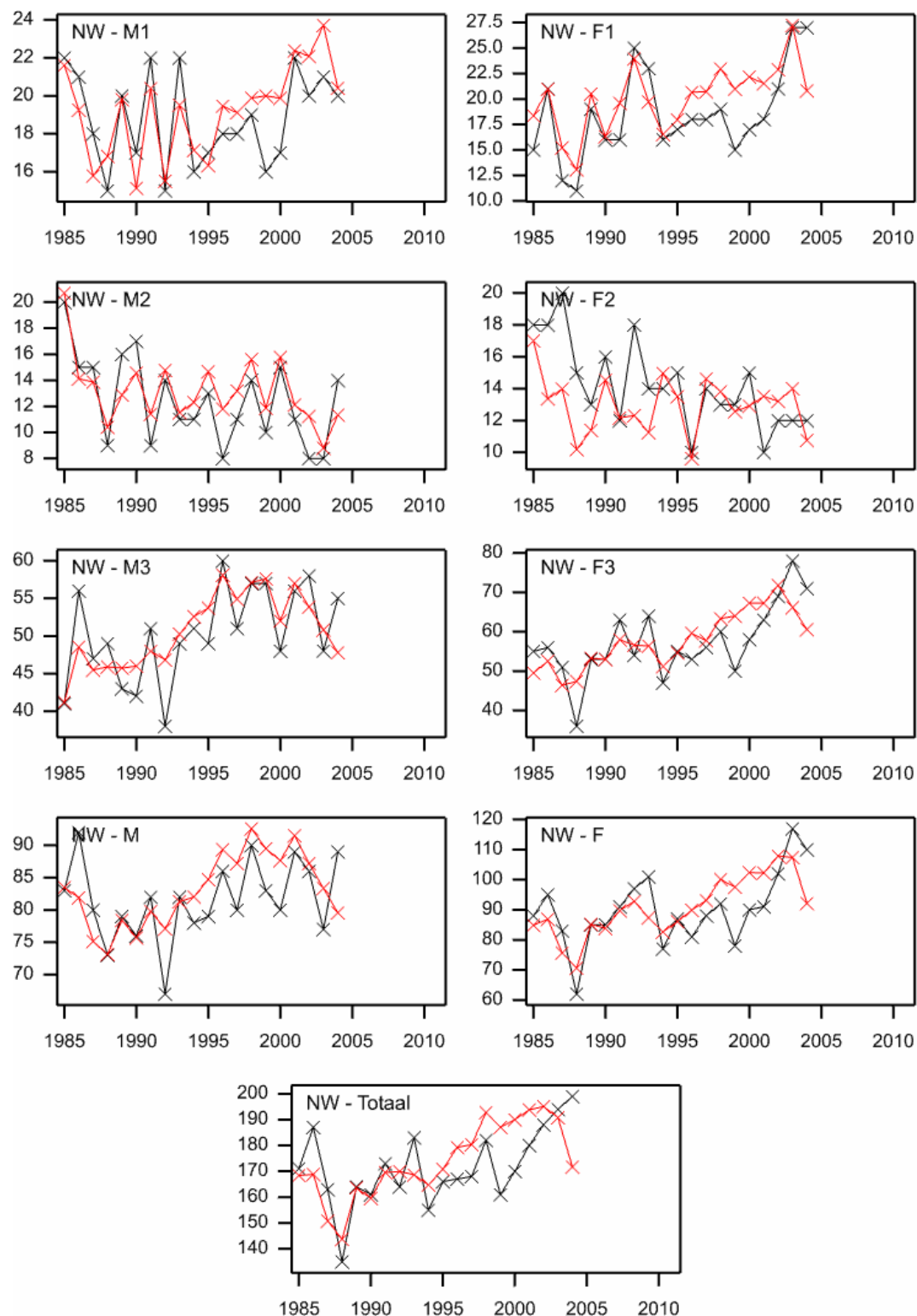
Appendix D7

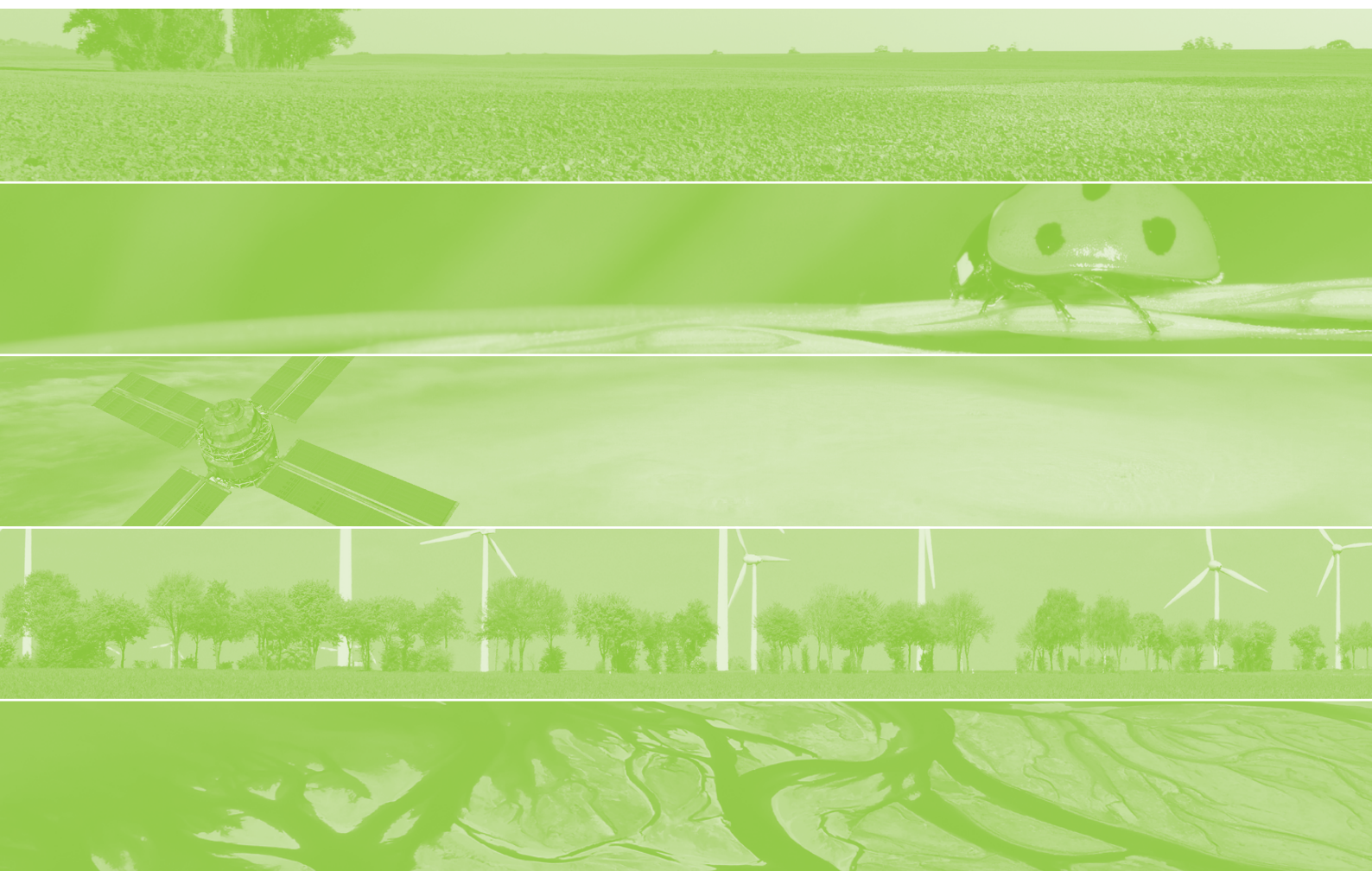
Alle gebieden: waargenomen aantallen (zwart) en gefitte aantallen (rood) met $r_2=r_3=1$.



Appendix E1

Gebied NW: waargenomen aantallen (zwart) en gefitte aantallen (rood) wanneer het model toegepast wordt op de periode 1985-2004 met $r_2=r_3=1$.





Alterra is onderdeel van de internationale kennisorganisatie Wageningen UR (University & Research centre). De missie is 'To explore the potential of nature to improve the quality of life'. Binnen Wageningen UR bundelen negen gespecialiseerde en meer toegepaste onderzoeksinstituten, Wageningen University en hogeschool Van Hall Larenstein hun krachten om bij te dragen aan de oplossing van belangrijke vragen in het domein van gezonde voeding en leefomgeving. Met ongeveer 40 vestigingen (in Nederland, Brazilië en China), 6.500 medewerkers en 10.000 studenten behoort Wageningen UR wereldwijd tot de vooraanstaande kennisinstellingen binnen haar domein. De integrale benadering van de vraagstukken en de samenwerking tussen natuurwetenschappelijke, technologische en maatschappijwetenschappelijke disciplines vormen het hart van de Wageningen Aanpak.

Alterra Wageningen UR is het kennisinstituut voor de groene leefomgeving en bundelt een grote hoeveelheid expertise op het gebied van de groene ruimte en het duurzaam maatschappelijk gebruik ervan: kennis van water, natuur, bos, milieu, bodem, landschap, klimaat, landgebruik, recreatie etc.

Meer informatie: www.wageningenUR.nl/alterra