



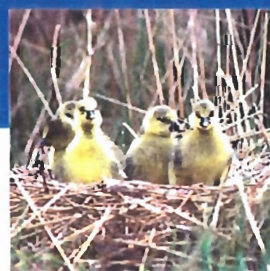
ALTERRA



Overzomerende grauwe ganzen in het noordelijk Deltagebied

Een modelmatige benadering van de aantalontwikkeling bij verschillende beheersscenario's

H. Schekkerman, C. Klok, B. Voslamber, C. van Turnhout,
F. Willems & B.S. Ebginge



Alterra-rapport 139, ISSN 1566-7197

SOVON Onderzoeksrapport 2000/06

Overzomerende grauwe ganzen in het noordelijk Deltagebied

Overzomerende grauwe ganzen in het noordelijk Deltagebied

Een modelmatige benadering van de aantalontwikkeling bij verschillende beheersscenario's

**H. Schekkerman
C. Klok
B. Voslamber
C. van Turnhout
F. Willems
B.S. Ebbinge**

Alterra-rapport 139

SOVON Onderzoeksrapport 2000/06

Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte, Wageningen, 2000

REFERAAT

H. Schekkerman, C. Klok, B. Voslamber, C. van Turnhout, F. Willems & B.S. Ebbinge, 2000. *Overzomerende grauwe ganzen in het Noordelijk Deltagebied; een modelmatige benadering van de aantalonwikkeling bij verschillende beheersscenario's*. Wageningen, Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte. Alterra-rapport 139 / SOVON onderzoeksrapport 2000/06. 74 blz. 13 fig.; 4 tab.; 44 ref.

De broedpopulatie van de grauwe gans in het noordelijk Deltagebied neemt sterk toe, en dat leidt in toenemende mate tot landbouwschade in het zomerhalfjaar. In dit rapport wordt, op grond van gegevens over overleving en reproductiesucces afkomstig uit Zweden en uit Oost-Nederland, een populatiemodel gepresenteerd, waarmee de te verwachten toekomstige populatie-ontwikkeling zijn verkend. De modeluitkomsten zijn sterk afhankelijk van het veronderstelde reproductiesucces, en indiceren dat de populatie op termijn zou kunnen toenemen tot ruwweg 10 000 - 20 000 vogels. De effecten van verschillende mogelijke beheersmaatregelen zijn middels scenario's doorgerekend.

Trefwoorden: dichtheidsafhankelijkheid, ganzenbeheer, grauwe gans, landbouwschade, matrix-model, noordelijk Deltagebied, overleving, populatiedynamiek, reproductie

ISSN Alterra-rapport 1566-7197

Foto's: H.H.M. Dekkers

Dit rapport kunt u bestellen door NLG 43,75 over te maken op banknummer 36 70 54 612 ten name van Alterra, Wageningen, onder vermelding van Alterra-rapport 139. Dit bedrag is inclusief BTW en verzendkosten.

© 2000 Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte,
Postbus 47, NL-6700 AA Wageningen.
Tel.: (0317) 474700; fax: (0317) 419000; e-mail: postkamer@alterra.wag-ur.nl

Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Alterra.

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

Alterra is de fusie tussen het Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN) en het Staring Centrum, Instituut voor Onderzoek van het Landelijk Gebied (SC). De fusie is ingegaan op 1 januari 2000.

Inhoud

Woord vooraf	7
Samenvatting	9
1 Inleiding	13
1.1 Recente historie van de grauwe gans in Nederland	13
1.2 Van succes tot probleem?	13
1.3 Aanleiding tot deze studie	14
2 Globale werkwijze en leeswijzer	17
3 Biologie van de grauwe gans	19
3.1 Deelpopulaties en trekgedrag	19
3.2 Voedsel	20
3.3 Reproductie	20
3.4 Overleving en sterfte	21
3.5 Populatiegroei	22
4 Modelontwikkeling	25
4.1 Populatiemodel voor de Ooijpolder en Zuid-Zweden	25
4.1.1 Modelbeschrijving	26
4.1.2 Parametrisatie	29
4.1.3 Resultaten	30
4.2 Populatiemodel voor het noordelijk Deltagebied	31
4.2.1 Dichtheidsafhankelijkheid bij de grauwe gans	31
4.2.2 Modelbeschrijving	36
4.2.3 Parametrisatie	38
4.2.4 Resultaten	39
4.2.4.1 Dichtheidsonafhankelijke fase	39
4.2.4.2 Dichtheidsafhankelijk model	39
5 Beheersscenario's en verwachte populatie-ontwikkeling	43
5.1 Beheersscenario's	43
5.2 Verwachte populatie-ontwikkeling in het noordelijk Deltagebied	46
6 Schade	51
7 Discussie	55
7.1 Onzekerheden en aannames in het model	55
7.2 Beheersmaatregelen	58
7.2.1 Habitatbeheer	58
7.2.2 Eieren rapen	59
7.2.3 Verwijderen van adulten	60
7.2.4 Een rol voor de vos?	61
7.3 Kennisleemten	62
7.4 Andere ganzensoorten	63

Literatuur	65
------------	----

Bijlagen

A1. (Literatuur)gegevens over reproductiesucces van grauwe ganzen	69
A2 Overlevingsschattingen voor Nederlandse grauwe ganzen	71

Woord vooraf

Het herintroduceren van diersoorten is gewoonlijk een langdurig en moeizaam verlopend proces. Ook voor de grauwe gans heeft het tientallen jaren geduurd voordat deze karakteristieke Nederlandse moerasbroedvogel weer een levensvatbare broedpopulatie heeft opgebouwd. Over de oorzaken van deze moeizame start weten we eigenlijk nauwelijks iets. Wel kunnen we weten dat de toename ineens erg snel kan gaan, als populaties eenmaal in een exponentiele groeifase zijn gekomen. Het menselijk brein schijnt het begrip exponentiële groei echter niet te kunnen bevatten. Het befaamde MIT-rapport aan de club van Rome (1972) licht dit probleem toe met het volgende voorbeeld: *indien waterlelies in een vijver hun omvang iedere dag verdubbelen en bij ongestoorde groei in 30 dagen de gehele vijver bedekken, zal menigeen zich geen zorgen maken, zelfs niet op de 29^{de} dag, waarop de helft van de vijver nog onbedekt is. Maar men kan met zekerheid weten dat, zonder ingrijpen, de vijver één dag later geheel bedekt zal zijn, daarbij alle andere vormen van leven verstikkend...*

Vanwege toenemende klachten over schade door grauwe ganzen in landbouwgebieden die grensden aan moerasreservaten, is er in de provincies Zeeland, Zuid-Holland en Noord-Brabant en bij de natuurbeherende organisaties Natuurmonumenten en Staatsbosbeheer zoveel ongerustheid ontstaan dat gezamenlijk aan Alterra de opdracht is verstrekt een model te ontwikkelen dat de verdere aantaltoename in het noordelijke Deltagebied kan voorspellen. In samenwerking met SOVON is daarop door een projectgroep een analyse van de huidige ontwikkeling gemaakt en een dichtheidsafhankelijk model ontwikkeld, dat in dit rapport wordt gepresenteerd. Deze projectgroep spiegelde zijn bevindingen enkele malen aan een team van deskundigen.

De waarde van de uitkomst van dergelijke modellen is steeds weer afhankelijk van de kwaliteit van de gegevens waarop de parameterwaarden zijn gebaseerd. In het geval van een model voor de knobbelswaan in Noord- en Zuid-Holland (Ebbing et al. 1998), waren we afhankelijk van Engelse en Deense gegevens, aangevuld met een detailstudie uit de provincie Groningen. Ditmaal bleken er opnieuw uit Nederland geen lange-termijn gegevens over reproductie voorhanden te zijn. Gelukkig bleek dat sinds 1997 een drietal biologen in hun vrije tijd intensief de ontwikkeling van de broedpopulatie in de Ooijpolder volgt, waarbij ook ganzen individueel gemerkt zijn. Hun gegevens konden binnen het kader van deze studie worden geanalyseerd en vormen samen met Zweedse gegevens de basis voor het model.

Op de grote vraag hoe natuurbeheerders de aantallen grauwe ganzen kunnen stabiliseren op een niveau dat acceptabel is voor de boeren rondom de moerasgebieden, wordt ingegaan door enkele scenario's door te rekenen, zoals broedbiotoopbeperking, eieren rapen of schudden, en afschot. Het effect van predatoren, zoals vos en kraai, is niet gemodelleerd, maar impliciet zijn deze effecten wel in de schattingen van de parameterwaarden voor broedsucces meegenomen.

Ongetwijfeld zal er in de toekomst nog veel discussie worden gevoerd over de mate waarin de mens mag of zelfs moet ingrijpen in de populatie-ontwikkeling van een overigens wel gewenste soort. Als tot ingrijpen besloten wordt, dan volgt natuurlijk ook een discussie over de wijze waarop dat het beste kan gebeuren, en ik hoop dat dit rapport hiervoor een goede basis vormt.

Bart Ebbinge

projectleider

Samenvatting

De grauwe gans is een oorspronkelijke broedvogel van Nederlandse moerasgebieden, die in het begin van deze eeuw uit Nederland is verdwenen, maar na 1950 terugkeerde door herintroducties en spontane vestiging. Sindsdien is de Nederlandse broedpopulatie sterk toegenomen, tot c. 4 900 paren in 1998. Ook in het noordelijk Deltagebied (Haringvliet, Hollandsch Diep, en Volkerakmeer en omgeving) komen tegenwoordig aanzienlijke aantallen grauwe ganzen voor (in 1999 totaal c. 5 000, waaronder c. 600 broedparen). Deze vogels veroorzaken in toenemende mate landbouwschade. Om te komen tot een goed onderbouwde basis voor discussies over eventuele aantalbeperkende maatregelen, hebben de drie betrokken provincies Zeeland, Zuid-Holland en Noord-Brabant samen met Natuurmonumenten en Staatsbosbeheer aan Alterra gevraagd een modelmatige verkenning uit te voeren van de te verwachten aantalontwikkeling van grauwe ganzen in het noordelijk Deltagebied en de effectiviteit van mogelijke maatregelen.

Hiervoor is door een projectgroep in samenspraak met een team van deskundigen een populatiedynamisch (matrix)model opgesteld. Cijfers over reproductie en sterfte van grauwe ganzen werden ontleend aan de literatuur (m.n. een langlopende populatiestudie in Zuid-Zweden), en aan een bewerking van in 1997-1999 in de Ooijpolder (Gelderland) verzamelde broedbiologische gegevens, en van aflezingen van op diverse plaatsten in Nederland met halsbanden gemerkte ganzen (overleving). Uit het Deltagebied zelf zijn zulke gegevens (vrijwel) niet beschikbaar.

In eerste instantie is een uitgebreid dichtheidsonafhankelijk model opgesteld waarbij acht verschillende stadia (leeftijdsklassen) in het leven van een grauwe gans werden onderscheiden, en geparametriseerd met data uit respectievelijk Zweden en de Ooijpolder. De gesimuleerde aantalontwikkeling kwam redelijk overeen met de waargenomen populatiegroeisnelheid in beide gebieden. Vanwege het ontbreken van sommige gegevens voor de Nederlandse situatie werd dit model vereenvoudigd tot een model met drie stadia. Omdat gegevens over het reproductiesucces in het Deltagebied ontbraken, werden hiervan twee versies geparametriseerd: met een hoge (Zweedse data) en een lage inschatting van het broedsucces (Ooijpolder data).

In de praktijk zal de populatie niet onbeperkt doorgroeien, zoals dichtheids-onafhankelijke matrixmodellen voorspellen. Dichtheidsafhankelijke processen zullen bij toenemende populatiegrootte leiden tot een afnemende reproductie en/of overleving. Voor de grauwe gans werd ingeschat dat de beschikbaarheid van geschikt opgroeihabitat voor families met kuikens (kortgrazig grasland in de directe nabijheid van open water dat als vluchtplaats dient) als eerste de populatiegroei zal gaan beperken. Deze relatie werd gekwantificeerd met gegevens uit de Ooijpolder. Hoewel daar geen direct effect zichtbaar was van de ganzendichtheid op de overleving van de kuikens, waren er wel aanwijzingen dat het aantal succesvolle broedparen zich had gestabiliseerd bij een dichtheid van 50 families per 100 ha potentieel geschikt opgroeihabitat. Een extrapolatie van deze dichtheid naar het noordelijk Deltagebied

(m.b.v. een GIS-analyse van grondgebruiksbestanden) resulteert onder een aantal aannamen in de schatting dat in dat gebied maximaal plaats zou zijn voor ruwweg 1900 grauwe ganzenfamilies. Deze plafondwaarde is opgenomen in de dichtheidafhankelijke versie van het model.

De waargenomen ontwikkeling van de populatiegrootte in de noordelijke Delta (op grond van nestinventarisaties in het belangrijkste broedterrein, de Scheelhoek, en van een zomertelling in 1999) kwam beter overeen met de voorspellingen door de modelversies met hoge reproductie dan met lage reproductie. Dit zou kunnen worden verklaard door de geringe talrijkheid van vossen in het gebied, in tegenstelling tot de Ooijpolder waar een lage reproductie werd gevonden. In dat geval kan een mogelijke toename van de vos, door een afnemende vervolging onder de nieuwe Fauna- en Florawet, in de toekomst de populatiegroei gaan afremmen. Er zijn echter te weinig gegevens over dispersie van grauwe ganzen om uit te sluiten dat de snelle populatiegroei in de Scheelhoek mede tot stand komt door immigratie van elders.

Het model met indiceert dat het totale aantal grauwe ganzen in het noordelijk Deltagebied bij een hoog reproductiesucces zou kunnen toenemen tot c. 20 000 vogels rond 2020 en daarna stabiliseren, maar bij een laag reproductiesucces slechts tot c. 10 000 vogels in 2040. Gezien de onzekerheden en aannames moeten deze getallen als indicatief worden beschouwd. De uitgekeerde landbouwschade door grauwe ganzen in het zomerhalfjaar (april-september) in de noordelijke Delta is de afgelopen jaren toegenomen naar rato van het aantal ganzen, tot c. f 14 000,- in 1999. Bij een hoog broedsucces en zonder maatregelen, en bij een onveranderde schadetolerantie bij agrariërs, zou dit bedrag uiteindelijk kunnen verviervoudigen tot c. f 70 000,- per jaar.

In dit rapport wordt geen uitspraak gedaan over de wenselijkheid van aantalbeperkende maatregelen. Dat vergt een afweging van de te verwachten landbouwschade tegen het streven ruimte te geven aan natuurlijke processen in natuurgebieden. Naast de te verwachten autonome aantalontwikkeling is met het dichtheidsafhankelijke model echter ook de effectiviteit van enkele mogelijke aantalbeperkende maatregelen doorgerekend: opgroeihabitat verwijderen, eieren rapen, en het verwijderen (door vangst of afschot) van volwassen vogels.

Actieve maatregelen zoals eieren rapen en afschot vergen de minste inspanning en hebben het meeste effect wanneer uitgevoerd in een vroeg stadium van de aantaltoename. Wanneer de populatie eenmaal groot is, kost het onevenredig veel moeite haar weer te beperken. In die situatie is het reduceren van het aanbod van opgroeihabitat (door het niet maaien of begrazen van aan water grenzend grasland) vermoedelijk een rendabeler optie. Dit heeft met name effect op de evenwichtspopulatiegrootte, en minder op de aanvankelijke populatiegroeisnelheid. Natuurontwikkeling en het aanbieden van grasland als opvanggebied voor overwinterende ganzen om landbouwschade elders te beperken, kunnen in dit verband leiden tot een verdere toename van de broedpopulatie, tenzij bij de

ruimtelijke invulling rekening wordt gehouden met de eisen die ganzen stellen aan het opgroei-habitat.

In de groeifase van de populatie heeft het jaarlijks verwijderen van 10% van de adulten van alle onderzochte maatregelen het meeste effect. Bij een geringe reproductie leidt dit zelfs tot een afname van de aantallen, maar bij een hoge reproductie tot een (langzamere) groei naar een c. 45% lager evenwichtsniveau. Praktisch gezien kent het scenario problemen doordat de adulte vogels alleen tijdens het broedseizoen goed zijn te onderscheiden van de overige vogels in de populatie, maar afschot in het broedseizoen weerstand oproept. Buiten het broedseizoen moeten echter veel meer vogels worden verwijderd om hetzelfde effect te bereiken, mede door de aanwezigheid van overwinterende ganzen uit het buitenland.

Bij het scenario 'op twee eieren zetten' worden jaarlijks de legsels opgezocht en tot twee eieren teruggebracht. Bij een gering natuurlijk broedsucces leidt ook deze maatregel (als 70% van de nesten wordt gevonden) tot een afname van de populatie, maar bij een hoog ongestoord broedsucces zal de populatie, zij het langzamer, verder groeien. Het effect van eieren rapen op de evenwichtspopulatiegrootte is niet goed te voorspellen omdat niet goed duidelijk is geworden hoe opgroei-habitat de reproductie limiteert, maar zal kleiner zijn dan het effect van adulten verwijderen.

De modelstudie heeft mede duidelijk gemaakt waar aanvullende kennis nodig is voor een beter begrip van de populatie-ontwikkeling van grauwe ganzen. Deze kan worden gegenereerd door op meer plaatsen in Nederland broedsucces van grauwe ganzen te bestuderen en vogels met halsbanden te merken, waarbij ook aandacht geschonken moet worden aan mogelijke uitwisseling tussen gebieden.



1 Inleiding

1.1 Recente historie van de grauwe gans in Nederland

De grauwe gans (*Anser anser*) komt als broedvogel voor in grote delen van Europa. Het geprefereerde broedbiotoop - moerasgebieden met een combinatie van open water, (riet)moeras of moerasbos, en grasland - kwam van oudsher voor in het Nederlandse landschap, en de grauwe gans is dan ook onze enige inheemse broedende gans. Toch verdween de soort in het begin van de 20e eeuw als broedvogel, vermoedelijk onder andere doordat veel geschikt broedbiotoop in cultuur werd gebracht (Teixeira 1979).

Halverwege de 20e eeuw keerde de grauwe gans terug als broedvogel, en wel op twee verschillende wijzen. Door de aanleg van de IJsselmeerpolders ontstonden grote, rustige moerasgebieden, waarin zich spontaan ganzen vestigden. De eerste vestigingen waren veelal van tijdelijke aard als gevolg van ontginningen, maar in Zuidelijk Flevoland (vanaf 1970) kreeg de soort vaste grond onder de voeten. Daarnaast zijn tussen 1955 en 1970 op diverse plaatsen (Het Zwin, Biesbosch, Texel, Friesland) gekortwiekte en geleewiekte exemplaren uitgezet, waarvan de jongen de basis vormden voor een vrijvliegende populatie. In de vestigingsgebieden namen de aantallen vrij snel toe en vanaf de zeventiger jaren werden ook nieuwe gebieden gekoloniseerd (waarbij mogelijk ook verdere introducties een rol hebben gespeeld), zoals het Deltagebied, de Deelen (Friesland), Waterland, het Rivierengebied en de Vechtplassen (van den Bergh 1991). In 1993 broedden reeds minimaal 1200 - 1300 paren in Nederland (van Dijk et al. 1994), en sindsdien zet de toename onverminderd door, waarbij nog steeds nieuwe plekken worden gekoloniseerd.

1.2 Van succes tot probleem?

De terugkeer van de grauwe gans als broedvogel moet gezien worden als een positieve ontwikkeling: het gaat om een soort die van nature thuishoort in onze moerasgebieden en daar een belangrijke ecologische rol vervult door verlandingsprocessen tegen te gaan. Daarnaast is het een sfeerbepalende vogel, waarvan de aanwezigheid in het buitengebied door het publiek wordt gewaardeerd. Deze positieve waardering komt o.a. tot uiting in de aanwijzing van de grauwe gans als doelsoort in het natuurbeleid (Bal et al. 1995).

In ons intensief gebruikte landschap leidt de succesvolle terugkeer echter ook tot conflicten met de landbouw. De grauwe gans onderscheidt zich hierbij van andere ganzensoorten door het feit dat de vogels het gehele jaar door aanwezig zijn, en daardoor ook in het voorjaar en de zomer schade aan landbouwgewassen kunnen toebrengen. Met de aantallen ganzen groeit daarom ook de discussie over schade en de wenselijkheid van aantalbeperking. Een complicatie hierbij is dat er verschillende populaties grauwe ganzen zijn die ingewikkelde patronen van verblijf hebben, waardoor het totale aantal ganzen niet eenvoudig te beheren is.

Door het Jachtfonds zijn in de afgelopen jaren in toenemende mate tegemoetkomingen voor schade door grauwe ganzen uitgekeerd aan agrariërs (zie hoofdstuk 5). Tegelijkertijd wordt op beheerders van natuurgebieden waar de ganzen broeden, vanuit de landbouwhoek druk uitgeoefend om de populaties in te dammen. Vanaf 2000 keert het jachtfonds in principe geen schade veroorzaakt door overzomerende ganzen meer uit. Geredeneerd wordt dat van maatregelen zoals afschot en schudden van eieren een zodanig schadebeperkende werking uitgaat dat deze zich niet meer zal voordoen. Mede vanuit deze stellingname worden vergunningen verstrekt voor het uitvoeren van deze handelingen tussen 1 april en 1 september. In diverse broedgebieden wordt (een deel van de) eieren geraapt. Buiten het broedseizoen werden grauwe ganzen tot recent eveneens op veel plaatsen bejaagd. Vanaf september 1999 is de jacht op alle ganzen gesloten maar kan in de winterperiode vergunning verleend worden om op een beperkt, limitatief opgesomd aantal gewassen, een beperkt aantal ganzen per dag te schieten.

Ondanks de genomen maatregelen nemen de aantallen in de meeste gebieden nog steeds toe. Door de beheerders van natuurterreinen wordt het ingrijpen in natuurlijke processen als een in principe onwenselijke noodmaatregel beschouwd, terwijl er ook maatschappelijke weerstand bestaat tegen jacht als aantalbeperkende maatregel. Een probleem in de discussie over het te voeren beheer is dat nog onduidelijk is wat de te verwachten aantalontwikkeling zal zijn als niet wordt ingegrepen, en welke maatregelen het meeste effect zullen hebben als voor ingrijpen wordt gekozen. Alleen op basis van kennis hierover kunnen verantwoorde keuzes worden gemaakt.

1.3 Aanleiding tot deze studie

Eén van de regio's in Nederland waar bovengeschetste discussies spelen is het Noordelijk Deltagebied: Haringvliet, Hollands Diep, Volkerakmeer en de omliggende landbouwgebieden van Voorne-Putten, Goeree-Overflakkee en noordwestelijk Noord-Brabant. De grootste concentratie broedvogels bevindt zich hier op en rond de Plaat van Scheelhoek in het Haringvliet, maar ook elders in het gebied broeden aanzienlijke aantallen grauwe ganzen. Het aantal broedparen bedroeg in 1991 c. 100 (Ouweneel 1993) maar was in 1999 gegroeid tot minimaal 600, terwijl in dat jaar een totale zomerpopulatie van ruim 5 000 grauwe ganzen werd vastgesteld (Schekkerman et al. 1999). De broedpopulatie van het noordelijk Deltagebied bestaat overwegend uit strikte standvogels, maar deze vogels maken ook regelmatig gebruik van gebieden op Schouwen-Duiveland en Sint-Philipsland (Loonen & De Vries 1995).

Om een beter inzicht te krijgen in de te verwachten aantalontwikkeling van grauwe ganzen in het noordelijk Deltagebied en in de effectiviteit van mogelijke maatregelen, hebben de drie betrokken provincies Zeeland, Zuid-Holland en Noord-Brabant en de twee belangrijkste beheerders van waterrijke natuurgebieden, de Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten in Nederland ('Natuurmonumenten') en Staatsbosbeheer, aan Alterra gevraagd hiervoor een modelmatige verkenning uit te voeren.

In dit rapport worden verschillende populatiedynamische modellen voor de grauwe gans beschreven en geanalyseerd. De daarbij gevolgde aanpak is vergelijkbaar met die gehanteerd door Ebbinge et al. (1998) voor knobbelzwanen in Noord- en Zuid-Holland. Naast dichtheidsonafhankelijke modellen zijn in deze verkenning ook dichtheidsafhankelijke modellen ontwikkeld. Om de modellen te voeden met realistische parameterwaarden is gebruik gemaakt van literatuurgegevens (m.n. uit Zweden), en zijn nog ongepubliceerde gegevens uit de Ooijpolder bij Nijmegen, en zichtwaarnemingen van op diverse plaatsen in Nederland gemerkte grauwe ganzen bewerkt.

Met de ontwikkelde modellen zijn scenarioberekeningen uitgevoerd, waarmee de gevolgen van een aantal mogelijke beheersmaatregelen voor het populatieverloop zijn verkend. Op grond hiervan is tevens een inschatting gemaakt van de mogelijk te verwachten landbouwschade door grauwe ganzen. We beperken ons hierbij tot zomerhalfjaar, omdat in het winterhalfjaar de standvogelpopulatie wordt aangevuld met 5 000-10 000 doortrekkers uit Noord-Europa (Schekkerman et al. 1999; SOVON Ganzen- en zwanenwerkgroep 1999), en daardoor schade door grauwe ganzen in de winter niet uitsluitend wordt bepaald door de ontwikkeling van de lokale populatie.



2 Globale werkwijze en leeswijzer

Voor deze studie zijn gegevens over reproductie en sterfte van grauwe ganzen bewerkt en populatiedynamische modellen ontwikkeld. Met deze modellen zijn vervolgens beheersscenario's doorerekend. Hierbij was een projectgroep betrokken o.l.v. B.S. Ebbinge, die naast de auteurs van dit rapport (medewerkers van Alterra en SOVON) bestond uit een groep van specialisten op het gebied van (grauwe) ganzen (M.J.J.E. Loonen, Rijksuniversiteit Groningen; C. Berrevoets, RIKZ), populatiemodellen (H. Heesterbeek, Centrum voor Biometrie, Plant Research International; E. Stienen, Alterra) en GIS (R. Wegman, Alterra). Op een startbijeenkomst met de klankbordgroep en de opdrachtgevers werd het werkplan vastgesteld. Tussentijds zijn de voorlopige resultaten nogmaals besproken met de klankbordgroep en bij een tussentijdse presentatie voor de opdrachtgevers.

In eerste instantie is een uitgebreid *dichtheidsonafhankelijk* model ontwikkeld waarbij acht verschillende stadia (leeftijdsklassen) in het leven van een grauwe gans werden onderscheiden. Hoewel een dergelijk model waarschijnlijk dicht bij de realiteit staat, en bovendien inzicht geeft in de leeftijdsopbouw van de populatie, die onder invloed van beheersmaatregelen sterk kan veranderen, ontbraken voldoende nauwkeurige cijfers over de reproductie- en sterftetekansen per leeftijdsklasse. Daarom is besloten dit model 'in te dikken' tot een model met drie stadia: juveniele, niet-geslachtsrijpe tweedejaars, en geslachtsrijpe vogels van drie jaar en ouder. Deze dichtheidsafhankelijke modellen beschrijven de afgelopen periode waarin de populaties vrijwel ongelimiteerd groeiden (fig. 1) en zijn zinvol om de gekozen parameterwaarden te bestuderen, maar zijn niet bruikbaar voor voorspellingen voor de toekomst, omdat er een plafond aan de populatiegrootte moet zijn.

Daarvoor zijn ook *dichtheidsafhankelijke* modellen ontwikkeld waarbij een maximumwaarde is aangenomen voor het aantal families dat per oppervlakte-eenheid succesvol jongen groot kan brengen. Deze maximale dichtheid is gebaseerd op het kerngebied binnen de Ooijpolder waar de aantallen zich lijken te hebben gestabiliseerd. Er is een zgn. lineair dichtheidsafhankelijk model ontwikkeld waarbij het broedsucces maximaal is zolang de plafondwaarde nog niet is bereikt, en een zgn. hyperbolisch dichtheidsafhankelijk model, waarbij al bij veel lagere dichtheden interferentie tussen de families wordt verondersteld, die leidt tot een afname van het broedsucces.

De belangrijkste invoerparameters voor de populatiedynamische modellen bestaan uit gegevens over de reproductie en sterfte van grauwe ganzen in diverse (leeftijds)stadia (bijlagen 1 en 2). De reproductiegegevens werden ontleend aan de literatuur, en aan veldonderzoek in de Ooijpolder bij Nijmegen (bewerkt door SOVON Vogelonderzoek Nederland). Hier wordt sinds 1997 een niet-trekkende populatie van deels van individueel gemerkte halsbanden voorziene grauwe ganzen onderzocht door B. Voslamber, C. van Turnhout en F. Willems. Gegevens over sterfte werden eveneens ontleend aan de literatuur, maar bovendien werd een analyse gemaakt van de ringaflezingen van in Nederland van halsbanden voorziene grauwe ganzen. Dit bestand

werd opgebouwd door M.J.J.E. Loonen (Rijksuniversiteit Groningen) met bijdragen van vele vrijwillige ringaflezers. De gegevens zijn afkomstig van verschillende Nederlandse deelpopulaties, waaronder die van de Scheelhoek.

Literatuurgegevens zijn vooral afkomstig van een langlopend onderzoek aan een broedpopulatie grauwe ganzen in de provincie Skåne in Zuid-Zweden. Hier wordt sinds 1985 jaarlijks het broedsucces en de overleving van een groot aantal met halsbanden gemerkte vogels gevolgd (Nilsson & Persson 1993, 1994, 1996, Nilsson et al. 1997).

Reproductie- en sterftcijfers bepalen de groeisnelheid van de populatie, maar zijn op zich onvoldoende om in te schatten op welk niveau deze uiteindelijk zal stabiliseren. Op grond van kennis van de biologie van verschillende ganzensoorten en de in de Delta geldende habitatcondities (landbouwgebieden die voldoende voedsel bieden voor adulte ganzen, predatie door vossen nog geen belangrijke factor) wordt verwacht dat de beschikbaarheid van geschikt opgroeihabitat voor families met kuikens waarschijnlijk de factor is die (via zgn. dichtheidsafhankelijke processen) het eerst de populatie-omvang zal beperken. De relatie tussen oppervlakte geschikt opgroeihabitat en het aantal aanwezige ganzenfamilies werd eveneens bestudeerd in de Ooijpolder, en de daaruit voortkomende 'rekenregels' werden toegepast om de draagkracht van het noordelijke Deltagebied voor grauwe ganzen in te schatten.

Met deze gegevens zijn de dichtheidsafhankelijke populatiemodellen geparametriseerd. Vervolgens is de te verwachten ontwikkeling van de grootte en leeftijdsamenstelling van de populatie doorgerekend voor een aantal mogelijke beheersscenario's. Deze variëren van 'niets doen' tot het jaarlijks verwijderen (door afschot of vangst) van een deel van de volwassen vogels (hoofdstuk 4.3).

Voor een verkenning van de te verwachten ontwikkeling in landbouwschade door grauwe ganzen zijn gegevens bewerkt van door het Jachtfonds geregistreerde schade in de jaren 1994-1999. Op grond van de relatie tussen de grootte van de broedpopulatie en de geregistreerde schade is de bij ongewijzigde randvoorwaarden te verwachten schade in het zomerhalfjaar ingeschat voor diverse beheersscenario's (hoofdstuk 6). Schade door ganzen in de rest van het jaar wordt (grotendeels) veroorzaakt door overwinterende ganzen uit noordelijker streken, en is daarom niet te voorspellen op grond van deze modelstudie.

3 Biologie van de grauwe gans

In verband met zijn bejaagbaarheid, zijn ecologische rol in moerasgebieden en de landbouwschadeproblematiek, is aan de biologie van de grauwe gans vrij veel onderzoek gedaan. Voor dit rapport zijn vooral de mate waarin kan worden gesproken van deelpopulaties en het trekgedrag, de voedsleecologie, de broedbiologie en overleving, en de historische populatieontwikkeling van belang.

3.1 Deelpopulaties en trekgedrag

In Europa worden verschillende populaties grauwe ganzen onderscheiden, die elk een eigen broed- en overwinteringsgebied kennen, en waartussen relatief weinig uitwisseling van vogels plaatsvindt. De Nederlandse broedvogels worden gerekend tot de NW-Europese populatie (Madsen et al. 1999). Broedvogels uit het noordelijk deel van deze populatie (Noorwegen, Zweden), zijn trekvogels die de winter doorbrengen in West- en Zuidwest-Europa (Nederland, Spanje). Een deel van de zuidelijker broedende vogels trekt echter niet. Onderzoek met behulp van halsbanden heeft uitgewezen dat sommige Nederlandse broedvogelpopulaties 's winters grotendeels wegtrekken, terwijl andere vrijwel volledig standvogel zijn. Veel van de broedvogels uit de Deelen (Friesland), en een kleiner deel van die uit Waterland en Flevoland, overwinteren in Spanje. De populatie van het noordelijk Deltagebied is vrijwel volledig standvogel, evenals die van de Ooijpolder, waaraan gegevens voor het populatiemodel zijn ontleend (Loonen & de Vries 1995, Visbeen 1998, B. Voslammer ongepubl., deze studie). Dat dit niet betekent dat deze vogels zich nooit over grotere afstanden verplaatsen wordt geïllustreerd door het feit dat enkele gemerkte vogels uit de Scheelhoek in Zuidoost-Engeland en in Noord-Nederland zijn waargenomen.

Naast deze eigen broedvogels zijn in Nederland buiten het broedseizoen ook grote aantallen grauwe ganzen uit noordelijker streken aanwezig. Het seizoensmaximum valt in oktober-november, wanneer in recente jaren zo'n 100 000 grauwe ganzen zijn geteld (Koffijberg et al. 1997). De laatste jaren blijven steeds grotere aantallen overwinteren, vooral in het Verdrongen Land van Saeftinge, maar ook in het noordelijk Deltagebied (c. 13 000 in 1997/98; SOVON Ganzen- en zwanenwerkgroep 1999).

Naast seizoenstrek vertonen grauwe ganzen trek naar ruiplaatsen, waar tussen mei en juli de vleugelrui wordt doorgemaakt. Hiervoor worden eilanden of moerasgebieden gebruikt die een combinatie van rust, veiligheid (water) en voldoende voedsel kunnen bieden. Belangrijke ruiplaatsen zijn de Oostvaardersplassen in Nederland en het eiland Saltholm in Denemarken. Daarnaast bevinden zich op verschillende plaatsen ruiplaatsen waar tot enkele 100-en vogels ruien, zoals de Ventjagersplaten in het Haringvliet (Ouweneel 1993, Koffijberg et al. 1997). Dit betreft niet-broedende vogels en niet succesvolle broedvogels. Succesvolle broedvogels ruien in de directe omgeving van de broedlocatie vanwege de zorg voor de nog niet vliegvlugge jongen.

Ganzen zijn in hoge mate trouw aan hun partner en aan een eenmaal gekozen broedgebied. Ook keren vooral de vrouwtjes om te broeden meestal terug naar het gebied waar ze zijn geboren. Mannetjes vertonen iets vaker dispersiegedrag, bijvoorbeeld doordat zij in de winter paren met een vrouwtje uit een ander broedgebied (Rohwer 1987).

3.2 Voedsel

Grauwe ganzen zijn strikte vegetariërs. Met hun grote formaat en stevige snavel kunnen zij tamelijk grof plantenmateriaal verwerken. In het winterhalfjaar vormen opgegraven knollen en zetmeelrijke ondergrondse wortel- en stengeldelen van diverse plantensoorten, zoals zeebies, zeeaster, riet en lisdodde, een belangrijke voedselbron. Daarnaast worden grassen, wintergraan en blad van kwelderplanten gegeten. In voorjaar en zomer spelen groene delen van planten zoals grassen, riet en granen een belangrijkere rol, terwijl wat later ook graszaden uit de aren worden geritst. In het najaar zijn ook oogstresten (graanstoppels, bieten) van belang (o.a. Koffijberg et al. 1997).

Omdat plantenmateriaal weinig eiwit bevat, selecteren de ganzen in perioden van verhoogde eiwitbehoefte (groeiperiode van kuikens en tijdens de rui) voedsel met relatief hoge eiwitgehalten. Kuikens foerageren vooral op korte grasvegetaties die (veelal door begrazing) in een groeifase verkeren. Ruige grassen zijn voor kleine jongen niet goed te verwerken, maar oudere kuikens foerageren ook wel op graszaad.

3.3 Reproductie

Grauwe ganzen beginnen in West-Europa al vroeg met broeden, de spreiding in de legdatum is veelal groot. Kuikens worden geboren tussen eind maart en begin juni (o.a. Lensink 1998, Van Turnhout et al. 1998). Het nest ligt goed verborgen tussen riet of ruigte, of onder struiken of bomen, meestal op minder dan 10 m van open water. Waar mogelijk wordt gebroed in vegetatie temidden van water of op eilanden, waar nesten minder gemakkelijk bereikbaar zijn voor predatoren. Waar zulke veilige plekken schaars zijn wordt vaak in kolonievorm gebroed (o.a. Teixeira 1979). De legsels bevatten 2-11, in West-Europa meestal 4-7 eieren (bijlage 1). De broedduur bedraagt 27-28 dagen (Cramp & Simmons 1977).

Na het uitkomen verruilen de ouders met de jongen de nestplaats voor een plek waar korte grasvegetatie (foerageergebied) grenst aan open water, dat dienst doet als toevluchtsoord bij gevaar. Tussen nest- en opgroeiplaats worden soms grote afstanden (tot 10 km of meer; Visbeen 1999) afgelegd, meestal zwemmend. Hier lopen vaak meerdere families bij elkaar, en 'adoptie' van kuikens komt geregeld voor, evenals crèche-vorming. In deze periode maken de ouders de slagpenrui door, waardoor zij enige tijd niet in staat zijn tot vliegen. De kuikens zijn met 50-60 dagen vliegvlug, maar blijven vaak tot het einde van hun eerste winter bij de ouders (Cramp & Simmons 1977).

Hoewel grauwe ganzen soms al in hun tweede levensjaar tot broeden komen, beginnen veel vogels pas op latere leeftijd. Zuid-Zweedse data laten zien dat 34% van de tweedejaars vogels in het broedseizoen gepaard is, terwijl 95% van de vogels van vijf jaar en ouder gepaard is. Het aandeel dat met kleine jongen wordt gezien, en dus succesvol eieren had uitgebroed, vertoont dezelfde trend: toenemend van 8% onder tweejarige tot 57% van de vogels ouder dan vijf jaar (Nilsson & Persson 1994). Het ligt voor de hand dat deze percentages enigszins variabel zijn. In een snel groeiende populatie lijken de vogels gemiddeld op jongere leeftijd tot broeden komen. Zo blijkt dat in de Ooijpolder relatief veel tweejarige vogels broeden (Voslamber et al. ongepubl.). Tot welke leeftijd grauwe ganzen zich kunnen voortplanten is niet goed bekend, maar bij sneeuwganzen (*Anser caerulescens*) en brandganzen (*Branta leucopsis*) neemt het reproductiesucces na ongeveer het tiende levensjaar af (Rockwell et al. 1993, Black & Owen 1995).

Gegevens over broedsucces van grauwe ganzen zijn samengevat in bijlage 1. De gemiddelde legselgrootte in West-Europa ligt tussen de vijf en zeven eieren, waarbij de in Nederland gevonden waarden aan de hoge kant zijn (gemiddeld 5.9). Naar het Noorden toe neemt de legselgrootte iets af. Het uitkomstsucces van legfels is zeer variabel, met waarden tussen 16 en 97 % (gemiddeld 59 %). Hierbij zijn de in Nederland gevonden waarden relatief laag (16-37%), maar dat komt gedeeltelijk door een verschil in berekeningswijze. De Nederlandse gegevens betreffen dagelijkse overlevingskansen; de corresponderende 'klassieke' uitkomstpercentages (die het broedsucces overschatten) bedragen 20-60%. Predatie is de belangrijkste verliesoorzaak van legfels, waarbij nesten op eilanden minder vaak worden gepredeerd dan op het vasteland. Succesvolle nesten leveren gemiddeld vier tot vijf kuikens op, doordat niet alle eieren uitkomen. Ook de overleving van kuikens is variabel, maar minder dan die van legfels (51-94%). Dit alles resulteert in gemiddelde aantallen uitgevlogen jongen per broedpaar tussen 2.0 en 4.2 (gemiddeld 2.7).

3.4 Overleving en sterfte

De grauwe gans is een langlevende vogelsoort. Uit ringonderzoek is een leeftijd van 17.5 jaar bekend (Cramp & Simmons 1977), terwijl vogels in een park en in gevangenschap 25 en 26 jaar oud werden.

Overleving en sterfte van grauwe ganzen zijn in Zweden en in Nederland onderzocht aan met halsbanden gemerkte vogels. Het Zweedse project loopt al sinds 1985 (Nilsson & Persson 1993, 1996; Nilsson et al. 1997). Zweedse broedvogels die in Nederland overwinteren blijken een hogere overleving te hebben dan vogels die in Spanje overwinteren. Dit komt vooral door een verschil in jachtdruk tussen de belangrijkste overwinteringgebieden in Spanje (Coto Doñana) en Nederland (Saeflinghe). Voor in Nederland overwinterende vogels werd een gemiddelde jaarlijkse overleving gevonden van 82 % in het eerste jaar na uitvliegen, 83 % in het tweede en derde jaar, en 92 % in latere jaren. Voor Spanje-trekkers bedroegen de cijfers respectievelijk 68, 67 en 81 % (Nilsson & Persson 1996).

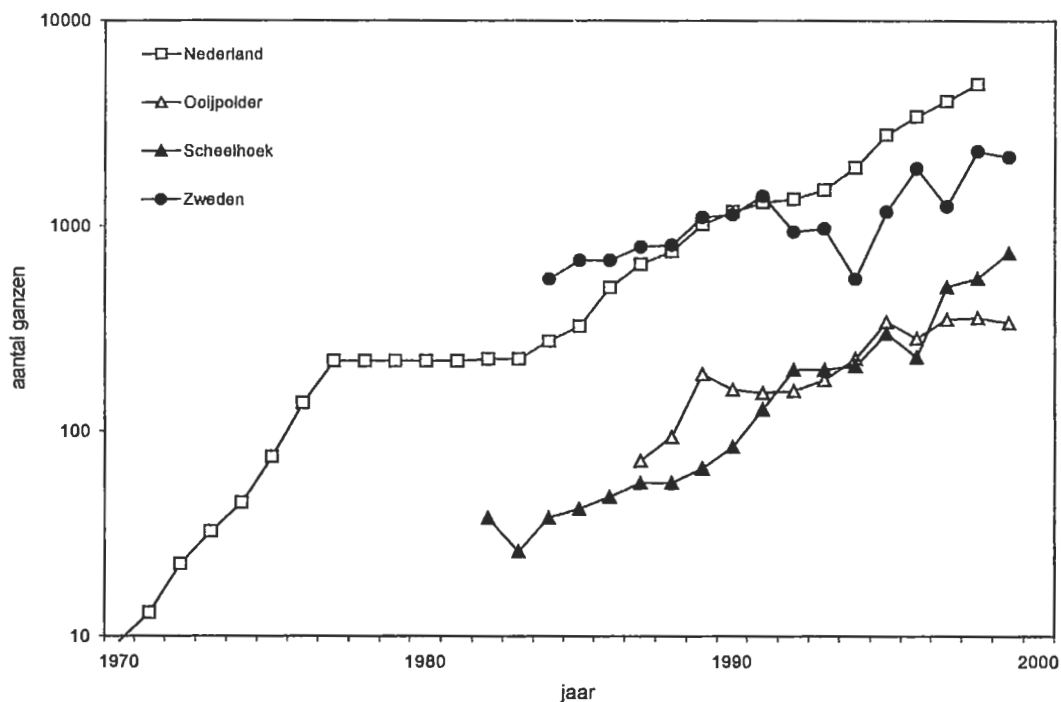
Om twee redenen geven deze cijfers een lichte onderschatting van de werkelijke overleving. In de eerste plaats vindt enig verlies van halsbanden plaats, waardoor gemerkte vogels ten onrechte uit de populatie lijken te verdwijnen. In de tweede plaats worden gemerkte vogels in sommige jaren niet afgelezen terwijl ze wel in leven zijn. In de Zweedse studie is hiervoor niet gecorrigeerd.

In Nederland zijn tussen 1990 en 1998 op diverse locaties 250 jonge en 112 volgroeide grauwe ganzen van onbekende leeftijd van een individueel gemerkte halsband voorzien. Voor dit project zijn de c. 23000 tot en met 1999 door vrijwilligers ingestuurde waarnemingen van deze ganzen bewerkt tot schattingen van overlevings- en waarneemkansen (bijlage 2). De overlevingsschattingen zijn gecorrigeerd voor de waarneemkans, maar niet voor ringverlies.

Uit de analyse bleek dat de waarnemingskans van gemerkte grauwe ganzen zeer hoog was: meestal tussen 95% en 100%. De overleving werd geschat op 75 % in het eerste jaar, 78 % in het tweede jaar en 79 % in latere jaren. In vergelijking met de Zweedse gegevens lijkt de overleving van eerstejaars ganzen dus aan de hoge, en die van volwassen vogels aan de lage kant. De meeste Nederlandse vogels zijn standvogels, waardoor er minder verliezen onder jongen vogels kunnen optreden tijdens de trek. Mogelijk is de hogere sterfte onder volwassen vogels te verklaren door een grotere jachtdruk in de broedgebieden van Nederlandse standpopulaties.

3.5 Populatiegroei

Ondanks hun lange levensduur produceren grauwe ganzen tamelijk grote legsels. Hierdoor kunnen populaties, wanneer niet beperkt door sterfte, broedmogelijkheden of predatie op legsels en jongen, tamelijk snel groeien. Zo verdubbelde de grootte van de totale Noordwest-Europese grauwe ganzenpopulatie in de jaren 1980 in tien jaar tijd tot 200 000 vogels (Nilsson et al. 1999). De Nederlandse broedpopulatie is eveneens snel gegroeid, van c. 10 paren in 1970 tot c. 4 900 paren in 1998 (SOVON). In figuur 1 wordt de aantalontwikkeling van de totale Nederlandse populatie en enkele voor dit rapport relevante deelpopulaties op een logaritmische schaal weergegeven. Hierdoor wordt een met een vast percentage toenemende curve rechtgetrokken. Vervolgens kan de groeisnelheid van deze populaties worden bepaald door de hellingshoek van de regressielijnen te bepalen. Deze hellingshoek geeft de relatieve populatiegroeisnelheid (proportionele groei per jaar) weer. Hieruit blijkt dat zowel de Nederlandse populatie als geheel als die van de Scheelhoek over de beschouwde periode zijn gegroeid met gemiddeld 19 % per jaar, en nog steeds in dit tempo doorgroeien. In de populaties van de Ooijpolder (12 %/jaar) en Zuid-Zweden (8 %/jaar) is de groei minder sterk geweest. Hier is bovendien de groeisnelheid in de loop der jaren afgenomen (afvlakkende curve), vooral in de Ooijpolder. Dit suggereert dat in deze populaties dichtheidsafhankelijke processen optreden, en dat de populaties mogelijk een door omgevingsfactoren bepaalde evenichtswaarde beginnen te naderen.



Figuur 1. Verloop van het aantal broedparen van de grauwe gans in geheel Nederland, in de Scheelhoek en de Ooijpolder, en in Zuid-Zweden. De Nederlandse cijfers zijn aantallen broedparen; de Zweedse cijfers totale aantallen ganzen in september, hier gedeeld door 10 zodat ze beter in de figuur passen. Bronnen: SOVON, B. Voslammer c.s., Natuurmonumenten, L. Nilsson & H. Persson (www.darwin.biol.lu.se/zoekologi/waterfowl/septinv.htm).

4 Modelontwikkeling

Om inzicht te krijgen in het te verwachten populatieverloop van de Grauwe gans in het noordelijk Delta gebied kunnen we gebruik maken van modellen. Dat de populatiegrootte hier ook in recente jaren nog sterk toeneemt (fig. 1), wijst er op dat dichtheidsafhankelijkheid in de Delta nog geen grote rol speelt. Derhalve kan de historische populatie-ontwikkeling worden beschreven met een dichtheids-onafhankelijk matrixmodel (Caswell 1989) waarin de populatiegroei onbeperkt is. Zo'n model geeft naast de populatiegroeisnelheid ook inzicht in de stabiele opbouw van de populatie in aantallen eerstejaars, tweedejaars, etc. De modeluitkomsten kunnen worden vergeleken met de waargenomen populatiegroeisnelheid, om na te gaan of de gebruikte parameterschattingen realistische voorspellingen opleveren. Verder kan de invloed van de verschillende invoerparameters (reproductiesucces en overleving) op de populatiegroeisnelheid worden onderzocht. Dit maakt het mogelijk de effectiviteit van beheersmaatregelen, zoals het rapen van eieren of afschot van volgroeide vogels, te evalueren.

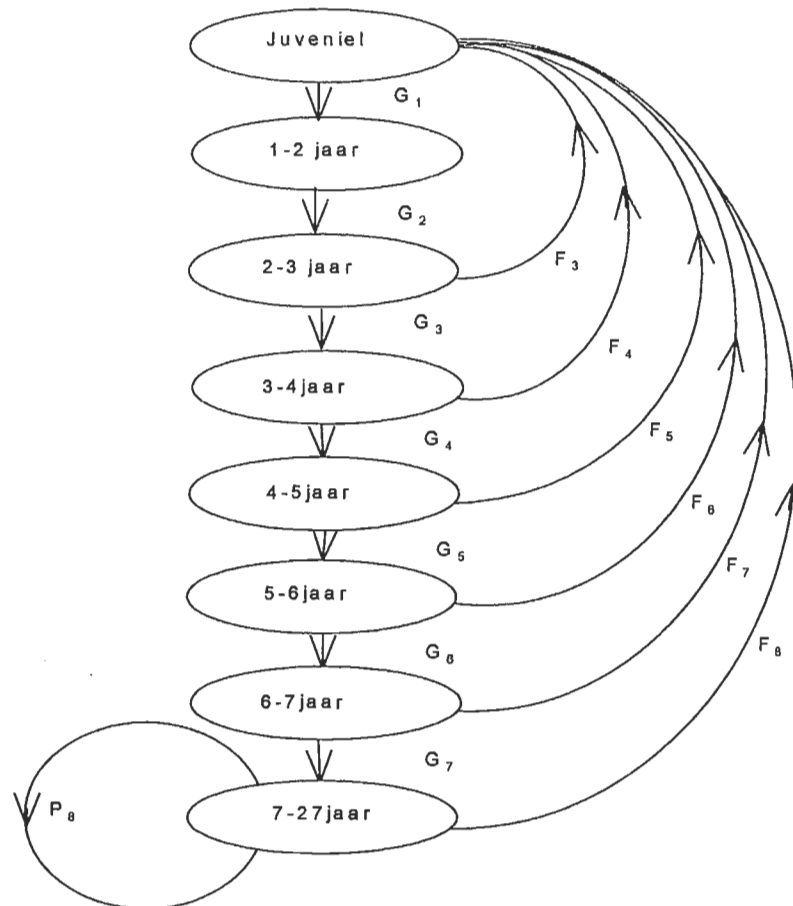
Op den duur zullen echter dichtheidsafhankelijke processen gaan spelen die de groeisnelheid van de populatie afremmen, totdat uiteindelijk een evenwichtspopulatiegrootte wordt bereikt (Newton 1998). Dichtheidsafhankelijke modellen zijn daarom niet geschikt voor het voorspellen van ontwikkelingen op langere termijn.

4.1 Populatiemodel voor de Ooijpolder en Zuid-Zweden

Idealiter zou men een populatiemodel willen parametriseren met gegevens over reproductie en sterfte gemeten in populatie waarvan men de ontwikkeling wil modelleren. Van grauwe ganzen in het Deltagebied waren hiervoor echter te weinig gegevens bekend. Het dichtheidsafhankelijke model is daarom geparametriseerd met gegevens uit de Ooijpolder en Zuid-Zweden. Ook deze populaties zijn in de afgelopen jaren sterk in aantal toegenomen (fig. 1), zij het dat in recente jaren een afvlakking is opgetreden. Voor de Zweedse populatie zijn de meest gedetailleerde gegevens over reproductie en sterfte voorhanden, in de zin dat er gepubliceerde gegevens bestaan over de kans op reproductie van vogels van verschillende leeftijd (zie 3.3). Op grond van deze informatie is een model met acht stadia gedefinieerd: (vliegvlugge) juveniele, eerste- tot en met zesdejaars vogels (zes klassen), en vogels van zeven jaar en ouder. Elk van deze klassen kent een ander reproductiesucces (voor juveniele en eerstejaars is het reproductiesucces nul). De overlevingskansen zijn verschillend voor de eerste, tweede en derde klasse en constant vanaf het vierde jaar.

4.1.1 Modelbeschrijving

Op basis van de beschikbare data over reproductie en overleving van de twee populaties (zie bijlagen 1 en 2) en kennis van de ecologie van de Grauwe gans is haar levensloop (*life history*) opgedeeld in acht stadia. Figuur 2 geeft dit schematisch weer.



Figuur 2. Schematische weergave van de levensloop van een grauwe gans volgens het acht-stadia-model.

De ellipsen stellen de verschillende stadia voor. Met uitzondering van het laatste stadium verblijven de ganzen maximaal een jaar in elk stadium. De symbolen F, G en P geven het volgende aan:

F: het reproductiesucces (aantal geproduceerde vliegvlugge jongen),

G: de kans op groei naar het volgende stadium

P: de kans om in het huidige stadium te overleven tot het volgende jaar.

Het subscript i bij F, G en P geeft de verschillende stadia aan. Om van stadium i naar stadium $i+1$ te komen moeten de ganzen overleven tot het volgende jaar. Zo is G_1 de kans dat een vliegvlugge juveniel het begin van zijn tweede levensjaar haalt. De eerste zeven stadia duren elk ten hoogste één jaar en zodat de kans dat de ganzen in de stadia $i=1$ tot 7 blijven gelijk is aan nul ($P_1=0, \dots, P_7=0$). In het achtste stadium

verblijven de ganzen maximaal 20 jaar; de maximumleeftijd in het model is gesteld op 27 jaar. De kans dat een gans in het achtste stadium het volgende levensjaar haalt is weergegeven door P_8 . Aangenomen is dat de ganzen vanaf hun derde levensjaar kunnen deelnemen aan de reproductie. De parameters F_i geven de bijdrage van de verschillende stadia aan de reproductie weer.

Het model kent tijdstappen van een jaar, en de veranderingen in aantallen van jaar tot jaar worden berekend net na het vliegvlug worden van de juvenielen. We modelleren dus de (na)zomerpopulatie. We veronderstellen dat de geslachtsverhouding gelijk is aan 1:1 en modelleren alleen het vrouwelijke deel van de populatie. De geschatte aantallen dienen dus te worden verdubbeld om de totale populatiegrootte te krijgen. Eveneens uitgaande van een geslachtsverhouding van 1:1 is in de modellen steeds gerekend met de helft van de legselgrootte (waaruit dus vrouwelijke ganzen komen).

Gegeven het aantal vrouwelijke individuen in de verschillende stadia in jaar t , zoals weergegeven door de vector $n(t)$ (zie vergelijking 1), kunnen we op basis van de data over reproductie, overleving en verblijftijd in de verschillende levensstadia het aantal individuen in elk stadium in het volgende jaar berekenen.

$$n(t) = \begin{pmatrix} n_1(t) \\ n_2(t) \\ n_3(t) \\ n_4(t) \\ n_5(t) \\ n_6(t) \\ n_7(t) \\ n_8(t) \end{pmatrix} \quad (1)$$

De waarden van P en G kunnen worden berekend met vergelijking (2), waarbij P_i de kans is dat een individu in stadium i overleeft tot het volgende jaar en in het i -de stadium blijft en G_i de kans dat het individu overleeft tot het volgende jaar en naar stadium $i+1$ gaat. Deze kansen zijn te berekenen met kennis van de overlevingskansen p_i in deze stadia en de verblijftijden d_i :

$$P_i = \frac{(1 - p_i^{d_i - 1})}{1 - p_i^{d_i}} p_i \quad G_i = p_i - P_i \quad (2)$$

Uit deze formule blijkt dat voor de eerste zeven stadia geldt $P_i=0$ en $G_i=p_i$, de overlevingskansen, omdat de duur van die stadia 1 jaar is ($d_1 \dots d_7=1$; $d_8=20$). Zo is $G_1=0.82$, $G_2=0.83$ en G_3 t/m $G_7=0.92$ voor de Zuid-Zweedse populatie (tabel 1).

Het aantal individuen in het juveniele stadium in jaar $t+1$ is te berekenen uit:

$$n_1(t+1) = F_3 n_3(t) + F_4 n_4(t) + \dots + F_8 n_8(t) \quad (3)$$

In woorden: het aantal vliegvlugge juvenielen in jaar $t+1$ is gelijk aan het aantal vliegvlugge jongen geproduceerd in jaar t door moeders uit het derde tot het achtste stadium.

De berekening van het aantal ganzen in het tweede tot en met het achtste stadium gaat als volgt:

$$\begin{aligned}
 n_2(t+1) &= G_1 n_1(t) \\
 n_3(t+1) &= G_2 n_2(t) \\
 n_4(t+1) &= G_3 n_3(t) \\
 n_5(t+1) &= G_4 n_4(t) \\
 n_6(t+1) &= G_5 n_5(t) \\
 n_7(t+1) &= G_6 n_6(t) \\
 n_8(t+1) &= G_7 n_7(t) + P_8 n_8(t)
 \end{aligned} \tag{4}$$

Deze formules zijn eenvoudiger te noteren in matrixvorm als

$$n(t+1) = Mn(t) \quad \text{waarbij } M = \begin{pmatrix} 0 & 0 & F_3 & F_4 & F_5 & F_6 & F_7 & F_8 \\ G_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & G_2 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & G_3 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & G_4 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & G_5 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & G_6 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & G_7 & P_8 \end{pmatrix} \tag{5}$$

De matrix M bepaalt de verdeling van de populatie over de verschillende stadia op tijdstip $t+1$ ($n(t+1)$) gegeven de populatie op tijdstip t ($n(t)$). Iteratie van de matrix beschrijft de ontwikkeling van de populatie in de tijd. Voor een dichtheids-onafhankelijke matrix (de waarden van F , P en G veranderen niet) kan het lange-termijn gedrag van de populatie berekend worden door de grootste eigenwaarde λ van de matrix uit te rekenen. De populatiegroeisnelheid op de lange termijn r is gelijk aan $\ln(\lambda)$.

Om de bijdrage van de verschillende parameters P , G en F aan λ te bepalen, en dus de gevoeligheid van de populatiegroeisnelheid voor veranderingen in de waarde van deze parameters (denk hierbij aan bijv. het schudden van eieren, dat F doet afnemen), kunnen we de zogenaamde *elasticiteit* berekenen. De elasticiteit $e_{i,j}$ geeft het relatieve effect van een verandering in een van de parameters (P , G en F) op de populatiegroeisnelheid:

$$e_{i,j} = \frac{a_{i,j}}{\lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{i,j}} \tag{6}$$

waarbij $a_{i,j}$ een element uit de matrix M voorstelt (rij i , kolom j); bijvoorbeeld $a_{0,7} = F_8$. De som der elasticiteiten van alle matrixelementen is 1. Als parameter A een twee maal zo grote elasticiteit heeft als parameter B , betekent dat dat een bepaalde verandering in A een twee maal zo grote verandering in λ teweeg brengt als een zelfde verandering in B . De elasticiteit geeft dus informatie over welke factoren het grootste effect hebben op de ontwikkeling van de aantallen ganzen. Door met beleidsmaatregelen juist die factoren te beïnvloeden, kan ook het aantal ganzen het meest effectief worden beïnvloed.

4.1.2 Parametrisatie

Tabel 1 toont de waarden waarmee de symbolen P , G en F uit de matrix geparametriseerd zijn voor de populaties van de Ooijpolder en Zuid-Zweden. Hierbij is het aantal vliegvlugge vrouwelijke jongen per broedpaar (F_i) berekend uit het percentage broedende vrouwtjes per leeftijdscategorie B_i , de legselgrootte L , het uitkomstsucces U en de kuikenoverleving K . Omdat het aantal vrouwtjes in de leeftijdscategorie bepaald wordt in de nazomer, moet ook nog worden vermenigvuldigd met de overleving p_i om rekening te houden met de sterfte die optreedt tussen de zomer en het volgende broedseizoen:

$$F_i = p_i \times B_i \times L \times U \times K \times 0.5 \quad (7)$$

Voor de Zweedse grauwe ganzen bestaan gegevens over het percentage succesvol broedende vrouwtjes per leeftijdscategorie (bijlage 1), die door te delen door het uitkomstsucces zijn omgerekend naar percentages vrouwtjes die met broeden beginnen. Voor de Ooijpolder hebben we deze informatie niet, en is aangenomen dat alle vogels broeden vanaf stadium 3. Uit Zweden ontbraken gegevens over uitkomstsucces; daarom is het gemiddelde van alle buitenlandse literatuurgegevens (0.7) gebruikt. De waarden voor G_1 , G_2 , G_3 - G_7 en P_8 zijn geparametriseerd met de overlevingsgegevens voor eerstejaars, tweedejaars en adulten, met gebruik van vergelijking (2).

De geparametriseerde matrix voor de Ooijpolder ziet er als volgt uit:

$$M = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0.595 & 0.595 & 0.595 & 0.595 & 0.595 & 0.595 \\ 0.75 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.78 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.79 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.79 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.79 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.79 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.79 & 0.788 \end{pmatrix}$$

Tabel 1. Parameterschattingen (gemiddelden, met standaarddeviatie tussen haakjes wanneer beschikbaar) gebruikt in dichtheidsonafhankelijke modellen voor de grauwe ganzenpopulaties in Zuid-Zweden en de Ooijpolder. Voor steekproefgroottes en herkomst van de gegevens zie bijlagen 1 en 2.

Parameter	Zuid-Zweden	Ooijpolder
Legselgrootte	5.4 (2.1)	6.45 (2.14)
Uitkomstsucces	0.7	0.36
Kuikenoverleving	0.65	0.64
Overleving 1e jaar	0.82 (0.18)	0.75 (0.03)
Overleving 2e jaar	0.83	0.78
Overleving adulten	0.92 (0.05)	0.79 (0.03)
% broedend		(in model aangenomen)
2 jaar	3	(0)
3 jaar	23	(100)
4 jaar	43	(100)
5 jaar	61	(100)
6 jaar	84	(100)
ouder	77	(100)

4.1.3 Resultaten

Tabel 2 toont de modeluitkomsten van de dichtheidsonafhankelijke matrices met acht stadia voor Zuid-Zweden en de Ooijpolder. Gerekend is met de gemiddelde data uit tabel 1 (resultaat r_{gem}) en de gemiddelden plus of min de standaard deviatie (resultaten r_{max} en r_{min}). De groeifactor r is geeft het percentage aan waarmee de populatie per jaar groeit ($r=0.125$ betekent een jaarlijkse toename van 12.5 %)

De berekende populatiegroeisnelheid voor Zuid-Zweden is aan de hoge kant vergeleken met de populatiegroeisnelheid geschat uit de getelde aantallen. Een mogelijke verklaring hiervoor is dat de literatuurwaarden voor uitkomstsucces berekend zijn op een wijze die leidt tot overschatting (Beintema 1992). Daarentegen voorspelt het model voor de Ooijpolder een wat lagere groeisnelheid dan waargenomen. Een mogelijke verklaring daarvoor is dat de broedsuccesgegevens zijn verzameld in de laatste drie jaren van de periode waarover de waargenomen groeisnelheid is berekend; in die jaren groeide de populatie niet meer. Overigens ligt voor beide populaties de waargenomen groeisnelheid tussen de minimum- en maximumwaarden voorspeld op grond van de variatie in de invoerparameters.

Beschouwing van de elasticiteiten in tabel 2 leert dat de populatiegroeisnelheid sterker wordt beïnvloed door de overlevingskansen (G_i en P_i), dan het reproductiesucces (F_i). In Zweden is de overleving van de dieren van het oudste stadium de belangrijkste parameter, terwijl voor de populatie in de Ooijpolder de overleving van jonge ganzen een groter gewicht in de schaal legt dan die van oudere dieren. Als de condities sub-optimaal zijn (lage reproductie en overleving die leiden tot lage r) verandert dit en worden dieren uit de oudste categorie belangrijker (tabel 2). Hieruit blijkt dat het verwijderen van eieren een ei of kuiken minder effect heeft op het aantalverloop dan het wegnemen van een reproductief actief dier.

©

Tabel 2. Resultaten van berekeningen met dichtheidsafhankelijke modellen voor de populaties in Zuid-Zweden en de Ooijpolder.

	Zuid-Zweden	Ooijpolder
Populatiegroeisnelheid		
r_{gem}	0.145	0.082
r_{min}	0.033	-0.03
r_{max}	0.239	0.174
Waargenomen	0.082	0.121
Elasticiteit parameters	in afnemende volgorde van belang	in afnemende volgorde van belang
R_{gem}	$P_8, G_1=G_2, G_3, G_4, G_5, G_6, G_7=F_8$	$G_1=G_2, G_3, P_8, G_4, G_5, G_6, F_3, G_7=F_8$
R_{min}	$P_8, G_1=G_2, G_3, G_4, G_5, G_6, G_7=F_8$	$P_8, G_1=G_2, G_3, G_4, G_5, G_6, G_7=F_8$
R_{max}	$P_8, G_1=G_2, G_3, G_4, G_5, G_6, G_7=F_8$	$G_1=G_2, G_3, G_4, G_5, P_8, G_6, F_4, G_7=F_8$

4.2 Populatiemodel voor het noordelijk Deltagebied

De populatiegrootte van grauwe ganzen zal niet onbeperkt toenemen, zoals de dichtheidsafhankelijke modellen voorspellen. De snelheid waarmee de populatie groeit zal op den duur gaan afnemen totdat –onder gelijkblijvende omstandigheden– een evenwichtsniveau wordt bereikt (Newton 1998). Dit gebeurt onder invloed van dichtheidsafhankelijke processen die resulteren in een afname van het reproductiesucces en/of de overleving. De populatie bereikt een stabiel niveau wanneer de reproductie gelijk is aan de sterfte. Inschatten bij welk niveau dit evenwicht zal liggen is van groot belang voor de beheerders, maar is verre van eenvoudig, omdat het kwantitatieve kennis vereist van de dichtheidsafhankelijke processen die in de populatie spelen. Welke omgevingsvariabele zal het eerst, of het sterkst, de dichtheid van de ganzen gaan beperken in het noordelijk Deltagebied?

4.2.1 Dichtheidsafhankelijkheid bij de grauwe gans

Dichtheidsafhankelijkheid kan zowel inwerken op reproductie als op de overleving. In het geval van de grauwe gans lijkt het niet waarschijnlijk dat de overleving van volwassen vogels in de afzienbare toekomst sterk zal worden beïnvloed door de dichtheid aan ganzen. Dit zou in theorie kunnen gebeuren als depletie van voedsel of interferentie tussen ganzen zouden leiden tot voedselschaarste, m.n. de winter. We verwachten dat dit voor de ganzen uit de Delta niet snel belangrijk zal worden, omdat in Nederland voldoende voedsel aanwezig lijkt in de landbouwgebieden, en er nog steeds potentieel geschikte gebieden zijn die niet of weinig door ganzen worden benut.

Een factor die het reproductiesucces zou kunnen gaan beperken is het aanbod van geschikt broedhabitat. Grauwe ganzen prefereren goed beschermde plekken om te nestelen, meestal in riet of ruigte vlakbij water, en deze zijn niet overal te vinden. Vooral in gebieden waar veel (grond)predatoren voorkomen is de aanwezigheid van zulke plekken van belang (Kristiansen 1998). In de Ooijpolder, waar vossen tamelijk

algemeen zijn, is het uitkomstsucces van ganzen die op een eiland nestelen hoger dan van vogels die verspreid in het moeras broeden, vooral wanneer de nesten hier door een lage waterstand relatief goed bereikbaar zijn (zie bijlage 1). Grauwe ganzen kunnen echter op eilanden ook koloniegewijs nestelen. Na het uitkomen van de eieren verhuizen ze dan met de kuikens naar plekken met geschikt opgroeihabitat, over afstanden tot 10 km of meer. Hoewel de nestdichtheid op eilanden niet onbeperkt zal kunnen toenemen, ontbreekt kennis over de maximumdichtheden die kunnen worden bereikt. Wel is duidelijk dat deze hoog zijn: voorbeelden van waargenomen dichtheden zijn 46 nesten per ha (Wright & Giles 1988), 42 nesten op 0.03 ha (Newton & Kerbes 1974), en 63 legsels op 0.1 ha (Ooijpolder, deze studie). Op grond van deze dichtheden, en het feit dan vossen in het noordelijk Deltagebied nog niet algemeen voorkomen, lijkt het niet waarschijnlijk dat nestgelegenheid als eerste de populatiegrootte zal gaan beperken.

Uit de literatuur blijkt dat ook het aanbod van geschikt opgroeihabitat voor jonge ganzen beperkend kan zijn voor de populatiegrootte. Ganzenfamilies met kuikens stellen speciale eisen aan het habitat: het moet zowel voldoende geschikt voedsel opleveren als veilig zijn. Families verblijven daarom vrijwel altijd op een bij voorkeur korte, grazige graslandvegetatie in de directe nabijheid van water. De vogels kunnen dan bij onraad direct het veilige water opzoeken. Bij onderzoek aan andere ganzensoorten, met name de Brandgans en de Sneeuwganzen, bleek de beschikbaarheid van geschikt foerageergebied voor kuikens tot dichtheidsafhankelijke effecten te leiden (Cooch et al. 1993, Loonen et al. 1996, Stahl & Loonen 1998). Ook bij de grauwe gans werden hiervoor aanwijzingen gevonden. Aan de oever van één van de vier meren in het onderzoeksgebied in Zuid-Zweden ligt een golfbaan, waardoor er altijd veel kort gras vlakbij het water aanwezig is. Juist bij dit meer worden jaarlijkse de hoogste waarden voor kuikenoverleving en broedsucces vastgesteld (Nilsson et al. 1997). Bij Brandganzen op Spitsbergen bleken de groeisnelheid en uiteindelijke grootte van kuikens af te nemen bij een toenemend aantal ganzen in het broedgebied, wat vermoedelijk repercussies heeft voor hun latere overlevingskansen en/of broedsucces (Loonen et al. 1996, Choudhury et al. 1996).

Op grond van bovenstaande gegevens werd verwacht dat de hoeveelheid geschikt opgroeihabitat voor kuikens de grauwe ganzenpopulatie in het Deltagebied het eerst zal gaan limiteren. Om te bepalen bij welk niveau dat gebeurt zijn twee benaderingen toegepast. De eerste benadering gaat na of in de Ooijpolder, waar gegevens over aantallen en plaatskeuze van families en de overleving van de kuikens beschikbaar waren, sprake is van een negatieve relatie tussen de dichtheid aan ganzen en het aandeel kuikens dat vliegvlug wordt. In de tweede benadering is het maximale aantal families per oppervlak geschikt opgroeihabitat ingeschat aan de hand van de dichtheidsgegevens uit de Ooijpolder, en is aangenomen dat er nooit meer dan dit aantal succesvol jongen kunnen grootbrengen. Als de dichtheid boven deze maximumwaarde komt, zal het reproductiesucces dus gaan afnemen. Het negatieve effect van dichtheid op kuikenoverleving kan in het (nu dichtheidsafhankelijke) populatiemodel worden ingebouwd, waarna de evenwichtspopulatiegrootte kan worden voorspeld door iteratie van het model.

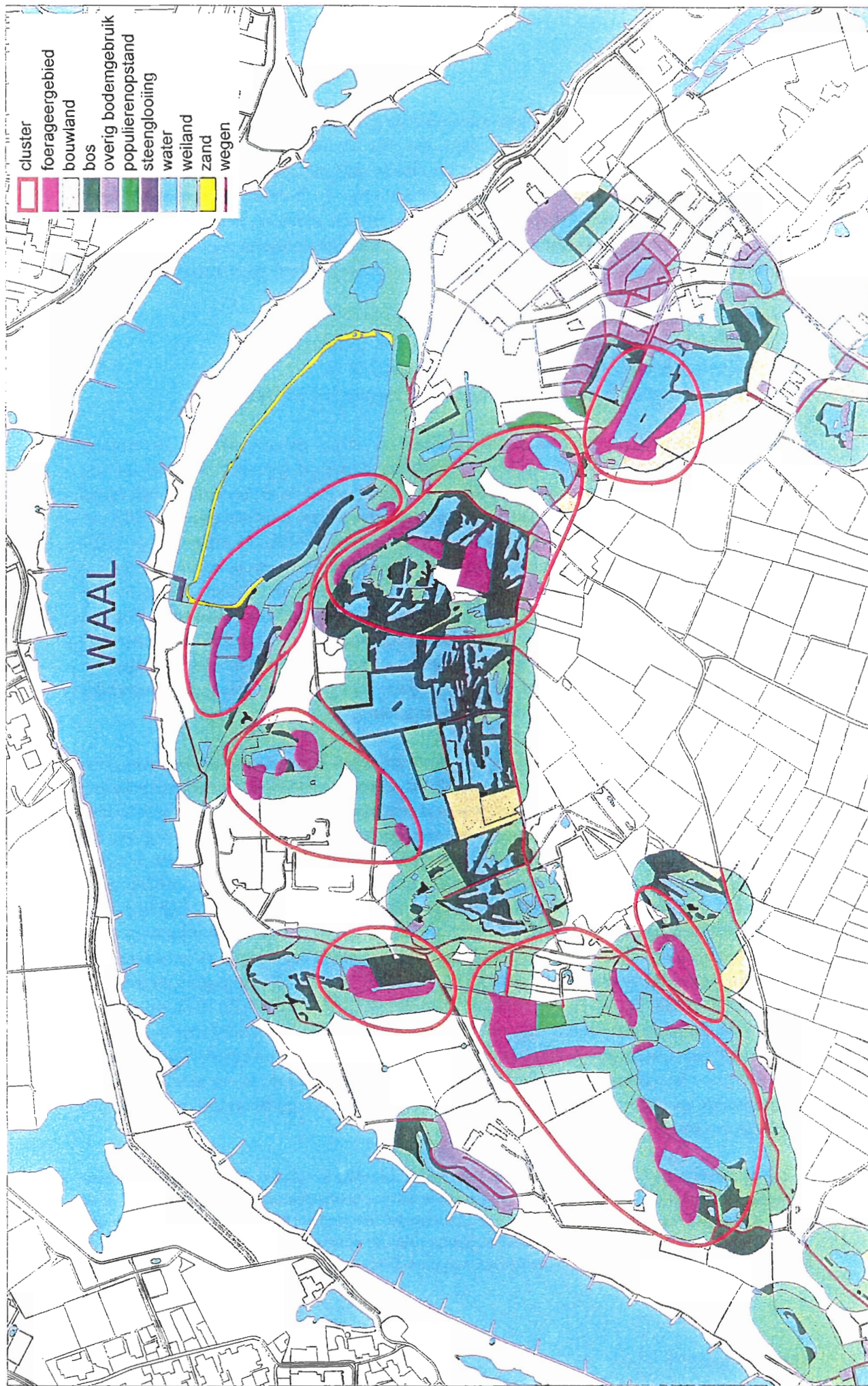
Op grond van wekelijkse karteringen van grauwe ganzenfamilies in de Ooijpolder in 1997-1999 zijn in het gebied in elk jaar zes tot zeven 'clusters' onderscheiden, bestaande uit enkele of een complex van bij elkaar gelegen plassen met aangrenzend grasland, waar zich regelmatig families ophielden (fig. 3). Families verplaatsten zich wel tussen plekken binnen, maar hoogst zelden tussen clusters. Binnen de clusters zijn apart de plaatsen onderscheiden waar daadwerkelijk families met foeragerende kuikens zijn waargenomen ('foerageergebieden'). Deze plekken bleken steeds aan een aantal voorwaarden te voldoen:

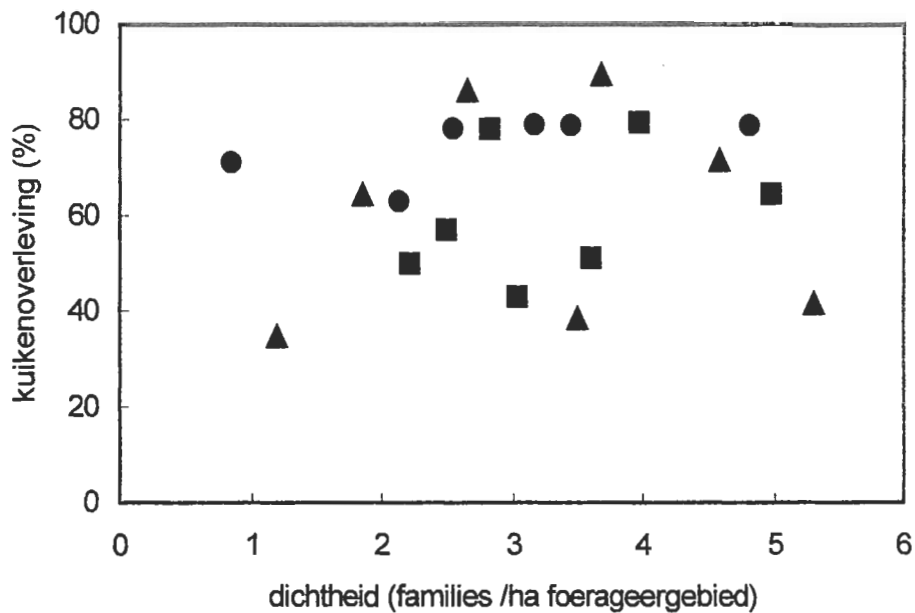
1. het habitat bestaat uit kort en grazig grasland
2. het ligt binnen een afstand van 100 m van open water
3. dit water heeft een oppervlakte van minimaal 2000 m²
4. er ligt geen weg of dichte bossage tussen foerageerplek en water.

Plekken die aan deze voorwaarden voldoen worden aangeduid als 'potentieel opgroeihabitat voor kuikens'. Het beschikbare totale oppervlak hiervan in de westelijke Ooijpolder en binnen de onderscheiden clusters is ingeschat aan de hand van een digitaal bestand met landgebruikgegevens voor landschapseenheden op grond van de topografische kaart (top10-vector). Met behulp van GIS-programmatuur is het oppervlak grasland binnen 100 m van open water (zie fig. 3) bepaald voor elk cluster en voor de westelijke Ooijpolder als geheel. Hierbij is de Waal beschouwd als te onrustig om voor ganzen als veilig toevluchtsoord te kunnen dienen. Het in GIS geselecteerde oppervlak is vervolgens nog verminderd met het aandeel dat van het water werd gescheiden door wegen en/of dichte bossages (c. 20%). Tevens is het oppervlak bepaald van de plekken waar daadwerkelijk pleisterende families met kuikens zijn waargenomen.

Voor de eerste benadering is voor elk van de clusters en elk van drie onderzoeksjaren de dichtheid van grauwe ganzen (uitgedrukt in aantal families en aantal individuen) bepaald ten opzichte van het oppervlak aan foerageergebied. Tegen deze dichtheid is de overleving van de in dat cluster en jaar opgroeiende kuikens uitgezet (fig. 4). Er blijkt geen verband te zijn tussen kuikenoverleving en dichtheid aan ganzen. Uit een statistische analyse van deze gegevens (m.b.v. logistische regressie) blijkt geen significant verband tussen kuikenoverleving en de dichtheid, ongeacht of deze wordt uitgedrukt als aantal families ($X^2_1=0.05$, $P=0.82$) of in aantal individuen per ha foerageergebied ($X^2_1=0.5$, $P=0.48$). Ook als eerst wordt gecorrigeerd voor verschillen in kuikenoverleving tussen de jaren ($X^2_2=15.9$, $P=0.001$) blijkt nog geen effect van dichtheid (families, $X^2_1=0.80$, $P=0.37$; individuen, $X^2_1=0.09$, $P=0.76$). Het ontbreken van een aanwijsbaar verband tussen ganzendichtheid en kuikenoverleving in het huidige materiaal betekent overigens niet noodzakelijkerwijze dat opgroeihabitat voor kuikens niet limiterend is voor de populatiegrootte. Het is mogelijk dat bij beschouwing van een langere tijdreeks of een grotere set gebieden zo'n relatie wel wordt gevonden.

Figuur 3. (volgende pagina). Kaart van het studiegebied de westelijke Ooijpolder bij Nijmegen, met daarin aangegeven de plekken waar in 1999 grauwe ganzenfamilies met kuikens foerageerden (paars), gegroepeerd in een aantal clusters (rood omcirkeld). In lichtgroen is de aanwezigheid van grasland op minder dan 100 m van open water weergegeven. Na correctie van het aandeel hiervan dat van het water wordt gescheiden door wegen en dichte bossages, volgt hieruit het oppervlak potentieel geschikt opgroeihabitat voor grauwe ganzenkuikens.





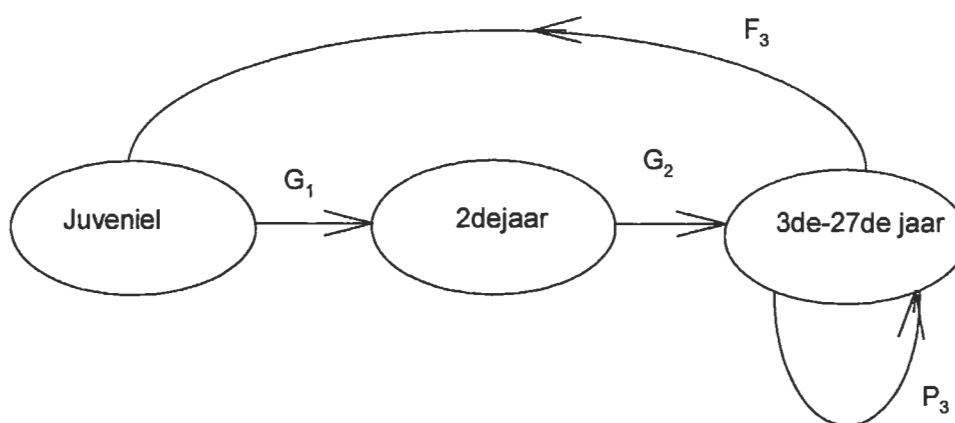
Figuur 4. Relatie tussen kuikenoverleving en de dichtheid van ganzenfamilies in foerageerhabitat in de Ooijpolder. De drie onderzoeksjaren zijn aangegeven met verschillende symbolen.

Als tweede benadering om de maximale dichtheid te kwantificeren is de gemiddelde dichtheid aan ganzenfamilies bepaald die in de westelijke Ooijpolder werd aangetroffen. Deze dichtheid is alleen een indicatie van de maximale dichtheid onder de aanname dat het aantal families in de Ooij deze maximumdichtheid reeds heeft bereikt, en is gestabiliseerd. In de Ooijpolder was het totale aantal verblijvende families met kuikens in de drie onderzoeksjaren 1997-99 vrijwel gelijk (84, 89 en 83), terwijl het totale aantal vogels in de populatie nog groeit. Daarnaast werd aan de overzijde van de Waal, waar de ganzen zich relatief recent hebben gevestigd, in dezelfde jaren nog een sterk toenemend aantal families gezien. Dit suggereert dat het onderzoeksgebied in de westelijke Ooijpolder 'vol' is, maar dat in de tegenovergelegen Bemmelse Waarden nog niet.

De gemiddelde dichtheid van grauwe ganzenfamilies met kleine kuikens in de Ooijpolder, berekend over alle clusters en jaren, was 3.1 families per ha foerageergebied. Zelfs in de Ooij werd echter niet al het potentiële opgroeihabitat daadwerkelijk gebruikt. Kennelijk is niet alle grasland dichtbij water even geschikt voor grauwe ganzen. Een deel van het grasland had bijvoorbeeld een te ruige of te hoge vegetatie, waarmee kuikens niet goed overweg kunnen en waar het gras minder voedingswaarde heeft. Zulke graslanden worden niet door ganzen gebruikt, maar zo'n verfijning is niet te maken op grond van het GIS-bestand. In de westelijke Ooijpolder werd maar éénsdesde van het totale oppervlak aan grasland dat aan de criteria voldeed, daadwerkelijk door de ganzen gebruikt. Daardoor kwam de gemiddelde dichtheid per ha potentieel opgroeihabitat in de westelijke Ooijpolder uit op 0.5 familie/ha.

4.2.2 Modelbeschrijving

Voor de Ooijpolder is niet bekend in welke mate ganzen uit de verschillende leeftijdscategorieën deelnemen aan de reproductie. We nemen aan dat alle ganzen vanaf het derde jaar reproduceren. Hoewel dit op grond van de Zweedse gegevens een wat optimistische inschatting lijkt, zijn er wel aanwijzingen dat grauwe ganzen in de Ooijpolder gemiddeld wat eerder tot broeden komen dan in Zweden (B. Voslamber c.s. ongepubl.). Verder hebben we de beschikking over overlevingsgegevens van eerste-, tweede- en ouderejaars vogels, gebaseerd op data uit heel Nederland. Gegeven de beschikbare data is een verdeling van de ganzenpopulatie in acht stadia niet zinvol. Daarom is gekozen voor een eenvoudiger model met drie stadia (fig. 5).



Figuur 5. Structuur van het model voor het noordelijk Deltagebied

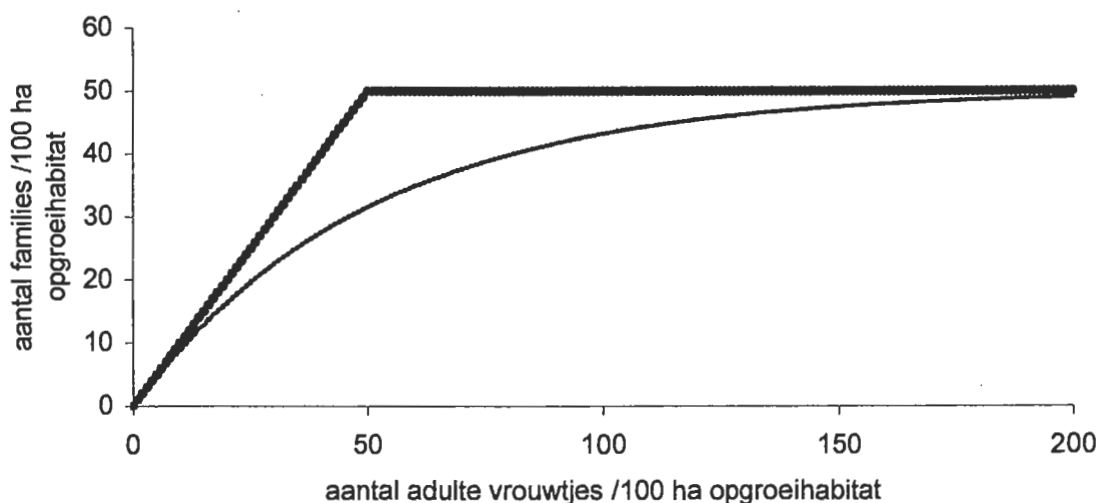
In het dichtheidsonafhankelijke geval ziet de matrix geparametriseerd voor de Ooijpolder er als volgt uit:

$$M = \begin{pmatrix} 0 & 0 & F_3 \\ G_1 & 0 & 0 \\ 0 & G_2 & P_3 \end{pmatrix} \quad M = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0.594 \\ 0.75 & 0 & 0 \\ 0 & 0.78 & 0.789 \end{pmatrix} \quad (8)$$

Het model is zo geconstrueerd dat dichtheidsafhankelijkheid speelt op het reproductiesucces in het laatste stadium (adulten). Hierbij wordt de parameter F_3 afhankelijk van het aantal adulte vrouwelijke ganzen. In paragraaf 4.2.1 is aannemelijk gemaakt dat het oppervlak geschikt opgroei-habitat de reproductie zal gaan beperken. Hierdoor zal het reproductiesucces F_3 afnemen als de populatiedichtheid toeneemt. Vergelijking (9) beschrijft de relatie tussen dichtheid aan vrouwtjes (x) en de afname in reproductiesucces $B(x)$:

$$B(x) = \frac{B_{\max} \left(1 - \exp \left(-\alpha \frac{x}{B_{\max}} \right) \right)}{x} \quad (9)$$

Waarin $B_{\max}$ de maximumdichtheid aan vrouwtjes met jongen voorstelt (50 families per 100 ha geschikt opgroei-habitat), en α de snelheid waarmee $B_{\max}$ wordt bereikt. Voor zeer hoge waarden van α benadert vergelijking (9) een lineair verband (zie fig. 6) terwijl als α nul nadert geen van de vrouwtjes succesvol tot broeden zal komen. Bij een lineair verband vinden alle ganzenfamilies een plek in het opgroei-habitat totdat de maximale bezetting is bereikt. Vanaf dit moment werkt de dichtheidsafhankelijkheid en kan slechts een constant aantal vrouwtjes ($B_{\max}$) kuikens hebben in het opgroei-habitat, ongeacht de populatiegrootte. Bij lagere waarden van α zullen niet alle plekken bezet zijn bij lage dichtheden, maar zal $B_{\max}$ pas gehaald worden als de dichtheid aan vrouwtjes groot is. Impliciet wordt hier verondersteld dat individuen elkaar al bij lagere dichtheden dan $B_{\max}$ beginnen te hinderen. In deze notatie is $1/\alpha$ een maat voor de sterkte van deze interferentie. Het is echter geen in het veld meetbare grootheid. Figuur 6 toont twee realisaties van vergelijking (9), een lineaire en een hyperbolische voor $\alpha=1.0$. Een realisatie voor α nadert tot nul is niet gegeven omdat we niet verwachten dat ganzen elkaar zeer sterk hinderen bij dichtheden lager dan het maximum. In de modelberekeningen is de hyperbolische functie $\alpha=1.0$ gebruikt. Deze waarde is niet gebaseerd op empirische gegevens, maar we verwachten dat de daadwerkelijke bezetting van geschikt opgroei-habitat zal liggen tussen de lineaire en hyperbolische curven in figuur 6.



Figuur 6. Bezetting van geschikt opgroei-habitat door families met kuikens ($B(x) \cdot x$) onder het lineaire en het hyperbolische model. Haarlijn hyperbolisch verband ($\alpha=1$), vette lijn lineair verband (α groot).

In het dichtheidsafhankelijke populatiemodel is de matrix afhankelijk van het aantal adulte vrouwtjes $x=n_3(t)$ in de populatie op tijdstip t . Gegeven het aantal vrouwelijke ganzen in de drie stadia op tijd t kunnen we de aantallen op tijdstip $t+1$ als volgt berekenen :

$$\begin{aligned}n_1(t+1) &= F \cdot B(n_3(t)) \cdot n_3(t) \\n_2(t+1) &= G_1 \cdot n_1(t) \\n_3(t+1) &= G_2 \cdot n_2(t) + G_3 \cdot n_3(t)\end{aligned}$$

We kunnen dit samenvatten door de aantalvector $n(t)$ te vermenigvuldigen met de matrix:

$$\begin{pmatrix} n_1(t+1) \\ n_2(t+1) \\ n_3(t+1) \end{pmatrix} = M(n_3(t)) \cdot \begin{pmatrix} n_1(t) \\ n_2(t) \\ n_3(t) \end{pmatrix} \quad (10)$$

In het dichtheidsafhankelijke model worden alle aantallen uitgedrukt per 100 ha geschikt opgroeihabitat. De dichtheidsafhankelijke matrix voor de Ooijpolder ziet er als volgt uit:

$$M(x) = \begin{pmatrix} 0 & 0 & F_3 B(x) \\ G_1 & 0 & 0 \\ 0 & G_2 & P_3 \end{pmatrix} \quad M(200) = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0.267 \\ 0.75 & 0 & 0 \\ 0 & 0.78 & 0.789 \end{pmatrix} \quad (11)$$

Met meer dan 50 vrouwtjes per 100 hectare in de populatie is F_3 verlaagd van 0.594 tot 0.267 t.o.v. de dichtheidsonafhankelijke matrix (zie vergelijking (8)).

De dichtheidsafhankelijke matrix heeft niet meer de eigenschappen van de dichtheidsonafhankelijke matrix. De populatie groeit niet langer oneindig door met een vaste factor (de populatiegroeisnelheid) maar zal naar verloop van tijd naar een evenwichtswaarde groeien.

4.2.3 Parametrisatie

Het model met drie stadia is geparametriseerd met de Nederlandse overlevingscijfers en onder de aanname dat alle ganzen kunnen broeden vanaf het derde levensjaar. Omdat het reproductiesucces, met name het uitkomstsucces, sterk verschilde tussen de populaties in de Ooijpolder en Zweden zijn twee versies van het model gedraaid. Versie 1 gebruikt Nederlandse overlevingsdata en de reproductiegegevens uit de Ooijpolder. Versie 2 gebruikt de Nederlandse overlevingsdata en reproductiegegevens als in het Zweedse model (zie tabel 1 voor parameterwaarden). Het verschil in reproductiesucces tussen de twee versies wordt vooral veroorzaakt door een veel lager uitkomstsucces in de Ooijpolder.

Net als voor het acht-stadia-model zijn in eerste instantie simulaties doorgerend met een dichtheidsonafhankelijke versie van het drie-stadia-model, om te zien in hoeverre dit model de in de afgelopen jaren waargenomen populatiegroeisnelheid in het noordelijk Deltagebied kan reproduceren. Daarna is de dichtheidsafhankelijkheid toegevoegd.

4.2.4 Resultaten

4.2.4.1 Dichtheidsonafhankelijke fase

Tabel 3 geeft de voorspelde populatiegroeisnelheid voor versies 1 en 2 voor een situatie zonder dichtheidsonafhankelijkheid, zoals in een vroege groeifase van de populatie. De resultaten zijn berekend met de gemiddelde reproductie en overleving, die leiden tot een gemiddelde groeisnelheid (r_{gem}), en met de gemiddelden plus of min de standaard deviatie (r_{max} en r_{min}). De aantallen worden uitgedrukt in ganzen per 100 ha potentieel geschikte opgroeihabitat, omdat dit extrapolatie van de resultaten naar concrete gebieden (zoals het Deltagebied) mogelijk maakt. Bij de beschouwing van deze aantallen moet worden bedacht dat het niet-broedende deel van de populatie zich zal verspreiden over een (veel) groter oppervlak dan alleen dit opgroeihabitat.

De populatiegroeisnelheid in versie 1 valt duidelijk lager uit dan die waargenomen in het noordelijk Deltagebied (gebaseerd op aantallen nesten op de Scheelhoek), hoewel de waargenomen groeisnelheid nog wel valt binnen de range van minimum- en maximumschattingen in versie 1. De populatiegroeisnelheid voorspeld door versie 2 van het model, met een hoger reproductiesucces, komt vrij goed overeen met de waargenomen populatiegroeisnelheid in de Scheelhoek.

De elasticiteiten in tabel 3 indiceren dat in alle gevallen de overleving van adulte vogels (P_3) van grotere invloed is op de modeluitkomsten dan de overleving van juvenielen en het reproductiesucces. Als de leefomstandigheden verslechteren, hetgeen zich uit in een lager reproductiesucces en overleving, neemt het belang van de adulte overleving toe (verschil in elasticiteiten groter bij r_{min} dan bij r_{gem} en r_{max}).

Tabel 3. Resultaten dichtheidsonafhankelijk drie-stadium matrixmodel

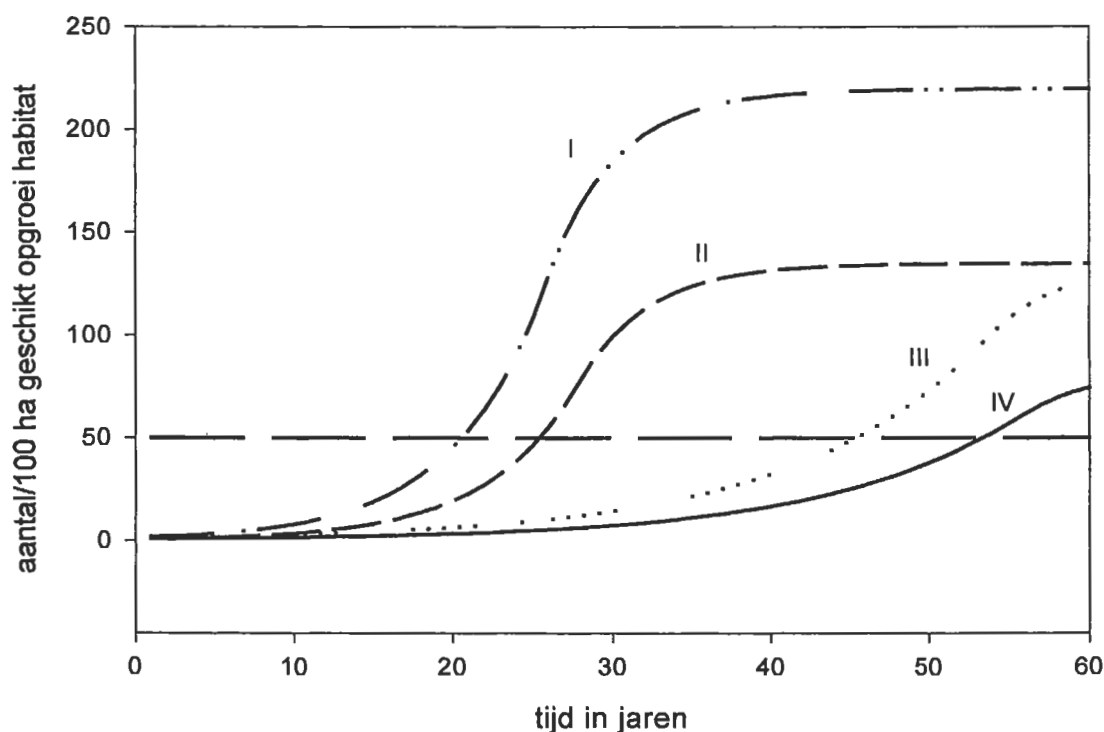
	Versie 1	Versie 2
reproductie	Ooijpolder	Zuid-Zweden
overleving	Nederlands	Nederlands
populatiegroeisnelheid		
r_{gem}	0.081	0.174
r_{min}	-0.026	0.04
r_{max}	0.174	0.283
waargenomen Scheelhoek	0.19	0.19
elasticiteit parameters	$P_3 > G_1 = G_2 = F_3$	$P_3 > G_1 = G_2 = F_3$
r_{gem}	0.471 > 0.170	0.396 > 0.201
r_{min}	0.541 > 0.153	0.474 > 0.175
r_{max}	0.424 > 0.192	0.349 > 0.217

4.2.4.2 Dichtheidsafhankelijk model

Figuur 7 toont het populatieverloop voor het dichtheidsafhankelijke model met een lineair verband tussen aantallen adulte vrouwtjes en vrouwtjes met jongen in het

opgroeihabitat. De simulatie is gestart met één adult vrouwtje per 100 ha opgroeihabitat. De populatiegroeisnelheid in de exponentiële fase en het aantal adulte vrouwtjes waarmee de populatie start bepalen de tijdsduur waarin de maximale dichtheid wordt bereikt. In de populatie van versie 1, met een populatiegroeisnelheid van 0.08, duurt dit meer dan 60 jaar, in versie 2, met $r=0.17$, 35 jaar.

Als het plafond eenmaal is bereikt, is het totale aantal adulte ganzen groter dan het aantal adulten met kuikens dat een plek vindt in het opgroeihabitat. Dit surplus neemt toe met het reproductiesucces van de broedende vogels, en is daarom groter in versie 2 dan in versie 1. Dit komt doordat het evenwichtsniveau wordt bepaald door de verhouding tussen sterfte (gelijk in beide versies) en reproductie (groter in versie 2).

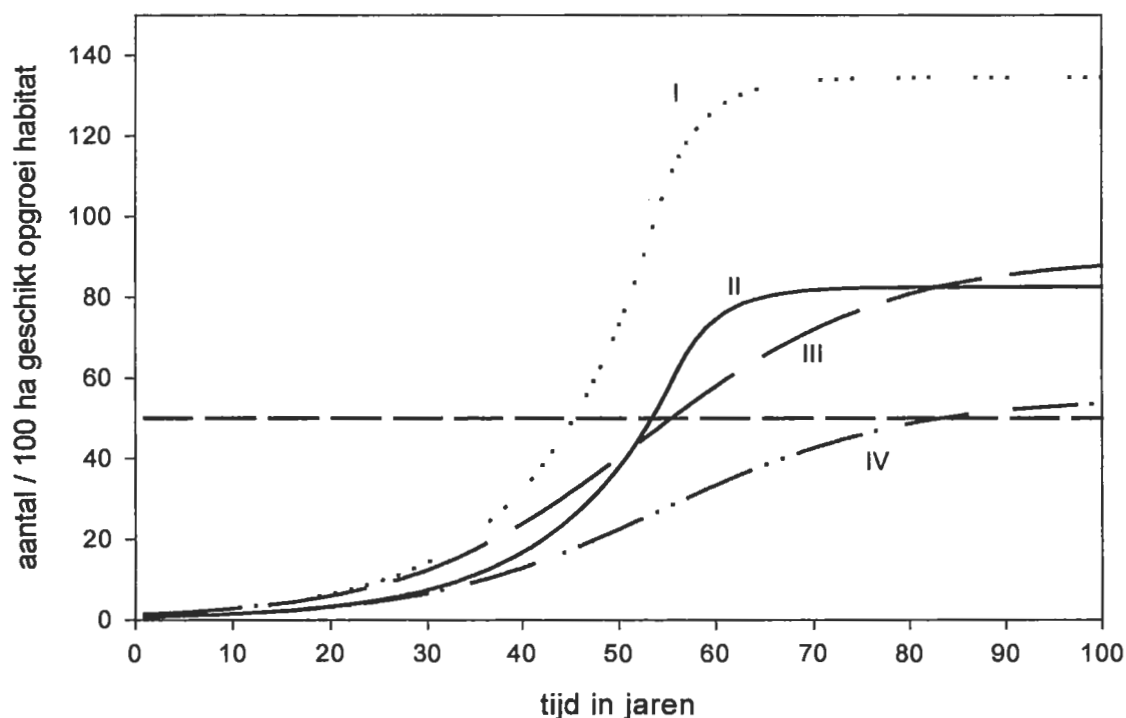


Figuur 7. Het voorspelde aantalverloop (vrouwelijke dieren) van adulte ganzen (lijn IV) en de totale populatie (III) volgens modelversie 1 (reproductiedata Ooijpolder) en versie 2 (reproductiedata Zweden, lijnen I en II), gegeven een maximale dichtheid van 50 families per 100 ha opgroeihabitat. (horizontale streeplijn), en volgens het lineaire dichtheidsafhankelijke model. (NB: hoewel alle aantallen zijn uitgedrukt per 100 ha opgroeihabitat, zal het niet-broedende deel van de populatie zich in werkelijkheid verspreiden over een veel groter gebied).

De aanwezigheid van een surplus bemoeilijkt het beperken van de populatieomvang door het verwijderen van volwassen vogels. Totdat de dichtheid van adulte vrouwtjes is gedaald tot B_{max} zullen opengevallen plekken in het opgroeihabitat immers worden opgevuld uit het surplus, en zal de reproductie niet dalen.

Figuur 8 toont het effect van een hyperbolisch verband tussen het aantal aanwezige en het aantal reproducerende vrouwtjes. Omdat dit model veronderstelt dat de

vogels elkaar al hinderen bij aantallen lager dan B_{max} , is het broedsucces van alle vrouwtjes verlaagd wanneer B_{max} wordt bereikt. Het lineaire model veronderstelt dat interferentie afwezig is, en het broedsucces dus maximaal, tot B_{max} wordt bereikt. Hierdoor valt de evenwichtspopulatiegrootte lager uit voor het hyperbolische model. Daarnaast daalt in het hyperbolische model ook al tijdens de groeifase het reproductiesucces, en daarmee ook de populatiegroeisnelheid. Met de hyperbolische relatie en $\alpha=1$ duurt het 90 jaar tot het plateau wordt bereikt dat rond 150 ganzen per 100 ha opgroeihabitat ligt. Omdat gegevens ontbreken over de grootte van de interferentie-parameter α valt niet goed te voorspellen wanneer en bij welk niveau het plafond in werkelijkheid zal worden bereikt.



Figuur 8. Het voorspelde aantalverloop (vrouwelijke dieren) van adulte ganzen en de totale populatie volgens modelversie 1 (reproductiedata Ooijpolder), gegeven een maximale dichtheid van 50 families per 100 ha geschikt opgroeihabitat. (horizontale streeplijn), volgens het lineaire dichtheidsafhankelijke model (lijnen I en II) en volgens een hyperbolisch dichtheidsafhankelijk model met $\alpha=1$ (lijnen III en IV).

5 Beheersscenario's en verwachte populatie-ontwikkeling

5.1 Beheersscenario's

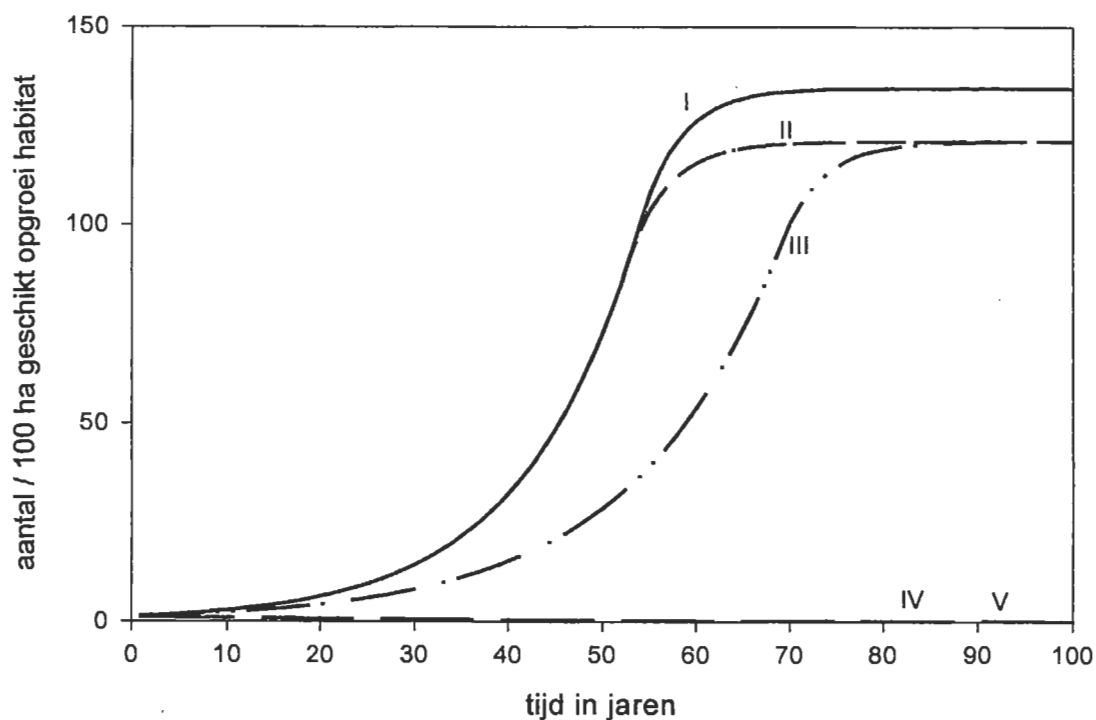
Om de effecten van verschillende mogelijke te nemen aantalbeperkende maatregelen op de populatie-ontwikkeling van grauwe ganzen te vergelijken zijn de volgende scenario's doorgerekend:

- 1) niets doen
- 2) 10% van het opgroeihabitat verwijderen,
- 3) 10% van de eieren rapen of schudden
- 4) 10% van de adulten verwijderen (door vangst of afschot)
- 5) 'Op twee eieren zetten'. Dit is het terugbrengen van de legselgrootte tot twee eieren, zoals dat in een aantal broedgebieden in de afgelopen jaren is uitgevoerd. Twee eieren per paar worden ongemoeid gelaten om te voorkomen dat vervangende legfels worden geproduceerd, en om de vogels toch enig broedsucces te gunnen. Bij dit scenario is aangenomen dat 70% van de aanwezige nesten wordt gevonden (in de gebieden in de noordelijke Delta waar wordt geraapt broedt c. 70% van het totale aantal paren; Schekkerman et al. 1999). De overige nesten hebben in het model de 'natuurlijke' legselgrootte.

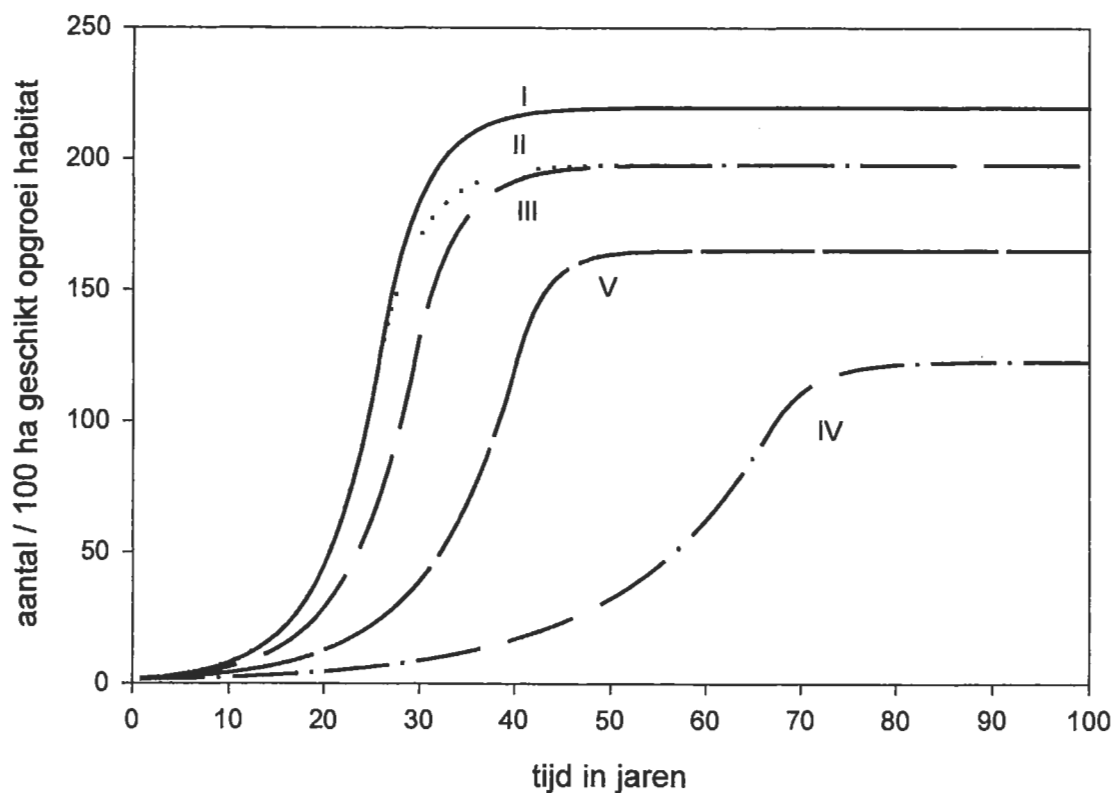
Deze scenario's zijn doorgerekend voor de twee versies van het dichtheidsafhankelijke drie-stadia-model, met verschillende waarden voor reproductiesucces (tabel 1). Figuur 9a toont de scenario's voor versie 1 en figuur 9b voor versie 2.

De figuren laten zien dat het verwijderen van 10% van de adulten een groter effect heeft op de populatiegroeisnelheid in de exponentiële fase en de te verwachten evenwichtsdichtheid dan het verwijderen van 10% van het opgroeihabitat of het rapen van 10% van de eieren. Dit komt overeen met de grotere elasticiteit van adultenoverleving dan van de reproductie-parameters in tabel 3. In versie 1 van het model, bij een laag reproductiesucces, leidt 10% adulten verwijderen zelfs tot een negatieve populatiegroeisnelheid, zodat de populatie op termijn uitsterft. Bij een hoger reproductiesucces (versie 2) leidt het tot een aanzienlijke reductie in de populatiegroeisnelheid in de exponentiële fase (dichtheid adulte vrouwtjes $< B_{max}$). Wanneer echter de populatie dichtheidsafhankelijkheid ondervindt heeft het verwijderen van adulten een geringer effect op de evenwichtspopulatiegrootte. Zo lang het opgroeihabitat nog niet geheel is opgevuld, leidt elke verwijderde adult tot een vermindering van de reproductie. Boven B_{max} heeft het verwijderen van adulten geen effect op de reproductie totdat zoveel vogels worden geschoten dat het surplus, bestaande uit adulten die normaal niet tot broeden komen maar die openvallende reproductieve plaatsen snel zullen opvullen, is verdwenen.

Het verwijderen van opgroeihabitat en het rapen van eieren leiden beide tot een verlaging van het broedsucces. Het effect van habitat verwijderen wordt echter pas zichtbaar als dichtheidsafhankelijkheid een rol speelt. De hoogte van het evenwichts-



Figuur 9. Effecten van scenario's op de te verwachten dichtheid grauwe ganzen (alleen vrouwelijke dieren, lineaire dichtheidsafhankelijkheid). Boven (a): modelversie 1 (reproductiecijfers Ooijpolder). Onder (b): modelversie 2 (Zweedse reproductiecijfers). Betekenis lijnen: I scenario niets doen; II 10% opgroei-habitat verwijderen; III 10% eieren rapen, IV 10% adulten schieten, V op twee eieren zetten. (NB: De verticale schalen verschillen tussen (a) en (b), en lijnen IV en V in (a) lopen vrijwel langs de x-as.. Hoewel alle aantallen zijn uitgedrukt per 100 ha opgroei-habitat, zal het niet-broedende deel van de populatie zich verspreiden over een veel groter gebied).



niveau neemt daardoor af (evenredig met de hoeveelheid verwijderd habitat). Bij een lineaire relatie tussen aantal vrouwtjes en bezetting van het opgroeihabitat heeft habitat verwijderen geen effect op de populatiegroeisnelheid, maar bij een hyperbolische relatie is dat wel het geval, doordat de vogels elkaar eerder hinderen.

Eieren rapen leidt in de groeifase tot een reductie van de populatiegroeisnelheid, ongeacht de vorm van de dichtheidsafhankelijkheid. Of eieren rapen ook effect heeft op de evenwichtspopulatiegrootte hangt af van de manier waarop de dichtheidslimitatie door opgroeihabitat tot stand komt. Als er door gedragsaanpassingen minder vrouwtjes tot broeden komen wanneer B_{max} is bereikt, zal het rapen van eieren leiden tot een afname van het reproductiesucces en dus van de evenwichtspopulatiegrootte. Als het aantal eierleggende vrouwtjes onafhankelijk is van de dichtheid, maar bij dichtheden boven B_{max} de sterfte van kuikens toeneemt, zal het verlies aan eieren door rapen gecompenseerd worden door een hogere kuikenoverleving, en zal eieren rapen weinig of geen effect hebben op het evenwichtsniveau. De manier waarop het huidige model is opgebouwd reflecteert het eerstgenoemde mechanisme, en daarom leidt 10% van de eieren rapen in figuur 9b tot net zo'n grote reductie van de evenwichtspopulatiegrootte als opgroeihabitat verwijderen.

Mits een voldoende groot aandeel van de nesten wordt gevonden, is het vrij eenvoudig om het aandeel geraapte eieren te verhogen boven de 10%, terwijl in het geval van afschot daarvoor een evenredig grotere inspanning nodig is. Het scenario 'op twee eieren zetten' komt overeen met 56% van de eieren rapen voor versie 1 van het model en 52% voor versie 2. Dit scenario leidt tot een negatieve populatiegroei in versie 1, maar een positieve doch sterk gereduceerde populatiegroeisnelheid (0.07) in versie 2 (zie ook fig. 12, par. 5.2). Dus ook in dit scenario kan, bij een voldoende hoog broedsucces in de ongestoorde situatie, de populatie blijven groeien. Bij dit scenario duurt het echter wel langer totdat de evenwichtsdichtheid wordt bereikt. Of het ook leidt tot een lager evenwichtsniveau, zoals in figuur 9b, hangt net als bij 10% eieren rapen af van het mechanisme waardoor de dichtheidslimitatie tot stand komt. Zelfs wanneer dat het geval is, ligt het plateau echter nog boven dat van het scenario 10% adulten verwijderen.

Samenvattend blijkt uit de modelsimulaties dat de te verwachten populatieontwikkeling voor zowel het verwijderen van adulte vogels als het rapen van eieren in hoge mate afhangt van het broedsucces in de ongestoorde situatie. Bij een laag broedsucces, zoals dat in de Ooijpolder wordt gevonden, kunnen zowel het scenario 'op twee eieren zetten' als het scenario 'adulten verwijderen' leiden tot een afnemende populatie, maar bij een hoger broedsucces, zoals aangenomen voor de Zweedse situatie, zal de populatie blijven groeien. (Dit laatste lijkt overigens beter overeen te komen met de waargenomen populatieontwikkeling in de Scheelhoek; zie paragraaf 5.2). Het verwijderen van 10% van de adulten heeft echter in alle simulaties een groter effect dan het rapen van eieren, zowel op de aanvankelijke groeisnelheid als op de evenwichtspopulatiegrootte. Het rapen van 10% van de eieren heeft een relatief gering effect op de groeisnelheid, en een onzeker effect op het evenwichtsniveau. Opgroeihabitat verwijderen heeft vooral effect op het evenwichtsniveau.

5.2 Verwachte populatie-ontwikkeling in het noordelijk Deltagebied

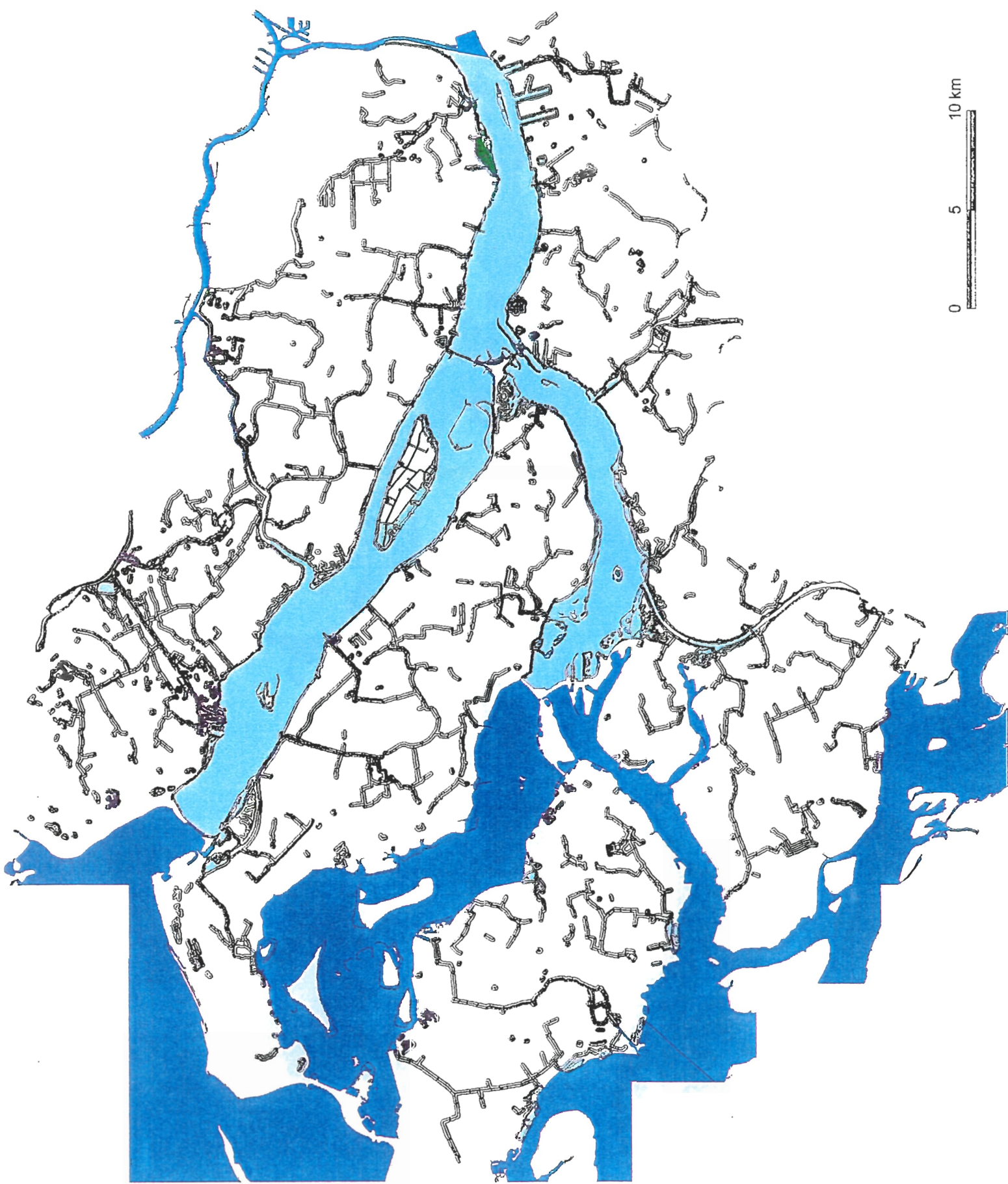
De in het voorafgaande beschreven modelsimulaties geven de verwachte populatiegrootte in dichtheden: aantallen per 100 ha potentieel opgroeihabitat. Om deze resultaten te vertalen naar de te verwachten aantallen ganzen in het noordelijk Deltagebied, is het dus nodig om te bepalen hoeveel potentieel opgroeihabitat daar aanwezig is. Dit is gedaan op grond van de top10-vector bestanden, waarin grasland wordt onderscheiden van andere grondgebruiktypen.

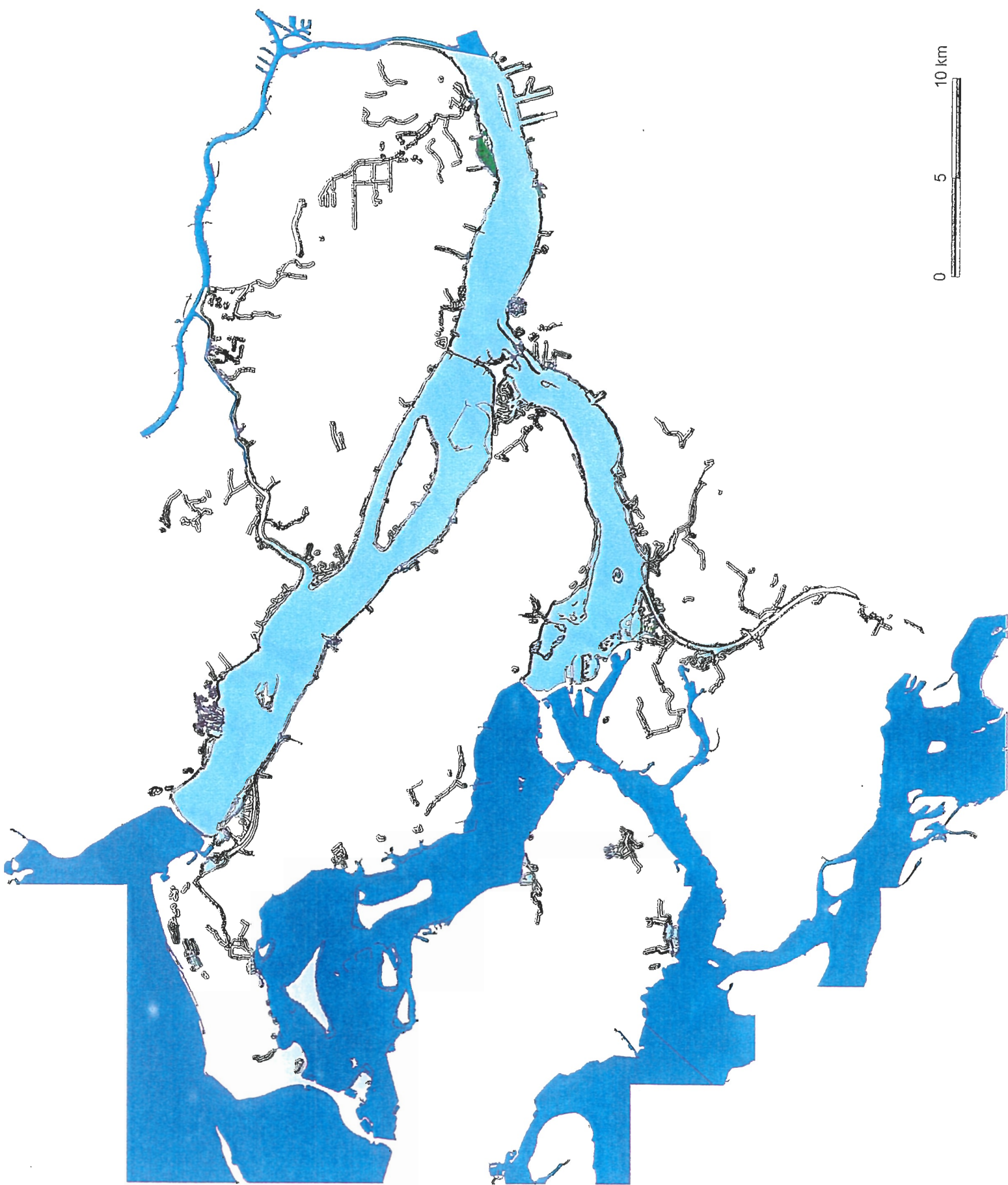
Op dezelfde wijze als voor de Ooijpolder (fig. 3) is met behulp van GIS het oppervlak grasland binnen 100 m van open water in het noordelijk Deltagebied bepaald. Dit resulteerde in een oppervlakte van 6175 ha (fig. 10a). Door de GIS-procedure werd echter een aanzienlijke oppervlakte grasland langs overwegend smalle wateringen in het binnendijkse gebied van de Zuid-Hollandse en Zeeuwse eilanden als potentieel opgroeihabitat aangemerkt, omdat deze wateren door hun lengte voldeden aan het criterium van een oppervlak $>2000 \text{ m}^2$. Sommige van deze wateren zijn echter waarschijnlijk te smal om als veilige vluchtplaats te dienen. Daarnaast liggen ze vaak in intensief agrarisch gebied zonder geschikte nestplaatsen in de omgeving, en hebben veelal schaars begroeide oevers zonder nestgelegenheid. In overleg met plaatselijk bekende ornithologen is een groot deel van deze binnendijkse graslanden langs wateringen uit de selectie verwijderd. Het resterende oppervlak potentieel geschikt opgroeihabitat bedroeg 3785 ha (zie fig. 10b).

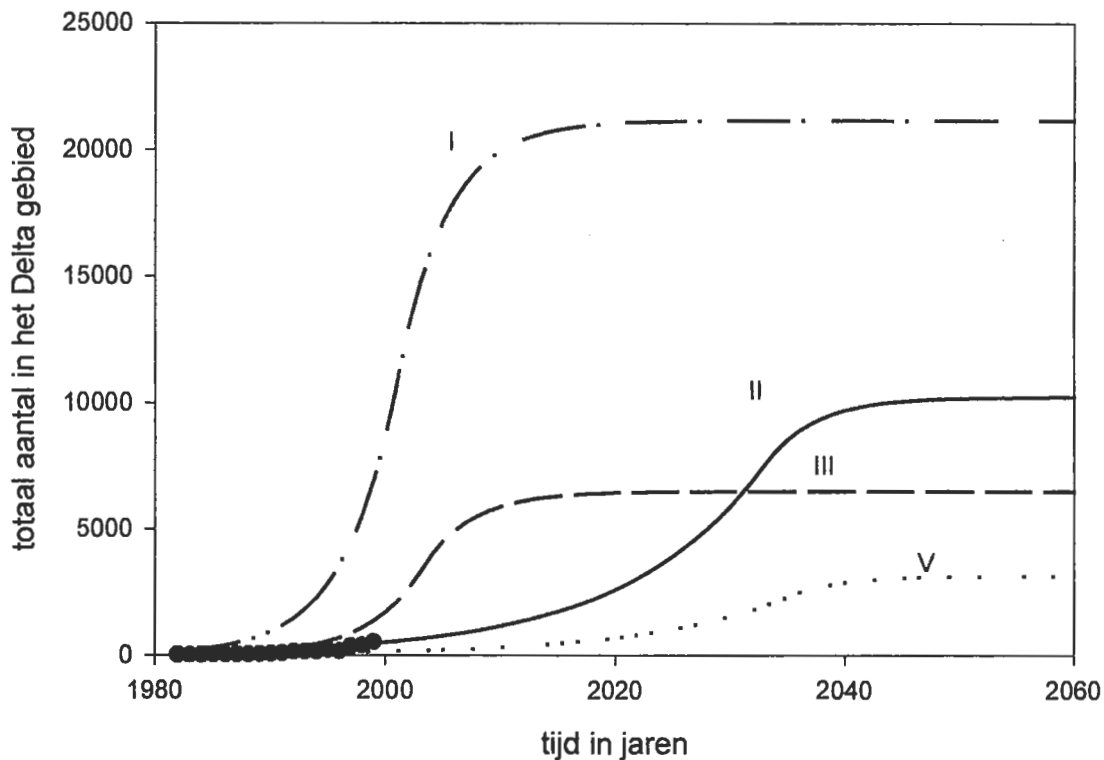
Bij een maximumdichtheid van 50 families per 100 ha potentieel opgroeihabitat zou in de noordelijke Delta volgens deze berekening plaats zijn voor c. 1900 grauwe ganzenfamilies. Hierbij wordt verondersteld dat hier een zelfde aandeel 'potentieel geschikt' grasland door ganzen onbenut wordt gelaten als in de Ooijpolder, m.a.w. dat de verhouding geschikt/ongeschikt grasland in de twee gebieden gelijk is.

Figuur 11 laat de gesimuleerde populatieontwikkeling in het noordelijk Deltagebied zien, gegeven de bovengenoemde aannames en zonder dat aantalbeperkende maatregelen worden uitgevoerd. De curven zijn berekend met modelversies 1 en 2, en een lineaire relatie tussen de populatiegrootte en de bezetting van het opgroeihabitat, terwijl gestart is in het jaar 1982 met 10 vrouwtjes (de helft van het aantal getelde nesten in 1982). De simulaties voorspellen een stabilisatie bij een totaalaantal van 10 000 tot 20 000 vogels, twee tot vier maal zo veel als de huidige populatiegrootte. De (niet afgebeelde) hyperbolische variant van modelversie 2 voorspelt een plafond van c. 15 000 vogels, te bereiken rond 2030. Benadrukt moet worden dat deze getallen niet dienen te worden gezien als nauwkeurige voorspellingen, maar als indicaties van de te verwachten grootteorde. Het hangt sterk af van de modelversie, en dus van het reproductiesucces, hoe snel en hoe ver de aantallen zullen oplopen.

Figuur 10a en 10b (volgende pagina's). Kaart van het noordelijke Deltagebied met daarin gekleurd aangegeven het voorkomen van grasland (lichtgroen) en akkerland (lichtbruin) binnen een afstand van 100m tot zoet open water (lichtblauw). Fig. 10b geeft dezelfde kaart, nadat gebieden langs smalle wateringen in een aantal binnendijkse agrarische gebieden uit de selectie zijn verwijderd. Het oppervlak grasland op deze kaart (3785 ha) is gebruikt als schatting voor het aanbod aan potentieel geschikt opgroeihabitat; ganzenfamilies foerageren niet in akkers.







Figuur 11. Voorspelde populatie-ontwikkeling van grauwe ganzen in het noordelijk Deltagebied. I: totale populatiegrootte (beide seksen) berekend met versie 2, II: totale populatiegrootte volgens versie 1, III: aantal adulte vrouwtjes behorende bij I, IV: aantal adulte vrouwtjes horende bij II. De veronderstelde relatie tussen aantal aanwezige en aantal broedende vrouwtjes is lineair. Het maximum aantal succesvol broedende vrouwtjes is 1900. De zwarte stippen geven de waargenomen ontwikkeling weer (aantal nesten geteld in Scheelhoek / 0.7)

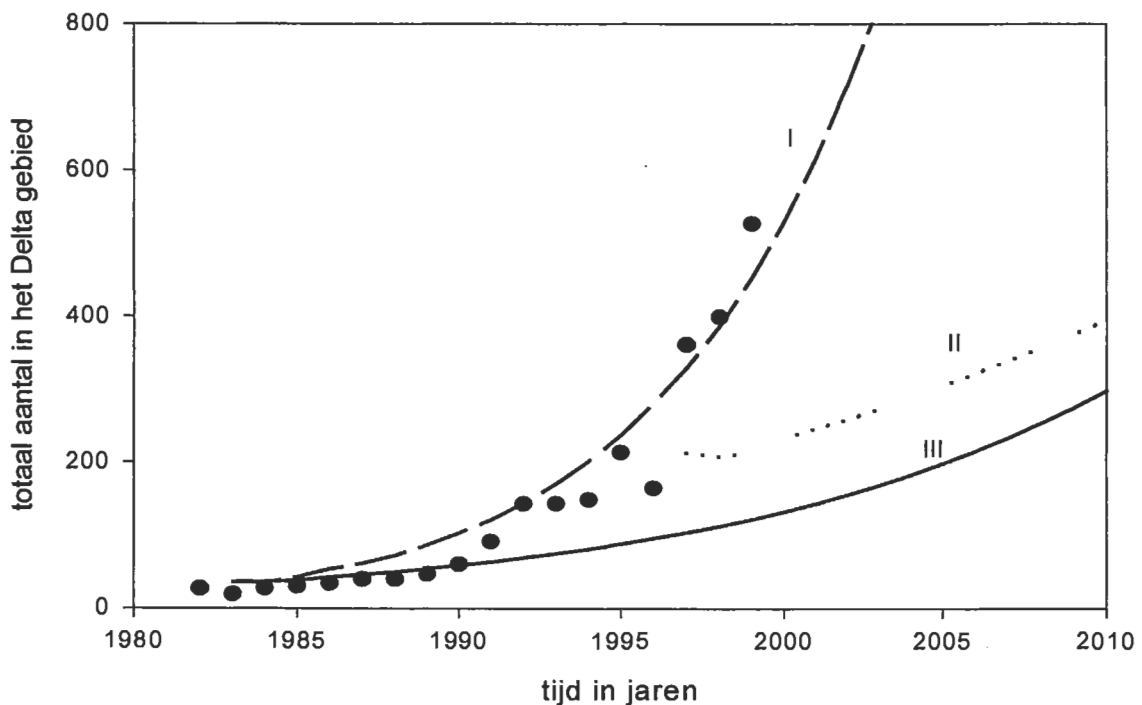
Hoe verhouden de modelvoorspellingen zich met de waargenomen populatie-ontwikkeling in de noordelijke Delta? De waargenomen ontwikkeling van het aantal nesten in de Scheelhoek blijkt goed overeen te komen met die voorspeld door de hyperbolische variant van versie 2 van het model (fig. 12). De totale populatiegrootte in 1999 volgens die variant (c. 2 300 vogels) is echter kleiner dan het in dat jaar door Schekkerman et al. (1999) getelde nazomeraantal van c. 5 000 vogels. De lineaire variant (fig. 11) voorspelt een snellere toename van het aantal broedende vrouwtjes dan waargenomen, en het voorspelde totaalaantal in 1999 (c. 7 000 vogels) valt wat hoger uit dan het getelde aantal. De waarnemingen komen dus vrij goed overeen met modelversie 2 bij een waarde van $\alpha > 1$, tussen de lineaire en hyperbolische variant in.

De waargenomen aantallen nesten en de totale populatiegrootte nemen echter veel sneller toe dan voorspeld door modelversie 1 (fig. 11, 12). Dit kan betekenen dat het nestsucces in de Delta dichterbij de literatuurwaarde van 0.7 ligt dan bij de 0.36 gevonden in de Ooijpolder. Dat lijkt niet onmogelijk, gezien het feit dat de vos, een belangrijke grondpredator van grauwe ganzenlegfels, het noordelijk Deltagebied tot in recente jaren nog niet sterk heeft gekoloniseerd.

Sinds 1996 worden op de Scheelhoek alle gevonden grauwe ganzenlegfels teruggebracht tot twee eieren, zodat in ieder geval vanaf dat jaar het reproductie-succes (veel) lager is dan in versie 2 van het model. Het volgens dit scenario

gesimuleerde aantal succesvol broedende vrouwtjes (uitgaande van hyperbolische modelversie 2) is eveneens weergegeven in figuur 12, waarbij de simulatie is begonnen met het gevonden aantal nesten en de voorspelde stabiele leeftijdsopbouw in 1996. Omdat de vrouwtjes in hun derde jaar voor het eerst broeden, zal een effect van eieren rapen pas voor het eerst in 1999 zichtbaar zijn. Onder modelversie 2 zal de populatie bij voortzetting van de maatregel 'op twee eieren zetten' blijven groeien, maar met een tempo dat vergelijkbaar is met modelversie 1. Onder modelversie 1 leidt de maatregel echter wel tot een afname (fig. 9a).

Toch lijkt het na 1996 gevonden aantal nesten in de Scheelhoek hoog t.o.v. de scenariovoorspelling. Mogelijk wordt sinds het instellen van de maatregel een groter deel van de nesten in de Scheelhoek gevonden, omdat intensiever wordt gezocht. Een andere mogelijke verklaring is dat er op de Scheelhoek immigratie van elders geboren broedvogels plaatsvindt. In dat geval kan de in de Scheelhoek waargenomen populatiegroeisnelheid ook verklaard worden bij een lager broedsucces dan gebruikt in versie 2.



Figuur 12. Voorspelde (lijnen) en waargenomen aantallen (stippen) broedende vrouwtjesganzen (gemodificeerde uitvergroting van figuur 11). I: modelversie 2 (hoog broedsucces, hyperbolisch); II: idem maar met uitvoering van scenario 'op twee eieren zetten' vanaf 1996; III: modelversie 1 (laag broedsucces, lineair).

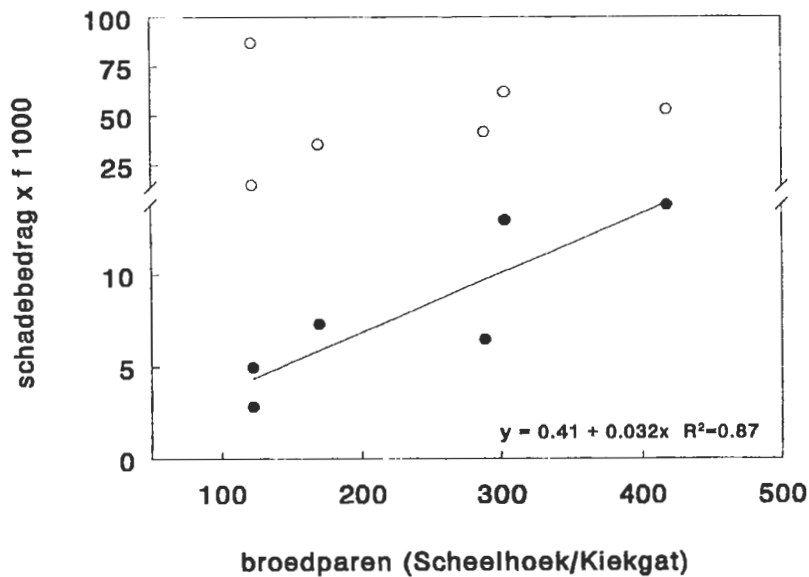
6 Schade

Voor een verkenning van de te verwachten ontwikkeling in landbouwschade door grauwe ganzen zijn gegevens bewerkt van door het Jachtfonds geregistreerde schade in de jaren 1994-1999. Bij deze schademeldingen is aangegeven in welke maand de schade werd veroorzaakt. We beperken ons hierbij tot zomerhalfjaar (april-september), omdat daarvan zeker is dat ze door de lokale populatie is veroorzaakt. Tabel 4 geeft een overzicht van de uitgekeerde schade in het zomerhalfjaar, uitgesplitst per postcode-gebied. In 1999, bij c. 600 broedparen en een totale populatiegrootte van ongeveer 5 500 vogels, bedroeg de uitgekeerde schade bijna f 14 000,-. Dit is ongeveer éenderde van het totale schadebedrag voor grauwe ganzen, uitgekeerd over het gehele jaar.

Er blijkt een duidelijke relatie te bestaan tussen de grootte van de broedpopulatie in de Scheelhoek, de belangrijkste broedplaats, en de geregistreerde schade in het noordelijk Deltagebied in het zomerhalfjaar (fig. 13). Voor de totale schade over het gehele jaar blijkt niet zo'n verband te bestaan. Dit wordt wellicht veroorzaakt doordat in het winterhalfjaar de standvogelpopulatie wordt aangevuld met 5000-10000 doortrekkers en overwinteraars uit Noord-Europa (Schekkerman et al. 1999; SOVON Ganzen- en zwanenwerkgroep 1999), en daardoor schade in de winter niet uitsluitend wordt bepaald door de ontwikkeling van de lokale populatie. Ook in de ruimte lijkt een relatie tussen aantallen ganzen en de hoogte van de zomerschade zichtbaar: de meeste schade treedt op langs het Haringvliet, vooral op delen van Goeree-Overflakkee, relatief dicht bij het belangrijkste broedgebied op de Scheelhoek.

Tabel 4. Uitgekeerde landbouwschade (in guldens) t.g.v. grauwe ganzen in het noordelijk deltagebied in de periode april-september, 1994-1999 (bron: Jachtfonds).

Postcode	1994	1995	1996	1997	1998	1999	gebied
321	0	0	0	0	1714	0	Voorne-Putten
322	0	0	0	0	0	1505	Voorne-Putten
324	855	3219	2651	2586	3807	6138	Goeree-Overflakkee
325	0	2112	0	0	0	0	Goeree-Overflakkee
328	0	0	147	0	353	0	Voorne-Putten
430	0	0	0	0	657	1064	Schouwen-Duiveland
467	0	0	0	1922	4433	2603	Philipsland, Dinteloord
479	0	0	0	0	0	475	omgeving Willemstad
totaal	2849	7326	4794	6505	12962	13784	



Figuur 13. Uitgekeerde landbouwschade veroorzaakt door grauwe ganzen in het noordelijk deltagebied uitgezet tegen het aantal broedparen in de Scheelhoek. Zwarte stippen geven de zomerschade weer, en open cirkels de totale schade gedurende het gehele jaar.

Op grond van het verband tussen de omvang van de broedpopulatie en de in de zomermaanden uitgekeerde schade kan een voorzichtige schatting worden gemaakt van de mogelijk in de toekomst te verwachten schade. Voorzichtig, niet alleen omdat de modelsimulaties ruimte laten voor sterk verschillende aantalontwikkelingen, maar ook omdat de geclaimde landbouwschade slechts ten dele direct door de aantallen ganzen wordt bepaald. De opbrengstderving als gevolg van begrazing door ganzen is variabel en sterk afhankelijk van factoren zoals gewas, bodemtype, en weersomstandigheden (Teunissen 1996). Daarnaast kunnen psychologische factoren van grote invloed zijn op hoe door agrariërs met schade wordt omgegaan. Zo blijkt in de praktijk dat boeren vaak bereid zijn veel meer schade te tolereren als er een beleid gevoerd wordt waaruit blijkt dat op zijn minst serieus geprobeerd wordt deze te beperken. Hoe dramatisch dit kan uitpakken bleek recent in Noord-Holland waar na het besluit om knobbelzwanen gedurende een aantal jaren niet meer af te schieten, de geclaimde landbouwschade in één jaar tijd toenam van gemiddeld f 18 000,- tot f 266 000,- (De Gelderlander, 24-11-1999).

Te verwachten landbouwschade bij 'niets doen'.

Bij het scenario 'niets doen' zal zich uiteindelijk een stabiele populatiegrootte instellen. De meest extreme schatting indiceert dat zonder aantalbeperkende maatregelen omstreeks 2020 een stabiele populatie van c. 20 000 grauwe ganzen tot de mogelijkheden behoort. Andere modelversies indiceren echter een langzamer groei tot lagere aantallen (zie fig. 11 en par. 5.2). Bij een totaal van 20 000 vogels zal de populatie bestaan uit 1900 succesvolle broedparen (=3 800 adulte vogels), met gemiddeld 2.5 vliegvlugge jongen per paar (=4 750 juvenielen), en c. 11 500 volgroeide vogels die of nog niet geslachtsrijp zijn, of geen broedpoging doen, of

daarbij niet succesvol zijn. In het voorjaar zal landbouwschade door grauwe ganzen vooral door deze categorie vogels worden veroorzaakt, omdat de broedvogels zich in die periode in de natuurgebieden concentreren. In de nazomer zwermen ook families met vliegvlugge jongen uit, maar zijn minder gewassen gevoelig voor landbouwschade.

In de zomer van 1999 bestond de grauwe ganzenpopulatie van het noordelijk Deltagebied in totaal uit ruwweg 5 000 exemplaren (Schekkerman et al. 1999), waaronder c. 1 000 juvenielen en c. 400 succesvolle broedparen, en dus zo'n 2 200 volgroeide niet-broeders of onsuccesvolle vogels. Simpele extrapolatie op grond van deze cijfers en de meest extreme modelversie zou leiden tot een inschatting dat de schade zou kunnen vervijfvoudigen tot een bedrag van f 70 000,- in 2020. Bij gematigder modelversies valt de schade lager uit (c. f 30 000,- volgens versie 1).

Te verwachten landbouwschade bij aantalbeperkende scenario's.

Bij de verschillende doorgerekende scenario's (zie fig. 9) blijkt in de meeste gevallen dat het uiteindelijke niveau van de populatie lager zal zijn dan bij niets doen. Dit betekent ook dat afhankelijk van het gevolgde beheersscenario de uiteindelijk te verwachten landbouwschade lager zal zijn. Omdat het model sterk verschillende scenariovoorspellingen doet bij hoge en lage waarden van het broedsucces, en het werkelijke broedsucces in de Delta onbekend is, is dit niveau met de huidige inzichten niet goed te voorspellen. De tot dusver waargenomen populatieontwikkeling in het noordelijke Deltagebied komt echter beter overeen met modelversie 2 dan met versie 1. Die versie indiceert dat het scenario 'op twee eieren zetten' zou kunnen leiden tot een vermindering van de schade met maximaal 25% ten opzichte van niets doen, en het scenario '10% adulten verwijderen' tot een vermindering met 45%. Bij een lager ongestoord broedsucces, en bij aanwezigheid van immigratie, kan het effect echter ook groter zijn.

7 Discussie

Dit rapport resulteert uit een integrale aanpak waarbij beherende instanties in samenwerking met velddeskundigen, ecologen en modelleurs gezamenlijk de problematiek rond een soort hebben geïnventariseerd en de te verwachten ontwikkelingen ingeschat.

De modelleringsstudie waarvan dit rapport verslag doet, had tot doel een instrument te ontwikkelen waarmee inzicht kan worden verkregen in de uiteindelijk te verwachten grootte van de grauwe ganzenpopulatie en van de effectiviteit van eventueel te nemen maatregelen. Deze inzichten kunnen een basis vormen voor de afweging of aantalbeperkende maatregelen gewenst zijn, en zo ja welke aanpak daarbij valt te prefereren. Hoewel de studie is toegespitst op het noordelijk Deltagebied, verwachten wij dat de basisprincipes ook van toepassing zullen zijn op andere Nederlandse populaties.

Uit de aantalontwikkelingen van diverse grauwe ganzenpopulaties is vast te stellen dat er nog steeds sprake is van exponentiële groei, hoewel op andere plaatsen dichtheidsafhankelijke processen zichtbare effecten lijken te hebben. Bovendien koloniseert de grauwe gans in Nederland ook nog steeds nieuwe broedgebieden. In de toekomst kan een verdere toename worden verwacht, gezien de plannen voor verdere uitbreiding en verbinding van moerasgebieden in de Ecologische Hoofdstructuur. Het is te verwachten dat daardoor nieuwe voor grauwe ganzen geschikte gebieden zullen ontstaan. Bezien vanuit het doel van de EHS is dat een positieve ontwikkeling, die echter op termijn kan leiden tot schade in de omliggende landbouwgebieden.

Modellen veronderstellen gesloten populaties. Effecten van beheer kunnen anders uitpakken als er uitwisseling tussen populaties plaatsvindt. In het algemeen is het daarom zinvol om beheersmaatregelen uit te voeren over grote gebieden. Dit vraagt om samenwerking tussen lokale organisaties en tussen provincies.

7.1 Onzekerheden en aannames in het model

De kwaliteit van (populatie)modellen wordt vooral bepaald door de kwaliteit van de biologische gegevens die eraan ten grondslag liggen. Omdat demografische parameters ook binnen één soort kunnen variëren van plaats tot plaats (en in de tijd), zou men willen beschikken over metingen van deze parameters voor dezelfde populatie waarvan men de toekomstige ontwikkeling wil modelleren. In veel gevallen is deze informatie echter niet beschikbaar, zoals ook voor grauwe ganzen in het noordelijk Deltagebied. Gelukkig waren er wel gegevens uit enkele andere populaties, maar 'extrapolatie' hiervan naar een ander gebied, met mogelijk verschillende omstandigheden, kent een zeker risico. Om een eerste indruk te krijgen van de bruikbaarheid van een model is het van belang om na te gaan of de door het model berekende populatieontwikkeling overeenkomt met de recente aantalontwikkeling in het studiegebied (paragrafen 4.1.3 en 4.2.4).

Het dichtheidsonafhankelijke model met acht stadia resulteerde in een overschatting van de populatiegroeisnelheid voor de populatie in Zuid-Zweden, en een (minder sterke) onderschatting voor de Ooijpolder, maar in beide gebieden vielen de waarnemingen binnen de range aan voorspellingen van het model. De afwijking leek in beide gevallen verklaarbaar: de in het Zweedse model gebruikte literatuurwaarde gaf waarschijnlijk een overschatting van het nestsucces, en de broedsuccesgegevens uit de Ooijpolder hadden betrekking op de laatste jaren uit de aantalreeks, toen de populatie zich stabiliseerde, en kunnen dus de reproductie in eerdere jaren hebben onderschat. Voor het vervolgens opgestelde drie-stadium-model zijn op grond hiervan, en gegeven het ontbreken van reproductiegegevens uit het Deltagebied, twee versies doorgerekend, met reproductieschattingen volgens het Ooijpolder- en het Zweedse model. Deze versies kunnen dus worden gezien als een soort minimum- en maximum-scenario's voor de te verwachten ontwikkelingen in het noordelijk Deltagebied.

Voor een inschatting van de toekomstige aantalontwikkeling zijn realistische parameterwaarden voor reproductie en overleving niet voldoende. De ganzenpopulatie zal niet onbeperkt doorgroeien, maar stabiliseren op een evenwichtsniveau. Het voorspellen van de evenwichtspopulatiegrootte vereist dat de belangrijkste onderliggende dichtheidsafhankelijke processen in kwantitatieve zin bekend zijn, en zulke kennis is nog schaarser dan demografische gegevens. De bij dit project betrokken soortspecialisten verwachtten dat voor de grauwe gans de beschikbaarheid van opgroei-habitat voor kuikens als eerste limiterend zal gaan werken. Deze inschatting is vooral gebaseerd op onderzoek aan andere ganzensoorten, hoewel bij grauwe ganzen in Zweden hiervoor ook aanwijzingen zijn gevonden (Nilsson et al. 1997). Op grond van de huidige gegevens uit de Ooijpolder kon dichtheidsafhankelijkheid van kuikenoverleving niet op directe wijze zichtbaar worden gemaakt (fig. 4), maar dat hoeft niet te betekenen dat het hier geen rol speelt. Het is mogelijk dat bij beschouwing van een langere tijdreeks of een grotere set gebieden zo'n relatie wel wordt gevonden.

Hierdoor moest echter een alternatieve benadering worden gebruikt, waarbij een maximumdichtheid aan families werd geschat uit de gegevens van de Ooijpolder, waar het aantal families de laatste jaren gestabiliseerd lijkt. Deze schatting (0.5 families /ha potentieel opgroei-habitat) kent een ruime onzekerheidsmarge. Toepassen van deze grenswaarde bij het inschatten van de evenwichtspopulatiegrootte in het noordelijk Deltagebied impliceert bovendien de aanname dat de verhouding tussen het (met de GIS-analyse bepaalde) oppervlak potentieel geschikt opgroei-habitat en het oppervlak dat daadwerkelijk door de ganzen wordt gebruikt gelijk is in beide gebieden. Dat hoeft in de praktijk niet het geval te zijn, bijvoorbeeld door verschillen in begrazing die kunnen leiden tot een groter of kleiner aandeel korte grasvegetaties.

Daarnaast geeft deze benadering geen inzicht in de sterkte van mogelijke interferentie-effecten (door onderling hinderen) bij dichtheden lager dan het maximum, die wel van invloed zouden zijn op zowel de duur van de groeifase van de populatie als het evenwichtsniveau. Hierom is het dichtheidsafhankelijke model doorgerekend voor twee verschillende waarden van de interferentie-parameter α (par. 4.2.2). Het lineaire model geeft hierbij de hoogste populatiegroeisnelheid en evenwichtsniveau, en beschrijft dus vanuit de schade-optiek de 'worst case'.

De waargenomen aantalontwikkeling in de exponentiële fase in het noordelijk Deltagebied, gebaseerd op de aantallen in de Scheelhoek gevonden nesten, komt beter overeen met de voorspellingen van modelversie 1 (hoge reproductie) dan met die van versie 2 (fig. 12). Als het aantal gevonden nesten de populatiegrootte goed weerspiegelt, suggereert dit dat het reproductiesucces van grauwe ganzen in de noordelijke Delta aanzienlijk hoger is dan in de Ooijpolder. Hoewel ondersteunende veldgegevens ontbreken, lijkt dit niet onmogelijk. In de eerste plaats is het aantal succesvolle broedparen in de westelijke Ooijpolder na een aanvankelijke toename in recente jaren gestabiliseerd. Gezien onze overwegingen t.a.v. populatiebeperkende processen betekent dit dat het reproductiesucces hier vermoedelijk is afgenomen, en daarom mogelijk lager is dan in het Haringvliet waar nog geen sprake is van afvlakking. Ten tweede is het noordelijk Deltagebied nog niet sterk gekoloniseerd door de vos. In de Ooijpolder en de nabijgelegen stuwwalgebieden zijn vossen al langere tijd in grotere aantallen aanwezig, en de vos blijkt hier een belangrijke predator van grauwe ganzenlegsels (en soms van broedende vrouwtjes). Vermoedelijk is de grote reproductiecapaciteit van de grauwe gans zelfs een respons op een van nature hoge predatiedruk.

Er is echter nog een andere mogelijke verklaring voor de snelle populatiegroei in de Scheelhoek. Het model veronderstelt dat de populatie gesloten is, d.w.z. er is geen netto immi- of emigratie van grauwe ganzen van en naar andere gebieden. We weten nog te weinig over het dispersiegedrag van grauwe ganzen, maar wel is bekend dat in het Haringvliet met halsbanden gemerkte grauwe ganzen incidenteel buiten de noordelijke delta worden waargenomen (Loonen & de Vries 1995; B. Voslamber ongepubl.). Tot dusver zijn geen gemerkte vogels uit andere Nederlandse populaties in de Delta broedend aangetroffen. Het aantal ganzen met halsbanden is echter gering, zodat de kans op een gemerkte immigrant klein is, en we hieruit niet kunnen concluderen dat uitwisseling niet voorkomt. Het is daarom niet uit te sluiten (maar evenmin aannemelijk te maken) dat de hoge populatiegroeisnelheid in de Scheelhoek (mede) tot stand is gekomen door immigratie van ganzen uit andere gebieden. In dat geval zou het lokale broedsucces ook lager geweest kunnen zijn dan in modelversie 2, afhankelijk van de sterkte van de immigratie.

In het licht van bovengenoemde onzekerheden moet benadrukt worden dat de kwantitatieve uitkomsten van de modelsimulaties (populatiegroeisnelheid en evenwichtspopulatiegrootte) niet dienen te worden gezien als nauwkeurige voorspellingen, maar als indicaties van de te verwachten grootteorde. Dat blijkt ook wel uit het feit dat de twee modelversies bij sommige scenario's sterk verschillende toekomstige populatiegroeisnelheid voorspellen, afhankelijk van het veronderstelde reproductiesucces. De kracht van modellen is echter niet zo zeer hun kwantitatief voorspellende waarde, maar meer inzicht in de processen. De kwalitatieve uitkomsten van het model, met name de relatieve effecten van de verschillende beheersscenario's op de populatie-ontwikkeling, zijn veel robuuster ten opzichte van veranderingen in de parameterwaarden.

7.2 Beheersmaatregelen

De modelsimulaties indiceren dat zonder beheersmaatregelen bij de meest extreme modelversie en bij ongewijzigde omstandigheden over een jaar of 20-30 tot ruwweg 20 000 grauwe ganzen in het noordelijk Deltagebied aanwezig kunnen zijn. Dat is ongeveer vier maal de huidige populatiegrootte. Met nog meer slagen om de arm betekent dat een mogelijke vervijfvoudiging van de in het zomerhalfjaar aangerichte landbouwschade, tot c. f 70 000,- per jaar. Hierbij is geen rekening gehouden met een eventueel afnemende tolerantie van agrariërs bij sterk toenemende aantallen ganzen, maar evenmin met een mogelijke toekomstige remmende invloed van de vos op de populatie-ontwikkeling.

In dit rapport wordt geen uitspraak gedaan over de wenselijkheid van aantalbeperkende maatregelen. Dat vergt een afweging van de te verwachten landbouwschade tegen het streven ruimte te geven aan natuurlijke processen in natuurgebieden. Wel bespreken we in de volgende paragrafen de effectiviteit van enkele mogelijke maatregelen en de mogelijke invloed van een toename van de vos, vanuit de optiek van het populatiemodel. Actieve aantalbeperkende maatregelen vergen de minste inspanning en hebben het meeste effect wanneer uitgevoerd in een vroeg stadium van de aantaltoename. Wanneer de populatie eenmaal groot is, is het beperken van het aanbod aan opgroeihabitat vermoedelijk een rendabeler optie. In de groeifase heeft het verwijderen van adulten in het broedseizoen het meeste effect, maar biedt 'op twee eieren zetten' een wellicht meer maatschappelijk aanvaardbaar alternatief.

7.2.1 Habitatbeheer

Het aanbod van geschikt opgroeihabitat voor kuikens is in deze studie aangemerkt als de belangrijkste limiterende factor in de reproductie. Dit aanbod kan worden beperkt door te voorkomen dat in het broedseizoen in de onmiddellijke nabijheid van open water korte grazige vegetaties aanwezig zijn. Dat kan bijvoorbeeld door aan water grenzend grasland niet in het voorjaar te begrazen of te maaien, of zelfs te laten verruigen (met een winst in natuurwaarde als mogelijk neveneffect; b.v. kwartelkoning). Dit leidt tot een geringere uiteindelijke populatiegrootte, omdat minder ganzen met succes kunnen broeden. De reductie in de evenwichtspopulatiegrootte is evenredig met de reductie in opgroeihabitat. Alleen als het aantal succesvolle broedparen door interferentie ook al afneemt bij dichtheden lager dan B_{max} , leidt de maatregel ook tot een lagere populatiegroeisnelheid. Omdat we niet weten in welke mate interferentie voorkomt, blijft onduidelijk hoe groot deze afname zal zijn. Effecten van habitatbeheer zijn dan ook vooral op de wat langere termijn te verwachten. Daar staat tegenover dat het een éénmalige ingreep of verandering kan zijn, en om die reden relatief goedkoop is. Ook agrariërs kunnen hieraan bijdragen, via het gebruik van hun eigen grasland.

Vanwege het belang van opgroeihabitat in de aantalregulatie van grauwe ganzen is het aanbieden van grasland in of bij natte natuurgebieden als opvanghabitat voor

overwinterende ganzen, met als doel het verminderen van schade in omringend landbouwgebied, in potentie strijdig met het streven om de lokale broedpopulatie te beperken. In veel gevallen zal datzelfde grasland in het voorjaar immers aantrekkelijk zijn voor ganzenfamilies. Welke beheerskeuze wordt gemaakt zal onder andere afhangen van de verhouding tussen de schade veroorzaakt door overwinterende en broedende ganzen. Wellicht zijn er ook vormen van graslandbeheer waarbij de winteropvang wordt geoptimaliseerd bij een beperkte toename van het aantal broedvogels (laat maaien, begrazing in nazomer en vroege voorjaar?). In dit opzicht zou het terugbrengen van de invloed van getij en zout in het Haringvliet-Hollandsch Diep gunstig kunnen zijn, indien dit leidt tot een omvorming van grasgorzen in biezelvegetaties (aantrekkelijk voor overwinterende grauwe ganzen, maar niet voor kuikens). Ook valt te denken aan een ruimtelijke aanpak: terwijl grasland een winteropvangfunctie kan vervullen zonder dat het direct grenst aan open water, zal het niet kunnen fungeren als opgroeihabitat.

Buiten de begrenzing van het Deltagebied raken deze overwegingen aan de grootschalige plannen voor natuurontwikkeling in natte gebieden in Nederland. De combinatie van moerasvegetatie, open water en grasland biedt gunstige broedcondities voor grauwe ganzen, die op termijn tot lokale problemen kunnen leiden. Bij de ruimtelijke planning en inrichting van de aanvangssituatie van natuurontwikkelingsprojecten kan hiermee rekening worden gehouden, bijvoorbeeld door in kwetsbare gebieden open water en grazige vegetaties ruimtelijk te scheiden.

7.2.2 Eieren rapen

De modelsimulaties laten zien dat het jaarlijks rapen van 10% van de eieren een gering effect heeft op de populatiegroeisnelheid. Het scenario 'op twee eieren zetten', dat sinds enkele jaren in een aantal gebieden in Nederland wordt toegepast, heeft wel een duidelijk effect. Hierbij geldt de aanname dat 70% van de aanwezige nesten wordt gevonden; bij lagere percentages daalt ook de effectiviteit. Bij een vindkans van c. 15% komt dit scenario overeen met 10% van de eieren rapen. Dit betekent dat deze maatregel jaarlijks een aanzienlijke investering van tijd en menskracht vergt. Het rapen van volledige legfels kan weliswaar het percentage geraapte eieren verhogen, maar zal averechts werken doordat een deel van de paren een vervolglegsel zal beginnen. De overige vogels verliezen hun binding met het broedterrein en kunnen dan wellicht landbouwschade veroorzaken. Tenslotte is een overweging dat het zoeken naar legfels tot verstoring van andere broedvogels kan leiden.

Of met 'op twee eieren zetten' kan worden voorkomen dat de populatie verder groeit hangt af van het broedsucces in afwezigheid van rapen. Bij een laag broedsucces (modelversie 1) is dit wel het geval, maar bij een hoog broedsucces (versie 2) groeit de populatie, zij het langzamer, door.

Of eieren rapen invloed heeft op het uiteindelijke aantal ganzen hangt af van de manier waarop de dichtheidsafhankelijkheid tot stand komt (zie par. 5.1). Indien dit rechtstreeks via de overlevingskansen van kuikens gebeurt, valt te verwachten dat een

lager nestsucces tenminste gedeeltelijk gecompenseerd wordt door een hogere kuikenoverleving. Eieren rapen heeft dan weinig effect op de evenwichtspopulatiegrootte. Als een mechanisme bestaat waardoor niet (veel) meer vogels tot broeden overgaan dan er families met kuikens in het opgroeihabitat terecht kunnen, heeft rapen wel effect op het evenwichtsniveau.

7.2.3 Verwijderen van adulten

Uit de elasticiteiten voor de verschillende modelparameters blijkt dat veranderingen in de overleving van volgroeide (vooral adulte) ganzen een grotere invloed hebben op de populatie-ontwikkeling dan veranderingen in de reproductie. Het jaarlijks verwijderen van 10% van de adulte vogels uit de populatie (door afschot of door wegvangen) blijkt dan ook in de modelsimulaties het meest effectieve van de onderzochte scenario's te zijn. Omdat de voorspelde populatiegroeisnelheid in dit scenario sterk afhangt van het veronderstelde reproductiesucces, valt niet goed te zeggen hoeveel afschot nodig is om de populatie op het huidige niveau te stabiliseren: bij een hoog broedsucces (versie 2) meer, bij een laag broedsucces (versie 1) minder dan 10% per jaar.

Als de populatie kan doorgroeien, zal het evenwichtsniveau bij verwijderen van adulten lager liggen dan bij de scenario's 'niets doen' en 'op twee eieren zetten'. Het effect van adulten verwijderen is dan echter minder groot dan tijdens de groeifase van de populatie, omdat er inmiddels een surplus is ontstaan van adulte vogels die niet tot broeden komen tenzij ze opengevallen plaatsen kunnen opvullen (paragraaf 5.1). Dit betekent dat adulten verwijderen meer rendement oplevert in de groeifase van de populatie dan in de stabilisatiefase. Daarnaast hoeven in een kleine populatie minder dieren te worden verwijderd om een gegeven percentage te halen, hetgeen zowel ethisch als economisch gezien gunstig is. Het kost onevenredig meer inspanning om de aantallen terug te brengen wanneer ze eenmaal sterk zijn opgelopen dan om een groeiende populatie in een vroeg stadium te beperken.

Praktisch gezien kent het scenario 'adulten verwijderen' wel enkele problemen. Omdat het verwijderen van vogels uit de overige stadia minder effect heeft dan het verwijderen van adulten, is het zaak om maatregelen specifiek op deze leeftijdsgroep te richten. De adulten zijn echter alleen in het broedseizoen goed te onderscheiden van de rest van de populatie. Daarbuiten komen ze gemengd voor met de juveniele en onvolwassen vogels. Dit betekent dat men buiten het broedseizoen een veel groter aandeel vogels moet verwijderen om hetzelfde effect te bewerkstelligen. Een voorbeeld: een najaarspopulatie met 50 adulten omvat volgens modelversie 2 in totaal 130 vogels (fig. 7), zodat zonder leeftijdselectie niet 5, maar 13 vogels geschoten moeten worden om 10% van de adulten te verwijderen. In de noordelijke Delta zijn bovendien tegenwoordig in het najaar ook nog eens ongeveer twee maal zoveel buitenlandse ganzen aanwezig als lokale vogels, zodat het te schieten aantal verder zou oplopen tot 49, bijna tien keer zo veel als bedoeld.

Het schieten van ganzen die zijn begonnen met broeden, en dus onmiskenbaar tot het reproducerende deel van de populatie behoren, zou daarom vanuit populatiedynamisch oogpunt de meest effectieve maatregel zijn, maar roept weerstand op bij zowel jagers als andere geledingen van de maatschappij. Het wegvangen van adulten kan eenzelfde weerstand geven, en vergt daarnaast veel inspanning. Als de ganzen pas in de ruitijd worden gevangen is het bovendien minder effectief, tenzij dan ook de jongen worden verwijderd.

7.2.4 Een rol voor de vos?

Predatoren kunnen op verschillende manieren invloed uitoefenen op de populatie-ontwikkeling van prooidieren. In het geval van de grauwe gans heeft predatie het grootste effect op het broedsucces, doordat eieren of (zeldzamer) kuikens worden gepredeerd. In Nederland is, bij afwezigheid van de zeearend, de vos de enige predator die ook voor volgroeide ganzen (m.n. broedende vrouwtjes) een bedreiging vormt; daarnaast is het ook de belangrijkste predator van legsels. Andere eipredatoren zijn zwarte kraai, grote meeuwen en bunzing, maar het is twijfelachtig of zij op meer dan zeer lokale schaal een grote invloed kunnen hebben op het broedsucces.

In het noordelijk Deltagebied komen vossen wel voor, maar tot dusver niet in grote aantallen. Dit is gedeeltelijk een gevolg van actieve bestrijding, die kolonisatie vanuit dichter bevolkte gebieden heeft tegengewerkt. Onder de nieuwe Flora- en Faunawet kan de vos echter alleen nog worden bejaagd indien er sprake is van schade of dreiging van schade. Het is niet onwaarschijnlijk dat dit op termijn zal leiden tot een toename van vossen in nu nog onderbezette gebieden zoals het noordelijk Deltagebied (Niewold & Jonkers 1999).

In het populatiemodel is het effect van predatie op grauwe ganzenlegsels impliciet meegenomen in de twee versies, via de verschillende waarden voor uitkomstsucces. Modelversie 2, met een hoog verondersteld broedsucces (lees: vos afwezig), voorspelt een populatie-ontwikkeling die beter overeenkomt met de recente aantalontwikkeling van grauwe ganzen in de Scheelhoek dan modelversie 1. Deze modelversie leidt tot de hoogste populatiegroeisnelheden en evenwichtspopulatie-groottes in de diverse scenario's. Als op den duur vossen een grotere rol gaan spelen in het noordelijk Deltagebied, kan echter de populatie-ontwikkeling meer gaan gelijken op modelversie 1. Deze is gebaseerd op het broedsucces in de Ooijpolder, waar vossen al langere tijd algemeen zijn. (In deze versie is zelfs nog het nestsucces voor de eilandsituatie gebruikt en niet het nog lagere cijfer voor de verspreid in het moeras broedende ganzen.)

Naast de directe invloed op broedsucces zijn er nog twee mechanismen, die het effect van predatoren op de toekomstige populatie-ontwikkeling kunnen versterken. Vossen vernielen niet alleen legsels, maar doden daarbij soms ook de broedende vrouwtjesgans, en verlagen zo enigszins de overleving in het adulte stadium. Belangrijker is dat in aanwezigheid van grondpredatoren ganzen kritischer kunnen

worden in hun habitatkeuze, bijvoorbeeld door op (meer geïsoleerde) eilanden te gaan broeden, of met de kuikens dicht bij water te blijven (Spaans et al. 1998, Stahl & Loonen 1998). Dit kan er toe leiden dat het aanbod van veilig habitat de reproductie sterker kan gaan limiteren. Dit zal resulteren in een verdere afname van de populatiegroeisnelheid en het evenwichtsniveau. Afhankelijk van het landschap zou op den duur ook het aanbod van veilige broedgelegenheid, meer dan opgroeihabitat, beperkend kunnen worden.

Een toename van de vos in het noordelijk Deltagebied kan dus naar verwachting de populatiegroei van grauwe ganzen beperken. Bij zijn aanwezigheid zullen eventuele aantalbeperkende maatregelen ook meer effect sorteren (vgl. fig. 9a en 9b). Bij een oordeel over de wenselijkheid van een toename van de vos is zijn invloed op grauwe ganzen echter niet het enige criterium. Het gebied herbergt ook andere natuurwaarden, die hiervan een negatieve invloed zouden kunnen ondervinden, zoals belangrijke aantallen visdieven en andere kustbroedvogels.

7.3 Kennisleemten

Een belangrijk nut van modelstudies is dat duidelijk wordt welke kennis nog ontbreekt die nodig voor een beter begrip van de populatie-ontwikkeling. Het kan daarbij gaan om onzekere schattingen voor modelparameters met een grote elasticiteit, of om onzekerheden over de processen die in het model zijn ingebouwd. In deze studie kwamen de volgende punten als meest belangrijk naar voren:

Broedsucces. De modelversies met hoge en lage waarden voor broedsucces gaven in kwantitatieve zin sterk verschillende uitkomsten, die ook grote invloed hadden op de effectiviteit van sommige aantalbeperkende maatregelen. Het verdient daarom aanbeveling om in het noordelijk Deltagebied (maar ook elders in Nederland) gegevens te verzamelen over uitkomstsucces van legsels en overleving van kuikens, o.a. in relatie tot nestplaats en aanwezigheid van predatoren.

Dichtheidsafhankelijkheid. De manier waarop dichtheidsafhankelijkheid tot stand komt is bepalend voor de evenwichtspopulatiegrootte, maar ook voor de effectiviteit van verschillende aantalbeperkende maatregelen. De inschatting dat opgroeihabitat voor kuikens de eerste beperkende factor zal zijn is gebaseerd op literatuurgegevens en aanwijzingen uit de Ooijpolder, maar het mechanisme kon op grond van de beschikbare gegevens niet duidelijk worden aangetoond. Voortzetting van het onderzoek in de Ooijpolder kan hierover meer duidelijkheid brengen. Omdat de beperkende processen afhankelijk kunnen zijn van factoren zoals landschap en predatoren, is het nodig om ook in andere gebieden hiernaar onderzoek te doen.

Dispersie. De modellen veronderstellen gesloten populaties, en uitwisseling van vogels tussen gebieden kan grote gevolgen hebben voor hun geldigheid, en voor de effectiviteit van beheersmaatregelen. De huidige gegevens laten zien dat grauwe ganzen plaatstrouw vertonen, maar ook dat dispersie wel voorkomt, zodat we niet kunnen uitsluiten dat de populatie in het Deltagebied mede gevoed wordt door

immigratie. Een beter inzicht in het dispersiegedrag kan worden verkregen door op meer plaatsen in Nederland ganzen met halsbanden te merken en af te lezen.

Overleving. De overleving van adulten heeft relatief veel invloed op de populatie-ontwikkeling. De parameterschattingen in het model zijn gebaseerd op een up-to-date analyse van de thans beschikbare Nederlandse gegevens, maar die zijn nog beperkt van omvang. Voor het verbeteren van de schattingen is het nodig aflezingen te blijven verzamelen, maar bovendien ook regelmatig nieuwe vogels van halsbanden te voorzien. Daarbij zou ook aandacht besteed moeten worden aan het verschijnsel van halsbandverlies (bijlage 2), door tevens metalen pootringen aan te brengen.

7.4 Andere ganzensoorten

Deze studie beperkt zich tot de grauwe gans. In het noordelijk Deltagebied komen tegenwoordig in het zomerhalfjaar ook uitheemse en verwilderde ganzen in enige aantallen voor. In de zomer van 1999 werden hier 315 brandganzen (*Branta leucopsis*), 196 soepganzen (*Anser anser* forma *domestica*), 86 nijlganzen (*Alopochen aegyptiacus*), 59 canadaganzen (*Branta canadensis*), en kleinere aantallen van vijf andere ganzensoorten geteld (Schekkerman et al. 1999). De drie eerstgenoemde komen in toenemende aantallen succesvol tot broeden in het gebied, en er is enige bezorgdheid dat zij in de toekomst problemen kunnen veroorzaken.

Het inschatten van de te verwachten populatie-ontwikkeling van deze soorten is problematisch, omdat over populatiedynamische parameters en dichtheidsafhankelijkheid weinig kennis bestaat, zeker voor de West-Europese situaties. Over reproductie zijn wel enige gegevens voorhanden (Wright & Giles 1988, Meininger & van Swelm 1994, Lensink 1996, 1998, 1999), maar overlevingscijfers ontbreken geheel. Het verdient dus aanbeveling om in het ringonderzoek ook meer aandacht te schenken aan nieuwkomers in de Nederlandse avifauna.

In algemene zin gelijkt de biologie van deze andere soorten echter op die van de grauwe gans, hoewel er verschillen zijn in aspecten zoals nestplaatskeuze en legselgrootte. De afhankelijkheid van families met kuikens van kortgrazige vegetaties nabij water is iets dat alle soorten gemeen hebben. Bij de nijlgans komt dichtheidsafhankelijkheid tot stand via territoriaal gedrag en bij betrekkelijk lage dichtheden (Lensink 1999). Het is niet waarschijnlijk dat de nijlgans in de toekomst belangrijke landbouwschade zal veroorzaken. Voor alle soorten geldt echter dat het exoten zijn, die niet van nature in Nederland broeden. Ook hier is het algemene principe geldig dat, indien gewenst, het eenvoudiger is om de populaties aan te pakken in de beginfase van de kolonisatie dan wanneer de aantallen eenmaal sterk zijn toegenomen.

Literatuur

- Beintema, A.J. 1992. Mayfield moet: oefeningen in het berekenen van nestsucces. *Limosa* 65: 155-162.
- Bergh, L.M.J. van den, De grauwe gans als broedvogel in Nederland. RIN-rapport 91/1. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Arnhem.
- Black, J.M. & M. Owen 1995. Reproductive performance and assortative pairing in relation to age in barnacle geese. *Journal of Animal Ecology* 64: 234-244.
- Caswell, H. 1989. *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Choudhury, S., J.M. Black & M. Owen 1996. Body size, fitness and compatibility in Barnacle Geese *Branta leucopsis*. *Ibis* 138: 700-709.
- Cooch, E.G., R.L. Jefferies, R.F. Rockwell & F. Cooke 1993. Environmental change and the cost of philopatry: an example in the lesser snow goose. *Oecologia* 93: 128-138.
- Cramp, S. & K.E.L. Simmons 1977. *The birds of the Western Palearctic*. Vol. 1. Oxford.
- Van Dijk, A.J., F. Hustings & T. Verstrael 1994. SOVON broedvogelverslag 1992. SOVON monitoringrapport 1994.03. SOVON, Beek-Ubbergen.
- Ebbinge, B.S., J.A.P. Heesterbeek & J.H. Beekman 1998. Knobbelzwanen in Noorden Zuid-Holland. IBN-rapport 375, Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.
- Glutz von Blotzheim U.N., M. Bauer & E. Bezzel 1968, *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, Bd. 1. Aula Verlag, Wiesbaden.
- Koffijberg, K., B. Voslamber & E. van Winden 1997. Ganzen en zwanen in Nederland - overzicht van pleisterplaatsen in de periode 1985-94.
- Kristiansen, J.N. 1998. Egg predation in reedbed nesting greylag geese *Anser anser* in Vejlerne, Denmark. *Ardea* 86: 137-145.
- Lensink, R. 1996. De opkomst van exoten in de Nederlandse avifauna; verleden, heden en toekomst. *Limosa* 69: 103-130.
- Lensink, R. 1998. Leidt de Soepgans *Anser anser* forma *domestica*, als afstammeling van de Grauwe Gans *Anser anser*, een eigen bestaan in Nederland? *Limosa* 71: 49-56.

- Lensink, R. 1999. Aspects of the biology of Egyptian Goose *Alopochen aegyptiaca* colonizing The Netherlands. *Bird Study* 46: 195-204.
- Loonen, M.J.J.E. & C. de Vries 1995. De Grauwe Gans *Anser anser* als standvogel in ZW-Nederland. *Limosa* 1995: 11-14.
- Loonen, M.J.J.E., K. Oosterbeek & R.H. Drent 1996. Variation in growth of young and adult size in barnacle geese *Branta leucopsis*: evidence for density dependence. *Ardea* 85: 177-192.
- Madsen, J., G. Cracknell & T. Fox (eds). Goose populations of the Western Palearctic. A review of status and distribution. Wetlands International Publication No. 48, Wetlands International, Wageningen / National Environmental Research Institute, Rønde.
- Meininger, P. & N.D. van Swelm 1994. Brandganzen *Branta leucopsis* als broedvogel in het Deltagebied. *Limosa* 67: 1-5.
- Newton, I. & R.H. Kerbes 1974. Breeding of Greylag Geese (*Anser anser*) on the Outer Hebrides, Scotland. *J. Anim. Ecol.* 43: 771-783.
- Newton, I. 1998. Population limitation in birds. Academic Press, London.
- Niewold, F.J.J. & D.A. Jonkers 1999. Ruim baan voor de vos. Gevolgen voor grote natuurgebieden en het landelijke gebied. IBN-rapport 447. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.
- Nilsson, L. & H. Persson 1993. Variation in survival in an increasing population of the Greylag Goose *Anser anser* in Scania, southern Sweden. *Ornis Svecica* 3: 137-146.
- Nilsson, L. & H. Persson 1994. Factors affecting the breeding performance of a marked Greylag Goose *Anser anser* population in south Sweden. *Wildfowl* 45: 33-47
- Nilsson, L. & H. Persson 1996. The influence of the choice of winter quarters on the survival and breeding performance of Greylag Geese (*Anser anser*). *Gib. Faune Sauvage* 13: 557-571.
- Nilsson, L., H. Persson & B. Voslamber 1997. Factors affecting survival of young Greylag Geese *Anser anser* and their recruitment into the breeding population. *Wildfowl* 48: 72-87.
- Nilsson, L., A. Follestad, K. Koffijberg, E. Kuijken, J. Madsen, J. Mooij, J.B. Mouronval, H. Persson, V. Schricke & B. Voslamber 1999. Greylag Goose *Anser anser*. Northwest Europe. Pp. 182-201 in Madsen, J., G. Cracknell & T. Fox (eds). Goose populations of the Western Palearctic. A review of status and distribution. Wetlands International Publication No. 48, Wetlands International, Wageningen / National Environmental Research Institute, Rønde.

Ouweneel 1993. Grauwe Ganzen *Anser anser* in het Hollands Diep-Haringvlietgebied in het zomerhalfjaar. *Limosa* 66: 66-67.

Patterson, I.W., R.P. Boyer & D.D. Massen 1990. Variations in clutch size and breeding success of Greylag Geese *Anser anser* in the Uists, Scotland. *Wildfowl* 41: 18-22

Rockwell, R.F., E.G. Cooch, C.B. Thompson & F. Cooke 1993. Age and reproductive success in female Lesser Snow Geese: experience, senescence and cost of philopatry. *Journal of animal ecology* 62: 323-333.

Rohwer, F.C. 1987. Female philopatry, monogamy and the timing of pair formation in migratory waterfowl. In: Johnston, R.F. (ed.). *Current ornithology*. Plenum Press, New York.

Schekkerman, H., D. Jonkers, B.S. Ebbinge & G.J.D.M. Müskens. 1999. Broedende en overzomerende grauwe ganzen in het noordelijk Deltagebied in 1999. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.

SOVON Ganzen- en Zwanenwerkgroep 1999. Ganzen- en zwanentellingen in Nederland in 1997/98. SOVON-monitoringrapport 99/06, Beek-Ubbergen.

Spaans, B., J. Blijleven, I. Popov, M.E. Rykhlikova & B.S. Ebbinge 1998. Dark-bellied Brent Geese *Branta bernicla bernicla* forgo breeding when Arctic Foxes *Alopex lagopus* are present during nest initiation. *Ardea* 86: 11-20.

Stahl, J. & M.J.J.E. Loonen 1998. Effects of predation risk on site selection of Barnacle Geese during brood-rearing. *Norsk Polarinstituts Skrifter* 200: 91-98.

Teixeira, R.M. 1979. Atlas van de Nederlandse broedvogels. Natuurmonumenten/SOVON, 's Graveland.

Teunissen, W.A. 1996. Ganzenschade in de akkerbouw. IBN-rapport 211. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.

van Turnhout, C., B. Voslamber & F. Willems. Broedende grauwe ganzen in de westelijke Ooijpolder in 1997. *De Mourik* 24: 58-67.

Visbeen, F. 1999. Grauwe Ganzen in Waterland. Rapport, Samenwerkingsverband Waterland, Purmerend.

White, G.C. & K.P. Burnham 1999. Program MARK – survival estimation from populations of marked animals. *Bird study* 46 (Suppl).

Witkowski 1983. *Acta Orn.* 19: 179-216.

Wonneberger, G. 1996. Ergebnisse 10-jähriger Untersuchungen (1986-1995) an eingebürgerten Graugänsen (*Anser anser*) im Naturschutzgebiet "Fleuthkuhlen", Kreis Kleve. *Charadrius* 32: 96-109.

Wright, R. & N. Giles 1988. Breeding success of Canada and Greylag Geese *Branta canadensis* and *Anser anser* on gravel pits. *Bird Study* 35: 31-36.

Young, J.G. 1972. Breeding biology of feral Greylag Geese in south-west Scotland. *Wildfowl* 23: 83-87

Bijlage A1. (Literatuur)gegevens over reproductiesucces van Grauwe ganzen

gem.	SD	N	locatie	bron	opmerkingen
A1.1 Legselgrootte					
6.5	2.1	143	Ooijpolder	deze studie	3jr, eilandkolonie
6.2	1.9	63	Oypolder	deze studie	3jr, solitairen
6.6		293	Vechtplassen	Natuurmonumenten	1999
5.8		369	Scheelhoek	Natuurmonumenten	1999
5.9		29	Korendijkse Slikken	Natuurmonumenten	1999
4.4		49	Kiekgat Stellendam	Natuurmonumenten	1999
6.6	1.75	16	Afferdense Waarden	Lensink 1998	
5.8		216	Waterland	Visbeen 1999	3 jaren
6.1	1.7	79	Engeland, gravel pits	Wright & Giles 1988	5 jaren
5.4	2.1	350	Z-Zweden	Nilsson & Persson 1994	8 jaren
5.5			Polen	Nilsson et al. 1999	
5.0	1.21	231	South Uist	Newton & Kerbes 1974	5 jaren
5.6	0.41	21	South Uist	Patterson et al. 1994	2-3 jaren
4.1	0.22	102	North Uist	Patterson et al. 1994	
5.9	2.84	476	SW-Scotland	Young 1972	9 jaren
5.3			S-Norway	Nilsson et al. 1999	
4.0			N-Norway	Nilsson et al. 1999	

A1.2 Uitkomstsucces (aandeel uitgekomen nesten/eieren)

0.37		143	Ooijpolder	deze studie	3 jr, eilandkolonie
0.16		63	Ooijpolder	deze studie	3 jr, solitairen
0.37		16	Afferdense Waarden	Lensink 1998	
0.69		85	Donaudelta	Nilsson et al. 1999	
0.87			Engeland, gravel pits	Wright & Giles 1988	op eilanden
0.44			Engeland, gravel pits	Wright & Giles 1988	op vasteland
0.70			Polen	Nilsson et al. 1999	
0.54	0.10	335	South Uist	Newton & Kerbes 1974	
0.97		147	SW-Scotland	Young 1972	
0.79		144	N&S Uist	Patterson et al. 1994	predatieverlies

A1.3 Toomgrootte bij uitkomst (kuikens geboren per succesvol nest)

5.1	2.8	249	Ooijpolder	deze studie	3 jaren
4.6	1.8	80	Afferdense Waarden	Lensink 1998	gem. 0-2 weken
4.2		273	Kreis Kleve BRD	Wonneberger 1996	10 jaren
5.1	1.0		England, gravel pits	Wright & Giles 1988	3 jaren
5.0			Polen	Nilsson et al. 1999	
4.2			Neusiedlersee	Nilsson et al. 1999	
4.6	2.0	230	Z-Zweden	Nilsson & Persson 1994	8 jaren
4.5	0.2		South Uist	Newton & Kerbes 1974	5 jaren

A1.4 Kuikenoverleving (aandeel kuikens dat vliegvlug wordt)

0.64			Ooijpolder		1997-99
0.94			Kreis Kleve BRD	Wonneberger 1996	10 jaren
0.91	0.03		England, gravel pits	Wright & Giles 1988	3 jaren
0.73			Polen	Witkowski 1983	
0.65	0.01	1730	Z-Zweden	Nilsson et al. 1997	≥1 ervaren ouder
0.51	0.03	161	Z-Zweden	Nilsson et al. 1997	2 onervaren ouders

A1.5 Broedsucces (aantal vliegvlugge jongen per broedpaar)

3.3	2.9	248	Ooijpolder	deze studie	3 jaren
2.1	0.4	335	South Uist	Newton & Kerbes 1974	5 jaren
4.2			England, gravel pits	Wright & Giles 1988	6.1 x 0.76 x 0.91
2.0			Schleswig-Holstein	Nilsson et al. 1999	
2.1			Z-Zweden	Nilsson & Persson 1996;	0.71 x 4.6 x 0.65

Bijlage A2 Overlevingsschattingen voor Nederlandse grauwe ganzen

A2.1 Methode

Schattingen van de jaarlijkse overlevingskans van grauwe ganzen met halsbanden (bestand opgebouwd door M. Loonen en B. Voslamber) zijn gemaakt met het programma MARK (White & Burnham 1999), dat uit waarnemingen van nog in leven zijnde gemerkte vogels (*live recaptures*) gelijktijdig zowel de overleving (ϕ) en de waarneemkans (p) schat. In eerste instantie zijn aparte modellen gedraaid voor de verschillende Nederlandse sub-populaties (Waterland/Oostvaardersplassen/Deelen, Scheelhoek, en Ooijpolder). Omdat de overlevingsschattingen voor deze subpopulaties niet sterk verschilden en de steekproefgroottes per gebied klein zijn, zijn uiteindelijk alle gebieden samengevoegd. Hierdoor winnen de schattingen aan betrouwbaarheid.

Omdat in de Ooijpolder een jaar langer is afgelezen (gegevens over de winter 1999/2000 reeds compleet) zijn de *encounter histories* voor deze groep een jaar naar voren geschoven om even veel *encounter occasions* te krijgen als voor de overige populaties. Dit heeft tot gevolg dat geen modellen met jaar-afhankelijke overleving konden worden getoetst, maar dat was voor het populatiemodel geen bezwaar.

A2.2 Resultaten

Jonge vogels

Gegevens afkomstig van 250 als jong geringde en vliegvlug geworden vogels; effectieve steekproefgrootte 558 vogel jaren. Bekeken modellen: overleving constant $\phi(\cdot)$, sekse-afhankelijk $\phi(g)$, of leeftijdsafhankelijk $\phi(\text{age})$, met aparte parameters voor 1e, 2e en ≥ 3 e jaar; waarneemkans constant $p(\cdot)$ of sekse-afhankelijk $p(g)$.

<i>model</i>	<i>AIC</i>	<i>d_{AIC}</i>	<i>N_{par}</i>	<i>deviance</i>	<i>par</i>	<i>estimate</i>	<i>se</i>	<i>95%-CL</i>
$\phi(\text{age}) p(\cdot)$	740.5	0.0	4	113.11	ϕ_1	0.752	0.028	0.693 - 0.803
					ϕ_2	0.779	0.035	0.702 - 0.841
					ϕ_{3+}	0.570	0.039	0.492 - 0.645
					p	0.968	0.012	0.934 - 0.985
$\phi(\text{age}) p(g)$	741.4	0.91	5	111.98	ϕ_1	0.752	0.028	0.963 - 0.803
					ϕ_2	0.780	0.035	0.703 - 0.841
					ϕ_{3+}	0.569	0.039	0.491 - 0.644
					p_m	0.981	0.013	0.927 - 0.995
					p_v	0.956	0.019	0.900 - 0.981
$\phi(\text{age}, g) p(\cdot)$	742.5	2.05	7	109.63				
$\phi(\text{age}, g) p(g)$	743.2	2.70	8	107.62				
$\phi(\cdot) p(\cdot)$	755.8	15.35	2	132.51				
$\phi(\cdot) p(g)$	756.9	16.47	3	131.61				

likelihood ratio toetsen:

model 1 vs 5	$X^2_2=19.4$, $P<0.001$;	leeftijdeffect op overleving hoogsignificant
model 2 vs 6:	$X^2_2=19.6$, $P<0.001$;	idem
model 3 vs 1	$X^2_3=3.48$, $P=0.32$;	sekse-effect op overleving niet significant
model 1 vs 2:	$X^2_1=1.15$, $P=0.28$;	sekse-effect op waarneemkans niet significant

Adulten

Gegevens afkomstig van 112 als >1kj geringde vogels; effectieve steekproefgrootte 270 vogeljaar. Bekeken modellen: overleving constant $\phi(\cdot)$, sekse-afhankelijk $\phi(g)$, of draagtijdafhankelijke $\phi(R)$, met aparte parameters voor 1e+2e en $\geq 3e$ jaar na ringen; waarneemkans constant $p(\cdot)$ of sekse-afhankelijk $p(g)$. Modellen met $\phi(R)$ beproefd omdat bij jonge vogels aanwijzingen waren voor mogelijk sterk toenemend halsbandverlies ≥ 2 jaar na ringen.

<i>nr model</i>	<i>AIC</i>	<i>d_{AIC}</i>	<i>Npar</i>	<i>deviance</i>	<i>par</i>	<i>estimate</i>	<i>se</i>	<i>95%-CL</i>
$\phi(\cdot)$ $p(g)$	347.4	0.0	3	99.22	ϕ	0.759	0.040	0.671 - 0.829
					p_m	1.000	0.00	1.00 - 1.00
					p_v	0.930	0.030	0.844 - 0.970
$\phi(R)$ $p(g)$	348.0	0.52	4	97.67	ϕ_{1-2}	0.788	0.031	0.722 - 0.841
					ϕ_{3+}	0.717	0.049	0.611 - 0.803
					p_m	1.000	0.00	1.00 - 1.00
					p_v	0.933	0.029	0.850 - 0.971
$\phi(g)$ $p(g)$	349.5	2.01	4	99.17				
$\phi(R)$ $p(g)$	349.8	2.38	5	97.46				
$\phi(\cdot)$ $p(\cdot)$	350.5	3.09	2	104.35				
$\phi(R)$ $p(\cdot)$	350.9	3.45	3	102.67				

likelihood ratio toetsen:

model 1 vs 2	$X^2_1=1.55$, $P=0.21$;	effect draagtijd halsband op ϕ niet significant
model 1 vs 3	$X^2_1=0.05$, $P=0.82$;	sekse-effect op overleving niet significant
model 1 vs 5	$X^2_1=5.13$, $P=0.02$;	sekse-effect op waarneemkans significant

A2.3 Discussie

Uit de berekeningen blijkt dat de waarneemkans van met halsbanden gemerkte grauwe ganzen in alle deelpopulaties hoog is (≥ 0.85 , veelal >0.95). Dat betekent dat voor deze populatie 'klassieke' berekeningen, die geen rekening houden met waarneemkansen, geen grote fout zouden opleveren. In alle analyses was de waarneemkans voor mannetjes (1.0) iets hoger dan voor vrouwtjes (0.85-0.97), maar het verschil was niet altijd significant. Verklaringen kunnen zijn dat vrouwtjes in het voorjaar een tijdje op het nest zitten en dan veel onopvallender zijn dan mannetjes, en dat mannetjes vaker met de kop omhoog staan te 'zekeren', waardoor de halsband gemakkelijker wordt opgemerkt.

Een opvallend en onverwacht resultaat is dat de berekende overleving van als jong geringde vogels in de eerste twee jaar bijna net zo hoog is als die van adulten, maar daarna sterk af lijkt te nemen. De schatting voor ≥ 2 jaar oude vogels die als jong geringd zijn (0.57) is ook veel lager dan die van als volgroeid geringde vogels (0.76). Omdat bij de als jong geringde vogels (maar niet bij de als volgroeid geringde) de leeftijd van de gans gelijk is aan de draagtijd van de halsband, zou de afname in overleving een artefact kunnen zijn, veroorzaakt door een sterk toenemend halsbandverlies na twee jaar. Daarom is ook voor de volgroeid geringde vogels bekeken of de overleving in de eerste twee jaar na ringen hoger is dan die in latere jaren. Dat lijkt wel enigszins het geval, maar het verschil is veel kleiner dan bij jonge vogels en niet significant. Wellicht zijn ook andere, biologische, verklaringen mogelijk. Toch geeft dit resultaat aanleiding om in de veldstudies te trachten halsbandverlies te kwantificeren.

Uit de meeste analyses kwam een iets lagere overlevingsschatting voor mannetjes dan vrouwtjes, maar het verschil was in geen enkel geval significant. De verschillen waren te klein om relevant te zijn voor het populatiemodel; bovendien zijn ze mogelijk een artefact, veroorzaakt door een hoger halsbandverlies bij mannetjes (H. Persson ongepubl.).

In afwezigheid van gegevens over halsbandverlies gebruiken we voor de adultenoverleving in het populatiemodel de schatting voor als adult geringde vogels over de eerste twee jaar na ringen (0.79). Voor eerste- en tweedejaars vogels zijn de beste schattingen respectievelijk 0.75 en 0.78.

