

Wildtellingen

Drs. J. van der Burg



Literatuurrapport
samengesteld door Pudoc
in opdracht van de
Directie Faunabeheer
van het Ministerie van
Landbouw en Visserij



UDC: 502.7.05

Wageningen, september 1979

Centrum voor landbouwpublicaties en
landbouwdocumentatie

1
FAUNABEH
LAND

RAPPORT NR: 553

Wildtellingen

Drs. J. van der Burg



Literatuurrapport
samengesteld door Pudoc
in opdracht van de
Directie Faunabeheer
van het Ministerie van
Landbouw en Visserij

UDC: 502.7.05

Wageningen, september 1979

Centrum voor landbouwpublicaties en
landbouwdocumentatie

INHOUDSOPGAVE

DOEL

UITVOERING

TIJDSVERANTWOORDING

SAMENVATTING

1. INLEIDING

2. TELMETHODEN

2.1. Totale telling tegenover steekproeftelling; stratificatie

2.2. Aanbevolen steekproefmethoden

2.2.1. Eenheden van gelijke grootte

2.2.2. Eenheden van ongelijke grootte, gebruikmakend van de verhoudingsmethode

2.2.3. Gelijke en ongelijke eenheden: selectiekans evenredig aan de grootte

2.3. Tellingen vanaf de grond

2.3.1. Keuteltellingen

2.3.2. Sporentellingen

2.3.3. Zichttellingen vanaf de grond

2.3.4. Geluidstellingen - het roepen van mannelijke vogels

2.4. Tellingen vanuit de lucht

2.4.1. Fotografie

2.4.2. Zichttellingen vanuit de lucht

2.4.3. Thermografie of infrarood-detectie

2.5. Het merken

2.5.1. Merken door middel van een zender ('Radio tracking')

2.5.2. Merken door middel van oormerken, halsbanden of verf

2.6. Overige tellingen

3. DIEREN

3.1. Elanden

3.2. Rendieren

3.3. Kariboos

3.4. Reeën, edelherten, damherten en Amerikaanse herten

3.5. Beren	22
3.6. Haasachtigen	23
3.7. Marterachtigen: echte marters (Mustelinae)	24
3.8. Vossen	24
3.9. Fazanten	25
3.10. Patrijzen	26
3.11. Wilde zwijnen	26
3.12. Overige dieren	26
4. BEINVLOFDEnde FACTOREN	26
4.1. Techniekgebonden factoren	26
4.1.1. Vlieghoogte	27
4.1.2. Snelheid	28
4.1.3. Strookbreedte	28
4.1.4. Apparatuur; waarnemers	28
4.2. Omstandighedengebonden factoren	29
4.2.1. Vegetatie, habitat	29
4.2.2. Weersomstandigheden	30
4.2.3. Seizoen, tijdstip van de dag	30
4.3. Gedragsgebonden factoren	31
4.4. Invloeden van de steekproefmethode; statistische toetsen	32
5. CONCLUSIE	33
LITERATUURLIJST	34
BIJLAGE	41

DOEL

Het doel van dit voorlopige literatuuroverzicht is het inventariseren van de methoden die men toepast voor het tellen van wildpopulaties. Er is een opdeling gemaakt van tellingen vanaf de grond, vanuit de lucht, met behulp van merking en overige methoden; indeling naar directe (zicht) en indirecte (keutels, sporen, fotografie, thermografie) methoden is minder bruikbaar vanwege de uitgesproken voor- en nadelen van de operationele niveaus ten opzichte van elkaar.

In het kader van het gekozen tijdsbestek is het onderwerp uitputtend behandeld, hetgeen overigens niet impliceert dat alle literatuur over dit onderwerp is verwerkt.

UITVOERING

Bij de literatuurrecherche, waarbij niet verder is teruggegaan dan 1969, is als enige bron de Biosis Previews-database (Biological Abstracts & BioResearch Index) 1969-1979/04 doorzocht: 135 referenties.

Gezien de grote hoeveelheid referenties die hieruit resulteerde, en de beschikbare tijd, is afgezien van het nog verder verzamelen van materiaal via de systematische collecties van specialistische instellingen zoals het Rijksinstituut voor Natuurbeheer in Arnhem of de Vakgroep Natuurbeheer van de Landbouwhogeschool, of met behulp van de sneeuwbalmethode. Bovendien is beperkt naar diersoorten, waardoor zeker allerlei vanuit fundamenteel oogpunt bruikbare publikaties buiten beschouwing zijn gelaten.

Verder werd gebruik gemaakt, zowel voor oriëntatie als voor verwerking in het rapport, van de literatuur waarover de opdrachtgever beschikte (21 referenties). Hier waren artikelen bij die van vóór 1969 dateerden.

Het aantal Amerikaanse publikaties overheerst sterk (wellicht een logisch gevolg van het gebruik van Biosis Previews), doch met name uit de Scandinavische landen werd ook veel materiaal gevonden. Lang niet alle publikaties bleken in Nederland aanwezig. Ook na inschakeling van de beroemde British Library Lending Division in Boston Spa was het niet mogelijk al het materiaal (met name enkele veelbelovende Amerikaanse rapporten) te bemachtigen. Het aantal om deze reden niet verwerkte publikaties bedraagt 44; 14 publikaties zijn vanwege ontoegankelijkheid van de taal buiten beschouwing gelaten.

De voor de recherche gebruikte trefwoorden zijn vermeld in de bijlage.

TIJDSVERANTWOORDING

Recherche 20/6 Biosis Previews: 1 uur.

Oriënterende gesprekken met de opdrachtgever, rangschikking van zijn materiaal, afbakening van het onderwerp 6/6 en 15/6: 10 uur.

Opbouw kaartstelsel 1/7 - 31/8: 100 uur.

Rapportage 1/9 - 17/9: 80 uur.

SAMENVATTING

Betrouwbare populatiebepalingen zijn onontbeerlijk voor het voeren van een goed wildbeleid. De keuze van de steekproefmethode - totale telling t.o.v. steekproeftelling, grootte, vorm en aantal van de steekproefeenheden - wordt besproken. Tellingen vanaf de grond (directe waarneming, het tellen van de dierlijke 'tekens' als sporen en keutels en registratie van het geroep van mannelijke vogels) worden afgewogen tegen tellingen vanuit de lucht (directe waarneming, fotografie en thermografie) en tegen populatiebepalingen die gebaseerd zijn op het merken van dieren (d.m.v. halsbanden, oormerken, verf en zenders). Per operationeel niveau worden de voor- en nadelen van de diverse technieken met elkaar vergeleken. Per diergroep - elanden, rendieren, kariboes, herten, beren, konijnen en hazen, marterachtigen, vossen, fazanten, patrijzen en wilde zwijnen - worden de toepasbare teltechnieken besproken; eveneens wordt een opsomming gegeven van de belangrijkste factoren die de tellingen beïnvloeden.

1. INLEIDING

Voor wildbeheer wordt gebruik gemaakt van "ecologische monitoren". Bij dit meten van ecologische waarden gebruikt men informatie van drie algemene categorieën: a) omgeving - klimaat, hydrologie, bodem en vegetatiedynamiek; b) fauna - aantallen dieren, verdeling, populatiedynamiek, gebruik van habitat; c) economie/politiek - landgebruik, nationale ontwikkelingsplanologie, projecten enz. (48).

Populatiebepalingen, waarbij het niet alleen gaat om totale aantallen maar tevens om kennis van populatieaantallen van individuele diersoorten en hun geslachts, leeftijds- en verspreidingsstructuur, zijn als inventarisatiewaarden nodig voor een goed wildbeheer. Dit impliceert jachtplanning - vaststelling van de jachtdruk, bescherming van bepaalde soorten, herbevolking - , beperking en vergoeding van de schade aangericht door het wild aan bossen en landbouwgewassen, bepaling van kaalkap in bossen - de houtvester wil om economische redenen grotere "clearcuts", de wildbeheerder heeft liever kleinere - enz. (11, 19, 79, 119).

Accuraat tellen is echter geen simpele zaak. De dieren zijn vaak moeilijk waar te nemen, met name in uitgestrekte, ruige gebieden. Zelfs wanneer ze kunnen worden gezien en geteld is er geen betrouwbare methode om het deel van de populatie te bepalen dat men niet heeft gezien. Om deze redenen worden ook wel indirecte methoden toegepast, waarbij men gebruik maakt van dierlijke "tekens". Het tellen van sporen of keutelgroepen is zo'n methode (68, 133). Ook maakt men vaak gebruik van het merken ("tagging") van dieren, waarbij de dieren van een herkenningsteken worden voorzien en vervolgens worden vrijgelaten. Na het afschieten of opnieuw vangen krijgt men zo een inzicht omtrent reproductie, verhouding mannetjes/vrouwtjes, sterfte, beweging, gedrag en populatiegrootte (26, 83). Welke methodiek men ook toepast, wildschattingen blijken bijna altijd onderschattingen te zijn. Bij een totale afschot van reeën in Denemarken bleek de schatting 1/3 van de werkelijke populatie te zijn (137).

2. TELMETHODEN

Theoretisch kunnen alle dieren worden geteld door de mens. In de praktijk worden schattingen gebruikt van het aantal waargenomen dieren en wordt hierop een correctie toegepast. Er zijn drie stadia te onderscheiden in een telling: vaststelling van het gebied, de telling in engere zin en de schatting van het totaal gebaseerd op telresultaten (45, 65).

2.1. Totale telling tegenover steekproeftelling; stratificatie

Totale tellingen kunnen worden gedefinieerd als steekproeftellingen waarbij de steekproef 100% is. Het tellen wordt verricht in een kader dat bestaat uit geschikte, vaak kunstmatige eenheden, gewoonlijk stroken ('transecten'), kwadraten of andere oppervlakte-eenheden. Meestal dient men het concept van de volledige census op te geven en te kiezen voor een acceptabele steekproefmethode. Totale tellingen zijn namelijk erg kostbaar in uitvoering en erg bewerkelijk, en het is moeilijk de grootte van afwijkingen te bepalen en hierop te corrigeren. Men kan bij de steekproefsgewijze tellingen bovendien exactere condities stellen. Toch zijn er omstandigheden die ten gunste van een totaal telling pleiten, b.v. bij dieren die sterke aggregaten vormen, dieren die niet erg talrijk zijn, dieren die seizoensmatige distributieveranderingen vertonen of dieren met migratorisch gedrag (64, 106, 115). Een voorbeeld van een totaal census is het tellen van de laatst bekende grote concentraties van hoefdieren in de Serengeti Mara streek, een gebied van 40.000 km² dat zowel delen van Kenya als van het voormalige Tanganyika (thans Tanzania) beslaat en voornamelijk bestaat uit licht glooiende vlakten en plateaus. Daar er een aanzienlijke beweging van wild over de grens van Kenya met Tanzania plaats vindt, dient men het gehele gebied te beschouwen en het in één telling te evalueren. Er vinden met name onregelmatige bewegingen plaats van wildebeesten en zebra's, migraties tussen droge en vochtige voedselgebieden (141).

Steekproeven, van welke aard dan ook, worden in het algemeen toegepast voor tellingen vanaf de grond omdat het gehele gebied moeilijk gedekt kan worden. Tellingen vanuit de lucht zijn vaak gebaseerd op een complete census (64). In Oost-Afrika, waar men populatiestudies verricht vanuit drie operationele niveaus - vanaf de grond, met lichte vliegtuigen en vanuit de ruimte met 'remote sensing' satellieten - wordt de telling vanaf de grond nog slechts als een controle toegepast (48).

Stratificatie (opdeling in delen of 'strata') van een onderzoeksgebied overeenkomstig topografische eigenschappen, soort vegetatie enz. leidt tot reductie van de steekproefafwijking, b.v. wanneer er significante verschillen zijn in populatiedichtheid tussen diverse strata. Bij een kleine, uniforme streek dient men niet te stratificeren. Het doel van stratificatie is drieledig: a) het mogelijk investeren van meer 'inspanning' in gebieden met grotere populatiedichtheid; b) het verdelen van het totale gebied in delen met min of meer homogene

dichtheid, waardoor de variantie van de tellingen wordt gereduceerd; c) het verdelen in gebieden met overeenkomstige problemen wat betreft het tellen, waardoor correcties op de afwijkingen mogelijk worden. Indien één stratum van grotere interesse is dan een ander, b.v. door het bezitten van een grotere dichtheid van dieren, dient de steekproef in dit stratum intensiever te zijn (64, 145, 151).

2.2. Aanbevolen steekproefmethoden

2.2.1. Eenheden van gelijke grootte

De steekprofeenheden zijn willekeurig gekozen binnen ieder stratum en hebben alle dezelfde selectiekans. Er treden soms demarcatieproblemen op: de grens van een onderzochte eenheid komt niet overeen met de grenzen van de aanpalende steekprofeenheden. Men kan de grens dan aanpassen. Bij grote steekprofeenheden of natuurlijke grenzen, zoals rivieren, dient men niet te modificeren. Men beschouwt dan een steekprofeenheid als behorende tot het onderzoeksgebied wanneer meer dan 50% ervan erbinnen ligt. Alleen die dieren die zich binnen de grenzen bevinden worden geteld en vermenigvuldigd met het getal dat de verhouding weergeeft tussen de oppervlakte van de totale eenheid en die van het getelde deel dat zich binnen de grenzen bevindt (64).

2.2.2. Eenheden van ongelijke grootte, gebruikmakend van de verhoudingsmethode

Een bruikbare eenheid, met name voor tellingen vanuit de lucht, is een strook die over de volle lengte van het gebied loopt en smal genoeg is om in één enkele vlucht te worden geteld. Tenzij het onderzoeksgebied een exacte rechthoek of een parallellogram is, is dit een voorbeeld van ongelijke grootte van eenheden. De steekproef is willekeurig, iedere eenheid in een bepaald stratum heeft dezelfde selectiekans, onafhankelijk van zijn grootte (64).

2.2.3. Gelijke en ongelijke eenheden: selectiekans evenredig aan de grootte

Alle strata zijn verdeeld op welke aanvaardbare wijze dan ook: de eenheden kunnen stroken van vaste breedte en variabele lengte zijn, kwadraten van gelijke grootte of eenheden van variabele vorm en grootte, gevormd door rechte lijnen die gemakkelijk herkenbare marcatietekens vormen. Men maakt gebruik van willekeurige getallen om coördinaten van punten op de kaart te krijgen. Zo verkrijgt men willekeurig geplaatste punten binnen het stratum en de steekproef is dan de verzameling van eenheden die één of meer van deze punten bevatten. Indien een

eenheid b.v. 2 of 3 punten bevat, wordt hij twee- of driemaal in de daaropvolgende berekening meegeteld; hij is natuurlijk slechts eenmaal waargenomen. De kans dat een eenheid in de steekproef wordt betrokken is daarom evenredig aan de grootte van de eenheid (64).

2.3. Tellingen vanaf de grond

Tellingen vanaf de grond hebben verschillende bezwaren: ze zijn erg arbeidsintensief, ze zijn weinig precies, ze zijn ongeschikt bij lage populatiedichtheden en veel dieren zijn moeilijk te benaderen (19).

De eland is bij tellingen vanaf de grond moeilijk te zien. Directe observaties geven bij dit dier geen betrouwbare gegevens over absolute populatieniveaus; ze zijn wel nuttig voor het verkrijgen van inzicht in populatietrends en kudde-samenstelling, daar men stieren, koeien en kalveren goed kan onderscheiden (145).

2.3.1. Keuteltellingen

Het tellen van keutelgroepen is een veel toegepaste methode voor het verkrijgen van kwantitatieve gegevens betreffende stand en ontwikkeling van hertenpopulaties, daar keutels minder moeilijk vindbaar zijn dan de herten zelf en omdat wilde herten blijkbaar een vrij constante ontlastingssnelheid hebben. Zij vormen een constante 'getuige' van de aanwezigheid van het hert, terwijl zicht- en sporentellingen afhangen van de lopende activiteit van het dier en dus van de aanwezigheid van de waarnemer en weersomstandigheden. Het steekproefprobleem is ook geringer doordat de 'getuigen' permanent zijn. Als één van de weinige technieken die gegevens produceren die bruikbaar zijn voor statistische evaluatie, neemt de keuteltelling in waarde toe bij stijgende vraag naar preciese informatie (7, 31, 134, 148).

Men onderscheidt: feces in 'hoopvorm', gedeponeerd als het dier stilstaat, en in 'snoervorm', gedeponeerd terwijl het dier zich verplaatst. Diverse gebeurtenissen veroorzaken de verandering van de vorm van de keutels. Sommige vervallen, sommige worden weggewassen door de regen of worden vernietigd (vertrappen). Ten slotte verdwijnen ze. De verdwijningssnelheid is statistisch belangrijk voor de berekening van de dichtheid van de populatie en dichtheidsindices. "Defecaties" die gedeeltelijk zijn verdwenen mogen niet in de steekproef worden betrokken; men dient slechts de intacte keutels te tellen (7).

Drie parameters moeten worden bepaald om populaties vast te stellen aan de hand van keutelgroepen: a) defecatiesnelheid, d.w.z. het aantal keren per dag dat het

dier zich ontlast (ong. 13 keer per hert per etmaal); b) depositieperiode, d.w.z. aantal dagen waarover keutels worden gedeponerd; c) de gemiddelde keutelgroepdichtheid over het proefgebied (68). De dichtheid van keutelgroepen is een resultante van drie grootheden: het aantal aanwezige dieren, de snelheid waarmee de dieren zich ontlasten en de snelheid waarmee de keutels verdwijnen. Schatting van de defecatiesnelheid in een gebied of in een stratum is riskant vanwege de grote variabele effecten van klimaat en habitat op de verdwijnings-snelheid (7).

De 'punt-afstand'-steekproef berust op twee gekoppelde afstandsmetingen: de eerste van steekproefpunt naar dichtstbijzijnde keutelgroep en de tweede van die groep naar de dichtstbijzijnde 'buurman'. Bij deze methode wordt onder een 'defecatie' verstaan een groep van 6 of meer intacte keutels op de plaats van depositie. Afwijkingen treden op doordat de groepen niet willekeurig zijn verspreid.

Bij de 'aan-/afwezigheids'-steekproef is een 'defecatie' één (of meer) intacte keutels op de plaats van depositie. De simpelste afleiding van deze steekproef is de defecatiedichtheidsindex. Deze kan worden gebruikt door hem te combineren met een schatting van de verdwijningssnelheid, om zo de dichtheidsindex te berekenen die wordt gebruikt om de relatieve dichtheid in verschillende gebieden te bepalen en het sterftepercentage. Deze steekproef meet de dichtheid van alle defecaties.

De 'punt-afstand'-steekproef heeft twee voordelen boven de 'aan-/afwezigheids'-steekproef. Hij is onafhankelijk van iedere verandering in de verdeling van de dieren, veroorzaakt door controle-operaties, waardoor de dichtheidsschattingen nauwkeurig zijn, en hij maakt de berekening van de ware dichtheid van keutelgroepen mogelijk, onafhankelijk van de verdeling. De eenvoudigste afleiding van deze techniek is een schatting van keutelgroepdichtheid per oppervlakte-eenheid. Door combinatie van keutelgroepdichtheid met een schatting van de verdwijningssnelheid wordt een berekening van de percentuele sterfte mogelijk. Door verdere invoering van de defecatiesnelheid wordt het mogelijk het aantal dieren te berekenen. De defecatiesnelheid is het gemiddelde aantal defecaties per dier per 24 uur (7).

De steekproefintensiteit varieert omgekeerd evenredig met de keutelgroepdichtheid, bij constante andere factoren. Als keutelgroepen uniform zijn verdeeld, zal een groot gebied in principe niet meer eenheden voor een adequate steekproef vereisen dan een klein gebied. Keutelgroepen worden meestal gedeponerd in een groepspatroom. Schattingen van een steekproefintensiteit kunnen worden

Sporentellingen bij reeën, edel- en damherten en bij elanden geven een minder hoge uitkomst dan grondzichttellingen gedurende drijfjacht. Bij reeën werden m.b.v. de drijfjacht 1.4-3.5 maal zoveel dieren geteld als bij de sporentelling. Voor edel- en damherten en voor de eland was deze factor 1.7-2.5 en voor wilde zwijnen 1.1-1.9 (119).

Het aantal sporen langs een transect is significant gerelateerd aan het aantal reeën en wilde zwijnen geteld door middel van een drijfjacht, al is de relatie niet zo goed als bij edelherten. Het tellen door zichttellingen zonder drijfjacht blijkt de zwakste methode te zijn (29).

2.3.3. Zichttellingen vanaf de grond

In het algemeen zijn bij zichttellingen vanaf de grond de uitkomsten aanzienlijk hoger dan bij tellingen vanuit de lucht, hoewel door beide methoden veel wordt gemist. Bovendien is de zichttelling vanaf de grond onmisbaar voor de geslachts- en leeftijdsbepaling. Het beste is beide toe te passen (18, 104, 116). Directe tellingen door drijfjacht zijn verreweg superieur aan het tellen door sporen. De mobiliteit van hoefachtigen (migraties) verschilt, waardoor de kans sporen in de sneeuw aan te treffen niet voor alle terreinen gelijk is. De schattingen zijn dus voor verschillende streken en voor specifieke diersoorten ongelijk. Bovendien is de sneeuwlaag vaak te dun of te kort aanwezig (119).

De meest ideale telling is een telling vanaf de grond met voldoende inzet van mankracht. Men vormt één front met een constante kleine afstand tussen de tellers. Iedere drijver telt de dieren die tussen hem en de drijver links van hem doorbreken. Men dient ook tellers te plaatsen op punten waar dieren uit het gebied kunnen ontsnappen. Dit soort drijfjachtellingen leveren, zij het sterk afhankelijk van de diersoort, veel meer op dan sporentellingen (29, 42, 118, 119).

Kings vluchttellingen zijn gebaseerd op het wegvluchten van dieren bij benadering door de waarnemer die zich langs de tellijn beweegt. Er zijn drie veronderstellingen bij strooktellingen gebaseerd op het wegvluchten van dieren: a) in een populatie varieert de afstand tot de waarnemer waarbij de dieren vluchten; b) de verschillende categorieën dieren zijn wat betreft vluchtgedrag willekeurig over de oppervlakte verdeeld; c) de gemiddelde vluchtafstand is een goede schatting van het echte gemiddelde van alle vluchtafstanden over de hele populatie. Ieder dier heeft een eigen vluchtafstand. Deze is niet constant gedurende de telperiode, doch de populatie als geheel behoudt dezelfde frequentieverdeling van vluchtafstanden. De vluchtafstand karakteriseert het gedrag van een individu dier alleen op het moment van de dichtste benadering, d.w.z. afstand van

dichtste benadering = vluchtafstand. De telling wordt beïnvloed door diverse factoren, zoals de reactie van het dier op de waarnemer, de zichtbaarheid van het terrein (vegetatie), de leeftijd en de geslachtsverdeling (kalveren zijn in de zomer moeilijker te tellen dan in de herfst), groepsformaties - b.v. koe met kalveren - waardoor andere dieren worden gemist. Men meet het aantal waargenomen herten per man per uur. De resultaten worden beter wanneer twee waarnemers langs parallelle routes werken (8, 53).

Zichttellingen, zoals 'single sighting' (eenmalige waarneming) van broedende patrijzenparen in maart, geven een goed beeld van de verdeling van dieren over het gebied, doch geen absolute waarden m.b.t. de populatiegrootte (59).

Vergelijkbaar met de drijfjacht telling is het tellen van het aantal individuen dat uitbreekt bij het uitroken van konijnenholen. Men vindt zo tweemaal zoveel dieren als via de zichttelling in engere zin (81).

2.3.4. Geluidstellingen - het roepen van mannelijke vogels

Vroeger werden, ten einde de populatiedichtheid van fazanten te bepalen, drie separate tellingen per jaar verricht: 1) in de winter of het voorjaar werd de verdeling hanen/hennen bepaald; 2) aan de hand van het kraaien van hanen in het voorjaar werd de haandichtheid bepaald; 3) in de nazomer werd door een broed-telling de reproductie bepaald. De hanen/hennen-verdeling bleek een slechte maatstaf te zijn voor het meten van de nestgrootte de kraai-index bleek beter. Het percentage hennen dat succesvol is in de broedproductie is de primaire factor die de nestgrootte bepaalt. Er is een nieuwe index ontworpen, verkregen door vermenigvuldiging van de kraai-index met het gemiddelde aantal jongen per hen. Men krijgt dan een waarde die vergelijkbaar is met het aantal fazanten per km² (40).

2.4. Tellingen vanuit de lucht

Hierbij worden vanuit vliegtuigen of vanuit satellieten directe of indirecte tellingen verricht. Vooral in Oost-Afrika, waar men te maken heeft met grote groepen dieren die over grote afstanden migreren over ruig terrein, worden deze technieken veelvuldig toegepast tegen relatief lage kosten.

Eén van de meest populaire telmethoden voor grote dierpopulaties in Oost-Afrika is de transect-steekproefmethode vanuit de lucht, waarbij iedere steekproef een strook van bekende lengte door het telgebied beslaat. Vliegend op een constante hoogte langs een gekozen lijn telt de waarnemer alle dieren in de

steekproefstrook, waarvan de breedte wordt aangegeven door merkplaatsen op het vliegtuig. De hierbij optredende fouten zijn inherent aan iedere steekproefmethode die afhangt van de verdeling van de dieren, en wordt beïnvloed door grootte en aantal van de steekproefeenheden. Andere factoren die tot fouten leiden - meestal onderschattingen door het missen van dieren - zijn: de soorten die men telt, de kleur van de achtergrond, de dichtheid van de vegetatie en de lichtomstandigheden. Deze factoren heeft men niet in de hand. Factoren die men wel kan controleren en die een meetbaar effect op de populatieschatting hebben, zijn: breedte van de steekproefstrook, vlieghoogte, gezichtshoek en de mate waarin het vliegtuig slagzij maakt. Bij een systematische herkenningsvlucht (SRF = Systematic Reconnaissance Flight) vliegt men over het gebied in steekproefsgewijze vluchten langs parallelle vluchtlijnen, 10 km van elkaar. Eerst dient men een oriënterende vlucht te maken ('pre-SRF') op grote hoogte voor de besturing van de beschikbare topografische kaarten en het maken van luchtfoto's. Normalisatie is nodig met betrekking tot terrein, vegetatietype, seizoen enz. De vlieghoogte is belangrijk voor variatie van de strookbreedte. De keuze van de verzamel- en steekproefstrategie is afhankelijk van de ruimtelijke en tijdelijke verdeling van de fenomenen in de studie.

Permanente bijdragen zijn: topografie, bodem, afwatering, statische dierlijke verschijnselen (b.v. termietenheuvels). Semi-permanente bijdragen zijn: vegetatietype, samenstelling van zoögene verschijnselen (modderpoelen, zoutpannen), verdeling van niet-migrerende grote diersoorten, menselijke vestiging. Seizoensbijdragen zijn: regenval, isolatie, bodemvochtigheid, evapotranspiratie, plantenfenologie (groenheid), plantenproduktiviteit (biomassa, energiegehalte), migrerende grote dieren, populatiestructuur van grote zoogdieren, vuur, oppervlaktewater (48).

'Gestratificeerde' willekeurige transect-steekproeven zijn in het algemeen goedkoper dan kwadraatsteekproeven. Bij dieren die geen regelmatige willekeurige verdeling vertonen, zoals olifanten, moet men het gebied 'stratificeren' in delen met hoge en met lage dichtheid van dieren, gebaseerd op de pas tevoren vermelde verkenningsvlucht over het gehele gebied op ca. 330 m hoogte (153).

Helicopters zijn zeer goed inzetbaar in ruwe bergachtige gebieden, Piper Cups in open bergachtige gebieden en de Cessna 180 in de open gebieden aan de voet van de bergen (84).

Toch zouden tellingen vanuit de lucht van grote zoogdieren inaccuraat zijn, omdat de waarnemer veel dieren op het transect mist. Er is geen technische oplossing om deze afwijking te vermijden. De accuratesse neemt af naarmate transectwijdte, snelheid of vlieghoogte toeneemt (20).

2.4.1. Fotografie

Zeer aanzienlijke afwijkingen worden gevonden bij schattingen van grote groepen dieren. Grote kuddes kunnen niet accuraat worden geteld, en daarbij biedt fotografie een oplossing: men heeft meer tijd voor het tellen in engere zin, men heeft een permanent 'record' dat men meerdere malen door diverse waarnemers kan laten tellen, de foto legt andere waardevolle gegevens vast, de beweging van de dieren en van het vliegtuig is 'bevroren', men kan door telelenzen dieren fotograferen die met het oog niet meer zichtbaar zijn, de kosten zijn gering en men dekt een relatief groot gebied in korte periode (45, 145, 149, 151).

Als nadelen van luchtfotografie vergeleken met directe telling worden genoemd: het resultaat is niet direct beschikbaar, de census is duurder en daarom minder eenvoudig te herhalen, de methode is complexer en dus gevoeliger voor technische fouten, het oog is veelzijdiger dan de camera. Bovendien zijn op elkaar lijkende soorten niet te onderscheiden (149).

Het tellen van dieren in de poolgebieden is erg moeilijk, vooral wanneer het dieren met een witte pels betreft zoals ijsberen en sneeuwvossen. Zelfs toepassing van de infrarood-techniek geeft niet het gewenste resultaat, daar heftige kou en luchtbewegingen de warmte-uitstraling versluieren. De winterpels van de ijsberen absorbeert en reflecteert licht in de buurt van 300-400 nm anders dan sneeuw en ijs. Zwart-wit foto's, gefilterd bij 300-400 nm, tonen ijsberen zwart tegen lichte achtergrond (127).

Richtlijnen voor fotografische tellingen:

1. Fotografie dient te worden toegepast bij sociale groepen van meer dan 100 dieren of bij een telsnelheid van meer dan 3000 individuen per uur.
2. Het is in het algemeen duur en onnodig hele populaties te fotograferen, behalve bij oppervlakten van minder dan ca. 50 km². Zelfs dan is toepassing dubieus, tenzij het om groepen gaat van meer dan 400 dieren per km², zoals de wildebeestkuddes in de Serengeti-streek.
3. Meestal zijn complete tellingen alleen aan te bevelen bij kleine gebieden of bij groepen van meer dan 100 dieren. Gebruikt men steekproeven, dan dient men te fotograferen bij groepen van meer dan 100 dieren en bij telsnelheden van meer dan 3000 dieren per uur.
4. Het formaat van de film moet zo klein mogelijk zijn.
5. Gebruik een reflexcamera met enkele lens en met grote magazijn-capaciteit.
6. De lens en de hoogte dienen zo te zijn gekozen dat de dieren op de foto gemakkelijk zichtbaar zijn. Dit moet men vooraf testen.

7. Maak gebruik van langzame vliegtuigen met hoog aan de romp geplaatste vleugels (bovendekkers) met verplaatsbare ramen of deuren.
 8. Gebruik een film met goed contrast en een fijne korrel; gebruik zwart-wit bij dieren met goed contrast en kleur bij dieren met weinig contrast of bij dieren met uiteenlopend uiterlijk (vee).
 9. De belichtingstijd dient maximaal 1/500 seconde te bedragen.
 10. Ultraviolet- en geelfilters zijn noodzakelijk.
 11. De belichting is erg belangrijk: fotografeer tussen 8.30 - 11.00 en 14.00 en 16.30 uur en met de zon in de rug.
 12. Maak voor de telling gebruik van een naald voor het aanprikken van de getelde beelden en van een vergrootglas; tel in blokken van 100 beelden (149).
- Voor het fotograferen en vaststellen van wildebeestpopulaties, die in enorme kudden leven en veel migreren, gelden de volgende richtlijnen. Werk met willekeurige transects die zó georiënteerd zijn dat ruwweg parallel aan de dichtheidscontouren van de kudde wordt gevlogen. Om de beweging van de kudde uit het telgebied te compenseren, wordt het telgebied pas tijdens de telling op de kaart vastgelegd. Het transect begint wanneer men de kudde heeft bereikt en eindigt wanneer geen dieren meer zichtbaar zijn. Stratificatie vooraf dient men op te geven vanwege beweging van de dieren tussen strata gedurende de telling. Dit noemt men 'post-sampling stratification'. Iedere strook wordt weer onderverdeeld door eens per 10 s vertikaal een opname te maken. Continu vliegen over een strook wordt niet toegepast, omdat op die manier geen complete dekking wordt verzekerd en omdat de overlappingsgebieden op opeenvolgende foto's moeilijk te identificeren zijn. Iedere foto representeert een 'subsample-eenheid' (106).

2.4.2. Zichttellingen vanuit de lucht

Er worden grote tegenstellingen gevonden tussen de uitkomsten vanuit de lucht en vanaf de grond. Slechts een fractie van de aanwezige dieren zou vanuit de lucht worden waargenomen en bovendien interfereren onder andere bij hoefdieren koeien en stieren. In het algemeen leveren tellingen vanuit de lucht minder op dan keutel-, sporen-, of zichttellingen vanaf de grond. Wanneer de dieren bewegen is de discrepantie minder groot (18, 37, 74, 77, 145).

Zo er per soort al geen significante verschillen worden gevonden tussen schattingen op basis van tellingen vanaf de grond en die van tellingen vanuit de lucht met brede of smalle transecten, wanneer de uitkomsten van het brede transect als één geheel worden genomen zijn ze significant (Wilcoxon 5%) lager dan die van de tellingen vanaf de grond (116).

Waarnemers missen ook veel dieren wanneer diverse soorten met uiteenlopend uiterlijk simultaan vanuit de lucht worden geteld: 32% van de goed zichtbare en 42% van de slecht zichtbare dieren (132). Bij ijsberen heeft de telling vanuit de lucht nog het probleem dat men laag dient te vliegen, waardoor het dier snel op de vlucht slaat (76). Toch wordt bij grote, mobiele dieren, zoals olifanten en buffels, bij voorkeur vanuit de lucht geteld, daar de tijd om de dieren te vinden wordt gereduceerd en de continuïteit van de observaties toeneemt (115). Tellingen vanuit helicopters bleken resultaten te geven die beter met tellingen vanaf de grond overeenkwamen dan die vanuit vliegtuigen, en bovendien zijn ze efficiënter in termen van kosten en tijd, ook al bleef de moeilijkheid van het onderscheiden naar geslacht en leeftijd van de dieren bestaan (104, 152).

Bij totale tellingen, waarbij ieder individu in een gegeven gebied wordt geteld, is geen vaste procedure: soms vliegt men in cirkels van buiten naar binnen, soms heen en weer langs parallelle transecten. Het probleem hierbij is: is het hele gebied wel gedekt en is er geen duplicering?

Steekproeftellingen worden het vaakst toegepast vanwege tijdwinst en omdat correcties gemakkelijker kunnen worden toegepast. In Zuidoost-Afrika is het kwadraat als steekproefeenheid niet populair vanwege markatiemoeilijkheden bij ruw weer en geeft men de voorkeur aan transecten. Iedere procedure moet goed gestandaardiseerd zijn wat betreft het kiezen van de vlieghoogte en de grootte en soort van de steekproefeenheden. Tevens dient men vooraf te kiezen voor totaal- of steekproeftelling (86, 90, 115, 125, 141, 145).

Onder optimale allocatie verstaat men een verdeling van het gebied in strata op basis van populatiedichtheden en ieder stratum weer in steekproefeenheden, waarbij het aantal eenheden in ieder stratum evenredig is aan de daar geschatte populatie (133).

Onder de intensieve zoekmethode of 'Orbit'-methode verstaat men een verdeling in strata, die op hun beurt weer worden verdeeld in willekeurig geselecteerde eenheden, evenredig aan de gebiedsgrootte. Men telt nu door te vliegen in zeer nauwe cirkels over deze eenheden, waardoor de hele grond wordt waargenomen, zelfs onder dichte groepen bomen (108).

Bij transect-tellingen identificeert men het transect, telt de dieren hierbinnen en analyseert de gegevens. De transect-breedte wordt beïnvloed wanneer het vliegtuig slagzij maakt (dit vergroot altijd de strook) en door afwijkingen van de constante vlieghoogte (115). Bij het tellen door middel van kwadraten (3 km^2) werden veel meer elanden geteld. De kwadraten moeten groot genoeg zijn om een goede 'doorsnede' door de micro-habitat te geven en klein genoeg opdat de accuratesse

niet verloren gaat (9). Zichttellingen vanuit de lucht worden ook gebruikt voor het bepalen van vossen- en konijnenpopulaties aan de hand van hun holen (86, 98, 125).

2.4.3. Thermografie of infrarood-detectie

'Remote sensing' of teledetectie is het inwinnen van gegevens omtrent aardse objecten, materialen en toestanden met behulp van fysische meetinstrumenten opgesteld in snel bewegende vaar-, voer-, vlieg- en vuurtuigen. Essentieel in deze definitie is de gerichtheid op de aarde en de hiermee samenhangende twee doelstellingen:

1) Het inventariseren en in kaart brengen van meer of minder statische objecten en toestanden; 2) het controleren van veranderingen, het beschouwen van de dynamiek ervan en het voorspellen van eventuele gevolgen voor have en goed, milieu en mens. Thermografie, het in beeld brengen van temperatuurverschillen, toegepast in een ziekenhuis, wordt niet tot de teledetectie gerekend. Vanuit een helicopter, vliegtuig of satelliet behoort het wel tot het arsenaal 'remote sensing'-opnamemethoden, mits het gaat om de temperatuur- en emissiekaracteristiek van het aardoppervlak en de voorwerpen daarop (55). De beelden die worden gevormd lijken sterk op foto's. De energie die wordt opgevangen, wordt omgezet in een elektrisch signaal dat kan worden gemeten. Energie wordt door de detector van de ene vorm in de andere omgezet, en zo worden objecten met verschillende uitstralings- of reflectiekaracteristieken 'in kaart gebracht'. Alle vaste stoffen en vloeistoffen die een temperatuur boven -273°C hebben, geven elektromagnetische straling af over een breed scala van golflengten. Zowel de totale hoeveelheid als de spectrale verdeling van de uitgestraalde energie variëren met de temperatuur en oppervlakte-eigenschappen van het uitstralende object. Het produkt van uitstraling en actuele temperatuur bepalen de 'schijnbare temperatuur'. De golflengte waarbij de uitstraling maximaal is, neemt toe naarmate de temperatuur van het object afneemt. De 8-14 μm -band is de optimale golflengte voor infrarood-detectie van warmbloedige dieren. Om te kunnen worden onderscheiden als verschillend van zijn 'achtergrond' moet een dier genoeg verschillen met deze achtergrond in uitstraling van energie. Dieren kleiner dan vossen zijn vermoedelijk niet waar te nemen (24). Bij de thermografie geeft een hoogte van ca. 300 meter, die af en toe wenselijk is voor het dekken van grote gebieden, een minder duidelijk beeld dan hoogten van 150 en 100 meter, hoewel het temperatuurverschil groot genoeg is (meer dan 4°C). De dieren zijn als witte vlekken zichtbaar. Het scheiden van de soorten levert wel problemen op: herten worden vaak aangezien voor antilopen en omgekeerd. Het hert is iets lichter op het beeld dan de antilope door zijn hogere temperatuur en grotere massa (hert $21.0-26.0^{\circ}\text{C}$, antilope $19.0-23.0^{\circ}\text{C}$, achtergrond 15.8°C) (110).

Hoewel thermografie tot betere resultaten zou leiden dan tellingen vanaf de grond (19), kleven er aan deze techniek allerlei bezwaren, ook al gaat men ervan uit dat de infrarood-straling van dieren voldoende is om te worden waargenomen. De vegetatie werkt als een scherm voor natuurlijke infrarood-straling, weersveranderingen beïnvloeden het beeld door beïnvloeding van de warmte-uitstraling van het dier en van de achtergrond, de meetapparatuur is erg kostbaar en het is moeilijk verschillende diersoorten van elkaar te onderscheiden. Infrarood-thermografie geeft goede tellingen in open gebieden, tussen lage struiken of zelfs tussen loofhout, niet in naaldbos. De vegetatie geeft minder bezwaren wanneer wordt geteld in open terrein en in de winter, wanneer de bomen het kaalst zijn. Kennis van het gedrag van het dier is voor infrarood-fotografie (IR) een vereiste (19, 24, 145). De invloed van zon en schaduw op de effectieve stralingstemperatuur (ERT) van herten blijkt erg groot te zijn. Simulatieproeven met een geprepareerde vacht wezen uit dat binnen 2 minuten na beschaduwing de ERT met 18.3°C afnam. Na opheffen van de beschaduwing werd binnen dezelfde tijd weer het oude niveau bereikt. Ook de invloed van de wind (afkoeling) bleek groot en wel het meest duidelijk bij hoge ERT (111). Voor het opsporen van pooldieren, vooral moeilijk wanneer deze een witte pels hebben (ijsbeer, sneeuwvos, sneeuwhaas enz.) geeft IR geen bevredigende resultaten, daar hevige koude en luchtbewegingen de warmte-uitstraling versluieren (16, 127).

2.5. Het merken

2.5.1. Merken door middel van een zender ('Radio tracking')

Bij deze techniek worden dieren uitgerust met miniaturzenders die seinen uitzenden die men kan peilen. Goede apparatuur, mits goed bevestigd (b.v. aan een nylon halsband) heeft een vrij lange levensduur (sommige tellingen liepen over een periode van 2 jaar). Het is bovendien mogelijk individuele dieren te peilen door iedere zender op een eigen golflengte af te stellen. Peilingen (door ontvangers) zijn te verrichten vanuit grondposten, auto's of vliegtuigen. Deze methode maakt het niet alleen mogelijk dieren te tellen, doch ook hun verdeling en beweging over bepaald gebied te volgen. Deze techniek is goed toepasbaar voor beweeglijke dieren (kariboe) en voor kleine dieren die gedeeltelijk onder de grond leven (mink) of bij nacht actief zijn (hermelijn) en geeft minimale verstoring van het sociaal gedrag van de populatie (67). Belangrijk is de mate van kwetsbaarheid van de zender (b.v. waterbestendigheid) en het verschil in rijkwijdte in open gebied vergeleken met bosachtige streken. Zenders, toegepast bij ijsberen in Canada, functioneerden goed, zelfs bij temperaturen van -35°C in zout water; alleen de seinfrequentie neemt af (66). Bij zeer beweeglijke dieren dient men constant te peilen, omdat

anders met b.v. peilingen om de 5 minuten onaanvaardbare fouten ontstaan. Bij experimenten met deze techniek bij ijsberen in Alaska dient men zich te beperken tot het voorjaar, nadat de duistere periode van de poolwinter voorbij is en voordat het zeeijs zich van de noordkust terugtrekt. Het grootste bereik onder veldcondities bedraagt 56 km, terwijl een los op het ijs geplaatste zender vanuit een vliegtuig op 2.5 km hoogte nog op een afstand van 213 km werd gepeild (1, 5, 10, 25, 28, 41, 47, 58, 69, 73, 92, 128).

Professioneler is het gebruik van zenders die zijn uitgerust met een zgn. 'thermistor', die gevoelig is voor lichaamstemperatuur. Heeft men normaal te maken met 12-20 seinen/minuut met een variatie van 15% per 24 uur door activiteit van het dier en luchtcirculatie rond het dier, bij sterfte daalt de temperatuur tot onder de 15°C, waardoor de seinfrequentie afneemt met 30-50%. Fouten die optreden door dode dieren die in de zon liggen, zijn te vermijden door 's nachts te peilen. Normaal ontdekt men pas dat een dier dood is, doordat de seinen over langere perioden niet van plaats veranderen (136).

Ten einde de geringe waarde van radiozenders bij vrij trekkende dieren te verbeteren rust men ze uit met zonnecellen, waardoor de korte levensduur van de batterij als beperking, wordt geëlimineerd. Deze techniek is ook in de schaduw toepasbaar. De batterij is nl. goed voor voeding gedurende één week in het donker, waarna oplading in aanwezigheid van zonlicht nodig is (113).

Voor het nagaan van de populatiedynamiek door middel van zenders wordt de 'Lincoln index' gehanteerd. Ieder jaar weet men exact het aantal met zenders gemerkte dieren en hoeveel er hiervan worden afgeschoten. Weet men het totale afschot, dan heeft men een goede maat voor de totale populatie. Afwijkingen treden op door: te kleine steekproef van gemerkte dieren, dood door verkeer, illegale jacht enz. De jacht doet bovendien de meest kwetsbare dieren sneuvelen, hetgeen leidt tot een onevenredige populatiesamenstelling in de berekening (50).

2.5.2. Merken door middel van oormerken, halsbanden of verf

Bij deze methode worden de dieren gevangen, gemerkt met halsbanden of oormerken en weer vrijgelaten. Aan individuele dieren worden serienummers toegekend. Men verkrijgt zo een indicatie van de leeftijdsopbouw, verhouding mannetjes/vrouwtjes, het gedrag en de populatiegrootte. Deze methode wordt toegepast bij een grote verscheidenheid van dieren: vossen, hazen, herten, ijsberen. Bij ijsberen maakt men gebruik van drugpatronen die men met een geweer afschiet en een antagonistisch medicament om de verdoving op te heffen. Men voorziet niet alleen de oren van een oormerk maar taoeëert ook de bovenlip en merkt de dijen met verf. Daar de dieren

verdoofd zijn, kan men tevens de leeftijd bepalen (aan de hand van het gebit) en bloed- en melkmonsters nemen voor verder onderzoek. Bij het opsporen en vangen van de gemerkte dieren wordt bij de grotere soorten gebruik gemaakt van helicopters en schepen (ijsbeer). Men dient stevig materiaal te gebruiken en wellicht dubbel te merken (beide oren) in verband met verlies van merken. Merken alleen is niet voldoende; men dient bovendien met zenders te werken. Merken van konijnen door oormerken van vinyl of metaal is niet bevredigend; minimaal 20% van de oormerken gaat verloren. Het kleuren van de staarten, met name met picrinezuur, geeft betere resultaten. Tatoeage is het beste: het is eenvoudig, het belast het dier niet met extra gewicht en het maakt het niet gemakkelijker herkenbaar voor natuurlijke vijanden. Het nadeel is dat de tatoeages niet in de vlucht te zien zijn, zodat men de dieren eerst moet vangen (14, 26, 54, 61, 63, 71, 72, 73, 74, 85, 100, 117, 124). Men gebruikt de Peterson-methode of de Lincoln-Index om de populatie te berekenen op basis van de relatie tussen de gevangen en gemerkte en de opnieuw gevangen of waargenomen dieren:

$$\hat{N} = M \cdot n / x$$

waarbij M = aantal gemerkte, vrijgelaten dieren; n = totaal aantal waarnemingen; x = aantal waarnemingen van gemerkte dieren; \hat{N} = populatie. De Peterson-methode kan tot grote fouten leiden, niet door de methodiek maar doordat de biologische gegevens waarop de berekening is gebaseerd, niet de gehele populatie representeren. Zo mag men niet dieren van beide sexen en alle leeftijden samenvoegen. In de praktijk in het veld zijn deze parameters moeilijk te onderscheiden. Het gedrag verschilt ook en daarmee de kans op waarneming. Men moet daarom ten minste 2/3 van de populatie vangen en merken voor een betrouwbare schatting (137).

2.6. Overige tellingen

Jachtstatistieken zijn een slechte bron voor het bepalen van de populatie. Men jaagt individueel, men beperkt zich vaak tot paden en open plekken in het bos, men heeft geen maat voor de fluctuatie in de jachtinspanning. De lengte van het jachtseizoen en de prijs van de jachtakte hebben ook effect. Populatiebepalingen gebaseerd op jachtgegevens leiden doorgaans tot grove onderschattingen, en men dient afschotgegevens hooguit als 'trendindicator' te gebruiken (145, 154).

Bij toepassing van de Leslie-telmethode wordt de valvangst uitgezet tegen de cumulatieve verwijdering van de dieren (na de vangst werden de dieren naar een ander gebied overgebracht) en wordt geëxtrapoleerd naar het aantal dieren dat zal zijn

verwijderd als het vangstresultaat gelijk is aan nul. Dit aantal is dan het totale aantal dieren beschikbaar voor vangst. Men veronderstelt hierbij dat de vangst evenredig is aan de inspanning en verlangt dat de hele populatie voor vangst beschikbaar is, dat de populatieaanwas de sterfte niet in significante mate overtreft, of omgekeerd, en dat de kwetsbaarheid van de dieren niet significant verandert gedurende het experiment (82).

Voor populatiebepalingen van in hollen levende dieren (vos, konijn) vormt het tellen van hollen een grove maat, die in meerdere of mindere mate is gecorreleerd met de resultaten van b.v. een transecttelling. Het aantal en de grootte van de hollen is echter afhankelijk van habitat, weer en gedrag (86, 98, 125).

In Nepal, waar door de zeer dichte vegetatie en slecht wegennet de inzet van vliegtuigen of auto's niet haalbaar is bij de observatie van zelfs grote hoefdieren, biedt het gebruik van tamme olifanten voor lijntransect-tellingen een goede methode (129). Voor het waarnemen van ijsberen blijkt telling vanaf schepen betere resultaten te geven dan telling vanuit de lucht. Bovendien zijn schepen goedkoper en kan men meer apparatuur aan boord vervoeren (75, 76).

3. DIEREN

3.1. Elanden

Tellingen van elanden vanuit de lucht blijken zeer inaccuraat te zijn, vooral tijdens milde winters met een dichte vegetatie. Bij een telling vanuit een heli-copter van 173 duidelijk gemerkte individuen werd slechts 17% waargenomen. Tellingen vanaf de grond geven doorgaans veel betere resultaten, terwijl men voor goede keuteltellingen goede kennis dient te hebben van de populatiestructuur in verband met het verschil in defecatiesnelheden tussen stieren, koeien en kalveren. In feite mist men bij iedere teltechniek dieren. De habitat is vaak niet homogeen en de dieren zijn vaak niet willekeurig verdeeld. Weersomstandigheden leiden tot extra afwijkingen. De betrouwbaarste tellingen worden verricht kort na zware sneeuwval, tussen 10.00 en 14.00 uur, met voldoende ervaren waarnemers en op heldere of lichtbewolkte dagen (18, 39, 80, 84, 145).

Er zijn verschillende merkmethode voor elanden. De beste methode is die met een watervliegtuig of heli-copter, doch de kosten zijn relatief hoog. Inzet van sneeuwvoertuigen geeft goede resultaten, doch men is dan afhankelijk van sneeuwcondities, terwijl men bij merken per boot slechts een beperkt gebied kan afwerken en afhankelijk is van de tolerantie van de eland voor het lawaai van de motor, de seizoensmatige daling van het waterpeil en de dichtheid van de watervegetatie. De 'live-

trapping'-methode, waarbij men de dieren verdooft met een drugpatroon met behulp van een geweer geeft hoge sterftepercentages door 'kraalstress' en overgevoeligheid voor drugs (124). Polyethyleen halsbanden voorzien van diverse kleuren vlaggen voor individuele identificatie geven een groot aantal mogelijke combinaties voor herkenning tegen lage kosten (22).

Er worden grote verschillen in dichtheden geconstateerd binnen één district in Canada. De laagste dichtheid wordt gevonden in zones met veel toegangswegen en veel semi-agrarische gebieden, waardoor vermoedelijk een hoge jachtdruk ontstaat (108). In Colorado heeft men beperkingen moeten opleggen om een einde te maken aan de jacht op elandstieren. In 1971 mocht men nog jagen op alle stieren die een vertakt gewei hadden. Deze restrictie bleek niet voldoende, zodat in 1972 slechts stieren met minimaal 4 punten aan één kant van het gewei mochten worden geschoten. Door de wilde afschot was het aantal stieren met een vertakt gewei gedaald tot 2.8 per 100 koeien (13). De stelling dat er een natuurlijke herpopulatie van zwaar bejaagde gebieden zou optreden door migratie van elanden vanuit verre, onbejaagde gebieden berust op onwaarheid. Elanden zijn nogal honkvast in de zomerhabitat en vaak ook in de winterhabitat. Indien de populatie in bejaagde gebieden op peil blijft is dit het gevolg van toegenomen reproductie van de overlevenden (43). Uit een computersimulatiestudie bleek dat kalveren en dieren ouder dan 7 jaar het meest kwetsbaar zijn voor jacht en voor wolven. Mede hierdoor zijn de jachtafschotcijfers niet betrouwbaar als bron voor populatieschattingen. Ook de sexe bepaalt ten dele de kwetsbaarheid door een voorkeur voor gewei-dragende mannelijke dieren (99, 156).

3.2. Rendieren

Net als bij de eland is er een grote discrepantie tussen tellingen vanuit de lucht en vanaf de grond. Slechts een fractie van de aanwezige dieren is vanuit de lucht zichtbaar en grote keien en oneffenheden in het terrein interfereren met de dieren wanneer ze stilstaan; als de dieren bewegen is er wat dit betreft geen probleem. Inzet van sneeuwscooters is wel goedkoper, doch wekt forse schrikreacties op bij de dieren, vooral in de kalfperiode. Tellingen vanuit helicopters in plaats van vliegtuigen geven een grotere overeenkomst met tellingen vanaf de grond (hoogte 100 m, snelheid 80 - 100 km/uur). Voor bepaling van de samenstelling van de populatie zijn tellingen vanuit de lucht uitermate ongeschikt. Leeftijd en sexe zijn bij volwassen rendieren, zelfs op geringe afstand, slecht te bepalen. Uit tellingen vanaf de grond blijkt een voorkeur voor beschermde gebieden, zoals valleien en dichte bosschages; de dieren worden zelden in open vlakten gevonden (44, 78, 104).

Het sterftecijfer onder kalveren is vrij hoog: het varieert jaarlijks van 31 tot 46%. De sterfte is direct gerelateerd aan het geboortetijdstip en is het laagst bij die dieren die in de geboortepiek zijn geboren. Vroeg in de kalfperiode is het weer slecht met temperaturen beneden -15°C . Gedurende de piek van het kalven is de temperatuur -5°C . Na de piekperiode worden de jonge dieren geconfronteerd met sneeuw, wind en een variabele ijskorst op de sneeuw. De sterfte is het grootst na verlaten van de geboorteplek (107).

3.3. Kariboes

Er wordt een sterke afname gemeld van kariboes in Noord- en Midden-Canada. In 1949 werd de populatie in Midden-Canada geschat op 668.000 individuen. In 1967 werd ze door middel van transecttellingen en fotografie vanuit de lucht en door totale tellingen geschat op 357.000 dieren. Deze teruggang wordt toegeschreven aan de invloed van de mens, de geringe overleving van kalveren en bosbranden. In Noord-Canada was de populatie, vergeleken met die van 1961, met 73% afgenomen, zo bleek uit strooktellingen vanuit de lucht ($v = 110-190$ km/uur, $h = 150$ m, strookbreedte = 1,6 km). Tussen de zomer van 1973 en maart 1974 bedroeg de afname zelfs 62%. Deze wordt ook hier toegeschreven aan met name de slechte overlevingskans van de kalveren. Men dient echter rekening te houden met het feit dat kariboes uitgesproken trekdieren zijn (93, 143). Transecttellingen vanuit de lucht en radiografische experimenten wijzen op enorme migratie van deze dieren. Deze vindt plaats gedurende voorjaar en vroege zomer en hangt samen met de trek naar de kalfgrond. Afstanden waarover de spreiding optreedt, bedragen honderden kilometers. Niet alleen vinden migraties plaats over land, de kudden verplaatsen zich in noord-Canada bovendien van het ene eiland naar het andere. Vergeleken met 1901 was de populatie van kariboes op de Queen Elizabeth Islands in Noordwest-Canada in 1973 tot 25% afgenomen (25, 90, 91, 92, 94).

3.4. Reeën, edelherten, damherten en Amerikaanse herten

Kennis van de sociale organisatie van de dieren is erg belangrijk bij bepaling van de populatiegrootte, -dichtheid en -verdeling en voor het voeren van wildbeheer. Afwijking van het willekeurige patroon van b.v. keutelgroepen kan onder meer worden veroorzaakt door sociale aspecten van dierlijk gedrag, reacties van dieren op eigenschappen van de habitat of beide. De meeste voorkomende familiegroep bestaat bij herten uit één volwassen vrouwtje met een jaarlingdochter en één of twee kalveren van de moeder. De meeste groepen zijn matriarchaal en bestaan uit 3 of 4

generaties. Gedurende de periode dat het vrouwtje moet kalven zondert zij zich zowel sociaal als qua afstand af van de andere herten. Mannelijke jaarlingen hergroeperen zich na de worp niet met hun moeder, vrouwelijke jaarlingen wel. Net als bij andere hoefdieren is er een tendens in een open omgeving grote kudde te vormen en in bossen kleinere: resp. 5.8 en 2.7 individuen per kudde (51, 62, 87, 88). Reebokken geven een duidelijker beeld dan geiten, dankzij hun territoriaal gedrag (138). Herten hebben doorgaans een groot aanpassingsvermogen en kunnen leven in iedere habitat die voedsel, water, bescherming en schuilmogelijkheden tegen de vijand biedt (130). In Nederland geldt dit voor het ree, dat zich nagenoeg over het gehele land heeft verspreid, in veel sterkere mate dan voor het alleen op de Veluwe voorkomende edelhert (79).

Merkexperimenten hebben een inzicht gegeven in het spreidingsgedrag van herten. Dit verschilt per soort en per gebied. Zowel in Noorwegen als in Zwitserland werd gevonden dat de meeste dieren over minder dan 5 km migreren, hoewel de grootst gemeten migratie-afstand in Noorwegen 90 km bedroeg. Voor het Virginiahert zijn in Zuid-Dakota, USA, iets grotere migratie-afstanden gevonden. Overigens wordt dit trekgedrag sterk beïnvloed door o.a. weersomstandigheden. In de zomer migreert het hert minder vanwege de hoge vegetatie en de optimale voedselvoorziening (100, 122, 135).

De leeftijd wordt in het algemeen vastgesteld door de mate van tandslijtage. Deze methode is niet erg betrouwbaar en leidt tot grove onderschatting van met name de leeftijdsklasse van 3.5 - 5.5. jaar. Bovendien slijten de tanden van mannetjes veel sneller dan die van vrouwtjes. De snelheid van tandslijtage hangt direct af van de kwaliteit van het voedsel, die afhankelijk is van de minerale samenstelling van de bodem, en de hardheid van de tanden. Een accurate leeftijdsbepaling vereist het vaststellen van het aantal 'winterringen' in het kaakcement (109, 140, 144).

Bij vang- en merkexperimenten bij reeën is gevonden dat men aanvankelijk onder de jonge dieren een overmaat aan bokken ving. Onder de oudere exemplaren was een groot overschot reegeiten. Deze verschuiving van de geslachtsverhouding bij opklimmende leeftijd ten gunste van de vrouwelijke exemplaren is zeer significant en wordt vermoedelijk veroorzaakt door de grotere jachtdruk op bokken (100, 121).

Behalve door jachtafschot is de sterfte van herten door autoverkeer erg hoog; belangrijke parameters in verband hiermee zijn verkeersvolume, toestand van de wegen, vegetatie, soort terrein, oneffenheden en beschikbaarheid van voedsel en water. Het aantal meldingen van aanrijdingen met voor herten dodelijke afloop dient men met een factor 5 te vermenigvuldigen, wil men tot een min of meer reële waarde komen (139). Ook sterfte onder herten in de winter wordt vaak onderschat. Een goede maat voor deze sterfte zou de 'diameter of point of browsing' (DPB) van de

twijgen zijn, daar deze de 'graaskwaliteit' en dus de kwaliteit van het door het hert opgenomen voedsel zou weergeven (23, 68).

De worpgrootte is vrij stabiel, zoals bij alle grote zoogdieren, al wisselt hij van soort tot soort. Zo werd bij reeën in Denemarken een worpgrootte van 1,8 gevonden en in Schotland bij edelherten van 1,0, met de kans op een tweeling van 11 op enkele duizenden. De meeste hinden en geiten werpen voor de eerste keer als ze drie jaar oud zijn (3, 95). Het dieet van herten bestaat voornamelijk uit landbouwgewassen - gras, klaver, koolraap en mais - en jonge twijgen van houtige gewassen (3, 131, 146).

3.5. Beren

Er is uitgebreid onderzoek verricht naar de populatiegrootte en het reproductievermogen van beren. De totale wereldpopulatie van ijsberen wordt geschat op 10.000 - 15.000 individuen, met een sterfte van 1.000 per jaar. Gezien de langzame voortplanting (1 à 2 jongen iedere drie jaar) gaat de wereldpopulatie vermoedelijk, ondanks instelling van jachtquota en vergaande bescherming, langzaam achteruit (17, 76).

Bij telling van ijsberen wordt men met diverse problemen geconfronteerd. Bij waarneming vanuit de lucht spelen de toestand van weer en ijs een grote rol, evenals de vliegsnelheid en -hoogte. Bovendien vlucht het dier snel. Betere resultaten geven de tellingen vanaf schepen, ook al zijn ook deze inaccuraat. De observatieafstand is hier maximaal 2 km, het dier vlucht niet zo snel en men kan het dier meerdere keren waarnemen. Ook hier heeft het weer grote invloed. De beste resultaten leveren radiografische en infrarood-peilingen en kwadraattellingen te voet, per schip en per heliocopter op (66, 71, 72, 73, 75, 76, 77).

Voor bepaling van de populatiegrootte van de bruine beer (*Ursus arctos*) is het niet zinnig gebleken af te gaan op meldingen van sporen of waarnemingen door het publiek. Deze waren zeer onbetrouwbaar. De dieren bleken nogal honkvast. Individuen die door drugs waren verdoofd en gevangen en onder verdoving over grote afstanden waren getransporteerd, werden na korte tijd toch weer op de vangplaats teruggevonden, ook al moesten grote delen van het traject zwemmend worden overbrugd. Sporen- en merkstudies worden ook gebruikt voor het verkrijgen van gegevens over worpgrootte, populatiestructuur en predatiegedrag (35, 49, 56, 114).

Uit populatiestudies door middel van merken van de zwarte beer (*Ursus americanus*) is gebleken dat ook dit dier een grote neiging vertoont om na transport over grote afstand naar de vangplaats terug te keren. Bij deze dieren neemt, althans in

Pennsylvania, USA, de habitat af en de jachtdruk toe. Uit leeftijdsbepalingen bij afgeschoten beren, aan de hand van cementlagen van het gebit, bleek dat de gemiddelde leeftijd bij afschot 2.59 jaar bedraagt (σ^{\uparrow} 2.19; ϕ 3.01). Dit is des te ernstiger omdat de vrouwtjes pas na $3\frac{1}{2}$ jaar meedoen aan de reproductie, hun jongen op 4-jarige leeftijd werpen en per jaar gemiddeld maar één jong werpen. De verliezen worden zo dus nooit aangevuld en de gemiddelde leeftijd bij sterfte daalt snel: 1967: 4.18 jaar; 1973: 2.59 jaar (83, 126).

3.6. Haasachtigen

Bij populatiebepalingen gebaseerd op zichttellingen, stuit men op nogal wat variatie. Dit kan o.a. gebeuren doordat men de populaties overschat door gebruik te maken van te nauwe transecten, of door seizoensfluctuaties, weersomstandigheden en aanwezigheid van andere dieren (hoe meer andere dieren, hoe minder hazen) (2, 36, 120). Uit merkproeven bij hazen in Noorwegen bleek dat de spreiding gering was en dat, qua leeftijdsopbouw, de grootste piek werd gevonden bij 0-1-jarigen. Hazen ouder dan 5.5. jaar zijn zeldzaam, ook al is de maximale fysiologische ouderdom van de haas 13 jaar. Vrouwtjes hebben een groter overlevingsvermogen dan mannetjes: de natuurlijke reductie voor vrouwtjes is groter dan voor mannetjes. Vaststelling van de leeftijd, belangrijk voor het beheer, vindt plaats door bepaling van de lengte van de onderkaak, de lengte van de tanden en de breedte van de mondholte. Deze methode is minder precies dan de bepaling van cementlagen, die niet kan worden toegepast daar hazen wortelloze tanden hebben, doch hij geeft toch een goede indicatie (70, 117).

Een goede indirecte methode voor de bepaling van de populatie bij konijnen is die welke gebaseerd is op het aantal konijneholen en die zelfs vanuit de lucht goed te verrichten is. Fouten treden op door variatie in de holgrootte, die op zijn beurt weer afhangt van de relatie tussen bodem, landvorm en vegetatie. Bij afname van de populatie vindt men een afname van het aantal konijneholen en, gerelateerd hieraan, een afname van het aantal ingangen. Men dient echter rekening te houden met de habitat. De grootste dichtheid vindt men in het alpine grasland (14,9 holen per ha). In bebost gebied 0,7 holen per ha en in kleine open plekken in het bos 11,3 holen/ha. De grootste bergeng vindt men in open grasland (gemiddeld 8,47 ingangen per hol, de kleinste in het bos (3,97/hol), in bos met open plekken 6,86/hol). Afwijkingen kunnen optreden doordat tijdens strenge winters en overstromingen het aantal actieve ingangen afneemt, terwijl de populatie in feite b.v. verdubbelt. (81, 86, 98).

3.7. Marterachtigen: echte marters (Mustelinae)

Ondanks het feit dat de bunzing, in tegenstelling tot de marter en de hermelijn, niet om zijn pels wordt gejaagd is er een aanzienlijke teruggang in hun aantal waargenomen in Zwitserland, en wel het sterkst in streken met een gunstig klimaat. Dit blijkt onder meer uit de afschotcijfers, ook al zijn deze van beperkte waarde. Het dier voedt zich met kleine knaagdieren, insekteneters, vogels, reptielen, amfibieën, vissen, insekten en slakken en leeft voornamelijk bij dijken en beken en in moerasachtige streken. Men wijt deze teruggang aan de door drooglegging en bebouwing afgenomen habitat (34).

In de 'Grosstadt Magdeburg' blijken 9 mannelijke steenmarters voor te komen op 1 vrouwtje, bij een dichtheid van 6 dieren/km². Honden en katten vormen alleen een bedreiging voor jonge marters (103).

Voor deze groep dieren, die door hun geringe grootte, doordat ze gedeeltelijk onder de grond leven en hun grootste activiteit 's nachts vertonen, moeilijk zijn waar te nemen, biedt radiografische peiling een goede methode voor de bepaling van de populatiegrootte en hun gedrag. Bij 'kill trapping' pleegt men in feite predatie op de populatie, hetgeen leidt tot een reactie van de overlevenden in de vorm van verhoogde reproductie en een veranderd spreidingspatroon. Bovendien neemt de kans op vangen af naarmate het experiment langer duurt, hetgeen leidt tot complicaties bij de dichtheidsbepaling, terwijl bij niet adequaat werkende vallen de dieren vaak erg lijden. "Live trapping", waarbij minimale verstoring optreedt van de structuur en de dichtheid van de populatie, heeft als nadeel dat men een selectieve respons (naar sexe) blijkt te krijgen bij het opnieuw vangen en dat men de territoriumactiviteit beïnvloedt. Tevens dient men de vallen veelvuldig te inspecteren, wat bij 'kill trapping' niet nodig is (41, 67, 128).

3.8. Vossen

Onderzoekers hebben voornamelijk veel aandacht besteed, door middel van het merken van oren, aan de Europese vos (*Vulpes vulpes*) en de Amerikaanse vos ('redfox') (*Vulpes fulva*). Het merken van oren bleek een goede methode. Uit onderzoek naar verlies van de oormerken bleek 75% van de dieren na 1 jaar beide 'tags' nog te hebben. Men schat dat slechts 0.3 - 1.8% na 1 jaar beide 'tags' heeft verloren. Het spreidingsgedrag van deze dieren wijst uit dat zij nogal honkvast zijn (afhankelijk van de aanwezigheid van prooi, temperatuur en neerslag) doch dat vossen die, voordat ze worden losgelaten na het merken, over grote afstand worden getranspor-

teerd, geen tendens vertonen terug te keren naar de plaats van de vangst (1, 60, 63, 85).

Evenals bij konijnen biedt telling van hollen vanuit de lucht een mogelijkheid om het aantal families te bepalen via transectvluchten, 0.4 km van elkaar op 50-75 m hoogte met een snelheid van 130-180 km/uur. Men houdt dan vast aan de volgende uitgangspunten: hollen binnen 1.6 km behoren tot dezelfde familie en vossen binnen 1.6 km van zo'n hol behoren tot dezelfde familie, evenals vossen binnen 1.6 km van elkaar. De hollen zijn het best zichtbaar in mei en juni. Wanneer men echter met hoge populatiedichtheden te maken krijgt voldoen deze criteria niet meer, daar ze leiden tot een forse onderschatting van het aantal families. Andere fouten ontstaan door verandering van hol, wegspoeling en vernietiging van ingangen door regen en wind enz. (125). Door computersimulatie is de invloed van verschillende 'oogstniveaus' bepaald; de populatie bleek stabiel te blijven bij een afschot van 55% gedurende 4 jaar, waarna de dichtheid weer langzaam toenam. De vos kan tot een hoog niveau worden bejaagd (pels!), omdat 95% van de geslachtsrijpe vrouwtjes jaarlijks aan het reproductieproces deelneemt (155). Voor het bepalen van de leeftijd van de vos geeft de methode van het bepalen van jaarringen in het cement van het gebit een accuratesse van 90% (96). Merkeexperimenten wezen uit dat de poolvos (*Alopex lagopus*) in New Foundland een sterke spreiding vertoont. Poolvossen leggen honderden kilometers af en gaan vanuit de diepe sneeuw op het land ver het ijs op (105).

3.9. Fazanten

Populatieschattingen door merken van fazanten zijn niet betrouwbaar doordat de dode dieren vaak niet zijn terug te vinden (vernietiging door aanvreten door b.v. vossen) of doordat het merk onder de veren zit, waardoor men altijd met onderschattingen van de populatie te maken krijgt. In Engeland wordt gemiddeld 40% van alle geringde fazanten gedurende hun eerste levensjaar afgeschoten (15, 142). Bepaling van de populatie door af te gaan op het roepen van fazantehanen alleen is evenmin bevredigend, zelfs al worden de bekende beïnvloedende factoren zoals seizoen, tijdstip van de dag en weersomstandigheden geëlimineerd. Bij tellingen van het roepen van hanen in Iowa door 16 personen op éénzelfde ochtend en langs éénzelfde route werden bijzonder grote verschillen gevonden (147). Voor een goed inzicht in de populatiegrootte en populatiesamenstelling bij fazanten dient men enige telmethoden tegelijk toe te passen: echte telling, controle van de jagerszak, huis aan huis ondervragen van landeigenaars, vangen en merken, het roepen van hanen en broedellingen (40, 97).

3.10. Patrijzen

Observatie van broedende paren geeft een goed beeld van de verdeling van patrijzen in akkers. De verdeling is niet willekeurig en hangt sterk af van het soort gewas, de verdeling van de permanente vegetatieve bodembedekking, de begrenzing van de velden enz. De vogels blijken het meest voor te komen bij afscheidingen tussen gewastypen, afgrenzingen van akkers, heggen enz. Hier nestelt 90% van de vogels (59). Bij steekproefsgewijze tellingen in kwadraten van 10-20 ha, die in totaal ongeveer 15-20% van het totale gebied beslaan, geeft inzet van speurhonden een verbetering van de resultaten. Totale tellingen dienen in de winter te geschieden, wanneer er sneeuw is en de koppels patrijzen zich naar voedingsplaatsen, wegen en schaapskooien begeven, waardoor ze gemakkelijk kunnen worden geteld. Voor grotere accurateste dient men zichttellingen aan te vullen met roep- en broedtellingen (27).

3.11. Wilde zwijnen

In Nederland komt het wilde zwijn als standwild alleen voor op de Veluwe; rond Groesbeek en Roermond treft men uit Duitsland afkomstige wilde zwijnen aan. Het brengt aanzienlijke schade toe aan de maisbouw en werd dientengevolge tot 1972 als schadelijk wild beschouwd (79). Sporentellingen schijnen slecht te correleren met zichttellingen langs transecten en met drijfjachtellingen. Bij drijfjachtellingen worden tot twee keer zoveel dieren geteld als bij sporentellingen (29, 119).

3.12. Overige dieren

Eén van de grootste problemen bij het schatten van populaties door zichttellingen is de zeer grote bewegelijkheid van sommige dieren, waardoor significante aantallen zich in en uit het telgebied bewegen. Hier zijn tellingen vanaf de grond zeker misplaatst daar zij te veel tijd in beslag nemen. Bovendien vormen deze dieren ook vaak grote groepen en vertonen zij soms aanzienlijke verschillen in groepsgedrag in verschillende gebieden. Men treft dit o.a. aan bij olifanten, impala's, giraffen, buffels, elanden en wildebeesten (37, 106, 132).

4. BEINVLOEDENDE FACTOREN

4.1. Techniekgebonden factoren

Grote discrepanties worden gemeld tussen de diverse toegepaste technieken. Zo zouden tellingen vanuit de lucht niet alleen veel minder accuraat zijn dan vanaf de

grond vanwege variaties in vlieghoogte, strookbreedte enz., doch ook tot veel lagere populatieschattingen leiden, mogelijk door slecht weer, canyons, dichtheid van de vegetatie (18, 33, 42). Tellingen vanuit de lucht komen evenmin in aanmerking voor tellingen van ijsberen en rendieren op Spitsbergen vanwege de geringe dichtheid van deze dieren (minder dan 0,1 per km²) en het wegvlugten van de dieren voor het lawaai van de vliegtuigen (76, 78). Ook bij buffels en elanden treedt deze vluchtreactie op (45). Anderzijds wordt bij telling van olifanten de voorkeur gegeven aan tellingen vanuit de lucht vanwege sterk migratorisch gedrag en de vorming van grote, dichte kuddes. Luchtfotografie geeft hierbij betere resultaten dan directe waarneming vanuit de lucht vanwege de sterke kuddevorming (37). Bij het tegelijkertijd waarnemen van verschillende diersoorten treedt snel verwarring op. Zo wordt bij toepassing van infrarood-thermografie en luchtfotografie het hert vaak aangezien voor de antilope. Telsimulatieproeven met behulp van punaises van verschillende kleur wezen hetzelfde uit (106, 110, 150).

Merkexperimenten hebben het nadeel dat merken worden verloren of dat, wanneer het om afschottellingen van gemerkte dieren gaat, men tot onevenredige populatiesamenstellingen komt (b.v. naar leeftijd of geslacht), omdat de jacht zich doorgaans concentreert op kwetsbare of aantrekkelijke (geweidragende mannelijke herten) dieren (50, 60). Bij keuteltellingen wordt men weer geconfronteerd met problemen als het tijdstip waarop de keutels zijn gedeponerd en sterfte van de dieren door natuurlijke omstandigheden, legale en illegale jacht in het betrokken telgebied (31).

4.1.1. Vlieghoogte

Het effect van de vlieghoogte op de accuratesse van de telling is groot. Niet alleen neemt het zicht parabolisch af met toenemende afstand tot de grond, doch tevens wordt de transectbreedte vergroot (21, 106, 115, 116, 133). Er worden op geringe hoogte significant meer dieren geteld dan op grote hoogte, hetgeen overeenkomt met de ervaring van de waarnemers dat men gemakkelijker dieren waarneemt wanneer men laag vliegt. Dit is des te uitgesprokener bij luchtcensi van kleine of lichtgekleurde dieren en onder slechte weersomstandigheden. Bij grote dieren zoals buffels, wildebeesten en olifanten is er nauwelijks verschil tussen telresultaten vanaf 150 m en vanaf 300 meter hoogte (37, 46, 116). Bij toepassing van infrarooddetectie wordt bij geringe hoogte ieder object apart geanalyseerd, hetgeen leidt tot een groter thermisch contrast, waardoor een geringere versterking van het signaal nodig is, terwijl bij grote hoogten iedere keer vele objecten worden gemeten en de temperatuur van de verschillende objecten als een gemiddelde wordt vastgelegd. Daardoor geven thermische variaties minder relatieve verschillen over het

beeld als totaal en geeft versterking van het signaal een hoger contrasterend beeld (19, 110). Anderzijds neemt bij grotere vlieghoogte het gemiddelde aantal 'verhullende' objecten af evenals de nodige oogbeweging bij directe waarneming en kan men een groter gebied binnen hetzelfde tijdsbestek analyseren (20).

4.1.2. Snelheid

De snelheid waarmee de waarnemer de dieren moet onderscheiden en tellen voor een accurate telling dient maximaal 3 dieren per seconde te bedragen. Vereist zijn een regelmatige spreiding en een maximale groepsgrootte van ongeveer 100 dieren. Bij grotere groepen is fotografie een oplossing: de moeilijkheid van het tellen blijft gehandhaafd doch men heeft er, door het bezit van een permanente 'getuige', meer tijd voor (45). Het zicht neemt lineair af bij verhoging van de vliegsnelheid, daardoor minder tijd beschikbaar heeft voor locatie, herkenning en telling van de objecten en door vermoeidheid, doordat men zijn ogen meer moet bewegen. Algemeen handhaaft men kruissnelheden van ongeveer 130-180 km per uur (20, 21, 37, 45, 150)

4.1.3. Strookbreedte

Vergroting van de strookbreedte heeft tot gevolg dat de afstand tussen de waarnemer en het dier groter wordt, de tijd beschikbaar voor locatie, herkenning en telling afneemt, de mate waarin het oog moet bewegen om de strook te doorzoeken toeneemt en het gemiddelde aantal verduisterende objecten eveneens toeneemt. Naast het bewust verbreden van het transect kan dit ook geschieden door hoger te vliegen en/of het slagzij maken van het vliegtuig. De waargenomen dichtheid neemt lineair af bij verbreding van het transect (20, 21, 116).

4.1.4. Apparatuur; waarnemers

De grootste bron van fouten bij tellingen ligt bij de waarnemers. Men kan deze afwijking reduceren door goede training en selectie van de waarnemers, door de lengte van de telperiode te beperken en door tegelijkertijd met het tellen van dieren habitatparameters te laten vastleggen, hoewel sommige proeven uitwijzen dat het inzetten van verschillende teams piloten of waarnemers bij tellingen vanuit de lucht nauwelijks tot verschillen leidt. Verder zijn bij tellingen vanuit de lucht comfort in de cabine en storing door geluid en vibratie belangrijke beïnvloedende factoren. Een volle blaas beïnvloedt eveneens het waarnemingsvermogen! (42, 48, 89).

Het merendeel van de telfouten in een telproces wordt veroorzaakt door de limiet van het aantal waarnemingen per tijdseenheid, waardoor men brede stroken en grote

vlieghoogten in het algemeen dient te vermijden (115, 116).

Interpretatieafwijkingen door de waarnemer treft men ook aan bij keuteltellingen: perifere keutelgroepen, verspreide groepen, het minimum aantal keutels dat men als één groep definieert enz. (102).

Men dient niet alleen de telmethodiek aan te passen aan de omstandigheden doch ook de te gebruiken apparatuur. Zo levert een thermografische detector met een indium-antimonide-element in de zomer betere resultaten dan het tijdens de winter aan te raden cadmium-telluride-element (46). Toch geeft deze techniek nog problemen bij pooldieren. Een trimetaal-detector (kwik-antimonide-telluride) gaf de beste resultaten (16).

Om faunaonderzoekers zo weinig mogelijk tijd te laten verliezen bij verwerking van de veldgegevens wordt gepleit voor geavanceerde telformulieren: men dient de gegevens in het veld direct op ponskaarten aan te brengen, zodat deze voor verwerking direct in de computer kunnen (112).

4.2. Omstandighedengebonden factoren

4.2.1. Vegetatie, habitat

Zowel abiotische factoren zoals hoogte, hellingsgradiënt, stralingsindex, weertype en bodemtype, als biotische factoren zoals percentage van de grondbedekking, aard van de vegetatie en dichtheid van struiken, bepalen de verdeling van dieren over een gebied. Staatsbosgebieden zijn meestal ingedeeld in beheerseenheden gebaseerd op waterafvoergebieden of andere fysische eenheden. Binnen een afvoergebied bepalen de verschillende eigenschappen van de habitat de verdeling van de dieren; topografie, hoogte, type en kwaliteit van het voedsel enz. In ieder gebied zijn één of meer van deze eigenschappen dominant, waardoor we de verdeling van de dieren kunnen classificeren naar strata zoals bos, struiken, alpien grasland; vallei, gebergte; laag, middellaag en hoog bos; schaduw/zon-aspecten; combinaties van vegetatietypen (4, 7). De invloed van de vegetatie op tellingen is groot, niet alleen doordat dieren een voorkeur voor een bepaald type en een bepaalde dichtheid vertonen (4, 11, 87), doch ook doordat de dichtheid van de vegetatie omgekeerd evenredig is met de accuratesse van de telling, zowel voor tellingen vanuit de lucht en zichttellingen vanaf de grond als voor keutel- of sporentellingen (102, 116, 129). De aanwezigheid van dichte vegetatie zou niet zozeer de accuratesse beïnvloeden en tot onderschattingen leiden, doch eerder de telsnelheid doen dalen (150). Bij toepassing van infrarood-detectie werkt de vegetatie als een scherm voor natuurlijke infrarood-straling zodat men dieren mist, ook al is het thermisch con-

trast van het dier met zijn achtergrond groot genoeg. Men dient deze techniek dan ook bij voorkeur toe te passen in de winterperiode, wanneer de vegetatie minder dik is, of bij relatief open gebieden (19, 145). Ideaal voor visuele tellingen zijn vlakke terreintypen met open vegetatievormen (33, 80, 84, 133). De voorkeur van dieren wordt niet alleen bepaald door soort en dichtheid van de vegetatie doch ook door de relatie bodem-landvorm-vegetatie (biotoop). Zo vertonen konijnen een zeer significante voorkeur voor alpien grasland en droge prairies boven beboste gebieden of vochtige prairies. Moerasachtige gebieden zijn het minst populair (81, 86, 98). Fysische eigenschappen van de omgeving, zoals belichting, schaduw, contrast dier-omgeving en dichtheid van het wegennet, beïnvloeden eveneens zowel de waarneming als de verdeling van de dieren (2, 45).

4.2.2. Weersomstandigheden

Weersomstandigheden beïnvloeden de telresultaten o.a. door afname van de zichtbaarheid bij tellingen vanuit de lucht met name door regen, mist, bewolking of door sneeuw. De beste tellingen van elanden en herten worden verricht kort na zware sneeuwval tijdens strenge winters (bij milde winters heeft men te maken met dichte, verhullende vegetaties) (42, 45, 80, 84). De windsnelheid beïnvloedt omgekeerd evenredig het aantal getelde dieren zoals blijkt uit tellingen van beren in Alaska (38). Bovendien varieert de breedte van de strook doordat het vliegtuig door de wind slagzij maakt (106). Strenge winters, erosie en overstromingen leiden tot een afname van het aantal in gebruik zijnde ingangen van konijnholen zonder dat daarbij de populatie hoeft af te nemen. Populatiebepalingen gebaseerd op het aantal in gebruik zijnde ingangen zijn van weinig waarde wanneer ze verricht zijn in periodes met slecht weer (98). Bij populatiebepalingen door middel van keuteltellingen dient men rekening te houden met wegspoeling, verspreiding en desintegratie van keutelgroepen door o.a. zware regens. Dit effect is des te sterker waar men te maken heeft met spaarzame vegetatie en steile hellingen (6, 102, 148). Daar weersveranderingen invloed hebben op de temperatuur van dier en achtergrond, leidt dit tot variaties bij thermografische detectie. Simulaties met geprepareerde hertevachten toonden aan dat na 2 minuten beschaduwing de effectieve stralingstemperatuur met ca. 18°C afnam. Na weghalen van de beschaduwing nam deze temperatuur binnen 2 minuten weer de oude waarde aan. Infrarood-detectie dient bij voorkeur bij uniforme zonnestraling plaats te vinden (111, 145).

4.2.3. Seizoen, tijdstip van de dag

Goede tellingen vereisen voldoende licht, d.w.z. zonneshijn en weinig bewolking. De invloed van de belichting hangt echter sterk af van het kleurcontrast van het

dier met zijn achtergrond. Het tijdstip van de dag is niet alleen direct gecorreleerd met de lichtintensiteit doch ook met de activiteitspieken van het dier, die op hun beurt samenhangen met b.v. de beschikbaarheid van de prooi bij vossen en beren. Meestal worden directe tellingen vroeg in de ochtend en in de namiddag verricht (1, 21, 38, 78, 80, 116, 150). Voor goede infrarood-detectie is bepaling van het juiste tijdstip eveneens van groot belang. De meest succesvolle metingen zijn die welke verricht zijn aan het eind van de dag. 's Ochtends is de temperatuur laag, waardoor het thermisch contrast tussen dier en achtergrond gering is. Bovendien kampt men dan, vanwege de hoge relatieve vochtigheid, met mist. Indium-antimonide-detectors (golflengte 3-5 μm) zijn het meest geschikt voor metingen gedurende de zomer. De achtergrond is dan warm door de zonnestraling en het dier heeft een hogere stralingstemperatuur dan de achtergrond. Door de dunne zomervacht vindt een optimale uitstraling plaats. De kwik-cadmium-telluride-detector (golflengte 3-14 μm) is gevoeliger voor kleinere temperatuurverschillen en kan daarom worden toegepast gedurende de winter, wanneer de dikke vacht goede uitstraling belet en de stralingstemperatuur van het dier die van de achtergrond benadert (19, 46). Tellingen van bruine beren (*Ursus arctos*) vanuit de lucht in Alaska, verricht op verschillende dagen en in verschillende seizoenen, brachten grote verschillen aan het licht (38).

Tellingen van het Hanglu-hert in India geschieden in februari, wanneer de dieren door de sneeuw naar één plaats worden gedreven. In andere seizoenen heeft men te kampen met veel migraties door plotselinge weersveranderingen (57).

Radiografische experimenten bij ijsberen in Alaska zijn beperkt tot het voorjaar, wanneer de duisternis van de donkere poolwinter voorbij is, en voordat het zeeijs zich van de noordkust terugtrekt (5).

Bij rendieren bleken tellingen in juli gunstig, doordat de dieren dan in de rui zijn en daardoor goed te onderscheiden zijn van hun omgeving (44).

4.3. Gedragsgebonden factoren

Het dierlijk gedrag, als sociaal aspect of als reactie op de eigenschappen van de fysische habitat of beide, bepaalt de verdeling van dieren in de ruimte. Indien sociale aspecten domineren zullen niet-willekeurige verdelingen uniform over de omgeving verschijnen (88). Veelal worden uitkomsten van tellingen erg beïnvloed door verstrooiing. Zo vertonen b.v. kariboes, wildebeesten en olifanten seizoensmatige migraties en vallen bij herten in het voorjaar kudden uiteen. Tellingen vanuit de lucht zijn in deze gevallen aan te bevelen (90, 92, 115, 122, 126).

Kuddevorming leidt tot grote onnauwkeurigheden bij tellingen wanneer men steekproefsgewijs telt. Valt een kudde b.v. in een transect dat 20% van het totale gebied beslaat, dan valt de schatting viermaal te hoog uit; valt hij buiten het transect, dan is de schatting nul. Hoe meer de populatie de neiging tot groepsvorming vertoont, des te groter dient de steekproef te zijn (115). Het vluchtgedrag van dieren zal er in het algemeen toe leiden dat de populatieschatting een onderschatting is. De meeste dieren hebben de neiging de waarnemer te mijden, waardoor de vluchtafstand vaak groter is dan de zichtafstand. Het vormen van grote concentraties door hazen en hun opschrikken in hele groepen leidt ook tot veel fouten (45, 53, 120). Factoren als prooiactiviteit (vossen), voorkeur voor bepaalde vegetatietypen (o.a. bij herten) en het verschil in defecatiesnelheid bij herten tussen mannelijke en vrouwelijke individuen dient men in te calculeren bij populatietellingen. Aangezien het hier vaak om meetbare invloeden gaat valt hierop te corrigeren (1, 4, 39), dit in tegenstelling tot het gebruik maken van meer ingangen door toename van het groepsterritorium door een gereduceerde konijnenpopulatie (98).

4.4. Invloeden van de steekproefmethode; statistische toetsen

Bij een vergelijking van steekproeftellingen met 'complete' tellingen blijkt dat de eerste goedkoper, minder bewerkelijk en sneller zijn, een grotere dekking hebben en onder exactere condities kunnen worden uitgevoerd. Uitzonderingen hierop vormen tellingen van dieren die sterke kuddevorming, seizoensgebonden verdelingsveranderingen of sterk migratorisch gedrag vertonen (52, 115). Afwijkingen in de uiteindelijke populatieschatting ontstaan door fouten bij de steekproefopstelling, fouten bij het tellen in engere zin en fouten bij het bepalen van de eindschatting uit de steekproefresultaten. Fouten van de eerste soort - foutieve steekproefmethode - zouden niet mogen voorkomen; in elk geval kan men hierop corrigeren (65). Statistische frequentiemodellen hebben hun beperkingen wanneer ze worden toegepast op dierpopulaties. De gegevens passen vaak in meer dan één theoretisch model. Bovendien kunnen dezelfde verdelingen vaak ontstaan uit verschillende mathematische en biologische modellen. Normale en Poisson-verdelingen b.v. worden toegepast bij veronderstelling van willekeurige verdelingen: de normale verdeling wanneer de tellingen hoog zijn, de Poisson-verdeling wanneer de tellingen laag zijn. Er wordt in de natuur nauwelijks voldaan aan de eisen van deze steekproeftoetsen, namelijk dat ieder individu eenzelfde kans van voorkomen heeft in de steekproefeenheid, dat iedere steekproefeenheid eenzelfde kans heeft een individu te bevatten en dat de

aanwezigheid van het ene individu in de steekproefeenheid die van andere individuen niet beïnvloedt (12, 32, 88). De aan- en afwezigheidssteekproef bij keuteltellingen voorziet alleen in betrouwbare dichtheidsschattingen bij willekeurig verdeelde populaties. Bij niet-willekeurig verdeelde, in groepen levende populaties is de afwijking groter naarmate de groepsvorming groter is (7). De grootte van de steekproefeenheden bepaalt in sterke mate de nauwkeurigheid. Zo worden bij keuteltellingen bij grote terreinen keutels gemist of verzamelingen van groepen gedefinieerd als één groep, terwijl bij kleine terreinen de neiging bestaat om enkele keutels als een groep te beschouwen en men bovendien eerder het probleem heeft van het al dan niet betrekken van perifere keutelgroepen in de steekproef (6, 134). Ook bij directe zichttellingen neemt bij grotere eenheden de variantie af, evenals de mate waarin de populatie wordt overschat (120, 145).

5. CONCLUSIE

Welke telmethode men ook toepast, altijd zal men geconfronteerd worden met afwijkingen en meestal zullen dit onderschattingen zijn. Het is niet zo dat één methode de beste resultaten oplevert. Iedere techniek heeft onder bepaalde omstandigheden - kuddevorming, migratorisch gedrag, lage populatiedichtheden, dichte vegetatie, achtergrond enz. - voordelen boven andere. Tellingen vanuit de lucht blijken in het algemeen tot grotere onderschattingen te leiden dan tellingen vanaf de grond; vanuit oogpunt van efficiëntie zijn de eerste echter te prefereren. Evenzo is dit het geval bij sterk migrerende of niet willekeurig over het gebied verdeelde dieren. Bij sterke kuddevorming biedt het maken van foto's vanuit de lucht een goede mogelijkheid tot accuraat tellen (zgn. vaste 'getuige'). Tenzij men dieren met sterk migratorisch gedrag wil tellen (b.v. wildebeesten), hebben steekproeftellingen de voorkeur boven totale tellingen, daar men onder exactere condities kan werken en gemakkelijker op afwijkingen kan corrigeren.

Tellingen d.m.v. merken met halsbanden, oormerken of zenders worden met name toegepast bij kleine, bewegelijke dieren die een deel van de tijd onder de grond leven, of 's nachts actief zijn; vaak leveren ze echter niet meer op dan gegevens over de 'trend' en de verspreiding van de populatie over het gebied. Werkelijk accurate populatiebepalingen zijn bewerkelijk en duur: men dient meerdere technieken tegelijk toe te passen en genoeg waarnemers in te zetten. Bij niet te grote gebieden leveren drijfjachtellingen, met voldoende mankracht uitgevoerd, zeer nauwkeurige resultaten op.

LITERATUURLIJST

1. Ables, E.D. Activity studies of red foxes in southern Wisconsin. *Journal of Wildlife Management* 33(1969)1: 145-153.
2. Alkon, P.U. Effect of type of road on summer roadside counts of cottontails. *New York Fish and Game Journal* 16(1969)1: 111-118.
3. Andersen, J. Biology and management of roe-deer in Denmark. *La Terre et la Vie* 1(1961): 41-53.
4. Anderson, A.E., D.E. Medin and D.C. Bowden. Mule deer fecal group counts related to site factors on winter range. *Journal of Range Management* 25(1972)1: 66-68.
5. Baldwin, H.A. Long-range radio tracking of sea turtles and polar bear-instrumentation and preliminary results. *NASA Special Publication* 262(1972): 19-37.
6. Batcheler, C.L. Development of distance method for deer census from pellet groups. *Journal of Wildlife Management* 39(1975)4: 641-652.
7. Bell, D.J. The mechanics and analysis of faecal pellet counts for deer census in New Zealand. *New Zealand Forest Service, Forest Research Institute, Forestry Report* (1973) no 124 (unpublished).
8. Berge, F. Takserings-metoder for rådyr, *Capreolus capreolus* (L.). *Meddelelser fra Statens Viltundersøkelser* 2(1969)30: 3-45.
9. Bergerud, A.T. and F. Manuel. Aerial census of moose in central Newfoundland. *Journal of Wildlife Management* 33(1969)4: 910-916.
10. Berns, V.D. and R.J. Hensel. Radio tracking brown bears on Kodiak Island. *IUCN Publications new series* 23(1972): 19-25.
11. Blymyer, J. and H.S. Mosby. Deer utilization of clear cuts in southwestern Virginia USA. *Southern Journal of Applied Forestry* 1(1977)3: 10-13.
12. Bowden, D.C., A.E. Anderson and D.E. Medin. Frequency distributions of mule deer fecal group counts. *Journal of Wildlife Management* 33(1969)4: 895-905.
13. Boyd, R.J. and J.F. Lipscomb. An evaluation of yearling bull elk hunting restrictions in Colorado USA. *Wildlife Society Bulletin* 4(1976)1: 3-10.
14. Brady, J.R. and M.R. Pelton. An evaluation of some cottontail rabbit marking techniques. *Journal of the Tennessee Academy of Science* 51(1976)3: 89-90.
15. Bray, R.P. and A.A.G. Thomas. The pheasant study bag record 1967-1968. *Annual Report of the Game Research Association* 8(1968): 21-25.
16. Brooks, J.W. Infra-red scanning for polar bear. *IUCN Publications new series* 23(1972): 138-141.
17. Bruemmer, F. In the tracks of the polar bear. *Animals London* 12(1969)2: 66-69.
18. Buechner, H.K., I.O. Buss and H.F. Bryan. Censusing elk from airplane in the Blue Mountains of Washington. *Journal of Wildlife Management* 15(1951)1: 81-87.
19. Burkhalter, R. and C. Requirand. Détection des grands animaux en zone forestière par thermographie à basse altitude. *Revue Photo-interprétation* (1977)5: 15-28.
20. Caughly, G. Bias in aerial survey. *Journal of Wildlife Management* 38(1974)4: 921-932.
21. Caughly, G., R. Sinclair and D. Scottkennis. Experiments in aerial survey. *Journal of Wildlife Management* 40(1976)2: 290-300.
22. Craighead, J.J., M.G. Hornocker, M.W. Shoemith and R.I. Ellis. A marking technique for elk. *Journal of Wildlife Management* 33(1969)4: 906-909.
23. Crête, M. Estimation of winter mortality of deer in Quebec. *The Canadian Field-Naturalist* 90(1976)4: 397-403.
24. Croon, G.W., D.R. MacCullough, C.E. Olson jr. and L.M. Queal. Infra-red scanning techniques for big game censusing. *Journal of Wildlife Management* 32(1968)4: 751-759.
25. Dauphiné, T.C. jr., F.W. Anderka, C.A. Drolet and D.T. McIlveen. Distribution and movements of marked caribou in Ungava, June 1973 to 1974. *Canadian Wildlife Service Progress Notes* 46(1975): 1-19.
26. Downing, R.L. and B.S. McGinnes. Capturing and marking white-tailed deer fawns. *Journal of Wildlife Management* 33(1969)3: 711-714.

27. Dragoev, P. On the population of the rock partridge *Alectorius graeca* in Bulgaria and methods of census. *Acta Ornithologica* (Warsaw) 14(1974)6: 251-255.
28. Drolet, C.A. and F.W. Anderka. Distribution and movements of marked caribou in Ungava Canada, July 1974 to July 1975. *Canadian Wildlife Service Progress Notes* 77(1977): 1-14.
29. Dzieciolowski, R. Estimating ungulate numbers in a forest by track counts. *Acta Theriologica* 21(1976)15: 217-222.
30. Dzieciolowski, R. Roe deer census by pellet-group counts. *Acta Theriologica* 21(1976)26: 351-358.
31. Eberhardt, L. and R.C. van Etten. Evaluation of the pellet-group count as a deer census method. *Journal of Wildlife Management* 20(1956)1: 70-74.
32. Eberhardt, L.L. A preliminary appraisal of line transects. *Journal of Wildlife Management* 32(1968)1: 82-88.
33. Edwards, R.Y. Comparison of aerial and ground census of moose. *Journal of Wildlife Management* 18(1954)4: 403-404.
34. Eiberle, K. Vom Iltis (*Mustela putorius*) in der Schweiz. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 120(1969)2: 99-107.
35. Elgmork, K., O. Brekke and R. Selboe. Pålitelighet av meldinger om spor og sportegn av bjørn fra Vassfartraktene. *Fauna* (Oslo) 29(1976)1: 45-50.
36. Eltringham, S.K. and J.E.C. Flux. Night counts of hares and other animals in East Africa. *East African Wildlife Journal* 9(1971)1: 67-72.
37. Eltringham, S.K. A test of the counting of elephants from the air. *East African Wildlife Journal* 10(1972)4: 299-306.
38. Erickson, A.W. and D.B. Siniff. A statistical evaluation of factors influencing aerial survey results on brown bears. *Transactions of the 28th North American Wildlife and Natural Resources Conference* (1963): 391-409.
39. Franzmann, A.W., P.D. Arneson and J.L. Oldemeyer. Daily winter pellet groups and beds of Alaskan moose. *Journal of Wildlife Management* 40(1976)2: 374-375.
40. Funk, H.D. Upland game bird investigations. *Colorado Game, Fish and Parks Department Game Research Review* (1969-1970): 1-7.
41. Gerell, R. Activity patterns of the mink *Mustela vison* in southern Sweden. *Oikos* 20(1969)2: 451-460.
42. Gilbert, P.F. and J.R. Grieb. Comparison of aerial and ground deer counts in Colorado. *Journal of Wildlife Management* 21(1957)1: 33-37.
43. Goddard, J. Movements of moose in a heavily hunted area of Ontario. *Journal of Wildlife Management* 34(1970)2: 439-445.
44. Gossow, H. and S.R. Thorbjørnsen. Air and ground survey of rein deer in Nordenskjöld Land and Sabine Land Spitsbergen. *Norsk Polarinstittutt Arbok* (1972-1974): 83-88.
45. Graham, A. and R. Bell. Factors influencing the countability of animals. *East African Agricultural and Forestry Journal spec. iss.* 34(1969): 38-43.
46. Graves, H.B., E.D. Ellis and W.M. Knuth. Censusing white-tailed deer by airborne thermal infra-red imagery. *Journal of Wildlife Management* 36(1972)3: 875-884.
47. Grieb, J.R., R.J. Boyd, M.C. Goghill, R.B. Gill, D.F. Gordon and E.J. Prenzlouw. Deer elk investigations. *Colorado Game, Fish and Parks Department Game Research Review* (1967-1968): 12-19.
48. Gwyne, M.D. and H. Grosze. The concept and practice of ecological monitoring over large areas of land: the Systematic Reconnaissance Flight (SRF). Paper presented at the International Symposium on Wildlife Management in Savanna Woodland. University of Ibadan, Nigeria, September 23-25 1975.
49. Haglund, B. Winter habits of the bear *Ursus arctos* and the wolf *Canis lupus* as revealed by tracking in the snow. *Viltrevy* 5(1968)6: 217-361.
50. Hawkins, R.E. and G.G. Montgomery. Population dynamics of the deer herd in Western Pope Country, Illinois. *Transactions of the Illinois State Academy of Science* 62(1969)2: 135-140.
51. Hawkins, R.E. and W.D. Klimstra. A preliminary study of the social organization of white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management* 34(1970)2: 407-419.

- 30 -
52. Hawn, L.J. and L.A. Ryel. Michigan deer harvest estimates sample surveys versus a complete count. *Journal of Wildlife Management* 33(1969)4: 871-880.
 53. Hayne, D.W. An examination of the strip census method for estimating animal population. *Journal of Wildlife Management* 13(1949)2: 145-157.
 54. Hedlund, J.D. Tagging mule deer fawns in south central Washington 1969-1974. *Northwest Science* 49(1975)3: 153-157.
 55. Hempenius, S.A. Teledetectie: hoe ver en hoe fijn. Openbare les uitgesproken bij de aanvaarding van het ambt van bijzonder hoogleraar in de teledetectie aan de Landbouwhogeschool te Wageningen, november 1978. Landbouwhogeschool-fonds.
 56. Hensel, R.J., W.A. Troyer and A.W. Erickson. Reproduction in the female brown bear. *Journal of Wildlife Management* 33(1969)2: 357-365.
 57. Holloway, C. The Hangul in dachigam: a census. *Oryx* 10(1970)6: 373-382.
 58. Howard, V.W. jr. Construction of radio transmitters and radio tracking white-tailed deer. *The Murrelet* 50(1969)2: 26.
 59. Huband, P. The farmland habitat survey 1968. *Annual Report of the Game Research Association* 8(1968): 18-20.
 60. Hubert, G.F. jr., G.L. Storm, R.L. Phillips and R.D. Andrews. Ear tag loss in red foxes. *Journal of Wildlife Management* 40(1976)1: 164-167.
 61. Hunter, V.E., N.J. Papez, A.L. Lesperance and P.T. Tueller. Development of techniques for nutritional evaluation of big game populations. *Journal of Animal Science* 33(1971)1: 244.
 62. Ito, T. Ecological studies on the Japanese deer *cervus-nippon-centralis* on Kinkazan Japan II. Census and herd size. *Bulletin of the Marine Biological Station of Asamushi* 13(1968)2: 139-149.
 63. Jensen, B. Preliminary results from the marking of foxes (*Vulpes-vulpes*) in Denmark. *Danish Review of Game Biology* 5(1968)4: 3-8.
 64. Jolly, G.M. Sampling methods for aerial censuses of wildlife populations. *East African Agricultural Forestry Journal spec. iss.* 34(1969):46-49.
 65. Jolly, G.M. The treatment of errors in aerial counts of wildlife populations. *East African Agricultural Forestry Journal spec. iss.* 34(1969): 50-55.
 66. Jonkel, C. Polar bear research in Canada. *Canadian Wildlife Service Progress Notes* 13(1969): 1-8.
 67. King, C.M. and R.L. Edgar. Techniques for trapping and tracking stoats (*Mustela-erminea*). A review and a new system. *New Zealand Journal of Zoology* 4(1977)2: 193-212.
 68. King, D.R. Estimates of the white-tailed deer population and mortality in central Ontario 1970-1972. *The Canadian Field-Naturalist* 90(1976)1: 29-36.
 69. Kjos, C.G. and G.G. Montgomery. Daytime locations and bedsites of white-tailed deer fawns. *Transactions of the Illinois State Academy of Science* 62(1969)2: 117-119.
 70. Kleymann, M. and E. Schneider. Zur Alterbestimmung beim Feldhasen (*Lepus europaeus* Pallas). *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* 20(1974)4: 209-212.
 71. Larsen, T. Isbjørnundersøkelser og isbjørnmerking på Svalbard sommern 1966. *Fauna (Oslo)* 19(1966)4: 173-182.
 72. Larsen, T. Recovery of polar bears marked in Svalbard. *Norsk Polarinstittutt Arbok* (1967-1969): 237-238.
 73. Larsen, T. Polar bear investigations in Svalbard 1968 to 1969. A progress report part 3. *Norsk Polarinstittutt Arbok* (1969-1970): 94-100.
 74. Larsen, T. Polar bear research in Spitsbergen. *Oryx* 10(1970)6: 368-375.
 75. Larsen, T. Capturing, handling, and marking polar bears in Svalbard. *Journal of Wildlife Management* 35(1971)1: 27-36.
 76. Larsen, T. Air and ship census of polar bears in Svalbard (Spitsbergen). *Journal of Wildlife Management* 36(1972)2: 562-570.
 77. Larsen, T. Polar bear den surveys in Svalbard in 1972. *Norsk Polarinstittutt Arbok* (1972-1974): 73-82.
 78. Larsen, T. Counts and population estimates of Svalbard reindeer (*Rangifer tarandus platyrhynchus*) in Nordaustlandet, Svalbard in 1974 and 1976. *Norsk Polarinstittutt Arbok* (1976-1977): 243-248.

- 57 -
79. Leeuwenberg, F.J. Faunabeheer in de praktijk. Feiten en cijfers over de regulering van edelhert, wild zwijn, ree, muskus- en beverrat. Ministerie van Landbouw en Visserij, Den Haag, april 1979.
 80. Leresche, R.E. and R.A. Rausch. Accuracy and precision of aerial moose censusing. *Journal of Wildlife Management* 38(1974)2: 175-182.
 81. Lesel, R. Essai d'estimation de la population d'*Oryctolagus cuniculus* sur la peninsule courbet (Iles Kerguelen). *Mammalia* 32(1968)4: 612-620.
 82. Lewis, J.C. and J.W. Farrar. An attempt to use the Leslie census method on deer. *Journal of Wildlife Management* 32(1968)4: 760-764.
 83. Lindzey, J.S. Status of black bears indicated by 1973 kill. *Science in Agriculture* 22(1974)1: 7.
 84. Lovaas, A.L., Egan, J.L. and R.R. Knight. Aerial counting of two Montana elk herds. *Journal of Wildlife Management* 30(1966)2: 364-369.
 85. Marcstrom, V. Tagging studies on red fox (*Vulpes-vulpes*) in Sweden. *Viltrevy* 5(1968)4: 103-117.
 86. Martin, J.T. and J. Zickefoose. The effectiveness of aerial survey for determining the distribution of rabbit warrens in a semiarid environment. *Australian Wildlife Research* 3(1976)1: 79-84.
 87. McCaffery, K.R. Deer trail counts as an index to populations and habitat use. *Journal of Wildlife Management* 40(1976)2: 308-316.
 88. McConnel, B.R. and J.G. Smith. Frequency distributions of deer and elk pellet groups. *Journal of Wildlife Management* 34(1970)1: 29-36.
 89. Mence, A.J. Psychological problems of conducting aerial censuses from light aircraft. *East African Agricultural and Forestry Journal spec. iss.* 34(1969): 44-45.
 90. Miller, F.L., R.H. Russell and D.R. Urquhart. Preliminary surveys of Peary caribou and muskoxen on Melville Eglinton and Byam Martin Islands, northwest-territories 1972. *Canadian Wildlife Service Progress Notes* 33(1973): 1-9.
 91. Miller, F.L. and R.H. Russell. Aerial surveys of Peary caribou and muskoxen on western Queen-Elizabeth Islands northwest-territories 1973. *Canadian Wildlife Service Progress Notes* 40(1974): 1-18.
 92. Miller, F.L., F.W. Anderka, C. Vithayasai and R.L. McClure. Distribution movements and socialization of barren ground caribou radio tracked on their calving and post-calving areas. *Biological Paper of the University of Alaska Special Report* 1(1975): 423-435.
 93. Miller, F.L. and R.H. Russell. Aerial surveys of Peary caribou and muskoxen on Bathurst Island northwest-territories, 1973 and 1974. *Canadian Wildlife Service Progress Notes* 44(1975): 1-7.
 94. Miller, F.L., R.H. Russell and A. Gunn. Inter island movements of Peary caribou (*Rangifer-tarandus-Pearyi*) on western Queen-Elizabeth Islands, arctic Canada. *Canadian Journal of Zoology* 55(1977)6: 1029-1037.
 95. Mitchell, B. The potential output of meat as estimated from natural and park populations of red deer, p. 16-27. In: Bannerman, M.M. and K.L. Blaxter (Eds), *The husbanding of red deer*. 79 pp. The Rowett Research Institute, Bucksburn, Aberdeen, 1969.
 96. Monson, R.A., W.B. Stone and E. Parks. Aging red foxes (*Vulpes-fulva*) by counting the annular cementum rings of their teeth. *New York Fish and Game Journal* 20(1973)1: 54-61.
 97. Myers, J.E. The ecology of the wild-trapped and transplanted ring-necked pheasant near Center-Hall Pennsylvania. *Transactions of the 35th North American Wildlife and Natural Resources Conference* (1970): 216-220.
 98. Myers, K., B.S. Parker and J.D. Dunsmore. Changes in numbers of rabbits and their burrows in a subalpine environment in southeastern New-South-Wales. *Australian Wildlife Research* 2(1975)2: 121-133.
 99. Myrberget, S., B. Groven and R. Myhre. Jervesporinger i Jotunheimen. *Fauna (Oslo)* 22(1969)4: 237-252.
 100. Myrberget, S. Merking av rådyr i Norge. *Fauna (Oslo)* 26(1973)2: 96-101.
 101. Myrberget, S. Merking av hare i Norge. *Fauna (Oslo)* 28(1975)1: 44-46.

102. Neff, D.J. The pellet-group count technique for big game trend, census and distribution: a review. *Journal of Wildlife Management* 32(1968)3: 597-614.
103. Nicht, M. Ein Beitrag zum Vorkommen des Steinmarders, *Martes foina* (Erxleben, 1770), in der Groszstadt (Magdeburg). *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* 15(1969)1: 1-6.
104. Norderhaug, M. Investigation of the Svalbard rein deer (*Rangifer-tarandus-platyrhynchus*) in Barentsoya and Edgeøya, summer 1969. *Norsk Polarinstitutt Arbok* (1969-1970): 70-79.
105. Northcott, T. Long distance movement of an arctic fox in Newfoundland. *The Canadian Field-Naturalist* 89(1975)4: 464-465.
106. Norton-Griffiths, M. Counting the Serengeti migratory wildebeest using two stage sampling. *East African Wildlife Journal* 11(1973)2: 135-149.
107. Nowosad, R.F. Reindeer survival in the Mackenzie delta herd birth to four months. *Biological Paper of the University of Alaska Special Report* 1(1975): 199-208.
108. Olver, C.H. Aerial census data to manage a moose herd. *Ontario Fish and Wildlife Review* 7(1968)3/4: 2-10.
109. Ozoga, J.J. Some longevity records for female white-tailed deer in northern Michigan. *Journal of Wildlife Management* 33(1969)4: 1027-1028.
110. Parker, H.D. jr. and R.S. Driscoll. An experiment in deer detection by thermal scanning. *Journal of Range Management* 25(1972)6: 480-481.
111. Parker, H.D. jr. and J.C. Harlan. Solar radiation affects radiant temperatures of a deer surface. *USDA Forest Service Research Note RM 215(1972): 1-4.*
112. Patton, D.R. and W.B. Casner. Port-a-punch recording and computer summarization of pellet count data. *USDA Forest Service Research Note RM 170(1970): 1-7.*
113. Patton, D.R., D.W. Beaty and R.H. Smith. Solar panels an energy source for radio transmitters on wildlife. *Journal of Wildlife Management* 37(1973)2: 236-238.
114. Payne, N.F. Unusual movements of Newfoundland black bears. *Journal of Wildlife Management* 39(1975)4: 812-813.
115. Pennycuik, C.J. Methods of using light aircraft in wildlife biology. *East African Agricultural and Forestry Journal spec. iss.* 34(1969): 24-29.
116. Pennycuik, C.J. and D. Western. An investigation of some sources of bias in aerial transect sampling of large mammal populations. *East African Wildlife Journal* 10(1972)3: 175-191.
117. Pielowski, Z. Length of life of the hare. *Acta Theriologica* 16(1971)6: 1-7.
118. Pillai, R.S. and B.H. Hingorani. A population census of Chital or spotted deer *Axis-axis*, and some other wild animals in Dehra Dun forest division, Uttar Pradesh, India. *Records of the Zoological Survey of India* 62(1970)3/4: 227-238.
119. Pucek, Z., B. Bobek, L. Labudzki, L. Milkowski, K. Morow and A. Tomek. Estimates of density and number of ungulates. *Polish Ecological Studies* 1(1975)2: 121-136.
120. Rajska, E. Estimation of European hare population density depending on the width of the assessment belt. *Acta Theriologica* 13(1968)3: 35-53.
121. Robin, K. Einfang und Sichtmarkierung von Rehen (*Capreolus capreolus* L.) im Revier Grabst-Ost im St. Galler Rheintal, Schweiz. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* 19(1973)1: 2-13.
122. Robin, K. Räumliche Verschiebungen von markierten Rehen (*Capreolus capreolus* L.) in einem voralpinen Gebiet in der Ostschweiz. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* 21(1975): 145-163.
123. Robinette, W.L., R.B. Ferguson and J.S. Gashwiler. Problems in the use of deer pellet group counts. *Transactions of the 23th North American Wildlife Conference* (1958): 411-425.
124. Roussel, Y.E. and C. Pichette. Comparison of techniques used to restrain and mark moose. *Journal of Wildlife Management* 38(1974)4: 783-788.
125. Sargeant, A.B., W.K. Pfeifer and S.H. Allen. A spring aerial census of red foxes in North-Dakota. *Journal of Wildlife Management* 39(1975)1: 30-39.
126. Sauer, P.R., S.L. Free and S.D. Browne. Movement of tagged black bears in the Adirondacks. *New York Fish and Game Journal* 16(1969)2: 205-223.

127. Scheufler, H. UV-Fotografie und Eisbärenzählung. *Biologische Rundschau* 13(1975)4: 244.
128. Schladweiler, J.L. and G.L. Storm. Den use by mink. *Journal of Wildlife Management* 33(1969)4: 1025-1026.
129. Seidensticker, J. Ungulate populations in Chitawan Valley Nepal. *Biological Conservation* 10(1976)3: 183-210.
130. Severinghaus, C.W. and P.R. Sauer. Estimated area of deer habitat in New-York State. *New York Fish and Game Journal* 16(1969)2: 129-135.
131. Shope, W.K. and J.S. Lindzey. Deer herd management related to crop damage. *Science in Agriculture* 19(1971)1: 4-5.
132. Sinclair, A.R.E. Long term monitoring of mammal populations in the Serengeti: census of non-migratory ungulates, 1971. *East African Wildlife Journal* 10(1972)4: 287-297.
133. Siniff, D.B. and D.O. Skoog. Aerial censusing of caribou using stratified random sampling. *Journal of Wildlife Management* 28(1964)2: 391-401.
134. Smith, R.H. A comparison of several sizes of circular plots for estimating deer pellet-group density. *Journal of Wildlife Management* 32(1968)3: 585-591.
135. Sparrowe, R.D. and P.F. Springer. Seasonal activity of white-tailed deer in eastern South-Dakota. *Journal of Wildlife Management* 34(1970)2: 420-430.
136. Stoddart, L.C. A telemetric method for detecting jackrabbit mortality. *Journal of Wildlife Management* 34(1970)3: 501-507.
137. Strandgaard, H. Reliability of the Peterson method tested on a roe-deer population. *Journal of Wildlife Management* 31(1967)4: 643-651.
138. Strandgaard, H. Studies on the behaviour of marked roe deer with relation to the regulation of their numbers. *Deer* 2(1971)5: 665-668.
139. Swope, H.M. Deer elk investigations. *Colorado Department of Game, Fish and Parks Game Research Review (1969-1970)*: 16-22.
140. Szabik, E. Age estimation of roe deer from different hunting grounds of southeastern Poland. *Acta Theriologica* 18(1973)12: 223-236.
141. Talbot, L.M. and D.R.M. Stewart. First wildlife census of the entire Serengeti-Mara region. *East Africa. Journal of Wildlife Management* 28(1964)4: 815-827.
142. Thomas, A.A.G. Pheasant and partridge wing tagging results in the 1967-1968 season. *Game Research Association Annual Report* 8(1968): 45-47.
143. Thomas, D.C., G.R. Parker, J.P. Kelsall and A.G. Loughrey. Population estimates of barren ground caribou on the Canadian mainland from 1955 to 1967. *Canadian Wildlife Service Progress Notes* 3(1968): 1-4.
144. Thomas, D.C. and P.J. Bandy. Accuracy of dental wear age estimates of black-tailed deer. *Journal of Wildlife Management* 39(1975)4: 674-678.
145. Timmermann, H.R. Moose inventory methods, a review. *Le Naturaliste Canadien* 101(1974)3/4: 615-629.
146. Ueckermann, E. and H. Scholz. Beobachtungen zur Haltung von Rotwild (*Cervus elaphus* L.) in einem Eingewöhnungsgehege. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* 20(1974)4: 202-207.
147. Vohs, P.A. jr. and D. Hein. Variation among participants in the count of calls of cock pheasants. *Proceedings of the Iowa Academy of Science* 75(1968): 115-119.
148. Wallmq O.C., A.W. Jackson, T.L. Hailey and R.L. Carlisle. Influence of rain on the count of deer pellet groups. *Journal of Wildlife Management* 26(1962)1: 50-55.
149. Watson, R.M. Aerial photographic methods in censuses of animals. *East African Agricultural and Forestry Journal spec. iss.* 34(1969): 32-37.
150. Watson, R.M., G.H. Freeman and G.M. Jolly. Some indoor experiments to simulate problems in aerial censusing. *East African Agricultural and Forestry Journal spec. iss.* 34(1969): 56-62.
151. Watson, R.M., A.D. Graham and I.S.C. Parker. A census of the large mammals of Loliondo controlled area, Northern Tanzania. *East African Wildlife Journal* 7(1969)1: 43-59.

152. Watson, R.M., G.M. Jolly and A.D. Graham. Two experimental censuses. East African Agricultural and Forestry Journal spec. iss. 34(1969): 60-62.
153. Watson, R.M., I.S.C. Parker and T. Allan. A census of elephant and other large mammals in the Mkomazi region of Northern Tanzania and Southern Kenya. East African Wildlife Journal 7(1969)1: 11-26.
154. Will, G.C. Hunting success on northern Idaho white-tailed deer 1969-1971. Northwest Science 47(1973)4: 250-255.
155. Zarnoch, S.J., R.G. Anthony and G.L. Storm. Computer simulation of population dynamics of red foxes. Transactions of the Northeast Section of the Wildlife Society 31(1974): 183-204.
156. Zarnoch, S.J. and B.J. Turner. A computer simulation model for the study of wolf moose population dynamics. Journal of Environmental Systems 4(1974)1: 39-51.

BIJLAGE

Zoekstrategie

A	B	D	E
census+	hunt+	deer	CC07516 (wildlife management-
sensing	game+	deers	aquatic)
scan	death+	moose+	CC07518 (wildlife management-
scanning	mortal+	alces	terrestrial)
scanned		elk	
label+	C	cervus	
track+	dynam+	capreolus	
count	statist+	wild boar+	
counts	model+	sus scofra	
counted	simulat+	bear	
counting		bears	
estimatt+		ursus	
thermograt+		rabbit+	
IR		hare	
infrared		hares	
infra red		pheasant+	
marking		partridge+	
mark		perdix	
marked		phasianuus	
marks		alectorius	
tagging		fox	
tag		foxes	
tags		canis vulpes	
tagged		alopex lagopus	
		badger+	
		badger+	
		polecat+	
		marten+	
		stoat+	
		ermine+	
		weasel+	
		otter+	
		putorius	
		BC85725 (Cervidae)	
		BC85780 (Mustelidae)	
		BC85790 (Ursidae)	
		BC86040 (Leporidae)	

Logica: (A of B en C) en D en E, hetgeen betekent dat steeds één of meer termen uit de A-groep moeten voorkomen in combinatie met één of meer uit de D- én uit de E-groep of één of meer uit de B-groep met één of meer uit de C-groep én uit de D-groep én uit de E-groep.

Een '+' achter een term duidt op een woord-truncatie, d.w.z. dat achter de laatste letter alle mogelijke andere mogen voorkomen. Men 'vangt' zo b.v. met één zoekterm rabbit+ zowel rabbit als rabbits.

De CC-termen in de D-groep zijn zgn. Biosis 'conceptcodes'; de BC-termen uit de D-groep zijn biosystematische codes. Voor alle zekerheid is, naast het gebruik van deze codes als zoektermen, ook nog gebruik gemaakt van de specifieke diernamen, ook al zouden deze door de taxonomische codes moeten worden gedekt.