

Een modelmatige benadering van de aantalsontwikkeling
bij verschillende beheersscenario's

Knobbelzwanen in Noord- en Zuid-Holland

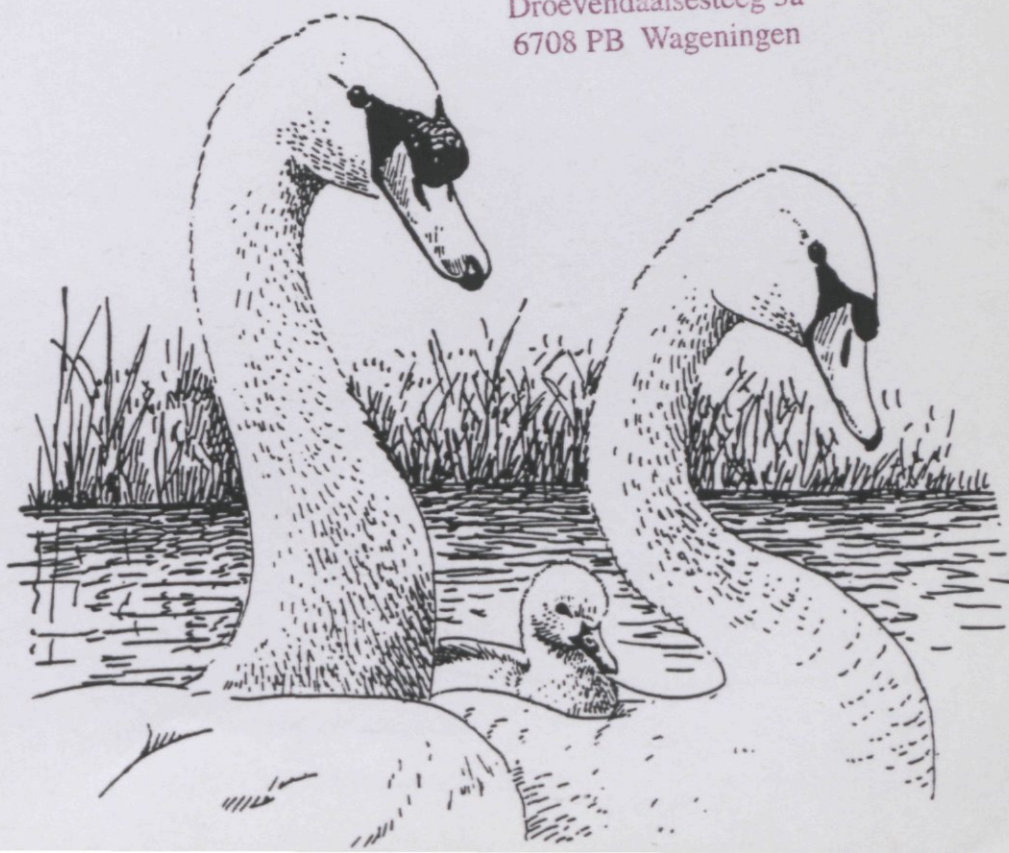
B.S. Ebbinge, J.A.P. Heesterbeek & J.H. Beekman

ibn-dlo



Instituut voor
Bos- en Natuuronderzoek

BIBLIOTHEEK "DE HAAFF"
Droevendaalsesteeg 3a
6708 PB Wageningen



Een modelmatige benadering van de aantalsontwikkeling
bij verschillende beheersscenario's

Knobbelzwanen in Noord- en Zuid-Holland

B.S. Ebbinge¹, J.A.P. Heesterbeek² & J.H. Beekman³

¹ *Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (ibn-dlo)*

² *Centrum voor Plantenveredeling- en
Reproductieonderzoek (cpro-dlo)*

³ *Zwanenwerkgroep Avifauna Groningen*

ibn-dlo

Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek

Rapport in opdracht van de provincie Noord- en
Zuid-Holland

Wageningen 1998

IBN-RAPPORT 375, ISSN: 0928-6888

Contactadres:
Postbus 23
NL- 6700 AA WAGENINGEN
tel. 0317 - 478729
e-mail: b.s.ebbinge@ibn.dlo.nl

Tekening kافت: Ed Hazebroek

Inhoud

Samenvatting	5
1. Inleiding	7
2. Biologie van de Knobbelzwaan	9
2.1 Historie	9
2.2 Voedsel	9
2.3 Broeden	10
2.4 Verspreiding en trekgedrag	10
2.5 Voortplantingscapaciteit en populatiegroei	11
2.6 Doodsoorzaken	11
3. Modelontwikkeling	13
3.1 Het standaardmodel voor een ongestoorde populatie	15
3.2 Toetsing aan de werkelijkheid	15
3.3 Effect strenge winters	17
4. Scenario-analyses met het eens-in-de-tien-jaar-een-strengewinter model als uitgangspunt	18
4.1 Eirapen	18
4.2 Afschot	19
4.3 Eirapen en afschot	20
5. Scenario-analyses met het uitsluitend zachte wintersmodel als uitgangspunt	21
5.1 Eirapen	21
5.2 Afschot	22
5.3 Eirapen en afschot	23
6. Verwachte populatieomvang onder de diverse scenario's	24
7. Vergelijking modeluitkomsten met de werkelijke populatiesamenstelling	27
8. Dichtheidsafhankelijkheid	32
8.1 Maximale dichtheid	32
8.2 Maximale draagkracht Noord- en Zuid-Holland	33
9. Uitwisseling met andere populaties	35

10. Landbouwschade	37
10.1 Welke gewassen?	39
10.2 Ruwe schatting van de maximaal te verwachten landbouwschade	41
10.3 Verjagen	41
10.4 Slotopmerkingen	42
11. Conclusies	43
12. Mogelijke oplossingen	46
13. Dankwoord	47
Literatuur	49
Bijlagen	53
Bijlage 1. Modelling	55
1.1 Het model	55
1.2 Parameterschattingen	57
1.3 Stabiele leeftijdsverdeling en groeisnelheid λ	58
1.4 Gevoeligheden en variantie in λ	61
1.5 Scenario analyse met extreme winter (1A,1B,1C,2A,2B,3)	63
1.6 Scenario analyse voor normale jaren (4A,4B,4C,5A,5B,6)	68
Bijlage 2. Afschotgegevens Noord-Holland	71
Bijlage 3. Berekening dichtheid en totaal aantal broedparen in Noord-Holland	72

Samenvatting

Knobbelzwanen zijn majestueuze vogels, die door velen worden gewaardeerd als waardevol element in het agrarische landschap. Tegelijkertijd veroorzaken ze schade aan grasland, waarvoor het Jachtfonds tegemoetkomingen uitkeert aan gedupeerde boeren.

In Noord- en Zuid-Holland is in de jaren 1990-1996 voor grasland een tegemoetkoming in de geleden schade uitgekeerd voor een oppervlakte van gemiddeld 182 ha (met een maximum van 288 ha in 1991, en een minimum van 93 ha in 1993), waarbij gemiddeld f 256,- per ha werd uitgekeerd. Opvallend is dat er ondanks de iets grotere aantallen Knobbelzwanen in Zuid-Holland vrijwel uitsluitend schade optreedt in Noord-Holland. Over de periode 1989-1997 bedroeg de gemiddelde schade in Noord-Holland f 18.700 per jaar (maximum f 48.200) en voor Zuid-Holland f 3.500 per jaar (maximum f 7.100).

In Noord- en Zuid-Holland zijn blijkens de midwintertellingen de aantallen Knobbelzwanen toegenomen van 2.200 in 1986 tot 5.400 in 1991, en vervolgens tot 6.100 in 1997. Over geheel Nederland genomen is het aantal Knobbelzwanen in de jaren negentig niet verder toegenomen, mogelijk als gevolg van de sterke aantalsregulatie in Noord- en Zuid-Holland.

Om landbouwschade te beperken zijn er tussen 1987 en 1997 gemiddeld 1.300 Knobbelzwanen per jaar afgeschoten, met als maximum 2.651 geschoten Knobbelzwanen in 1991 uit een winterpopulatie van 5.400 stuks. In de jaren 1996 en 1997 zijn aanzienlijk minder Knobbelzwanen geschoten, te weten ruim 700 per jaar uit een winterpopulatie van 6.100 stuks.

In opdracht van de provincies Noord- en Zuid-Holland is nagegaan wat de te verwachten aantalsontwikkeling van Knobbelzwanen in deze provincies zal zijn onder verschillende beheersmaatregelen, variërend van 'laissez faire' tot regulering van de aantallen door afschot en/of eirapen. Hiertoe is een matrixmodel ontwikkeld, waarin schattingen voor de overlevings- en reproductiekansen uit literatuur- en ongepubliceerde gegevens zijn gebruikt. Er is in dit model vanuitgegaan dat het om standvogels gaat en er geen uitwisseling met andere Knobbelzwaanpopulaties plaatsvindt. Als basismodel is gekozen voor een model met gemiddeld eens in de tien jaar een strenge winter (hoofdstuk 3), maar ook de variant zonder strenge winters (hoofdstuk 4) is uitgewerkt. De uitkomsten van diverse beheersscenario's zijn vervolgens vergeleken met echte gegevens over de aantallen zwanen en het aantal afgeschoten zwanen. Uit deze vergelijking blijkt dat bij een dergelijk hoog afschot onmogelijk de vastgestelde lichte aantalstoename in de jaren negentig verklaard kan worden door de reproductiecapaciteit van de eigen Noord- en Zuid-Hollandse broedvogels, zodat er een forse immigratiestroom moet zijn geweest. Het afschot lijkt op 'dweilen met de kraan open', en het is de vraag of er ook zoveel immigranten naar Noord- en Zuid-Holland waren getrokken als er geen afschot had plaatsgevonden.

Op grond van broedvogelinventarisaties in Noord- en Zuid-Holland is vastgesteld dat Knobbelzwanen broeden in dichtheden van maximaal 1 broedpaar per 21 ha, en gemiddeld over grotere gebieden werd 1 paar per 45 ha vastgesteld als plafondwaarde. Dit betekent dat de broedpopulatie zonder aantalsregulatie door de mens zou kunnen toenemen tot een maximum van 3.400 broedparen in beide provincies tezamen, wat overeenkomt met een totale populatie van 13.500 tot 28.000, afhankelijk van de verwachte leeftijdsopbouw van de gehele populatie. De groeisnelheid waarmee dit maximale niveau bereikt wordt is, geschat op gemiddeld 1% (bij eens in de tien jaar een strenge winter) tot 5% (bij uitsluitend zachte winters) per jaar.

In een 'worst case' scenario wordt de maximaal te verwachten landbouwschade die uiteindelijk ten gevolge van Knobbelzwanen kan optreden geschat op 400 ha grasland met een gemiddelde schade van f 256,- per ha in 2002, verder toenemend tot ruim 600 ha in 2007.

Mocht gekozen worden voor een beleid zonder afschot, dan verdient het aanbeveling de mogelijke 'instroom' vanuit andere provincies te meten, zodat eventueel te nemen aantalsregulerende maatregelen goed onderbouwd maatwerk kunnen zijn.

1. Inleiding

Knobbelzwanen (*Cygnus olor*) zijn schitterende vogels, die door hun weinig schuwe gedrag gemakkelijk zijn waar te nemen. Vooral de zwanenfamilies met hun opgroeiende kuikens vormen voor velen een verrijking van het Nederlandse polderlandschap. Tegelijkertijd kunnen knobbelzwanen door hun graasgedrag een schadepost vormen voor boeren. De Nederlandse overheid keert middels het Jachtfonds sinds 1968 tegemoetkomingen uit en afschotvergunningen af om landbouwschade te beperken (Renssen 1983)

Ook in de provincies Noord- en Zuid-Holland is tot op heden een actief aantalsregulerend beleid gevoerd. Hierbij worden jaarlijks honderden Knobbelzwanen geschoten en afgevoerd naar destructiebedrijven. Ook worden er eieren geraapt of 'geschud', zodat er minder eieren uitkomen.

Hella Haasse (1998) beschrijft het als volgt: 'In het voorjaar ondervinden boeren vaak overlast van grote groepen zwanen die in de weilanden voedselzoeken, omdat er nog niet genoeg waterplanten zijn. Zij eten het voor het melkvee bestemde gras op. Dan wordt de zwanenschutter ingeschakeld, die men geen jager noemen mag, en die zijn taak beschouwt als een noodzakelijk kwaad. Heimelijk, meestal in de ochtend- of avondschemering, doet hij het werk dat afschuw oproept. Beroepseer eist dat hij een vogel, wanneer die tegen de wind in opvliegt, met een enkel schot hagel in de gestrekte hals doodt. Een gewonde zwaan zal hij altijd zoeken en uit zijn lijden verlossen.'

Dat 'heimelijke' lukt niet meer zo goed, getuige de uitvoerige publiciteit die dit onderwerp krijgt. Critici van het huidige afschotbeleid, verenigd in het Knobbelzwanenplatform (Cohen 1992, Gallacher 1993, van der Schot 1998) stellen dat de aantallen Knobbelzwanen niet verder toenemen, dat de omvang van de schade erg meevalt, en dat verjagen van de groepen jonge zwanen, die de voornaamste klachtenbron vormen, voldoende is om het probleem op te lossen. Zij pleiten voor een volledige en definitieve bescherming van deze majestueuze vogel.

De provincies Noord- en Zuid-Holland willen nagaan of zij hun huidige beleid kunnen aanpassen, en wel het afschot van Knobbelzwanen verminderen of zelfs geheel stoppen. Daartoe hebben zij het Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO) opdracht gegeven een populatiedynamisch model te ontwikkelen en door te rekenen wat de consequenties zijn van eventuele beleidswijzigingen op de aantalsontwikkeling van de Knobbelzwanen in hun provincies, en op de omvang van de landbouwschade door Knobbelzwanen.

In dit rapport worden de resultaten van deze modelstudie die het IBN-DLO en het CPRO-DLO hebben uitgevoerd, samengevat. Hierbij is doorgerekend hoe de aantallen Knobbelzwanen zich zullen ontwikkelen onder verschillende scenario's. Deze scenario's

variëren van 'niets' doen tot aantalsregulatie door verschillende intensiteiten van eirapen, afschot en combinaties van beide methoden. Bovendien is een schatting gemaakt van de financiële omvang van de te verwachten landbouwschade bij verschillende beheersscenario's.

2. Biologie van de knobbelzwaan

Er is veel bekend over de biologie van de Knobbelzwaan uit onderzoek in Denemarken, Engeland en Nederland. Zie voor samenvattingen o.a. Bacon & Andersen-Harild 1989, Bauer & Glutz von Blotzheim 1968, Renssen 1983, Koffijberg *et al.* 1997, Perrins 1991, Ruitenbeek & Andersen-Harild 1979.

Voor dit rapport is vooral het volgende van belang.

2.1 Historie

Het Hollandse door sloten doorsneden polderlandschap vormt een ideaal broedgebied voor Knobbelzwanen, maar de wilde Knobbelzwaan was hier halverwege de twintigste eeuw vrijwel uitgeroeid. Wel werden veel Knobbelzwanen in zgn. zwanendriften geëxploiteerd. Geleewiekte paren (leewieken is het amputeren van de vleugeltop waardoor zwanen nooit meer kunnen vliegen) werden in een halfvrije staat gehouden. Deze zwanen konden vrijelijk broeden in de polders, en als hun jongen groot genoeg waren, maar nog niet vliegvlug, werden deze bijeengedreven en grotendeels geslacht. Het vlees en het zwanendons werd dan verkocht. Hierbij werd speciaal geselecteerd op zwanen die 'witte' kuikens voortbrachten Dit in tegenstelling tot de echte wilde, die grauwe 'lelijke eendjes' voortbrengen. De huidige Nederlandse Knobbelzwanenpopulatie bestaat hoofdzakelijk uit afstammelingen van deze weer verwilderde zwanen uit zwanendriften. Deze vorm van zwanenhouden is inmiddels vrijwel overal opgeheven, omdat het economisch niet langer rendabel was (Renssen 1983). Door vermenging met wilde Knobbelzwanen uit andere Noordwest-europese landen komen nu ook Knobbelzwanen met grauwe kuikens, en met gemengde broedsels van grauwe en witte kuikens, voor.

2.2 Voedsel

Knobbelzwanen zijn vegetariërs. Zij eten bij voorkeur de zachte delen van moeras- en waterplanten (zoals kranswieren *Chara spec.*, fonteinkruiden *Potamogeton sp.*, *Zanichellia sp.*, *Ruppia sp.*, eendenkroos *Lemna sp.*, zeegras *Zostera marina*, zeesla *Ulva lactuca*, darmwieren *Enteromorpha sp.*, roodwieren *Polysiphonia sp.* en op basaltglooiingen groeiende draadalgen, maar ook grassen (*Lolium sp.*, *Poa sp.*). Speciaal het grazen op grasland komt vooral in het winterhalfjaar en voorjaar veel in Nederland voor. Daarnaast wordt in veel mindere mate ook wintergraan (in feite jong gras) en het blad van koolzaad gegeten. Hierdoor zijn de Knobbelzwanen boeren tot last. Van mei t/m september voeden de Knobbelzwanen in Nederland zich vrijwel uitsluitend met waterplanten. Door de sterke achteruitgang van waterplanten ten gevolge van eutrofiëring van oppervlaktewateren op het eind van de jaren zestig, is een sterke verschuiving - ook van overwinterende Kleine zwanen (*Cygnus bewickii*) - naar graslanden

opgetreden, maar het is ook goed mogelijk dat tegelijkertijd kwaliteitsverbetering van de door boeren beheerde graslanden het gras in Nederland geschikter heeft gemaakt als voedsel voor zwanen.

Ten gevolge van de recente verbetering van de waterkwaliteit herstellen ook waterplantenvegetaties zich, en hiervan maken zwanen dan ook direct weer gebruik. In de Deense fjorden en Oostzee met een veel grotere populatie Knobbelzwanen dan Nederland is er zo'n rijk aanbod aan waterplanten, dat daar zo'n 40.000 tot 70.000 Knobbelzwanen het gehele jaar van leven.

Vanaf oktober, als de hoeveelheid waterplanten in Nederland uitgeput raakt, vormt cultuurgras ondanks de zich herstellende waterplantenvegetaties nog steeds een belangrijke voedselbron voor de Nederlandse Knobbelzwanen. Vooral in het voorjaar veroorzaken de in groepen van meer dan 50 stuks voorkomende niet-broedvogels (voornamelijk jongere nog niet-geslachtsrijpe dieren) overlast bij boeren. Een Knobbelzwaan eet 300 - 400 g droge stof per dag, wat overeenkomt met ca. 4 - 5 kg vers plantenmateriaal (Terpstra 1994). Dat betekent dat 3,5 Knobbelzwanen evenveel als een drachtig schaap, en 33 Knobbelzwanen evenveel als een melkkoe zouden eten (Terpstra 1994). De werkelijke landbouwschade bestaat echter niet alleen uit het opgegeten gras, omdat de grasproductie ook beïnvloed kan zijn door betreding van zwanen.

2.3 Broeden

Knobbelzwanen verdedigen al vanaf januari een groot territorium rondom hun nest, en groepen niet-broedende zwanen worden met veel spektakel uit dit territorium verjaagd. Vanaf maart wordt een legsel van 3-12 eieren gelegd, dat in 5 weken uitgebroed wordt. Na het uitkomen van de eieren blijven de zwanengezinnen in het territorium, waar ook de beide oudervogels de slagpenrui doormaken. Eerst ruit het vrouwtje haar slagpenen, en pas als zij haar vleugels bijna weer kan gebruiken, begint het mannetje aan de slagpenrui. Zodoende is steeds één van de ouders in staat om ook met behulp van de vleugels de kuikens te verdedigen tegen eventuele roofvijanden. Nadat in de loop van de herfst de jongen vliegvlug zijn geworden, verlaten deze het territorium, en blijven beide oudervogels weer alleen in hun territorium achter.

2.4 Verspreiding en trekgedrag

Knobbelzwanen zijn standvogels die alleen bij strenge vorst wegtrekken. De niet-broeders, en de meeste vogels waarvan het broedsel mislukt is, trekken naar geschikte ruiplaatsen langs open water om daar in geconcentreerde groepen de slagpenrui door te brengen. Dan kunnen de vogels 6-8 weken niet vliegen, waardoor ze uiterst kwetsbaar zijn. Bekende ruiplaatsen zijn het Lauwersmeer, IJsselmeer, Ketelmeer, Markermeer, de randmeren, Noordzeekanaal bij IJmuiden, Haringvliet, Grevelingen, Volkerakmeer, Markiezaat en Veerse Meer. Vanuit geheel Nederland trekken Knobbelzwanen, als ze zelf geen kuikens hebben, in de zomer naar deze gebieden om te ruien. De jonge zwanen verspreiden zich over een vrij groot gebied. Op latere leeftijd keren vooral de vrouwtjes terug naar hun geboortestreek om daar te gaan broeden, terwijl de mannetjes zich veel sterker verspreiden. Door deze emigratie kunnen plaatselijk de aantallen minder sterk toenemen dan op grond van de broedresultaten te verwachten is. In de gebieden waar deze vertrekkende zwanen zich vestigen kunnen de aantallen juist sterker toenemen dan op grond van de lokale broedresultaten te verwachten is.

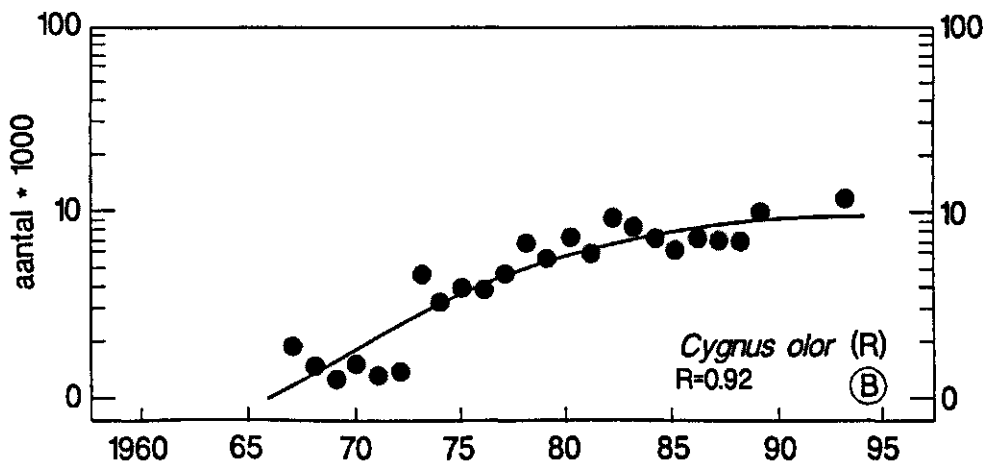
2.5 Voortplantingscapaciteit en populatiegroei

Veel zwanenpopulaties zijn in het verleden zo zwaar door de mens bejaagd dat ze vrijwel uitgeroeid waren. In Polen waren na de Tweede Wereldoorlog vrijwel alle Knobbelzwanen door de mens opgegeten. In Denemarken waren in 1925 nog maar 3-4 broedparen over, voordat ze beschermd werden in 1926. In 1966 was de Deense populatie weer gegroeid tot zo'n 3000 broedparen, en aan het einde van de jaren tachtig tot zelfs 4.000 broedparen (Wieloch 1991). Aan het einde van de jaren tachtig telde ook de Poolse populatie weer zo'n 4.000 broedparen (Wieloch 1991).

Uit het spectaculaire herstel van de Knobbelzwaanpopulaties in Polen en Denemarken blijkt dat ze zich bij afdoende bescherming goed kunnen herstellen.

Ook de populatie Wilde Zwanen *Cygnus c. cygnus* in Finland nam nadat de jacht gesloten werd, gestaag toe met een gemiddelde van 11.0% per jaar over de periode 1950-1977 (Haapanen 1991).

De conditie die zwanen in de loop van de winter opbouwen, is van groot belang om te kunnen broeden (Beekman 1991). Na een strenge winter komen lang niet alle Knobbelzwanen tot broeden, en is ook de legselgrootte van de Knobbelzwanen die wel gaan broeden, kleiner. Het uiteindelijke broedresultaat is dan veel lager. In de provincie Groningen werd na de lange winter van 1995-96 ongeveer een derde van het normale aantal kuikens aangetroffen (gegevens Zwanenwerkgroep Avifauna Groningen).



Figuur 1. Aantalsverloop van de Knobbelzwaan in Nederland, gebaseerd op midwintertellingen (SOVON), en uitgezet op een logaritmische schaal (uit: Van Eerden et al. 1996). Door een logaritmische schaal te gebruiken is de groeisnelheid van de populatie ongeacht de populatiegrootte direct uit de hellingshoek af te lezen.

Een belangrijke vraag voor het beleid is of de huidige populatie Knobbelzwanen in Nederland nog verder zal toenemen. Diverse onderzoekers concluderen dat na 1984 de populatie o.a. in Nederland is gestabiliseerd (zie Wieloch 1991, Koffijberg et al. 1997, Van Eerden et al. 1996) (zie fig. 1). In dit rapport wordt geanalyseerd of deze stabilisatie een gevolg is van de uitgevoerde aantalsregulerende maatregelen (eieren rapen of schudden en afschieten van volgroeide zwanen), of dat er ook zonder deze maatregelen een stabilisatie van aantallen te verwachten was geweest.

2.6 Doodsoorzaken

In Nederland zijn er voor zover bekend geen natuurlijke roofvijanden (predatoren) die in belangrijke mate een gevaar voor Knobbelzwanen vormen, en daardoor sterk aantalsregulerend zouden kunnen werken. Een mogelijke rol zouden de toenemende aantallen vossen kunnen gaan spelen als predator van eieren, kuikens of zelfs adulte zwanen, maar tot nu toe ontbreken er gegevens over het mogelijke effect van vossen

op Knobbelzwanen. Daarnaast zouden de Zwarte Kraai (eieren en kleine kuikens), de Snoek (kleine kuikens), grote meeuwensoorten en kleine marterachtigen (eieren en kleine kuikens), en roofvogels als Buizerd en Bruine Kiekendief (kleine kuikens) een rol als natuurlijke regulator van aantallen kunnen spelen.

Belangrijke natuurlijke doodsoorzaken zijn ook bepaalde ziektes zoals vogelcholera (Mullié *et al.* 1979, 1980), en uitputting vooral gedurende extreme winterkou (Bacon & Anderson-Harild 1989, Ruitenbeek & Andersen-Harild 1979).

Na de winter van 1995-'96 werden in Groningen ruim 50 dode Knobbelzwanen gevonden, in een gebied waar in zachte winters 5-10 dode Knobbelzwanen worden gevonden (gegevens Zwanenwerkgroep Avifauna Groningen)

Daarnaast vormen menselijke activiteiten diverse doodsoorzaken:

hoogspanningsdraden, loodvergiftiging (als gevolg van inslikken van visloodjes Sears & Hunt 1991) en ten slotte afschot om landbouwschade te voorkomen. Volgens de terugmeldingen van in Nederland doodgevonden geringde Knobbelzwanen vormen in 75% van de gevallen deze menselijke activiteiten de doodsoorzaak, te weten botsingen met hoogspanningskabels (25%), doodgereden door verkeer (10%), en doodgeschoten (40%) (Esselink & Beekman 1991).

De Knobbelzwaan kan gekarakteriseerd worden als een typische K-strateeg met een hoge levensverwachting, veel reproductieseizoenen en een relatief lage voortplantings-snelheid. Zolang de natuurlijke draagkracht van het terrein nog niet bereikt is, zal de populatiegroei een exponentieel karakter vertonen, waardoor zelfs met een jaarlijkse groei van 5%, in 14 jaar tijd de populatie verdubbeld is in aantal.

3. Modelontwikkeling

Het populatiemodel dat wij ontwikkeld hebben geeft een schatting voor leeftijdssamenstelling van de populatie, en voor de jaarlijkse groei of afname van de populatie. Elk model is een vereenvoudiging van de werkelijkheid en berust op een aantal aannames. Bij de ontwikkeling van een model voor de Knobbelzwanenpopulatie in Noord- en Zuid-Holland hebben we aangenomen dat het een gesloten populatie betreft. Dit betekent dat er geen uitwisseling met andere Knobbelzwanenpopulaties plaatsvindt.

Mogelijke relaties met Knobbelzwanenpopulaties elders, en de invloed daarvan op de modeluitkomsten komen in dit rapport aan de orde in hoofdstuk 7.

Een populatie bestaat uit verschillende leeftijdsklassen van individuen.

Voor elk van deze leeftijdsklassen geldt een bepaalde jaarlijkse overlevingskans, en een bepaalde kans om over te gaan naar een volgende leeftijdsklasse, en bovendien jaarlijks een bepaalde kans om zich voort te planten. Dankzij matrix-modellen, waarover meer gedetailleerde informatie in bijlage 1 te vinden is, kunnen we inzicht krijgen in de ontwikkeling van de totale populatiegrootte, en hoe deze populatie is opgebouwd uit verschillende leeftijdsklassen. Wij zijn uitgegaan van een geslachtsverhouding van 1:1, en rekenen vervolgens alleen aan de hand van vrouwelijke Knobbelzwanen door wat de leeftijdsopbouw in de populatie zal worden. We berekenen dus hoeveel vrouwelijke zwanen een geslachtsrijpe vrouwelijke Knobbelzwaan voortbrengt en, ervan uitgaande dat de geslachtsverhouding 1:1 is, zal gemiddeld de helft van een legsel vrouwelijke zwanen voortbrengen. Daarom wordt in de modelberekeningen de legselgrootte gehalveerd. Verder zijn we ervan uitgegaan dat er geen verschil in overlevingskans is tussen de beide geslachten.

Ons uitgangspunt is dat de Knobbelzwaan een maximale leeftijd van 25 jaar kan bereiken (Birkhead & Perrins 1986, Ruitenbeek & Andersen-Harild 1979), zodat er 25 verschillende jaarklassen zijn. Crouse et al. (1987) en Caswell (1989) hebben technieken ontwikkeld om een dergelijk complex model te vereenvoudigen door een aantal jaarklassen samen te nemen in leeftijdsklassen (zie bijlage 1 voor een uitvoerige beschrijving van de gebruikte modellen). Zodoende zijn wij tot de volgende indeling in zes leeftijdsklassen gekomen:

1. eieren en kuikens (pulli) totdat ze vliegvlug worden (tijdsduur: in werkelijkheid 6 maanden, maar vanwege de noodzaak om de tijdstappen in het matrix-model gelijk te houden wordt in het model voor deze klasse 1 jaar aangehouden)
2. juvenielen totdat de leeftijd van een jaar (na het vliegvlug worden) is bereikt (tijdsduur 1 jaar);
3. subadulten totdat de leeftijd van vijf jaar is bereikt (tijdsduur 3 jaar);
4. adulten totdat de leeftijd van 14 jaar is bereikt (gedurende deze 9 jaar leggen de vrouwtjes elk jaar gemiddeld 6 eieren);
5. oudere adulten totdat de leeftijd van 24 jaar is bereikt (gedurende deze 10 jaar leggen de vrouwtjes wat minder, n.l. gemiddeld 3 eieren per jaar);
6. bejaarde adulten, die ook gemiddeld 3 eieren per jaar leggen, maar nooit ouder dan 25 kunnen worden (tijdsduur 1 jaar).

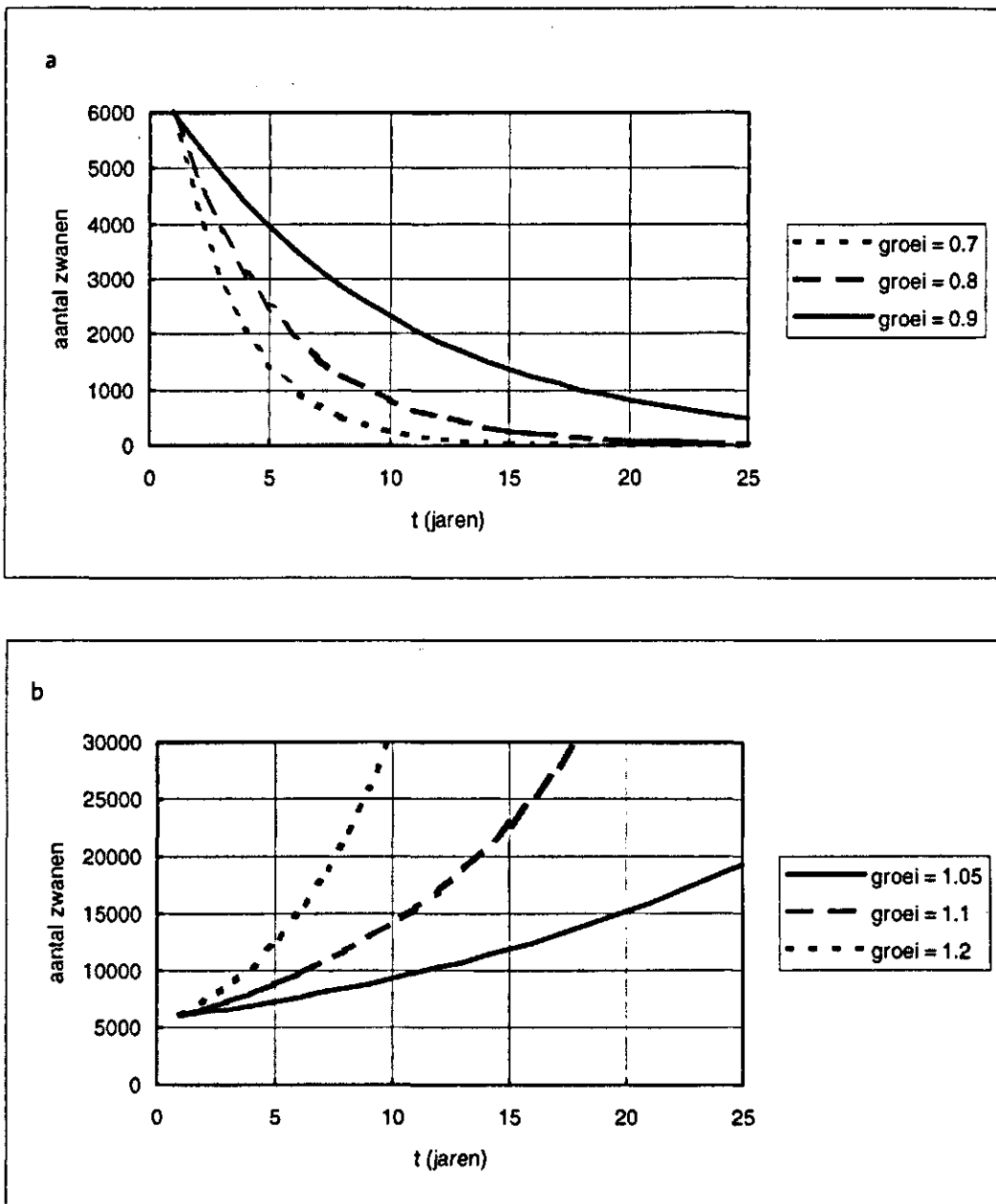
De theorie voor matrices leert dat er na verloop van tijd een stabiele leeftijdsverdeling zal ontstaan, ook al groeit de populatie nog steeds (zie Bijlage 1.3).

Bovendien is de groeifactor λ (spreek uit: lambda) te berekenen.

Als $\lambda = 1,00$ dan is de populatiegrootte stabiel, is $\lambda > 1,00$ dan groeit de populatie, en als $\lambda < 1,00$ dan neemt de populatie in aantal af. $\lambda = 1,15$ betekent dat de populatie elk jaar met 15% toeneemt. $\lambda = 0,85$ betekent dat de populatie elk jaar met 15% afneemt.

In figuur 2a en 2b wordt geïllustreerd hoe snel een populatie af- of toeneemt bij diverse waarden van λ . Hierbij hebben we de grootte van de populatie Knobbelswanen in januari 1997 in de provincies Noord- en Zuid-Holland tezamen (ca. 6000 stuks, zie hoofdstuk 6) als startwaarde genomen. Voor elk van de doorgerekende scenario's kan de lezer zich zo een beeld vormen, wat er met de populatie gaat gebeuren bij een bepaalde waarde van λ , als er geen sprake is van dichtheidsafhankelijkheid.

Bovendien (zie bijlage 1.4) kunnen we de gevoeligheid en variantie berekenen van deze uitkomsten, en daarmee aangeven hoe betrouwbaar de op grond van deze modellen getrokken conclusies zijn. De door ons doorgerekende scenario's blijken een nauwkeurigheid van ca 10% te hebben (zie bijlage 1.4)



Figuur 2. Populatieontwikkeling zonder dichtheidsafhankelijkheid van de populatie Knobbelswanen in Noord- en Zuid-Holland. Startwaarde is de populatiegrootte in 1997, te weten 6000. a: $\lambda < 1$ en b: $\lambda > 1$

3.1 Het standaardmodel voor een ongestoorde populatie

Op grond van literatuurgegevens uit Denemarken en Engeland (Perrins 1991), en van nog ongepubliceerde gegevens uit de provincie Groningen (de Zwanenwerkgroep Avifauna Groningen jarenlang Knobbelswanen met pootringen en ook met halsbanden gemerkt, zodat schattingen van de jaarlijkse overlevingskans gemaakt konden worden), hebben we eerst een standaardmodel gemaakt om een indruk te krijgen van wat er gebeurt als we 'niets' doen, en de Knobbelswanen hun gang laten gaan.

De voor dit model gebruikte parameterschattingen (zie bijlage 1.2) zijn gebaseerd op waarden die in de provincie Groningen zijn gemeten:

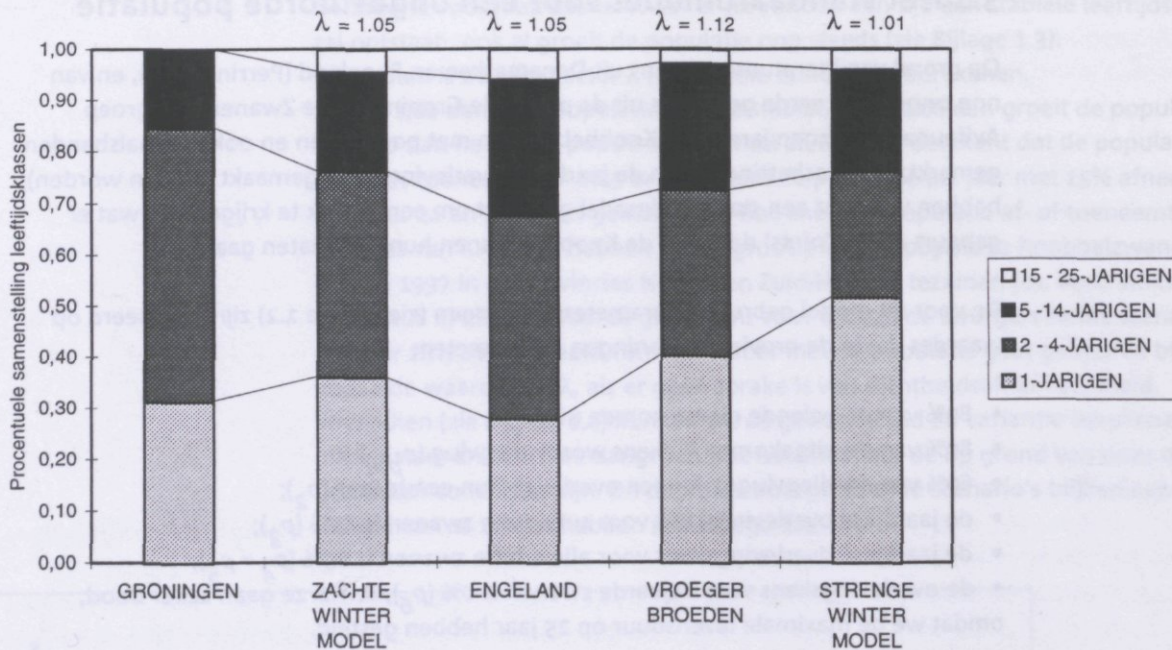
- 80% van de gelegde eieren komen uit (p_{ei});
- 80% van de uitgekomen kuikens wordt vliegvlug (p_{pvl});
- 60% van de vliegvlugge jongen overleven hun eerste jaar (p_2);
- de jaarlijkse overlevingskans voor subadulte zwanen is 63% (p_3);
- de jaarlijkse overlevingskans voor alle adulte zwanen is 85% ($p_4 = p_5$);
- de overlevingskans voor bejaarde zwanen is 0% (p_6), d.w.z. ze gaan zeker dood, omdat we de maximale levensduur op 25 jaar hebben gesteld.

Dat deze waarden zijn gemeten in Groningen wil niet zeggen dat dit model ook de huidige situatie in Groningen beschrijft. De percentages voor het uitkomen van de eieren zijn bijv. gebaseerd op ongestoorde legfels. De vele legfels die geheel of gedeeltelijk (allemaal illegaal) zijn uitgehaald zijn hierbij weggelaten, zodat het model een situatie beschrijft zoals die zou zijn zonder menselijke verstoring. Ook de overlevingskansen zijn geschat aan de hand van Knobbelswanen met halsbanden, die op speciaal verzoek door de Groninger zwanenschutters werden gespaard als er, om landbouwschade te voorkomen, Knobbelswanen in Groningen werden afgeschoten. Dit model geldt voor een gemiddelde zachte winter en geeft aan dat bij deze parameterwaarden $\lambda = 1,05$, oftewel dat de populatie met 5% per jaar gaat groeien. De leeftijdsopbouw gedurende de wintermaanden is weergegeven in figuur 3 en laat zien dat er nauwelijks zwanen van boven de 15 jaar zijn (4%), 19% van de zwanen zijn adulte broeders van 5-14 jaar oud, en 76% bestaat uit juvenielen en subadulten die nog niet broeden. Deze laatste categorie is overigens de groep die de meeste landbouwschade aanricht.

3.2 Toetsing aan de werkelijkheid.

Vergelijking met directe metingen

Links in figuur 3 staat ter vergelijking de op waarnemingen van gemerkte individuen waarvan de leeftijd bekend was, gebaseerde populatiesamenstelling in de provincie Groningen. Het percentage broedvogels bedraagt hier 15%, terwijl de jongeren tezamen op 85% uitkomen. Door halsbandverlies kan vooral de categorie ouderen onderschat zijn. Daarnaast zijn er ook schattingen van de leeftijdsopbouw van de Groninger populatie aan de hand van het verenkleeft in de winter. Die schattingen geven een percentage van 62% voor de adulte vogels, waarin echter ook de 4-jarige niet-broedvogels zijn inbegrepen, omdat die niet aan de hand van hun verenkleeft van adulten te onderscheiden zijn. In het matrixmodel wordt de categorie 5-25 jarigen op 24% geschat. Volgens het standaardmodel verwachten we alleen wat meer eerstejaars: 36% tegen 31% in Groningen, en wat minder subadulten (2-4 jarigen), nl. 40% tegen 53% in Groningen.



Figuur 3. Procentuele samenstelling van de vier leeftijdsklassen voor de basismodellen vergeleken met de in Groningen aan de hand van halsbanden vastgestelde samenstelling. Boven elke kolom staat aangegeven welke waarde de bijbehorende groeisnelheid λ heeft. Voor de Groninger populatie is geen λ bekend.

Vergelijking met een Engelse studie

Bij invoering van parameterwaardes zoals in Engeland zijn gevonden (Perrins 1991), waar over het algemeen de eieren een veel lager uitkomstpercentage hebben dan in Groningen (zie bijlage 1.4), vinden we een groter aandeel broedvogels (27% 5-14 jarigen en 6% van meer dan 15 jaar oud), maar de groei van de populatie wordt eveneens op 5% per jaar geschat.

Betrouwbaarheidsinterval

Uit de gevoeligheidsanalyse (bijlage 1.4) blijkt dat het betrouwbaarheidsinterval zo groot is ($\lambda = 1,05 + 0,11$), dat we er niet zeker van kunnen zijn dat λ significant groter is dan 1, en dat de populatie dus zeker in aantal zal toenemen. In de werkelijkheid (nog steeds onder de aanname dat er geen uitwisseling is met andere populaties) zou de populatie met 16% ($\lambda = 1,05 + 0,11$) per jaar kunnen toenemen of met 6% ($\lambda = 1,05 - 0,11$) per jaar kunnen afnemen.

Op jongere leeftijd gaan broeden

Aangezien bij lage dichtheden Knobbelswanen ook op jongere leeftijd kunnen broeden hebben we doorgerekend (zie eind bijlage 1.3) wat er gebeurt als Knobbelswanen al op 4-jarige leeftijd gaan broeden. Dit leidt tot een toename van de categorieën 5-14-jarigen (van 19 naar 25%) en 1-jarigen van 36 naar 40%, ten koste van een afname van de 2-4 jarigen van 40 naar 32%. De gemiddelde jaarlijkse groei neemt sterk toe van 5 naar 12%. Bij de al genoemde betrouwbaarheidsmarge betekent dit dat er dan zeker groei optreedt. Die kan liggen tussen 1% en 23% per jaar. Dit verschijnsel dat swanen ook al op wat jongere leeftijd kunnen gaan broeden, komt waarschijnlijk vooral voor bij erg lage dichtheden, en kan verklaren waarom ze in staat zijn zich zo sterk te herstellen als in Polen, Denemarken en Nederland na de Tweede Wereldoorlog het geval was (Bauer & Glutz von Blotzheim 1968).

3.3 Effect strenge winters

Knobbelzwanen zijn geen echte trekvogels, en strenge winters heffen over het algemeen een zware tol (Ruitenbeek & Andersen-Harild 1979, Esselink & Beekman 1991). Bovendien is het aantal Knobbelzwanen dat na afloop van een strenge winter voldoende fit is om te gaan broeden veel kleiner dan in een gewone winter, en de paartjes die tot broeden komen produceren gewoonlijk veel kleinere legsels. Aangezien in de Nederlandse situatie toch met een zekere regelmaat strenge winters voorkomen, hebben we het model nog wat verder aangepast om het effect van strenge winters op de lange termijn in een populatie Knobbelzwanen te verdisconteren. Dit gebeurt in een model waarin eens in de 10 jaar een strenge winter optreedt. In dit model zijn vooral de overlevingskansen van juvenielen en subadulten veel lager gedurende de strenge winter (ontleend aan Bacon & Anderson-Harild 1989), terwijl we bovendien de legselgrootte direct na zo'n strenge winter met de helft hebben verlaagd (gegevens Zwanenwerkgroep Avifauna Groningen).

Voor de overlevingskans van vliegvlugge jongen (p_2) in een strenge winter gebruiken we in dit model 10% i.p.v. 60%, voor die van de subadulten (p_3) 40% i.p.v. 63%, en ten slotte voor de adulte zwanen ($p_4 = p_5$) 70% i.p.v. 85%. Dit model (zie figuur 3) leidt alleen tot een verschuiving in de verhouding tussen juvenielen en subadulten, waarbij de juvenielen toenemen van 35% naar 52% en de subadulten juist afnemen van 40% naar 24%, maar de broedvogels blijven zo'n 24% van de populatie uitmaken.

Zoals verwacht zal de populatie gemiddeld iets minder snel groeien (λ wordt 1.01 i.p.v. 1.05 in het standaardmodel zonder strenge winters), maar er is nog steeds sprake van een groeiende populatie.

Dit laatste model met eens in de 10 jaar een strenge winter hebben we als uitgangspunt voor verdere analyses naar de effecten van de diverse beleidsscenario's genomen (zie hoofdstuk 3).

Generatieduur

Een andere parameter die op grond van dergelijke matrices berekend kan worden is de generatieduur (zie bijlage 1.4). Voor ons standaardmodel met eens in de 10 jaar een strenge winter komen we op een generatieduur van 8.4 jaar, terwijl voor de Engelse Knobbelzwanen populatie een generatieduur van ongeveer 8 jaar is berekend (Bacon 1980 en bijlage 1.4).

Deze en de in figuur 3 getoonde overeenstemming geeft ons voldoende vertrouwen om dit model en de gekozen parameterwaarden te gebruiken voor verdere analyses. Uit de berekening van de bijdrage die de verschillende parameters leveren aan de uiteindelijke geschatte variantie voor de groeisnelheid λ (zie bijlage 1.4 blz. 8) blijkt dat vooral het aantal eieren dat de 5-14-jarigen leggen (F_4), de kans om als kuiken te overleven en over te gaan naar de klasse van de 1-jarigen over te gaan (G_1), de kans om als subadult te overleven en over te gaan naar de klasse van de broedvogels (G_3) en ten slotte de jaarlijkse overlevingskans gedurende de tijd dat een zwaan in de klasse van 5-14-jarigen verblijft (P_4) parameters zijn die veel invloed uitoefenen. De zwanen van boven de 14 jaar dragen nauwelijks iets bij aan de populatiegroei.

4. Scenario-analyses met het eens-in-de-tien-jaar-een-streng-winter-model als uitgangspunt

Nu we met dit standaardmodel een goed uitgangspunt hebben, kunnen we scenario's gaan doorrekenen, waarbij we bijv. het effect van het rapen, of 'schudden' van eieren kunnen simuleren, door een lager uitkomstpercentage in ons model in te vullen. Het effect van het afschieten van jonge zwanen kan gesimuleerd worden door een lagere overlevingskans voor de 1-jarigen en 2-4-jarigen in te vullen (zie bijlage 1.5). We zijn er bij de scenario-berekeningen vanuitgegaan dat er steeds na een strenge winter geen beperkende maatregelen, zoals afschot en eierrapen worden uitgevoerd, omdat de strenge winter zelf al zo'n sterk effect uitoefent, dat we het niet realistisch achten dat een beheerder na een strenge winter dezelfde aantalsregulerende maatregelen zou treffen.

Scenario's

Met dit standaardmodel rekenen we de volgende scenario's door (zie bijlage 1.5):

- 1A: Effect van uithalen van 30% van de eieren
- 1B: Effect van uithalen van 60% van de eieren
- 1C: Effect van uithalen van 90% van de eieren
- 2A: Effect van het afschieten van 25% van de populatie, door uitsluitend jonge vogels (1-4-jarigen) te schieten
- 2B: Effect van het afschieten van 25% van de populatie, waarbij het afschot voor 4/5 uit jonge vogels (1-4-jarigen) bestaat, en voor 1/5 uit broedvogels (5-14 jarigen).
- 3: Effect van uithalen van 30% van de eieren, gecombineerd met het afschieten van 25% van de populatie, door uitsluitend jonge vogels (1-4-jarigen) te schieten (scenario 1A + scenario 2A).

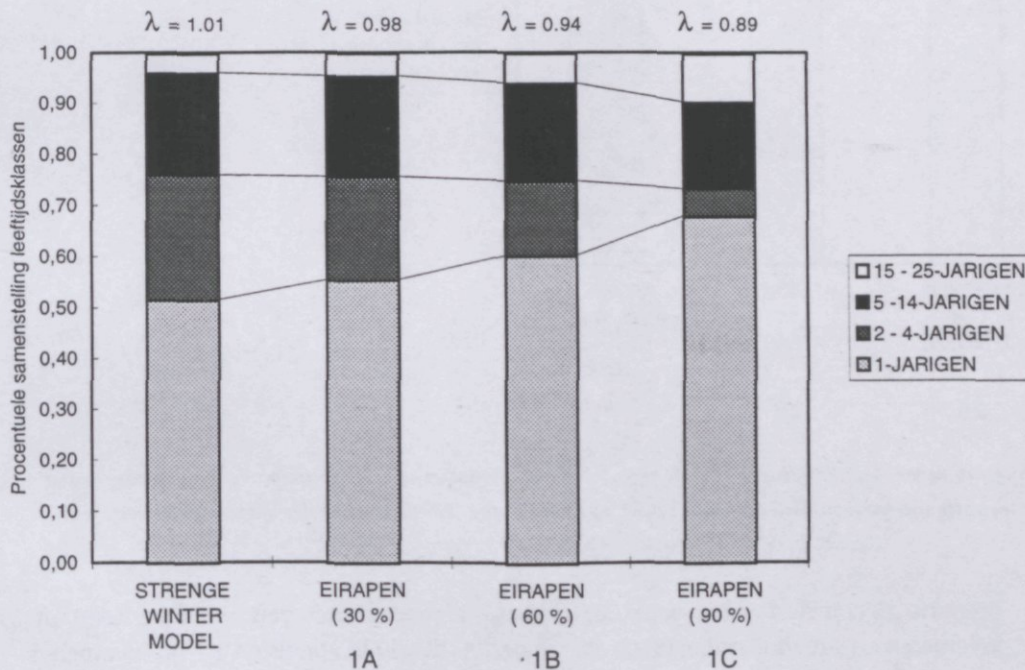
Bij geen van alle scenario's worden in het jaar na een strenge winter geen regulerende maatregelen genomen.

4.1 Eirapen

Hoewel bij de wet verboden, zijn er toch vrij veel mensen die met vergunning of (zoals in Groningen) eigenmachtig de Knobbelzwanenpopulatie reguleren door de eieren te 'schudden', zodat het embryo zodanig beschadigd wordt, dat het ei niet uitkomt, door een aantal eieren uit het nest te halen, of zelfs complete nesten met legsels weg te halen. Regelmatige controle van nesten in de provincie Groningen geeft informatie over hoeveel eieren er verloren gaan door menselijk ingrijpen: gemiddeld verdwijnt hierdoor 60% van de eieren. Onder scenario's 1A, 1B en 1C hebben we het effect van resp. 30%, 60% en 90% van de eieren rapen doorgerekend (zie figuur 4). Bij deze berekening zijn we ervan uitgegaan dat in het voorjaar direct na een strenge winter geen eieren geraapt worden: de leeftijdsamenstelling geeft een lichte toename van de alleroudste categorie (15+) en een verschuiving van de 1-jarigen ten koste van de 2-4-

jarigen te zien. Deze verandering van de leeftijdssamenstelling treedt vooral op bij het zeer rigoreuze regime waarbij jaarlijks (behalve dan na een strenge winter) 90% van alle eieren wordt geraapt of geschud.

De groeisnelheid van de populatie λ , neemt wel iets af van 1,01 naar 0,98 bij het rapen van 30% van de eieren. In veel sterkere mate is dit het geval bij rapen van 60% van de eieren, nl. van 1,01 naar 0,94, en bij rapen van 90% , nl. van de eieren van 1,01 naar 0,89.

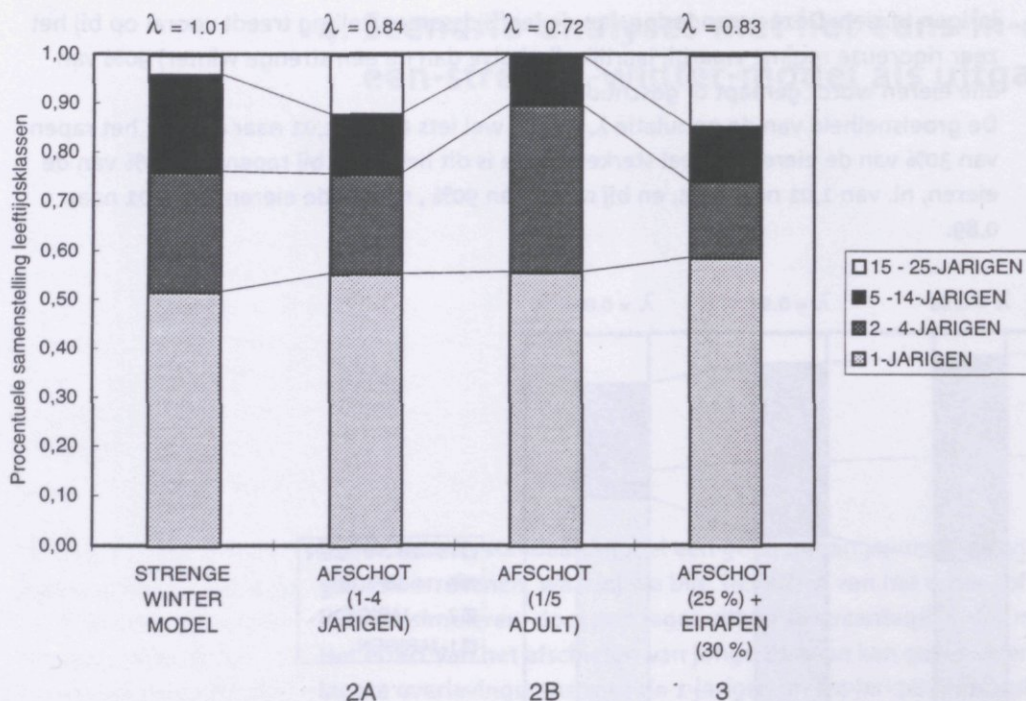


Figuur 4. Procentuele samenstelling van de vier leeftijdsklassen voor de scenario's met verschillende intensiteiten van eirapen, met het 'eens-in-de-tien-jaar-een-streng-wintermodel' als basis. Boven elke kolom staat aangegeven welke waarde de bijbehorende groeisnelheid λ heeft.

4.2 Afschot

In Noord- en Zuid-Holland werden in de jaren negentig gemiddeld 1500 Knobbelzwanen per jaar geschoten uit een populatie die volgens de midwintertellingen (bron SOVON) ongeveer 6000 stuks bedroeg (zie bijlage 2 en fig. 8). Aangezien dit afschot vooral uit groepen niet-broedende zwanen in het voorjaar (als de grasgroei begint, en de waterplantenvegetatie nog nauwelijks ontwikkeld is) plaatsvindt, zullen vooral de juveniele en subadulte zwanen hiervan het slachtoffer zijn. Onder scenario 2A (bijlage 1.5) gaan we er vanuit dat deze 25% (1500/6000) uitsluitend juveniele en subadulte vogels betreft. Bij een populatiegrootte van 6000 betreft dit een categorie van ca. 5100 vogels, zodat er 29% van deze categorie wordt afgeschoten nadat de natuurlijke wintersterfte heeft plaatsgevonden. Dit leidt tot een verlaging van de jaarlijkse overleving voor juvenielen en subadulten tot 0,32 (zie bijlage 1.5). Ook in dit scenario gaan we er vanuit dat in het jaar na een strenge winter geen afschot plaatsvindt, omdat er toch al veel extra sterfte ten gevolge van de winter is geweest.

Dit scenario is in figuur 5 vergeleken met het standaardmodel. De afname in de groeisnelheid (λ daalt van 1,01 naar 0,84) is nog groter dan bij scenario 1C, waarbij 90% van de eieren werden geraapt, en de leeftijdssamenstelling wordt ingrijpender veranderd, vooral door een toename van de heel oude zwanen (15-25 jaar) en een afname van de broedvogels van 5-14 jaar oud



Figuur 5. Procentuele samenstelling van de vier leeftijdsklassen voor de scenario's met afschot en afschot gecombineerd met eirapen, met het 'eens-in-de-tien-jaar-een-streng-wintermodel' als basis. Boven elke kolom staat aangegeven welke waarde de bijbehorende groeisnelheid λ heeft.

Scenario 2B laat zien wat er gebeurt als de 25% afgeschoten vogels niet uitsluitend uit juvenielen en subadulten bestaat, maar voor 1/5 uit adulte vogels en 4/5 uit juvenielen en subadulten. Een dergelijke verschuiving heeft een sterk negatief effect op de groeifactor die nu tot 0,72 daalt. Ook nu neemt de categorie van adulte broedvogels (5-14 jaar) sterk af (van 20% naar 10%), terwijl bovendien de nog oudere vogels (15-25 jaar) vrijwel geheel uit de populatie verdwijnen. Hoewel de populatie duidelijk afneemt, neemt die categorie die de meeste landbouwschade veroorzaakt, de subadulten, verrassenderwijs dus relatief toe.

4.3 Eirapen en afschot

In scenario 3 wordt het rapen van 30% van de eieren (zoals in 1A) gecombineerd met het afschieten van 25% van de vogels, maar dan uitsluitend uit de categorie juvenielen en subadulten (zoals in 2A). Dit scenario leidt tot een opmerkelijke stijging van het relatieve aandeel van de zeer oude vogels (15-25 jarigen) van 4% in het standaardmodel tot maar liefst 15%! De categorie 5-14 jarigen wordt bijna gehalveerd (van 20 naar 11%), de juvenielen gaan van 52 naar 59%), maar de subadulten (2-4 jarigen) dalen sterk van 24% naar 15%. Als geheel neemt de populatie met $\lambda = 0.83$ in omvang af. Dit laatste scenario komt waarschijnlijk het dichtste bij de praktijk van de afgelopen jaren in Noord- en Zuid-Holland.

5. Scenario-analyses met het uitsluitend zachte winters model als uitgangspunt

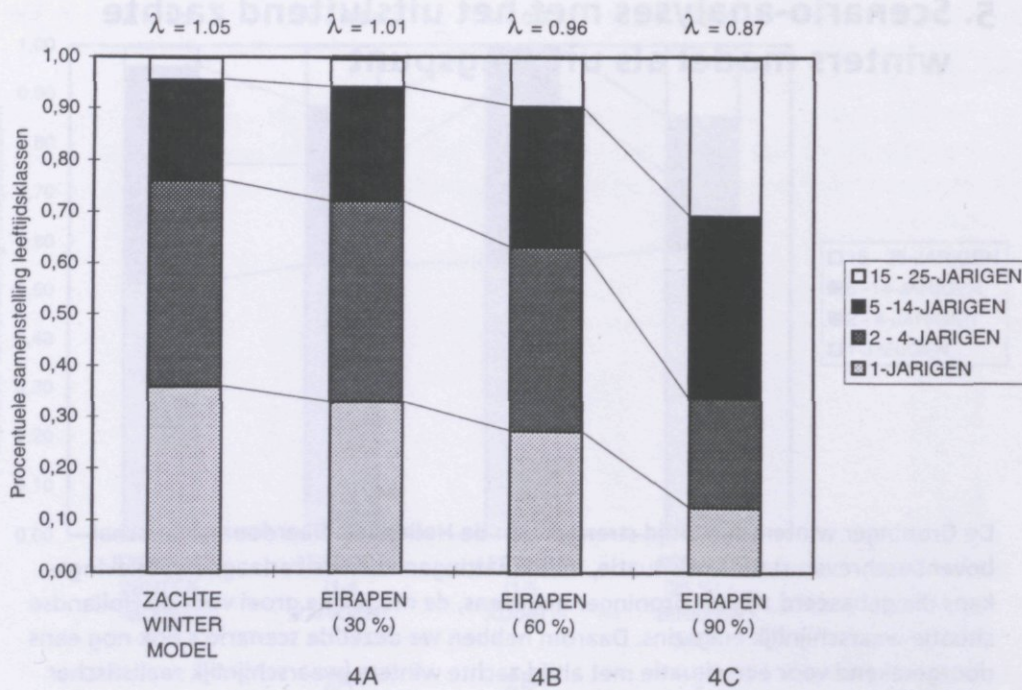
De Groninger winters zijn altijd strenger dan de Hollandse. Daardoor onderschat bovenbeschreven standaard situatie, met schattingen voor de verlaagde overlevingskans die gebaseerd zijn op Groninger gegevens, de mogelijke groei voor de Hollandse situatie waarschijnlijk enigszins. Daarom hebben we dezelfde scenario's ook nog eens doorgerekend voor een situatie met altijd zachte winters (waarschijnlijk realistischer voor de Engelse situatie), in de volgende scenario's (zie bijlage 1.6):

- 4A: Effect van uithalen van 30% van de eieren
- 4B: Effect van uithalen van 60% van de eieren
- 4C: Effect van uithalen van 90% van de eieren
- 5A: Effect van het afschieten van 25% van de populatie, door uitsluitend jonge vogels (1-4- jarigen) te schieten.
- 5B: Effect van het afschieten van 25% van de populatie, waarbij het afschot voor 4/5 uit jonge vogels (1-4- jarigen) bestaat, en voor 1/5 uit broedvogels (5-14 jarigen).
- 6: Effect van uithalen van 30% van de eieren, gekombineerd met het afschieten van 25% van de populatie, door uitsluitend jonge vogels (1-4- jarigen) te schieten (scenario 4A + scenario 5A).

Hierbij worden na elke winter dezelfde beheersmaatregelen genomen.

5.1 Eirapen

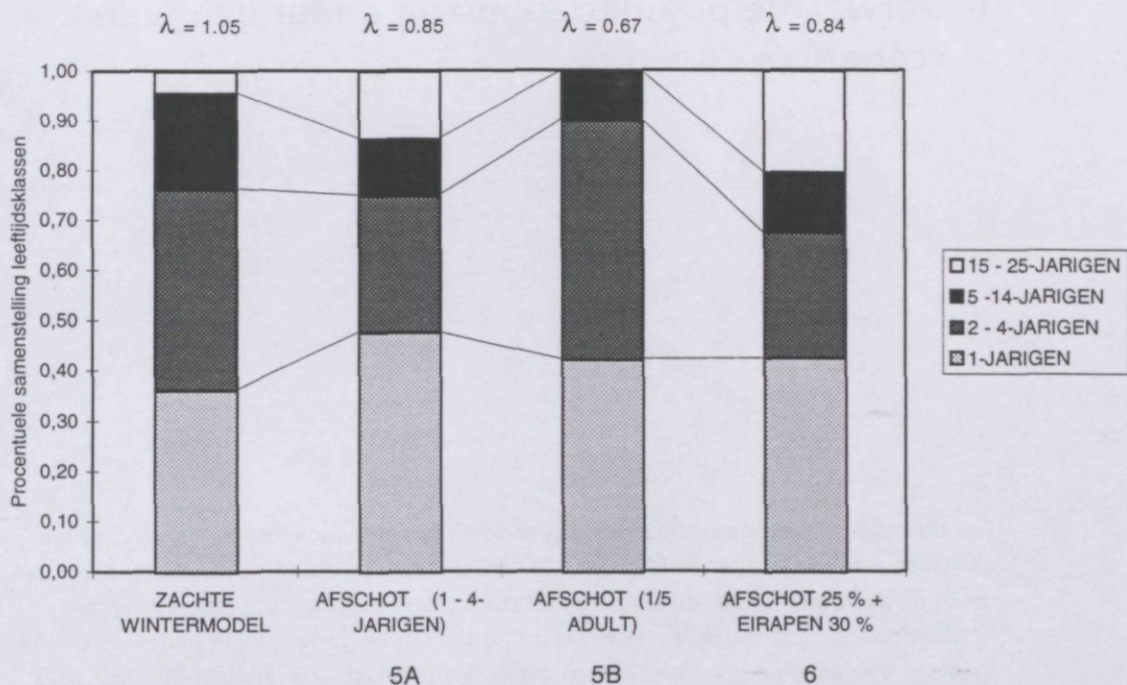
In figuur 6 wordt het effect van eirapen zichtbaar gemaakt. Merk op dat nu na elke winter geraapt wordt, omdat zich geen uitzonderingssituatie t.g.v. een strenge winter meer voordoet. Bij vergelijking met figuur 4, waarbij toch ook in 9 van de 10 jaar eieren werden geraapt, springt meteen in het oog dat er nu wel een sterk effect op de populatiesamenstelling optreedt, waarbij vooral de oudere vogels sterk toenemen, van 4 naar 31% (de 15-plussers), en van 19 naar 36% voor de 5-14-jarigen, zodat de populatie voor maar liefst 2/3 uit broedvogels gaat bestaan. De groeisnelheid daalt bij 90% eirapen van 1,05 tot 0,87, zodat eenzelfde maatregel bij continu zachte winters een sterker effect heeft, dan bij in de situatie waarin eens in de tien jaar een strenge winter optreedt ($\lambda = 0,89$, zie figuur 4). Dit betekent dat één jaar geen eieren rapen (na een strenge winter) een groot effect heeft.



Figuur 6. Procentuele samenstelling van de vier leeftijdsklassen voor de scenario's met verschillende intensiteiten van eirapen, met het zachte-wintermodel als basis. Boven elke kolom staat aangegeven welke waarde de bijbehorende groeisnelheid λ heeft.

5.2 Afschot

Als laatste scenario's (5A, 5B) hebben we aan het zachte wintermodel nog dezelfde twee scenario's met 25% afschot toegevoegd, te weten 25% alleen bestaande uit juvenielen en subadulten (5A), en daarna 25% waarvan 1/5 uit adulten (5-14-jarigen) en 4/5 uit juvenielen en subadulten (5B). Bij deze scenario's (zie figuur 7, en ter vergelijking figuur 5) wordt kennelijk het negatieve effect van een strenge winter eens in de 10 jaar (die zonder afschot λ doet afnemen van 1,05 naar 1,01) meer dan gecompenseerd door het feit dat er na zo'n strenge winter geen afschot plaatsvindt. Immers in figuur 5 neemt de groeisnelheid λ af van 1,01 tot 0,84 (strenge wintermodel), maar in figuur 7 neemt de groeisnelheid λ wat sterker af van 1,05 naar 0,85 (zachte winter model). Als we i.p.v. uitsluitend juvenielen en subadulten, ook nog 1/5 deel van het afschot uit de 5-14-jarigen halen, (2B en 5B), dan wordt het verschil tussen het strenge-winter- en zachte-wintermodel nog groter, en daalt de groeisnelheid in nog sterkere mate bij zachte winters en elk jaar afschot en wel van 1,05 naar 0,67 (figuur 7). Bij het strenge-wintermodel (figuur 5) daalde de groeisnelheid van 1,01 naar 0,72.



Figuur 7. Procentuele samenstelling van de vier leeftijdsklassen voor de scenario's met afschot en afschot gecombineerd met eirapen, met het zachte-wintermodel als basis. Boven elke kolom staat aangegeven welke waarde de bijbehorende groeisnelheid λ heeft.

5.3 Eirapen en afschot

Als allerlaatste scenario (6) combineren we nog het afschot van juvenielen en subadulten met rapen van 30% van de eieren, onder het zachte winter model. De groeisnelheid neemt dan van 1,05 tot 0,84 af (fig.7), terwijl hetzelfde scenario onder het strenge winter model (3) leidde tot een afname van 1,01 tot 0,83 (fig. 5). Het toevoegen van 30% eieren rapen, leidt tot een sterke relatieve toename van de 15-plussers en wel van 4% tot 20%.

6. Verwachte populatieomvang onder de diverse scenario's

Om duidelijk te maken wat de diverse verwachtingen in concreto betekenen voor de aantallen Knobbelzwanen in Noord- en Zuid-Holland, is in dit hoofdstuk berekend hoe groot de populatie na 10 resp. 20 jaar zou zijn bij een uitgangspopulatie van 6000 Knobbelzwanen (zie tabel 1a). Hierbij wordt ook gebruik gemaakt van gegevens die pas in latere hoofdstukken aan bod komen, zoals dichtheidsafhankelijkheid (hoofdstuk 7). De scenario's hebben zoals gezegd een betrouwbaarheidsmarge van $\pm 0,11$, zodat in werkelijkheid afwijkingen van de gemiddelde waarden van de voorspellingen mogelijk zijn.

Bij uiterste afwijkingen naar beneden, zullen in alle gevallen de Knobbelzwanen in aantal afnemen. Vanzelfsprekend ontstaan er dan geen verdere conflicten met de landbouw, en zal een beheerder geen aantalsbeperkende maatregelen willen nemen. Om de beheerder een indruk te geven wat er bij afwijkingen naar boven toe zou kunnen gebeuren, zijn in tabel 1b de populatiegroottes bij de maximaal te verwachten groeiselheden berekend: vanuit het oogpunt van te verwachten landbouwschade een 'worst case'-scenario, dat echter met de nu bekende parameterwaarden een reële mogelijkheid is.

Tabel 1a. Verwachte populatiegrootte zonder dichtheidsafhankelijkheid na 10 resp. 20 jaar onder de diverse scenario's bij een uitgangspopulatie van 6000 stuks.

SCENARIO	FRACTIE 1-4 JARIGEN	na 10 jaar (in 2007)		AANTAL 1-4 JARIGEN	na 20 jaar (in 2017)	
		LAMBDA	TOTAAL		TOTAAL	AANTAL 1-4 JARIGEN
<i>STRENGE WINTER</i>	0,76	1,01	6628	5044	7321	5571
1A	0,75	0,98	4902	3711	4006	3033
1B	0,74	0,94	3232	2418	1741	1302
1C	0,73	0,89	1871	1373	583	428
2A	0,75	0,84	1049	793	184	139
2B	0,89	0,72	225	202	8	7
3	0,73	0,83	931	688	144	106
<i>ZACHTE WINTER</i>	0,76	1,05	9773	7457	15920	12147
4A	0,72	1,01	6628	4785	7321	5286
4B	0,63	0,96	3989	2525	2652	1679
4C	0,33	0,87	1491	505	370	125
5A	0,75	0,85	1181	886	233	175
5B	0,90	0,67	109	98	2	2
6	0,67	0,84	1049	708	184	124

Tabel 1b. Verwachte populatiegrootte na 10 resp. 20 jaar onder de bovengrens van de te verwachten groeisnelheid ($\lambda + 0,11$) die de diverse scenario's opleveren, bij een uitgangspopulatie van 6000 stuks.

SCENARIO	FRACTIE 1-4 JARIGEN	MAX. LAMBDA	na 10 jaar		na 20 jaar	
			TOTAAL	AANTAL 1-4 JARIGEN	TOTAAL	AANTAL 1-4 JARIGEN
STRENGE WINTER	0,76	1,12	18635	14181	57878	44045
1A	0,75	1,09	14204	10752	33626	25455
1B	0,74	1,05	9773	7310	15920	11908
1C	0,73	1,00	6000	4404	6000	4404
2A	0,75	0,95	3592	2716	2151	1626
2B	0,89	0,83	931	835	144	129
3	0,73	0,94	3232	2388	1741	1287
ZACHTE WINTER	0,76	1,16	26469	20196	116765	89092
4A	0,72	1,12	18635	13454	57878	41788
4B	0,63	1,07	11803	7471	23218	14697
4C	0,33	0,98	4902	1662	4006	1358
5A	0,75	0,96	3989	2992	2652	1989
5B	0,90	0,78	500	451	42	38
6	0,67	0,95	3592	2425	2151	1452

In tabel 1a is weergegeven tot welke aantallen de doorgerekende scenario's leiden na 10 en 20 jaar, oftewel in de jaren 2007 resp. 2017. Bovendien is aangegeven hoeveel 1-4-jarigen er in de populatie zitten: de categorie van de schadeveroorzakende vogels. Om een indruk te krijgen wat de bovengrens is van wat op grond van onze scenario's te verwachten is, zijn deze berekeningen ook gemaakt voor de ($\lambda + 0,11$), de bovengrens van het geschatte betrouwbaarheidsinterval (zie tabel 1b).

Dichtheidsafhankelijke groei

Geen enkele populatie zal met dezelfde groeisnelheid blijven doorgroeien, omdat een bepaald gebied op een gegeven moment zijn maximale draagkracht bereikt zal hebben (zie hoofdstuk 7). Daarom hebben we in die gevallen waarbij de jaarlijkse groei minstens 5% bedroeg, ook berekeningen gemaakt voor dichtheidsafhankelijke groei (zie hoofdstuk 7), waarbij de populatiegrootte niet boven een bepaalde maximumwaarde kan uitstijgen. Dit is in de tabellen 2a en 2b weergegeven. Voor het schatten van deze plafondwaardes wordt verwezen naar hoofdstuk 7.

Tabel 2a. Verwachte populatiegrootte onder de aanname van dichtheidsafhankelijke groei tot een populatieniveau van 13.600, na 10 resp. 20 jaar onder de diverse scenario's bij een uitgangspopulatie van 6000 stuks. Idem voor de bovengrens van de te verwachten groeisnelheid ($\lambda + 0,11$) die de diverse scenario's opleveren; alleen die scenario's waarbij duidelijke groei voorspeld werd.

SCENARIO	FRACTIE 1-4 JARIGEN	LAMBDA	na 10 jaar		na 20 jaar	
			TOTAAL	AANTAL 1-4 JARIGEN	TOTAAL	AANTAL 1-4 JARIGEN
ZACHTE WINTER	0,76	1,05	7656	5842	9228	7041

SCENARIO	FRACTIE 1-4 JARIGEN	MAX. LAMBDA	na 10 jaar		na 20 jaar	
			TOTAAL	AANTAL 1-4 JARIGEN	TOTAAL	AANTAL 1-4 JARIGEN
STRENGE WINTER	0,76	1,12	9704	7385	12126	9228
1A	0,75	1,09	8882	6724	11163	8450
1B	0,74	1,05	7656	5727	9228	6903
ZACHTE WINTER	0,76	1,16	10650	8126	12896	9840
4A	0,72	1,12	9704	7006	12126	8755

Tabel 2b. Verwachte populatiegrootte onder de aanname van dichtheidsafhankelijke groei tot een populatieniveau van 28.400, na 10 resp. 20 jaar onder de diverse scenario's bij een uitgangspopulatie van 6000 stuks. Idem voor de bovengrens van de te verwachten groeisnelheid ($\lambda + 0.11$) die de diverse scenario's opleveren; alleen die scenario's waarbij duidelijke groei voorspeld werd.

SCENARIO	FRACTIE 1-4 JARIGEN	LAMBDA	na 10 jaar		na 20 jaar	
			TOTAAL	AANTAL 1-4 JARIGEN	TOTAAL	AANTAL 1-4 JARIGEN
ZACHTE WINTER	0,76	1,05	8594	6557	11739	8957

SCENARIO	FRACTIE 1-4 JARIGEN	MAX. LAMBDA	na 10 jaar		na 20 jaar	
			TOTAAL	AANTAL 1-4 JARIGEN	TOTAAL	AANTAL 1-4 JARIGEN
STRENGE WINTER	0,76	1,12	12742	9697	20424	15543
1A	0,75	1,09	10921	8267	16944	12827
1B	0,74	1,05	8594	6428	11739	8781
ZACHTE WINTER	0,76	1,16	15173	11577	23908	18242
4A	0,72	1,12	12742	9200	20424	14746

Bij 'niets' doen onder het eens-in-de-tien-jaar-een-strengewinterscenario zal de populatie langzaam toenemen tot ruim 6600 in 2007 (tabel 1a).

Als veilige bovengrens ($\lambda + 0,11$), geldt echter 18.600 (tabel 1b), een verdrievoudiging van de huidige populatie, als ten minste de groei niet op dichtheidsafhankelijke wijze wordt geremd. Bouwen we dichtheidsafhankelijkheid met een bovengrens van 13.600 in, dan verwachten we in 2007 zo'n 9.700 Knobbelzwanen (tabel 2a), en bij een bovengrens van 28.400 verwachten we er 12.700 (tabel 2b).

7. Vergelijking modeluitkomsten met de werkelijkheid

Populatiesamenstellingen

Volgens ons standaardmodel, en ook in de continu-zachte-wintersvariant vertegenwoordigt het broedende gedeelte van de populatie slechts 24% van de gehele populatie zoals we die in de winter kunnen aantreffen. In de met halsbanden gemerkte Groninger populatie is gevonden dat slechts 15% van de populatie uit vogels bestaat die ouder dan vijf jaar zijn. Ten gevolge van het verlies van halsbanden kan dit echter een onderschatting zijn (gegevens Zwanenwerkgroep Avifauna Groningen). Daarnaast zijn er ook schattingen van de leeftijdsopbouw van de Groninger populatie aan de hand van het verenkleed in de winter. Die schattingen geven een percentage van 62% voor de adulte vogels, waarin echter ook de 4-jarige niet-broedvogels zijn inbegrepen, omdat die niet aan de hand van hun verenkleed van adulten te onderscheiden zijn.

Deze waarde komt meer overeen met de gepubliceerde literatuur. Bacon & Andersen-Harild (1989) hebben voor de uitvoerig onderzochte Deense en Engelse broedpopulaties een verhouding van 50 : 50 gevonden voor broedvogels vs. niet-broeders. Renssen & Teixeira (1980) schatten de Nederlandse populatie op 11.500-12.500 vogels, waaronder 4800-5400 broedvogels, oftewel 46%. Ook Koffijberg et al. (1997) komen met een geschatte winterpopulatie voor heel Nederland van 15.000 stuks, waaronder 3000-4000 broedparen, op 47% broedvogels.

Hoe kunnen we deze verschillen met ons model verklaren? Ons standaardmodel geeft uitsluitend leeftijdscategorieën, zodat, als een groot deel van de zwanen die jonger dan vijf jaar oud zijn toch broeden, de verschillen tussen de in werkelijkheid vastgestelde verhouding tussen broeders en niet-broeders en ons model veel kleiner zijn.

Ook kan het zijn dat de overleving van de oudere vogels veel hoger is dan wij in ons model hebben aangenomen. Voor diverse ganzensoorten schat Ebbing (1991) de natuurlijke sterfte zonder bejaging op slechts 6% per jaar, zodat de jaarlijkse overlevingskans 94% is voor de nauw aan zwanen verwante ganzen. Het is dus ook mogelijk dat de in de literatuur opgegeven schattingen voor de overlevingskans van volwassen Knobbelswanen te laag zijn. Ook dit zou leiden tot een groter aantal broedvogels in ons model, en dus tot een betere overeenstemming met de in de praktijk gevonden verhouding tussen broeders en niet-broeders.

Een andere mogelijkheid dat vooral de niet-broeders onderschat worden bij de tellingen lijkt onwaarschijnlijk. Zonder nauwkeuriger metingen van de jaarlijkse overlevingskans zullen we deze onvolkomenheid in ons model niet op kunnen lossen.

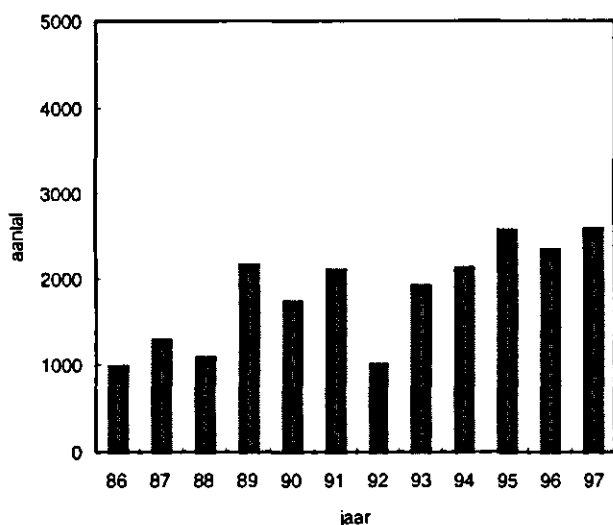
De werkelijke aantalsontwikkeling in Noord- en Zuid-Holland

Dankzij de door SOVON gecoördineerde tellingen hebben we een goed beeld van de aantallen Knobbelswanen in de maand januari. Hoewel vooral in zachte winters veel Knobbelswanen erg verspreid kunnen voorkomen, en daardoor bij tellingen over het hoofd gezien kunnen worden, geven deze tellingen toch een beeld van de aantalsontwikkeling.

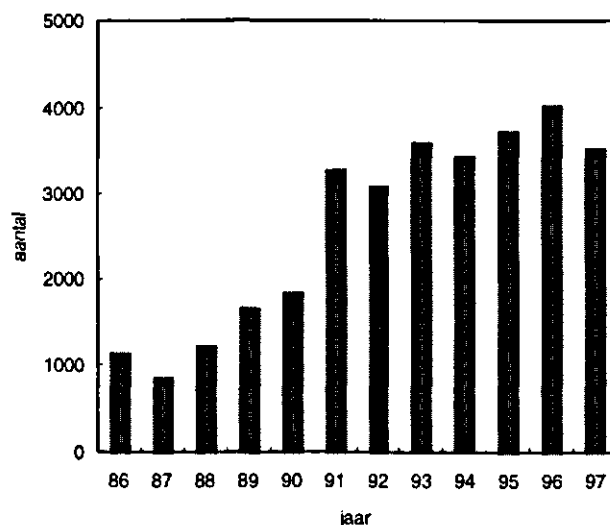
In figuur 8a en 8b zijn de in beide provincies getelde aantallen weergegeven over de periode 1986-1997. Er is sprake van een duidelijke toename, die echter ten dele veroorzaakt zou kunnen zijn doordat er steeds zorgvuldiger geteld is.

Vooraf in de provincie Zuid-Holland is er een sterke sprong in de aantallen tussen januari 1990 en 1991. Deze sprong is te verklaren door intensivering van de tellingen vanaf 1991. Om deze trendbreuk te omzeilen, hebben we alleen op grond van de tellingen vanaf 1991 de gemiddelde jaarlijkse groeifactor berekend. We zijn er voor die periode vanuitgegaan dat steeds een constant percentage van de werkelijk aanwezige Knobbelswanen geteld is, zodat deze tellingen een goed beeld van de trend geven, als we steeds twee elkaar opvolgende jaren met elkaar vergelijken en zo de jaarlijkse groeifactor berekenen. Voor Noord-Holland vinden we dan dat er gemiddeld een jaarlijkse toename is van 3,5% ($\lambda = 1.035$), en voor Zuid-Holland van 1,2% ($\lambda = 1.012$).

Het gevoerde beleid van afschot en eierenrapen wordt weergegeven door scenario 3 of 6 (resp. $\lambda = 0,83$ of $\lambda = 0,84$), en volgens deze scenario's is een afname van 16 tot 17% per jaar te verwachten.



Figuur 8a. Aantal Knobbelswanen geteld tijdens de midwintertelling in januari in Noord-Holland (gegevens SOVON).



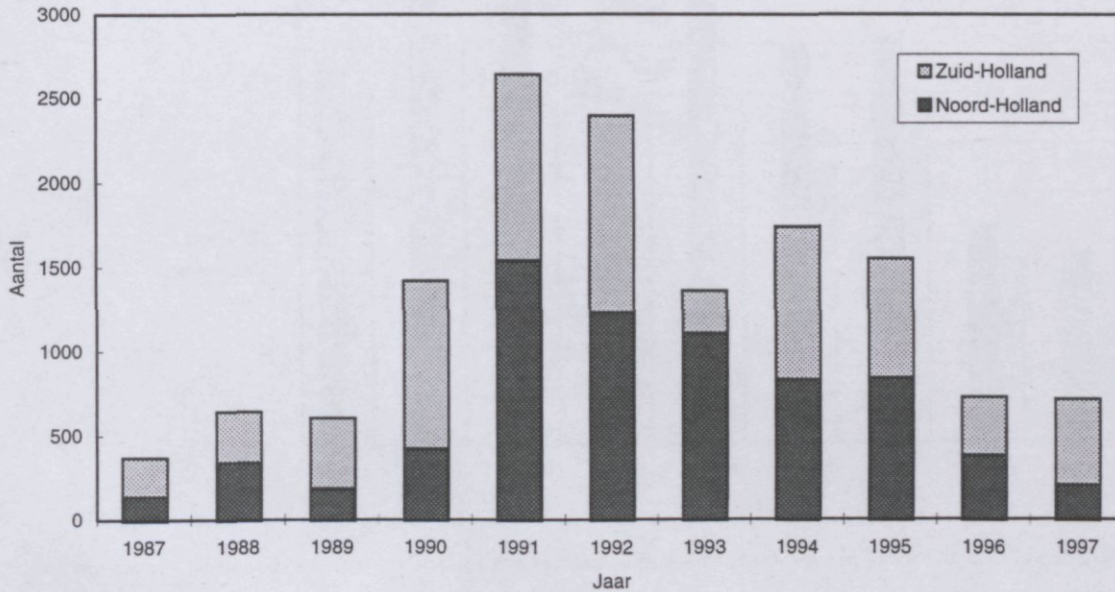
Figuur 8b. Aantal Knobbelswanen geteld tijdens de midwintertelling in januari in Zuid-Holland (gegevens SOVON).

In figuur 9 is aangegeven hoeveel Knobbelswanen er jaarlijks geschoten zijn in beide provincies. Het grote aantal in 1991 afgeschoten vogels heeft in Noord-Holland een duidelijk effect op het in januari 1992 getelde aantal (zie figuur 8a en 9). Meer details over in welke regio's in Noord-Holland Knobbelswanen geschoten zijn, zijn te vinden op het kaartje in bijlage 2.

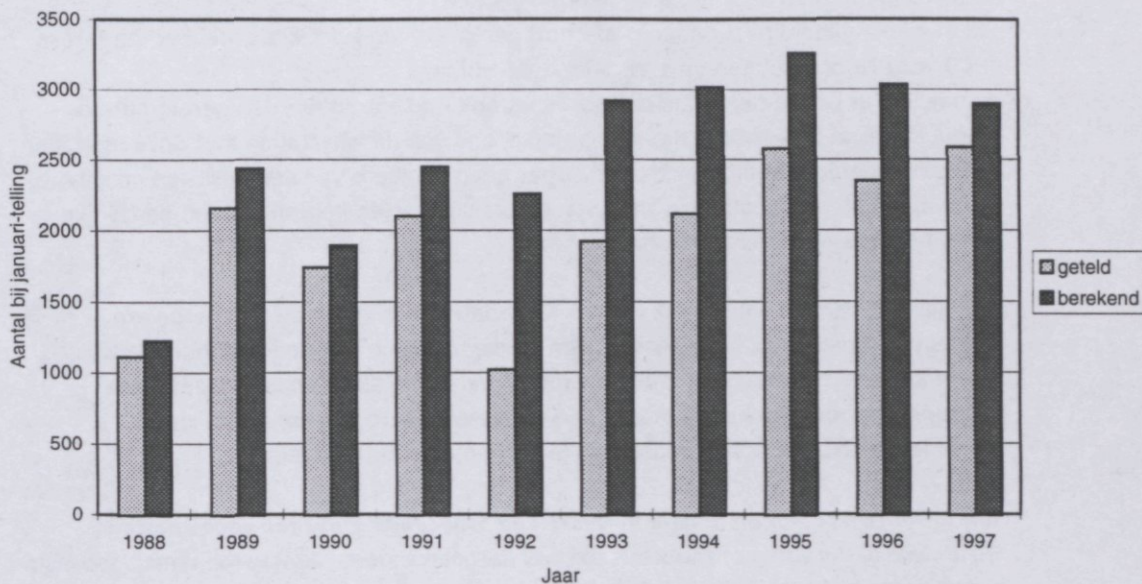
Wat zou de aantalsontwikkeling geweest zijn als het afschot niet plaats had gevonden? Om dit te kunnen schatten is in figuren 10a en 10b voor Noord-Holland resp. Zuid-Holland van *jaar tot jaar* aangegeven hoeveel Knobbelswanen er geweest zouden zijn als dit afschot niet had plaatsgevonden. Aangezien het meeste afschot in het voorjaar plaatsvindt en jongere vogels treft, waarvan een gedeelte door andere oorzaken toch overleden zou zijn voordat ze tijdens de eerstvolgende januari-tellingen geteld hadden kunnen worden, hebben we 80% van de in een bepaald jaar geschoten Knobbelswanen opgeteld bij de in januari van het daaropvolgende jaar getelde aantallen. Deze overle-

vingskans (van 80%) is vanzelfsprekend hoger dan de in dit rapport gehanteerde 60%, omdat de geschoten Knobbelzwanen niet meer een heel jaar voor de boeg hadden op het moment dat ze geschoten werden.

Voor alle duidelijkheid moet vermeld worden dat de berekende aantallen alleen vergeleken kunnen worden met het in het voorafgaande jaar werkelijk getelde aantal. Bij een berekening over verscheidene jaren zou immers van de in een bepaald jaar geschoten Knobbelzwanen over elk opvolgend jaar de nog overlevende fractie meegeteld moeten worden plus de uiteindelijk door hen voortgebrachte en overlevende jongen. In dit geval is alleen berekend hoeveel Knobbelzwanen er in het eerste jaar na afschieten geweest zouden zijn, door bijv. het werkelijk aantal getelde zwanen in 1993 te vergelijken met het berekende aantal in 1994, enz. enz. Dit stelt ons in staat van jaar tot jaar te berekenen wat de groeisnelheid geweest zou zijn zonder afschot, en die te vergelijken met de in werkelijkheid geconstateerde groeisnelheid (dus met afschot).



Figuur 9. Totale aantal afgeschoten knobbelzwanen per kalenderjaar in Noord- en Zuid-holland.

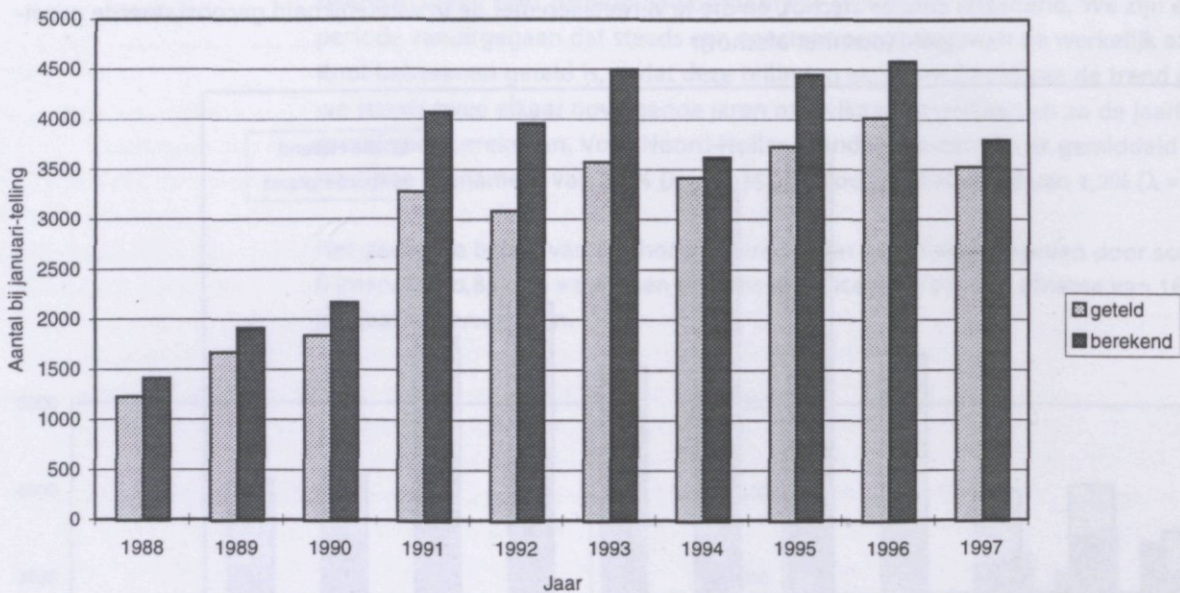


Figuur 10a. Het werkelijk aantal in Noord-Holland getelde Knobbelzwanen vergeleken met een schatting van het aantal als er geen afschot had plaatsgevonden.

Dan blijkt dat er in Noord-Holland zonder afschot gemiddeld een jaarlijkse toename van 39% ($\lambda = 1,39$) van 1988 t/m 1997 geweest zou zijn.

In een ongestoorde situatie zou dit tot het onwaarschijnlijke resultaat leiden dat het aantal Knobbelzwanen in 10 jaar tijds met een factor 27 toeneemt.

Dit is natuurlijk niet het geval, maar het illustreert heel duidelijk dat als je een fors aantal zwanen afschiet, dat er al snel een sterke instroom van Knobbelzwanen van elders plaats moet vinden. De toename van 39% moet dan ook gezien worden als de som van eigen aanwas van de Noord-Hollandse broedvogels en immigratie van elders. Dit is ook direct uit de tellingen te zien. Na het extreem grote aantal geschoten Knobbelzwanen in 1991, en ook nog een fors afschot in 1992, verdubbelt zich het aantal Knobbelzwanen in Noord-Holland van 1992 naar 1993.



Figuur 10b. Het werkelijke aantal in Zuid-Holland getelde Knobbelzwanen vergeleken met een schatting van het aantal als er geen afschot had plaatsgevonden.

Voor Zuid-Holland vinden we in dezelfde periode een jaarlijkse toename van gemiddeld 28%, waarbij we de toename van 1990 naar 1991 (trendbreuk door veranderde telmethode) buiten beschouwing hebben gelaten.

De in werkelijkheid (dus ondanks afschot) gerealiseerde jaarlijkse groei bedraagt resp. 3,5% voor Noord-Holland en 1,2% voor Zuid-Holland.

Aangezien er bovendien in beide provincies ook nog eieren worden geraapt om de populatiegroei te remmen, moeten we op grond van de verschillen met onze modellen wel concluderen, dat er in beide provincies geen sprake is van een gesloten populatie, maar dat er steeds Knobbelzwanen van elders bij moeten komen om een dergelijke groei te kunnen verklaren (zie hoofdstuk 8).

In 1996 en 1997 zijn aanzienlijk minder Knobbelzwanen geschoten in beide provincies (zie figuur 9), maar dit heeft niet tot een sterke toename van de aantallen overwinterende Knobbelzwanen geleid. Beide winters waren vrij streng, zodat wellicht de daardoor veroorzaakte extra sterfte kan verklaren waarom er ondanks sterk verminderd afschot toch geen duidelijke toename te constateren valt.

Aantalsontwikkeling bij andere in Nederland broedende grazende vogelsoorten

Bij andere nauw verwante soorten zijn wel dergelijke sterke aantalstoenames geconstateerd, maar dit betreft nieuwe vestigingen, waarbij er nog nauwelijks sprake is van dichtheidsafhankelijke aantalsregulatie. Recentelijk zijn bijv. Grauwe ganzen, Nijlganzen, zgn. Soepganzen (bastaarden tussen tamme en Grauwe ganzen), en zelfs Brandganzen aan het toenemen als broedvogel in Nederland (Lensink 1996, 1998; Meiningen & van Swelm 1994).

Voor de Nijlgans is een gemiddelde jaarlijkse groei van 31% ($\lambda = 1,31$) over een periode van 8 jaar vastgesteld (berekend uit Lensink 1996), voor de Brandgans met 29% ($\lambda = 1,29$) over een periode van vier jaar (berekend uit Meininger & Van Swelm 1994), voor Soepganzen langs de Lek een jaarlijkse groei van 12% ($\lambda = 1,12$) over een periode van 12 jaar (berekend uit Lensink 1998), en tenslotte voor Grauwe ganzen over een periode van drie jaar een jaarlijkse toename van 49% ($\lambda = 1,49$) (berekend uit Lensink, 1998).

8. Dichtheidsafhankelijkheid

8.1 Maximale dichtheid

Geen enkele populatie zal met dezelfde groeisnelheid blijven doorgroeien, maar om te kunnen voorspellen bij welk populatie-niveau er een evenwichtssituatie zal ontstaan, is er nog veel onderzoek nodig. De Rotganspopulatie (*Branta b. bernicla*), heeft zich in Denemarken spectaculair hersteld, nadat er zo'n 25 jaar geleden de jacht werd gesloten. Er zijn nu duidelijke aanwijzingen dat de aantallen zich op natuurlijke wijze stabiliseren (Ebbinge & Dekkers 1997).

Bij de Russische Brandganspopulatie (*Branta leucopsis*), die voornamelijk in Nederland overwintert, leek in de jaren zeventig ook sprake te zijn van stabilisatie rond een niveau van ca. 60.000 stuks, maar tot verrassing van veel onderzoekers begon in de jaren tachtig de populatie opnieuw krachtig te groeien, en is nu een niveau van meer dan 200.000 stuks bereikt. In dit geval kon vastgesteld worden dat deze verdere toename gepaard ging met het koloniseren van nieuwe broedgebieden, hetgeen voor de Knobbelzwanen in Noord- en Zuid-Holland niet mogelijk lijkt, omdat in alle geschikte gebieden al Knobbelzwanen voorkomen.

Van de Knobbelzwaan is bekend dat hij een groot territorium verdedigt, waardoor de nesten vrijwel nergens hoge dichtheden bereiken. Ook hierop zijn echter weer uitzondering enz. Zowel in Denemarken als in Engeland blijken Knobbelzwanen ook in kolonies te kunnen broeden. Het broedsucces binnen deze kolonies is echter zo laag dat deze vorm van broeden niet tot verdere groei van de populatie leidt (Bacon & Andersen-Harild 1989). Vanuit de verspreid in grote territoria broedende zwanen kan natuurlijk wel verdere groei plaatsvinden. Als we tot een goede schatting van de maximale dichtheden waarin Knobbelzwanen kunnen broeden, kunnen komen, dan kan op grond van de beschikbare hoeveelheid grasland de maximale omvang benaderd worden.

Dichtheden in Noord-Holland

In bijlage 3 is een analyse gemaakt van de inventarisatiegegevens per regio die de provincie Noord-Holland verzamelde. Bij deze inventarisatie is het aantal broedparen, de oppervlakte van het geïnventariseerde deelgebied en de bodemsoort vastgelegd. Van de meeste gebieden is maar van enkele jaren bekend hoeveel paar Knobbelzwanen er gebroed hebben. Van het maximaal ooit vastgestelde aantal broedparen is per deelgebiedje de dichtheid berekend (bijlage 3, tabel 1). De hoogste dichtheid (0,048 bp/ha op kleigrond in West-Friesland) komt overeen met 1 paar Knobbelzwanen per 21 ha.

Van deze dichtheden is de gemiddelde waarde (berekend gemiddelde) berekend, hetgeen voor veenweidegebieden op een waarde van 0,010 bp/ha komt (oftewel 1 broedpaar per 100 ha). Daarnaast is het gemiddelde berekend van de maximale dichtheden voor elk van de 7 regio's, om een indruk te krijgen wat de maximale

draagkracht is voor Noord-Holland. De gemiddelde dichtheden zijn gebaseerd op de totale oppervlakte van elk deelgebied, ongeacht of dit overal geschikt is voor Knobbelswanen, en geeft dus in een aantal gevallen een onderschatting voor de dichtheid in geschikte gebieden.

De totale oppervlakte volgens de Noord-Hollandse database bedroeg 228.580 ha, terwijl een nadere precisering, zoals in tabel 2 van bijlage 3, de oppervlakte geeft van de werkelijk geschikte gebieden per regio. Deze beperking brengt de totale oppervlakte terug tot 141.959 ha, een reductie van ruim 86.000 ha.

In tabel 3 van bijlage 3 wordt vervolgens het maximale aantal broedparen dat ooit in Noord-Holland is vastgesteld (door de maxima van de verschillende deelgebieden bij elkaar op te tellen) berekend als: 726 broedparen. Uitgaande van de gemiddelde dichtheden komen we op een vergelijkbaar getal van 925 broedparen, hetgeen natuurlijk niet verwonderlijk is, omdat de dichtheden tenslotte gebaseerd zijn op dezelfde basisgetallen, en er alleen gecorrigeerd wordt voor gebieden die nooit geteld zijn, en dat zijn er maar weinig in Noord-Holland. In 1980 werd door Renssen & Teixeira (1980) het aantal broedparen in Noord-Holland geschat op 270 -300.

Het aantal paren Knobbelswanen dat werkelijk maximaal in Noord-Holland zou kunnen broeden als alle geschikte plekken bezet zouden zijn, wordt waarschijnlijk beter benaderd door de maximale waardes per regio te middelen en te vermenigvuldigen met de beschikbare oppervlaktes. Dit leidt tot een veel groter aantal van ruim 4600 broedparen voor Noord-Holland (zie tabel 3 van bijlage 3). Omgerekend over de totale geschikte oppervlakte van 141 959 ha, komt dit neer op een dichtheid van 1 broedpaar per 30 ha. Opvallend is dat vooral in West-Friesland met een grote oppervlakte aan kleigrond, deze berekening tot een forse stijging van het aantal broedparen leidt: van 310 tot maar liefst 2430.

Voor veenweidegebieden, die over het algemeen als ideaal broedgebied voor Knobbelswanen worden beschouwd, bedraagt het gemiddelde van de regionale maxima 0,022 bp/ha, oftewel 1 broedpaar per 45 ha.

Dichtheden in Zuid-Holland

Voor de waterrijke veenweidegebieden in Zuid-Holland worden 1-5 broedparen per 100 ha opgegeven, en voor de gehele provincie is het aantal broedparen eind jaren zeventig geschat op 1150 - 1250 (ter Horst in lit.), terwijl in 1980 Renssen & Teixeira (1980) het op 700-800 paar schatten.

Binnen het weidevogelmeetnet voor Zuid-Holland (in totaal ca. 5250 ha) zijn tussen 1990 en 1997 tussen de 90 en 120 broedparen vastgesteld. Als maximale waarde dus: 0,023 broedpaar per ha (ter Horst in lit.), of 1 broedpaar per 44 ha.

Bauer & Glutz von Blotzheim (1968) geven als territoriumgrootte bijna 100 ha, hoewel ze ook gebieden noemen waar halfwilde tot tamme Knobbelswanen met een territorium van 4,5 ha genoeg nemen.

8.2 Maximale draagkracht Noord- en Zuid-Holland

Aangezien we voor Zuid-Holland niet over een vergelijkbare dataset konden beschikken, hebben we voor de uniformiteit gekozen voor een iets gewijzigde benadering, en wel door de totale hoeveelheid grasland die er volgens de CBS-statistieken in 1997 in beide provincies was te vermenigvuldigen met een gemiddelde dichtheid van 0,022 broedparen/ha (het gemiddelde van de maximale dichtheden, zoals die in 5 regio's op veengrond zijn gevonden (zie tabel 1, bijlage 3). Deze waarde ligt ook zeer dicht bij de in het Zuid-Hollandse weidevogelmeetnet gevonden dichtheid van 0,023 bp/ha.

Hoewel misschien niet al het grasland echt geschikt is voor Knobbelswanen, moeten we ook bedenken dat veel recreatie- en natuurgebieden waar ook Knobbelswanen broeden, hier buiten vallen. De overschatting, doordat met een te groot graslandareaal

vermenigvuldigd is, wordt hierdoor waarschijnlijk gecompenseerd. Deze voorzichtige benadering voor wat de potentiële draagkracht voor Noord- en Zuid-Holland zou kunnen zijn, levert ruim 3.400 broedparen voor beide provincies op, nl. ruim 1.700 voor Zuid-Holland en ruim 1.600 voor Noord-Holland.

In tabel 3 is verder uitgewerkt hoe we uitgaande van het aantal broedparen tot een schatting van de totale populatiegrootte kunnen komen. Door het aantal broedparen met 2 te vermenigvuldigen krijgen we een schatting van het aantal broedvogels, en op grond van de stabiele leeftijdsverdeling van 76%

1-4-jarige en 24% 5-25-jarige broedvogels, valt uit te rekenen dat de maximale populatiegrootte dan voor beide provincies tezamen ruim 28.000 vogels kan zijn, bijna 5 keer zoveel als het huidige aantal.

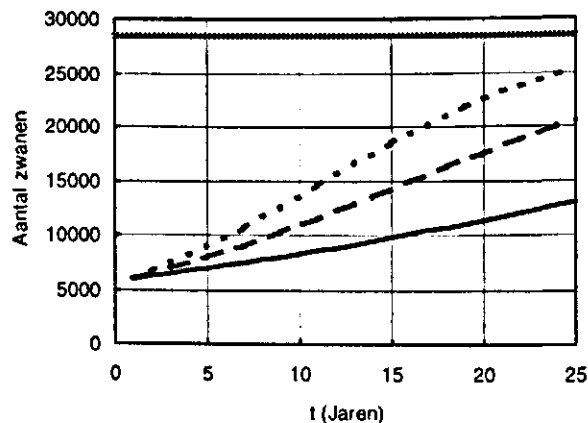
Gebaseerd op literatuurgegevens en de Groninger wintertellingen wordt de verhouding broedvogels niet-broedvogels (i.c. de 1-4-jarigen) ook wel op 50 : 50 geschat. Als we daarvanuitgaan, ligt de te verwachten maximale populatiegrootte voor beide provincies tezamen een stuk lager, nl. op ruim 13.500, nog steeds twee keer zoveel als het huidige aantal.

Tabel 3. Schattingen van de maximale populatiegrootte van de Knobbelzwaan in Noord- en Zuid-Holland. Het aantal broedparen is gebaseerd op de totale oppervlakte aan grasland in beide provincies vermenigvuldigd met een gemiddelde dichtheid van 1 broedpaar per 45 ha. De totale populatiegrootte is uit het aantal broedparen berekend, door uit te gaan van 24% broedvogels in de populatie (volgens onze modellen), of van 50% broedvogels in de populatie (volgens literatuurgegevens).

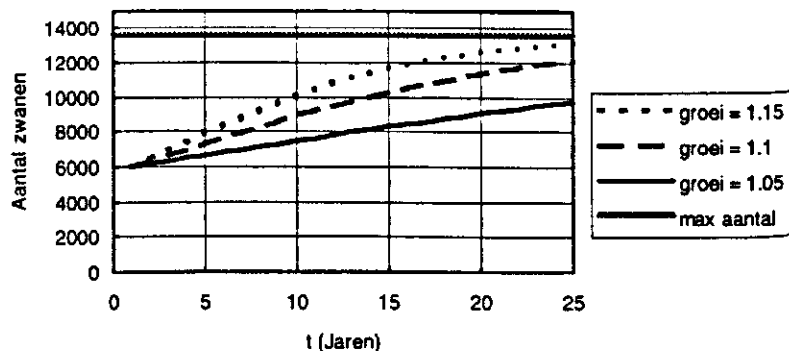
Provincie	Gras	Broedparen	0,24 Populatiegrootte	0,5 Populatiegrootte
Zuid-Holland	80041	1761	14674	7044
Noord-Holland	75058	1651	13761	6605
Totaal	155099	3412	28435	13649

Het duurt vanzelfsprekend natuurlijk wel de nodige jaren voordat dergelijke maximale niveaus bereikt zijn. In figuur 11a en 11b is aangegeven wat een dergelijke plafondwaarde betekent voor de aantalsontwikkeling bij verschillende groeifactoren (λ variërend van 1,05 tot 1,15).

In tabel 2a en 2b zijn deze maximale populatiegroottes verwerkt, zodat bij diverse groeisnelheden duidelijk wordt hoe sterk de populatie maximaal kan groeien in 10 resp. 20 jaar.



Figuur 11a. Populatieontwikkeling Knobbelzwaan in Noord- en Zuid-Holland bij dichtheidsafhankelijke groei tot een maximale waarde van 28.500 stuks.



Figuur 11b. Populatieontwikkeling Knobbelzwaan in Noord- en Zuid-Holland bij dichtheidsafhankelijke groei tot een maximale waarde van 13.600 stuks.

9. Uitwisseling met andere populaties

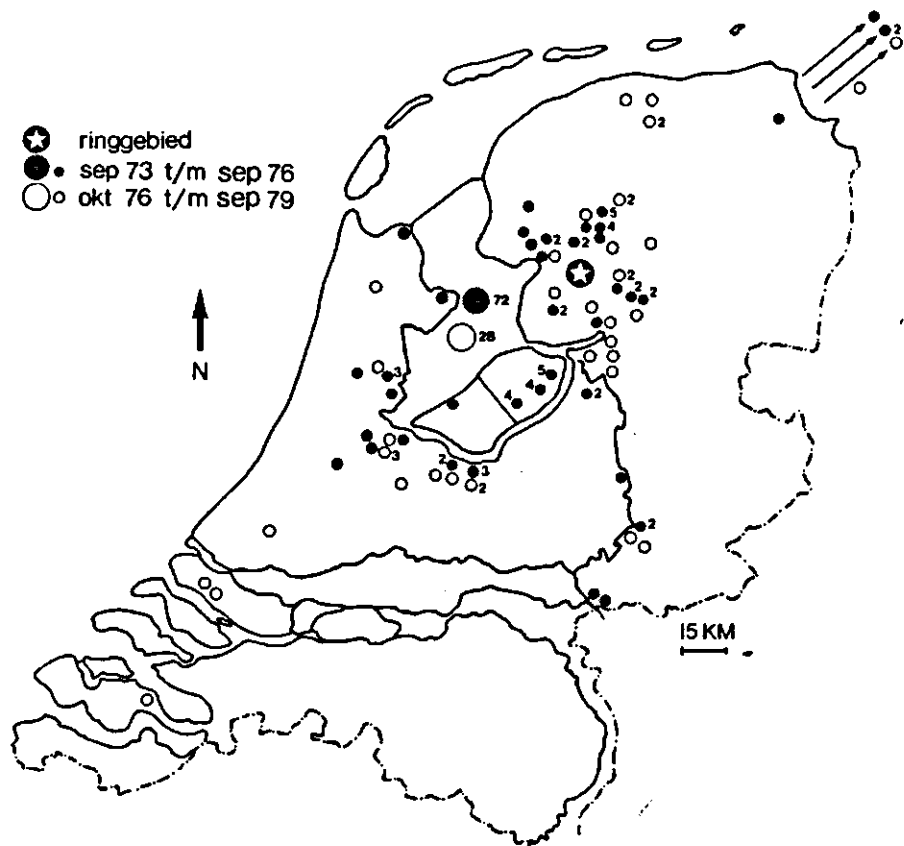
Uit de studies van Renssen (1981) en Van Dijk (1990), waarbij Knobbelzwanen met halsbanden zijn gemerkt, blijkt duidelijk dat de jongere Knobbelzwanen die in het IJsselmeergebied hun slagpennen ruïen, een verzameling vormen vanuit de diverse provincies. Vogels die in NW-Overijssel geboren zijn (Renssen 1981) blijken in belangrijke mate in het IJsselmeergebied te ruïen en in beperkte mate ook in Noord- en Zuid-Holland terecht te kunnen komen (figuur 12).

De in het IJsselmeergebied verzamelde ruïvogels, waarvan de geboorteplaats niet bekend is, worden vanuit alle windstreken rondom de ruïplaats teruggemeld (zie figuur 13). Bij dit laatste kaartje zijn overigens uitsluitend meldingen van zwanen die dood zijn gevonden, opgenomen. Opnemen van de vele in Noord-Holland geschoten zwanen, en van de vele aflezingen in Groningen en Overijssel zou een vertekend beeld hebben opgeleverd, omdat dat tot een niet-overal gelijke meldkans zou leiden (Van Dijk 1990). Waarschijnlijk kunnen we de diverse Knobbelzwanenpopulaties het beste opvatten als een metapopulatie, met uitwisseling via gezamenlijke ruïplaatsen van de niet-broeders.

Aangezien er in Noord-Holland zelf nauwelijks zwanen zijn geringd (slechts 81 adulten en 19 kuikens in de periode 1960-1997) is het niet na te gaan in hoeverre er sprake is van een gebalanceerde uitwisseling of van een eenzijdig gerichte stroom van Knobbelzwanen naar Noord-Holland, waardoor de aantallen daar, ondanks de aantalsbeperkende maatregelen, toch blijven toenemen.

In Zuid-Holland zijn in dezelfde periode weliswaar 847 adulte en 87 kuikens geringd, maar er zijn ons geen publicaties bekend waarin de terugmeldingen van deze in Zuid-Holland geringde Knobbelzwanen zijn geanalyseerd.

Van 250 als kuiken met halsbanden gemerkte Knobbelzwanen in Groningen, is van 20 stuks bekend waar ze uiteindelijk zijn gaan broeden. Een van deze 20 vestigde zich in Noord-Holland bij Berkhout.



Figuur 12. Terugmeldingen buiten het ringgebied van Knobbelzwanen die in NW-Overijssel zijn geringd. (Renssen 1981).

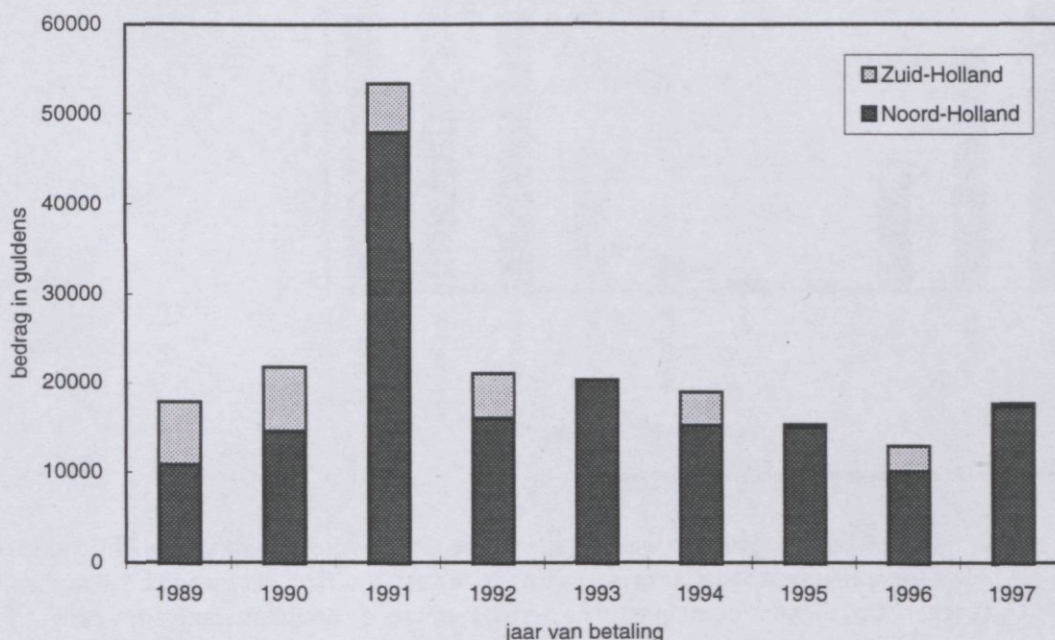
Figuur 13. Terugmeldingen van Knobbelzwanen die als ruier zijn geringd in het IJsselmeergebied (R). Om geen vertekend beeld te krijgen zijn uitsluitend meldingen opgenomen van doodgevonden Knobbelzwanen, die a) niet geschoten zijn, en b) niet afgelezen zijn door gespecialiseerde waarnemers. (Uit: Van Dijk 1990).



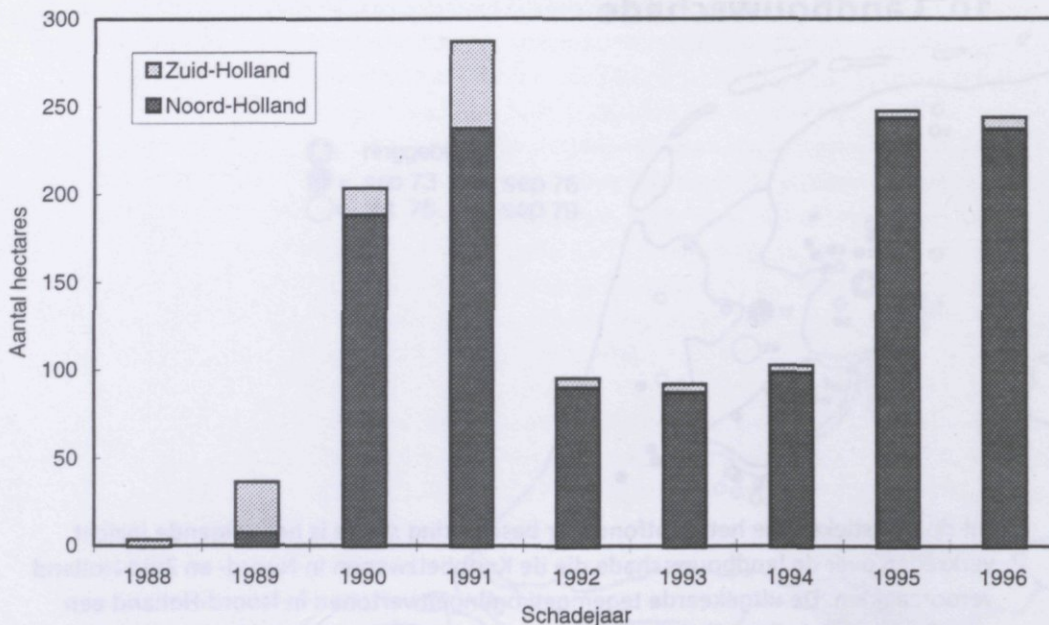
10. Landbouwschade

Uit de statistieken die het Jachtfonds ter beschikking stelde is het volgende inzicht verkregen over de landbouwschade die de Knobbelzwanen in Noord- en Zuid-Holland veroorzaakten. De uitgekeerde tegemoetkomingen vertonen in Noord-Holland een opvallende piek in 1991. Een verklaring hiervoor ligt in het feit dat de provincie Noord-Holland in 1991 de afschotvergunningen erg laat afgegeven, zodat er in het voorjaar geen zwanen geschoten konden worden om groepen Knobbelzwanen te verjagen. Dit leidde tot een veel groter aantal schadeclaims. Toen in 1991 de vergunningen eenmaal verstrekt waren, zijn er in datzelfde jaar een recordaantal van 1551 Knobbelzwanen in Noord-Holland afgeschoten. Dit is wellicht een directe reactie op de sterk toegenomen schadebedragen, waardoor de zwanenschutters besloten dit probleem grondig aan te pakken.

In figuur 14 is de schade geboekt onder het jaar waarin de tegemoetkoming werd uitgekeerd. Duidelijk blijkt dat er hoofdzakelijk schade veroorzaakt is in Noord-Holland en in veel mindere mate in Zuid-Holland, terwijl de aantallen Knobbelzwanen in beide provincies vergelijkbaar zijn. Uit de statistieken van het Jachtfonds is ook te halen wanneer de schade werd aangericht, en hoe groot de totale oppervlakte aan landbouwgrond was waarop het gewas begraasd was.

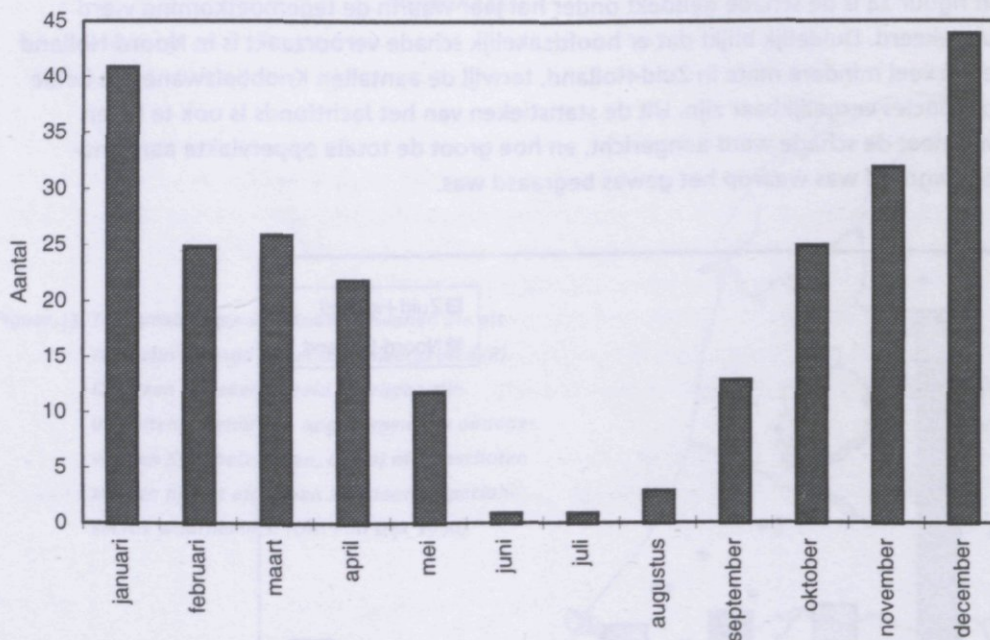


Figuur 14. Tegemoetkoming in de landbouwschade door Knobbelzwanen zoals uitgekeerd door het Jachtfonds in Noord- en Zuid-Holland. Aangegeven is in welk jaar uitbetaling plaatsvond.



Figuur 15. Totale oppervlakte met landbouwschade door Knobbelzwanen in Noord- en Zuid-Holland per kalenderjaar waarin de schade werd aangericht.

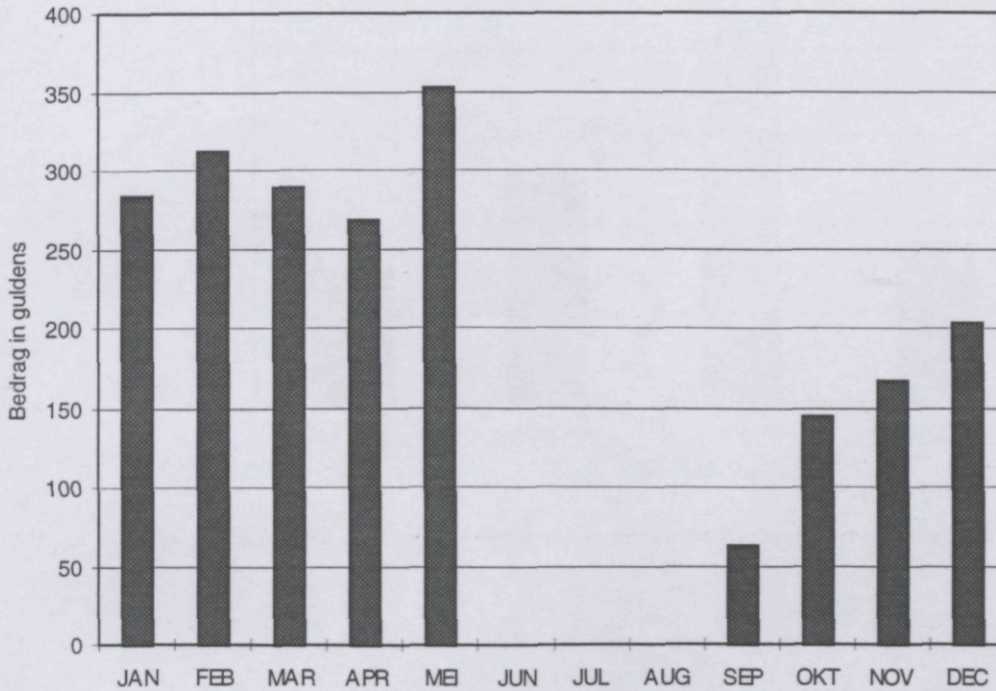
In figuur 15 is dit uitgezet, en ook dan blijkt dat 1991 een topjaar is met bijna 300 ha. Vreemd genoeg is ook in 1995 en 1996 over bijna dezelfde oppervlakte schade geclaimd, maar was de per ha uitgekeerde tegemoetkoming zoveel lager dat het uitgekeerde bedrag (figuur 14) in 1995 en 1996 veel lager uitkwam dan in 1991.



Figuur 16. Verdeling van de schademeldingen over de maanden van het jaar.

In figuur 16 is aangegeven in welke maanden de schade vooral werd aangericht door alle gehonoreerde schadeclaims over de periode 1990 t/m 1997 per maand bij elkaar op te tellen. Opvallend is de stijging in de herfst, wanneer de Knobbelzwanen in steeds mindere mate van waterplanten kunnen leven en ook grote groepen terugkeren van de ruiplaatsen, culminerend in een piek in december en januari. In de voorjaarsmaanden februari t/m april blijven er behoorlijk wat schadegevallen, en in juni, juli en augustus komt er nauwelijks schade voor, omdat dan hoofdzakelijk waterplanten door de Knobbelzwanen worden gegeten.

In figuur 17 staan de gemiddelde tegemoetkomingen die per maand per ha grasland zijn uitgekeerd. In de maanden januari t/m mei is de schade duidelijk hoger dan in de herfstmaanden.



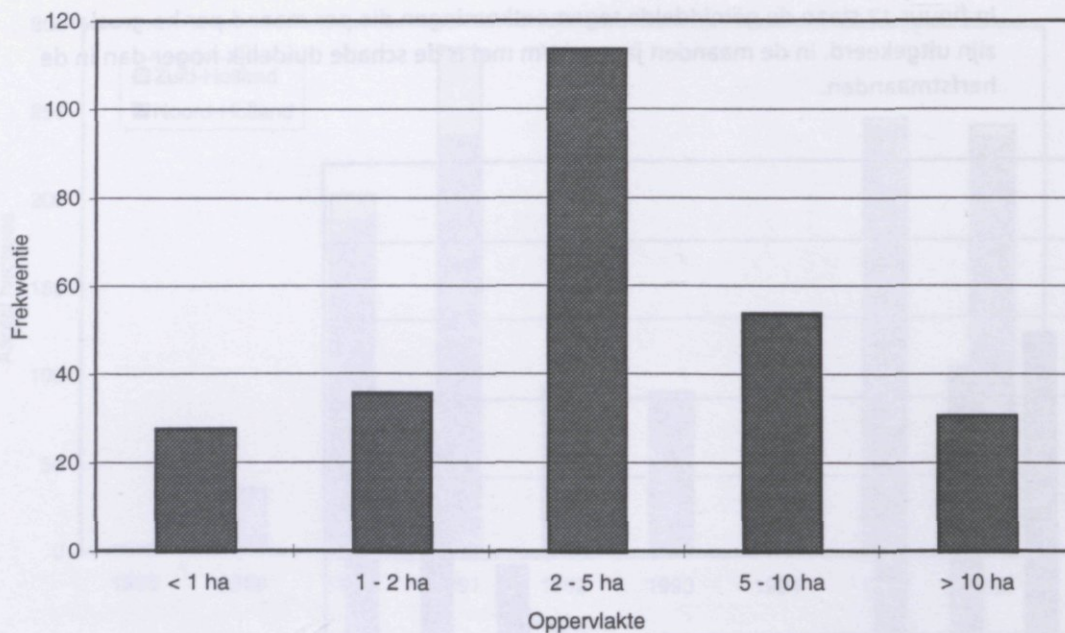
Figuur 17. Gemiddelde tegemoetkoming in door Knobbelzwanen veroorzaakte landbouwschade op grasland per kalendermaand. Het gemiddelde is uitsluitend berekend voor kalendermaanden met minimaal 5 schadegevallen.

10.1 Welke gewassen?

In totaal zijn er 263 schadegevallen geweest, waarvan het overgrote deel (250) op gewoon grasland (code: 411); gemiddeld werd hier f 256,-/ha uitgekeerd.

Op graszaad (code 412) zijn 2 schadegevallen bekend van gemiddeld f 887,- per ha. Voorts zijn er 9 meldingen van schade aan wintergraan (code 421), met een gemiddelde schade van f 1279,- per ha en 2 schademeldingen op schapengras (code 462) waarbij gemiddeld f 77,- per ha werd uitgekeerd. Een uitzonderlijk geval betrof de schade aan bloemen (code 437) van f 4112,-. Hier bleek een of meer Knobbelzwanen gedurende een periode van strenge koude dwars door het glazen dak van een kas geland te zijn, waardoor naast glasschade ook extra stookkosten nodig waren.

De oppervlaktes waarover landbouwschade wordt uitgekeerd variëren van 0,03 ha tot 98 ha. De mediane waarde is 3 ha. In figuur 18 wordt de frequentieverdeling weergegeven. Zo'n 12% van de gevallen betreft meer dan 10 ha, maar in de meeste gevallen (43%) gaat het om oppervlaktes tussen de 2 en 5 ha. In 11% van de gevallen betreft het schadegevallen die minder dan 1 ha omvatten. De per ha uitgekeerde tegemoetkoming blijkt ook niet constant te zijn, omdat deze afhankelijk is van de getaxeerde schade, en de marktwaarde van het gewas.



Figuur 18. Frequentieverdeling van de oppervlaktes waarover schade door Knobbelzwanen werd vastgesteld per schadegeval.

Tabel 4. Gemiddelde en mediane bedrag dat per ha grasland aan tegemoetkoming in de door Knobbelzwanen veroorzaakte schade is uitgekeerd.

Jaar	Gem. bedrag/ha	Mediane bedrag/ha	n
1988	309	309	1
1989	196	190	5
1990	231	176	45
1991	255	159	62
1992	357	297	23
1993	264	155	24
1994	237	134	35
1995	200	79	32
1996	89	37	20
1997	135	46	3

Uit tabel 4 blijkt dat voor schade aan grasland vooral in 1996 de per ha uitgekeerde tegemoetkoming met ca. f 90,- per ha ver beneden het gemiddelde van f 256,- ligt. Ook in 1997 ligt het bedrag lager, maar dit is slechts op 3 gevallen gebaseerd, waarschijnlijk omdat nog niet alle schadegevallen uit 1997 in het geanalyseerde bestand waren opgenomen.

Door de figuren 15 en 8a en 8b met elkaar te vergelijken blijkt dat er geen duidelijke relatie te leggen is tussen het totale aantal Knobbelzwanen in januari en de hoeveelheid uitgekeerde tegemoetkoming in landbouwschade. Ook tussen het aantal afgeschoten Knobbelzwanen (een maat voor de overlast door Knobbelzwanen veroorzaakt) en de uitgekeerde tegemoetkomingen is geen duidelijke relatie te vinden. Dit komt overeen met de resultaten van het vele onderzoek dat er naar landbouwschade door wilde ganzen is gedaan (Patterson 1991), waar het ook niet mogelijk bleek een eenvoudig verband vast te stellen, en waar vooral de bodemsoort en -gesteldheid samenhang met de schadegevoeligheid. Dit wil zeker niet zeggen dat er geen sprake van schade is. De voornaamste reden hiervoor is dat afhankelijk van de weersomstan-

digheden en de grondsoort bepaalde gewassen zich soms verrassend goed kunnen herstellen na begrazing, terwijl er in andere gevallen niet zo zeer door begrazing, maar vooral door vertrapping opbrengstverlies voor de boer kan optreden.

10.2 Ruwe schatting van de maximaal te verwachten landbouwschade

Om toch een, uiterst, ruwe voorspelling voor de maximaal te verwachten onkosten bij toegenomen aantallen Knobbelzwanen te kunnen doen, hebben we het aantal ha waar schade wordt toegebracht uitgedrukt per Knobbelzwaan, zoals geteld bij de januari-tellingen. Uit figuur 15 en de figuren 8a en 8b blijkt dat bij een populatie van 6000 Knobbelzwanen er op ca. 250 ha schade wordt veroorzaakt, zodat er uiteindelijk, als de populatie een maximaal niveau van 28.500 (zie tabel 2, en figuur 11a) bereikt zou hebben op ca. 1200 ha schade verwacht kan worden. Bij een bedrag van f 256,- per ha, dus f 300.000,-

Bij een lagere plafondwaarde van 13.600 (zie figuur 11b) als maximumaantal Knobbelzwanen in Noord- en Zuid-Holland zou er sprake kunnen zijn van f 140.000,- over ruim 500 ha.

Aan deze berekening kleven natuurlijk veel onzekerheden. Als bijv. door verwachte veranderingen in de landbouw steeds meer grasland extensiever gebruikt gaat worden (zie ook Van Eerden *et al.* 1996), konden veel meer Knobbelzwanen wel eens gaan overschakelen op wintergraan, waar de schade per ha veel grotere sommen geld bedraagt, zodat het totale schadebedrag bij het bereiken van de maximale populatiegrootte wel eens vijf keer zo hoog zou kunnen worden, als uitsluitend op wintergraan gegraasd zou worden. Voordat een dergelijke populatiegrootte bereikt wordt, verlopen natuurlijk jaren. Dit verloop in de tijd hebben we als volgt geschat: we hebben voor de maximaal te verwachten groei bij een zachte-winterscenario (16% groei per jaar) de aantalstoename berekend bij dichtheidsafhankelijke toename tot een absolute populatiegrootte van 28.500 Knobbelzwanen. Op grond hiervan zal de populatie na 5 jaar zijn toegenomen tot ruim 10.000 vogels (schade over ruim 400 ha, of ca. f 100.000,-), en na 10 jaar tot ruim 15.000 vogels (schade over ruim 600 ha of ca. f 150.000,-).

Bij een plafondwaarde van 13.600 Knobbelzwanen voor Noord- en Zuid-Holland zal onder dit scenario de populatie na 10 jaar zijn toegenomen tot ruim 10.000 vogels (zie tabel 2a), hetgeen schade over ruim 400 ha, of ca. f 100.000,- zou betekenen. Hoewel dit 'worstcase'-scenario's zijn, omdat uitgegaan is van de maximaal te verwachten groei bij een scenario zonder strenge winters, moeten we er ook rekening mee houden dat er ook nog sprake kan zijn van immigratie van Knobbelzwanen van elders. Vanzelfsprekend zal, als de beide provincies echt 'vol' zijn, deze immigratie stoppen.

10.3 Verjagen

Het verjagen van Knobbelzwanen van percelen waar ze niet gewent zijn, kan in bijzondere gevallen een oplossing zijn, maar over het algemeen wordt bij verjaging het probleem slechts van de ene naar de andere boer verplaatst. Wel is de algemene ervaring dat door het verjagen de grotere groepen (soms tot 200 stuks) zich opsplitsen in vele kleinere groepen, waarvan de aanwezigheid veel gemakkelijker wordt geaccepteerd door boeren. Daarnaast vereist het met succes verjagen van Knobbelzwanen veel tijd en volharding van de verjagers. Oplossingen zullen dan ook vooral gezocht moeten worden in het beschikbaar stellen van alternatief voedsel: hetzij meer waterplanten of gedooggebieden op grasland.

10.4 Slotopmerkingen

Gezien de vele onzekerheden over de factoren die van invloed zijn op de omvang van de landbouwschade die Knobbelzwanen veroorzaken, verdient het aanbeveling om, als besloten wordt niet langer de aantallen Knobbelzwanen actief te gaan reguleren, de verspreiding en aantalstoename van Knobbelzwanen een aantal jaren intensief te volgen. Hierbij zal de mate van uitwisseling met andere gebieden (provincies) gemeten moeten worden, zodat wanneer in een later stadium toch weer toch aantalsregulatie besloten mocht worden, dit ook veel gericht en op een effectievere wijze kan gebeuren.

11. Conclusies

Algemeen

Uit de vele reacties in de publiciteit blijkt dat Knobbelzwanen door een groot publiek zeer positief worden gewaardeerd.

Dergelijke natuurwaardes van het Nederlandse agrarische landschap en de belangen van de boer dienen tegen elkaar te worden afgewogen.

Modelconclusies

- De modelmatig geschatte groeisnelheden hebben een nauwkeurigheid van ca. 10%.
- De scenario's die het in de jaren negentig gevoerde beleid in Noord- en Zuid-Holland beschrijven (3 en 6) voorspellen een jaarlijkse afname met 16 - 17%
- In de door ons ontwikkelde populatiemodellen blijken de volgende parameters vooral een sterk effect op de groeisnelheid te hebben: het aantal eieren dat de 5-14-jarige zwanen leggen, de kans om als kuiken te overleven en naar de klasse van 1-jarigen over te gaan, de kans om als subadult te overleven en naar de klasse van de broedvogels van 5-14-jarigen te gaan, en ten slotte de jaarlijkse overlevingskans van de 5-14-jarigen. Hoe nauwkeuriger we deze parameters kunnen schatten hoe precieser de uitspraken die we met de ontwikkelde modellen kunnen doen.
- De categorie van 15 jaar en ouder blijkt numeriek een geringe bijdrage te leveren aan de populatie.
- Het rapen van 30% van de eieren heeft een gering effect (scenario's 1A en 4A) op de populatiegroei, maar wel op de leeftijdsopbouw.
- Het rapen van eieren om de aantallen Knobbelzwanen te reguleren (fig. 4 en 6) heeft een veel minder sterk effect dan afschot van 25% van de volgroeide vogels (1-25 jaar oud) (fig. 5 en 7)
- Alleen zeer intensief eirapen (waarbij 90% van de eieren worden geraapt) (scenario's 1C en 4C) leidt wel tot een sterke afname, en leidt onder het 'zachte-winter-basismodel' (scenario 4C), waarbij elk jaar intensief eieren worden geraapt tot een sterke veroudering in de populatie, waarbij zowel de 5-14-jarigen als de 15-25-jarigen relatief in aantal toenemen.
- Zeer intensief rapen leidt onder het 'streng-winter-basismodel' (zie scenario 1C), waarbij na de eens in de tien jaar optredende strenge winter geen eieren worden geraapt, vooral tot een relatieve toename van de 1-jarigen, en een afname van de 2-4-jarigen en de 5-14-jarigen, terwijl de alleroudsten (15-25 jaar) juist relatief wat toenemen.
- Als aan de maatregel afschot van 25% van alle Knobbelzwanen (waarbij uitsluitend jonge nog-niet broedende (1-4 jarige) vogels worden geschoten), nog de maatregel van het rapen van 30% van de eieren wordt toegevoegd (scenario's 3 en 6) blijkt het rapen van eieren vrijwel geen effect te hebben.

- Als bij eenzelfde aantal geschoten Knobbelzwanen, niet alleen 1- 4-jarigen, maar ook oudere Knobbelzwanen worden geschoten, en wel in de verhouding 4 : 1, blijkt het afschot tot een veel sterkere afname van de populatie te leiden. Bovendien blijkt dan verrassenderwijs het aantal jonge zwanen (de schade-veroorzakende categorie) relatief toe te nemen (scenario's 2B en 5B).
- Op scenario 4A na voorspellen alle scenario's met actieve aantalsregulatie een afname van de populatiegrootte. De scenario's zonder ingrijpen voorspellen een jaarlijkse toename met 1-5% (+/- 11%), afhankelijk van het al dan niet voorkomen van strenge-wintereffecten.

Landbouwschade

- Tegemoetkomingen vanwege landbouwschade door Knobbelzwanen worden vooral in Noord-Holland, en nauwelijks in Zuid-Holland uitgekeerd.
- Overlast voor de landbouw wordt vooral veroorzaakt door jonge nog-niet-broedende Knobbelzwanen die in groepen van 50-200 stuks grasland, en soms ook wintergraan begrazen.
- In de periode 1987-1997 zijn in Noord-en Zuid-Holland tezamen per jaar gemiddeld 1298 Knobbelzwanen geschoten op een totale winterpopulatie van ca. 6000 vogels (fig. 9), met een maximum van 2651 in 1991. Het aantal geschoten vogels is ongeveer gelijk verdeeld over beide provincies. In 1996 en 1997 zijn aanzienlijk minder Knobbelzwanen geschoten (fig. 9), en is ook de oppervlakte waarover schadetegemoetkomingen zijn uitgekeerd hoger (fig. 15)
- Het overgrote deel van de schadegevallen heeft betrekking op graslandschade (250 van de 263 gevallen), waarbij de laatste jaren in Noord-Holland over een oppervlakte van ca. 250 ha schade werd geconstateerd. Gemiddeld bedroeg de uitgekeerde schade voor grasland f 256,- per ha.
- In de loop van de herfst neemt het aantal schademeldingen sterk toe, en de meeste meldingen worden in december en januari gedaan. Van februari t/m april wordt nog steeds schade gemeld, en pas in mei neemt het aantal meldingen duidelijk af. De per ha uitgekeerde schadetegemoetkomingen zijn het hoogst in de periode januari t/m mei (figuur 17). Van juni t/m augustus wordt er vrijwel geen schade gemeld (fig. 16)
- Een zeer ruwe schatting van de maximaal te verwachten landbouwschade, als de aantallen Knobbelzwanen in Noord- en Zuid-Holland niet langer actief gereguleerd zullen worden, bedraagt: in 2002 over een oppervlakte van 400 ha grasland, oplopend tot ruim 600 ha. grasland in 2007 (over 10 jaar).
- Het verjagen van Knobbelzwanen is arbeidsintensief, en leidt vooral tot oplossingen als er een goed alternatief voedselgebied is, waar de zwanen heen gejaagd kunnen worden. Wel leidt het verjagen vaak tot het uiteenvallen van grotere groepen in verschillende kleinere groepen, waardoor de schade meer gespreid en gemakkelijker aanvaard wordt.
- Naast Knobbelzwanen worden boeren in toenemende mate geconfronteerd met andere in Nederland broedende grazers zoals Grauwe ganzen, Soepganzen en Nijlganzen.
- Om erachter te komen waarom bij een vergelijkbaar aantal Knobbelzwanen er in Noord-Holland wel en in Zuid-Holland nauwelijks schadetegemoetkomingen worden uitgekeerd, is nadere studie naar de verspreiding in ruimte en tijd van groepen subadulte Knobbelzwanen nodig.

Aantalsontwikkeling

- Het is zeer waarschijnlijk dat de geconstateerde afvlakking van de populatiegroei van Knobbelzwanen (zie fig. 1) in Nederland niet zo zeer een gevolg is van het 'vol' raken van het Nederlandse Knobbelzwaanbiotoop, maar van het tot nu toe gevoerde beleid waarbij de aantallen beperkt werden door afschot en (al dan niet legaal) eirapen.

- De in werkelijkheid vastgestelde aantalstoename van 1991-1997 bedraagt in Noord-Holland 3,5% per jaar en in Zuid-Holland 1,2% per jaar.
- De huidige dichtheden van broedende Knobbelzwanen in Noord- en Zuid-Holland lijken voorsnog ruimte te bieden voor een verdere toename van het aantal Knobbelzwanen tot een niveau van 13.500, of gebaseerd op de modelmatig verwachte verhouding tussen broedvogels en niet-broedvogels zelfs 28.000.

Metapopulaties

- Als we corrigeren voor het aantal geschoten Knobbelzwanen, blijkt dat de jaarlijkse toename in Noord-Holland in de periode 1991-1997 gemiddeld 39% geweest zou zijn, en in Zuid-Holland 28%. Een dergelijke toename kan alleen verklaard worden doordat er veel immigratie van elders geweest moet zijn. Kennelijk wordt het grote aantal geschoten vogels weer snel opgevuld door Knobbelzwanen van elders.
- Uit studies van broedpopulaties in NW-Overijssel/ZO-Friesland en Groningen is gebleken dat er in ieder geval vandaar Knobbelzwanen naar Noord- en Zuid-Holland trekken.
- Uit deze studies en uit terugmeldingen van als ruiende vogel in het IJsselmeer geringde Knobbelzwanen blijkt dat er via gemeenschappelijke ruiplaatsen uitwisseling bestaat tussen de diverse Knobbelzwaanpopulaties.
- In Noord- en Zuid-Holland zijn nauwelijks jonge Knobbelzwanen geringd, zodat het niet mogelijk is een indruk te krijgen van de mate van emigratie vanuit deze provincies.
- Voor een goede voorspelling van de te verwachten aantallen Knobbelzwanen zal een metapopulatiemodel opgesteld moeten worden, waarbij emigratie en immigratie gemeten zal moeten worden.

Beheersmaatregelen

- Voor een beleid om de aantallen Knobbelzwanen op een bepaald gewenst niveau te reguleren is coördinatie met andere provincies noodzakelijk.
- Wil een beheerder om landbouwschade of andere overlast te voorkomen een populatie handhaven op een niveau beneden de natuurlijke draagkracht, dan zal er actief gereguleerd moeten worden.
- Voldoende inzicht in dichtheidsafhankelijke aantalsregulatie door de Knobbelzwanen zelf, kan alleen verkregen worden door een aantal jaren geen regulatie toe te passen en intensief te meten door ringonderzoek hoeveel uitwisseling er tussen deelpopulaties bestaat
- Dankzij een intensieve studie van de Zwanenwerkgroep Avifauna Groningen bestaat er voor die provincie inzicht in de mate waarin eieren en nesten (illegaal) verdwijnen. In Groningen verdwijnen 60% van de gelegde eieren.
- Voor de provincies Noord- en Zuid-Holland kon onvoldoende inzicht verkregen worden in de mate van (illegaal) eirapen en het opruimen van zwanennesten. Bij het nemen van beheersmaatregelen is dit inzicht noodzakelijk.

12. Mogelijke oplossingen

Alternatieve voedselbronnen

Het herstel van waterplantenvegetaties dankzij verbeterde waterkwaliteit schept ongetwijfeld goede extra foerageermogelijkheden voor Knobbelzwanen. Vooral in de herfst zou dit tot vermindering van landbouwschade kunnen leiden. Onderzocht zou moeten worden in hoeverre de verbeterde waterkwaliteit een effect heeft op de verspreiding van de niet-broedende Knobbelzwanen.

Gedogen door boeren

Wellicht zijn er ook mogelijkheden om gedoogcontracten met boeren af te sluiten die wel bereid zijn groepen jonge Knobbelzwanen op hun land op te vangen, waardoor het mogelijk is Knobbelzwanen van schadegevoelige percelen te verjagen. Deze mogelijkheid wordt voor overwinterende ganzen (zie Natuurbalans '98) al op diverse plaatsen uitgetoet. Het geven van voorlichting over Knobbelzwanen kan wellicht leiden tot een grotere bereidwilligheid van boeren om Knobbelzwanen op hun land te gedogen.

Aantalsregulatie door natuurlijke roofvijanden (predatoren)

De toename van de vos zou in bepaalde gebieden wellicht tot een verminderd broedsucces en wellicht hogere sterfte van Knobbelzwanen kunnen leiden. Tot nu toe is echter niet bekend of vossen in dezen een factor van belang zijn. Een studie naar het effect dat vossen op de verspreiding en nestplaatskeuze van Knobbelzwanen hebben, kan nuttige informatie opleveren voor het beheer van Knobbelzwanen.

Zwanen met zwanen bestrijden.

Door de territoriale Knobbelzwanen rustig te laten broeden worden veel jongere nog niet-geslachtsrijpe Knobbelzwanen (juist de categorie die landbouwschade veroorzaakt) weggehouden uit de bezette territoria. Dit kan in de periode van januari t/m mei grote gebieden vrijwaren van overlast door Knobbelzwanen.

Actieve aantalsregulatie

Als actieve aantalsregulatie noodzakelijk is, kunnen de aantallen gereguleerd worden op verschillende manieren, zoals in enkele scenario's in dit rapport is doorgerekend. Bij eirapen is het van belang te weten hoeveel eieren er illegaal geraapt worden. In plaats van afschot kan men natuurlijk ook de in groepen ruiende Knobbelzwanen wegvangen. Misschien is er een mogelijkheid ze levend te verhandelen naar streken die zo ver weg gelegen zijn dat ze niet alsnog terugkeren, zodat de zwanen niet gedood hoeven te worden. Ook zouden ze zoals vroeger voor de consumptie en voor het winnen van zwanendons benut kunnen worden.

13. Dankwoord

De volgende personen en instanties zijn zeer behulpzaam geweest bij het verzamelen van literatuur en ongepubliceerde gegevens. Graag willen wij hen allen hartelijk bedanken: Ria Bakker (Jachtfonds), Kees Kapteyn, Peter Pilkes, Kees Scharringa, Tjitte de Vries, Fred Cottaar, Thom Renssen, Rob ter Horst en Kees Koffijberg (SOVON), Gerrit Walstra, en Rinse Wassenaar (Vogeltrekstation). Het langlopende onderzoek door de Zwanenwerkgroep Avifauna Groningen is mogelijk gemaakt door een jaarlijkse subsidie van de provincie Groningen.

Literatuur

Bauer, K.M. & U.N. Glutz von Blotzheim 1968.

Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 2: 27-46. Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt am Main.

Bacon, P.J. 1980.

Status and dynamics of a Mute Swan population near Oxford between 1976 and 1978. *Wildfowl* 31: 37-50.

Bacon, P.J. & P. Anderson-Harild 1989.

Mute Swan. In: I. Newton, Lifetime reproduction in birds. Academic Press, London; 363-386

Beekman, J.H. 1991.

Laying date and clutch size in relation to body weight in the Mute Swan, *Cygnus olor*. In: J. Sears, & P.J. Bacon (Eds.). Proceedings. Third IWRB International Swan Symposium, Oxford 1989. *Wildfowl - Supplement No.1*.

Birkhead, M. & C. Perrins 1986.

The Mute Swan. Croom Helm., Beckenham. 157 p.

Caswell, H. 1989.

Matrix population models. Sinauer.

Cohen, N.E. 1992.

De Knobbelzwaan in Nederland; schade en afschot. Rapport nr. 4014. Wetenschapswinkel UvA, Amsterdam. 55 p.

Cottaar, F. 1990.

Ruiende Knobbelzwanen (*Cygnus olor*) in IJmuiden. *Fitis* 26:62-70.

Crouse, D.T., L.B. Crowder & H. Caswell 1987.

A stage-based population model for Loggerhead Sea-Turtles and implications for conservation. *Ecology* 68:1412-1423.

Van Dijk, J. van & B.S. Ebbinge 1997.

De Ganzendagen in Zwolle. *Het Vogeljaar* 45: 250-254.

van Dijk, K. 1991.

Herkomst en leeftijdsamenstelling van ruiende Knobbelzwanen *Cygnus olor* op het IJsselmeer. *Limosa* 64: 41-46

Ebbinge, B.S. 1991.

The impact of hunting on mortality rates and spatial distribution of geese wintering in the western palearctic. *Ardea* 79:197-209

Ebbinge, B. & H. Dekkers. 1997.

Ganzen; grazers op trek langs de vorstgrens. Schuyt & Co, Haarlem 156 p.

Eerden, M.R. van, M. Zijlstra, M. van Roomen & A. Timmerman 1996.

The responses of *Anatidae* to changes in agricultural practice: long-term shifts in the carrying capacity of wintering waterfowl. *Gibier Faune Sauvage* 13: 681-706.

Esselink, H. & J.H. Beekman 1991.

Between year variation and causes of mortality in the non-breeding population of the Mute Swan *Cygnus olor* in the Netherlands, with special reference to hunting. In: J. Sears, & P.J. Bacon (Eds.). Proceedings Third IWRB International Swan Symposium, Oxford 1989. *Wildfowl - Supplement No.1*:110-119.

Gallacher, H.P.(ed.) 1993.

Verslag Knobbelzwanenworkshop 24 november 1993.

Stichting Knobbelzwanenplatform. 49 p.

- Gronert, A. 1998.**
Knobbelzwanen verdienen een lintje. De Windbreker ..
- Haapanen, A. 1991.**
Whooper Swan *Cygnus c. cygnus* population dynamics in Finland. In: J. Sears, & P.J. Bacon (Eds.). Proceedings Third IWRB International Swan Symposium, Oxford 1989. Wildfowl - Supplement No.1: 137-141.
- Haasse, H.S. 1998.**
Zwanen schieten. Querido, Amsterdam 128 p.
- Koffijberg, K., B. Voslamber & E. van Winden 1997.**
Ganzen en zwanen in Nederland: overzicht van pleisterplaatsen in de periode 1985-94. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen. 274 p.
- Larsson, K. P. Forslund, L. Gustafsson & B. Ebbinge. 1988.**
From the high arctic to the Baltic: successful establishment of a Barnacle Goose *Branta leucopsis* population on Gotland, Sweden. *Ornis scand.* 19: 182-189
- Lensink, R. 1996.**
De opkomst van exoten in de Nederlandse avifauna: verleden, heden en toekomst. *Limosa* 69: 103-130
- Lensink, R. 1998.**
Leidt de Soepgans *Anser anser* forma *domestica*, als afstammeling van de Grauwe Gans *Anser anser*, een eigen bestaan in Nederland? *Limosa* 71: 49-56.
- Matthews, G.V.T. & M.Smart (Eds.) 1981.**
Proceedings Second IWRB International Swan Symposium, Sapporo, Japan 1980. IWRB, Slimbridge. 396 p.
- Meininger, P.L. & N.D. van Swelm 1994.**
Brandganzen *Branta leucopsis* als broedvogel in het Deltagebied. *Limosa* 67: 1-5
- Mullié, W.C., Th. Smit & L. Moraal. 1979.**
Vogelcholera (Pasteurellosis) als oorzaak van sterfte onder watervogels in het Deltagebied in 1977. *Het Vogeljaar* 27: 11-20.
- Mullié, W.C., Th. Smit & L. Moraal. 1980.**
Zwanensterfte ten gevolge van vogelcholera in het Nederlandse deltagebied in 1979. *Watervogels* 3: 142-147
- Patterson, I.J. 1991.**
Conflict between geese and agriculture; does goose grazing cause damage to crops? *Ardea* 79: 179-186.
- Perrins, C.M. & M.A. Ogilvie 1981.**
A study of the Abbotsbury Mute Swans. *Wildfowl* 32: 35-47.
- Perrins, C.M. 1991.**
Constraints on the demographic parameters of bird populations. In: C.M. Perrins, J.-D. Lebreton & G.J.M. Hirons (Eds.). *Bird Population Studies: relevance to conservation and management*, Oxford University Press, Oxford; 190-206.
- Renssen, T.A. 1976.**
Niet-broedende Knobbelzwanen op het IJsselmeer en het Ketelmeer. *Het Vogeljaar* 24: 14-16.
- Renssen, T.A. 1981.**
Verspreiding van een locale populatie Knobbelzwanen *Cygnus olor*. *Limosa* 54: 89-92
- Renssen, T.A. & R.M. Teixeira 1980.**
Taxatie van het aantal Knobbelzwanen in Nederland. *Watervogels* 5: 18-24.
- Renssen, T. A. 1983.**
Knobbelzwaan. In: Rijksinstituut voor Natuurbeheer 1983. *Natuurbeheer in Nederland*, Dieren. Pudoc, Wageningen, 65-69.
- Natuurbalans 1998.**
RIVM, Bilthoven. 109 p.
- Ruitenbeek, W. & P. Andersen-Harild 1979.**
De Knobbelzwaan. Kosmos, Amsterdam. 95 p.
- Ruitenbeek, W. 1980.**
Verschillen tussen aantallen in de zomer en in de winter getelde Knobbelzwanen (*Cygnus olor*) in Nederland. *Watervogels* 5: 18-24
- Sears, J. & P.J. Bacon (Eds.) 1991.**
Proceedings Third IWRB International Swan Symposium, Oxford 1989. Wildfowl - Supplement No.1. 400 p.
- Sears, J. & A.E. Hunt 1991.**
Lead poisoning in Mute Swans *Cygnus olor*, in England. In: J. Sears, & P.J. Bacon (Eds.) Proceedings Third IWRB International Swan Symposium, Oxford 1989. Wildfowl - Supplement No.1.

Schot, W. van der 1998.

Stichting Knobbelzwanenplatform 1992-1997. Het Vogeljaar 46: 49-52.

Schot, W. van der 1996.

Voorjaarstelling van Knobbelzwanen in Nederland 1996. Stichting Knobbelzwanenplatform. 15 p.

Savon 1987.

Atlas van de Nederlandse Vogels, Sovon, Arnhem: 86-87.

Timmerman, A. 1957.

"Wilde" Knobbelzwanen *Cygnus olor* op het Waterwildreservaat Het Zwarte Meer. Limosa 30:183-191.

Weijer, F.H. van de 1992.

De Knobbelzwaan in het Gooi en omstreken. Uitgave Vogelwerkgroep Het Gooi & Omstreken, Hilversum 14 p. + bijlagen.

Wieloch, M. 1991.

Population trends of the Mute Swan *Cygnus olor* in the Palearctic. In: J. Sears, & P.J. Bacon (Eds.)1991. Proceedings Third IWRB International Swan Symposium, Oxford 1989. Wildfowl - Supplement No.1. 22-32.

Niet-gepubliceerde bronnen

Dijk, K. van 1990.

Ruiende knobbelzwanen op het IJsselmeer. Intern rapport 26liw Directie Flevoland Rijkswaterstaat. 81 p.

Lemmens, R.H.M.J. 1984.

De Knobbelzwaan in Nederland, een lust of een last! Stagerapport Inspectie Natuurbehoud Staatsbosbeheer 1984-3/ LUW Vakgroep Natuurbeheer, Wageningen. 34 p. + bijlagen.

Terpstra, W.J. 1994.

De Knobbelzwaan een prachtbeest, maar niet op mijn land. Stage-rapport Van Hall Instituut, Leeuwarden. 85 p.

Weijer, F.H. van de 1989.

De Knobbelzwaan in het Gooi en omstreken in 1988. Uitgave 62, Vogelwerkgroep Het Gooi en Omstreken 18

Bijlagen

Bijlage 1. Modelling

1.1 Het model

1.2 Parameterschattingen

1.3 Stabiele leeftijdsverdeling en groeisnelheid λ

1.4 Gevoeligheden en variantie in λ

1.5 Scenario analyse met extreme winter (1A,1B,1C,2A,2B,3)

1.6 Scenario analyse voor normale jaren (4A,4B,4C,5A,5B,6)

Bijlage 2. Afschotgegevens Noord-Holland

Bijlage 3. Berekening dichtheid en totaal aantal broedparen in Noord-Holland

1 Bijlage 1

1.1 Het model

Om de ontwikkeling van de knobbelzwaanpopulatie te beschrijven gebruiken we twee soorten gegevens van individuele vogels: overlevingskansen per jaar, en vruchtbaarheid per jaar (weergegeven als de gemiddelde legselgrootte per paar per jaar). De overlevingskans per jaar geven we aan met p_k voor individuen van leeftijd k (dit is de kans dat een vogel die k jaar is geworden ook zijn $k + 1$ -e verjaardag haalt). De vruchtbaarheid geven we aan met F_k (dit is het gemiddeld aantal vrouwelijke eieren geproduceerd door een vrouwtje van leeftijd k). We veronderstellen een 1:1 sex-ratio in de populatie. In plaats van tijdstappen van 1 jaar kunnen we ook een indeling in jaarklassen maken of in ontwikkelingsstadia met een onderliggende leeftijdsstructuur. Zolang de ontwikkeling vrij goed door de actuele leeftijd van de dieren kan worden beschreven kan dezelfde analyse worden gebruikt.

We onderscheiden bij knobbelzwanen vooralsnog zes klassen individuen: ei + pullus, juveniel, subadult, adult (broed), adult (oud), adult (bejaard, maximale leeftijd 25 jaar). Het eerste type beslaat individuen van jonger dan 1 jaar, het juveniele stadium duurt 1 jaar, het subadultstadium duurt gemiddeld 3 jaar, het 'broed-adult'-stadium 9 jaar en de categorie 'oude adulten' duurt 10 jaar. Deze laatste categorie vogels broed wel maar legt minder eieren per individu per jaar dan de broed-adulten. We nummeren de klassen met indices $i = 1, \dots, 6$ (ei + pullus = 1, ..., bejaard = 6).

We beschrijven de populatie (zowel in omvang als in verdeling over de diverse leeftijdsklassen) in jaar t met een vector $n(t)$. Deze vector is een rij getallen die voor jaar t aangeeft hoeveel vogels er dat jaar in elk van de leeftijdsklassen zat:

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

We kunnen nu met behulp van de ingrediënten p_k , F_k en de duur d_k van de diverse stadia in jaren, beschrijven hoe de populatie er in het volgende jaar uit zal zien. We weten immers hoe de overlevingskansen liggen en hoeveel nakomelingen elke klasse produceert. Uit p_k en d_k bepalen we de kans P_k om

het jaar te overleven en in hetzelfde stadium te blijven, en de complementaire kans G_k om het jaar te overleven maar daarna naar het volgende stadium te gaan. Er geldt (voor details zie Crouse et al. (1987) en Caswell (1989)):

$$P = \left(\frac{1 - p^{d-1}}{1 - p^d} \right) p$$

$$G = p - P$$

waarbij we overal de index k hebben weggelaten voor de leesbaarheid (in berekeningen variëren p , d , P en G natuurlijk wel per stadium).

Voor de grootte van de eerste categorie individuen in jaar $t + 1$ geldt:

$$n_1(t + 1) = P_1 n_1(t) + F_2 n_2(t) + \dots + F_6 n_6(t)$$

Voor de andere categoriën geldt

$$n_2(t + 1) = G_1 n_1(t) + P_2 n_2(t)$$

$$n_3(t + 1) = G_2 n_2(t) + P_3 n_3(t)$$

$$n_4(t + 1) = G_3 n_3(t) + P_4 n_4(t)$$

$$n_5(t + 1) = G_4 n_4(t) + P_5 n_5(t)$$

$$n_6(t + 1) = G_5 n_5(t) + P_6 n_6(t)$$

We kunnen dit compact noteren door een matrix A in te voeren:

$$A = \begin{pmatrix} P_1 & F_2 & F_3 & F_4 & F_5 & F_6 \\ G_1 & P_2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & G_2 & P_3 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & G_3 & P_4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & G_4 & P_5 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & G_5 & P_6 \end{pmatrix}$$

We kunnen het stelsel vergelijkingen waarmee de populatie in jaar $t + 1$ wordt berekend dan als volgt schrijven

$$\begin{pmatrix} n_1(t + 1) \\ n_2(t + 1) \\ n_3(t + 1) \\ n_4(t + 1) \\ n_5(t + 1) \\ n_6(t + 1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} P_1 & F_2 & F_3 & F_4 & F_5 & F_6 \\ G_1 & P_2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & G_2 & P_3 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & G_3 & P_4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & G_4 & P_5 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & G_5 & P_6 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_1(t) \\ n_2(t) \\ n_3(t) \\ n_4(t) \\ n_5(t) \\ n_6(t) \end{pmatrix}$$

of kortweg

$$n(t+1) = An(t)$$

De matrix A wordt vaak de projectie-matrix genoemd. Als de stadia allemaal gelijke duur hebben wordt A doorgaans een Leslie-matrix genoemd.

1.2 Parameterschattingen

We maken voor parameterwaarden onderscheid tussen gewone jaren en jaren met een uitzonderlijk strenge winter (gemiddeld eens per tien jaar in Nederland). Schattingen van de overlevingskansen per (gewoon) jaar in de diverse stadia zijn:

$$\begin{aligned} p_1 &= p_{ei} \times p_{pul} = 0.8 \times 0.8 = 0.64 \\ p_2 &= 0.6 \\ p_3 &= 0.63 \\ p_4 &= 0.85 \\ p_5 &= 0.85 \\ p_6 &= 0 \end{aligned}$$

Hierbij is p_{ei} gedefinieerd als de kans dat een gelegd ei daadwerkelijk een levend kuiken oplevert en is p_{pul} gedefinieerd als de kans dat het kuiken minimaal overleeft tot het moment van voor het eerst uitvliegen. Het product van de twee kansen is dan de kans dat een gelegd ei uiteindelijk een juveniele (vliegvlugge) vogel oplevert.

De duur van de stadia 1,2 en 6 is beperkt tot 1 jaar. Dit heeft tot gevolg dat $P_1 = P_2 = P_6 = 0$, en dat $G_1 = p_1$ en $G_2 = p_2$. De vruchtbaarheden worden gegeven door: $F_2 = F_3 = 0$, $F_4 = 3$, $F_5 = F_6 = 1.5$. Dit heeft tot gevolg dat matrix A er als volgt uitziet:

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 3 & 1.5 & 1.5 \\ .64 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & .6 & .51 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & .12 & .80 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & .05 & .81 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & .04 & 0 \end{pmatrix}$$

Dit beschrijft de situatie waarbij geen zwanen worden afgeschoten en waarbij geen eieren worden geraapt of geschud. We noemen dat in het vervolg de *standaardsituatie voor gewone jaren*.

De uitzonderlijk strenge winter beschrijven we met een matrix B . De overlevingsparameters in zo'n strenge winter zijn ontleend aan Bacon & Anderson-Harild (1989) en gegevens van de Zwanenwerkgroep Avifauna Groningen. Voor die matrix worden de volgende overlevingskansen gebruikt $p_2 = 0.1, p_3 = 0.4$, en $p_4 = p_5 = 0.7$. De strenge winter volgt na een normaal voorjaar, maar de reproductie in het op de strenge winter volgende voorjaar is kleiner dan na een normale winter en wordt op zo'n 50% geschat. Matrix B wordt

$$B = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 1.5 & 1 & 1 \\ .64 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & .1 & .36 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & .04 & .69 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & .01 & .69 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & .01 & 0 \end{pmatrix}$$

De matrix BA^9 beschrijft de situatie waarbij na elke negen gewone jaren, één jaar met een uitzonderlijk strenge winter volgt. Deze matrix noemen we de *standaardsituatie met extreme winter*.

In sectie 1.5 en 1.6 zullen scenario's worden doorgerekend waarbij steeds aan de standaard situaties een ingreep wordt gedaan. We concentreren ons op de effecten van ei-rapen en afschot, al dan niet in combinatie met één strenge winter per tien jaar. Ei-rapen heeft invloed op de overlevingskans van het eerste jaar p_1 . Een schatting van het illegale ei-rapen in Groningen geeft dat de overlevingskans p_{ei} zakt van 0.8 naar 0.32. Dit is gebaseerd op het verwijderen van 60% van de eieren (een ei heeft dus een kans van 0.4 om niet te worden uitgehaald en vervolgens een kans 0.8 om de natuurlijke sterfte te overleven, samen geeft dat een overlevingskans van $0.4 \times 0.8 = 0.32$). Afschot treft voornamelijk juveniele en subadulte vogels en zal dus met name p_2 en p_3 verlagen (en hiermee de bijbehorende P 's en G 's).

1.3 Stabiele leeftijdsverdeling en groeisnelheid λ

De theorie voor matrices zoals A zegt onder andere het volgende. De verdeling van individuen over de verschillende stadia zal na verloop van tijd constant worden (stabiele leeftijd- of stadiumverdeling) en de grootte van de verschillende categoriën zal dan elk jaar met een vaste factor toenemen (of afnemen als die factor kleiner dan 1 is). De stabiele verdeling w , de groeifactor λ en de bijbehorende zgn reproductieve waarde v (een vector die de toekomstige bijdrage aan de reproductie aangeeft per stadium) zijn direct uit

de matrix te berekenen met standaardtechnieken (zie bijv. Caswell, 1989). Voor grote (discrete) t geldt

$$n(t) \approx c\lambda^t w.$$

De constante c hangt alleen van de beginvector $n(0)$ af. Ze wordt gegeven door

$$c = \sum_{i=1}^6 v_i n_i(0).$$

Voor de matrix A zonder afschot of ei-rapen (standaardsituatie voor gewone jaren) geldt dat de stabiele verdeling, de groeifactor en de reproductieve waarde gegeven worden door:

$$w = \begin{pmatrix} 0.44 \\ 0.26 \\ 0.29 \\ 0.14 \\ 0.03 \\ 0.001 \end{pmatrix}, \quad \lambda = 1.05, \quad v = \begin{pmatrix} 0.44 \\ 0.73 \\ 1.27 \\ 5.77 \\ 2.82 \\ 0.63 \end{pmatrix}$$

Voor de matrix BA^9 zonder afschot of ei-rapen (standaardsituatie met extreme winter) vinden we voor de stabiele verdeling en de groei (μ , gemeten in intervallen van tien jaar)

$$w = \begin{pmatrix} 2.16 \\ 2.54 \\ 1.20 \\ 0.98 \\ 0.19 \\ 0.003 \end{pmatrix}, \quad \mu = 1.12.$$

Op jaarbasis correspondeert dit met een groeifactor $\lambda = \mu^{1/10} = 1.01$.

Ter vergelijking bekijken nog een variant op de parameterschattingen waarbij geen ingreep plaatsvindt, en wel de situatie zoals die in Engeland geldt (Perrins, 1991). Schattingen van de Engelse overlevingskansen per jaar

in de diverse stadia zijn:

$$\begin{aligned}p_1 &= p_{ei} \times p_{put} = 0.35 \\p_2 &= 0.72 \\p_3 &= 0.72 \\p_4 &= 0.85 \\p_5 &= 0.85 \\p_6 &= 0\end{aligned}$$

Dit heeft tot gevolg dat de projectie matrix er als volgt uitziet:

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 3 & 1.5 & 1.5 \\ .35 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & .72 & .55 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & .17 & .80 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & .05 & .81 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & .04 & 0 \end{pmatrix}$$

De resulterende stabiele stadiumverdeling en de groeifactor worden gegeven door

$$w = \begin{pmatrix} 2.09 \\ 0.69 \\ 0.99 \\ 0.66 \\ 0.14 \\ 0.005 \end{pmatrix}, \lambda = 1.05$$

Op grond van de groeifactor verwachten we dezelfde groei als met de Nederlandse parameters, maar de stabiele verdeling geeft een andere verhouding. De verdelingspyramide voor de winterpopulatie heeft nu een top bij de subadulten terwijl dat in de standaard Nederlandse situatie bij de juvenielen lag.

Tenslotte bekijken we de situatie dat de vogels een jaar vroeger gaan broeden, i.e. dat de sub-adulte fase slechts twee in plaats van drie jaar duurt. Dit zou een betrouwbaardere weergave kunnen zijn bij lage dichtheden vogels.

De matrix wordt dan

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 3 & 1.5 & 1.5 \\ .64 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & .6 & .38 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & .24 & .81 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & .04 & .81 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & .04 & 0 \end{pmatrix}$$

met als stabiele verdeling en groeifactor

$$w = \begin{pmatrix} 0.54 \\ 0.31 \\ 0.25 \\ 0.19 \\ 0.02 \\ 0.009 \end{pmatrix}, \quad \lambda = 1.12,$$

hetgeen significant groter dan 1 is en dus een groeiende populatie zou opleveren.

1.4 Gevoeligheden en variantie in λ

Variatie in de grootte werkt niet voor alle elementen a_{ij} van matrix A in gelijke mate door in de stabiele groeisnelheid. Door naar de vectoren w en v te kijken kunnen we een idee krijgen van de mate waarin variatie in elementen effect heeft op de populatie-ontwikkeling. Er geldt dat deze gevoeligheid kan worden berekend als

$$\frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{v_i w_j}{\sum_{i=1}^6 v_i w_i}$$

(zie Caswell, 1989).

Om een ruw idee te krijgen van de variantie in de groeifactor als functie van de variantie in de geschatte elementen van de matrix, maken we gebruik van de volgende formule (zie Caswell, 1989, blz. 185)

$$V(\lambda) \approx \sum_{i,j} \left(\frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \right)^2 V(a_{ij})$$

Een ruw betrouwbaarheidsinterval voor λ wordt dan gegeven door

$$\lambda \pm 2\sqrt{V(\lambda)}$$

(Nauwkeuriger methoden zijn alle gebaseerd op het beschikbaar zijn van meer gedetailleerdere datasets dan er voor knobbelzwanen ter beschikking staan.)

Een goed beeld van de relatieve gevoeligheid van λ voor variatie in de overleving en reproductie wordt verkregen door de zogenaamde elasticiteiten te bepalen. Dit zijn de hierboven berekende gevoeligheden maar dan gewogen met de relatieve grootte van de matrixelementen ten opzichte van λ .

$$e_{ij} = \frac{a_{ij}}{\lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}}$$

De som van de e_{ij} is 1. Uit onderstaande tabel blijkt dat λ het gevoeligst is voor veranderingen in overleving van broed-adulten, reproductie van broed-adulten en overleving van jongere vogels. Reproductie en overleving van vogels ouder dan 15 jaar hebben veel minder invloed.

De meeste elementen van A zijn structureel 0 en dus is ook de variantie van die elementen structureel 0. De varianties van P_3, \dots, G_5 zijn geschat uit de variantie van p_3, p_4 en p_5 door eerst de formule voor de P 's te lineariseren in p . De overige varianties zijn in onderstaande tabel weergegeven:

parameter	gemid.	var.	gevoeligheid	bijdrage aan $V(\lambda)$	elasticiteit
F_4	3	0.56	0.037	0.0008	0.11
F_5	1.5	0.14	0.008	0.000009	0.01
F_6	1.5	0.14	0.0003	'0'	0.0004
G_1	0.64	0.01	0.20	0.0004	0.12
G_2	0.6	0.001	0.20	0.00004	0.11
P_3	0.51	0.001	0.26	0.00005	0.13
G_3	0.12	0.0008	1.02	0.0008	0.12
P_4	0.80	0.003	0.49	0.0007	0.37
G_4	0.05	0.0006	0.24	0.00003	0.01
P_5	0.81	0.003	0.05	0.000008	0.04
G_5	0.04	0.0005	0.01	'0'	0.0004

Uit de gegevens schatten we $V(\lambda) = 0.003$, hetgeen als benadering voor het betrouwbaarheidsinterval geeft

$$\lambda = 1.05 \pm 0.11$$

voor de situatie dat er op geen enkele wijze wordt ingegrepen. De populatie is dus niet significant verschillend van een stabiele en constante populatie. Gezien het feit dat alle parameterveranderingen die we bij de scenario-analyses willen doorvoeren om het effect op w en λ te testen relatief gering zijn, kunnen we aannemen dat bij alle resultaten er een ruwe spreiding van $\pm 10\%$ in de betrouwbaarheid zit.

Ter vergelijking van het model met populatiegegevens schatten we uit de ingrediënten F_i , G_i en P_i de gemiddelde generatieduur T en vergelijken deze met literatuurgegevens. Uit de literatuur (Bacon, 1980) vinden we voor knobbelzwanen in Engeland een generatieduur van 'about 8 years'. Dit getal kan worden berekend door eerst het netto reproductie getal R_0 uit te rekenen (het gemiddelde aantal vrouwelijke nakomelingen dat een vrouwtje gedurende haar hele leven krijgt). De generatieduur kan dan gedefinieerd worden als de tijd die nodig is om de populatie een factor R_0 te laten toenemen

$$\lambda^T = R_0.$$

Een berekening met behulp van methoden uit Caswell (1995, hoofdstuk 5) aan de hand van de 'life-cycle graph' voor de Nederlandse standaardsituatie van de knobbelzwanen geeft $R_0 = 1.5$. Dit geeft $T = 8.4$ jaar, hetgeen de literatuurwaarde dicht genoeg nadert.

1.5 Scenario analyse met extreme winter

We bestuderen nu de effecten van diverse scenario's van ingrepen in de Nederlandse populatie toegespitst op de provincies Noord- en Zuid Holland. In deze sectie doen we dat met als uitgangspunt de standaardsituatie met extreme winter, i.e..matrix BA^9 voor perioden van tien jaar.

Scenario 1A We bekijken eerst de situatie dat er nesten eieren worden uitgehaald. Als 30% van de eieren wordt uitgehaald daalt de overlevingskans p_{ei} naar 0.56 (zijnde kans van 0.7 om ei-rapen te overleven vermenigvuldigd met de normale kans van 0.8 om ook natuurlijke sterfte

te overleven), en dus vinden we $p_1 = 0.56 \times 0.8 = 0.45$. Matrix A wordt

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 3 & 1.5 & 1.5 \\ .45 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & .6 & .51 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & .12 & .80 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & .05 & .81 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & .04 & 0 \end{pmatrix}$$

We veronderstellen een strenge winter na elke 9 gewone jaren. Na een strenge winter doen we geen ingrepen (geen eieren rapen in dit geval dus). De strenge winter wordt beschreven door

$$B = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 1.5 & 1 & 1 \\ .64 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & .1 & .36 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & .04 & .69 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & .01 & .69 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & .01 & 0 \end{pmatrix}$$

en de periode van 10 jaar door BA^9 , ofwel

$$BA^9 = \begin{pmatrix} 0.06 & 0.14 & 0.24 & 1.00 & 0.52 & 0.09 \\ 0.08 & 0.17 & 0.29 & 1.23 & 0.60 & 0.11 \\ 0.03 & 0.06 & 0.11 & 0.45 & 0.22 & 0.04 \\ 0.03 & 0.06 & 0.11 & 0.44 & 0.17 & 0.04 \\ 0.005 & 0.01 & 0.02 & 0.10 & 0.12 & 0.007 \\ 0.00007 & 0.0002 & 0.0003 & 0.001 & 0.002 & 0.0001 \end{pmatrix},$$

met als stabiele verdeling en groeifactor (tien-jaar intervallen)

$$w = \begin{pmatrix} 2.18 \\ 2.65 \\ 0.97 \\ 0.94 \\ 0.22 \\ 0.003 \end{pmatrix}, \mu = 0.83$$

hetgeen overeenkomt met een groeifactor $\lambda = 0.98$ op jaarbasis. Dit is niet significant verschillend van een stationaire populatie.

Scenario 1B Als 60% van de eieren wordt uitgehaald daalt de overlevingskans p_{ei} naar 0.32, en $p_1 = 0.32 \times 0.8 = 0.26$. Matrix A wordt

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 3 & 1.5 & 1.5 \\ .26 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & .6 & .51 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & .12 & .80 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & .05 & .81 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & .04 & 0 \end{pmatrix}$$

De strenge-winter matrix is het dezelfde als in scenario 1A. We bekijken weer de matrix BA^9 . Het resultaat (tien-jaar intervallen) is

$$w = \begin{pmatrix} 2.39 \\ 3.04 \\ 0.75 \\ 0.97 \\ 0.30 \\ 0.004 \end{pmatrix}, \mu = 0.55,$$

hetgeen overeenkomt met een groeifactor $\lambda = 0.94$ op jaarbasis.

Scenario 1C Als 1A en 1B maar nu met 90% ei-rapen, waardoor we voor de overleving van het eerste jaar in normale jaren $p_1 = 0.064$ krijgen. Matrix B blijft ongewijzigd. Het resultaat is

$$w = \begin{pmatrix} 2.72 \\ 3.71 \\ 0.30 \\ 0.93 \\ 0.52 \\ 0.007 \end{pmatrix}, \mu = 0.30,$$

voor de stabiele verdeling en de groei in tien-jaar intervallen. Deze groei komt overeen met een groeifactor $\lambda = 0.89$ op jaarbasis.

Scenario 2A We bekijken nu de situatie dat er 25% van de winterpopulatie vogels wordt afgeschoten (zonder ei-rapen). Dit percentage is gebaseerd op de situatie in Noord- en Zuid Holland, waarbij gemiddeld 1500 zwanen per jaar, op een populatie van ongeveer

6000, worden afgeschoten. Op basis van gegevens over de Groningse populatie schatten we dat ongeveer 5100 van de 6000 vogels juveniel + sub-adult zijn en 900 adult. We gaan er bij de berekening van de overlevingskansen van juveniele en sub-adulte vogels vanuit dat het afschot plaatsvindt in het voorjaar nadat de meeste natuurlijke wintersterfte heeft plaatsgehad.

Allereerst het scenario waarbij 100% van de geschoten vogels in de juveniele en sub-adulte klasse vallen. De berekening van de nieuwe overlevingskansen gaat dan als volgt. De gemiddelde overleving van juvenielen en sub-adulten per jaar is 0.61. Er zullen dus $5100 \cdot 0.61 = 3111$ vogels de natuurlijke sterfte overleven. Hiervan worden vervolgens 1500 vogels geschoten, zodat er uiteindelijk nog 1611 overblijven van de oorspronkelijke 5100. De overlevingskans is dus $1611/5100 = 0.32$ voor juvenielen en sub-adulten.

De overleving van de juvenielen en sub-adulten wordt hierdoor verlaagd tot $p_2 = p_3 = 0.32$. De matrix wordt

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 3 & 1.5 & 1.5 \\ .64 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & .32 & .30 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & .02 & .80 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & .05 & .81 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & .04 & 0 \end{pmatrix}$$

Zoals boven wordt er na een strenge winter niet ingegrepen en handhaven we matrix B . Evaluatie van de matrix BA^9 voor de groei in tien-jaar intervallen levert

$$w = \begin{pmatrix} 2.69 \\ 3.60 \\ 1.31 \\ 0.79 \\ 0.79 \\ 0.01 \end{pmatrix}, \mu = 0.17$$

waarbij de groeifactor overeenkomt met een groeifactor $\lambda = 0.84$ op jaarbasis.

Scenario 2B Als we in plaats van enkel juvenielen en sub-adulten de 25% afschot ook gedeeltelijk in de adulte populatie laten vallen (80% juv. +

sub.adult, 20% adult) heeft dit een sterk negatief effect op de groeifactor. Tegelijkertijd gaan de juvenielen en subadulten de populatie nog meer overheersen. De overlevingskansen worden in dit scenario: $p_2 = p_3 = 0.37$ en $p_4 = p_5 = 0.52$.

De matrix A voor normale jaren wordt

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 6 & 3 & 3 \\ .64 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & .37 & .34 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & .03 & .519 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & .001 & .519 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & .001 & 0 \end{pmatrix}$$

Met de strenge wintermatrix B bekijken we weer een periode van tien jaar, waarbij de groei gegeven wordt door BA^9 . We vinden dan

$$w = \begin{pmatrix} 1.53 \\ 5.43 \\ 3.31 \\ 0.99 \\ 0.01 \\ 0.00006 \end{pmatrix}, \mu = 0.04,$$

voor de stabiele verdeling en de groei in tien-jaar intervallen, hetgeen overeenkomt met een groeifactor $\lambda = 0.72$ op jaarbasis.

Scenario 3 In dit scenario combineren we in normale jaren de effecten van 25% afschot in de categorie juvenielen + sub-adulten, met 30% eirapen. Wederom doen we geen ingreep na de strenge winter zodat matrix B gelijk blijft. Matrix A wordt met dit scenario gegeven door

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 3 & 1.5 & 1.5 \\ .45 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & .32 & .30 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & .02 & .80 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & .05 & .81 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & .04 & 0 \end{pmatrix}$$

Berekening met de matrix BA^9 geeft voor de stabiele verdeling en de groei in tien-jaar intervallen

$$w = \begin{pmatrix} 2.69 \\ 3.58 \\ 0.94 \\ 0.69 \\ 0.89 \\ 0.01 \end{pmatrix}, \mu = 0.16,$$

hetgeen overeenkomt met een groeifactor $\lambda = 0.83$ op jaarbasis.

1.6 Scenario analyse voor normale jaren

We bestuderen nu de effecten van diverse scenario's van ingrepen in de Nederlandse populatie toegespitst op de provincies Noord- en Zuid Holland. In deze sectie doen we dat met als uitgangspunt de standaardsituatie voor normale jaren, i.e. matrix A voor elk jaar. De scenario's zijn verder identiek aan die van sectie 1.5. De matrices A zijn identiek aan die in de betreffende scenario's van sectie 1.5 en worden hier niet herhaald.

Scenario 4A Eerst de situatie waarbij 30% van de eieren wordt geraapt vinden we

$$w = \begin{pmatrix} 2.17 \\ 0.97 \\ 1.15 \\ 0.65 \\ 0.16 \\ 0.006 \end{pmatrix}, \lambda = 1.01$$

Scenario 4B Als 60% van de eieren wordt uitgehaald vinden we

$$w = \begin{pmatrix} 2.42 \\ 0.66 \\ 0.87 \\ 0.66 \\ 0.22 \\ 0.009 \end{pmatrix}, \lambda = 0.96$$

We zien dat de top van de stadiumpyramide van de winterpopulatie één stadium gedaald is en nu bij de sub-adulten ligt. Deze populatie is niet significant verschillend van een stationaire populatie.

Scenario 4C Als 90% van de eieren wordt uitgehaald krijgen we

$$w = \begin{pmatrix} 3.30 \\ 0.24 \\ 0.40 \\ 0.67 \\ 0.55 \\ 0.03 \\ \dots \end{pmatrix}, \lambda = 0.87.$$

en zien we dat nu de groei zeer waarschijnlijk significant onder de 1 zakt ($\pm 10\%$).

Uit de vector w zien we bovendien dat de top van de winterpopulatie twee stadia gedaald is ten opzichte van de standaard situatie. Niet alleen zal de populatie gaan afnemen, maar de verdeling van individuen over de klassen die in de periode na het uitvliegen van de jongen aanwezig is is heel anders dan in de standaardsituatie. De populatie wordt onder dit scenario overheerst door adulten, terwijl in het standaardgeval de juvenielen en subadulten overheersen.

Scenario 5A We bekijken nu de situatie dat er 25% van de winterpopulatie vogels wordt afgeschoten (zonder ei-rapen).

Allereerst het scenario waarbij 100% van de geschoten vogels in de juveniele en sub-adulte klasse vallen. We vinden

$$w = \begin{pmatrix} 0.44 \\ 0.33 \\ 0.19 \\ 0.08 \\ 0.09 \\ 0.004 \\ \dots \end{pmatrix}, \lambda = 0.85$$

Het effect op de groeifactor is dus ongeveer gelijk aan het effect van 90% ei-rapen, maar de stabiele populatieopbouw verandert door dit scenario niet (in de zin dat de top van de winterpopulatie niet naar een ander stadium verschuift). Juvenielen en sub-adulten blijven de populatie overheersen.

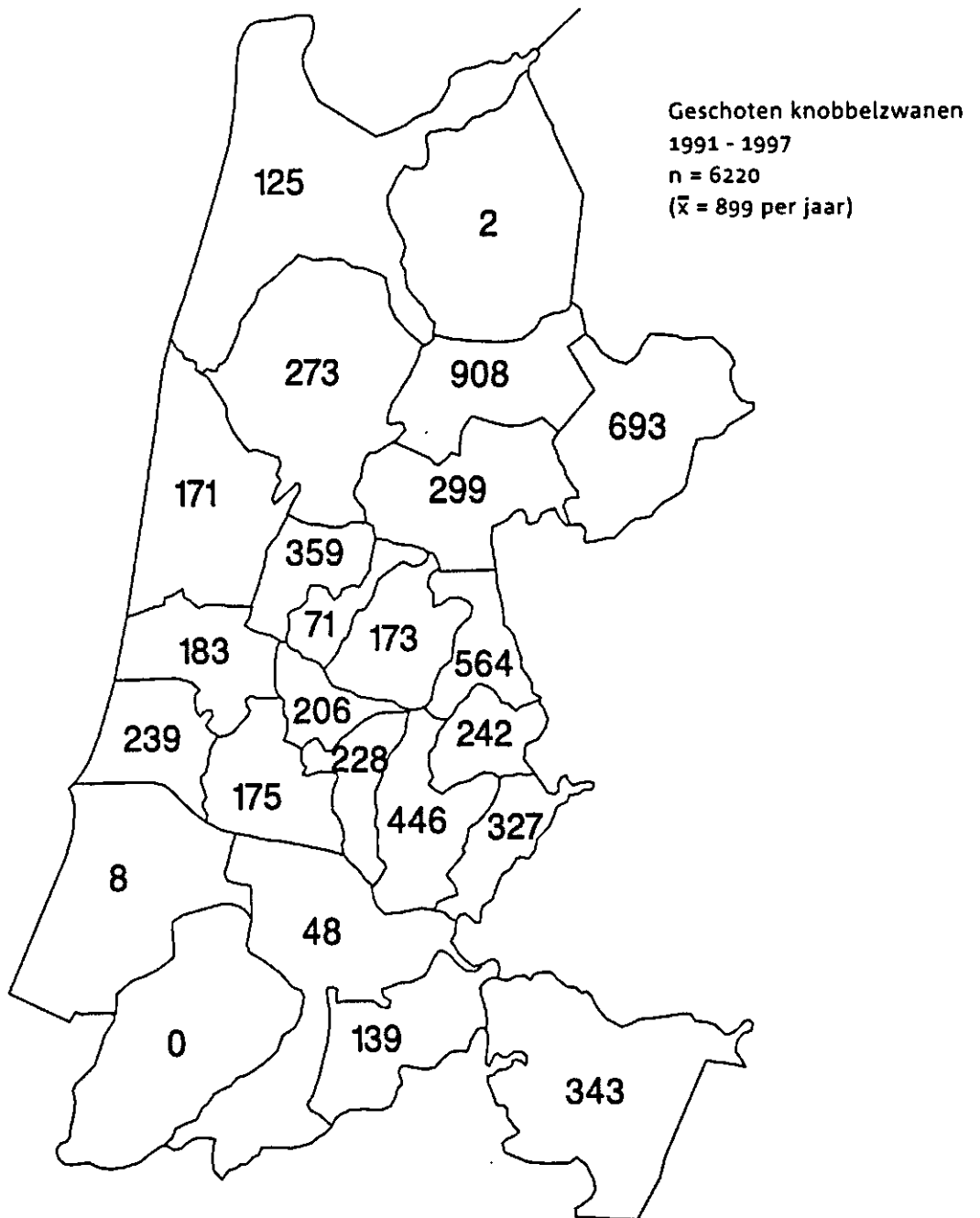
Scenario 5B Als we in plaats van enkel juvenielen en sub-adulten de 25% afschot ook gedeeltelijk in de adulte populatie laten vallen (80% juv. + sub.adult, 20% adult) heeft dit een sterk negatief effect op de groeifactor. Tegelijkertijd gaan de juvenielen en subadulten de populatie nog meer overheersen. We vinden

$$w = \begin{pmatrix} 3.65 \\ 3.50 \\ 3.97 \\ 0.81 \\ 0.005 \\ 0.000008 \end{pmatrix}, \lambda = 0.67$$

Scenario 6 We combineren nu scenario 4A met 5A, i.e. 30% ei-rapen en 25% afschot in de categorie van de juveniele en sub-adulte vogels (merk op dat dit nu een kleiner aantal te schieten dieren is omdat de populatie door het ei-rapen een geringer aantal juvenielen telt). We vinden

$$w = \begin{pmatrix} 3.40 \\ 1.82 \\ 1.07 \\ 0.52 \\ 0.83 \\ 0.04 \end{pmatrix}, \lambda = 0.84$$

Bijlage 2. Afschotgegevens Noord-Holland



Bijlage 3. Berekening dichtheid en totaal aantal broedparen in Noord-Holland

Aantal broedparen knobbelzwaan per ha in Noord-Holland

Berekend over in totaal 228580 ha

Regio	veen	Gemiddelde dichtheid		veen	Maximale dichtheid	
		klei	zand		klei	zand
NKL	0,011	0,005	0,004	0,015	0,025	0,013
ZWL	0,011	0,010		0,032	0,031	
WFL	0,011	0,006		0,015	0,048	
ZKL						
AGV	0,009	0,007	0,003	0,029	0,018	0,003
DRZ	0,009	0,005		0,021	0,036	
KOP		0,002	0,002		0,010	0,013
Gemiddeld	0,010	0,006	0,003	0,022	0,028	0,010

Voor Knobbelzwanen geschikte oppervlakte in Noord-Holland

Regio	veen	Oppervlakte in ha			totaal
		klei	zand	rest	
NKL	906	6277	5170	0	12353
ZWL	17513	2733		0	20246
WFL	719	50404		0	51123
ZKL	2132	950	266	0	3348
AGV	10798	4118	1351	742	17009
DRZ	8386	13784	244	0	22414
KOP		6919	8547	0	15466
Totaal	40454	85185	15578	742	141959

Aantal broedparen knobbelzwaan in Noord-Holland

Regio	Vastgesteld	Berekend gemiddeld	Berekend maximum
NKL	50	62	238
ZWL	201	220	645
WFL	211	310	2430
ZKL	20	28	77
AGV	96	130	391
DRZ	117	144	672
KOP	31	31	180
Totaal	726	925	4633

NKL	Noord-Kennemerland	AGV	Amstelland, Gooi & Vecht
ZWL	Zaanstreek-Waterland	DRZ	Droogmakerijen & Zeevang
WFL	West-Friesland	KOP	Kop van Noord-Holland
ZKL	Zuid-Kennemerland		

Het bestellen van IBN-rapporten

IBN-rapporten kunnen besteld worden door overschrijving van het verschuldigde bedrag op gironummer 94 85 40 of banknummer 53.91.05.988 van het Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO) te Wageningen.

Vermeld op de overschrijving het nummer van het gewenste IBN-rapport (en naam en afleveradres als die afwijken van de naam en adres op de overschrijving).

Gebruik geen verzamelgiro omdat het adres van de besteller andersniet op onze bijschrijving komt. Het bestelde kan dan niet worden toegezonden.

Onderstaande lijst vermeldt alleen de rapporten die in 1997 en 1998 zijn verschenen. Een volledige lijst is op aanvraag gratis verkrijgbaar.

- 255 **G.W.W. Wamelink, H.F. van Dobben, J.R.M. Alkemade & J. Wiertz 1997.**
Maai gevoeligheid van de Nederlandse flora; aanvulling van de door Briemle & Ellenberg (1994) geschatte indicatiegetallen. 55 p. f 41,50
- 256 **G.J. Nabuurs, K. Kramer & G.M.J. Mohren 1997.**
Effecten van klimaatverandering op het Nederlandse bos en bosbeheer. 55 p. f 48,-
- 257 **M.E.A. Broekmeyer & A.P.P.M. Clerkx 1997.**
Vegetatie en bosstructuur van het bosresevaat De Zwarte Bulten. 77 p. f 45,-
- 258 **W.K.R.E. van Wingerden, F.A. Bink, D.A. Jonkers, F.J.J. Niewold & A.L.J. Wijnhoven 1997.**
Gedomesticeerde grote grazers in natuurterreinen en bossen: een bureaustudie. II. De effecten van begrazing. 128 p. f 51,50
- 259 **J. Verboom, P.C. Luttkhuizen & J.T.R. Kalkhoven 1997.**
Minimumarealen voor dieren in duurzame populatienetwerken. 49 p. f 31,50
- 260 **P.A.M. Visschedijk 1997.**
Kaarten recreatiegebieden compensatiebeginsel. 72 p. f 41,50
- 261 **G.M. Dirkse 1997.**
Vegetatiekartering van de Schinveldse bossen en de Brunssummerheide in 1996. 100 p. f 47,50
- 262 **P.J.M. Bergers 1997.**
Versnippering door railinfrastructuur; een verkennende studie. 68 p. f 40,-
- 263 **T. Schavemaker, N. Brink, J.W.M. Langeveld, E. Murris, J. Nieuwenhuis & K. Vos 1997.**
Onderzoek naar de plaats van het groene vakgebied binnen de gemeentelijke organisatie. 35 p. f 31,50
- 264 **A.H.J. Segeren & P.A.M. Visschedijk 1997.**
Het recreatief gebruik van SBB-terreinen in de regio Brabant-West. 79 p. f 40,-
- 265 **J. van Asten, A. Augustijn-van Buren, B.J. Galjaard, D.A. van der Heij, C. Jochemsen, H.D. van der Kamp & J. van Reijendam 1997.**
Groencompensatie in de gemeenten; startnotitie. 31 p. f 31,50
- 266 **M.E. Sanders, A.M. Schmidt, A.J. Griffioen & G. van Wirdum 1997.**
Kartering van de vegetatiestructuur van de Weerribben. 78 p. f 57,-
- 267 **H. Koop, L.J. van Os & A.P.P.M. Clerkx 1997.**
Start monitoring omvormingsbeheer Staphorst. 55 p. f 42,-
- 268 **N.H. Edelenbosch & R.A.M. Schrijver 1997.**
Ex-ante-evaluatie van bosuitbreiding door agrariërs; de haalbaarheid van het bebossingsbeleid op landbouwbedrijven. 125 p. f 50,-
- 269 **H.J.M. Goverde, J. Wisserhof, E.K. Dijkstra & R.A.M. Tilmans 1997.**
Bestuurlijke Evaluatie Strategische Groenprojecten Natuurontwikkeling. 118 p. f 50,-
- 270 **J. van den Burg 1997.**
Groei en groeiplaats van de Grove den en de Corsicaanse den in Nederland. 91 p. f 40,-

- 271 J.K. van Raffe, P.J.W. Hinssen, N.W.J. Borsboom & H.G. Six Dijkstra 1997.**
Instrumentarium bosbedrijfsvoering; een onderzoek naar de beschikbaarheid van en de behoefte aan computerprogrammatuur ter ondersteuning van de bedrijfsvoering van Nederlandse bosbedrijven. 71 p. Supplement. 56 p. Deze twee delen zijn niet afzonderlijk te bestellen. f 50,-
- 272 J.B. den Ouden, M.E.A. Broekmeyer & H.G.J.M. Koop 1997.**
A-locatie bossen in Overijssel; kenschets, beoordeling en adviezen met betrekking tot behoud en ontwikkeling van relicten van inheemse bosgemeenschappen in de provincie Overijssel. 229 p. f 70,-
- 273 J. van den Burg 1997.**
Groei en groeiplaats van Japanse lariks, *Abies grandis* en *Tsuga heterophylla* in Nederland. 68 p. f 40,-
- 274 D.M. Pronk, T.A. de Boer & H.W.J. Boerwinkel 1997.**
Aantrekkingskracht van parken op stadsniveau. 129 p. f 53,-
- 275 K.S. Dijkema, N.M.J.A. Dankers, G.J.M. Wintermans, J.C.A.M. Bervaes & D.C. van der Werf 1997.**
Compensatie voor gaswinning in het grensgebied met de Waddenzee: visie op een rol voor natuurontwikkeling. 55 p. f 41,50
- 276 K.S. Dijkema, N.M.J.A. Dankers, G.J.M. Wintermans, J.C.A.M. Bervaes & D.C. van der Werf 1997.**
Bodemdaling en waterhuishouding in Groningen: visie op een grotere rol voor natuurontwikkeling. 41 p. f 31,50
- 277 F.J.J. Niewold 1997.**
De fauna van het Dwingelderveld: recente ontwikkelingen en een faunabeheerplan. 98 p. f 40,-
- 278 C.L.M. Spinnewijn & T.A. de Boer 1997.**
'Water trekt'; een kwalitatief onderzoek naar gebruik en beleving van het water in de Waterwijk in Almere. 75 p. f 50,-
- 279 A.P.P.M. Clerkx & M.E.A. Broekmeyer 1997.**
Bosdynamiek in Noordhout; tien jaar monitoring van een Wintereiken-Beukenbos. 95 p. f 50,-
- 280 J.K. van Raffe 1997.**
Handleiding Tactic; een computerprogramma voor de tactische bosbedrijfsplanning. 46 p. f 30,-
- 281 P.A. Slim & H.F. van Dobben 1997.**
De baten van vegetatiebeheer. 59 p. f 41,50
- 282 J.C.A.M. Bervaes, D.M. Pronk & T.A. de Boer 1997.**
Recreatie in de Dordwijkzone. 115 p. f 51,50
- 283 I.M. Bouwma & A.F.M. Olsthoorn 1997.**
Weerstandshogende maatregelen in bossen. 67 p. f 40,-
- 284 I.M. Bouwma & A.F.M. Olsthoorn (red.) 1997.**
Trends in het ecologisch functioneren van bossen. 77 p. f 45,-
- 285 C.B. Bussink, E.A.P. Wieman & A.F.M. Olsthoorn 1997.**
Verwachting en knelpunten van kleinschalig bosbeheer; een enquête onder bouseigenaren en bosbeheerders. 144 p. f 51,50
- 286 J. van den Burg 1997.**
Groei en groeiplaats van de fijnspar en de Sitkaspar in Nederland. 79 p. f 41,50
- 287 J.G. de Molenaar, D.A. Jonkers & R.J.H.G. Henkens 1997.**
Wegverlichting en natuur; I. Een literatuurstudie naar de werking en effecten van licht en verlichting op de natuur. 293 p. f 70,-
- 288 A.P.P.M. Clerkx, M.E.A. Broekmeyer & P.J. Szabo 1997.**
Bosstructuur en vegetatie van het bosreservaat Drieduin 1. 55 p. f 43,-
- 289 W.C. Ma, H. Siepel & J.H. Faber 1997.**
Onderzoek naar mogelijke ecotoxicologische effecten van bodemverontreiniging in de uiterwaarden op de terrestrische invertebratenfauna. 79 p. f 42,-
- 290 P. Filius 1997.**
Institutioneel draagvlak voor natuur. 87 p. f 49,-
- 291 W. Kuindersma, G.J. Zweegman & J.P.P. Hinssen 1997.**
Van beleidsprestaties naar oorzaken; natuurbeleid is mensenwerk. 185 p. f 61,50
- 292 H. Schekkerman 1997.**
Graslandbeheer en groeimogelijkheden voor weidevogelkuikens. 92 p. f 40,-
- 293 J.W.M. Langeveld, S.P. Tjallingii & L. Bus 1997.**
Stromenland; Netwerken van verkeer en water als dragers voor ruimtelijke ontwikkeling. 99 p. f 50,-

- 294 R. Pouwels 1997.**
Effecten van habitatverarming op het broedsucces van insectenetende vogels: het stoelpotenmodel. 53 p. f 40,-
- 295 P.A. Slim 1997.**
Vooronderzoek duindoornsterfte duingebied Oost-Ameland. 61 p. f 41,50
- 296 P.J. Szabo 1997.**
De bosstructuur en samenstelling van bosreservaat Meerdijk 1991 (Fievoland); luchtfoto's en steekproefcirkels. 60 p. f 40,-
- 297 G.F.C. van Leiden 1997.**
Openstelling en toegankelijkheid van het agrarisch gebied. 108 p. f 53,-
- 298 G. van Wirdum & V. Joosten 1997.**
De proef 'Grondwater als bron' in De Weerribben; Basisrapport over de periode 1989-1995. 145 p. f 56,-
- 299 J.B. den Ouden & M.E.A. Broekmeyer 1997.**
A-locatie bossen in Utrecht; kenschets, beoordeling en adviezen met betrekking tot behoud en ontwikkeling van relictten van inheemse bosgemeenschappen in de provincie Utrecht. 83 p. f 40,-
- 300 J.B. den Ouden 1997.**
A-locatie bossen in Drenthe; kenschets, beoordeling en adviezen met betrekking tot behoud en ontwikkeling van relictten van inheemse bosgemeenschappen in de provincie Drenthe. 101 p. f 50,-
- 301 M.E.A. Broekmeyer & J.B. den Ouden 1997.**
A-locatie bossen in Noord-Holland; kenschets, beoordeling en adviezen met betrekking tot behoud en ontwikkeling van relictten van inheemse bosgemeenschappen in de provincie Noord-Holland. 85 p. f 40,-
- 302 A. Brenninkmeijer & E.W.M. Stienen 1997.**
Migratie van de grote stern *Sterna sandvicensis* in Denemarken en Nederland. 57 p. f 40,-
- 303 J. van den Burg 1997.**
Groei en groeiplaats van de beuk in Nederland. 60 p. f 40,-
- 304 C.J. Grashof 1997.**
Verbindingszones en algemene natuurwaarden in het middengebied van de Achterhoek; een verkenning van enkele scenario's 57 p. f 48,-
- 305 A.P.P.M. Clerkx, M.E.A. Broekmeyer & P.J. Szabo 1997.**
Bosstructuur en vegetatie van het bosreservaat Drieduin 2. 64 p. f 47,-
- 306 J.F. Jonkhof (red.) 1997.**
Landschapspark De Graven; ecologisch onderzoek voor een geïntegreerde ontwikkelingsvisie. 123 p. f 65,-
- 307 P.A. Slim 1997.**
Vooronderzoek meidoornsterfte duingebied Oost-Ameland. 25 p. f 31,50
- 308 M.H.A. van den Ham, E. Hoogendam, C.L.M. Spinnewijn & R.H.M. Peltzer 1997.**
Bos zonder slagbomen; een kwalitatief onderzoek naar de openstelling en toegankelijkheid van bos. 114 p. f 50,-
- 309 J. van den Burg 1997.**
Groei en groeiplaats van de Zwarte els en van de Witte els in Nederland. 57 p. f 40,-
- 310 J. van den Burg 1997.**
Groei en groeiplaats van de zomereik, de wintereik en de Amerikaanse eik in Nederland. 104 p. f 40,-
- 311 A. Oosterbaan, C.A. van den Berg & A.F.M. Olsthoorn 1997.**
Ontwikkelingen in mengverhouding en groei van enkele gemengde beplantingen. 40 p. f 31,50
- 312 G.W.W. Wamelink, C.J.F. ter Braak & H.F. van Dobben 1997.**
De Nederlandse natuur in 2020: schatting van de potentiële natuurwaarde in drie scenario's. 79 p. f 48,-
- 313 C.A. van den Berg & A. Oosterbaan 1997.**
Natuurlijke verjonging van grove den (*Pinus sylvestris*); zaadval en de invloed van groundbewerking, afrasteren en een scherm op de opkomst en ontwikkeling van zaailingen. 38 p. f 31,50
- 314 P.J. Szabo 1997.**
De bosstructuur en bossamenstelling van bosreservaat Lheebroek bij Dwingeloo in 1988; luchtfoto's en steekproefcirkels. 57 p. f 40,-
- 315 A.H. Prins 1997.**
Natuurwaarden van het populierenbos ten noordoosten van het Van Tuyl sportpark in Zoetermeer. 25 p. f 30,-
- 316 G.W.T.A. Groot Bruinderink, H.G.J.M. Koop, A.T. Kuipers & D.R. Lammertsma 1997.**
Herstel van het ecosysteem Veluwe-IJsseluitwaarden; gevolgen voor bosontwikkeling, edelherten en wilde zwijnen. 27 p. f 34,-

- 317 E.P.A.G. Schouwenberg & G. van Wirdum 1997.**
Effectgerichte maatregelen tegen verzuring in De Weerribben; monitoring van kraggenvenen in de periode 1991-1996. 172 p. f 61,50
- 319 J.M.J. Farjon, J. Verboom, A.M.C.F. Buit, R.P.B. Foppen, R. Jochem, W.C. Knol & P. Kuivenhoven 1997.**
Koppeling van natuurmodellen voor nationale natuur- en milieuverkenningen; een verkenning van mogelijkheden. IBN-DLO/SC-DLO. 70 p. f 45,-
- 320 L.G. Moraal 1997.**
Eikenprachtkever, *Agrilus biguttatus*, en eikensterfte: een literatuurstudie over aantastingen, levenswijze en verspreiding. 24 p. f 30,-
- 321 H.F. van Dobben, M.J.M.R. Vocks, I.M. Bouwma, G.W.W. Wamelink & V. Joosten 1997.**
Eerste opname van de ondergroei in het MeetnetBosvitaliteit. 29 p. f 31,50,-
- 322 W. Kuindersma & G.J. Zweegman 1997.**
Grondverwerving voor natuur: het rijk van provincies?; de provinciale oriëntaties op grondverwerving voor bosuitbreiding in de Randstad, natuurontwikkelingen reservaatvorming. 89 p. f 41,50
- 323 R.P.B. Foppen & W. Nieuwenhuizen 1997.**
Probleemanalyse ten behoeve van het soortbeschermingsplan hazelmuis *Muscardinus avellanarius*. 70 p. f 40,-
- 324 J.K. van Raffe, R.A.M. Schrijver, N.H. Edelenbosch, P.J.W. Hinssen, J. Hekman & H. Verbeek 1997.**
Informatieplan Databank Gemeentelijk Groenbeheer. 53 p. f 41,50
- 325 P.A. Slim, H.F. van Dobben & R.M.A. Wegman 1997.**
Maatregelen voor vernatting in de landgoederen Smalenbroek en Groot Brunink. 47 p. f 42,-
- 326 W.E. van Duin, K.S. Dijkema & J. Zegers 1997.**
Veranderingen in bodemhoogte (opslibbing, erosie en inklink) in de Peazemerlannen. 104 p. f 65,-
- 327 I.M. Bouwma, A.P.P.M. Clerx & A.F.M. van Hees 1997.**
Bosdynamiek in het Vijlnerbos. 37 p. f 36,-
- 328 R.J. Bijlsma, J.T.R. Kalkhoven & H.G.J.M. Koop 1997.**
Natuurbos-zones; een procedure voor aanwijzing. 30 p. f 31,50
- 329 C.A. van der Kooij 1997.**
Abiotiek in oude elzenbroekbossen; een beschrijving van gradiënten in bodemprofiel en waterkwaliteit in de Oude Kooi en de Otterskooi. 103 p. f 54,50-
- 330 H. Koop 1997.**
Pilotstudie A-lokaties; beschrijving van 10 (complexen van) A-lokaties en diagnosemethode voor mate van natuurlijkheid. 92 p. f 40,-
- 331 H. Schekkerman, A.J. Beintema & L.M.J. van den Bergh 1997.**
Mobiliteit van grutto's in de ruime jas. 33 p. f 30,-
- 333 A. Oosterbaan, J.P. Peeters & C.A. van den Berg 1997.**
De historie van een beukenopstand bij Garderen. 23 p. f 30,-
- 334 H.J. Hekhuis, M.N. van Wijk & C.J.M. van Vliet 1997.**
Effectiviteit regeling Functiebeloning Bos en Natuurterreinen; een stap op weg naar realisatie van het Bosbeleidsplan. 161 p. f 61,50
- 335 G.J. Zweegman & H.J. Hekhuis 1998.**
Bouwen aan draagvlak: De doelgroepkenmerkenmethode als draagvlak-indicator; ontwikkeling van een checklist voor draagvlak en toepassing ervan bij eigenaren van waardevolle bosgemeenschappen en nationale parken. 118 p. f 50,-
- 336 J.G. de Molenaar & D.A. Jonkers 1997.**
Wegverlichting en natuur; haalbaarheidsstudie aanvullend onderzoek. 106 p. f 41,50
- 337 I.M. Bouwma, A.P.P.M. Clerx & P.J. Szabo 1998.**
Bosstructuur en vegetatie van het bosreservaat Drieduin 3. 57 p. f 47,50
- 338 P.A.M. Visschedijk & A.H.J. Segeren 1998.**
Ontwerp monitoringmodel recreatie SGP Schouwen. 34 p. f 31,50
- 339 G.W.T.A. Groot Bruinderink, D.R. Lammertsma & E. Hazebroek 1998.**
Zelfredzaamheid van edelherten en wilde zwijnen op de Veluwe. 44 p. f 31,50
- 340 J.G. de Molenaar & D.A. Jonkers 1998.**
Birkhoven-Bokkeduinen; bouwstenen voor de toekomstige ontwikkeling van een Amersfoorts bosgebied. 121 p. f 51,50

- 341 F.A. Bink, A.J. Beintema, H. Esselink, J. Graveland, H. Siepel & A.H.P. Stumpel 1998.**
Fauna-aspecten van effectgerichte maatregelen; preadvies fauna. 191 p. f 60,-
- 342 H.J. Hekhuis, A. Oosterbaan, M.N. van Wijk & C.A. van den Berg 1998.**
Voorbeeldbedrijven geïntegreerd bosbeheer Gelderland: I Start en opzet van voorbeeldbedrijven, II Beschrijving van de beheervarianten per voorbeeldbedrijf. 107 p. f 50,-
- 344 P.B. Worm 1998.**
Terreingebruik van hoefdieren op de Imbosch in het Nationaal Park Veluwezoom. 73 p. f 42,50
- 345 J.G. de Molenaar 1998.**
Een verkennende beschouwing over grondhoudingen, natuurbeelden en natuurvisies in relatie tot draagvlak voor natuur. 111 p. f 55,-
- 346 J. van den Burg 1998.**
Groei en groeiplaats van de populier en de esp in Nederland; Resultaten van 35 jaar onderzoek. 261p. f 71,50
- 347 J. Graveland 1998.**
Beheersvisie Zwarte Meer. 67 p. f 40,-
- 348 J. van den Burg 1998.**
Groeiplaatseisen van enkele loofboomsoorten: Tamme kastanje, noot, boskers, robinia en bergesdoorn. Een verkenning. 82 p. f 40,-
- 349 J.K. van Raffe, F.T.J. Hoksbergen, A.A.J.M. Leenaars, A.H. Schaafsma & C.M. van Schagen 1998.**
Houtoogst bij kleinschalig bosbeheer. 105 p. f 50,-
- 350 H.J. Hekhuis, H.G.J.M. Koop, M.N. van Wijk, I.M. Bouwma, C.B. Bussink & A.F.M. Olsthoorn 1998.**
Beheer en beleidsinstrumentarium voor A-locaties. 123 p. f 52,-
- 351 C.A. van der Kooij, K.W. van Dort, R. Kwak, A. H.F. Stortelder & R.W. de Waal 1998.**
Vernatting Randmeerbossen Flevoland; Mogelijkheden, referenties, voorbeeldprojecten en sleutelfactoren. 83 p. f 47,50
- 352 N.H. Edelenbosch, P.J.W. Hinssen & E.A.P. Wieman 1998.**
Verkenning van de toekomstige bosontwikkeling met behulp van het model HOPSY. 31 p. f 31,50
- 353 A.P.P.M. Clerkx, I.M. Bouwma & A.F.M. van Hees 1998.**
Het bosreservaat Vijlnerbos; bijlagerapport. 136 p. f. 53,50
- 355 A.P.P.M. Clerkx & A.F.M. van Hees 1998.**
Bosdynamiek in Tussen de Goren. 30 p. f 34,-
- 356 I.M. Bouwma 1998.**
Beheersvisie A-lokatie Edese bos. 37 p. f. 30,-
- 357 H.N. Siebel & R.J. Bijlsma 1998.**
Patroonontwikkeling en begrazing in boslandschappen: New Forest en Fontainebleau als referenties. 62 p. f 40,-
- 358 Tj.H. van den Hoek & P.F.M. Verdonschot 1998.**
Steekmuggen in Zuidwest-Friesland; de verspreiding van steekmuggen (*Culicidae*) in en nabij de Starnuman bossen. 48 p. f 30,-
- 359 K.G. Kranenborg & S.M.G. de Vries 1998.**
Vergelijkend onderzoek naar de gebruikswaarde van twaalf Nederlandse en veertien Belgische klonen van populier. 28 p. f 42,-
- 360 J.A. Sinkeldam, R.C. Nijboer & P.F.M. Verdonschot 1998.**
Typologie van diatomeeëngemeenschappen in Overijssel. 135 p. f 70,-
- 361 A.T.C. Bosveld, G.M. Dorrestein & P.L. Mieninger 1998.**
Visdieven in gevaar; Een pilot-studie naar oorzaken van verminderd broedsucces van Visdieven (*Sterna hirundo*) broedend op het sluiscomplex bij Terneuzen. 34 p. f 38,-
- 362 J.G. de Molenaar & R.J.H.G. Henkens 1998.**
Effectiviteit van wildspiegels; een literatuurevaluatie. 100 p. f 58,-
- 363 R.J.H.G. Henkens 1998.**
Ecologische capaciteit natuurdoeltypen I; methode voor bepaling effect recreatie op broedvogels. 115 p. f 52,-
- 364 P.J.M. Bergers, M. La Haye, M. Moerdijk & W. Nieuwenhuizen 1998.**
Habitatkwaliteit voor de noordse woelmuis in Nederland. 49 p. f 33,-

- 367 A.E. van den Berg, I.M. van den Top & R.P. Kranendonk 1998.**
Natuurwensen van stadsmensen; een eerste aanzet tot het ontwikkelen van een model voor het meten van de gebruiks- en belevingskwaliteit van natuur. 72 p. f 42,-
- 368 J.C.A.M. Bervaes & D.M. Pronk 1998.**
Naar een groenstructuur in Almere Poort en Almere Hout. 87 p. f 71,-
- 369 A. Koster 1998.**
Ecologisch beheer van beplantingen in het stedelijk gebied. 349 p. f 77,-
- 373 A.A. Mabelis 1998.**
Ruimtelijke samenhang van stedelijk groen voor biodiversiteit; een synthese van de literatuur. 49 p. f 45,-
- 375 B.S. Ebbinge, J.A.P. Heesterbeek & J.H. Beekman 1998.**
Knobbelzwanen in Noord- en Zuid-Holland; een modelmatige benadering van de aantalsontwikkeling bij verschillende beheersscenario's. 72 p. f 40,-