De Levende Natuur 88 (5):186-193 (1987)



D. A. Ebbinge-Dallmeijer

Rotganzen in de Golfe du Morbihan.
Brentgeese, Golfe du Morbihan.

Welke factoren bepalen e grootte van een ganzenpopulatie?

B. S. Ebbinge

Dierpopulaties nemen in de natuur niet onbegrensd toe, maar vertonen over het algemeen beperkte fluctuaties rond een gemiddeld aantals- of dichtheidsniveau. Om te begrijpen hoe deze natuurlijke aantalsregulatie tot stand komt, zoekt de bioloog antwoord op de vragen (1) waardoor wordt de populatiegroei uiteindelijk gestopt en (2) wat bepaalt de gemiddelde grootte of eventueel dichtheid van een populatie. In dit artikel wordt ingegaan op de aantalsregulerende factoren bij drie van de in ons land algemeen voorkomende ganzesoorten.

Van de drie algemene theorieën die zijn geformuleerd om de vragen over aantalsregulatie bevredigend te beantwoorden (zie Krebs, 1972), is de theorie van de dichtheidsafhankelijke regulatie, vooral zoals die naar voren is gebracht door Lack (1954), het meest aantrekkelijk voor biologen die vogelpopulaties bestuderen. Dat dichtheidsafhankelijke effecten op de populatiegroei bestaan, is in het laboratorium aangetoond. Als wij namelijk onder laboratorium-omstandigheden een kleine populatie inzetten in een begrensde ruimte met voldoende voedsel, neemt zo'n populatie volgens de bekende S-vormige, bijvoorbeeld een logistische, groeikromme toe (figuur 1). De groeisnelheid is eerst laag, neemt dan geleidelijk toe tot een maximum bij de intermediaire dichtheid, om bij een nog hogere dichtheid van de populatie weer af te nemen totdat er een evenwichtssituatie is bereikt. De sterfte (mortaliteit) is dan gelijk aan de aanwas (reproduktie). Voor gistcellen in een voedingsmedium, voor pantoffeldiertjes in bacterie-culturen, ja zelfs voor bananevliegen en meeltorren binnen een beperkte ruimte beschrijft een logistische groeikromme inderdaad op bevredigende wijze de bevolkingsgroei, maar Klomp (1967) waarschuwt terecht dat hiermee nog geen oorzakelijke verklaring voor de regulatie van de bevolkingsgroei bij hogere dieren is gegeven.

Bij de studie van de dynamiek van veldpopulaties hebben wij het probleem dat deze slechts bij uitzondering in de groeifase verkeren, en meestal fluctueren om een vrijwel constante gemiddelde waarde in langzaam veranderende milieus. Lack (1954, 1966) analyseerde of er bij vogelpopulaties dichtheidsafhankelijke veranderingen in de reproduktie of mortaliteit optreden. Hoewel er in zijn analyse sprake was van een verlaagde reproduktie bij hoge dichtheden, vond Lack dat dit effect te klein was om van belang te zijn voor de aantalsregulatie. Zodoende bleef alleen mortaliteit over

De Levende Natuur 88 (5):186-193 (1987)

als factor die de dichtheid van een populatie zou kunnen reguleren. Bij zangvogels vond Lack een zeer hoge sterfte, vooral gedurende hun eerste levensjaar (82-92%), maar ook daarna (40-60% sterfte per jaar), zodat zangvogels in het wild maar een fractie van hun potentiële maximum-leeftijd bereiken. Als mogelijke factoren die ervoor zorgen dat de sterfte op een dichtheidsafhankelijke wijze de populatiegrootte bij vogels reguleert, noemt hij: voedseltekort, predatie en ziekte. Om diverse redenen acht hij voedseltekort de meest waarschijnlijke factor die de aantallen bij vogels reguleert. Tot nu toe is dit eigenlijk nog hoofdzakelijk theorie en zal er nog veel analytisch veldwerk nodig zijn om deze theorie te toetsen.

Het aantrekkelijke van de theorie van de dichtheidsafhankelijke sterfte is dat het een verklaring biedt voor het verschijnsel dat sommige vogelsoorten, zoals Roek *(Corvus frugilegus)* en Houtduif (*Columba palumbus*), ondanks zware bejaging niet of nauwelijks in aantal achteruitgaan. Kennelijk zouden de geschoten vogels, of althans een zelfde aantal, zonder jacht ook zijn doodgegaan, maar dan door voedseltekort. Hieruit is ook de gedachte ontstaan dat de sterfte veroorzaakt door jacht wordt gecompenseerd, doordat de sterftekans van de overgebleven dieren zou worden verlaagd. Met andere woorden, door bejaging zou kunnen worden geoogst zonder de populatiegrootte sterk te beïnvloeden. Recent onderzoek aan de Zilvermeeuw *(Larus agentatus)* (Spaans et al., 1987) laat echter zien dat bij zeer grote aantallen ook de reproduktie zeer sterk kan zijn gereduceerd bij vogels. Ook bij wilde ganzen blijkt de reproduktie bij een toegenomen populatiegrootte duidelijk geremd, zoals gebleken is bij de Kleine rietgans *(Anser brachyrhynchus)* die op IJsland en Groenland broedt (figuur 2) en de Brandgans *(Branta leucopsis)* die op Spitsbergen broedt (Owen, 1984).

De recente toename in aantallen wilde ganzen biedt ons de unieke kans populaties in de groeifase en wellicht ook in de uiteindelijke evenwichtsfase te bestuderen. De problemen die de landbouw door deze toenemende aantallen ganzen ondervindt, waren voor het Rijksinstituut voor Natuurbeheer (RIN) aanleiding het reeds lopende onderzoek aan ganzen te intensiveren. De belangrijkste vragen bij dit onderzoek zijn (1) hoe komt het dat de aantallen ganzen toenemen, (2) wat is onder de huidige levensomstandigheden voor ganzen het te verwachten evenwichtsniveau van de populaties en (3) wat is de betekenis van jacht als aantalsregulerend mechanisme bij ganzen?

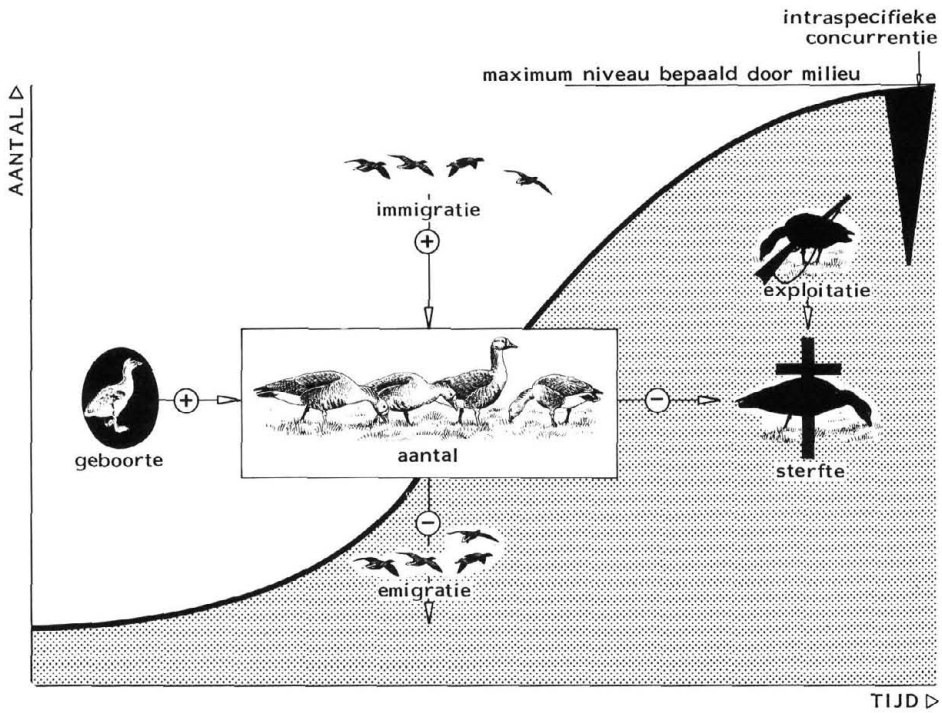


Fig. 1. Theoretisch aantalsverloop bij een groeiende ganzen populatie en factoren die de aantallen beïnvloeden.
Theoretical change in abundance over time in a growing goose population and factors *influencing abundance*.
(aantal = number, tijd = time, geboorte = natality, sterfte = mortality, maximumniveau bepaald door milieu = maximum level set by environment, intraspecifieke concurrentie = intraspecific competition, ...tie = ...tion).

Het definiëren van het begrip populatie is voor veel veldsituaties een moeilijke en arbitraire zaak. Ganzen zijn wat dat betreft voor de populatiedynamicus een ideaal onderzoekobject: het aantalsverloop van een natuurlijk af te grenzen en vrijwel gesloten populatie kan vaak in zijn totaliteit worden gevolgd, doordat ganzen in de winter zeer geconcentreerd in groepen voorkomen over een relatief beperkt en overzichtelijk gebied. In het meest extreme geval omvat het begrip populatie zelfs alle individuen van een bepaalde ondersoort op de gehele wereld, namelijk bij de Zwartbuikrotgans *(B. bernicla bernicla)*.

Hiertegenover staat weer het praktische nadeel dat ganzen ruim 20 jaar oud kunnen worden en eigenlijk pas vanaf hun vierde jaar regelmatig gaan broeden (Owen, 1984), zodat men als onderzoekteam over een lange adem moet beschikken. Aan de hand van drie ganzenpopulaties waarvan wij de omvang goed kennen, de in Rusland broedende en hoofdzakelijk in Nederland overwinterende Brandganzen, de in NW-Europa overwinterende Zwartbuikrotganzen en de eveneens in NW-Europa overwinterende Kolganzen (*A. albifrons*), zullen wij de factoren die de

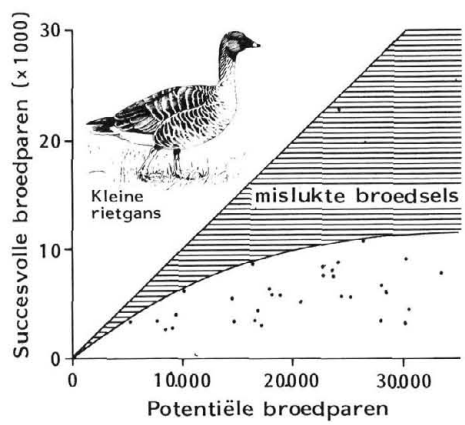


Fig. 2. Reductie van het percentage succesvolle broedparen bij een stijgende populatie-grootte bij de Kleine-rietganspopulatie die op IJsland en Groenland broedt (naar gegevens van M. A. Ogilvie, zie Ebbinge, 1985).
Reduction in the proportion of successful breeding pairs in an increasing population of Pink-footed geese. Numbers of successful breeding pairs plotted against numbers of potential breeding pairs (mislukte broedsels = *failed breeders*).

De Levende Natuur 88 (5):186-193 (1987)

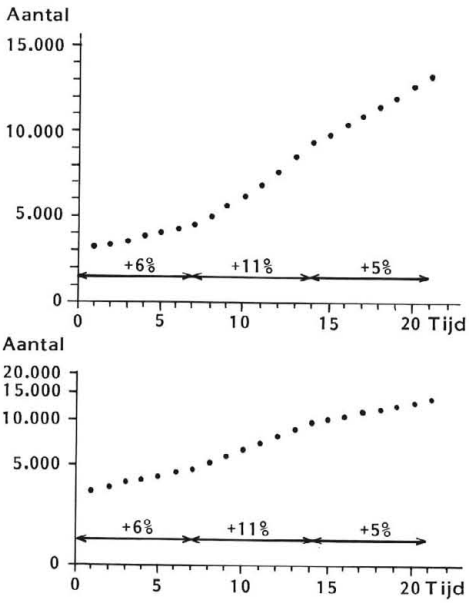


Fig. 3. Veranderingen in de groeisnelheid worden grafisch pas duidelijk als de aantallen op een logaritmische schaal worden uitgezet. Een hypothetische populatie neemt eerst gedurende een aantal jaren met 6% per jaar toe, daarna met 11% en tenslotte met 5%.
Changes in growth rate become graphically clear when the numbers are plotted on a logarithmic scale. A hypothetical population is shown increasing by 6% annually first, then by 11%, and at last by 5%.

Fig. 4. Individueel gemerkte Brandgans. Links wit 7-rechts lichtgroen H, mei 1982, Grötlingboudden, Gotland.
Individually marked Barnacle goose. Left white 7-right light green H, May 1982, Grötlingboudden, Gotland.



populatiegrootte bepalen, nagaan. De eerstgenoemde soort is overal beschermd, de Rotgans mag alleen in november in Sleeswijk-Holstein worden bejaagd, terwijl de jacht op de Kolgans, met uitzondering van Noordrijn-Westfalen en België, overal is geopend.

Onderzoekmethoden

Om te kunnen vaststellen of de groeisnelheid van een populatie verandert, zetten wij de populatiegrootte bij voorkeur uit op een logaritmische schaal tegen de tijd. Bij een constante groeisnelheid, d.w.z. dat de populatie met een constant percentage toeneemt, vinden wij dan een rechte lijn, die steiler loopt naarmate de groeisnelheid hoger is. Zouden wij de populatiegrootte op een lineaire schaal uitzetten, dan lijkt een lagere groeisnelheid bij een grotere populatie ogenschijnlijk sterker te zijn dan een hogere groeisnelheid bij een kleinere populatiegrootte (figuur 3).

Omdat wij bij een aantal ganzesoorten in het veld gemakkelijk de eerstejaars vogels van ouderejaars kunnen onderscheiden, kunnen wij in de overwinteringsgebieden een goede indruk krijgen van het broedresultaat. Over het algemeen drukken wij het broedresultaat uit als het percentage eerstejaars vogels in de gehele groep. Bij nog nauwkeuriger waarnemen, kan ook de gemiddelde gezinsgrootte worden bepaald. Eerstejaars ganzen blijven namelijk over het algemeen gedurende hun eerste winter bij hun ouders en door enige tijd naar de onderlinge interacties binnen een groep ganzen te kijken, is vast te stellen hoeveel eerstejaars vogels bij een volwassen paar ganzen horen. Doordat Malcolm Ogilvie jarenlang dergelijke gegevens voor de Kleine rietganzen die in Schotland overwinteren, heeft verzameld, is het nu mogelijk een grafiek als figuur 2 te maken.

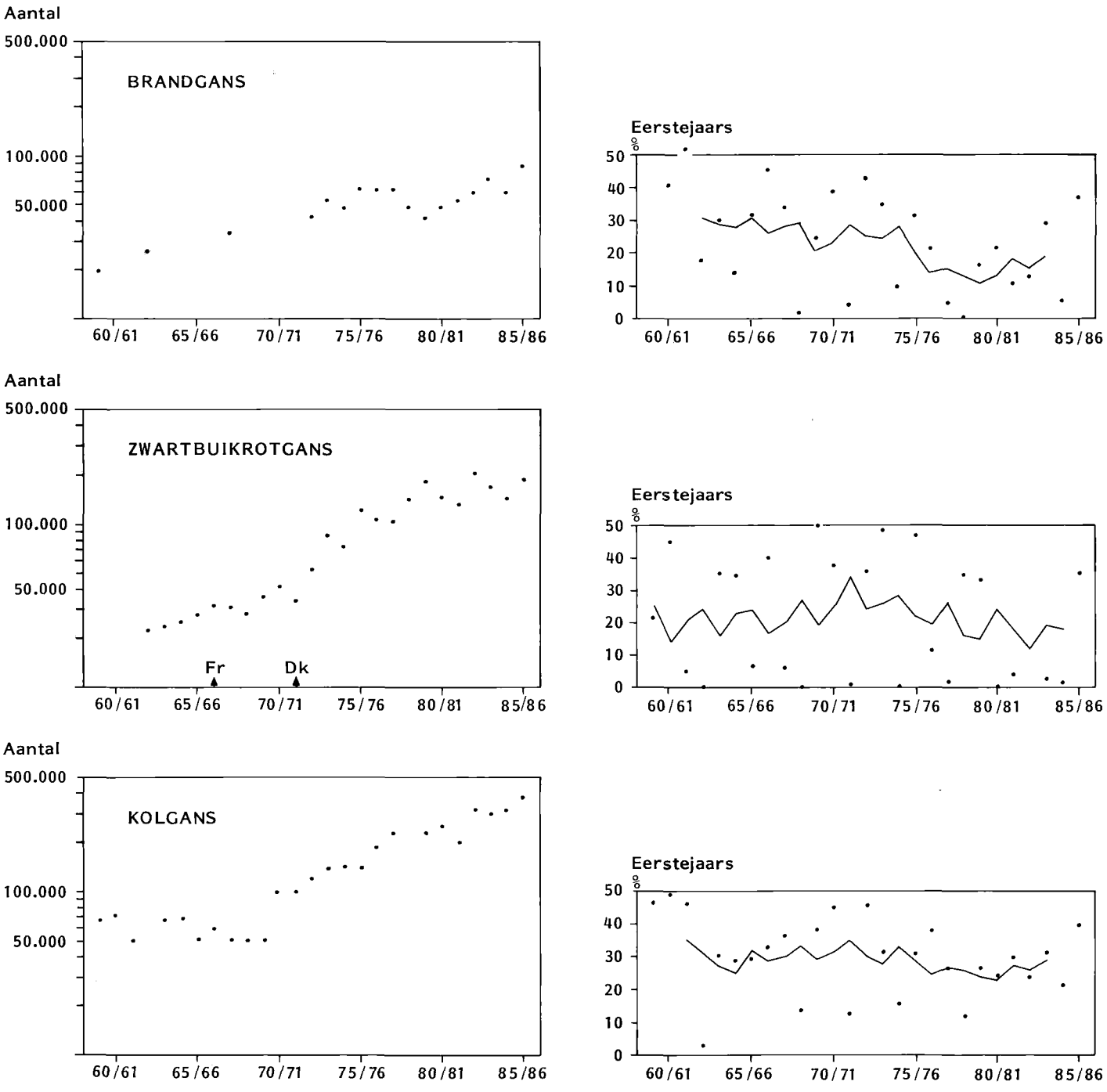
Als wij de fractie eerstejaars vogels en ook de mate van toename van een populatie kennen (uit de jaarlijkse totaalaantallen), is daaruit indirect de jaarlijkse sterfte te schatten, met de formule:
$m = 1 + i\,(j-1)$,
waarin m = gemiddelde jaarlijkse sterftekans,
j = gemiddelde fractie eerstejaars vogels en
i = groeifactor (d.w.z. geen toename als i = 1; 15% groei als i = 1,15), en als volgt uit de aantallen te schatten:

$$i = \exp\left(x^{-1} \ln\left(n_{(t+x)} / n_t\right)\right),$$

waarin
n_t = populatiegrootte in jaar t en
x = het aantal jaren waarover de gemiddelde groei wordt geschat.

Daarnaast kunnen wij ook uit de terugmeldingen van geringde vogels een schatting van de jaarlijkse overlevingskans (het complement van de sterftekans) maken. Dit gaat als volgt: over een reeks van jaren worden vogels geringd, en elk jaar nemen wij een steekproef uit de geringde populatie om te kijken in welke mate de diverse ringjaren nog zijn vertegenwoordigd. De vogels die in één seizoen worden geringd, noemen wij een cohort. Van elk geringd cohort sterft elk jaar een bepaalde fractie, zodat na verloop van jaren de kans om nog geringde vogels uit dat ene cohort aan te treffen, steeds kleiner wordt. Het trekken van de steekproef laten wij over aan jagers, die de ringen van de door hen geschoten ganzen (tot op dat moment dus nog in leven) opsturen. De kans dat een jager een geringde gans schiet en de ring ook opstuurt naar de ringcentrale (= de meldkans), varieert in de loop van de tijd en van land tot land, maar doordat wij over een reeks van jaren gegevens hebben, is het dank zij knappe statistici als Haldane, Seber, Brownie, Anderson, Burnham en Robson nu mogelijk tot betrouwbare schattingen van zowel de overlevingskans als de meldkans te komen (Brownie et al., 1985). Willen wij jaarlijks nauwkeurige schattingen voor de overlevingskans hebben, dan moeten wij echter veel grotere aantallen ringen dan tot nu toe is gebeurd. Het huidige materiaal kan ons echter wel een goed gemiddeld beeld over een bepaalde periode geven.

De Levende Natuur 88 (5):186-193 (1987)



Om zonder het aantal geringde vogels sterk op te voeren toch tot nauwkeuriger schattingen van de jaarlijkse overlevingskansen te komen, zijn wij bij de Rotgans (Spaans, 1987) en de Brandgans ook begonnen met een kleurringprogramma, waarbij vogels individueel herkenbaar worden (zie figuur 4). Dank zij de medewerking van vele met telescopen gewapende amateur- en beroepsornithologen krijgen wij op het ogenblik voor deze soorten een veel nauwkeuriger beeld dan uit het normale ringonderzoek, doordat elk jaar vrijwel de gehele populatie Brandganzen en een groot deel van de populatie Rotganzen grondig worden gescreend op de nog in leven zijnde vogels met kleurringen. Per gekleurringde Brandgans krijgen wij nu gemiddeld meer dan 10 zichtwaarnemingen per seizoen.

Resultaten

De Brandgans vertoont een geleidelijke stijging in aantal van 20.000 vogels in 1960 tot ongeveer 60.000 halverwege de jaren zeventig (figuur 5). De populatie liep toen weer terug tot ruim 40.000 in de winter van 1979/80, maar sindsdien is de stijgende lijn hervat, zodat wij in de winter van 1985/86 zelfs een recordaantal van 85.000 Brandganzen in Ne-

Fig. 5. Aantalsverloop en broedresultaat bij drie ganzenpopulaties.
Change in numbers (left) and breeding success (right) in three goose populations: (top) Barnacle goose, (middle) Brentgoose, and (bottom) White-fronted goose.
Fr = Rotgans-jacht gesloten in Frankrijk/ Brentgoose hunting banned in France,
Dk = idem in Denemarken/same in Denmark.

De Levende Natuur 88 (5):186-193 (1987)

derland te gast hadden. Hoewel er tegenwoordig ook Brandganzen broeden op Gotland en Öland, Oostzeegebied, is dit aantal zo klein (ongeveer 4000-5000 individuen) dat de recente toename toch hoofdzakelijk moet worden toegeschreven aan een groei van de arctische populatie van Wajgatsj en Nova Zembla.

Het broedresultaat is de laatste jaren duidelijk verlaagd ten opzichte van de jaren zestig, toen de populatie veel kleiner was, hoewel 1983 en 1985 weer een opvallend hoog percentage eerstejaars vogels te zien gaven.

In Nederland werd de Brandgans al in 1950 beschermd verklaard, maar in de jaren zestig werden nog regelmatig Brandganzen in het Oostzeegebied op hun voorjaarspleisterplaatsen geschoten, terwijl tot 2 april 1977 ook in Sleewijk-Holstein in de herfst nog legaal Brandganzen werden geschoten. In figuur 6 is te zien hoe de jachtdruk geleidelijk is afgenomen. Ondanks dat het aantal geringde Brandganzen iets is toegenomen, krijgen wij steeds minder terugmeldingen. Binnen deze terugmeldingen is de fractie geschoten dieren gehalveerd van bijna 70% tot 35%. Uit het voorjaar komen na 1970 vrijwel geen meldingen meer van geschoten dieren. Op grond van terugmeldingen vóór 1970 was de jaarlijkse overlevingskans toen gemiddeld 74% (26% sterfte) (Ebbinge, 1982). Inmiddels is uit ons kleurringonderzoek gebleken dat in de jaren tachtig de jaarlijkse overleving is toegenomen tot 88% (12% sterfte) (Ebbinge & Van Biezen, in druk).

Bij de Rotgans is sprake van een geheel ander verloop van de aantallen. Hoewel er in de jaren zestig al sprake was van een lichte toename, begon er direct na het sluiten van de jacht in Denemarken in 1972 een stormachtige ontwikkeling. Een analyse van Prokosch (1984) toonde met behulp van gegevens uit de Deense jachtstatistieken aan dat het afschot in Denemarken vóór 1972 inderdaad voldoende was om het herstel van de Rotgans-populatie onmogelijk te maken. Als wij naar het broedresultaat kijken (figuur 5), dan blijkt dat dit na 1972 niet is verhoogd, zodat de toename daardoor niet kan worden verklaard. Uit de aantalstoename en het percentage eerstejaars vogels berekende Prokosch (1984) de jaarlijkse sterfte (figuur 7). Na het sluiten van de jacht in Denemarken in 1972 bleek de sterfte vrij constant en onafhankelijk van het broedresultaat. In

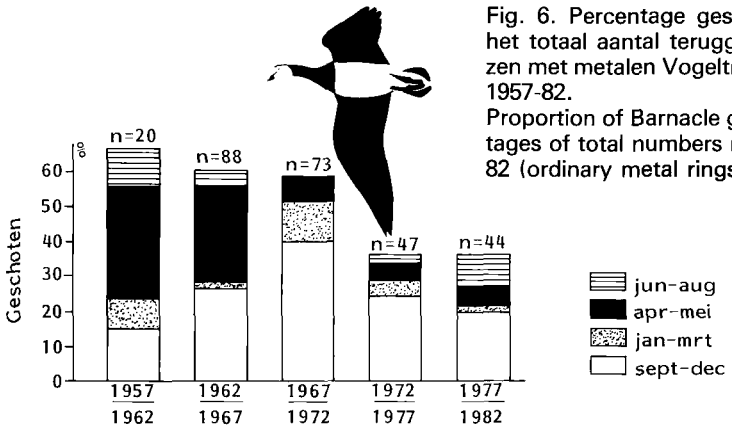


Fig. 6. Percentage geschoten vogels van het totaal aantal teruggemelde Brandganzen met metalen Vogeltrekstation-ringen in 1957-82.
Proportion of Barnacle geese shot (percentages of total numbers recovered) in 1957-82 (ordinary metal rings only).

de periode daarvoor was de sterfte vooral extra hoog in jaren met veel eerstejaars vogels. Kennelijk waren de Rotganzen in Denemarken dan gemakkelijk te bejagen. De Rotgans mag nu alleen nog in de maand november in het Waddengebied van Sleeswijk-Holstein worden bejaagd, en bovendien worden er vooral in Engeland, maar ook hier en daar in Nederland lokaal afschotvergunningen verstrekt. Uit figuur 5 blijkt dat de aantallen de laatste zeven jaar niet verder zijn toegenomen, maar fluctueren tussen de 150.000-200.000 stuks.

Het aantalsverloop van de Kolgans doet sterk aan dat van de Rotgans denken. Hier is in nog sterkere mate sprake van een beginperiode zonder enige groei, ja misschien zelfs een lichte afname, waarin de populatie, die hoofdzakelijk in Nederland, maar ook in België en ZO-Engeland overwintert, schommelde tussen de 50.000 en 70.000 vogels. Na 1970 begint een vrij sterke groei van bijna 13% per jaar tot 230.000 ganzen in 1977/78. Daarna is de populatie verder toegenomen tot bijna 400.000 in 1985/86, wat echter betekent dat de gemiddelde jaarlijkse groei is afgenomen tot 7%. Ook in de grafiek is deze afbuiging te zien. De indruk bestaat dat in 1986/87 de aantallen Kolganzen zijn teruggelopen, maar zolang wij nog niet alle telgegevens hebben ontvangen, is het nog niet mogelijk hierover definitief uitsluitsel te geven.

Ook bij de Kolgans zijn er geen veranderingen in het broedresultaat opgetreden die de toename kunnen verklaren. In 1970, het jaar waarin de toename begon, is de voorjaarsjacht in de USSR gesloten. Uit de terugmeldingen hebben wij berekend dat de gemiddelde jaarlijkse overlevingskans vóór 1970 77% was (23% sterfte), en daarna 85% (15% sterfte). Als wij de onbewerkte gegevens in tabel 1 bekijken, lijkt het er inderdaad op dat er na 1970 een sterke afname is geweest van de voorjaarsjacht in de USSR en Polen, dat in de overige jaargetijden in de USSR veel minder op Kolganzen wordt gejaagd en dat de herfstjacht in de DDR en de winterjacht in Nederland onveranderd zijn. Zo gemakkelijk kunnen wij deze tabel echter niet interpreteren. Allereerst betreft de periode vóór 1970 10 jaar en die daarna 15 jaar. Bovendien is de dichtheid van geringde Kolganzen sterk veranderd: enerzijds doordat er in de beginjaren meer Kolganzen zijn geringd, anderzijds doordat de populatie sterk is toegenomen. Als wij voor de veranderde ringdichtheid en het aantal jaren corrigeren, kunnen wij berekenen hoeveel ganzen er gemiddeld per jaar in elk seizoen in deze vier landen worden geschoten. Wij moeten er dan van uitgaan dat jagers alle ringen van geschoten ganzen ook opsturen. Omdat dit natuurlijk niet het geval is, blijven dit minimum-schattingen, die echter dan wel onderling vergelijkbaar zijn, tenminste als wij ervan uitgaan dat de jagers vóór 1970 een zelfde percentage van de bemachtigde ringen opstuurden als na 1970.

Hoe kunnen wij nu de ringdichtheid meten? De ganzenvangers vangen wel af en toe een geringde gans terug, maar als wij dat aantal door de totale vangst delen, komen wij tot zo'n absurd lage waarde voor de ringdichtheid in de Kolgans-populatie, dat de conclusie moet luiden dat ganzen die eenmaal onder een slagnet zijn gevangen, zich veel minder gauw een tweede keer laten vangen. Omdat wij echter ook de gemiddelde sterfte kunnen schatten, kunnen wij berekenen hoeveel geringde Kolganzen er elk jaar gemiddeld nog in leven zullen zijn. Als wij dit aantal delen door de geschatte populatiegrootte die wij uit de

De Levende Natuur 88 (5):186-193 (1987)

tellingen weten, komen wij tot een schatting voor de ringdichtheid. De tellingen vinden over het algemeen in februari, dus na het sluiten van de jacht plaats. Gemakshalve gaan wij ervan uit dat alle in december en januari van hetzelfde seizoen geringde Kolganzen dan nog in leven zijn, terwijl wij alle cohorten geringde ganzen uit voorafgaande jaren steeds met de gemiddelde jaarlijkse overlevingskans vermenigvuldigen (over de periode 1959-81 was dat 81 %). Doordat een deel van de in december en januari geringde Kolganzen nog in hetzelfde seizoen kan worden geschoten, leidt deze procedure tot een lichte overschatting van de ringdichtheid. Het resultaat is dat vóór 1970 gemiddeld 7,2% van de Kolganzen was geringd en na 1970 gemiddeld 1,5%. Deze dichtheid wordt door geboorte van jonge (en dus ongeringde) Kolganzen na het broedseizoen weer verlaagd, zodat wij in de herfst weer een lagere ringdichtheid zullen aantreffen. Deze kan weer worden geschat door de oude dichtheid te vermenigvuldigen met de fractie overjarige vogels (gemiddeld 0,7 bij de Kolgans). In Nederland wordt deze dichtheid vervolgens in december en januari weer op peil gebracht door nieuwe Kolganzen te vangen en te ringen. Na al deze correcties ontstaat tabel 2, waarin zodoende minimum-schattingen van het gemiddeld per jaar geschoten aantal Kolganzen staan vermeld. Opvallend is dat er in het voorjaar in Rusland en Polen nog steeds evenveel Kolganzen worden geschoten, al betekent dit wel een veel geringere aanslag op de populatie, omdat deze nu veel groter is. Tijdens de herfst worden in de USSR, Polen en de DDR twee- tot driemaal zoveel Kolganzen geschoten als vóór 1970, terwijl in Nederland vanaf 1970 gemiddeld 3½ keer zoveel Kolganzen worden geschoten.

Door nu de Kolganzen die in hetzelfde seizoen waarin zij zijn geringd, worden geschoten, buiten beschouwing te laten, kunnen wij aan de hand van de overige geringde, in Nederland geschoten Kolganzen die aan het Vogeltrekstation zijn gemeld, een schatting maken van het minimum-aantal geschoten Kolganzen per seizoen in Nederland, met behulp van de volgende berekeningswijze (vgl. Beintema & Müskens, 1981):

$a = n/(d(1-j))$,

waarin

a = aantal geschoten ganzen,

n = aantal geschoten geringde ganzen dat wordt gemeld,

d = ringdichtheid in de overjarige populatie en

j = fractie eerstejaars vogels.

Hierbij wordt ervan uitgegaan dat de kans om een eerstejaars gans te schieten even groot is als de kans om een overjarige gans te schieten. Doordat de ringdichtheid iets is overschat, leidt deze berekeningswijze tot een lichte onderschatting van het werkelijk geschoten aantal. Bovendien zal niet elke jager alle ringen opgeven aan het Vogeltrekstation, waardoor de in figuur 8 weergegeven aantallen minimum-schattingen zijn. Als jagers in de loop der tijd steeds in dezelfde mate de ringen hebben gemeld aan het Vogeltrekstation, is er vooral vanaf 1980 een sterke toename van de jacht op Kolganzen te constateren, waarbij vooral het seizoen 1985/86 er erg uitspringt (figuur 8). Het kan echter ook zo zijn dat jagers de laatste jaren veel vaker de ringen opsturen.

Terugmeldingsgebied	Periode[1]	Seizoen				Totaal
		Voorjaar	Zomer	Herfst	Winter	
USSR	I	358	52	101	2	513
	II	90	26	76	0	192
Polen	I	33	1	9	2	45
	II	11	0	12	2	25
DDR	I	8	3	187	78	276
	II	1	1	163	33	198
Nederland	I	7	0	13	339	359
	II	8	0	6	381	395

[1] I = 1960-69, II = 1970-84

Tabel 1. Aantallen terugmeldingen van in Nederland geringde Kolganzen (als vers dood teruggemeld, hiervan is 98,3% geschoten).
Numbers of recoveries (spring, summer, autumn, winter, and total) of White-fronted geese that have been ringed in The Netherlands. Only those recovered as freshly dead included; of these 98.3% has been shot.

Terugmeldingsgebied	Periode[1]	Seizoen			
		Voorjaar	Zomer	Herfst	Winter
USSR	I	497	72	200	3
	II	400	116	483	0
Polen	I	46	1	19	3
	II	49	0	76	3
DDR	I	11	4	371	154
	II	4	4	1034	210
Nederland	I	10	0	26	471
	II	36	0	39	1693

[1] I = 1960-69, II = 1970-84

Tabel 2. Minimum-aantal Kolganzen dat gemiddeld jaarlijks per seizoen wordt geschoten, ervan uitgaande dat alle ringen van geschoten ganzen worden ingezonden (zie tekst voor berekeningswijze).
Minimal mean number of White-fronted geese shot annually in spring, summer, autumn, and winter, assuming that all hunters returned the rings of shot birds.

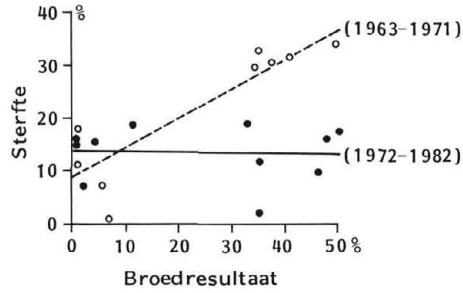


Fig. 7. Effect van de sluiting van de jacht op Rotganzen in Denemarken (1972) op het verband tussen broedresultaat en jaarlijkse sterfte (Prokosch, 1984).
Effect of the ban on Brentgoose hunting in Denmark (1972) on the relationship between breeding success and mortality.

De Levende Natuur 88 (5):186-193 (1987)

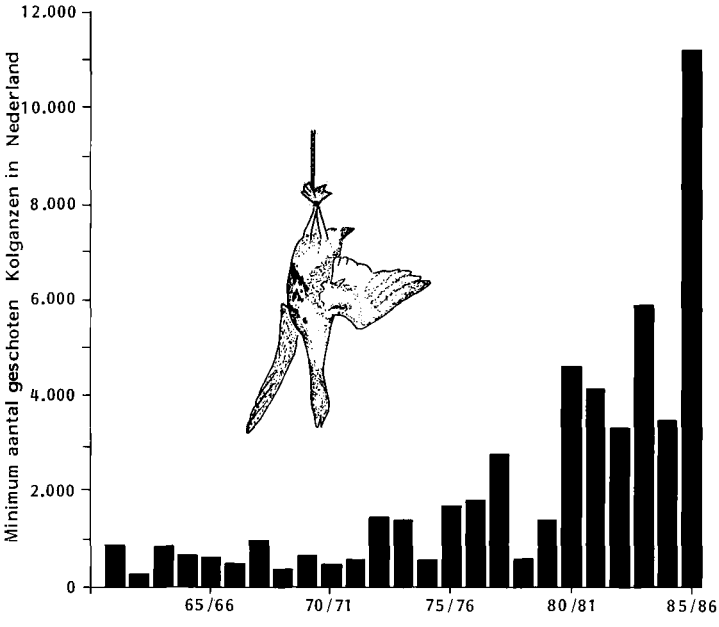


Fig. 8. Minimale schatting van het aantal in Nederland geschoten Kolganzen per seizoen (voor berekeningswijze zie tekst).
Minimum estimate of the number of White-fronted geese shot annually in The Netherlands, based on ring recoveries and assuming that all hunters returned all rings of bagged geese. Probably the actual level is 4-5 times as high (see text).

Voor het begin der jaren zestig schatte Doude van Troostwijk (1966) het totale Kolganzen-afschot in Nederland op 2500-3000 vogels. Gemiddeld ligt ons berekende minimum-afschot in die tijd op 635, hetgeen betekent dat 20-25% van de jagers de ringen toen daadwerkelijk hebben opgestuurd. Als dat nog steeds het geval is, moeten wij de waarden uit figuur 8 met 4 à 5 vermenigvuldigen om het werkelijke afschot te benaderen. Dit zou betekenen dat er in de periode 1980-85 jaarlijks gemiddeld 17.000-22.000 Kolganzen in Nederland zijn geschoten, en in 1985/86 zelfs 45.000-55.000. Uitgedrukt als percentage van de overwinterende populatie is dat 6-8% per jaar in 1980-85 en 12,5% in 1985/86.

Discussie

Bij de drie hier besproken ganzenpopulaties is er sprake van een duidelijke aantalstoename, die niet kan worden verklaard door een verbeterd broedresultaat. Wel blijkt in alle drie de gevallen dat de jaarlijkse sterfte duidelijk is afgenomen. Uit een analyse van de ringgegevens van Kleine rietganzen (Ebbinge et al., 1984) en uit recente gegevens over de mate van uitwisseling tussen de verschillende populaties Brandganzen (Ebbinge, 1985) blijkt dat van zo'n uitwisseling nauwelijks sprake is, althans niet in die mate dat daardoor een sterke aantalstoename kan worden verklaard. De afgenomen sterfte is dus de enige verklaring voor de aantalstoename.

Is de sterfte nu afgenomen door een verbeterde voedselsituatie in de winter dank zij de geïntensiveerde landbouw, of door een afname van de jachtdruk? Hoewel de voedselsituatie in de wintermaanden er recent ongetwijfeld beter op is geworden voor de ganzen, is het niet erg waarschijnlijk dat voedsel gedurende de wintermaanden in de loop van deze en ook de vorige eeuw ooit beperkend is geweest voor de aantallen ganzen. Hoe zijn anders de enorme aantallen van vele honderdduizenden Rietganzen *(A. fabalis)* die in de vorige eeuw in Duitsland overwinterden (Naumann, 1842), te verklaren? De hogere kwaliteit van de graslanden maakt het de ganzen waarschijnlijk wel mogelijk om in hogere dichtheden te overwinteren. Bovendien zouden wij verwachten dat de aantalstoenamen van Kolgans en Brandgans, die in belangrijke mate op dezelfde cultuurgraslanden overwinteren, meer parallel zouden lopen als de verbeterde voedselsituatie van doorslaggevende betekenis zou zijn.

Een afname van de jachtdruk blijft dus over als verklaring. Uit onderzoek naar de belasting met hagelkorrels bij Rietganzen dat in Zuid-Zweden werd uitgevoerd, bleek dat 28% van de eerstejaars vogels (op dat moment 6 maanden oud) één of meer hagelkorrels in zijn spierweefsels meedroeg, terwijl dit bij 62% van de overjarige ganzen het geval was (Jönsson et al., 1985). In Zuid-Zweden overwinteren hoofdzakelijk Rietganzen van het *fabalis*-type, die waarschijnlijk voornamelijk ten oosten van de Oeral broeden (Smit & Burgers, 1987). Op hun reis door de USSR, Finland en Zweden moeten zij deze hagel hebben opgedaan. Het feit dat in Zweden zes van de tien in het wild rondvliegende Rietganzen is geraakt met hagel, illustreert hoe intensief dergelijke vogels worden beschoten op hun lange trekroute.

Het lijkt dan ook zeer waarschijnlijk dat de kleine aantallen ganzen in de jaren vijftig in Europa, een gevolg zijn geweest van de zware jachtdruk. Jacht heeft in het verleden de jaarlijkse sterfte bij ganzen in Europa duidelijk verhoogd. Sluiting of beperking van de jacht heeft vervolgens in de jaren zeventig herstel van de aantallen ganzen mogelijk gemaakt. Bij de inmiddels weer gegroeide populaties van de Zwartbuikrotgans, de op IJsland/Groenland broedende Kleine rietgans en de Brandgans die op Spitsbergen broedt, kunnen wij nu een duidelijk evenwichtsniveau vaststellen, waarbij de reproduktie op een dichtheidsafhankelijke manier wordt gereguleerd (figuur 2, Owen, 1984). Hierbij lijkt het vooral te gaan om het aantal veilige nestplaatsen en ruiplaatsen, waar tevens de jongen vliegvlug moeten worden: beperkende factoren in de arctis dus. Bij de Brandgans van Nova Zembla en Wajgatsj, die bij ons overwintert, leek het er enige tijd op dat ook hier een dergelijk evenwichtsniveau was bereikt, maar de laatste jaren moeten wij toch weer een duidelijke groei constateren. Bij de Kolgans tenslotte is de groei de laatste jaren duidelijk verlaagd, maar in dit geval is het nog niet duidelijk of hier dichtheidsafhankelijke regulatie van het broedresultaat een rol speelt of dat de vooral in Nederland weer toegenomen jachtdruk op deze soort de groei remt.

Literatuur

Beintema, A. J. & G. J. D. M. Müskens, 1981. Veranderingen in de trekgewoonten van de Watersnip *(Gallinago gallinago)* en de invloed van de mens hierop. (Rapport 81/1) Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum.

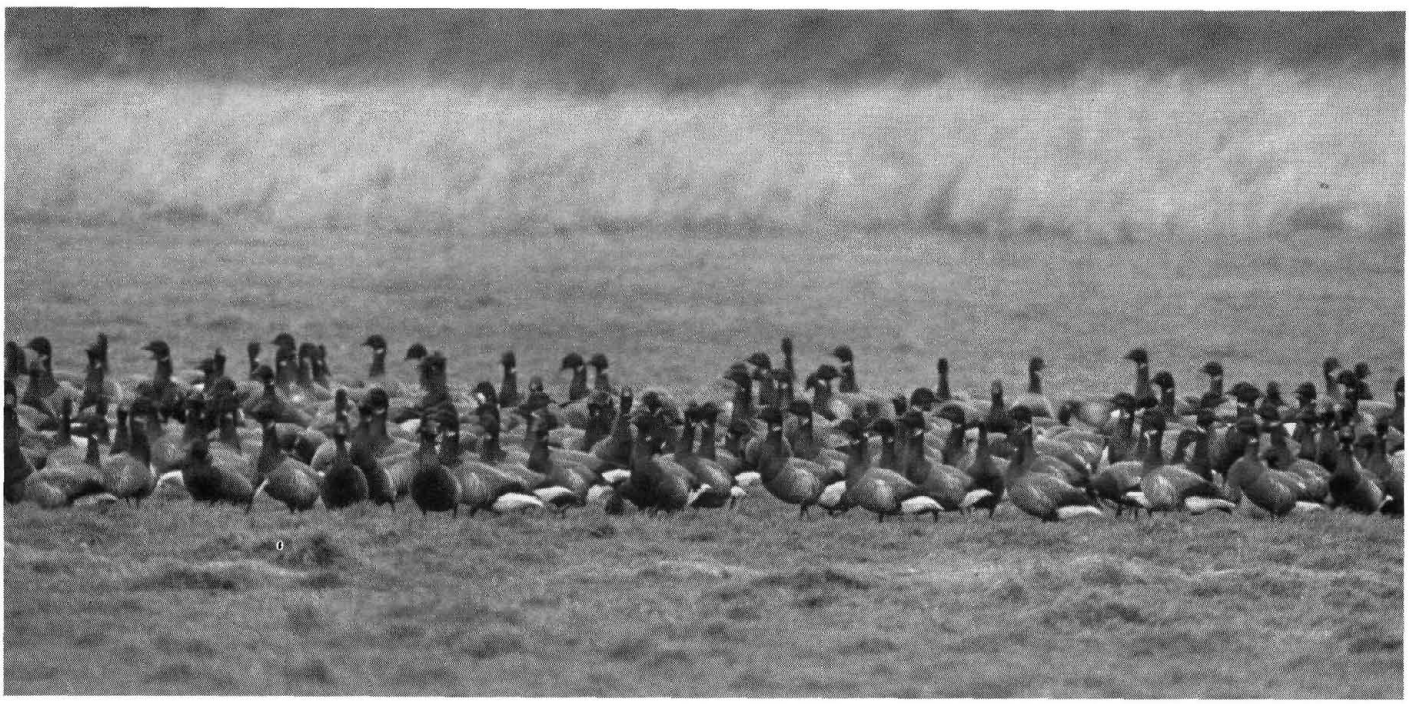
Brownie, C., D. R. Anderson, K. P. Burnham & D. S. Robson, 1985. Statistical inference from band recovery data - a handbook (second edition). United States Department of the Interior, Fish and Wildlife Service. Resource Publication 156.

Doude van Troostwijk, W. J., 1966. Invloed van de jacht op ganzenpopulaties. Het Vogeljaar 14: 203-207.

Ebbinge, B., 1982. The status of *Branta leucopsis* in 1980/81. Aquila 89: 151-161.

Ebbinge, B. S., 1985. Factors determining the population size of arctic-breeding geese, wintering in Western Europe. Ardea 73: 121-

De Levende Natuur 88 (5):186-193 (1987)



R. van Beek RIN

128.

Ebbinge, B. S. & J. B. van Biezen, in druk. Estimation of annual survival rates using resightings of individually marked Barnacle geese *(Branta leucopsis),* wintering in The Netherlands and Northern Germany. Acta Ornithologica.

Ebbinge, B. S., H. T. van der Meulen & J. J. Smit, 1984. Changes in winter distribution and population size of Pink-footed geese breeding in Svalbard. Norsk Polarinstitutt Skrifter 181: 11-17.

Jönssen, B., K. Karlsson & S. Svensson, 1985. Incidence of lead shot in tissues of the Bean goose *(Anser fabalis)* wintering in South Sweden. (Swedish Wildlife Research) Viltrevy 13: 259-271.

Klomp, H., 1967. Experimenten en modellen in de populatie-dynamiek. In: D. J. Kuenen (red.), Populatiebiologie, p. 37-56. Pudoc, Wageningen.

Krebs, C. J., 1972. Ecology, the experimental analysis of distribution and abundance. Harper & Row, New York.

Lack, D., 1954. The natural regulation of animal numbers. Clarendon Press, Oxford.

Lack, D., 1966. Population studies of birds. Clarendon Press, Oxford.

Naumann, J. F., 1842. Naturgeschichte der Vögel Deutschlands, 2. Leipzig.

Owen, M., 1984. Dynamics age structure of an increasing goose population - the Svalbard Barnacle goose *Branta leucopsis.* Norsk Polarinstitutt Skrifter 181: 37-47.

Prokosch, P., 1984. Population, Jahresrhythmus und traditionelle Nahrungsplatzbindungen der Dunkelbäuchigen Ringelgans *(Branta b. bernicla,* L. 1758) im Nordfriesischen Wattenmeer. Ökologie der Vögel 6: 1-99.

Smit, J. J. & J. Burgers, 1987. Vangst en herkomst van in Nederland overwinterende ganzen. De Levende Natuur 88: 179-185.

Spaans, A. L., A. A. N. de Wit & M. A. van Vlaardingen, 1987. Effects of increased population size in Herring gulls on breeding success and other parameters. Studies in Avian Biology 10.

Spaans, B., 1987. Met de Texelse Rotganzen op reis. De Levende Natuur 88: 194-199.

Summary

Which factors determine the size of a goose population?

The changes in size over the last 25 years of three arctic-breeding goose populations that winter in Western Europe are reviewed (fig. 5). Two of these populations, viz. the Russian breeding Barnacle geese *(Branta leucopsis)* and the Dark-bellied Brentgeese *(B. bernicla bernicla)* are almost fully protected over their entire range nowadays, but could be hunted earlier. The third population, that of the European White-fronted goose (*Anser albifrons albifrons),* breeding in Northern Russia, can still be hunted over nearly its entire range, but restrictive measures have been imposed on hunting since 1970. All three populations have increased in numbers considerably, but not synchronously.

It is concluded that the increases are primarily due to decreased mortality rates resulting from a lower hunting pressure. Though feeding conditions on the wintering grounds have improved as a result of intensified farming techniques, these conditions cannot have limited goose numbers in this century. Reports out of the 19th century indicate that geese have been very numerous in Europe (particularly in Germany) even before modern agricultural techniques were applied.

Mean annual mortality rates (estimated from both ring returns and changes in population size coupled to age ratio assessments in winter) have dropped from 26% to 12% in the Barnacle goose, from 22% to 13% in the Brentgoose (fig. 7), and from 23% to 15% in the White-fronted goose. Thus, at the low population levels in the 1960's, in all three species mortality due to hunting was largely supplementary, and not compensatory. Recently the annual mortality rate in the White-fronted goose may well have increased again, since particularly in The Netherlands the hunting pressure has increased since 1980 (fig. 8). In the early 1960's the Dutch hunters reported 20-25% of the rings they collected. This still being the case, 17,000-22,000 White-fronted geese would have been shot annually in The Netherlands in 1980-85 or 6-8% of the entire population, culminating in 1985/86, when 45,000-55,000 (12.5% of the population) would have been taken by hunters there.

In all three discussed populations the annual rate of increase tends to decrease (fig. 5). Density-dependent reduction in breeding success is likely to become more and more important as a regulating mechanism in these increased populations, just as in the case of the Icelandic Pink-footed goose *(A. brachyrhynchus)* (fig. 2.)

Dankwoord

In het bijzonder wil ik Jan Burgers, David Anderson en Eric Rexstad bedanken voor hun hulp bij de uitwerking van deze gegevens, en Jules Philippona en Martin Lok voor het verstrekken van gegevens over het jaarlijkse broedresultaat van respectievelijk Kolgans en Brandgans.

Drs. B. S. Ebbinge,
Rijksinstituut voor Natuurbeheer,
Postbus 9201,
6800 HB Arnhem.