

# Populatie-dynamische parameters van brandganzen in Nederland

Henk van der Jeugd



Een rapport van Vogeltrekstation -  
Centrum voor vogeltrek en demografie

## COLOFON

© Vogeltrekstation 2012

Dit rapport is samengesteld in opdracht van Alterra, in het kader van het Beleidsondersteunend onderzoek "Populatiemodel voor de Grauwe gans; enkele scenarioberekeningen voor aantalsregulatie" (Alterra-rapport 2445), voor het ministerie van EZ. Projectcode: BO-11-011.01-019.

**Tekst:** Henk van der Jeugd

*Wijze van citeren:* van der Jeugd H.P. 2012. Populatiodynamische parameters van brandganzen in Nederland. Vogeltrekstation rapport 2012-02. Vogeltrekstation, Wageningen.

*Foto voorzijde:* Adrie van der Heiden

Niets uit dit rapport mag worden vermenigvuldigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke wijze dan ook, zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Vogeltrekstation en/of de opdrachtgever.

### **Vogeltrekstation**

Postbus 50

6700 AB Wageningen

tel. (0317) 47 34 65

fax. (0317) 47 36 75

email: [vogeltrekstation@nioo.knaw.nl](mailto:vogeltrekstation@nioo.knaw.nl)

website: [www.vogeltrekstation.nl](http://www.vogeltrekstation.nl)



## Samenvatting

Ten behoeve van een ruimtelijk populatiemodel voor de brandgans in Nederland zijn populatiodynamische parameters geschat uit ring-, tel-, en inventarisatiegegevens uit het Noordelijk Deltagebied en een klein aantal andere locaties. De gegevens stammen overwegend uit de periode 2004-2010.

De overleving van Nederlandse brandganzen is gestaag afgenomen in de periode 2004-2012 van circa 95% tot circa 75%, met als belangrijkste oorzaak de sterk toegenomen beheersjacht op de soort. Geboortedispersie is hoog, en de Nederlandse broedpopulatie fungeert momenteel als bron van waaruit (her)kolonisatie tot in Rusland plaatsvindt. Uit de door vossen verstoorde kolonie in de Jan Durkspolder was de dispersie nog veel hoger, en vestigden zich veel jonge en oude vogels in Duitsland.

Gemiddeld brengen brandganzen in Nederland 0,6 vliegvlug jong per paar groot, maar de variatie is groot. Deze lijkt enigszins gerelateerd aan het aantal broedparen per hectare opgroeigebied, maar deze relatie is zwak. De leeftijd waarop voor het eerst wordt gebroed kan nog niet worden berekend aan de hand van de nu beschikbare gegevens, maar in het Oostzeegebied nam deze bij vrouwtjes toe van 2,7 naar 3,5 naarmate de dichtheid aan nesten toenam. De nestdichtheid kan in Nederlandse kolonies extreem hoog zijn (lokaal > 1000 nesten per hectare.) In dichte kolonies is de leeftijd waarop vrouwtjes voor het eerst broeden daardoor waarschijnlijk vier jaar of ouder.

Broedlocaties liggen met name op eilanden, waar alle voorhanden zijnde vegetatietypen worden benut. Waar op vasteland wordt gebroed gebeurt dit in grasland in waterrijke gebieden met breed en/ of open water in de onmiddellijke nabijheid. Opgroeigebieden bestaan altijd uit grasland, en worden vrijwel altijd beheerd door grazen en/of maaien.



## Inleiding en vraagstelling

Demografische gegevens (gegevens over sterfte, reproductie, immigratie en emigratie) kunnen helpen bij het opsporen van oorzaken van voor- en achteruitgang van vogelpopulaties. Dergelijke gegevens kunnen onder andere uit ringonderzoek verkregen worden. Voor het bepalen van de overleving is ringonderzoek zelfs de enige beschikbare methode. Vogeltrekstation organiseert gestandaardiseerde ringprojecten die als doelstelling hebben de demografie van vogels te monitoren. Naast deze systematisch verzamelde gegevens kunnen demografische parameters ook geschat worden uit aanwezige historische ringgegevens. In deze rapportage worden demografische parameters geschat uit ringgegevens van in Nederland broedende brandganzen, aangevuld met gegevens over broedsucces en tellingen van juveniele en adulte brandganzen in opgroei gebieden.

De in dit rapport gepresenteerde demografische gegevens zijn opgesteld in opdracht van Alterra in het kader van het Beleidsondersteunend onderzoek "Populatiemodel voor de Grauwe gans; enkele scenarioberekeningen voor aantalsregulatie" voor het ministerie van EZ. De gegevens worden gebruikt voor het opstellen van een ruimtelijk populatiemodel voor de brandgans waarin de effecten van de verschillende aantalregulerende maatregelen op de populatieomvang zichtbaar worden gemaakt. Het model wordt gebaseerd op een soortgelijk model dat reeds is ontwikkeld voor de grauwe gans. Het model zelf maakt geen onderdeel uit van deze rapportage maar wordt elders gepresenteerd.

De in dit rapport gebruikte gegevens zijn ontleend aan databases die langjarig door Henk van der Jeugd (Vogeltrekstation NIOO-KNAW) zijn opgebouwd. Deze gegevens dekken alle relevante populatie-dynamische processen die voor de populatie Nederlandse brandganzen van belang zijn. Voor zover relevant worden deze gegevens aangevuld met literatuurgegevens en ongepubliceerde gegevens uit een parallelstudie in het Oostzeegebied. De analyses zijn gericht op het vaststellen van parameterwaarden van geboortedispersie, broeddispersie, juvenielen/adultenoverleving, dichtheidsafhankelijke kuikenoverleving, leeftijd van eerste reproductie en habitatvoorkeur. Al deze parameters zijn van invloed op de verwachte populatieomvang. Het ruimtelijk populatiemodel zal met deze gegevens worden gevuld.

## Werkwijze en gebruikte gegevens

### Ringgegevens

Voor de huidige analyse zijn gegevens van alle brandganzen die in Nederland als broedvogel zijn geringd in de periode 2004 – 2010 gebruikt. Er zijn in deze periode vogels geringd op de Hellegatsplaten (op het noordoostelijk deel van het eiland Goeree-Overflakkee in de Zuidhollandse Delta) in 2004 en 2005, op de Krammerse Slikken (zuidoostkant Goeree-Overflakkee) in 2007, 2008 en 2010 en in de Jan Durkspolder (Alde Feanen, Fryslân) in 2009 (tabel 1). Het merendeel van de ringgegevens is afkomstig uit het deltagebied aangezien zich daar de grootste aantallen broedende brandganzen bevinden (Meininger et al. 1994; Ouweneel 2001; Voslamber et al. 2007). Voor details over het vangen en ringen wordt verwezen naar Pouw et al (2005), van der Jeugd et al (2006), van der Jeugd (2008).

**Tabel 1.** Aantallen geringde vogels per jaar, locatie en leeftijdscategorie.

Jaar	locatie	Juveniel		2 <sup>o</sup> kalenderjaar*		adult		Totaal
		vrouw	man	vrouw	man	vrouw	man	
2004	Hellegatsplaten	77	77			87	64	305
2005	Hellegatsplaten	24	33	3	4	29	16	109
2007	Krammerse Slikken	20	20			19	26	85
2008	Krammerse Slikken	58	48			67	59	232
2009	Jan Durkspolder	8	11			8	6	33
2010	Krammerse Slikken	15	25			0	0	40

\* alleen in 2005 is onderscheid gemaakt tussen 2<sup>o</sup> kj en oudere vogels

### waarnemingen

Alle waarnemingen die door gebruikers zijn ingevoerd in geese.org of op andere wijze aan de geese.org database zijn toegevoegd en die een match gaven met de ringgegevens van één van de 804 geringde individuen (d.w.z. alle bestaande vogels) zijn geselecteerd. Vervolgens is de gehele lijst met codes van brandganzen die één match gaven met een ringgegeven (ongeacht ringlocatie) door foute notatie handmatig doorgenomen. Indien met zekerheid een juiste code kon worden ingevuld (bijvoorbeeld groen 7 lime 1 wordt G7L1, M8Y9 wordt L8Y9, etc.) is de code gewijzigd en toegevoegd, anders niet.

Van de 804 vogels zijn er tot juni 2012 55 doodgemeld. Alle waarnemingen na doodmelding zijn handmatig gecheckt. Alle gevallen (11 van 55 doodgemelde vogels hadden in totaal 22 waarnemingen na doodmelding) zijn verwijderd, bij 1 vogel met 26 waarnemingen na doodmelding bleek er een fout gemaakt te zijn en was de vogel door een typefout ten onrechte doodgemeld, dit is hersteld.

Alle waarnemingen die zijn gedaan nadat een vogel twee jaar lang niet was gemeld zijn gechecked. De meeste van deze waarnemingen zijn verwijderd. Vaak waren dezelfde waarnemers betrokken, regelmatig betrof het waarnemers met één of een enkele waarneming, vaak op locaties waar de vogel nooit eerder was waargenomen. Wanneer meerdere waarnemingen (> 3) waren gedaan door valide waarnemers, of wanneer de waarnemingsfrequentie van een vogel altijd erg laag was (vermoedelijk dispersers) zijn waarnemingen behouden.

Alle waarnemingen die gedaan werden vóór de ringdatum zijn eveneens verwijderd (66). Dit geeft extra inzicht in het aantal fouten per waarnemer. Het percentage fouten (voor ringdatum, na dooddatum, na lange periode zonder waarnemingen) per waarnemer varieerde sterk. In totaal werden 168 van de 20.860 waarnemingen als fout geclassificeerd (0,81%). Derhalve bleven 20.692 waarnemingen over die gebruikt konden worden voor verdere analyses.



### *overlevingsanalyse*

De analyses zijn uitgevoerd met behulp van het programma MARK (White & Burnham 1999). De modelselectie vond plaats op basis van een gemodificeerd AIC criterium (Q-AICc). De analyses zijn gestart met een model waarin onderscheid wordt gemaakt tussen de overleving gedurende het eerste jaar na ringen, en de overleving in daaropvolgende jaren; aangeduid als jaarklassen 1 en 2. Bovendien is onderscheid gemaakt tussen vogels die geringd zijn als juveniel en vogels die geringd zijn als adult. Voor de juveniele groep betreft de overleving in de eerste jaarklasse de overleving gedurende het *gehele* eerste levensjaar vanaf het moment van uitvliegen, en de overleving in de tweede jaarklasse de overleving vanaf één jaar en ouder. Voor de adulte groep is de overleving in beide jaarklassen die vanaf één jaar en ouder, hoewel vogels in de tweede jaarklasse gemiddeld één jaar ouder zijn dan vogels in de eerste jaarklasse.

De gegevens uit het Deltagebied en de Jan Durkspolder in Friesland zijn apart geanalyseerd. Omdat in het Deltagebied naast waarnemingen van levende vogels ook meldingen van dode, geschoten vogels voorhanden waren is hier gebruik gemaakt van een model waarin de overleving uit beide gegevensbronnen gelijktijdig wordt geschat. In de Jan Durkspolder is een model gebruikt dat alleen werkt met waarnemingen van levende vogels.

Allereerst is een passend model gezocht voor de *resighting rate* en de *reporting rate*. Vervolgens is successievelijk een aantal plausibele modellen gemaakt, waarin getest is of de overleving verschilt tussen jaren, groepen en jaarklassen, en of er trends in de tijd bestaan. Specifiek is gezocht naar combinaties van groepen en jaarklassen om te testen in hoeverre de overleving gedurende het eerste levensjaar verschilt van de overleving later. Zo is de overleving in de tweede jaarklasse in de juveniele groep gelijkgesteld aan die van beide jaarklassen in de adulte groep, aangezien het in deze jaarklassen allemaal vogels betreft die tenminste één jaar oud zijn. Op deze manier kunnen de eerstejaarsoverleving en de overleving daarna optimaal geschat worden uit de combinatie van datasets.

### *dispersie*

Dispersie vanaf de ringplaats naar een broedgebied in één van de volgende jaren is berekend aan de hand van alle 20.692 waarnemingen van de geringde individuen. Per waarneming is eerst de afstand tussen de ringplaats (=geboorte of broed/ruiplaats) uitgerekend volgens de great circle methode, m.b.v. onderstaande formule:

$$\text{Afstand} = 6372.8 \times \arccos(\sin \text{lat}_r \times \sin \text{lat}_w + \cos \text{lat}_r \times \cos \text{lat}_w \times \cos \Delta \text{lon})$$

Waarbij:

$(\text{lat}_r, \text{lon}_r)$  = breedte- en lengtegraad ringplaats in radialen ( $\pi \times \text{lat} / 180, \pi \times \text{lon} / 180$ )

$(\text{lat}_w, \text{lon}_w)$  = breedte- en lengtegraad waarneming in radialen ( $\pi \times \text{lat} / 180, \pi \times \text{lon} / 180$ )

$\Delta \text{lon}$  = verschil tussen lengtegraad ringplaats en waarneming

6372.8 = straal van de aarde in km.

Aangenomen is dat alle waarnemingen binnen Nederland tussen 1 april en 15 augustus in (potentieel) broedgebied vallen, en dat vogels die geringd zijn als adult en vogels die geringd zijn als juveniel en ten tijde van de waarnemingen *tenminste twee jaar oud* waren in dat gebied broeden. Ook is aangenomen dat waarnemingen buiten Nederland binnen de flyway tussen 1 april en 15 mei betrekking hebben op individuen die op weg zijn naar broedgebieden in Rusland en dat waarnemingen tussen 16 mei en 15 augustus buiten Nederland en binnen de flyway betrekking hebben op broedvogels op de lokatie van waarneming.

Een tweetal voorbeelden illustreert de werkwijze op basis van deze aannames: vogel 1 is in Sleswig-Holstein gezien op 14 mei en is een vogel die op weg is naar potentieel broedgebied in Rusland. Vogel 2 is op 16 mei in Sleswig Holstein gezien en is een broedvogel aldaar. Er bestaat een risico dat vogel 1 ook een lokale broedvogel is, maar toch als doortrekker wordt bestempeld omdat een vervolgwaaarneming uitblijft. Dat risico is vermoedelijk klein. Notabene: Vogel 2 kan hetzelfde individu zijn als vogel 1. In dat geval krijgt de tweede waarneming, die de vogel als broedvogel classificeert op de lokatie van waarneming de overhand.

Vervolgens is de gemiddelde afstand berekend tussen de ringplaats en alle waarnemingen in broedgebied volgens bovenstaande criteria. Dit levert voor 557 van de 804 vogels een dispersieafstand en het waarschijnlijke land waar gebroed wordt op.



Van vogels die nooit zijn waargenomen *binnen* bovengenoemde datumgrenzen, maar wel regelmatig *buiten* de datumgrenzen, en tenminste twee jaar oud waren ten tijde van deze waarnemingen (en dus potentiëel kunnen broeden) wordt aangenomen dat deze ergens buiten Nederland (vermoedelijk in Rusland) broeden (conform van der Jeugd 2001). Dit levert nog eens 71 vogels op die als zodanig worden geïdentificeerd. Hoewel van deze vogels kan worden aangenomen dat ze buiten Nederland broeden is geen dispersieafstand bekend. Dat is voor het ruimtelijk populatiemodel niet erg; het zijn minimaal lange-afstand dispersers, en er kan eventueel een minimum dispersieafstand gehanteerd worden (bijvoorbeeld 3000 km).

Van 176 vogels kon geen dispersieafstand worden berekend omdat er geen waarnemingen waren later dan één jaar na de ringdatum. Deze vogels zijn vermoedelijk (en soms zeker) vroegtijdig doodgegaan.

De kolonie in de Jan Durkspolder wijkt in belangrijke mate af van de kolonies in de Delta; dispersie vanuit de Jan Durkspolder is veel groter dan vanuit de Delta, zelfs adulte vrouwtjes zijn in Duitsland gaan broeden in 2010 en 2011. Dit heeft vermoedelijk te maken met de recente grote verstoringen in deze kolonie door vossen; de kolonie bestaat inmiddels niet meer (mond. med. R. Kleefstra). Deze informatie kan eventueel in het populatiemodel worden gebruikt om de effecten van predatie en verstoring te modelleren.



### tellingen

In 2004, 2005, 2006 en 2007 zijn in juli tellingen uitgevoerd van het aantal juveniele en adulte brandganzen in opgroei- en ruigebieden in het Noordelijk Deltagebied (tabel 2). Deze tellingen zijn gebruikt om het broedsucces (aantal vliegvlugge jongen per broedpaar) en de kuikenoverleving (aantal vliegvlugge jongen per gelegd ei) te berekenen (zie onder). De tellingen zijn uitgevoerd door auteur en collega's, door vrijwilligers, en in het kader van integrale tellingen van alle ganzen in het Deltagebied uitgevoerd door SOVON in 2006 en 2007 (van der Jeugd & de Boer 2006a, de Boer & van der Jeugd 2007).

**Tabel 2.** Tellingen van adulte en juveniele brandganzen in juli in het Noordelijk Deltagebied. Niet alle gebieden zijn in alle jaren geteld. Per opgroei gebied is de oppervlakte grasland (ha) en de oppervlakte grasland binnen 50 meter van open water berekend met behulp van GIS.

gebiedsnaam	2004		2005		2006		2007		grasland	
	ad	juv	ad	juv	ad	juv	Ad	juv	grasland	<50m water
Dintelse Gorzen					123	37			379,3	93,0
Sint Anthoniegorzen			16	0	3	0	17	2	90,9	23,8
Korendijksche Slikken			488	141	465	180			275,3	62,2
De Scheelhoek Haringvliet					56	1			8,0	2,7
De Scheelhoek Zuiderdiep			58	8	184	96			61,7	43,2
Westplaat Buitengronden			574	346	497	219	2282	408	118,7	8,0
Ventjagersplaten			30	4	4	2	2	0	0,2	0,2
Blanke Slikken Tiengemeten			0	0	30	16	0	0	4,9	3,8
Hellegatsplaten	3610	400	3362	549	3481	370	3092	186	138,6	45,7
Bommelse Gorzen							849	111	--	--
Krammerse Slikken	330	150	1410	452	1580	300	2406	728	95,7	23,0
Prinsesseplaat					71	20	128	34	115,0	37,0
Molenplaat					47	12	28	22	43,0	8,0
Markiezaat Brabant					109	16	545	117	441,1	65,0
Beninger Slikken			3348	1104			263	83	116,8	29,8
Bommelse Gorzen			0	0			849	111	27,5	12,1
Quackgors			486	76			71	30	18,6	2,2
Westerse Laagjes			0	0	0	0	8	0	79,2	7,0
Oosterse Laagjes			0	0	0	0	0	0	38,9	3,0
Groote Kreek Oude Tonge					0	0	16	28	12,6	9,9
<b>totaal</b>	<b>3940</b>	<b>550</b>	<b>9772</b>	<b>2680</b>	<b>6650</b>	<b>1269</b>	<b>9709</b>	<b>1749</b>	<b>--</b>	<b>--</b>

Van de meeste kolonies in het Noordelijk Deltagebied zijn uit dezelfde periode ook inventarisatiegegevens voorhanden. Deze zijn gebaseerd op nesttellingen in mei, uitgevoerd door auteur en collega's, door vrijwilligers en door personeel van Delta Project Management (tabel 3). Inventarisatiegegevens van de brandganzen in de Jan Durkspolder zijn ontleend aan Kleefstra (2010).

Op basis van expert kennis over de verplaatsingen van brandgansfamilies zijn vervolgens opgroei gebieden en kolonies aan elkaar gekoppeld. Daarbij worden in het Noordelijk Deltagebied de volgende clusters gehanteerd:

#### Kolonie cluster

- 1: Slijkplaat, Scheelhoek, Beninger Slikken, Westplaat buitengronden
- 2: Ventjagersplaten
- 3: Hellegatsplaten, Banaan (50%)
- 4: Krammerse Slikken, Noordplaat, Banaan (50%)
- 5: Markiezaat

#### opgroei gebieden

- Korendijkse Slikken, Beninger Slikken, Scheelhoek, Westplaat buitengronden  
 Ventjagersplaten, Blanke Slikken Tiengemeten  
 Hellegatsplaten, Bommelse Gorzen  
 Krammerse Slikken  
 Markiezaat, Molenplaat, Prinsesseplaat



**Tabel 3.** Aantal broedparen per kolonie. Rode aantallen bij benadering.

Kolonie	2004	2005	2006	2007	2008
Slijkplaat, Haringvliet	714	935	1447	1112	1288
Westplaat buitengronden	0	100	140	200	283
Beninger Slikken	23	33	16	13	14
Scheelhoek eilanden	305	366	567	355	410
eilanden Ventjagersplaten	10	76	67	130	246
Hellegatsplaten	518	537	597	617	--
Krammerse Slikken		1			
Krib Hellegat / Banaan	260	375	309	242	251
Noordplaat, Volkerrakmeer	267	252	257	250	512
Markiezaat	399	500	658	555	600
Alde Feanen, Jan Durks Polder	43	76	83	105	100
Wormer- en Jisperveld	338	644	850	481	--

De kuikenoverleving is berekend als het totale aantal vliegvlugge jongen dat is geteld in de opgroei-gebieden behorende bij een cluster van kolonies gedeeld door het product van het aantal broedparen in de kolonieucluster, de gemiddelde legselgrootte en het uitkomstsucces. Gegevens over legselgrootte en uitkomstsucces zijn alleen voorhanden voor de Hellegatsplaten (2004: 5,22 en 0,586; 2005: 5,28 en 0,700; 2006: 5,13). Aangenomen is dat in dezelfde jaren de legselgrootte en het uitkomstsucces in alle kolonies gelijk was aan dat in de Hellegatsplaten. In andere jaren is het gemiddelde van de jaren 2004 t/m 2006 genomen.

Om dichtheidsafhankelijke reproductie te schatten is de kuikenoverleving gerelateerd aan het aantal broedparen in de kolonieucluster per hectare opgroei-gebied.

#### *habitat*

Het habitat dat momenteel door broedende brandganzen in Nederland wordt benut is gekarakteriseerd aan de hand van een enquête uitgevoerd onder terreinbeheerders en vrijwilligers door SOVON in 2005 (Feige et al. 2008).



## Resultaten

### Overleving Delta

De overleving voor vogels geringd in de delta is berekend op basis van waarnemingen van levende vogels en op meldingen van dode (meest geschoten) vogels. In het beste model is er geen effect van leeftijd, leeftijd bij ringen (groep) en sexe op de overleving (Phi) (tabel 4). De overleving is wel sterk afhankelijk van de tijd. De resighting rate (P) is eveneens tijdsafhankelijk en verschilt bovendien tussen de beide groepen. Na het uitgangsmodel zijn eerst de modellen voor de reporting rate (r) en de Fidelity parameter (F) vereenvoudigd. F kon worden gereduceerd tot één enkele parameter, de reporting rate (r) verschilt tussen groepen, sexe en tijd. Het beste model is duidelijk beter dan de andere modellen met een AIC weight van 0.801. In het één na beste model (AIC weight 0.198) verschilt de overleving net als in het beste model tussen jaren, maar bovendien is de overleving in het eerste levensjaar anders voor vogels geringd als juveniel dan voor vogels geringd als adult (tabel 4). Het effect van tijd (jaar) op de overleving is zéér significant, modellen zonder tijdseffect op Phi voldoen allen zeer slecht met een  $\Delta$  AIC van tenminste 79.42.

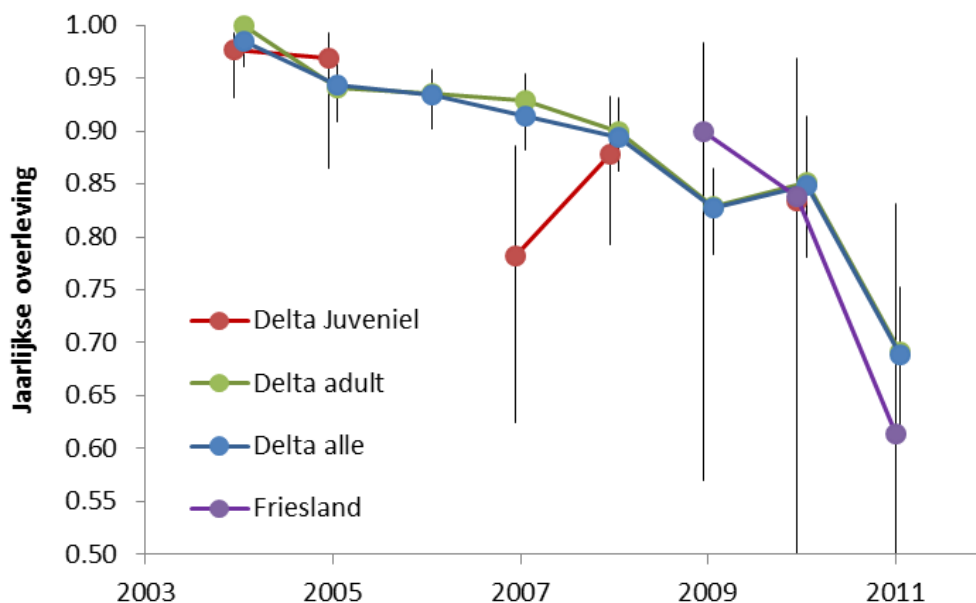
De overleving van brandganzen in het Deltagebied is aanvankelijk zeer hoog; ruim 98% in het eerste jaar. Daarna neemt de overleving gestaag af, tot onder de 80% in de periode 2011-12 (Figuur 1, tabel 5).

**Tabel 4.** Belangrijkste modellen uit de overlevingsanalyse van brandganzen. De modellen zijn gerangschikt op basis van hun Q-AICc (zie tekst), met het best passende model bovenaan in de tabel. Phi staat voor overleving, P voor resighting rate. t = tijd (jaar); g = groep (geringd als juveniel of adult); s = sexe; a = leeftijd (eerste jaar of ouder). Model 10 is het uitgangsmodel waarmee de analyses gestart zijn. Na het uitgangsmodel zijn eerst de modellen voor de reporting rate (r) en de Fidelity parameter (F) vereenvoudigd. Alle getoonde modellen hebben voor deze parameters de vorm:  $r(g*s*t), F(\cdot)$ , alle andere modellen voor r en F voldeden slechter en worden niet getoond. In het beste model vervalt de structuur met twee leeftijdsklassen en groepen. In modellen 2 en 3 is deze structuur wel aanwezig.

	Model	Q-AICc	$\Delta$ Q-AICc	AICcweight	Likelihood	N par	Deviance
<i>Delta</i>							
1	$\text{Phi}(t), P(g*t), r(g*s*t), F(\cdot)$	4397.412	0.000	0.801	1.000	46	711.197
2	$\text{Phi}(a2(a2:juv=ad)*t), P(g*t), r(g*s*t), F(\cdot)$	4400.204	2.792	0.198	0.248	52	701.664
3	$\text{Phi}(g*a2(a2:juv=ad)*s*t), P(g*t), r(g*s*t), F(\cdot)$	4415.491	18.079	0.000	0.000	64	692.183
4	$\text{Phi}(g*s*t), P(g*t)r(g*s*t), F(\cdot)$	4415.586	18.173	0.000	0.000	68	683.985
5	$\text{Phi}(g*a2(a2:juv=ad)*t(a2)), P(g*t)r(g*s*t), F(\cdot)$	4418.488	21.076	0.000	0.000	54	715.831
6	$\text{Phi}(t), P(t)r(g*s*t), F(\cdot)$	4424.745	27.332	0.000	0.000	40	750.813
8	$\text{Phi}(g*s*t), P(g*s*t)r(g*s*t), F(\cdot)$	4425.470	28.058	0.000	0.000	81	666.795
9	$\text{Phi}(g*a2*s*t), P(g*t)r(g*s*t), F(\cdot)$	4427.143	29.731	0.000	0.000	80	670.558
10	$\text{Phi}(g*s*t), P(g*s*t), r(g*s*t), F(g*s*t)$	4429.968	32.556	0.000	0.000	83	667.111
<i>Friesland</i>							
1	{Phi(t), P(.)}	129.8771	0.000	0.2853	1.000	4	121.322
2	{Phi(.), P(.)}	130,1789	0.302	0.2454	0.860	2	126.017
3	{Phi(t), P(t)}	130.3939	0.517	0.2203	0.772	7	119.549

### Overleving Friesland

De overleving voor vogels geringd in de Jan Durkspolder in Friesland is berekend op basis van waarnemingen van levende vogels, er zijn tot op heden geen meldingen van dode vogels. In het beste model is er geen verschil in overleving tussen vogels geringd als juveniel en vogels geringd als adult, en geen verschil tussen de sexen. De overleving is wel verschillend tussen de verschillende jaren (tabel 4). Hoewel maar drie jaren beschikbaar zijn lijkt de overleving in dezelfde orde van grootte te liggen als in het Deltagebied (figuur 1, tabel 5), met een afname van 90% naar onder de 70%.



*Figuur 1. Gemiddelde jaarlijkse overleving van in Nederland broedende brandganzen met 95% betrouwbaarheidsintervallen (vertikale lijnen). Hoewel de overleving in het Deltagebied ook voor vogels geringd als juveniel en adult apart wordt weergegeven, is dit verschil niet significant (tabel 4).*

*Tabel 5. Parameterschattingen van de betse modellen uit tabel 4 met standaardfout en 95% betrouwbaarheidsinterval voor brandganzen in het Deltagebied en in Friesland.*

Parameter	Schatting	Noordelijke Delta			Jan Durkspolder Friesland			
		SE	Lower	Upper	Schatting	SE	Lower	Upper
2004-05	0.985	0.007	0.961	0.994	--			
2005-06	0.944	0.012	0.916	0.963	--			
2006-07	0.934	0.013	0.902	0.956	--			
2007-08	0.914	0.014	0.882	0.938	--			
2008-09	0.894	0.014	0.864	0.918	--			
2009-10	0.827	0.018	0.790	0.859	0.900	0.088	0.570	0.984
2010-11	0.849	0.020	0.805	0.884	0.838	0.124	0.464	0.969
2011-12	0.689	0.034	0.618	0.752	0.614	0.137	0.339	0.832
Resighting rate	0.923				0.794	0.069	0.627	0.899
Reporting rate	0.174				--			

#### *Effect van afschot*

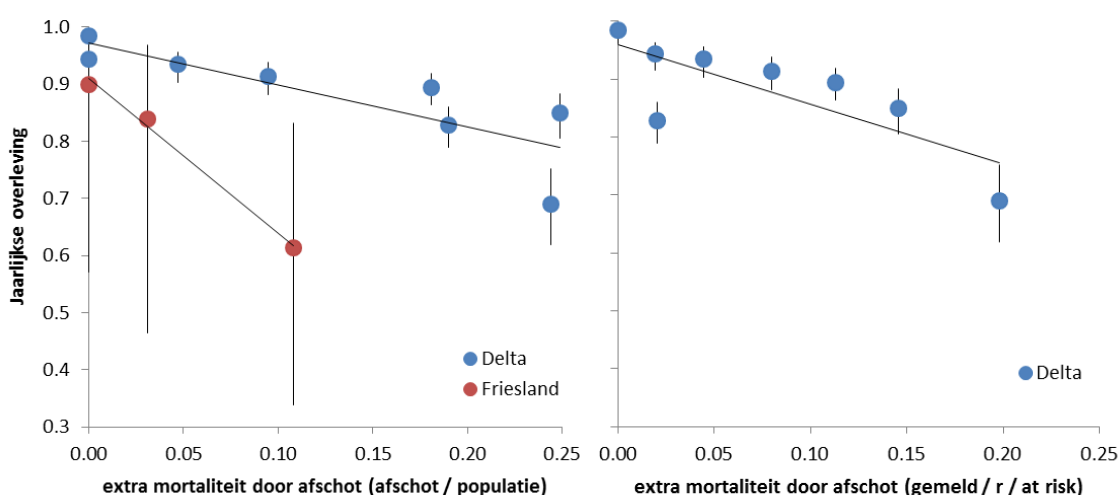
In het Noordelijk Deltagebied is de overleving gestaag gedaald sinds het eerste jaar van ringen. Ook in Friesland is de overleving tussen 2009 en 2012 afgenomen. Het ligt voor de hand dat dit te maken heeft met het toegenomen aantal brandganzen dat jaarlijks wordt geschoten in de zomermaanden als beheersmaatregel ter voorkoming van gewasschade. Deze zomerjacht op brandganzen is in de provincie Zuid-Holland toegestaan sinds 2006. Het afschot in de zomer is toegenomen van 679 gerapporteerde vogels in 2006 tot 5.852 gerapporteerde vogels in 2011 (gegevens FBE Zuid-Holland). Vóór 2006 was er geen afschot. In Friesland worden brandganzen in de zomermaanden geschoten sinds 2010. Het aantal geschoten gemelde geringde brandganzen is gestegen, maar is toch laag gelet op het grootte aantal geschoten vogels in Zuid-Holland (tabel 6). De afschotcijfers zijn moeilijk direct in verband te brengen met de overleving aangezien de volledigheid van de rapportage niet bekend is, de integrale ganzentellingen in Zuid-Holland onbetrouwbaar zijn, en deze telling midden in de afschotperiode plaatsvindt. Toch kunnen deze cijfers wel enig inzicht geven. Wanneer het gerapporteerde afschot gedeeld wordt door de populatieschatting (uit de integrale ganzentellingen) kan tenminste een index verkregen worden die de extra mortaliteit door jacht zou moeten benaderen. Het is ook mogelijk de mortaliteit door afschot te schatten aan de hand van het aantal geschoten gemelde brandganzen. Dat aantal, gedeeld door de reporting rate uit de overlevingsanalyse kan ook een index van de afschotmortaliteit geven. Ook hier is echter voorzichtigheid geboden omdat de reporting rate geen



onderscheid maakt tussen geschoten ganzen en ganzen met een andere doodsoorzaak. De gegevens in tabel 6 en figuur 2 moeten dus alleen als een indicatie gezien worden. Meer gegevens en betere berekeningen zijn nodig om verantwoorde uitspraken te kunnen doen over de hoogte van de extra mortaliteit ten gevolge van de beheersjacht. Wat in elk geval blijkt is dat zowel in Friesland als in de Delta de extra mortaliteit zoals zeer grof berekend uit de afschotcijfers en de meldingen in overeenstemming is met het waargenomen patroon in de overleving. Uit Figuur 2 blijkt een 'baseline' overleving van circa 95%. Voor de Delta neemt op basis van beide berekeningswijzen de extra mortaliteit toe van nul naar circa 20%, hetgeen in overeenstemming is met de verlaging van de jaarlijkse overleving van 95 naar circa 75%. In Frieland lijkt de afname in de overleving te groot gezien het gerapporteerde afschot, maar dat kan te maken hebben met de grote onzekerheid in de geschatte zomerpopulatie. De impact van het afschot op de overleving is in elk geval een factor van belang in het populatiemodel.

**Tabel 6.** Extra mortaliteit door afschot berekend aan de hand van afschotrapportages en populatieschattingen (links) en aan de hand van gemelde vogels en een gemiddelde reporting rate van 17,4% (rechts, zie tekst). Rode cijfers zijn schattingen en slechts een grove benadering.

jaar	afschot	populatieschatting	Afschot mortaliteit1	Aantal gemeld	Afschot mortaliteit2
<i>Delta</i>					
2004	0		0.000	0	0.000
2005	0	10 688	0.000	1	0.019
2006	679	14 424	0.047	3	0.045
2007	1 718	18 160	0.095	5	0.080
2008	2 531	14 000	0.181	8	0.113
2009	3 801	20 000	0.190	2	0.020
2010	5 255	21 111	0.249	12	0.146
2011	5 852	24 000	0.244	15	0.198
2012	--		--	20	0.383
<i>Friesland</i>					
2009	0	1 000	0.000	0	--
2010	31	1 000	0.031	0	--
2011	108	1 000	0.108	0	--



**Figuur 6.** Jaarlijkse overleving van in Nederland broedende brandganzen met 95% betrouwbaarheidsintervallen (vertikale lijnen) in relatie tot de extra mortaliteit door afschot, geschat aan de hand van afschotcijfers en populatieschattingen (links), en aan de hand van gemelde vogels (rechts).

### Dispersie

Dispersie is berekend aan de hand van de afstand tussen ringplaats en (waarschijnlijke) plaats van broeden zoals boven uitgelegd. De geboortedispersie van in Nederland broedende brandganzen is aanzienlijk, van de mannetjes waarvan gegevens over dispersie berekend konden worden vestigt 56% zich op meer dan tien kilometer van de ringplaats, en ruim 38% zelfs op meer dan 100 kilometer van de ringplaats. Ongeveer 30% van alle overlevende mannetjes vestigt zich waarschijnlijk ergens in de grote Russische populatie, hoewel maar een paar waarnemingen waar broeden in Rusland werd aangetoond beschikbaar zijn. De meeste vogels worden, logischerwijs, nooit ontdekt. Bij de vrouwtjes bedragen de percentages 17 en 30%. Broeddispersie is gering; 9% van zowel mannetjes als vrouwtjes vestigt zich in een volgend broedjaar op meer dan 10 kilometer van de ringplaats, 3% van de mannetjes en 4% van de vrouwtjes vestigt zich waarschijnlijk in Rusland. Deze verplaatsingen zijn vermoedelijk het gevolg van een partnerruil na echtscheiding of dood van de partner.

De grote mate van geboortedispersie is verassend; de Nederlandse broedpopulatie lijkt daarmee op te treden als een bronpopulatie van waaruit continu (her)kolonisatie in Rusland plaatsvindt. Ook in Duitsland duiken relatief vaak uit Nederland afkomstige vogels op als broedvogel (tabel 7). De dispersie over (zeer) kleine afstanden is waarschijnlijk een overschatting omdat voor veel vogels de locatie van ringen niet exact gelijk is aan de broedlocatie. Het is waarschijnlijk dat een groot deel van de dispersieafstanden beneden de 5 kilometer in werkelijkheid nul bedraagt.

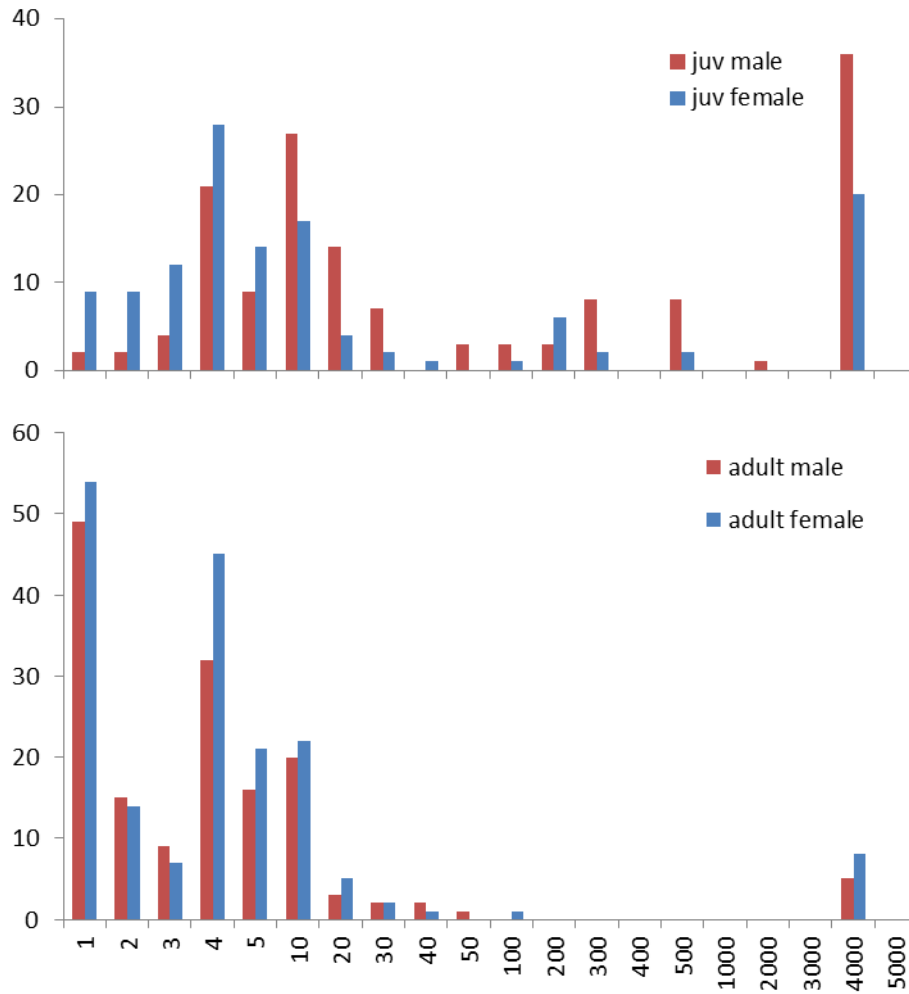
**Tabel 7.** Vestigingsland van in Nederland broedende (adult) en in Nederland geboren (juveniel) brandganzen (inclusief Jan Durkspolder).

land	N	%	adult		juveniel	
			man	vrouw	man	vrouw
Nederland	524	65.2%	151	174	97	102
Duitsland	9	1.1%	0	2	3	4
Duitsland?	4	0.5%	0	0	3	1
Zweden	1	0.1%	0	0	1	0
Rusland	2	0.2%	0	0	2	0
Rusland?	17	2.1%	0	0	13	4
weg	71	8.8%	5	9	36	21
Onbekend/dood	176	21.9%	19	28	59	70
<b>totaal</b>	<b>804</b>	<b>100.0%</b>	<b>175</b>	<b>213</b>	<b>214</b>	<b>202</b>

Vanuit de Jan Durkspolder is de dispersie wezenlijk anders dan vanuit het Deltagebied, hoewel gelet op de kleine streekproef hieruit geen algemene conclusies kunnen worden getrokken. De kolonie in de Jan Durkspolder is regelmatig verstoord door vossen, en momenteel zelfs geheel verdwenen (Kleefstra 2010; Kleefstra mond. Med.). Dit is vermoedelijk de oorzaak van de grote mate van geboorte- en broeddispersie (tabel 8).

**Tabel 8.** Dispersieafstanden van brandganzen gevangen in de Jan Durkspolder in 2009 (zie tekst). Een groot deel van de juveniele en adulte vogels vestigde zich na 2009 als (potentiële) broedvogel in Duitsland.

Dispersie Afstand (km)	juveniel		adult	
	man	vrouw	man	vrouw
<10	0	0	2	3
10 - 100	1	0	0	0
> 100	7	5	1	3
onbekend	3	3	3	2
<b>totaal</b>	<b>11</b>	<b>8</b>	<b>6</b>	<b>8</b>



**Figuur 7.** Geboortedispersie (boven) en broeddispersie (onder) van in Nederland geboren en broedende brandganzen. De dispersieafstand op de x-as wordt gegeven in klassen waarbij het cijfer de bovengrens van de klasse (in km) weergeeft. De klassen zijn dus achtereenvolgens 0-1, 1-2, 2-3, 3-4, 4-5, 5-10, 10-20 km etc.). Aan vogels waarvan alleen bekend is dat ze over grote afstand zijn vertrokken (zie tekst) is arbitrair een dispersieafstand van 3000 km toegekend.

### Reproductie

Het aantal geproduceerde vliegvlugge jongen is berekend aan de hand van tellingen van vliegvlugge jongen en adulten in opgroei- en ruigebieden zoals boven beschreven. Kolonies en opgroeigebieden zijn samengenomen tot clusters waarbinnen uitwisseling bestaat en waar het aantal geproduceerde jongen kan worden berekend. De resultaten van de berekeningen worden gepresenteerd in tabel 9. Voor een aantal populaties zijn ook berekeningen van het broedsucces gebaseerd op andere methoden voorhanden (tabel 10).

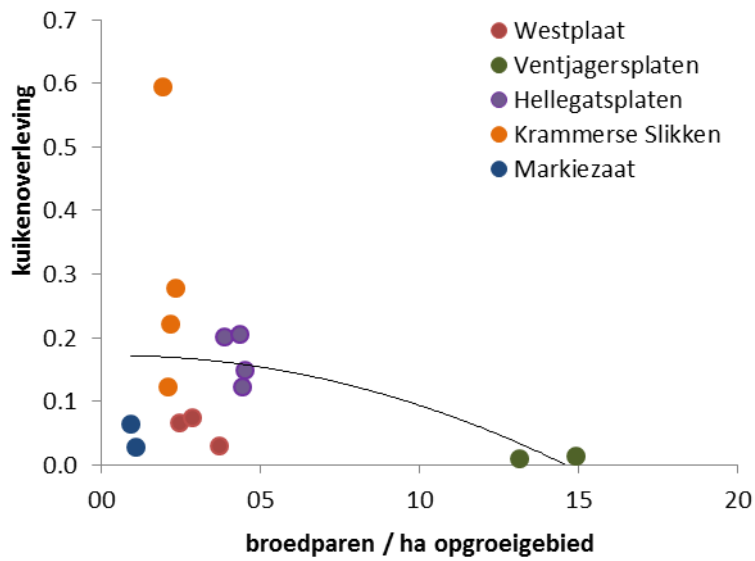
**Tabel 9.** *Kuikenoverleving en reproductief succes (vliegvlugge jongen per broedpaar) voor vijf koloniestructuren in het Deltagebied. Voor berekening zie tekst.*

Koloniecluster	Opgroeigebieden		Broed paren	Kuiken overleving	Broed succes	gras (ha)	gras < 50 mtr (ha)
1. Slijkplaat, Scheelhoek, Beninger Slikken, Westplaat Buitengronden	Korendijkse Slikken, Beninger Slikken, Scheelhoek, Westplaat Buitengronden	2005	1 434	0.065	1.12	581	146
		2006	2 170	0.031	0.79	581	146
		2007	1 680	0.074	0.60	581	146
2. Ventjagersplaten	Ventjagersplaten, Blanke Slikken Tiengemeten	2005	76	0.014	0.05	5.1	4.0
		2006	67	0.009	0.27	5.1	4.0
		2007	130	0.000	0.00	5.1	
3. Hellegatsplaten, Banaan (50%)	Hellegatsplaten, Bommelse Gorzen	2004	648	0.202	0.62	166	57.83
		2005	725	0.205	0.76	166	57.83
		2006	751	0.149	0.49	166	57.83
		2007	738	0.122	0.40	166	57.83
4. Krammerse Slikken, Noordplaat, Banaan (50%)	Krammerse Slikken	2004	397	0.124	0.38	188	29.59
		2005	441	0.278	1.03	188	29.59
		2006	411	0.221	0.73	188	29.59
		2007	371	0.595	1.96	188	29.59
5. Markiezaat	Markiezaat, Molenplaat, Prinsesseplaat	2006	658	0.027	0.14	599	110
		2007	555	0.064	0.31	599	110

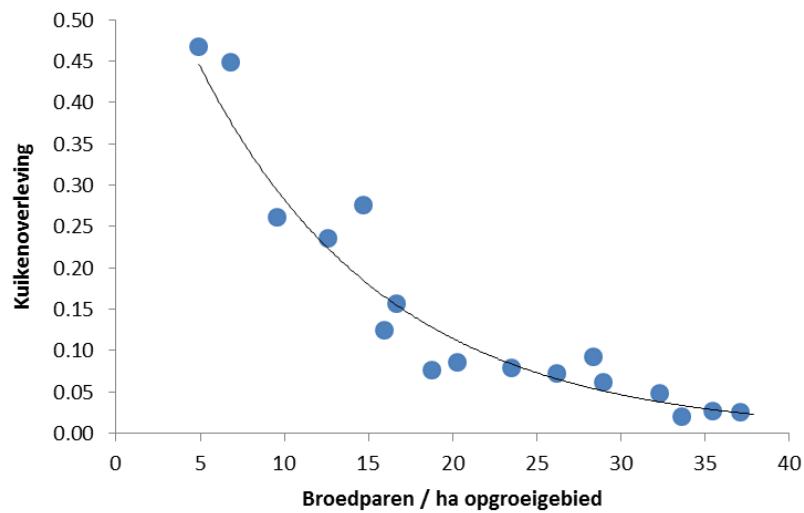
**Tabel 10.** *Reproductief succes voor drie gebieden berekend m.b.v. verschillende methoden.*

kolonie	methode	2004	2005	2006	2007	2008	2009
Hellegatsplaten	kleurringen, webtags	0.39	0.53	--	--	--	--
Jan Durkspolder	Tellingen	1.47	0.18				
Castricum	Tellingen	--	0.25	--	--	--	--

Het reproductief succes varieert aanzienlijk tussen kolonies, opgroeigebieden en jaren. Gemiddeld worden circa 0,6 jongen per paar grootgebracht hetgeen bij een overleving van rond de 80% voldoende is voor een licht groeiende populatie, maar de variatie is tussen nagenoeg nul en ruim 1,2 jongen per paar. In het Oostzeegebied is vastgesteld dat de variatie in broedsucces sterk afhankelijk is van het aantal broedparen in een kolonie, waarbij de kuikenoverleving snel afneemt met een toenemend aantal paren waarvan de jongen in hetzelfde opgroeigebied opgroeien en om voedsel concurreren (Larsson & Forslund 1994; Larsson & van der Jeugd 1998; figuur 9). In het Deltagebied is deze relatie moeilijk vast te stellen vanwege onzekerheid over het aantal broedparen per kolonie door ontbrekende tellingen, onzekerheid over de uitwisseling tussen kolonies en opgroeigebieden, en het feit dat de gegevens over een relatief korte tijdsperiode beschikbaar zijn waardoor de grote toename van het aantal broedparen in veel kolonies niet in de cijferreeksen tot uiting komt. In figuur 8 is de kuikenoverleving in verband gebracht met het aantal broedparen per hectare opgroeigebied (cijfers uit tabel 9), waaruit een zwak negatief verband blijkt.



**Figuur 8.** Kuikenoverleving (zie tekst) in relatie tot het aantal broedparen per hectare opgroeigebied (cijfers uit tabel 9).



**Figuur 9.** Kuikenoverleving in relatie tot het aantal broedparen per hectare in de oudste kolonie in het Oostzeegebied (naar Larsson & van der Jeugd 1998) en aangevuld met ongepubliceerde gegevens voor de periode 1997-2003). Ook in andere Oostzeekolonies wordt een dergelijk verband vastgesteld.



### Habitat

Brandganzen broeden over het algemeen op eilanden waar ze veilig zijn voor grondpredatoren zoals vossen. Er wordt echter ook op het vasteland gebroed, zowel in Nederland als in Rusland (van der Jeugd *et al.* 2003). In het Oostzeegebied zijn nooit succesvolle vastelandnesten vastgesteld, vermoedelijk als gevolg van de zeer hoge vossenstand (pers. obs H. van der Jeugd). Een enquête onder terreinbeheerders en vrijwilligers in 2005 wees uit dat het merendeel van 28 onderzochte broedlocaties op eilanden lag, maar dat alle 19 onderzochte opgroeigebieden op het vasteland lagen. Waar broedgebieden op het vasteland lagen was dit altijd in de nabijheid van breed (> 5 mtr) water, in grasland met of zonder ruigte. Op broedeilanden varieerde de vegetatie van vrijwel afwezig tot zeer dicht struikgewas en wilgenstruweel of –bos. Ook zijn nesten in het riet gevonden, en veelvuldig wordt genesteld in brandnetel. Op eilanden lijkt dus alle habitat benut te worden. Het ligt voor de hand dat eilanden het eerst als broedlocatie benut zullen worden waar voorhanden, maar aangezien al vrij snel in Nederland ook broedlocaties op het vasteland werden benut (bijvoorbeeld in het Wormer- en Jisperveld, aan de rand van de Reeuwijkse Plassen) kan niet worden uitgesloten dat gelijktijdig meer vastelandlocaties worden gekoloniseerd. Bestaande vastelandlocaties zijn wel altijd nabij open water en grenzen aan breed water (5 meter).

Opgroeigebieden bestaan uit grasland, soms met struiken. Vrijwel alle opgroeigebieden worden beheerd door grazen en/of maaien, en alle opgroeigebieden liggen binnen 100 meter van open water (tabel 11).

De dichtheid aan nesten kan lokaal zeer hoog zijn (tabel 12). Op kleine broedeilanden met enkele honderden nesten kunnen dichtheden van meer dan 1000 per hectare bereikt worden. Enkele tientallen nesten per hectare is normaal. In kolonies in het Oostzeegebied is de nestdichtheid maximaal circa 50 nesten per hectare.

**Tabel 11.** Habitatclassificatie van broed- en opgroeigebieden van brandganzen in Nederland.

habitat	broedhabitat			opgroeihabitat		
	N	%	locatie	N	%	locatie
ruigte en struiken	7	0.25	eiland	0	0.00	vaste land
grasland met struiken	5	0.18	eiland	2	0.11	vaste land
grasland met ruigte	2	0.07	eiland / vaste land	0	0.00	vaste land
grasland	8	0.29	eiland / vaste land	16	0.84	vaste land
kale grond, lokaal met vegetatie	6	0.21	eiland	1	0.05	vaste land
kale grond, lokaal met vegetatie	0	0.00	eiland	0	0.00	vaste land
	<b>28</b>	<b>1.00</b>		<b>19</b>	<b>1.00</b>	

18 van 19 opgroeigebieden worden beheerd door grazen, en/of maaien, alle opgroeigebieden liggen binnen 100 meter van open water.



**Tabel 12.** *Nestdichtheid op vier broedlocaties in Nederland.*

kolonie	jaar	hectare	nesten	nesten / ha	m <sup>2</sup> / nest	afstand	habitat
HGP-E1	2004	0.25	318	1 272.0	7.86	2.80	ruigte en struiken
HGP-E2	2004	0.20	26	130.0	76.92	8.77	grasland met struiken
HGP-E3	2004	1.00	122	122.0	81.97	9.05	grasland met ruigte
HGP-E1	2005	0.25	291	1 164.0	8.59	2.93	ruigte en struiken
HGP-E2	2005	0.20	26	130.0	76.92	8.77	grasland met struiken
HGP-E3	2005	1.00	150	150.0	66.67	8.16	grasland met ruigte
HGP-E1	2006	0.25	221	884.0	11.31	3.36	ruigte en struiken
HGP-E2	2006	0.20	29	145.0	68.97	8.30	grasland met struiken
HGP-E3	2006	1.00	221	221.0	45.25	6.73	grasland met ruigte
HGP-E1	2007	0.25	220	880.0	11.36	3.37	ruigte en struiken
HGP-E2	2007	0.20	39	195.0	51.28	7.16	grasland met struiken
HGP-E3	2007	1.00	200	200.0	50.00	7.07	grasland met ruigte
Slijkplaat	2004	36.00	714	19.8	504.20	22.45	kale grond, lokaal met vegetatie
Slijkplaat	2005	36.00	935	26.0	385.03	19.62	kale grond, lokaal met vegetatie
Slijkplaat	2006	36.00	1447	40.2	248.79	15.77	kale grond, lokaal met vegetatie
Slijkplaat	2007	36.00	1112	30.9	323.74	17.99	kale grond, lokaal met vegetatie
Slijkplaat	2008	36.00	1288	35.8	279.50	16.72	kale grond, lokaal met vegetatie

#### *Leeftijd van eerste broeden*

Brandganzen zijn fysiek in staat om te broeden vanaf hun tweede levensjaar. Broedsels van één jaar oude vogels zijn nooit vastgesteld. Wel zijn er waarnemingen van één jaar oude brandganzen met geadopteerde niet-vliegvlugge jongen in het Oostzeegebied (eigen. obs.). In Nederland zijn op dit moment geen betrouwbare gegevens over de leeftijd waarop voor het eerst wordt gebroed voorhanden. Dit kan alleen goed worden berekend wanneer een grote steekproef aan vogels met bekende leeftijd vanaf de geboorte intensief gevolgd kan worden. De gegevens uit Nederland zijn momenteel nog te schaars om een goede analyse te doen. In het Oostzeegebied is de leeftijd waarop voor het eerst werd gebroed geanalyseerd in relatie tot de dichtheid aan broedparen. Deze blijkt met name bij vrouwtjes te variëren. Bij lage dichtheden is de gemiddelde leeftijd circa 2,7 jaar, bij hoge dichtheden neemt deze toe tot circa 3,5 jaar. Daarbij gaan sommige vrouwtjes pas in hun vijfde levensjaar voor het eerst tot broeden over (tabel 13). Bij mannetjes is er vrijwel geen variatie, gemiddeld beginnen deze met broeden als ze 3,2 jaar oud zijn. Wel neemt de geboortedispersie toe naarmate kolonies groeien. Omdat de nestdichtheid in Nederland (veel) hoger kan zijn dan in het Oostzeegebied werd vastgesteld is het waarschijnlijk dat ook de leeftijd waarop vrouwtjes voor het eerst broeden in Nederland tot gemiddeld vier jaar zal toenemen bij dichtheden van meer dan 100 nesten per hectare.



**Tabel 13.** Leeftijd waarop voor het eerst gebroed werd in de grootste kolonie in het Oostzeegebied in relatie tot het aantal broedparen per hectare. Uit van der jeugd 1999.

jaar	broedparen	Bp / ha	leeftijd	
			vrouw	man
1984	325	4.92	2.76	3.09
1985	450	6.82	2.77	2.98
1986	630	9.55	2.57	3.00
1987	830	12.6	2.90	3.08
1988	970	14.7	3.12	3.03
1989	1 050	15.9	3.13	3.39
1990	1 100	16.7	2.96	3.15
1991	1 240	18.8	3.19	3.16
1992	1 340	20.3	3.41	3.67
1993	1 550	23.5	3.66	3.37



## Literatuur

- de Boer V, van der Jeugd HP (2007) Zomerganzen in het Deltagebied in 2007. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.
- Gadgil, M. (1971). Dispersal: Population consequences and evolution. *Ecology* 52, 253–261.
- Greenwood, P.J. (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28, 1140–1162.
- Lebreton JD, Burnham KP, Clobert J, Anderson DR 1992. Modelling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62, 67–118.
- Feige, N., H. P. van der Jeugd, A. J. van der Graaf, K. Larsson, A. Leito, A. & J. Stahl (2008): Newly established breeding sites of the Barnacle Goose *Branta leucopsis* in North-western Europe – an overview of breeding habitats and colony development. *Vogelwelt* 129: 244–252.
- Kleefstra R. (2010). Brandganzen in de Alde Feanen, een jonge populatie in beweging. *Twirre* 21: 5-10.
- Larsson, K. & Forslund, P. (1994). Population dynamics of the barnacle goose, *Branta leucopsis*, in the Baltic area: density-dependent effects on reproduction. *Journal of Animal Ecology*, 63, 954-962.
- Larsson, K. & van der Jeugd, H.P. (1998). Continuing growth of the Baltic barnacle goose population: number of individuals and reproductive success in different colonies. In: Research on Arctic Geese. Proceedings of the Svalbard Goose Symposium, Oslo, Norway, 23-26 September 1997 (Mehlum F, Black J, Madsen J, eds) *Nor Polarinst Skr* 200, 213-219.
- Larsson, K., van der Jeugd H.P., van der Veen, I.T. & Forslund, P. (1998). Body size declines despite positive directional selection on heritable size traits in a barnacle goose population, *Evolution*, 52 (4), 1169-1184.
- McPeck, M.A. and Holt, R.D. (1992). The evolution of dispersal in spatially and temporally varying environments. *American Naturalist* 140, 1010–1027.
- Meininger, P.L. en Van Swelm, N.D. (1994). Brandganzen *Branta leucopsis* als broedvogel in het Deltagebied. *Limosa* 67, 1-5.
- Ouweneel, G.L. (2001). Snelle groei van de broedpopulatie Brandganzen *Branta leucopsis* in het Deltagebied. *Limosa*, 74, 137-146.
- Pouw A.L., van der Jeugd H.P. & Eichhorn G. (2005). Broedbiologie van brandganzen op de Hellegatsplaten - Een verslag over individuele gedragingen en de consequenties daarvan voor de populatiedynamica. *Vogeltrekstation rapport 2005-01*. *Vogeltrekstation, Heteren*.
- Pusey, A.E. (1987). Sex-biased dispersal and inbreeding avoidance in birds and mammals. *Trends in Evolution and Ecology* 2, 295–299.
- van der Jeugd, H.P. (2001). Large barnacle goose males can overcome the social costs of natal dispersal. *Behavioral Ecology* 12, 275-282.
- van der Jeugd HP. (2008). Brandganzen *Branta leucopsis* op de Hellegatsplaten en Krammerse Slikken in 2006 en 2007. *Vogeltrekstation rapport 2008-03*. *Vogeltrekstation, Wageningen*.
- van der Jeugd, H.P. & Larsson, K. (1998). Pre-breeding survival of barnacle geese *Branta leucopsis* in relation to fledgling characteristics. *Journal of Animal Ecology*, 67, 953-966.
- van der Jeugd, H.P.; Gurtovaya, E.; Eichhorn, G.; Litvin, K.Y.; Mineev, O.Y. and Van Eerden, M. (2003). Breeding barnacle geese in Kolokolkova Bay, Russia: number of breeding pairs, reproductive success and morphology. *Polar Biology* 26, 700-706.
- van der Jeugd, H.P. & de Boer, V. (2006a). Zomerganzen in het Deltagebied in 2006. *Sovon-inventarisatierapport 2006/12*. *SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen*.



- van der Jeugd HP, Arisz J, Schouten M. (2006b). Broedbiologie van Brandganzen *Branta leucopsis* op de Hellegats-platen in 2005 en verspreiding buiten het broedseizoen. Vogeltrekstation rapport 2006-01. Vogeltrekstation, Wageningen.
- van der Jeugd HP, Eichhorn G, Litvin KE, Stahl J, Larsson K, van der Graaf AJ & Drent RH (2009). Keeping up with early springs: Rapid range expansion in an avian herbivore incurs a mismatch between reproductive timing and food supply. *Global Change Biology* 15: 1057–1071.
- White GC, Burnham KP (1999). Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46 (Suppl.), 120–139.