



A&W-rapport 1250

POPULATIEDYNAMICA VAN MUSKUSRATTEN

Huidige en alternatieve strategieën
van bestrijding in Nederland

in opdracht van



LANDELIJKE COÖRDINATIECOMMISSIE
MUSKUSRATTENBESTRIJDING (LCCM)

A&W-rapport 1250

POPULATIE DYNAMICA VAN MUSKUSRATTEN

Huidige en alternatieve strategieën van bestrijding in Nederland

D. Bos, J. van Belle, P.W. Goedhart, S. van Wieren &
R. Ydenberg



Projectnummer	Projectleider	Status
1346rat	D. Bos	Eindrapport
Autorisatie	Paraaf	Datum
W. Altenburg		19 juni 2009

BOS, D., J. VAN BELLE, P.W. GOEDHART, S. VAN WIEREN & R. YDENBERG. 2009.

Populatie dynamica van Muskusratten. Huidige en alternatieve strategieën van bestrijding in Nederland. A&W-rapport 1250. Altenburg & Wymenga - ecologisch onderzoek, Feanwâlden

OPDRACHTGEVER

Landelijke Coördinatiecommissie Muskusrattenbestrijding
Waterschap Rivierenland
Postbus 599
4000 AN Tiel
Telefoon. 0344 6494999

FOTO VOORPLAAT

In een fuik gevangen Muskusratten van verschillend formaat.
Foto Tonny Liewes

UITVOERDER

Altenburg & Wymenga ecologisch onderzoek bv
Postbus 32, 9269 ZR Feanwâlden
Telefoon (0511) 47 47 64, Fax (0511) 47 27 40
e-mail: info@altwym.nl
web: www.altwym.nl

ALTENBURG & WYMENGA ECOLOGISCH ONDERZOEK BV

Overname van gegevens uit dit rapport is toegestaan met bronvermelding.

DANKZEGGING

Wij bedanken N. Bosma (Wetterskip Fryslân en TCM), J.M. Drees (bureau Drees), H. Post (Waterschap Reest en Wieden), M. van Willegen (LCCM), J. Kuil, F. Kraaijeveld - Smit (Dierenbescherming) en H. van Zijst (Beleid in Context) voor hun inhoudelijke inbreng als begeleidingscommissie. F. Barends, D. van Eerde, H. Hofstede (LCCM), P. Thomas, M. van der Weeën (Vlaamse Milieu Maatschappij, BE), J. Stuyk (INBO, BE), H. Schrik (Prov. Groningen), M. Boyce, S. Boutin (Univ. Of Alberta, CA), B. Abercrombie (Animal Damage Control, CA) en E. Wymenga (A&W) worden bedankt voor hun bereidheid met ons te discussiëren over dit onderwerp.

© **ALTENBURG & WYMENGA ECOLOGISCH ONDERZOEK BV**

Overname van gegevens uit dit rapport is toegestaan met bronvermelding.

INHOUD

VOORWOORD	I
SAMENVATTING	III
1. INLEIDING	1
2. EVALUATION OF CURRENT POPULATION MANAGEMENT OF MUSKRAT <i>ONDATRA ZIBETHICUS</i> IN THE NETHERLANDS – STATISTICAL ANALYSIS	3
2.1. Introduction	3
2.2. Methods	5
2.3. Results	12
2.4. Discussion	26
2.5. Conclusions	30
3. EVALUATION OF ALTERNATIVE MANAGEMENT STRATEGIES OF MUSKRAT <i>ONDATRA ZIBETHICUS</i> POPULATION CONTROL	33
3.1. Introduction	33
3.2. Methods	34
3.3. Results	37
3.4. Discussion	46
3.5. Conclusions	51
4. SYNTHESE	53
4.1. Statistische analyse huidige vangsten	53
4.2. Samenhang	58
4.3. Conclusies	59
4.4. aanbevelingen	60
LITERATUUR	63
BIJLAGEN	
Bijlage 1. Proefopzet	
Bijlage 2. Modelbeschrijving en aannames	
bijlage 3. Illustratie benutting data uit het vangstregistratie systeem voor normering.	

VOORWOORD

De Landelijke Coördinatie Commissie Muskusrattenbestrijding (LCCM) is gestart met de uitvoering van een onderzoeksprogramma waarin zowel op theoretisch als op praktisch vlak kennis wordt verzameld over muskusrattenbestrijding.

Er is behoefte aan een modelmatige benadering van de Muskusrattenproblematiek, uitgevoerd in samenhang met de eventueel uit te voeren veldproeven. Het doel is uiteindelijk om met deze kennis de muskusrattenbestrijding doelmatiger uit te kunnen voeren. Dat wil zeggen: beter onderbouwd, effectiever in termen van tijd en geld en zo mogelijk met een vermindering van dierenleed. Ook zal deze kennis worden ingezet bij het beter onderbouwd inschatten van de benodigde bestrijdingscapaciteit voor een gegeven situatie (de 'normering'). Voor de uitvoering van het eerste deel van dit onderzoeksprogramma heeft de LCCM aan Altenburg & Wymenga, in samenwerking met Biometris en de Resource Ecology Group van Wageningen Universiteit en Research opdracht gegeven voor het uitvoeren van de theoretische en modelmatige werkzaamheden. In dit rapport doen we hier verslag van.

Leeswijzer

Er is bewust gekozen om te rapporteren in de vorm van concept- wetenschappelijke artikelen voor internationale tijdschriften. De kern van de studie is daarom in het Engels opgeschreven. Het onderwerp is dermate beladen, en de belangen bij een goede afweging zijn dermate groot, dat het van wezenlijk belang is om bij het werken aan de onderliggende studies te streven naar een hoge mate van betrouwbaarheid. Eén van de manieren om dat te doen is door volledig transparant te werken en externe controle van het werk mogelijk te maken. Omdat ook in het buitenland veel expertise aanwezig is, en omdat de resultaten mogelijk waardevol zijn voor gebruik elders, is er voor deze vorm gekozen.

Een korte Nederlandse samenvatting voor beleidsmakers is voorop geplaatst, direct na dit voorwoord. Dan volgt een inleiding met daarin de overkoepelende doelen van de studie. Vervolgens presenteren we de resultaten van de statistische analyse van vangsten in de afgelopen twintig jaar in Nederland. Dit is vormgegeven als een afzonderlijk en desgewenst zelfstandig leesbaar stuk. Ook het daaropvolgende deel over de simulatie analyses met betrekking tot alternatieve strategieën is zelfstandig leesbaar. Het heeft uiteraard een sterke samenhang met de Nederlandse context.

Een bespreking van de twee kerndelen is gegeven in de synthese. Die eindigt met conclusies en aanbevelingen, aansluitend bij de doelen geformuleerd in de inleiding. De bijlagen bevatten het overige materiaal dat ter zake doende is voor het beantwoorden aan de doelstelling.

Begeleidingscommissie

Het project is begeleid door een begeleidingscommissie, samengesteld door de LCCM, die twee keer in vergadering bijeen is geweest. Leden van de begeleidingscommissie waren N. Bosma (Wetterskip Fryslân en Technische Commissie Muskusrattenbestrijding), J.M. Drees (bureau Drees), H. Post (Waterschap Reest en Wieden), M. van Willegen (LCCM), J. Kuil en F. Kraaijeveld – Smit (Dierenbescherming) en H. van Zijst (Beleid in Context). De inhoud van dit rapport is door hen gezien en becommentarieerd. Verantwoordelijkheid voor de inhoud ervan berust echter volledig bij Altenburg & Wymenga en haar partners.

SAMENVATTING

Muskusrattenbestrijding

Sinds de Muskusrat Nederland heeft gekoloniseerd wordt ze bestreden. Nu, ruim 60 jaar na de eerste vestiging, zijn ongeveer 450 bestrijders jaarrond actief om de aantallen van deze soort onder controle te houden. De belangrijkste reden daarvoor is het voorkomen van schade aan kaden en oevers. Door de graverij in walkanten en kaden worden de Muskusratten als een risico voor de veiligheid gezien. Jaarlijks wordt ca. 35 miljoen euro uitgetrokken voor bestrijding. De muskusrattenbestrijding wordt uitgevoerd door Provincies en Waterschappen, onder coördinatie van de LCCM.

In dit rapport wordt verslag gedaan van theoretisch onderzoek aan de populatie dynamiek van Muskusratten. Het werk is uitgevoerd om inzicht te geven in de huidige effectiviteit van muskusrattenbestrijding en om te kunnen beoordelen of er effectievere manieren denkbaar zijn.

Studie aan de hand van modellen

De voornaamste stap in deze studie bestond uit het ontwikkelen van een voorspellingsmodel op basis van bestaande kennis in binnen- en buitenland. Hiermee kunnen voorspellingen worden gedaan van de ontwikkeling van de populatie van Muskusratten bij verschillende scenario's van bestrijding. Het is een model dat vooruit kijkt in de tijd, en duidelijk maakt welke kennis en gegevens nodig zijn om te komen tot een effectievere bestrijding. Met deze gegevens kunnen veldexperimenten worden opgezet. Daarnaast levert de studie met modellen inzicht en gegevens die nodig zijn voor een optimalere inzet van middelen voor muskusrattenbestrijding.

In aanvulling op het voorspellingsmodel zijn in een tweede stap de gegevens uit het Nederlandse vangstregistratiesysteem inzichtelijk gemaakt. De vangsten van Muskusratten worden nauwkeurig bijgehouden, waardoor het mogelijk is om een statistische analyse te maken van de vangstinspanning en bijbehorend resultaat. Daarbij is gekeken naar de inzet in uren en de vangsten per atlasblok per jaar over de periode 1987-2007. Het blijkt dat er een schat aan informatie in het vangstregistratiesysteem besloten ligt, die met deze studie voor een deel ontsloten is.

Resultaten en conclusies

De inzichten en gegevens uit het voorspellingsmodel en de statistische analyse van de bestaande vangstgegevens leiden tot een aantal belangrijke conclusies:

- Bestrijding leidt tot een kleinere populatie muskusratten in Nederland. Hoe intensiever de bestrijding, met andere woorden hoe hoger het procentuele aandeel van de populatie dat jaarlijks wordt weggevangen, hoe kleiner de populatie. Bij intensievere bestrijding worden uiteindelijk, in absolute zin, minder dieren gedood dan bij extensieve bestrijding;
- Niet bestrijden van Muskusratten is geen optie, als het doel is om de gemiddelde populatie te verminderen.
- Er zijn in Nederland goede mogelijkheden voor het optimaliseren van de inzet van middelen in de bestrijding;

- Op dit moment ontbreekt de kennis om een geïnformeerde politieke afweging te kunnen maken voor het gewenste bestrijdingsniveau (de norm in vangsten/uur), en de bijpassende strategie;
- Er is concreet informatie nodig over kosten en baten van bestrijding bij een verschillende intensiteit van bestrijding. Dit inzicht moet worden verdiept met biologische kennis over de bijbehorende populatie Muskusratten, om vervolgens preciezere uitspraken te kunnen doen over de toepassing van alternatieve strategieën in voorkomende situaties;
- De norm, of de bijbehorende doelpopulatie, hoeft niet overal in Nederland hetzelfde te zijn, mede omdat de mate van schade die per regio wordt getolereerd, kan verschillen;
- Om de juiste afweging te kunnen maken over het toepassen van een strategie van bestrijding in afgebakende gebieden, moet nader onderbouwd worden welke schade en risico's daarbij acceptabel zijn in de aangrenzende onbestreden gebiedsdelen;
- Voor seizoensbestrijding als strategie geldt vooral dat de kosten van het uitvoeren van een bepaalde intensiteit van bestrijding per seizoen inzichtelijk moeten worden gemaakt;
- De in deze studie nader ingevulde veldexperimenten kunnen in die kennisbehoefte voorzien.

Aanbevelingen

Naar aanleiding van de studie zijn de volgende aanbevelingen relevant:

- Om de beide modellen te valideren en optimaliseren, en om een geïnformeerde afweging te kunnen maken ten aanzien van gewenste populatie- of bestrijdingsniveaus, zijn veldexperimenten noodzakelijk;
- Deze veldexperimenten zouden zo moeten worden opgezet, dat systematisch wordt gevarieerd in de mate van bestrijding (intensief en extensief bestrijden); Ook in de bestaande situatie is er variatie in de mate van bestrijding, en het totaal aantal ingezette bestrijdingsuren wijzigt door deze proeven niet.
- Bij de veldexperimenten moeten kosten (van bestrijdingsinzet), baten (vermindering van schade), en de belangrijkste eigenschappen van de populatie Muskusratten gemeten worden; Met deze manier van experimenteren wordt ook inzicht verkregen in de toepasbaarheid van alternatieve strategieën;
- Voor de huidige praktijk geldt dat er een aantal overwegingen zijn op grond waarvan wordt aanbevolen om de intensiteit van bestrijding op te voeren, waar de huidige norm nog niet wordt gehaald. Dit tot het moment dat er meer veld informatie beschikbaar is om de inzet van middelen te optimaliseren, of het moment dat de norm op grond van een politieke afweging wordt bijgesteld.

1. INLEIDING

Muskusrattenbestrijding

Sinds de Muskusrat Nederland heeft gekoloniseerd wordt ze bestreden. De belangrijkste reden is het beperken van schade aan oevers en kades door de graafactiviteiten van het dier. Nu, ruim 60 jaar na de eerste vestiging, zijn ongeveer 450 speciaal opgeleide muskusrattenvangers jaarrond actief om de aantallen van deze soort onder controle te houden. Jaarlijks wordt momenteel 35 miljoen euro uitgetrokken voor bestrijding. De muskusrattenbestrijding wordt uitgevoerd door Waterschappen en Provincies, onder coördinatie van de Landelijke Coördinatie Commissie Muskusrattenbestrijding (LCCM).

Waar in dit document over bestrijding wordt gesproken wordt muskusrattenbestrijding bedoeld. Muskusrattenbestrijding wordt geacht een middel te zijn om schade te voorkomen en risico's te verminderen. Er zijn ook andere middelen denkbaar om schade te voorkomen, maar die zijn geen onderdeel van de onderhavige studie. Om verschillende redenen is het wenselijk om de muskusrattenbestrijding zo effectief mogelijk uit te voeren. Er staan grote economische belangen op het spel, de bestrijding zelf is kostbaar en de werkomstandigheden van vangers zijn in het geding. Daarnaast heeft de bestrijding effect op overige natuurwaarden. Vooral het ethische aspect van het op grote schaal doden van de dieren dwingt tot een goede onderbouwing van de noodzaak.

Om de doelmatigheid van de bestrijding te onderbouwen en zo mogelijk te verhogen, heeft de LCCM in de afgelopen jaren verschillende studies uit laten voeren. Hieruit is gebleken dat er behalve de huidige vlakdekkende en jaarrond-bestrijding alternatieve vormen van bestrijding denkbaar zijn. Vooral 'objectbestrijding' en 'seizoensbestrijding' worden in de studies ter overweging aanbevolen (van Vliet & Lengkeek 2007). De LCCM bereidt veldproeven voor om te toetsen in hoeverre die voorgestelde alternatieven in de praktijk ook geschikt zijn. De onderhavige studie is een onderdeel van die voorbereiding. Ook het niet-bestrijden van Muskusratten is een mogelijkheid waar publiekelijk veel aandacht voor is, en waar met het voorliggende theoretische werk nadere uitspraken over kunnen worden gedaan (Bos & Tuentler 2007).

In dit rapport wordt verslag gedaan van een theoretisch studie met als doel 1) de noodzaak voor, naar verwachting kostbare, veldproeven nader te onderzoeken en 2) de aard en opzet van veldproeven verder richting te geven. De studie bestaat uit twee delen: een statistische analyse van de vangstgegevens van 1987 tot 2007, en een simulatiestudie waarin alternatieve strategieën worden vergeleken met de huidige, vlakdekkende en jaarrond-bestrijding.

Doelen

Het achterliggende doel van de studie, en het onderzoeksprogramma van de LCCM, is om te beoordelen of er effectievere manieren zijn om de muskusrattenbestrijding te organiseren, ten opzichte van de huidige vlakdekkende jaarrond bestrijding. Het concrete doel van de theoretische studie is om:

- 1) een verwachting te geven van de ontwikkeling in Muskusrattenpopulaties onder verschillende scenario's van bestrijding en een daaraan gekoppelde betrouwbaarheid van de verwachtingen. Dit in de vorm van één of meerdere modellen die kwantitatief van aard zijn. Het model moet met nationaal en internationaal beschikbare kennis zo goed mogelijk

worden gekalibreerd en gevalideerd. Daarbij moet een zo kwantitatief mogelijke inschatting worden gegeven van de gevoeligheid voor afwijkingen in de gebruikte parameters. De belangrijkste aannames en de robuustheid van het model moeten worden besproken.

2) een beoordeling te geven van de effectiviteit van de huidige wijze van bestrijden, in verhouding tot alternatieve bestrijdingsstrategieën. Dit moet worden beoordeeld in termen van aantallen vangsten van Muskusratten, verwachte populatieomvang van Muskusratten en vangstinspanning. Op grond hiervan moet een globale inschatting volgen van het verschil tussen de strategieën in termen van bijvangst en dierenleed.

3) nader te onderbouwen of, en zo ja welk, veldonderzoek in de Nederlandse situatie wenselijk is.

4) het veldonderzoek, zoals voorgesteld in Van Vliet & Lengkeek (2007), op onderdelen aan te scherpen, zoals de schaal en de uit te voeren metingen, en objectieve criteria te geven voor het eventuele voortijdig afbreken van een dergelijke proef op basis van verwachte aantallen en vangsten en daadwerkelijke ontwikkelingen.

5) het mogelijk te maken de kosten van dergelijke proeven preciezer te schatten, door een betere inschatting te maken van aantallen te verwachten vangsten onder verschillende experimentele omstandigheden.

De theoretische exercitie moet verder leiden tot:

6) Het beter benutten van de beschikbare vangstgegevens in het vangstenregistratie systeem. De beschikbare vangstgegevens bestaan uit de aantallen vangsten (v) en de vangstinspanning in termen van aantallen uren besteed in het veld per kilometer watergang (uren/km). Deze gegevens dienen -indien mogelijk- te worden benut voor:

- a) het relaties leggen tussen vangstinspanning (uren/km), populatie niveau en gerealiseerde vangsten (v , v/km of v/uur).
- b) het beantwoorden van de vraag of op grond van deze gegevens al goed kan worden onderbouwd dat bestrijding een meetbaar effect heeft op aantallen.
- c) het scheppen van een systeem van normering. Dat wil zeggen, een hulpmiddel om in te schatten hoeveel bestrijdingscapaciteit ingezet moet worden in een gegeven situatie om de aanwezige populatie te laten afnemen.
- d) de validatie van het hierboven onder (1) besproken simulatiemodel.

Aanpak

Om deze doelen te bereiken hebben we een tweetal analyses uitgevoerd. Het eerste betreft een statistische analyse van de Muskusratenvangsten in de afgelopen twintig jaar in Nederland. In het tweede geval gaat het om een simulatie analyse met een voorspellingsmodel. Zoals in de leeswijzer reeds is aangegeven volgen nu eerst de resultaten van de statistische analyse (hoofdstuk 2). Dit is vormgegeven als een afzonderlijk en desgewenst zelfstandig leesbaar stuk. In het daaropvolgende deel (hoofdstuk 3) is gerapporteerd over de simulaties met betrekking tot alternatieve strategieën. Een bespreking van de twee stukken is gegeven in de synthese (hoofdstuk 4).

2. EVALUATION OF CURRENT POPULATION MANAGEMENT OF MUSKRAT *ONDATRA ZIBETHICUS* IN THE NETHERLANDS – STATISTICAL ANALYSIS

2.1. INTRODUCTION

The Muskrat *Ondatra zibethicus*, in earlier days a valuable fur species in North- America, was introduced to Western Europe in the early 20th century. It is nowadays considered a pest species in the Netherlands. Its habit to dig burrows in banks and dikes poses a safety threat to the lower part of the Netherlands. Muskrat population control is regionally organized by water management boards and provinces, which enlist specialized muskrat trappers (Barends 2002). On a national level, muskrat population control activities are coordinated by the Dutch Muskrat Control Committee (LCCM). An evaluation of the past management results and insight in the status of current muskrat populations in the Netherlands is necessary when discussing alternative strategies of control (see part two of this report, *Evaluation of alternative management strategies of muskrat Ondatra zibethicus population control*), or the need of any control at all. This paper aims to provide such an evaluation.

Current muskrat management in the Netherlands

Musk rats dig burrows in banks and dikes and thus effectively undermine these dikes. The longevity of dikes declines when more burrows are present (BCM 2006) and numbers of burrows are assumed to be related to population levels. The burrowing activities primarily increase flooding risks. Additionally, accidents with passing vehicles or cattle occur when the top of a dike or a bank is depressed due to muskrat burrows. Finally, there is economic damage to be expected for agriculture, fisheries, and the maintenance of waterways and water infrastructure (Gaaff *et al.* 2007). Due to these safety risks and economical damage, significant resources are spent to minimise muskrat populations in the Netherlands. In 2008, a total of 450 specialized muskrat trappers was enlisted. Including organisation overhead and capital costs, the financial costs of this program are $35 \times 10^6 \text{ euro.yr}^{-1}$. Muskrat management is coordinated on a national level, but funding and allocation of efforts are done in separate units at provincial level.

Musk rats are caught on a year-round basis, all over the country. All trapping means are mechanical, no poison is used (Plug 1988). Musk rats are caught with drowning cages and 110” conibear traps. Drowning cages can often be placed in culverts connecting different waterways and are then called fykes. The use of different means varies between seasons, management units and years. Generally, drowning cages and fykes are effective at high population densities, and during migration periods in fall and spring. In this study we will not discuss the details of these trapping means, and their respective use under different circumstances, yet these differences may explain part of the variation in harvest efficiencies among sites. Muskrat catch (hereafter referred to as harvest) efforts and results are recorded on a 4-weekly basis for geographical units of 5x5 km (called *cells* in the rest of this paper), which cover the entire country with a regular grid.

The management uses these data and their recent history to manage harvest efforts. In this study, we attempt to backcast¹ population trajectories and to assess the effectiveness of the current muskrat population control program. To obtain these population backcasts, we will fit basic statistical models of population growth and catch efficiency to local data on harvest efforts and results.

Muskrat biology

The muskrat is an aquatic animal that feeds mostly on aquatic vegetation, but shows great plasticity in its diet. It is native to North America and considered an exotic species in Europe. Basic reviews of its natural history and ecology are given by (Perry, Jr. 1982; Boutin & Birkenholz 1987; Heidecke & Seide 1990). The quality of habitat is likely to be defined by factors such as water depth, length of shoreline, vegetation community, land use and soil type. Its reproductive potential is impressive. A pair of muskrats produces on average three litters of approximately six young (Moens 1978). Mortality is high, especially in fall and winter. Muskrat populations are sensitive to extreme winter coldness and extreme variations in water levels (droughts and floods (Errington 1954; Errington 1963)), situations that hardly occur in the Netherlands. Other factors influencing year-to year variation in population levels include diseases, predation, and food abundance. Although muskrats are generally site-faithful, a varying proportion of young muskrats disperses from its natal site to settle at distances of several hundreds of meters or even multiple kilometres (Aldous 1947; Mallach 1971; Caley 1987; Adelberg 2008). Natality, mortality and dispersal are all affected by population density and show strong seasonal variation. (Errington 1954; Simpson & Boutin 1989; Clark & Kroeker 1993). However, these mechanisms are not necessarily straightforward: in some years, muskrats appear to tolerate much higher densities than in other years (Errington 1963).

Population dynamic theory and predator-prey relationships

The development of population models is helpful in guiding the management of wild animal populations. In fisheries, the standing stock is backcasted from information on harvest, effort and age-structure of fish caught. This type of analysis is called Virtual Population Analysis (VPA (Lassen & Medley 2000)). Based on estimated demographic parameters and management objectives, applied population dynamic models support decisions about harvest quota's. Also in conservation (Dunning *et al.* 1995; Akcakaya *et al.* 1999) and in pest management (Stenseth *et al.* 2001) models help to guide management. Models of harvesting and predation generally assume that populations are limited by mechanisms of density dependence acting on mortality, natality or dispersal (Fowler 1987). Density dependence is the mechanism behind so-called compensatory mortality and natality (Boyce *et al.* 1999), which is often cited to be the basis for sustainable harvest of wildlife populations (Kokko 2001). Under a sustainable harvest regime, only a 'surplus' of animals is removed, without pushing the breeding stock under a sustainable level. Density dependence is often related to environmental seasonality, which is carefully reviewed in Boyce *et al.* (1999).

For the purpose of this paper it is important to note that many different population models exist. Simple models are usually based on logistic (Smith *et al.* 2006) or, even simpler, exponential population growth rates (Matis *et al.* 1996; Matis & Kiffe 1999). More complex models may or may not explicitly include space, seasonality, predation, individual behaviour etc. The general prediction of population models is that harvesting reduces the average population size present over the season (Boyce *et al.* 1999). In this study we will fit logistic and exponential growth models to muskrat harvest data (see methods). Our hypothesis is that local muskrat population size can be reconstructed from yearly data on the numbers of

¹ Backcasting = prediction in the past

harvested muskrats and catch effort. If so, we aim to use that technique to estimate current population sizes and to judge whether local population levels in the Netherlands are regulated by harvesting under the current harvest rates.

2.2. METHODS

Dataset

The harvest results of the Dutch muskrat control program are stored on a geographical basis with 2202 “atlas blocks”, cells of 5x5 km, as a basic unit since 1987. The stored information contains harvest results, as numbers of muskrats caught and harvest effort, as numbers of hours spent trapping in the field. Harvest effort includes travelling time within the catch area, but does not include holidays, organization overhead and the production of materials. Harvest data are stored on a four-weekly basis, but this study is based on yearly totals for the years 1987–2007.

For each of the cells, we acquired basic abiotic information: prevailing soil type (source: Alterra soil type map, 2006) and total shore length (source: the muskrat harvest registration database from the LCCM) in m. We classified soils into four classes based on lutum content and the amount of organic material: Clay (lutum > 25%), Sandy clay (lutum 8–25%), Sand (lutum < 8 %), and Peat (organic material > 35%). Of the 2202 cells, 120 cells were selected in a stratified random way, so that for each of the soil types 30 randomly selected cells were available. Five cells contained too many zero values to allow for proper statistical analysis and in five cells migration was suspected to have affected the population. After discussion with the regional coordinators of the control program, another 10 blocks were eliminated because of known anomalies², leaving 100 cells for analysis, see figure 1.

In brief, the model analyses were performed on 21 consecutive yearly totals harvest of harvest results and harvest effort, for 100 cells.

Models

We formulated five sets of models that explain harvest results as a function of harvest effort and population levels. These sets are the different combinations of two basic models for net population growth rate as a function of population level (exponential and logistic growth), two basic models of harvest rate as a function of population level and harvest effort (search efficiency linear or decelerating with population level), and a null model. In our population growth models, natality, death rate and migration rates are not explicitly stated, but are contained in a *net annual population growth rate* α . Only population loss due to harvesting is explicitly stated.

Exponential growth

exponential growth is modelled as

$$P_t = P_{t-1} + \alpha P_{t-1} - C_t$$

where

P_t	backcasted population level in December of year t
P_{t-1}	backcasted population level in December of the previous year

² Immigration deemed relevant and presumed much bigger than emigration (n= 5), indications that data-entry was incorrect (n=5). And too many zero catches for statistical analysis (n=5),

C_t	total harvest in year t
α	net annual population growth rate

Density dependence

For density dependence, we selected the logistic growth model, in which net growth rate decelerates with population size, so that

$$P_t = P_{t-1} + \alpha P_{t-1} (1 - \gamma P_{t-1}) - C_t$$

where

$$\gamma = \text{inverse carrying capacity, } 1 \cdot K^{-1}$$

If P_{t-1} approaches to γ , growth rate approaches to zero. If γ is set to zero, the model becomes equivalent to the exponential growth model.

Linear harvest rate

For modelling annual harvest, we assumed search efficiency to be linear or decelerating with population size. With the linear harvest rate model, harvest is proportional to population size and harvest effort:

$$C_t = \beta E_t P_{t-1}$$

where

$$\begin{aligned} \beta &= \text{search efficiency, as the hourly harvested proportion of the population } P_{t-1} \\ E_t &= \text{harvest effort in year t, in hours} \end{aligned}$$

Decelerating harvest rate

For the decelerating harvest rate model, we chose to model harvest rate according to the Holling II functional response. Translated to muskrat populations, this model assumes that, with increasing population size, the importance of handling time per muskrat, rather than the search efficiency, becomes limiting for the harvest rate. This model is formulated as

$$C_t = \beta E_t P_{t-1} / (1 + \delta \beta P_{t-1})$$

where

$$\begin{aligned} \beta &= \text{search efficiency} \\ \delta &= \text{handling time, in muskrats} \cdot \text{hours}^{-1} \end{aligned}$$

Null model

Additionally, we stated a null-model, in which harvest effort has no effect on harvest results, to be meant as a benchmark to the other models and equivalent to the basic model by Matis (1996):

$$C_t = \beta P_{t-1}$$

Assumptions

The models have the following implicit assumptions:

1. Migration is not relevant. This is in contrast with (Matis *et al.* 1996), where migration is explicitly modelled.

2. Parameter values are constant over time: for example climatic variation, which may affect net growth rates, and changes in search efficiency due to changes in personnel or landuse cannot be accounted for.
3. Search efficiency is constant with population size or harvest effort.
4. Harvest efficiency is constant in space.

Furthermore, the omission of seasonal variation also results in a few assumptions:

5. Harvest efficiency is constant within the year: time spent in winter should then be as efficient for population reduction as time spent in spring.
6. Newborn litter have the same chance of being harvested as adults.

Many of the assumptions are to some extent violated, as will be discussed in the end of this paper.

Formalized models

For each of the 100 selected cells, parameter values were found using a Simplex optimization procedure. Apart from the model parameters α , β , γ and δ , also the start population π , at $t_0=1986$, had to be found. Table 1 presents all variables and parameters in the models. Below that, each of the models is discussed in detail.

Table 1
Variables and parameters in the formalized models

Pt	Backcasted final population at year t	unit
Cbt	Backcasted harvest in year t	muskrats
Cat	Actual harvest in year t	muskrats
Et	Actual effort in year t	hours
π	Population at $t=0$, December 1986	muskrats
α	Net growth rate	Proportion
β	Search efficiency	Proportion or hour ⁻¹
γ	Inverse carrying capacity	muskrats ⁻¹
δ	Handling time	Hour

Model 0: exponential growth, no effect of effort

As a benchmark, we formulated a null model with no effect of harvest effort on harvest results: this null model assumes exponential growth, and harvest results proportional to only to population size, not to invested effort. This model includes

$$\begin{array}{ll}
 P_0 & = \pi & \text{Start population, population at } t=0 \\
 Cb_t & = \beta P_{t-1} & \text{Backcasted harvest, proportional to} \\
 & & \text{population level only, not to invested effort} \\
 P_t & = P_{t-1} + \alpha P_{t-1} - Cb_t & \text{Exponential growth minus backcasted} \\
 & & \text{harvest}
 \end{array}$$

However, reformulating the null-model as

$$P_t = (1 + \alpha - \beta)^t \pi$$

$$C_t = \beta (1 + \alpha - \beta)^{t-1} \pi$$

shows that the parameters π , α and β are complementary and can therefore not be estimated: for example, the following parameter sets are equivalent: ($\pi=1$, $\alpha=2$, $\beta=1$) en ($\pi=2$, $\alpha=1.5$, $\beta=0.5$). Therefore, this model was not further optimised.

In this model, π represents population size at $t=0$, which is 1986, and β represents search rate, irrespective of effort.

Model 1: Exponential growth, harvest proportional to effort and population size

In the basic model, population growth is proportional to population size and harvest rates are proportional to harvest effort and population size:

P_0	$= \pi$	Start population, population at $t=0$
Cb_t	$= \beta E_t P_{t-1}$	Backcasted harvest proportional to population level and invested effort
P_t	$= P_{t-1} + \alpha P_{t-1} - Cb_t$	Exponential growth minus backcasted harvest

Where

E_t	$=$ actual harvest effort in year t	(hours)
α	$=$ net population growth rate	(proportional to population level)
β	$=$ search efficiency	(hours ⁻¹)

Optimisation of this model is sensitive to the variation in harvest effort E_t . If little variation in E_t is present, the model approaches the null model, with no effect of effort. This also implicates that variables π , α and β then become complementary and cannot be estimated. Therefore, sufficient variation in harvest effort is required to estimate valuable parameter values.

Model 2: Density dependence an harvest proportional to effort and population size

This model combines density dependence with harvest proportional to effort and population size. For density dependent growth, we chose the logistic growth model:

P_0	$= \pi$	Start population, population at $t=0$
P_t	$= P_{t-1} + \alpha P_{t-1} (1 - \gamma P_{t-1}) - Cb_t$	Logistic growth minus backcasted harvest
Cb_t	$= \beta E_t P_{t-1}$	Backcasted harvest proportional to population level and invested effort

Where

γ	$=$ (carrying capacity) ⁻¹	(muskrats ⁻¹)
α	$=$ net population growth rate	(proportion)
β	$=$ search efficiency	(hours ⁻¹)

Selecting γ as inverse of the carrying capacity allows to present the model as an extension of Model 1: if $\gamma=0$, then Model 2 is equivalent to model 1.

Model 3: Exponential growth, harvest rate decelerating with population level

This model combines exponential growth with a harvest rate that decelerates with population size. With very high population levels, the harvest function approaches $E_t / [1/\beta + \delta]$: harvest results are proportional to harvest effort E_t and β and δ become complimentary.

P_0	= π	Start population, population at $t=0$
P_t	= $P_{t-1} + \alpha P_{t-1} - Cb_t$	Exponential growth minus backcasted harvest
Cb_t	= $\beta E_t P_{t-1} / (1 + \delta \beta P_{t-1})$	Backcasted harvest related to search efficiency and handling time

Where

γ	= carrying capacity ⁻¹	(muskrats ⁻¹)
α	= net population growth rate	(proportion)
β	= search efficiency	(hours ⁻¹)
δ	= handling time	(hours)

Data fitting: log-linear models with overdispersion

Parameters π , α , β , γ and δ are estimated for each model, for each cell, by minimising the deviances between actual harvest results Ca_t and backcasted harvests Cb_t . In such data, variance is generally assumed to be proportional to the expected value. Therefore, we minimised the deviance using a log-linear model with overdispersion to fit expected to actual data, in which

$$\begin{aligned} \text{Expected } (Ca_t) &= Cb_t \\ \text{Variance } (Ca_t) &= \sigma^2 Cb_t \end{aligned}$$

In such a model, higher deviances are allowed for larger values. We checked the assumption that variance increases proportionally with size of the harvest, and found no reason to make other model-assumptions. Parameters π , α , β , γ and δ are estimated using the quasi likelihoods (McCullagh and Nelder 1989).

We required each parameter to be positive. Then the models were fit for each of the 100 cells using the Simplex algorithm (Nelder and Mead, 1965) implemented in subroutine DUMPOL of the IMSL Fortran library coupled to GenStat. The Simplex algorithm may be sensitive to starting value and therefore the algorithm was started using a grid of values for α en β . In many cases this gave the same solution. The solution with minimal deviance was stored.

Model selection

Models were selected based on robustness, significance and biological relevance. Prior to the selection of the most appropriate models, relevant parameter sets were selected according to

the following restrictions: firstly, only parameter sets were selected where the Simplex optimization routine reached convergence.

Secondly, we used a set of post-hoc restrictions for biological relevance on the parameter sets. Maximum estimated population levels and local carrying capacities were based on the highest densities observed in literature, 86 muskrats per hectare (Errington 1954) in an area much smaller than the 5x5 km cells. This translates to 215.000 muskrats per 5x5 km cell. Using a 100% safety-margin, we restricted the maximum estimated carrying capacity to 430.000 muskrats per cell. Since actual populations can temporarily exceed the carrying capacity, therefore the maximum population size was set at 860.000 muskrats per cell. Maximum relative net growth rate was set at 10, above the single maximum growth rate of 900%, described by Errington (1954). Note that this value by Errington was observed within a single, exceptional year, between spring and fall, not incorporating fall and winter mortality. The value can safely be assumed to be above a realistic biological maximum for net annual growth rate, which is what α in our models refers to. Besides, our α refers to an average over 22 years of data, rather than a single exceptional year. Finally, all parameters were required to be positive. See table 2 for an overview of restrictions on the parameters.

Table 2
Post-hoc parameter restrictions

Parameter	Symbol	restriction
Growth rate	α	$0.01 < \alpha < 10$
Carrying capacity	K	$0 < K < 430\ 000$
Search efficiency	β	> 0
Handling time	δ	> 0
Start Population	π	$0 < \pi < 860\ 000$
Backcasted population	Pt	$< 860\ 000$

The “nested” structure of the models -models 2, 3 and 4 are all extensions of the basic model 1, and for each model a parameter combination exists that makes the models similar to model 1. This allows assessment of significant improvements with the quasi likelihood ratio test.

Post-hoc analysis of abiotic influences

We hypothesized that soil type and shore length may influence population growth rate, population level and carrying capacity, search efficiency and handling time in different ways:

- Net growth rates are expected to be affected by soil types due to differences in primary production.
- Population levels and carrying capacity are expected to have a positive relationship with available habitat, and therefore with shore length.
- Search efficiency is expected to be related to soil type, due to different accessibility of associated habitats, and to shore length, due to a shift in time allocation between travelling and muskrat catching.

We performed a post-hoc analysis on the biologically relevant parameter sets for the selected models to test these hypotheses.

Population backcasts

The models yield yearly population backcasts for the analyzed cells. For each cell, specific confidence intervals for the population backcasts were calculated from the log-transformed marginal error on the estimated start-population, together with the covariance between start

population and the other estimated parameters, net growth rate, search efficiency and- if applicable – (inverse) carrying capacity and handling time.

Interpretation of management targets

In the Netherlands, the effectiveness of muskrat harvesting for each harvest area is measured by the relation between yearly harvest results and harvest efforts. Similarly to our models, the underlying assumption is that harvest efficiency is positively related with population size. Therefore, if, over time, the relation between harvest results and harvest effort increases, the population is assumed to increase and apparently, the population is not under control. The general management goal is to maintain yearly local harvest effectiveness at 0.25 muskrat catches per hour. Using the model results, this reference value can be translated to local target population levels. The assignment to keep population development under control can be translated to necessary yearly effort. For models 1 and 2, the backcasted harvest depends on population level and harvest effort by

$$Cb_t = \beta E_t * P_{t-1} \quad \text{Backcasted harvest proportional to population level and effort}$$

or

$$P_{t-1} = Cb_t * (\beta E_t)^{-1}$$

Therefore, an harvest effectiveness of 0.25 caught muskrats per hour fits to a past population

$$P_{t-1} = 0.25 * \beta^{-1}$$

Additionally, the required effort for a stable population, where yearly harvest equals yearly net population growth, can be calculated. Applying model 1 for a stable population shows that:

$$\begin{aligned} \alpha * P_{t-1} &= \beta * E_t * P_{t-1} \\ E_t &= \alpha * \beta^{-1} \end{aligned}$$

which means that the harvest effort (hours per year) required for population stability is determined by growth rate α and search efficiency β alone, and is the same for any selected population level. Thus, we can translate the management targets to maximal local population levels and minimal local harvest efforts.

2.3. RESULTS

Data description

Out of 2202 available 5x5 km cells in the Netherlands, 100 were selected for analysis, see figure 1.

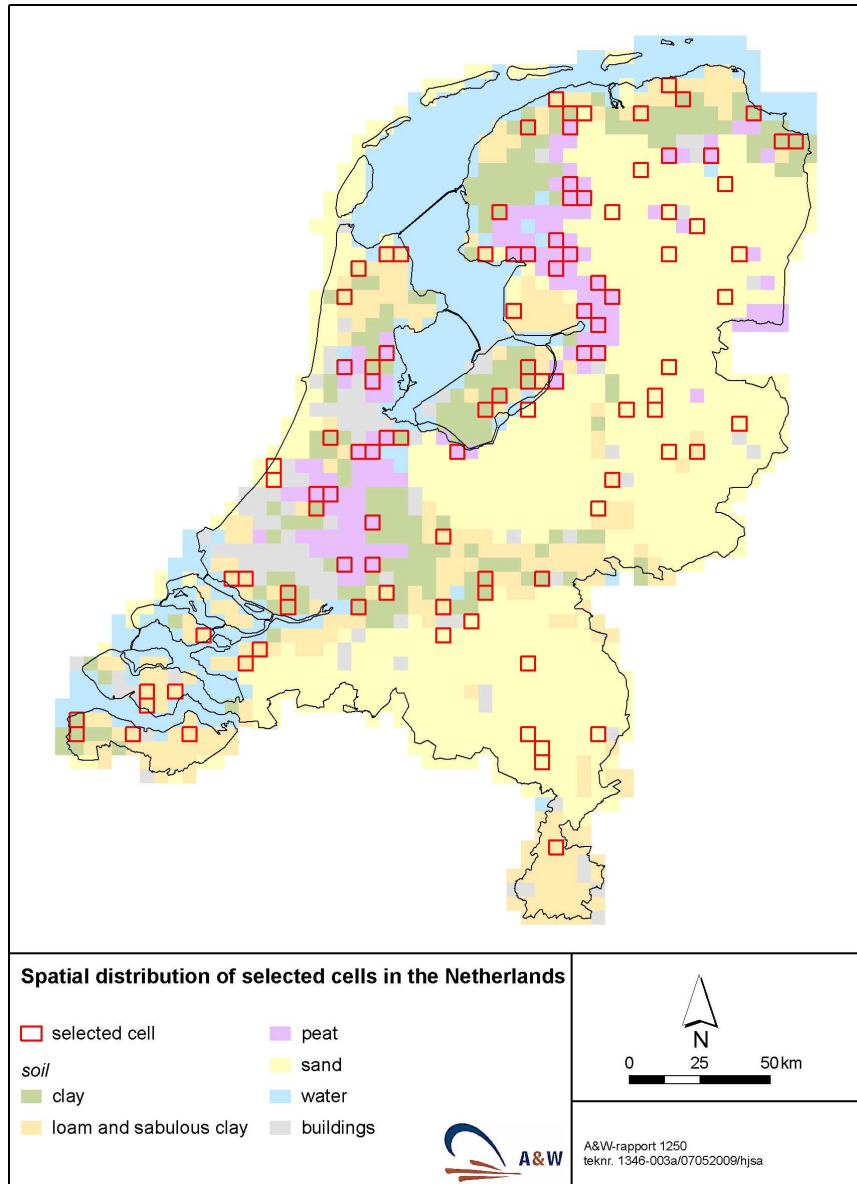


Figure 1

Soil type and spatial distribution of selected cells in the Netherlands

An average cell contains 259 km of shoreline. On average, each year 321 muskrats are caught in 405 hours, leading to an average catch rate of 0.8 rats/hour between 1987–2007. Cells can typically be classified by shore length and soil type. Shore length and soil type are strongly correlated (ANOVA on $\ln(\text{shore length})$, p-value <0.01): shore lengths on peaty soils are significantly longer than on clay, sandy clay or sand, see figure 2. Annual efforts and harvests are highest on peaty soils and lowest on sand, as is harvest efficiency, see table 3.

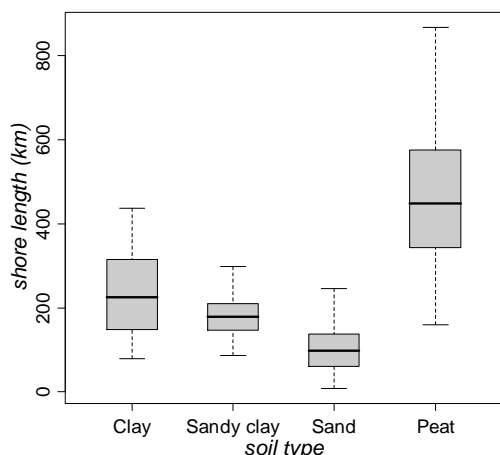


Figure 2
Shore length per soil type, represented by box plots. For each box, the central line represents the mean, the box represents 67% and the outer lines represent 95% of the data range. Single dots are outside the 95% range. Shore lengths per cell on peaty soils are significantly longer than on clay, sandy clay or sand.

Table 3

Description of selected cells by mean shore length (km), harvest effort (hrs/year), harvest results (muskrat/year) and harvest efficiency (mean muskrats/hr) in 1987-2007. Sd means standard deviation.

Soil type	N	Shorelength (km)		Effort (hours / yr)		Harvest (muskrats / yr)		Efficiency (muskrat / hr)
		mean	sd	Mean	sd	Mean	Sd	mean
Clay	21	223	100	405	193	282	244	0.68
Sandy Clay	25	193	54	322	213	216	216	0.58
Sand	25	136	88	172	125	71	101	0.36
Peat	29	450	130	728	428	707	586	0.91

Model selection

Model parameters were optimised for 100 cells using a simplex optimisation routine. Only cells for which the optimisation converged to one parameter set were used in the analysis. Models differed in the number of cells for which the optimisation algorithm converged to a single optimal set. These converged sets were post-hoc restricted by population levels ($0 < \text{population} < 860\ 000$), growth rate ($0.01 < \alpha < 10$), search efficiency ($1e-9 < \beta < 10$) or carrying capacity ($K < 430\ 000$ and population size $< 5 * K$), as described in the method section (see table 2). The optimisation results of Models 2 and 3 were compared to optimisation results for Model 1, using one-sided F-statistics on the deviances to test whether the deviances were significantly lower for the more complex models 2 and 3. The results of optimisations and the comparisons between models 1, 2 and 3 are presented in table 4.

Model 0: linear growth rate, harvest rate irrespective of effort

The null model, where harvest rate is irrespective of effort and dependent on population size only, could not be optimised because harvest rate, population growth rate and start population were completely confounded, as explained in the methods.

Table 4

Results of cell-wise model parameterizations for models 1, 2 and 3: numbers of cells with converged parameter sets (N_c), numbers of cells with parameter sets after restrictions (N_r), numbers of parameter sets that had significantly lower deviance than model 1 in the same cell (N_s , for models 2 and 3 only).

Model	N_c	N_r	N_s
1: exponential growth, linear harvest rate	90	48	n/a
2: logistic growth, linear harvest rate	52	27	17
3: exponential growth, Holling II harvest rate	78	11	5

Model 1: exponential growth, linear harvest rate

For 90 of the 100 cells, the optimisation routine reached convergence. For 42 of these, parameter sets were deemed biologically irrelevant based on the post-hoc restrictions, resulting in 48 cells with potentially relevant parameter sets (table 4). Parameter distributions for α and β were negatively skewed and remained so after log-transformation. Therefore, median and 95 percent range are used to summarize the data, rather than means and standard deviations (table 5). Median and 95 percent range were well within the restrictions.

Table 5

Parameter values for Model 1, with linear population growth and linear harvest rate. Summaries of all converged parameter sets after restrictions. Because of the skewed nature of the parameters, the median and 95-percent range are presented.

Parameter	Mean	Median	95-percentiles
Growth rate α	0.43	0.35	0.039 - 1.02
Harvest efficiency β	0.0016	0.00099	1.07e-09 - 0.0073

Model 2: logistic growth, linear harvest rate

For 52 of the 100 cells, the optimisation routine reached convergence for model 2 (see table 4). For 25 of these, parameter sets were deemed biologically irrelevant based on the post-hoc restrictions, resulting in 27 cells with potentially relevant parameter sets. The resulting parameters are summarized in table 6. For 14 of these, parameter sets found for Model 1 had been excluded due to the post-hoc restrictions. 17 of the relevant parameter sets had significantly lower deviance, and thus fitted better, than Model 1 for the same cells. For 9 of these significantly better models, no relevant parameter sets had been found for Model 1. (Note that unrealistic models can yield low deviances).

Table 6

Parameter values for Model 2. Summaries of all converged parameter sets after restrictions. Because of the skewed nature of the parameters, the medians and 95-percent range are presented next to the mean.

Parameter	Mean	Median	95-percentiles
Growth rate α	1.20	0.94	0.19 - 3.43
Search efficiency β	0.0027	0.0014	0.010 - 0.0073
Carrying capacity K	6768	1433	70 - 53648

Model 3: exponential growth, harvest rate following Holling II

Model 3 yielded possibly relevant parameter sets for 11 cells (see table 4). For 5 of these, deviance was significantly lower than for Model 1 in the same cell. Variations in the parameter ranges for α and β were greatest of all three tested models (table 7).

Table 7

Parameter values for Model 3. Summaries of all converged parameter sets after restrictions. Because of the skewed nature of the parameters, the medians and 95-percent range are presented additionally to the mean.

Parameter	Mean	Median	95-percentiles
Growth rate α	1.53	0.68	0.12 - 7.3
Search efficiency β	0.0084	0.0030	0.000070 - 0.038
Handling time δ	3.18	0.025	0 - 25.65

Model 4: logistic growth, harvest rate following Holling II

Model 4 is the combination of models 2 and 3 and therefore the most complex model. Because of the poor results of model 2 and 3 on the available data, this model was not likely to produce robust results and was therefore not optimised.

Abiotic factors

For the 48 resulting parameter sets of model 1, with linear growth rate and linear harvest rate, the effects of soil type and shore length on parameter values α , β and the start population (population in December 1986) were investigated. Parameter values were log-transformed (by natural log) to conform to normality requirements of parameterized statistical tests.

Parameter values and soil type

Growth rate α was not related to soil type (ANOVA on $\ln(\alpha)$, $p=0.913$). Search efficiency β was significantly related to soil type (ANOVA on $\ln(\beta)$, $p<0.005$), backcasted population level was significantly related to soil type (ANOVA on $\ln(\text{Start population})$, $p<0.05$), see figure 3.

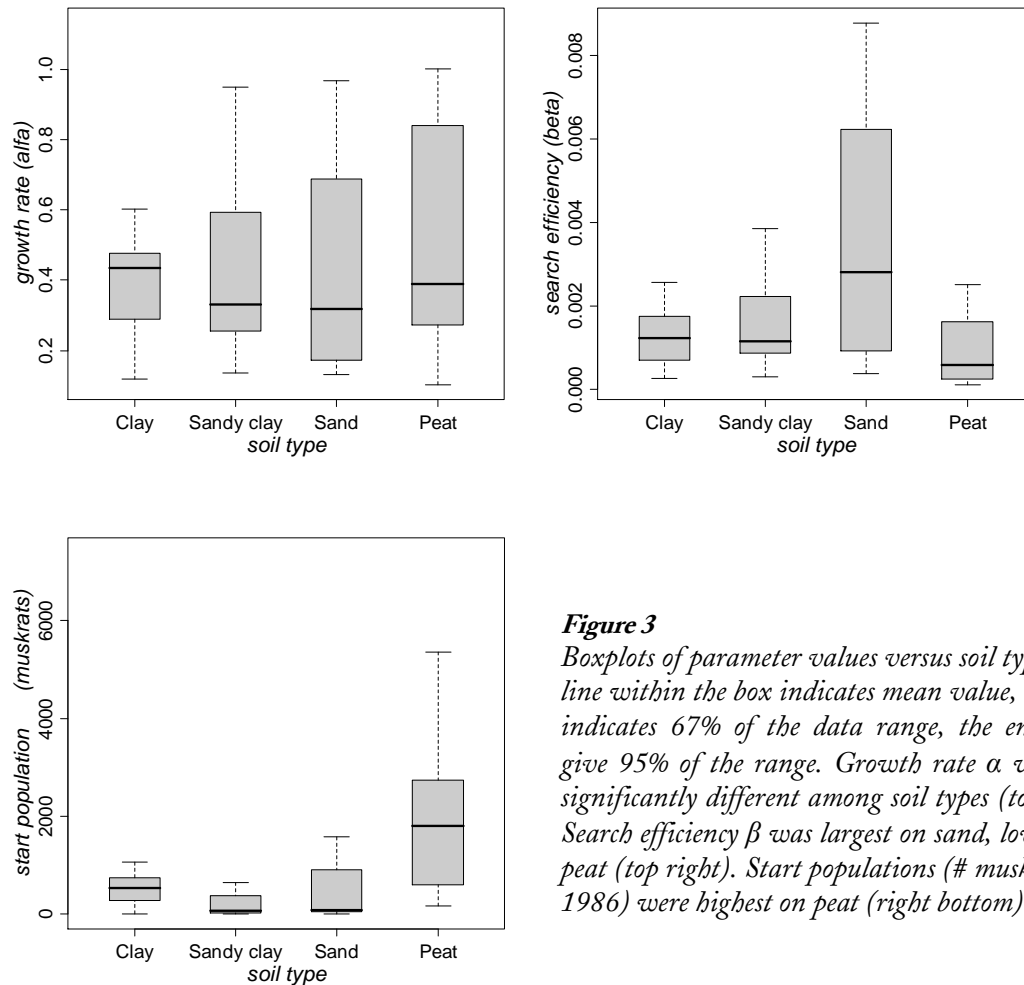


Figure 3

Boxplots of parameter values versus soil types: the line within the box indicates mean value, the box indicates 67% of the data range, the end bars give 95% of the range. Growth rate α was not significantly different among soil types (top left). Search efficiency β was largest on sand, lowest on peat (top right). Start populations (# muskrats in 1986) were highest on peat (right bottom).

Shore length

For model 1, the relative population growth rate α was not significantly related to shore length (km, see figure 4). Search efficiency (hour⁻¹), which quantifies the hourly harvested proportion of the population, is negatively correlated with shore length (log-linear regression, $p < 0.01$, $R^2 = 0.23$). The start population (# muskrats in 1986) was significantly related to shore length (log-linear regression, $p < 0.01$, $R^2 = 0.24$).

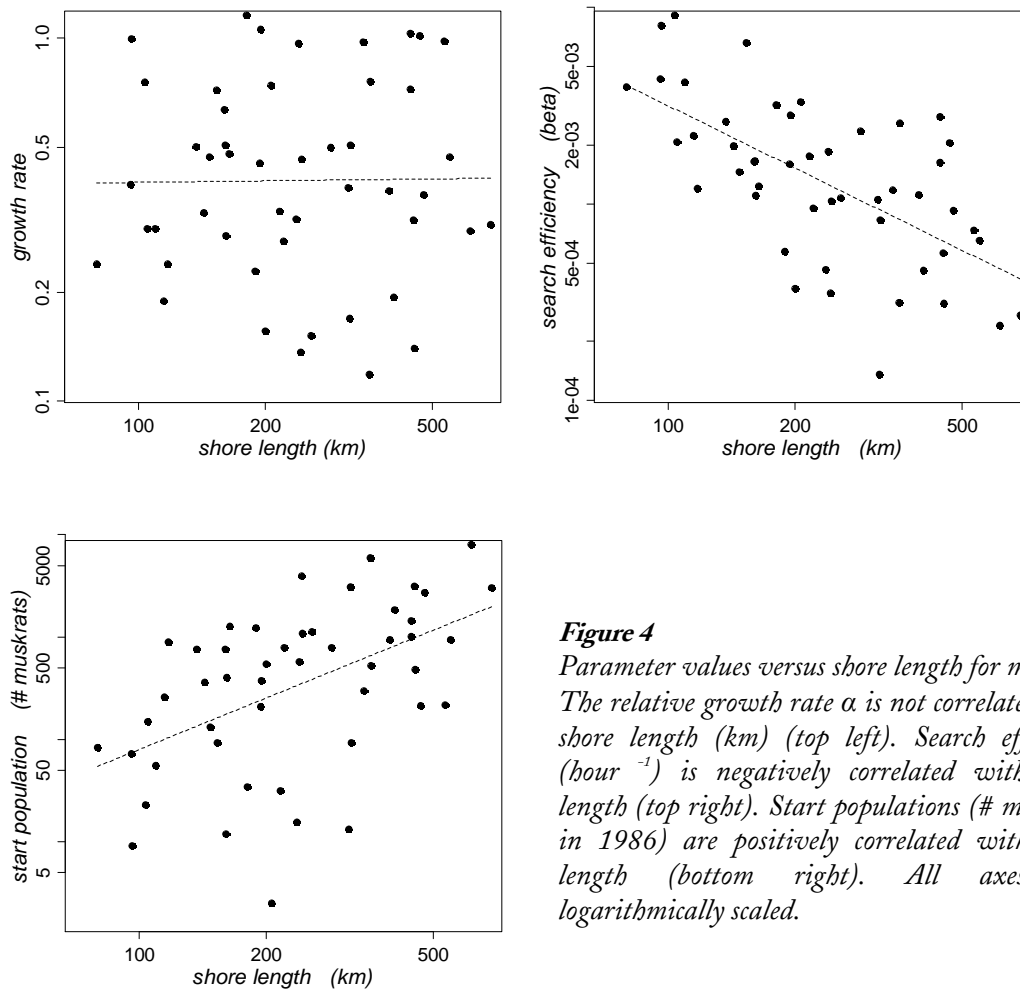


Figure 4
 Parameter values versus shore length for model 1: The relative growth rate α is not correlated with shore length (km) (top left). Search efficiency (hour⁻¹) is negatively correlated with shore length (top right). Start populations (# muskrats in 1986) are positively correlated with shore length (bottom right). All axes are logarithmically scaled.

Population estimates and trends

We backcasted population trajectories for the 48 resulting cells of model 1, with exponential population growth and linear harvest rates. Figures 5A t/m 5D (next four pages) show examples of these backcasts for each soil type. Yearly population backcasts refer to the December populations of a given year. We estimated cell-specific confidence indexes of population backcasts from the marginal errors of the cell-specific start populations, which were results of the parameter optimisations³. These ranged between 30-60 percent of the start populations. The population trajectories also allow us to estimate harvested proportions, where the yearly harvested proportion H_p in in year t was defined as

$$H_{p_t} = (P_t + C_t) * C_t^{-1}$$

Generally, harvested proportions up to 25% of the total populations still allowed the populations to increase. Population decline required harvested proportions of 30% and higher.

Figure 5A shows harvest effort (bottom graph), actual and backcasted harvest result (middle graph) and backcasted population estimates (top graph) for a cell on sandy clay with 206 km

³ In a later stage, cell-specific covariances of the other variables will be included in this measure

shore length. The match between actual and backcasted harvest was the optimisation goal. The top graph gives the backcasted December population levels. With an estimated 15-25 % of the population harvested, harvest efforts and results in this case cannot make up for reproduction and survival and the population steadily increases, contrary to the general trend in the Netherlands. Figure 5B shows harvest effort, actual and backcasted harvest and backcasted population estimates for a cell on clay, with 377 km shore length. In this example, intensification of harvest efforts leads to a final reduction in population size, so that, in 2007, harvests are back at the level of 1990, but with a much lower population estimates. This phenomenon also takes place in figure 5C, a cell on a peaty soil, with 460 km of shore line. In the late 1980's, the estimated harvested proportion was lower than 20% and the population increased, but the gradual increase in effort lead to an increasing harvest proportion, with a high peak at 60% of the total population harvested in 1999. The narrow error margins in this graph are possibly related to the large and steady increase in effort and harvest. Figure 5D shows an example with low efforts, low harvests and a steadily growing population, until one peak of effort in 2006 results in a sharp decline of the population. The small variation in harvest data, apart from the single peak, is probably the cause of the wide error margins.

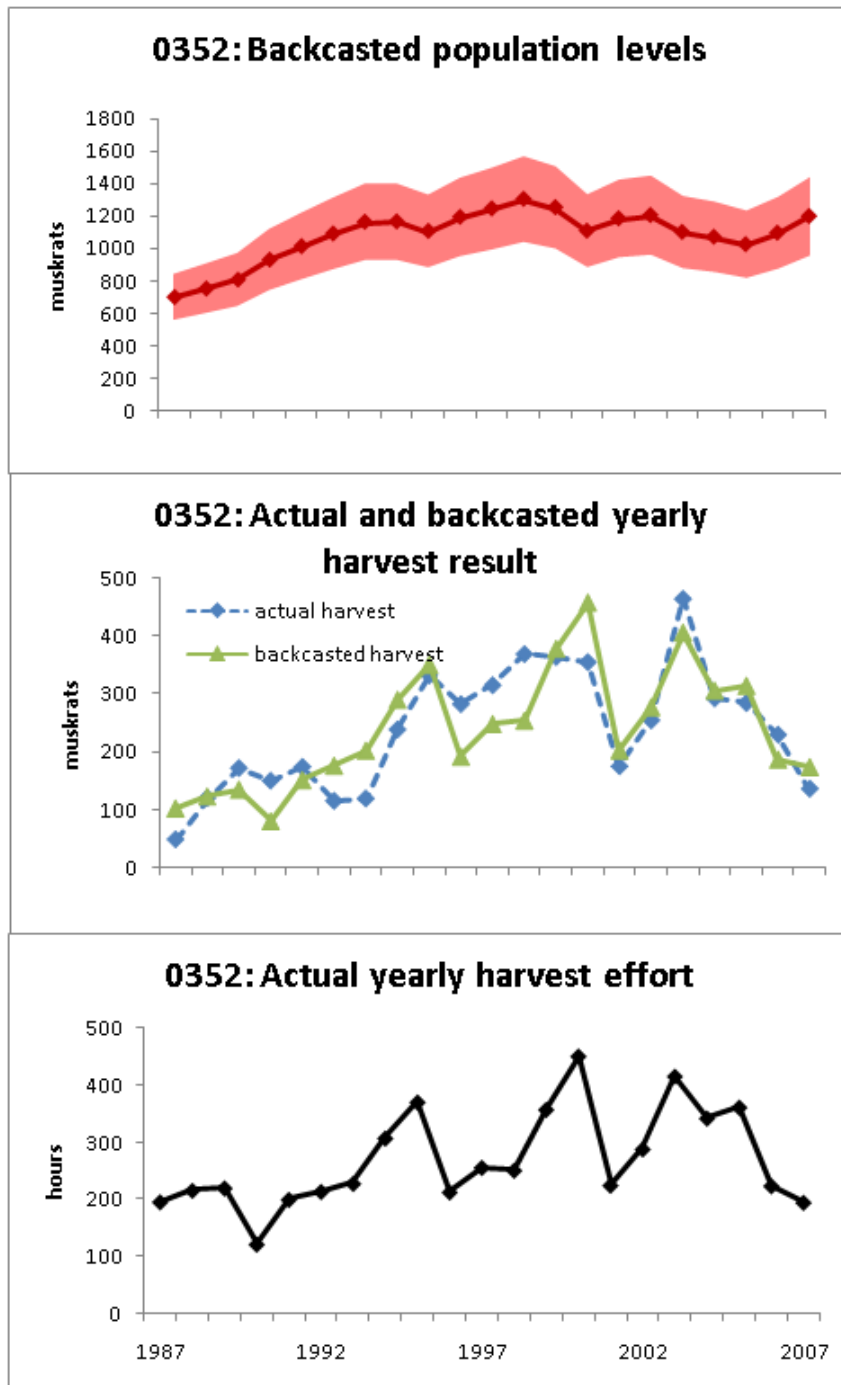


Figure 5A

Backcasted population estimate for cell 0352, characterised by sandy clay and 206 km shore length. In this cell, a total of 5047 muskrats was caught in 5728 hours between 1987 and 2007. The bottom graph shows yearly effort (hrs/year), the middle graph shows yearly actual and backcasted harvests (# muskrats). The match between actual and backcasted harvest was the optimisation goal. The top graph gives the backcasted December population levels (# muskrats).

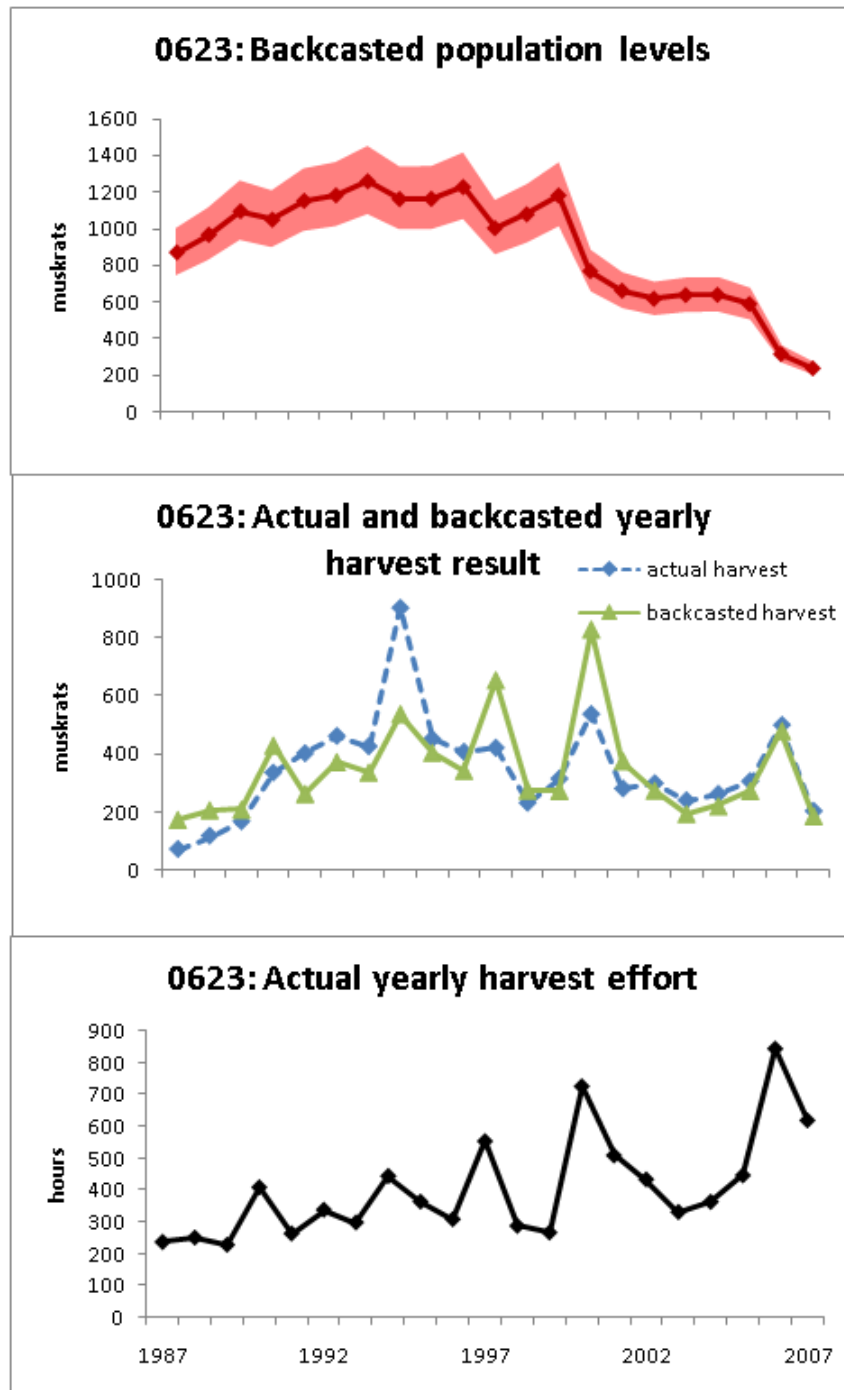


Figure 5B

Backcasted population estimate for cell 0623, characterised by clay and 377 km shore length. In this cell, a total of 7430 muskrats was caught in 8905 hours between 1987 and 2007. The bottom graph shows yearly effort (hrs/year), the middle graph shows yearly actual and backcasted harvests (# muskrats). The match between actual and backcasted harvest was the optimisation goal. The top graph gives the backcasted December population levels (# muskrats).

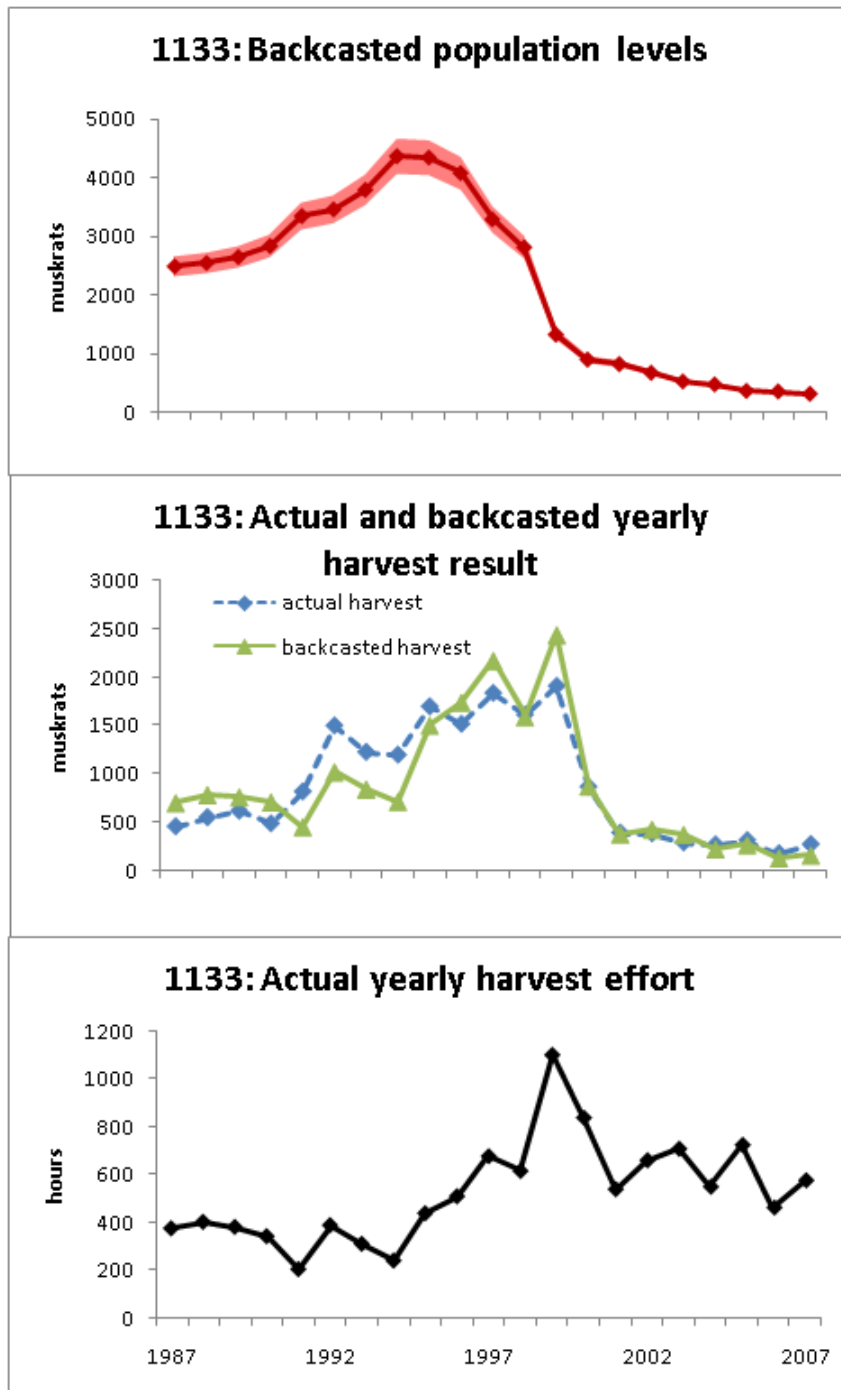


Figure 5C
 Backcasted population estimate for cell 1133, characterised by peaty soil and 460 km shore length. In this cell, a total of 18590 muskrats was caught in 10435 hours between 1987 and 2007. The bottom graph shows yearly effort (hrs/year), the middle graph shows yearly actual and backcasted harvests (# muskrats). The match between actual and backcasted harvest was the optimisation goal. The top graph gives the backcasted December population levels (# muskrats).

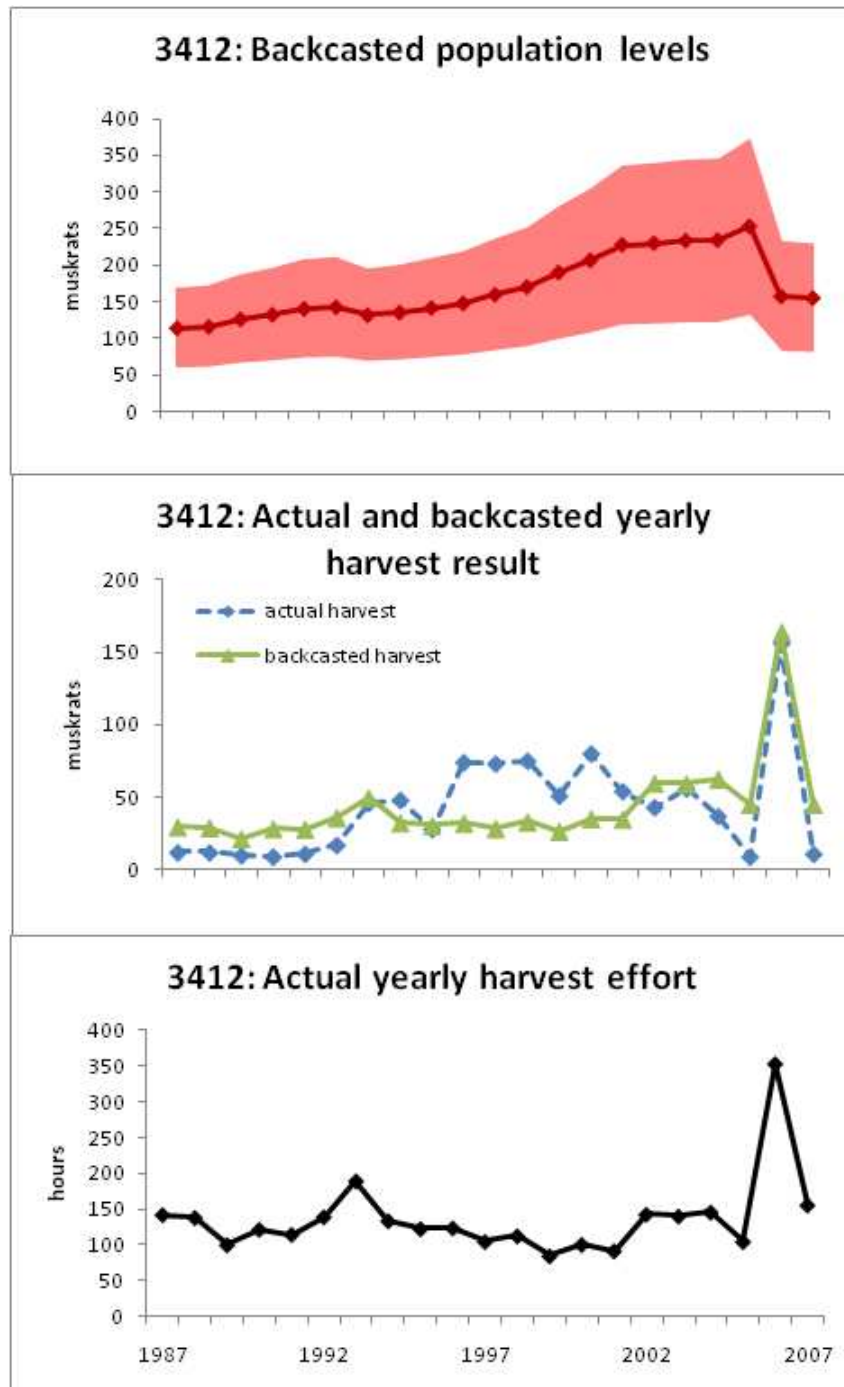


Figure 5D

Backcasted population estimate for cell 3412, characterised by sandy soil and 93 km shore length. In this cell, a total of 912 muskrats was caught in 2934 hours between 1987 and 2007. The bottom graph shows yearly effort (hrs/year), the middle graph shows yearly actual and backcasted harvests (# muskrats). The match between actual and backcasted harvest was the optimisation goal. The top graph gives the backcasted December population levels (# muskrats).

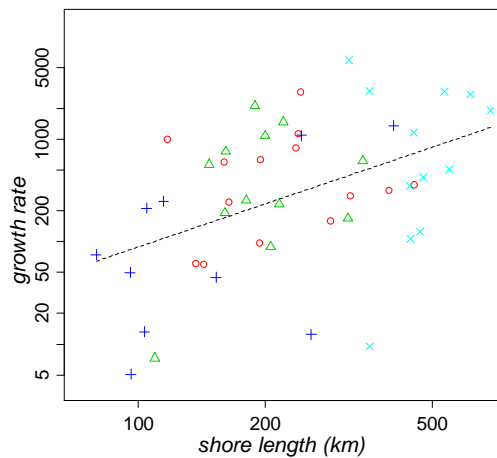


Figure 6
Fitted populations for 2007, versus available shore length for model 1, by soil type. + = sand, X = peat, O and Δ represent sandy clay and clay, respectively. All axes are logarithmically scaled to approach normality.

Overall, December population estimates ranged from 2 to 10745, with a mean of 1137 and a median value of 442 muskrats per cell. Numbers differ strongly per year and per soil type: for 2007, population estimates for peaty soils are significantly higher, and for sand are significantly lower than any other soil type (ANOVA, on $\ln(\text{population estimates})$, $p < 0.05$). Population estimates for clay and sandy clay were not significantly different from each other. Table 7 shows average and range of population estimates per soil type for 2007. However, figure 2 has shown that soil type is significantly related to shore length, which is supposed to be an estimator for available habitat. Figure 6 shows the relation between shore length and population size for different soil types in 2007. Overall, there is a positive relation between shore length and population size ($p < 0.001$, adj. $R^2 = 0.238$), but within each shore length, only for sandy soils a similar significant relationship exist.

Table 7
Population estimates for different soil types in 2007, based on model 1. The difference between the median and the mean indicates the skewed nature of the estimates. Therefore, also the 95% intervals are presented.

	Mean	Median	95 %	N
Clay	493	256	41 - 1942	14
Sandy Clay	500	312	20 - 1593	12
Sand	244	43	4 - 1044	10
Peat	1334	662	25 - 4393	12

Population estimates vary strongly over the years, but there appears to be a general trend towards declining populations in the Netherlands. this is illustrated in figure 7, which shows the average harvest efforts, results and population density estimates between 1987 and 2007. These show that harvest efforts have gradually increased over the study period and both harvests and population estimates have increased and decreased again, but both average harvest results and population estimates in 2007 are the lowest in the entire study period.

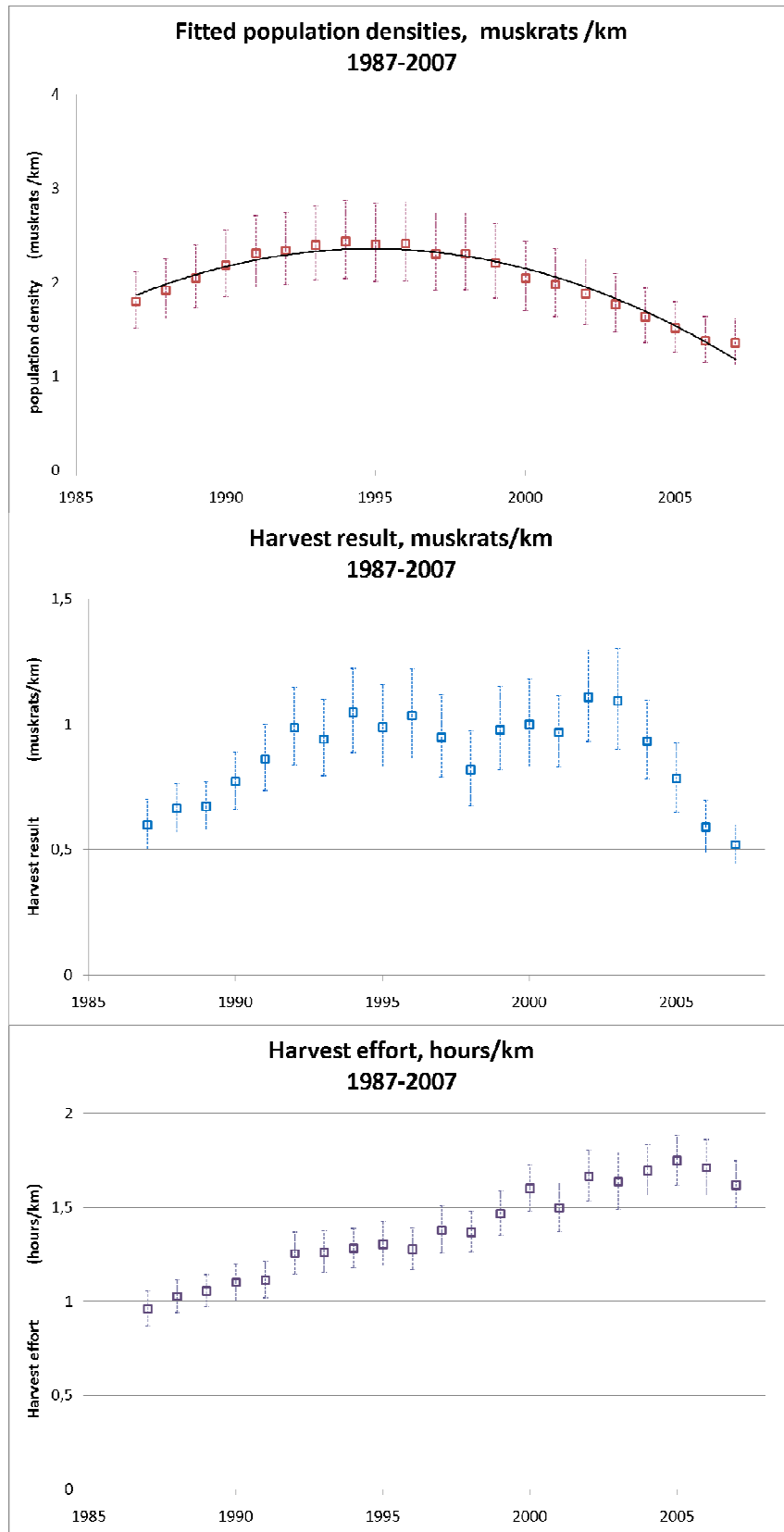


Figure 7

Means and confidence intervals of harvest effort (hours*km⁻¹, lower graph), harvest results (muskrats *km⁻¹, middle graph) and estimated population densities (muskrats*/km⁻¹, top graph). Based on models 1 and 2, n=54.

Results: interpretation of management targets

The average target (0.25 muskrats per hour) population level for the 48 cells of model 1 was 1.40 ± 1.35 muskrats per km shore length. Average target populations ranged between 0.95 (Sand) and 1.64 (Peat) muskrats per km, but were not significantly different among soil types (see table 8). For 2007, the average estimated population was 2.50 ± 3.43 muskrats per km shore length, and thus exceeded the population level set by the management target.

The average required effort for population stability is 1.72 ± 0.58 hours per kilometer shore length per year. Average required efforts ranged between 1.14 (Sand) and 1.97 (Clay) per year but were not significantly different among soil types. For 2007, the average invested harvest effort was 1.94 ± 1.02 hours/year/km, slightly above the minimum required effort.

Table 8

Target populations (muskrats per km shore length), according to a yearly management goal of 0.25 muskrats per hour, and effort (hours per kilometer year) required for population stability, calculated for Model 1. Because of the skewed nature of the parameters, the medians and 95-percent range are presented additionally to the mean. n=48.

	Mean	Median	95-percentiles
Target population (muskrats /km)	1.40	1.05	0.29 - 4.37
- Clay	1.50	1.14	0.47 - 3.58
- Sandy clay	1.46	1.05	0.46 - 4.07
- Sand	0.95	1.06	0.29 - 1.65
- Peat	1.64	0.82	0.25 - 6.62
Required effort (hrs/km/year)	1.72	1.51	0.74 - 3.36
- Clay	1.97	1.91	0.87 - 3.25
- Sandy clay	1.88	2.05	0.80 - 2.79
- Sand	1.14	0.99	0.64 - 2.01
- Peat	1.77	1.32	0.93 - 4.30

Figure 8 shows required versus invested harvest for 1988 and 2007. The diagonal presents the region where invested harvests match required efforts and populations will be stable. Points above this line represent cells where populations are expected to further decrease and points below this line are cells where efforts are insufficient and populations will grow. The comparison between 1988 and 2007 shows a clear change in the effectiveness of harvest management: in 1988, the majority of the points fell below the reference line and populations were allowed to increase, whereas in 2007, moist points fell above the line and populations are expected to decrease.

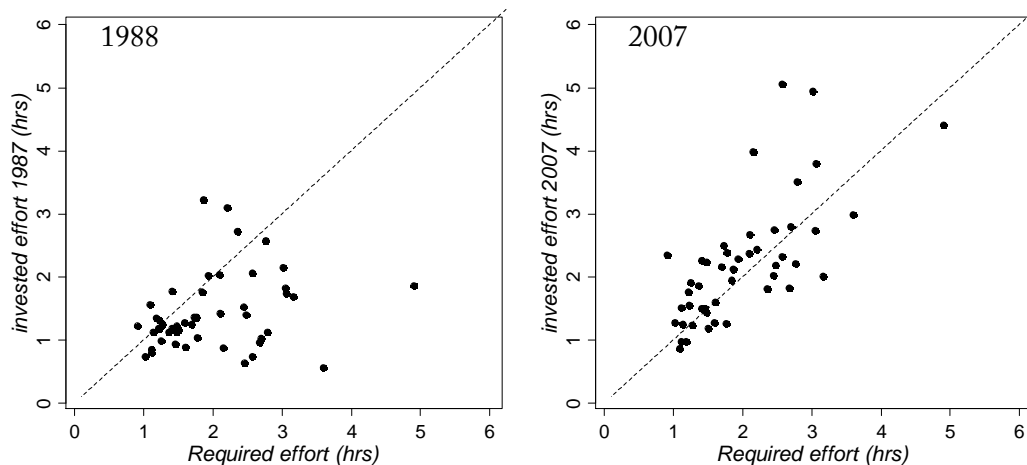


Figure 8

*Required versus actual harvest efforts in 1988 (left) and 2007 (right). Harvest efforts are given in hours * km⁻¹ * year⁻¹. The diagonal represents the line $y=x$, where required and invested efforts are equal. Above this line, populations will decrease, below this line, population will grow.*

2.4. DISCUSSION

Data validity

The data on harvest effort and harvest result data were provided by the trappers themselves: per four week period they enter their information in a central control database. As far as we understand, there is no incentive for trappers to bias their harvest results upward: trappers have a fixed job-position in their organisation, and control is not based on number of harvested muskrats, but on the history of harvest rates, in harvest per hour and harvest per kilometre shore length. This may lead to a slight downward bias, but such behaviour is expected to be discovered within a few years: trappers are in most cases attached to an area for a number of years, but their areas are regularly visited by regional managers and neighbouring trappers.

Efficiency differences between trappers are to be expected. This is part of the variation between cells. As an effect of the deliberately limited attachment of trappers to areas, personnel changes within a cell also occur regularly during the study period. Such efficiency differences may lead to unexplained variation within a cell. Also, for each trapper, efficiency may change over time, especially over the 21 year time interval for these study: more experience may lead to higher efficiency, yet lack of challenges may lead to decreased efficiency after a prolonged period in the same area.

This latter remark points to the expected continuity of parameters over time: in 21 years, also changes in prescribed trapping strategies, such as the use of trapping techniques, may lead to changes in actual search efficiency. Similarly, changes in land use may affect continuity of the search efficiency.

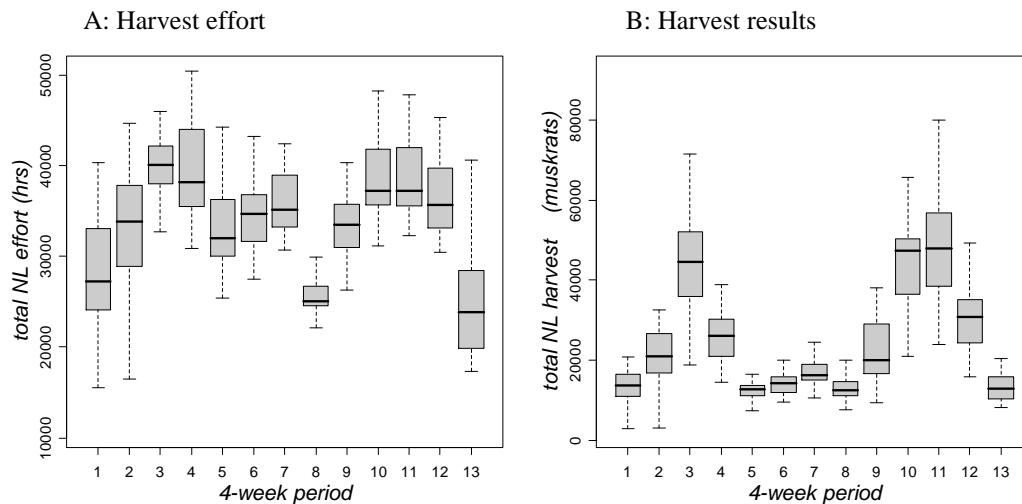


Figure 9.

Seasonal variation in harvest efforts (panel A) and harvest results (panel B), summated over the Netherlands between 1987 and 2007. Harvest effort in hours, harvest results in muskrats. In these box plots, each box represents the 67% data interval for that period, the central line in each box represents the mean.

On a smaller time scale, the assumed yearly continuity of search and harvest efficiency is also challenged. The life history of muskrats shows a clear seasonality (Boutin & Birkenholz 1987) and also in the Netherlands, both harvest efforts and harvest results show strong seasonality (figure 9).

Model selection

General parameterization results

Parameter sets were optimised for individual cells, rather than for spatial aggregates, in order to maximize sensitivity for local population dynamics and minimize effects of personnel differences between cells. The downside of this approach is that for each parameterization only 22 data points were available. Additionally, the increasing complexity and the multiplicative functions of the models with logistic growth and Holling-II search efficiency may result in strong collinearity between variables and subsequently over-fitting of parameters. This is indeed reflected in the large proportion of parameter sets with unrealistic outcomes in Model 2 and Model 3. Due to the fact that variation among and within the parameters in model 3 was larger than in either model 1 or 2, the resulting parameter sets for Model 3 were not considered to be robust and this model was not further analysed.

Overall, even for Model 1, with the highest number of successful parameterizations, for 52 of 100 available cells the parameter optimisation routine was not successful. There are a few reasons for this poor result:

- Collinearity between variables. Because of the structure of the models, parameter values for some variables can partly compensate for others. In all models, start populations and relative population growth rate can partly compensate. Additionally, in the logistic growth model, carrying capacity K and growth rate are also tied, and in the Holling-II harvest efficiency model, search efficiency and harvest efficiency in particular are tied. Lack of variation in the source data can enhance the importance of collinearity.

- Margin effects and available variation in the source data. If harvest results or harvest efforts approach 0 for a prolonged time, optimisation space for the parameters is one-sidedly restricted. Such effects enhance the importance of collinearity between variables.

The above effects are related to small sample sizes. In an additional attempt to overcome these effects, we aggregated data sets at province level, but these yielded poorer results. For 5 out of 12 provincial aggregates the Genstat optimisation routine reached no convergence at all with model 1, and variation among parameters was generally higher than among original cells.

Comparison of parameters between model 1 and 2

Model 1

In general, estimated growth rates for model 1, with exponential growth and a linear relationship between harvest efficiency and population level, were in similar order of magnitude to those found in earlier studies in the Netherlands, such as (Matis *et al.* 1996), which calculated an average net growth rate of 0.347 (0,156-0.508) but low compared to other studies (Danell 1978), which yielded growth rates between 1 and 2.

Search efficiency in this model is linearly related to muskrat population size. Using the estimated population size, this can be transformed to harvest rate as catch per hour, a commonly used measure in the Netherlands. Using the search efficiency and the estimated start population yields harvest rates between 0 and 2.08 catch per hour, with mean 0.58 and median 0.42 catch per hour. This corresponds well to the gross catch per hour in the selected cells (0.44 in the Netherlands).

Model 2

Estimated net growth rates for model 2, with logistic growth and a linear relationship between harvest efficiency and population level were significantly higher than for model 1 (Wilcoxon signed-rank test $p < 0.05$, $n = 9$), but still within acceptable ranges (Errington 1954; Danell 1978; Boutin & Birkenholz 1987) given the lack of knowledge about this parameter. Standard errors for the individual cell parameterizations were not significantly different for growth rates in model 1 versus model 2, but the variation among estimated growth rates was much larger for model 2. The higher growth rates for model 2, with logistic growth, can be explained from the shape of the functions to be fitted: If density dependence does occur, then a model without density dependence (such as the exponential growth rate model) would underestimate growth rate in order to contain the smaller population growth at high population levels (at the expense of increased deviance). Reversely, if density dependence does not occur, then a model with density dependence (such as a logistic growth rate model) would overestimate growth rate to account for the increasing growth rate at high populations. Either way, growth rate estimates of the logistic model would be higher.

As in model 1, search efficiency in this model is linearly related to shore length and soil type. Estimates for the search efficiencies were not significantly different between model 1 and model 2

The variation in K was very large, but significantly related to shore length, just as backcasted population sizes. Interestingly, population estimates for model 1 were not significantly different from population estimates for model 2 (see figure 10).

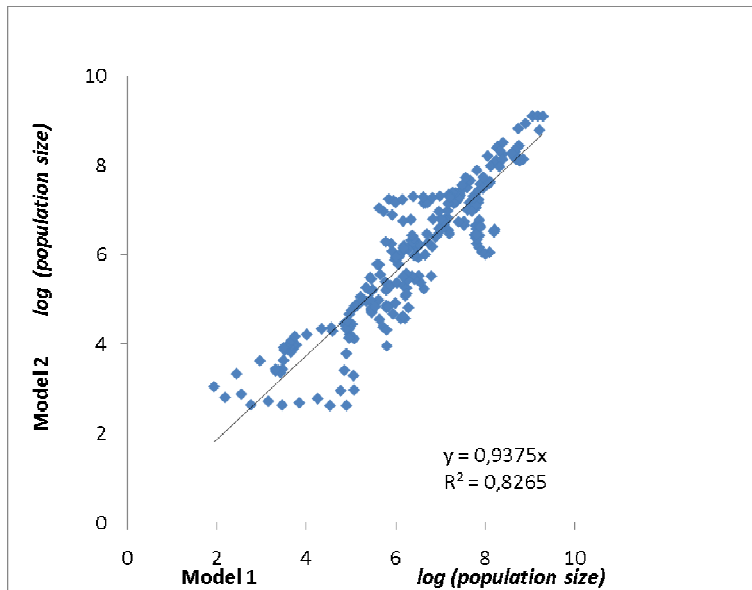


Figure 10

Back-casted population levels of Model 1, with exponential growth, versus Model 2, with logistic growth.

Conclusion of model selection

Model 1, with exponential growth, yielded a relatively homogenous set of parameters for a larger number of cells. Model 2, with logistic growth, yielded a more variable set of parameters for far fewer cells than model 1, and variation among parameter values for both population growth rate and search efficiency was higher, indicating smaller robustness. Nevertheless, Model 2 also yielded relevant parameter sets for 14 cells that were not covered by Model 1.

A short conclusion is that

- Datasets were too small and variation was too large to optimise the two more complex models
- However, the exponential growth model can be well optimised for 54 % of the cells and
- For 17% of the cells, the model containing logistic growth fits the model best, but
- With the current data, the small differences in population estimates between model 1 and 2 justify the use model 1, the simplest model with exponential growth, for the purpose of further exploration. However, it is as yet unclear how populations will react under the total absence of harvesting.

Exponential growth versus density dependence

In most cases, model 1, without density dependence, performed better than model 2, which does include density dependence. This is apparently contradictory to most North-American literature, where density dependence in muskrats has shown to take place, at least at within seasons (Errington 1954; Boutin & Birkenholz 1987; Simpson & Boutin 1989; Clark & Kroeker 1993). However, Matis *et al.* (1996) did not include density dependence in their models for Dutch muskrat harvests either. In our case, there are three potential reasons why density dependence may not be prominent in more than 17 cells:

- The aforementioned source variation, related to the complexity of the models: the 22 data points per cell may contain insufficient variation for the logistic model to be robustly fitted
- The lack of seasonality in the model: density dependence is season-dependent, yet our models are based on total yearly harvest and efforts.
- Density dependence is not relevant due to the current year-round harvest strategy and high harvest rate in the Netherlands. If populations stay below 0.5 x carrying capacity, population growth can better be described with an exponential growth model than with a logistic model. This indicates that the harvest strategy in the Netherlands reduces the population further than in Canada and the US, where density dependence has been shown. Based on the Dutch effort, this is very likely (pers. comm. M. Boyce).

Population levels and importance of abiotic factors

For both models 1 and 2, shore length and soil type affected population levels and search efficiencies. We found no effect of soil type on growth rate; whether this is realistic, or merely due to the limited sensitivity of the model parameterizations, is unclear.

Most importantly, the models and the resulting population trajectories suggest that current harvesting of muskrats in the Netherlands results in lower average population size than would occur under lower intensity of harvesting. The models are consistent with the hypothesis that any invested hour trapping results in more animals caught, and that more animals caught results in lower average population sizes. The formal statistical proof for this statement has not been given in this paper. For that it is required to test the models against a suitable null-model, alternative to the one we failed to fit here. Apart from that, it is strongly advised to further specify the models developed here by taking into account seasonality, and by improving parameterisation using carefully controlled field trials.

Interpretation of management targets

The translation of current management targets to our models shows that, with the models developed in this study, the management targets can be checked with the data from the muskrat management system. However, the results must be interpreted with caution, as they rely on the assumption of a linear relationship between harvest rate and population level, which is stable over time. Both assumptions can be challenged, as is pointed out earlier in this paragraph.

2.5. CONCLUSIONS

1. Indeed it appeared possible to reconstruct local muskrat population size from historical data on harvest and effort. Generally, the model that combined exponential growth with a linear relation between harvest effort, population size and harvest efficiency, fitted best.
2. The estimated relative population growth rates for this model were in similar orders of magnitude as in earlier models by Matis *et al.* (1996).
3. The relevant parameters and backcasted population levels were significantly related to soil type and shore length. Therefore, both further tests and any management tool to allocate effort should include these abiotic variables.
4. The resulting population backcasts indicate lower population densities in 2007 than in 1987. The models and the resulting population trajectories suggest that current harvesting of muskrats in the Netherlands results in lower average population size

than would occur under lower intensity of harvesting. In December 2007 about 50% of the cells had less than 1 muskrat per kilometre shore length.

5. The models can be used to translate the current management targets to population estimates and thus provide a useful link between biological theory and current management applications.
6. The accuracy of the population backcasts is unknown and needs to be validated with more direct methods that estimate population levels. The accuracy can possibly be enhanced by taking into account seasonality.

3. EVALUATION OF ALTERNATIVE MANAGEMENT STRATEGIES OF MUSKRAT *ONDATRA ZIBETHICUS* POPULATION CONTROL

3.1. INTRODUCTION

Muskrats *Ondatra zibethicus* are or have been exploited for fur in much of their native range, but are treated as a pest species in many places else. Whatever the objective, a good understanding of the population dynamics can support the management in choosing the most promising management options from the available alternatives. In contrast to conservation, agriculture or fisheries, the objective of the manager of a 'pest species' is to minimise the population. Such is the situation in the Netherlands for muskrats. The reason behind this is a presumed relationship between economical damage or safety risks with population size of muskrats. The damage is caused by digging activities. The target population size is such that any damage caused by it, is below a publicly acceptable damage level. Secondary objectives of the management are to reach this target population size with a minimum of resources, little animal suffering and limited impact on other natural values.

From the vast literature on exploitation of populations it becomes clear that timing, intensity and spatial implementation of harvesting are crucial in determining the success (Clark 1986; Boyce *et al.* 1999). The strategy to manage muskrat populations in the Netherlands over the past four decades has been to kill-capture animals during the whole year, and over the whole of the country. So without a differentiation in space and time. The intensity of harvesting as a proportion of the population captured over that period is uncertain, given that population numbers are unknown. In terms of resources invested it has been quite intensive (14 man hours.km⁻² on average, at a cost of 35 million euro per year in 2007). Currently, the responsible body for management of muskrat populations in the Netherlands (LCCM) is reconsidering this basic strategy. It is preparing for field studies to compare alternative strategies of harvesting, that focus all available effort and resources either in space or in time (van Vliet & Lengkeek 2007). In order to decide on the relevance of such field studies, and their specific design, a population dynamic model was built in this study. The model simulates the developments in population sizes and total harvest under each of the alternatives. The first alternative is called 'space differentiated harvesting' and refers to intensive capture efforts near infrastructure that is sensitive to damage by muskrat digging. Think about dikes (BCM 2006) or water treatment facilities (Kadlec *et al.* 2007). The idea behind this is that the acceptable level of damage away from such objects is higher, such that higher population levels of muskrats can be tolerated. The second alternative is called 'time differentiated harvesting' or seasonal harvesting in which no effort is made in summer and fall, but much effort in winter and spring. Harvesting in these seasons might be more efficient, since many animals will die of natural causes in summer and fall in the absence of harvesting, and do not require to be captured.

Muskrat biology is quite well known from a natural historic point of view. Basic reviews are given in Boutin & Birkenholz (Boutin & Birkenholz 1987), Heidecke (1990) and Perry (1982). The history and result of Muskrat introductions in Europe, as well as their dispersal rates and the impact of muskrats on biota and their habitats in North-western Europe, are discussed in Danell (1996). However, few studies report on rigorous field experiments, and many suffer from difficulties in estimating population size. There is a clear need to design experiments that manipulate harvest proportions and strategies, while studying their effect on demographic parameters and dispersal (Boutin & Birkenholz 1987; van Vliet & Lengkeek 2007; Bos & Tuenter 2007). The model study reported here has been performed with the objective to guide the development of such field experiments for the Dutch situation. We aim at 1) predicting muskrat population development under the basic and the two alternative strategies of harvesting discussed above, 2) providing an evaluation of the alternative strategies based on these model predictions, 3) clarifying the need and usefulness of field experiments dealing with harvesting strategies of muskrats, by identifying gaps in the knowledge, and 4) suggesting improvements of current plans for field studies to compare alternative strategies.

3.2. METHODS

The basic model

We evaluated the alternative harvesting strategies for muskrats, with a metapopulation simulation model. In each simulation relevant aspects of the model were changed, such as season of harvesting, location of harvesting, proportion of cells harvested, and proportion of harvesting (the proportion of animals harvested). We used a stage-structured stochastic dynamic metapopulation model (and apologise for the use of this term), formulated in Ramas Metapop 5.0 (Akçakaya 2008). We used an existing model environment for reasons of robustness, transparency and time. Because Ramas Metapop is well described it simplifies the communication about technical details of the model. Based on a review in Lindenmayer (1995), comparing ALEX, VORTEX and RAMAS we judged Ramas to be the most suitable for our purpose. The details of the general model are given in appendix 2. Here we present the essential choices, such as those related to temporal and spatial scale as well as vital rates. Since we are interested in seasonal harvesting, we use time steps equal to one season of three months. We distinguished 7 stages, to account for juveniles in three and adults in four seasons. Juveniles reach adult size and weight by winter (Vincent & Quéré 1972), so we decided not to model juveniles in spring. Although in muskrats the sex ratio in adults is often biased towards males (Vincent & Quéré 1972; Parker & Maxwell 1984) we assumed a 50% ratio in adults and sex ratio was not modelled explicitly.

Because of our interest in a strategy of harvesting that is differentiated in space, we modelled a metapopulation that started with 49 subpopulations, in 49 cells. The cells were arranged in a square of 3.5 x 3.5 km. The centre of each cell is 500m from the centre of a neighbouring cell (see figure 1). This level of scale is chosen in relation to known values of home range and population density, as well as ranges of dispersal by Muskrats, and scale and grain of the Dutch landscape. Each subpopulation is defined by the same parameters (see table 1). These parameters are: type of density dependence (see below), survival and recruitment per stage (the stage matrix), initial abundance and –under assumptions of density dependence– carrying capacity (K) and maximum population growth rate (R_{\max}). Dispersal to neighbouring cells is defined as the proportion of individuals from a subpopulation that move to another population at a given distance. It is calculated from a distance–dispersal function defined by four parameters.

Figure 1. The metapopulation consists of 49 subpopulations (at the start) in 49 cells, arranged in a square of 3.5 x 3.5 km. The centre of each cell is 500m from a neighbouring cell. Indicated are several (groups of) subpopulations that play a particular role in the simulations; the central population (C), a peripheral cell (P), the 5 cells that together form a 'sensitive object' (S), to be harvested in the management alternative '2. Space-differentiated harvesting'.

		x position (km)							
		0.25	0.75	1.25	1.75	2.25	2.75	3.25	
y - position (km)	3.25	O	O	O	O	O	O	O	O
	2.75	O	O	O	O	O	O	O	O
	2.25	O	O	O	O	O	O	O	O
	1.75	O	S	S	C	S	S	O	
	1.25	O	O	O	O	O	O	O	
	0.75	O	O	O	O	O	O	O	
	0.25	O	O	O	O	O	O	P	

The input parameters were obtained from literature as far as possible (see table 1). In order to deal with uncertainty, we used a range of values for each parameter involved and grouped parameter values that have positive and negative effects on population viability. We labeled these groups 'pessimistic' and 'optimistic' respectively in table 1. This is a short-cut to making large numbers of simulations varying each uncertain parameter individually, as suggested by Akcakaya (2008). Demographic parameters were taken from four different sources (Clay & Clark 1985; Clark & Kroeker 1993), Smith & Jordan). These sources allow the calculation of seasonal recruitment and survival rates, based on mark-recapture estimates over multiple years. Dispersal parameters were estimated from data presented in Caley (1987) and Mallach (1971). The dispersal-distance function was fitted to their data by eye. Relative dispersal is assumed to be higher in juveniles than in adults and mostly takes place during fall and winter (see appendix 2, following Caley 1987). Estimates of capacity (K) have been estimated from Le Boulengé (1981), Doude van Troostwijk (1976) and Brooks & Dodge (1986). The estimate of maximum growth rate in the absence of density dependent effects (R_{max}) has no reference to a source. It is consistent with the preliminary results of a non linear regression analysis on capture data for the Netherlands (part one of this study), to which its values were calibrated. In our basic model simulations we assume that density dependence operates, affecting all stages and all vital rates. This is in line with findings by many authors (Errington 1954; Errington 1963; Clark & Kroeker 1993). The type of density dependence was assumed to be 'scramble competition'. Density dependence of this type refers to situations where population growth diminishes at high densities of animals due to worsening returns, i.e. all animals receive less resources. In order to test the model robustness

for this choice we also ran critical simulations assuming ‘contest competition’ or ‘no density dependence’.

Validation

Validation of the models has been done in a qualitative way, by comparing the patterns produced with published population trajectories in Parker & Maxwell (1984) and Errington (1954).

Analysis of the model and evaluation of harvesting strategies

Each simulation lasted 40 time steps and 100 runs. Forty time steps is the equivalent of ten years. Short to medium time horizons are appropriate when models are used to compare alternative management options (Akçakaya 2008). The number of runs was chosen for practical reasons; A hundred runs is a small number when in population studies, when confidence intervals need to be estimated with precision. It is however considered suitable for our aims. The model results are compared using the expected minimum abundance, a parameter used in Population Viability Analysis (PVA) (Akçakaya 2008). The expected minimum abundance is an index of propensity to decline. It can be used to compare results of two models: the area between two interval extinction risk⁴ curves is equal to the difference between the two expected minimum abundance estimates (McCarthy & Thompson 2001). Other relevant model output are population density and harvest results.

First we demonstrate the effect of harvesting in different seasons, since it is one of the basic assumptions that such effects are relevant. Over the whole metapopulation we simulated a harvest in a specific season at proportions of 10 and 25% of the numbers present, and compared the results in terms of population viability. Proportions of 10 and 25% were considered moderate and intensive respectively. Then we explored the effects of space and spatial scale, given different rates of dispersal. To do so we simulated harvest in one region of 21 adjacent cells, while the other 28 cells were left unharvested (see figure 1). We present the gradient in population density that arises in a transect across the model perpendicular to the boundary between harvested and unharvested cells. We also manipulated the proportion of populations in the metapopulation that were subjected to harvesting.

We then proceeded with the evaluation of alternative strategies defined in our introduction. These alternatives are:

- Year-round sustained effort → harvesting in all 49 cells (see figure 1)
- Space differentiated harvesting → harvesting only in five adjacent cells (see figure 1)
- Time differentiated harvesting → harvesting only in winter and spring

We ran simulations for each strategy at different proportions of harvesting. The year-round sustained effort strategy, at a proportion of 0% is of course equivalent to a no-harvesting scenario. We illustrate the effect of harvesting proportion in each strategy on: population density, total harvest, and final yearly harvest. The strategies are ranked according to their outcome in terms of resulting reduction in population viability and number of animals harvested. A reduction in population viability is the biological objective of the management. This biological objective should be weighed against other objectives, such as financial costs,

⁴ For the record, normally risk is the probability of an unwanted event, but in this case the event of extinction is not unwanted.

social constraints, and ethical or practical considerations (Akcakaya 2008). The number of animals harvested are a proximate for both financial costs and ethical considerations.

Table 1. The input parameters chosen to run the model comparisons. The following sources have been used : 1 Mallach (1971); 2 Caley (1987); 3 expert view DB; 4 Clay & Clark (1985); 5 Clark & Kroeker (1993); 6 Smith & Jordan (1976); 7 Clark (1994) ; 8 Le Boulengé (1981); 9 Doude van Troostwijk (1976); 10 Brooks & Dodge (1986); 11 c.f. part 1 this study (van Belle et al. 2009).

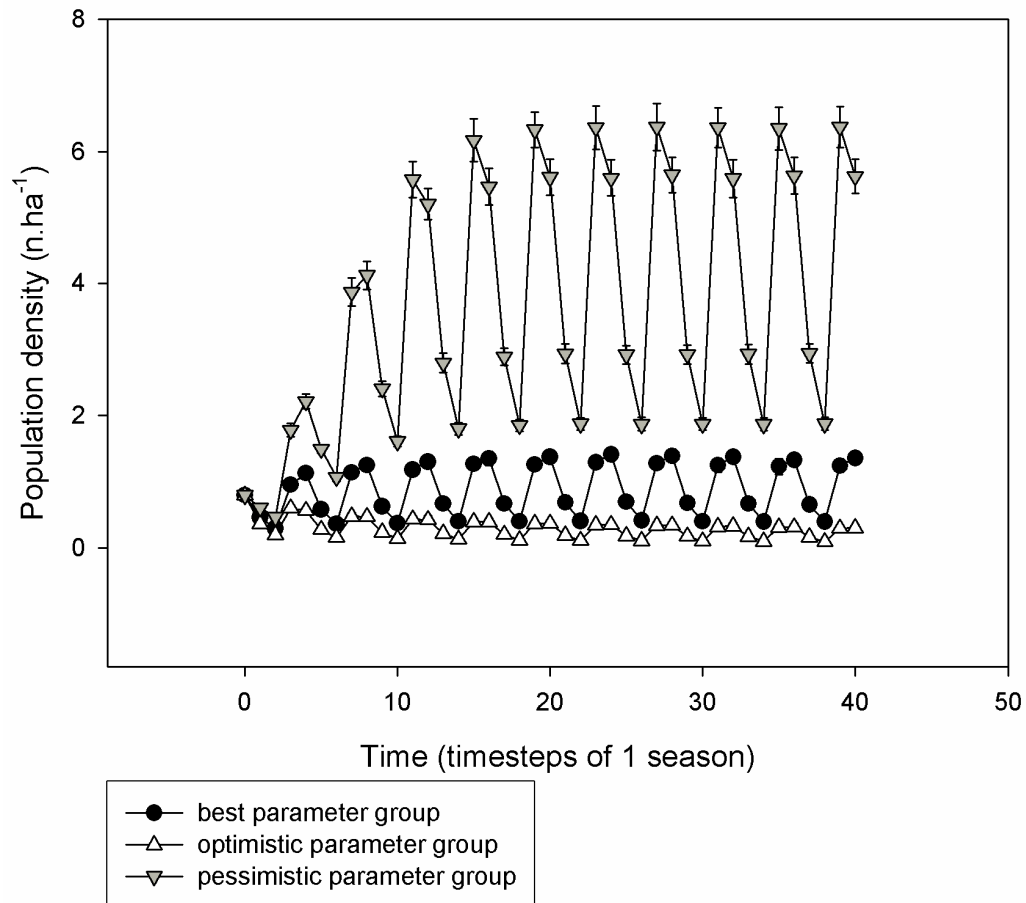
type of information	parameters	unit	best estimate			source best	source optimistic	source pessimistic
			best estimate	optimistic	pessimistic	best	optimistic	pessimistic
dispersal	a	-	1.00	0.9	0.5	1	2	3
dispersal	b	-	0.50	0.2	0.6	1	2	3
dispersal	c	-	0.40	0.4	0.4	1	2	3
dispersal	Dmax	km	15.00	5	30	1	2	3
survival	Ad-fall	proportion per 3 month	0.60	0.54	0.77	3	4	4
survival	Ad-wi	proportion per 3 month	0.60	0.54	0.77	3	4	4
survival	Ad-spri	proportion per 3 month	0.68	0.59	0.77	5	4	4
survival	Ad-su	proportion per 3 month	0.68	0.59	0.77	5	4	4
survival	Juv-fall	proportion per 3 month	0.60	0.53	0.77	3	5	4
survival	Juv-wi	proportion per 3 month	0.60	0.53	0.77	3	5	4
survival	Juv-su	proportion per 3 month	0.68	0.58	0.77	5	4	6
recruitment	Ad-spri	young / adult entering next stage	2.25	2	3	4	4	4
recruitment	Ad-su	young / adult entering next stage	2.60	2	3	4	4	4
pop growth rate	Rmax		1.30	1.2	1.4	11	3	3
Capacity	K	nr /km water edge	11	4	48	8	9	10

3.3. RESULTS

General model output

Without harvesting the metapopulation in our model quickly grows to a high level, with strong seasonal fluctuations and a seasonal maximum determined by K (see figure 2). Growth is generally positive in spring and summer, but negative in fall and winter. The range of uncertainty in the parameter values is such that the estimated average maximum levels differ very much between the optimistic and pessimistic parameter groups. The equilibrium situation is reached in approximately four years. When population densities are mentioned in the rest of the text, they refer to fall population densities. These are the peak numbers and relevant for our problem. They are also indicative for the average population over the year.

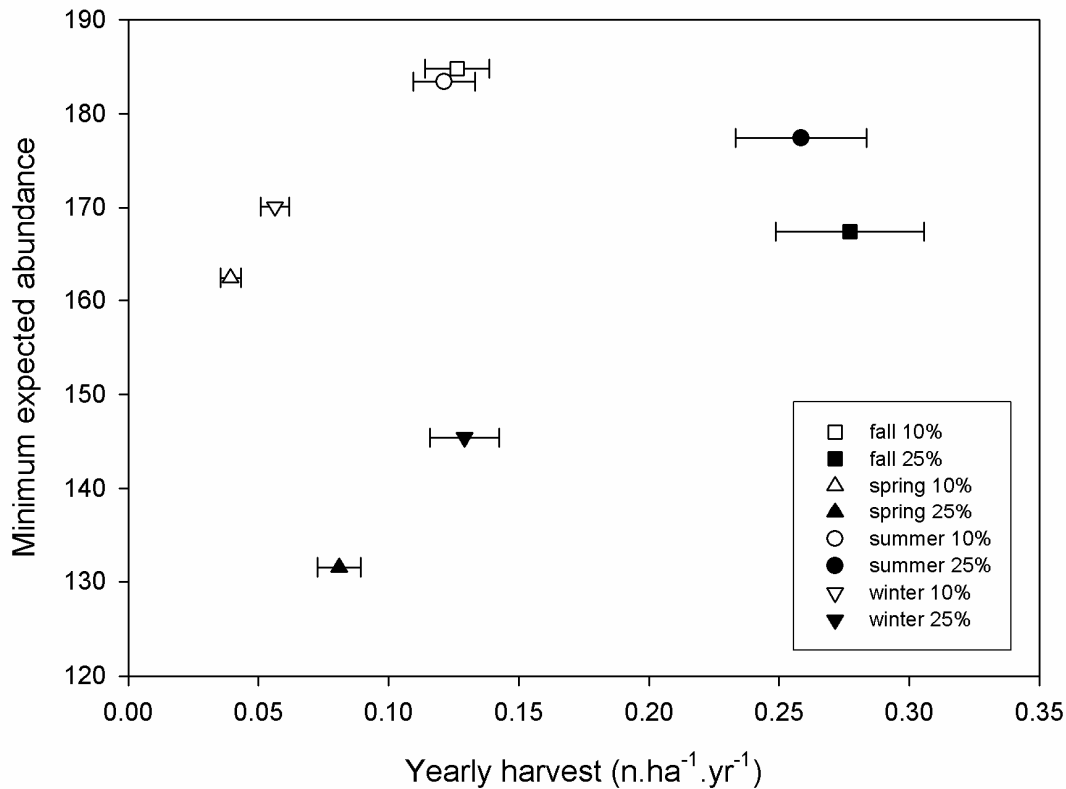
Fig 2. Metapopulation density trajectory of an unharvested population under three groups of parameters (best, optimist and pessimistic estimates). Error bars give standard deviations. The simulations refer to average Dutch habitat, with 100 m water edge/ ha.



Harvesting in different seasons

The model predicts a strong effect of harvesting in different seasons on population viability (see figure 3). Harvesting in the fall or summer (square and round symbols) has less effect on minimum expected abundance than harvesting the same percentage in winter or in spring (triangles). In addition to that, the number of animals harvested is lower when implementing harvest in these seasons. So, for a given number of animals killed, the predicted reduction in population viability is greater when harvesting in winter or spring.

Figure 3. The effect of season of harvesting and harvest proportion on Population Viability (expressed as Minimum Expected Abundance on an area of 625 ha). Horizontal error bars give standard errors.



Harvesting in space – scale effects

When dispersal is relevant and neighbouring cells are harvested, the predicted population density in an unharvested cell becomes reduced, since more animals depart than return (see figure 4A). Given our best estimates for dispersal (Mallach 1971), this effect is visible up to 1 km from the region of cells harvested year-round at 10% per time step. With these parameter settings, the population density changes quite abruptly at the boundary though. When dispersal rates are high, the gradient in population density becomes more gradual, and the scale over which effects can be observed increases.

Thus having considered scale from a linear point of view, we now turn to study the effects of relative amount of the metapopulation harvested (see figure 4B). If only a single (peripheral) cell is harvested, the fall population density in the central cell is not notably affected. However, when more than 5 out of 49 cells are harvested, the average density of the metapopulation declines (indirectly shown) and so does the density of the central population. When the proportion of harvested cells exceeds 0.8 the central cell is ‘buffered’ from harvested cells by only eight other unharvested cells. The average fall density now quickly declines with a further increase in proportion harvested. When the central population is the only one left unharvested, and surrounded by cells that are harvested at a proportion of 10% per time step, its density is only 56% of the density in the situation where it is exclusively surrounded by other unharvested cells.

Figure 4A. Effects of scale: The effect of dispersal and scale on fall population density in the final year in neighbouring cells with contrasting harvest proportion. The graph shows population density in sub-populations of the metapopulation along a transect from left to right. The right part of the metapopulation is harvested at a proportion of 10% per time step, while the left part is not. The proportion of animals that move per time step to neighbouring cells at a given distance is estimated from Mallach (1971; table 1, best estimates for dispersal). For the 'high dispersal' model run we arbitrarily chose parameters that result in higher dispersal than estimated by Mallach (1971, see table 1). Error bars give standard errors. All estimates refer to average Dutch habitat, with an average of 100 m water edge/ha.

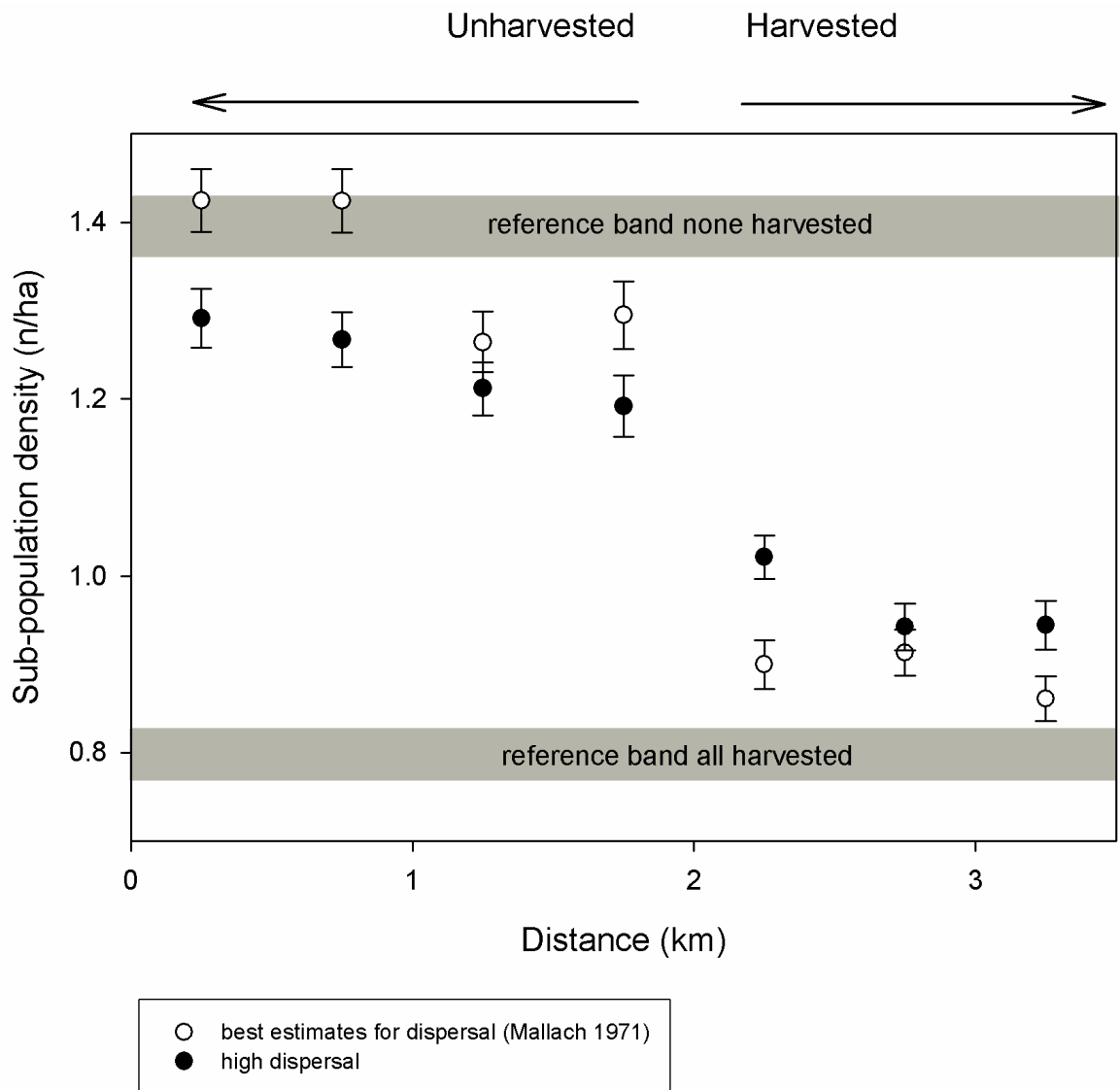
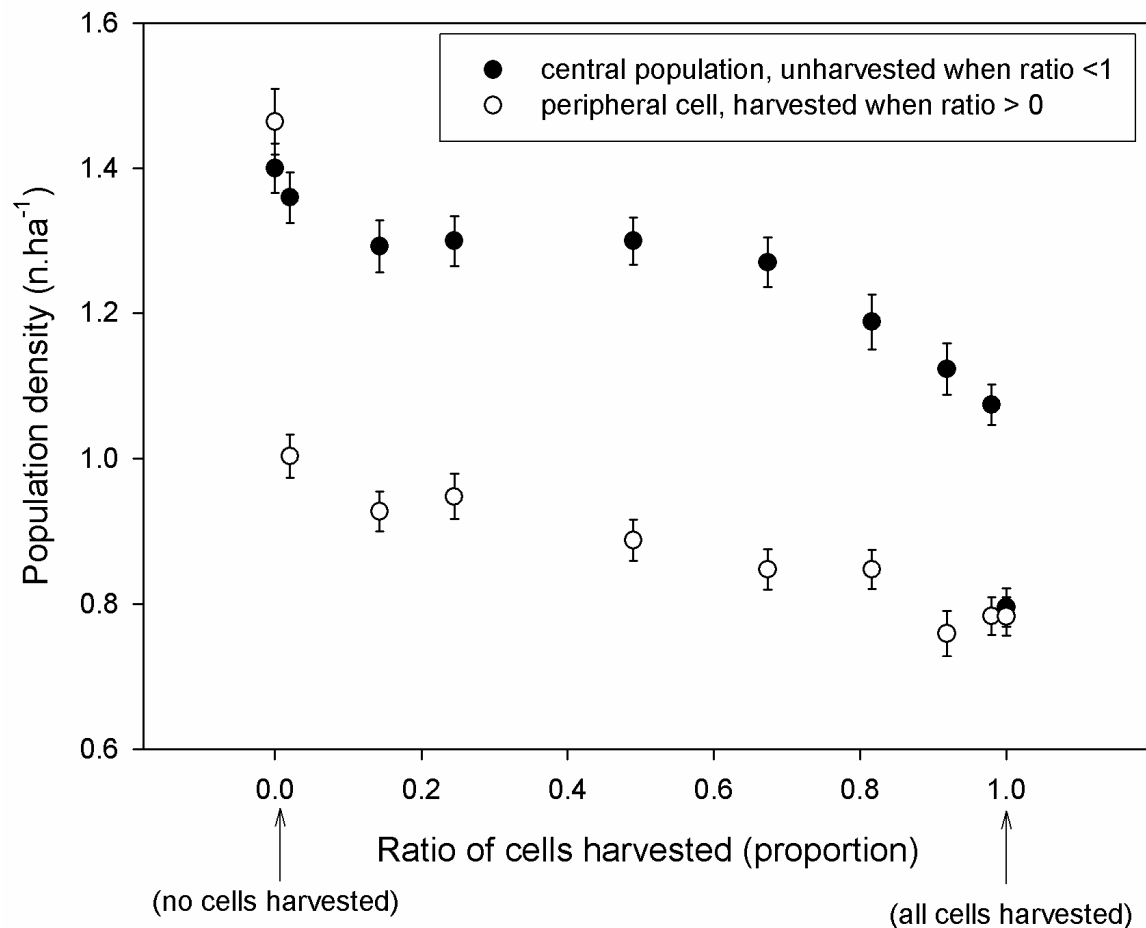


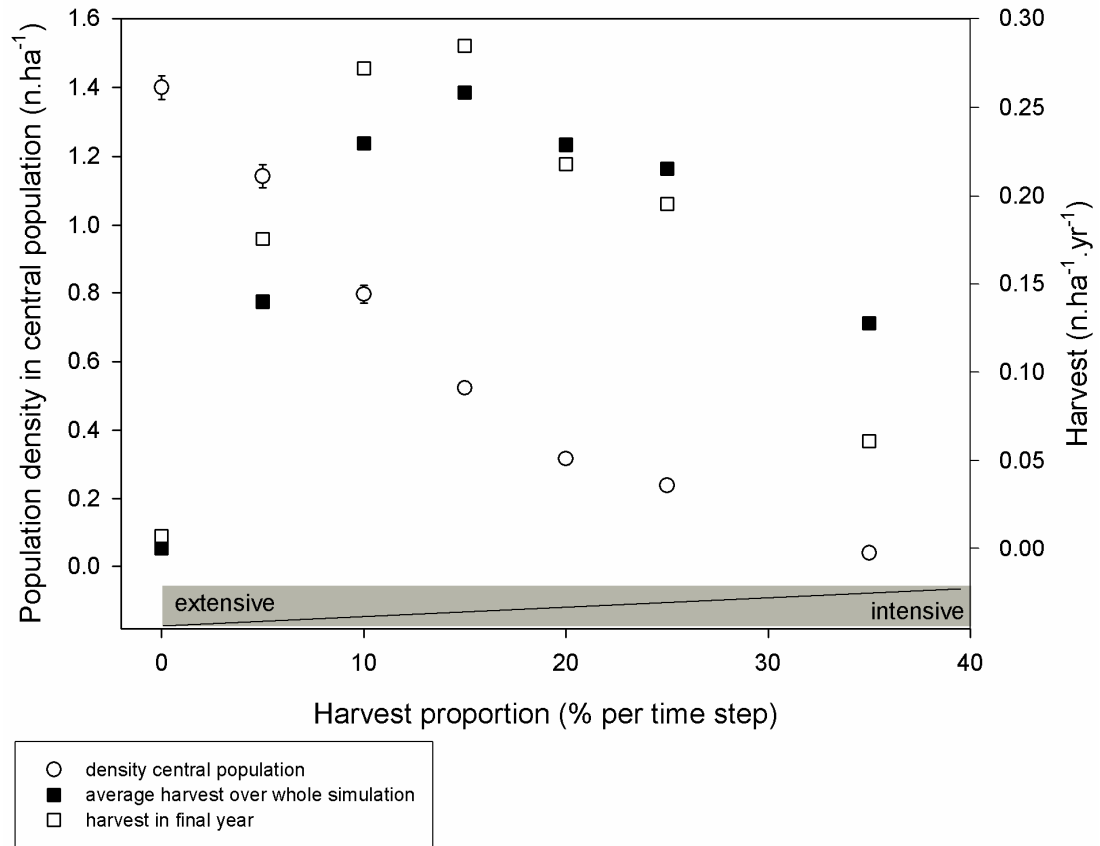
Figure 4B. Effects of scale: the fall population density in the final year of the central 'unharvested' population and the peripheral 'harvested' population with increasing proportion of cells (sub populations) harvested. Error bars give standard errors. All estimates refer to average Dutch habitat, with an average of 100 m water edge/ ha.



Year-round harvesting – effect of harvesting proportion

With an increase in harvest proportion, the average fall population density declines (see figure 5). The harvest is highest at intermediate intensity of harvesting. Above 15% harvesting per time step, the population is over-harvested from an exploitation point of view, given the parameters of growth and carrying capacity chosen in this model. For convenience we classify proportions of harvesting up to 15% as 'moderate' and proportions above that as 'intensive'. Note that the average harvest over the entire run (40 time steps) differs from the harvest in the final year, especially at high proportions of harvest. This difference is caused by the difference in initial and equilibrium abundance of Musk rats.

Figure 5. The effect of harvest proportion on fall population density in the final year, average yearly harvest and harvest in the final year under a year-round strategy. Error bars give standard errors. All estimates refer to average Dutch habitat, with an average of 100 m water edge/ha.



Alternative strategies – space or time differentiated

Figure 6 presents the resulting population density in the central population for the year-round plus the two alternative strategies defined in our introduction. The central population is a population of interest in each of the strategies, including the space differentiated one. Each strategy has impact on the population density, but the effect of harvest proportion is of overriding importance. Under time differentiated harvesting, the fall population density is a little or much higher than under year-round harvesting. This shows that it is not useless to harvest in summer and fall, although the effectiveness per animal was shown to be low for these seasons (see figure 3). Fall population density in the central population strongly correlates to metapopulation density and population viability. Under space differentiated harvesting the population in the central cell is also reduced, but not as much as with year-round harvesting at the same intensity (figure 6). For the space differentiated strategy it is useful to examine muskrat density in the metapopulation as well. This is represented in figure 7. Where high harvest proportions under the year-round strategy result in very low population densities both in the central and the metapopulation, this is not the case in the space differentiated strategy. The metapopulation is predicted to have a high population density, close to what would be achieved under no harvesting.

Figure 6. Effect of harvest proportion on the fall population abundance in the final year in the central population (see figure 1) for four different strategies of harvesting. Error bars give standard errors. All estimates refer to average Dutch habitat, with an average of 100 m water edge/ ha.

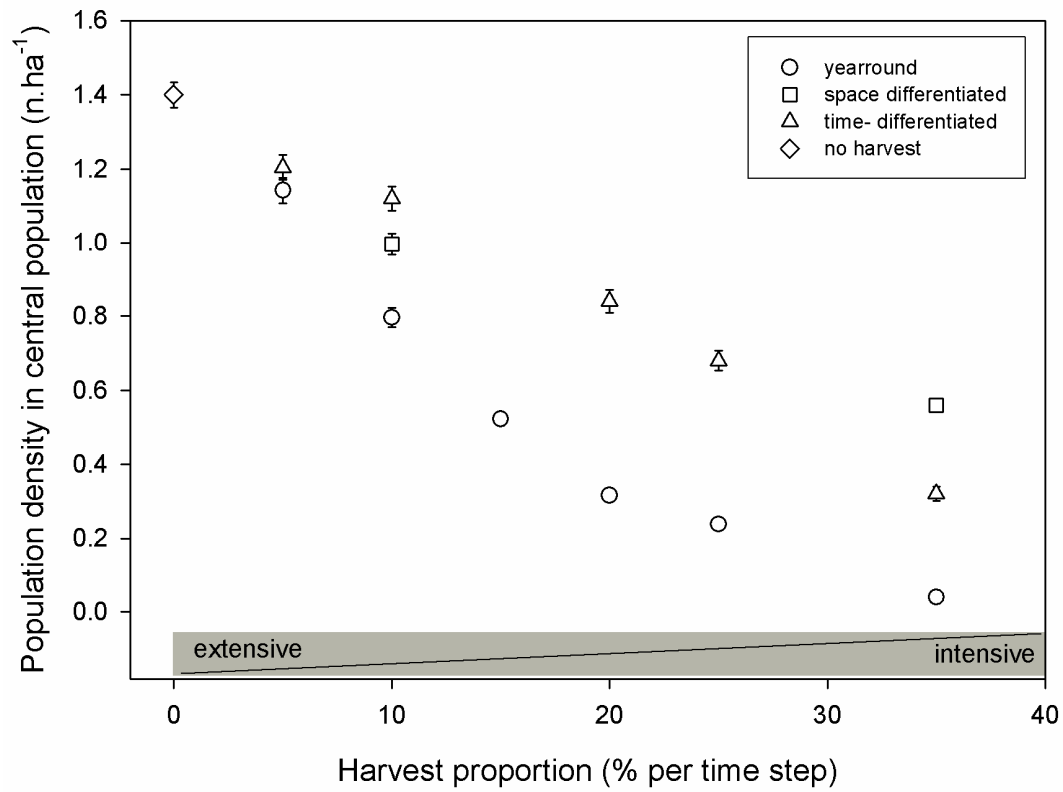
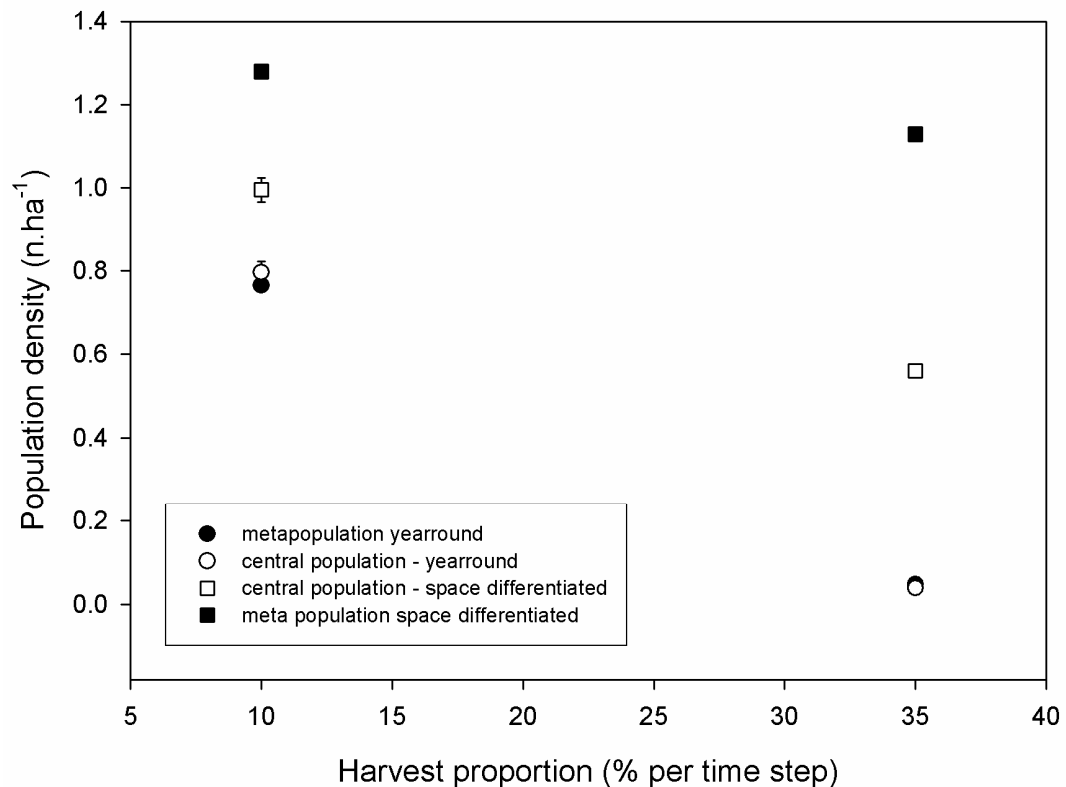


Figure 7. Effect of harvest proportions on the fall population density in the central population and the metapopulation in the final year, for the space differentiated (squares) and the year-round strategy (circles). In the year-round strategy harvesting takes place in the entire metapopulation (all 49 cells), whereas under space differentiated harvesting, only in five adjacent cells is harvested (see figure 1)



Evaluation of strategies

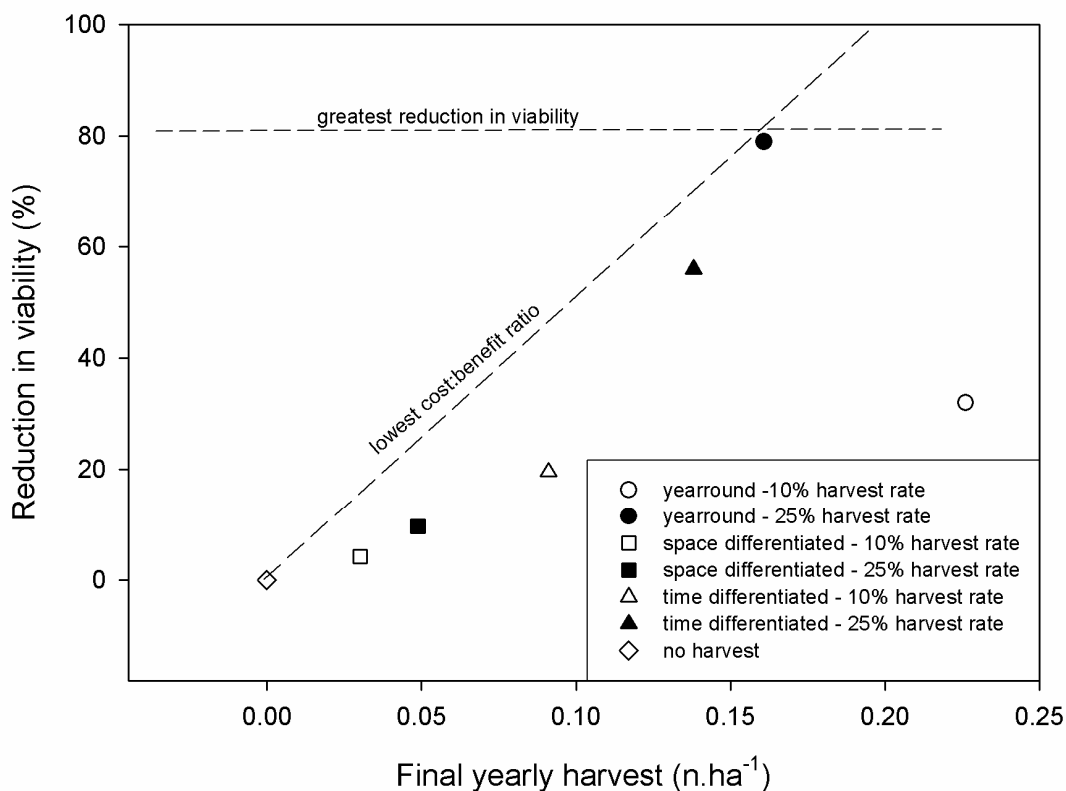
Figure 8 allows us to rank the major alternative strategies on the basis of 1) our biological objective, the predicted reduction in population viability and 2) an approximation of the 'costs' associated to each strategy, the final yearly harvest. The graph allows us to jointly consider these two criteria (Akçakaya 2008). Note that for the space differentiated scenario one also has to consider the viability of the population in the area where harvesting takes place. We need a selection criterion to be able to properly select the most appropriate alternative. These selection criteria can be simple, e.g. lowest viability or lowest cost. But one could also include constraints in the consideration, which can be drawn into the graph as horizontal or vertical lines. Finally one can use the cost:benefit ratio as a selection criterion, while satisfying either the cost or the viability constraint. This is matter of public debate, but we will elaborate upon it in the discussion section (below) to some extent.

As we deduced already from figure 6, the strategy of year-round harvesting is predicted to result in the greatest reduction in average fall population density and thus in population viability (figure 8). Now, we have concluded that harvest proportion has such an overriding effect we feel obliged to represent each strategy for intermediate proportions of harvesting and for high proportions of harvesting. Of course these are only two out of a range of possibilities. With increasing harvest proportions the viability is further reduced in each

strategy. For the year-round strategy, so is the final yearly harvest (see figure 5 and figure 8, and compare intermediate to high harvest intensity year-round). But in the space differentiated as well as in the time differentiated strategy, the final yearly harvest increases with increasing the harvest proportion to 25%. This can be explained from the fact that under these strategies at these harvest proportions, the meta population is viable and productive.

The year-round strategy at high harvest intensity (25%) leads to the greatest reduction in viability. If we agree that the number of animals harvested is a good approximation of 'costs' from an ethical point of view, the year-round strategy at high harvest intensity also has the lowest cost:benefit ratio. This is indicated by the line that connect this point to the origin (all other points lie below this line). Note that the year-round strategy at intermediate harvest intensity (10%), results in the lowest cost: benefit ratio, in comparison to the other alternatives! To use financial costs as a criterion, one has to assume a relation between the financial costs of each strategy and the amount of animals harvested. This is a very critical relation, that will be discussed below.

Figure 8. Ranking of scenarios on the basis of population viability (% reduction in minimum expected abundance relative to the unharvested situation) and 'costs' in terms of number of animals harvested. Time differentiated harvesting refers to harvesting in winter and spring only. From the strategies plotted, the year-round strategy at high harvest proportion has the lowest 'cost:benefit' ratio ('number of animals killed': 'reduction in viability') as indicated by the line that connects this point to the origin. It also yields the greatest reduction in viability.



Robustness

The ranking of alternative strategies is robust to different assumptions of density dependence (see table 2). The ranking also does not change when pessimistic or optimistic input parameters are used in the model. However, when we compare the difference between time-differentiated harvesting and year-round harvesting for the pessimistic parameter group, we see that the difference in effect upon population viability has disappeared. This is caused by the high value of maximum growth rate (R_{max}) assumed. The strength of density dependence is such with this value of maximum growth rate that losses during summer and fall have become irrelevant.

Table 2. The reduction in population viability for the different scenarios. Each scenario, except the no-harvest strategy, is represented twice at intermediate (10%) and at high (25%) proportion of harvest. The table is sorted on reduction in viability.

assumption density dependence scenario name/parametergroup	harvest proportion	scramble			contest	no density dependence
		best	optimistic	pessimistic	best	best
Year-round sustained effort	25	79%	87%	49%	80%	97%
Time differentiated culling	25	56%	64%	32%	58%	84%
Year-round sustained effort	10	32%	42%	16%	33%	60%
Time differentiated culling	10	20%	23%	16%	21%	21%
Space differentiated culling	25	10%	13%	8%	9%	9%
Space differentiated culling	10	4%	6%	3%	5%	3%
No harvest	0	0%	0%	0%	0%	0%

3.4. DISCUSSION

General

Spatially explicit models are important tools for investigating scale-related questions in population ecology (Dunning *et al.* 1995). Our paper is an example of the application of such a model in the context of pest management. For the case of the muskrat, a lot of information is available (Errington 1963; Perry, Jr. 1982; Boutin & Birkenholz 1987; Heidecke & Seide 1990), and the model provides us with a framework to incorporate this information in a transparent way. Our objective was not to precisely predict population trajectories or abundances and we strongly emphasize that the model results –as with any model– need be interpreted with substantial caution. Nonetheless, as a tool to think quantitatively, to specifically formulate hypotheses and research questions, and above all as a means to communicate effectively, quantitative models are indispensable. The model presented here conforms to these objectives.

Robustness of results

All assumptions rank the management options in a similar order, in terms of population viability. In that sense our model is robust. But this does not mean that all other model output, for each of these runs with different assumptions than our best estimates, is credible. For example, under the assumption of no density dependence, the metapopulation size keeps increasing at an exponential rate and so does the yearly harvest. This pattern of unchecked population growth has not yet been observed in any other vertebrate species than man (Allee *et al.* 1949). The evidence that density dependent mechanisms affect the population dynamics of muskrats is strong (Errington 1954; Simpson & Boutin 1989; Clark & Kroeker 1993; Erb *et al.* 2001). Also the development of an unharvested population under pessimistic parameter estimates is questionable. As can be seen in figure 2 (trajectory of the pessimistic

parameter group), the population growth in spring is such that already in summer the population starts to decline due to density dependence. We believe this is not a very likely phenomenon (Errington 1963), and consider it an argument to believe that Maximum growth rate (R_{max}) should not be higher than the value chosen under this assumption.

Comparisons with field examples - validity of this model

In a quantitative way the model requires validation, but in a qualitative way, the model provides realistic results. Population trajectories in literature show great seasonal fluctuations (Errington 1954; Clark & Kroeker 1993) and so does our model. In the absence of harvest by man the densities may become very high, but they are bounded by a maximum (Errington 1954; Clark & Kroeker 1993; Danell 1996). This maximum may strongly vary between habitat and years, by orders of magnitude. Such great variation in K was not implemented in our model, and in that sense our results should be regarded idealised. Generally, population models predict that harvested populations have lower average densities than unharvested ones (Boyce *et al.* 1999). Our output is in line with that finding, but for muskrats no rigorous field studies are at hand to support it. Except maybe for Errington's work on fur refuges in Iowa. He (Errington 1963) states that within the refuges densities are generally higher than outside. Parker & Maxwell (1984) report on an experiment with controlled harvesting in different seasons. Their results, in line with our predictions, show that combined harvesting in spring and autumn leads to stronger effects upon the population than harvesting in either autumn or spring alone. They were not able to detect significant differences between harvesting in either autumn or spring.

In terms of scale effects, all authors agree that muskrats are very site faithful. It is mostly juveniles that disperse and settle away from their natal area, but the great majority settles within a few hundreds of meters (Aldous 1947; Mallach 1971; Caley 1987; Adelberg 2008). In his experiments with fur refuges, Errington (1963) found that animals are effectively 'sucked-out' of these refuges up to 200 m from the border at maximum. Dutch and Flemish professional trappers, however, state that catch results may be considerably enhanced by influxes of animals from neighbouring areas at several kilometres distance, that presumably have higher muskrat densities (pers. comm. N. Bosma & P. Thomas). As an example, 36% of total Muskrat harvest in Flanders originates from a 5 km strip from the border with Wallonië and the Netherlands, while only 5% of the time is spent in this zone (pers. comm. M. Van der Weeën).

Reported harvest proportions vary between 50 and 90% of the fall population (Smith *et al.* 1981; Parker & Maxwell 1984; Clay & Clark 1985). Some of these proportions are suspect because the underlying estimate of the population suffers from difficulties (Boutin & Birkenholz 1987). Parker & Maxwell (1984) harvested about 60% either in autumn or spring, without an obvious decline in population or harvest. Harvesting at those proportions in both seasons caused the population to decline. 74% in autumn is suggested to be the optimal sustained yield according to a model by Smith *et al.* (1981). Most of these values can be compared directly to the proportions reported here for the fall, because the literature estimates often refer to animals that were harvested during the fall trapping season. Our model suggests only a moderate decline in population viability relative to an unharvested situation, at an harvest proportion of 25% in fall alone (see figure 3). A year-round harvest at 35% per time step results in a strong decline in our model. Over fall and winter alone, this already corresponds to a compounded harvest of 56% of the fall population. These two observations are not inconsistent with the above mentioned proportions in literature. For the other seasons the comparison is problematic, if only because in this study the proportions

refer to one time step rather than a full year, and the animals harvested in spring and summer are to some extent born in the year following the fall that we should refer to.

Application to the Dutch and Flemish situation

The current Dutch strategy is, as mentioned, a year-round sustained effort. Catches are obtained using a combination of so-called 'active' and 'passive' trapping. Active trapping refers to placement of trapping means after searching for signs of muskrats. Often these means are spring traps. Passive trapping refers to the use of drowning cages and fykes, irrespective of the presence of sign.

There has been quite some variation in harvest and effort, between different regions within the country over the past 20 years (part 1 of this study). In one province 3 hours were invested per km of water edge in 2007, while in others this was only 1,5 hours (Wetterskip Fryslan 2008). Catch rates, indicative of population size present, also strongly differ between provinces and hourly blocks (25 km²) within a given province. Yearly catch rates vary from 0 to 25 catches per hour (mean 0.5, \pm 0.7 s.d, n = 34074 hourly blocks). On average, 8 ± 21 animals are caught per km² or 1.1 ± 4.8 animals.km⁻¹ of shorelength. Some of this variation is to be explained from differences in organisation and management, other variation is likely attributable to muskrat habitat, muskrat population density and accessibility of the terrain. In general, the current situation in the Netherlands resembles our model strategy 4, an intensive management at high harvest proportion and consequently low population sizes. At least that is what the management aims at. But there are areas where harvest proportion actually appears to be intermediate, rather than high (part one of this study). Our judgment of this variation hinges upon the practical feasibility of increasing harvest proportions in areas where it appears to be too low. Is it due to a policy decision, a lack of resources allocated to muskrat management or an inefficient organisation? Or is it impossible to increase harvest proportion at reasonable cost due to terrain conditions and particular characteristics of the muskrat population present?

In our view the answer to the latter question is no. We believe it is possible to increase harvest proportion everywhere in the Netherlands to such a level that populations decline to publicly agreed low levels, without an exceptional rise in costs at the medium or long term. This belief is supported by experience from Dutch and Flemish professional trappers (H. Post pers. meded.), and by data series of effort and catches in the Netherlands for different provinces and habitat types (part 1 of this study). Current labour investment for muskrat management in Flanders (Belgium) appears not to be significantly higher per unit area than that for the Netherlands (12 man hours /km² in Flanders versus 14 ± 2.1 s.e. man hours /km² (n = 12 provinces) in the Netherlands)⁵, but catch history indicates that muskrat densities in Flanders are probably much lower than in the Netherlands. In Flanders, the muskrat management has strongly intensified over the past fifteen years. The only reliable data have been collected as of the year 2000, when more than 39.000 animals were harvested by the Ministerial agency, the Vlaamse Milieu Maatschappij (VMM), along 2866 kilometer of major waterways. Other agencies, private parties and local council were also campaigning against Muskrats at that time, killing an unrecorded amount of animals. By the year 2008 the VMM was the sole responsible party harvesting Muskrats. The catches had been reduced

⁵ To make a more precise comparison, one should compare Flanders to Dutch provinces with equivalent muskrat habitat, but such information was not available for this study. It appears, for example, that the amount of shorelength has been measured using different criteria in Flanders than it has been in the Netherlands. There is no province in the Netherlands that has a lower estimated value for shorelength than Flanders, which is suspect. Shorelength is not an objective measure, but in practice it is commonly used. For that reason we use it in this document occasionally.

over that period, while the area searched had increased dramatically. Currently, the managed populations are presumably low in Flanders. All the effort, which is still year-round and intensive, yielded 5300 animals in 2008, which corresponds to $0.39 \text{ animals.km}^{-1}$ or $1.86 \text{ animals.km}^{-2}$. There are no claims of damage and more or less independent checks of population density by controlling teams of trappers also point at low densities. Interestingly, a large proportion of the catches is made in 5 km buffer zones with the boundaries of Flanders, as was already mentioned above! So, the current situation in Flanders is probably a better representative of our model strategy 4, intensive management at high harvest proportions, than the Dutch situation.

Management alternatives

In deciding upon the most promising alternative strategy there are other arguments as well, that need to be considered apart from the harvest, effort, population viability and average population size (given in figure 6 and 8). The other arguments are the practical feasibility of a strategy, the damage level that is publicly acceptable and the effects upon other natural values.

Practical feasibility and damage

Obviously, the year-round strategy is feasible, as it is practised already. The Flemish example illustrates that an even more intensive management is feasible. It is unclear, however, to what extent harvest proportion can be further increased before yearly financial costs become an inhibiting factor. There shall be an optimal proportion of harvesting, determined by the relation between yearly financial costs on the one hand and harvest proportion or target average population size on the other. The target population size, in turn, depends on the relation between average population size and damage, in association with the publicly acceptable level of damage for a particular landscape or province. These aspects are identified as the major gaps in knowledge that hamper proper policy making at this moment.

The space differentiated strategy is practically feasible. When implemented as presented above, with a low surface to edge ratio, it suffers disproportionately from immigrating animals. However, if implemented on a much larger scale, e.g. multiple hourly blocks or whole provinces, it might be promising. In that case we predict average high population levels in the unharvested areas, and a need for extra harvest effort in a strip of several kilometres along the border with the unharvested region. In fact, this is what has happened around the Oostvaardersplassen over the years 2006-2009 (Bos & Tuenter 2007). It is poorly known what damage will result from higher population levels outside natural areas and what the publicly acceptable level of damage is; Muskrats are diggers. When travelling, they dig small burrows to sleep for a single night. Established burrows are sometimes used for decades by successive generations and elaborated continuously. Muskrats may consume many agricultural crops and interfere with fishing nets. In areas with presumed high densities there usually are claims of economic damage or even occasional personal accidents caused by muskrats. Although this information is not properly documented, all evidence suggests that damage will increase with higher muskrat density. For this reason, it is more advisable to study this relationship between damage and population size under controlled circumstances, before experimenting with space differentiated harvesting or not harvesting over large areas.

The time differentiated strategy is unfavourable in terms of cost:benefit ratio' in comparison to the year-round strategy under the harvest proportions studied. This is because, under these proportions, the metapopulation is able to recover during the no-harvest seasons. But the notion is important, that harvesting animals in winter and spring is predicted to affect population viability more per animal harvested, than harvesting in summer and fall. It may be applied in practice, for example in planning of holidays. Or in the timing of hiring

unskilled labour to support the professional trappers, yielding a 'mixed' strategy. Practically, it is infeasible for any organisation to maintain a high quality staff (and trapping requires skill) for parts of the year only. Besides, all capital investments will be underused under a pure time differentiated strategy. It is either an expensive or an infeasible strategy to embark on in its pure form.

Effect upon natural values

In practice, the recommended techniques to capture animals change with population size of muskrats. Trapping in drowning cages and fykes is effective at very high to moderate population sizes. These techniques belong to the 'passive' class of techniques. 'Active' trapping refers to the use of spring traps, in combination with an intensive search effort to localize animals and direct the placement of traps. Active trapping is more effective at low population levels (Barends 2002). The use of passive means requires a lot of time in the field inspecting and transporting the materials, and leads to more disturbance of other fauna than active techniques. In addition, active trapping does not require the blockage of ditches with fykes, that function as ecological barriers to other species. Live or dead by-catches occur inevitably during trapping, but the risk of killing animals other than muskrats is suggested to be lower with active than with passive means (Paul Thomas pers comm.). Harvest strategies that lead to lower population levels and lower yearly catches, and that use active means more than passive means, thus have lower impact on other natural values (van Vliet 2008).

So, the answer to the ultimate question behind our study is that it is locally possible to increase harvest proportions of muskrats in the Netherlands, and that doing this year-round will be the most effective way to keep muskrats at low population size. Relative to harvesting at intermediate harvest proportions, this leads to less animal killing, and lower impact on other natural values. It might even be cheaper. It is however worthwhile to consider whether the policy aim (in terms of population size and acceptable level of damage) should be equal across the Netherlands.

Further research

The model presented here requires validation. In the ideal situation, this would imply a replicated field test of each of the strategies studied, at different proportions of harvest, and in different types of landscape. However, this would imply a predicted build up of muskrat populations in several of the experimental sites with associated safety risk, financial costs, and enhanced animal killing at the end of the experiment to bring the populations down to target level. This is in strong contrast to given political, financial and ethical constraints, while the chances that it may lead to a more favourable strategy are slim. We therefore suggest the Dutch policymakers to collect the necessary field information to improve only part of the model.

We advise to continue the current management, and to test our hypothesis that intensifying harvest will lead to lower numbers of animals killed in the medium term and will be more cost-effective than more extensive harvest proportions. In the experiment harvest proportions need to be manipulated in a consistent way, and maintained for a number of years. We strongly urge to properly assess developments in population density during the experiment, to monitor vital rates and to quantify dispersal. It is possible after each year of the experiment to improve upon the models available using the data that result from the field trials. Such an iterative process of initial data gathering, model building, sensitivity analysis, identification of important parameters, further fieldwork, and model improvement is one of the most productive use of population viability analysis (Akçakaya 2008).

3.5. CONCLUSIONS

Lack of data

There are many estimates available for input parameters in the model, and the variation in each of them is very wide. It is unclear what the values (and the inherent variation) are for different habitats in the Dutch situation. This is one of the reasons that precise estimates of population trajectories cannot be made. The lack of field data for the Netherlands warrant further field study.

Harvest proportion

Harvesting at intermediate proportions results in enhanced numbers of animals killed in comparison to not harvesting or intensive harvesting.

Seasonal harvesting

For a given number of animals killed, the predicted reduction in population viability is greater for harvesting in winter or spring than for harvesting in summer or fall.

In spite of this, it is not useless to harvest in summer and fall, when the objective is to minimize the population. Under time differentiated harvesting, the fall population density is higher than under year-round harvesting. It is theoretically possible to find parameter combinations under which time-differentiated harvesting performs equal or better than year-round harvesting: at high values of maximum growth rate (R_{max}), the strength of density dependence is such that losses during summer and fall have become irrelevant.

The time differentiated strategy is unfavourable in comparison to a year-round strategy under the harvest proportions studied. Practically, it is an expensive or otherwise infeasible strategy to implement in a pure form.

Space differentiated harvesting

The final population level of an unharvested population is lower when neighbouring cells are harvested. Given our best estimates for dispersal and a harvest proportion of 10% per time step, the effect of harvesting neighbouring cells is clearly detectable at distances in the order of 1 km. Higher dispersal and higher harvest proportions will result in larger effect distances. When a small subpopulation (area 25ha) is unharvested, and surrounding cells are harvested at 10% per time step, its density is only 56% of the density in the situation where it is exclusively surrounded by other unharvested cells.

Under space differentiated harvesting the population in the harvested cells is reduced to a lesser degree than under year-round harvesting at the same intensity. And the metapopulation as a whole is predicted to have a high population density, close to what would be achieved under no harvesting at all. The space differentiated strategy is practically feasible, only over large scales, and as long as the damage that results from high population densities in unharvested areas is below the publicly acceptable level.

Most promising management alternative for the Dutch situation

We believe it is possible to increase harvest proportion everywhere in the Netherlands to such a level that populations decline to publicly agreed low levels, without an exceptional rise in costs at the medium or long term. Within the Netherlands and in Flanders case studies can be found to support that statement.

The answer to the ultimate question behind our study is thus that year-round harvesting at intensive harvest proportion will be the most effective way to keep muskrats at low

population size. Relative to harvesting at intermediate harvest proportions this leads to less animal killing, and lower impact on other natural values. It might even be cheaper. In some parts of the Netherlands this situation has been reached, in other the harvest proportions can further be increased. It is worthwhile to consider whether the policy aim (in terms of population size and acceptable level of damage) should be equal across the Netherlands. If not, then the space differentiated strategy can regionally be applied.

Further research

For decision making we need biological information and knowledge that is not directly biological. We need insight in the costs of harvesting at different proportions for different seasons, landscapes and population densities. And we need to establish the relationship between population density on the one hand and economical damage or safety-risk on the other hand. A final constraint that needs to be quantified is the publicly acceptable level of damage per region of interest. These aspects are identified as the major gaps in knowledge that hamper proper policy making at this moment.

It is more advisable to study the relationship between damage and population size under controlled circumstances, before experimenting with space differentiated harvesting or not harvesting over large areas.

We advise to continue the current management, and to test our hypothesis that intensifying harvest will lead to lower numbers of animals killed in the medium term and will be more cost-effective than more extensive harvest proportions. In the experiment harvest proportions need to be manipulated in a consistent way

4. SYNTHESE

In de voorgaande twee kerndelen van deze rapportage (hoofdstukken 2 en 3) is uitgewerkt hoe we door een statistische analyse van de vangstgegevens en een simulatiestudie tot onze bevindingen zijn gekomen. Hieronder vatten we ze samen en komen we tot overkoepelende conclusies en aanbevelingen, gekoppeld aan de doelen uit de inleiding.

4.1. STATISTISCHE ANALYSE HUIDIGE VANGSTEN

De statistische analyse is uitgevoerd om de reeds bestaande gegevens uit het vangst-registratiesysteem van de muskusrattenbestrijding te gebruiken voor het schatten van depopulatieomvang. In veel van de voorgaande studies is gebleken dat er geen inzicht is in de omvang van de populaties in de verschillende delen van Nederland. Dat maakt het moeilijk om de effectiviteit van de bestrijding te beoordelen, of om te begrijpen hoe schade, of veiligheidsrisico's, samenhangen met het aantal Muskusratten.

Ook voor het opzetten van veldproeven en voor het beleid ten aanzien van bestrijding is het nodig om de werkelijke aantallen Muskusratten te kennen, en wat de variatie daarin is. Tot op heden werd de lokale 'besmettingsgraad' of, in betere woorden, de omvang van het muskusrattenprobleem, beoordeeld aan de hand van het aantal vangsten per uur of per km oeverlengte. Dat is weliswaar een algemeen aanvaarde index van de populatieomvang, maar is om diverse redenen problematisch. De belangrijkste reden is dat de relatie tussen deze indexen en populatieomvang niet eenduidig is: specifieke waarden kunnen passen bij meerdere populatieniveaus.

Onze veronderstelling was dat we aan de hand van de reeks van vangsten en geïnvesteerde uren per eenheid oppervlak (of per km watergang), een reconstructie zouden kunnen maken van de populatieomvang in het verleden. Dat is ook gelukt, maar de betrouwbaarheid van die reconstructies kan in de toekomst nog sterk verbeterd worden door beter gebruik te maken van alle geregistreerde informatie.

Reconstructie populatieomvang

Er wordt verondersteld dat de jaarlijkse groei van de Muskusrattenpopulatie evenredig is met het aantal dieren dat zich kan voortplanten (exponentiële groei). Als er weinig dieren zijn zullen er minder jongen geboren worden dan als er veel zijn. Bij hoge dichtheden kunnen processen optreden waardoor de natuurlijke populatiegroei wordt geremd (dichtheidsafhankelijkheid gemodelleerd met logistische groei). Er komt gebrek aan ruimte, aan voedsel, predatie wordt belangrijker, of er treden meer ziektes op. Dit zijn basale biologische processen, die ook bij Muskusratten zijn aangetoond. Verder veronderstellen we dat de vangstnelheid gerelateerd is aan de populatieomvang, hetzij evenredig, hetzij volgens de wet van de verminderde meeropbrengst.

We gaan ervan uit dat de populatie aan het eind van elk jaar gelijk is aan de populatieomvang in het vorige jaar, plus de natuurlijke populatiegroei, minus de vangsten. Op basis van deze basale biologische processen proberen we de jaarlijkse populatieniveaus te reconstrueren. Als we de processen in wiskundige formules vatten, kunnen we de nog onbekende parameters van die formules schatten aan de hand van de beschikbare datareeksen. Die datareeksen zijn

21 jaar lang, en hebben dus 21 datapunten. Afhankelijk van de formules die we gebruiken moeten we daaruit drie tot vijf parameters schatten. Een simpele set van formules combineert bijvoorbeeld exponentiële groei met een vangstsnelheid die evenredig is aan de populatieomvang. Bij die combinatie moeten we drie parameters schatten. De ingewikkeldste combinatie is die van dichtheidsafhankelijke groei met een afnemende vangstsnelheid.

We hebben vijf sets van formules uitgewerkt die toepasbaar zouden kunnen zijn op de jaarlijkse data uit het vangstregistratie systeem. Iedere set noemen we een 'model'. Het eerste model is het simpelste, omdat het de minste parameters heeft. Dat is het 'nulmodel'. Het vijfde heeft de meeste parameters en is het meest complex. Er worden verscheidene aannames expliciet gemaakt in paragraaf 2.2.2.

Beperking van de gegevens

We hebben slechts een deel van de data uit het vangstregistratie systeem benut, omdat het primaire doel was te kunnen beoordelen of dit type analyse zinvol is, gegeven de kwaliteit van de beschikbare gegevens. We hebben ons beperkt tot gegevens op jaarbasis voor een selectie van uurhokken in Nederland. Deze uurhokken zijn random geselecteerd. Per bodemtype zijn er 30 ter beoordeling aan de regionale coördinatoren van de muskusrattenbestrijding voorgelegd. Op basis van hun advies zijn er 20 uurhokken afgevallen, omdat er duidelijke redenen waren waarom ze voor deze analyse minder geschikt zouden zijn. De belangrijkste redenen waren a) dat immigratie een grote rol speelt in het betreffende uurhok en dat immigratie veel groter werd geacht dan de emigratie en b) dat er aanwijzingen zijn dat de gegevensinvoer gebrekkig is geweest gedurende een deel van de reeks. In totaal zijn gegevens van honderd uurhokken gebruikt.

Aanpassen modellen

De modellen zijn aangepast door allerlei combinaties van parameters op een slimme manier uit te proberen (iteratief modelleren). De best passende parameterwaarden werden vastgelegd. Voor 50% van de uurhokken was de uitkomst van de optimalisatie niet bruikbaar. Voor een deel kwam dit omdat de geformuleerde modellen niet goed passen, voor een ander deel omdat voor sommige uurhokken de best passende parameterwaarden biologisch niet relevant zijn. Denk dan bijvoorbeeld aan waarden voor natuurlijke populatiegroei die zó extreem hoog zijn, dat ze niet met de literatuur of de praktijk te rijmen zijn. Het op één na simpelste model leverde parameterwaarden die biologisch relevant lijken voor 48 atlasblokken. Bij dit model speelt dichtheidsafhankelijkheid geen rol, en is de vangstsnelheid simpelweg evenredig met populatie omvang. Een model met dichtheidsafhankelijkheid paste 27 keer op een biologisch zinvolle manier, en was in 17 gevallen significant beter dan het model zónder dichtheidsafhankelijkheid.

De vierde modelvariant, waarbij de vangstsnelheid niet-lineair met populatieomvang samenhangt, leverde wat ons betreft te veel biologisch niet-relevante uitkomsten op om verder aandacht aan te besteden. Tijdens de analyse is duidelijk geworden dat het schatten van de parameters van het meest ingewikkelde model, met dichtheidsafhankelijkheid en niet-lineaire vangstsnelheid, om dezelfde reden niet zinvol zou zijn. Het eenvoudigste model, het door ons geformuleerde 'nulmodel', kon niet worden geoptimaliseerd omdat er voor iedere modeluitkomst meerdere combinaties van parameterwaarden mogelijk waren. Dat is echter alleen maar een belemmering voor een formeel statistisch bewijs dat de inzet van uren bestrijding in het veld er toe doet.

Betrouwbaarheid

In hoeverre de gemaakte schattingen betrouwbaar zijn is natuurlijk een belangrijke vraag. Vooropgesteld moet worden dat ze op een objectieve wijze, volgens een logische en statistisch verantwoorde procedure zijn verkregen. Er zijn echter op dit moment geen betrouwbare gegevens om de schattingen aan te ijken. Het is duidelijk dat de mate van detail van de gebruikte gegevens gering is. Er is geen gebruik gemaakt van de spreiding van de vangsten over het jaar. Gezien de opdracht en de beschikbare tijd is daar bewust voor gekozen, maar het is wel een manco dat, bijvoorbeeld, de herkenning van dichtheidsafhankelijkheid zou kunnen belemmeren. In aanvulling daarop is ook informatie over de leeftijdsverdeling van de gevangen Muskusratten gewenst. Het verdient aanbeveling de modellen nader te specificeren in tijd en ruimte en ze te toetsen aan veldgegevens.

Ten aanzien van normering

Een nevendoeel van deze modellering was om te komen tot een betere onderbouwde normering. Normering staat voor een stelsel van bevindingen en kengetallen waarmee de LCCM en de regionale coördinatoren de toewijzing van arbeidsinzet objectief kunnen uitvoeren. In de praktijk gaat men ervan uit dat het aantal in te zetten uren samen zou moeten hangen met oeverlengte en bodemtype. Uit de hier bestudeerde historische gegevens blijkt, dat die gedachtegang klopt. Het aantal in te zetten uren moet afhangen van de huidige populatieomvang, die is af te leiden uit de historische reeks van vangsten en geïnvesteerde uren, en het beoogde doel. De in deze studie ontwikkelde systematiek is daar een hulpmiddel bij.

In een aparte spreadsheet (zie bijlage 3 voor een beschrijving) zijn de formules gegeven voor de uurhokken uit hoofdstuk 2, waar modellen zónder dichtheidsafhankelijkheid het beste op pasten. Hiermee kunnen voor deze uurhokken voorspellingen worden gedaan over populatie- en vangstontwikkelingen, afhankelijk van hoeveel uren er ingezet worden. Het noodzakelijk aantal in te zetten uren kan aldus worden geschat gegeven een bepaalde doelpopulatie of aantal vangsten per uur. De status van deze spreadsheet is dat zij illustreert wat de mogelijkheden zijn van dit type modellen voor de praktijk. Zonder een verbetering van de achterliggende modellen en een validatie daarvan, moet toepassing in de praktijk met terughoudendheid gebeuren.

Het noodzakelijk aantal in te zetten uren kan ook direct uit de parameters worden geschat, en dat hebben we gedaan. Gegeven de huidige norm (0.25 v/u) is de doelpopulatie gemiddeld 1.4 muskusratten per km, terwijl de populatie in 2007 gemiddeld 2.5 muskusratten per km was. De benodigde inzet om de populatie stabiel te houden op 0.25 v/u wordt ingeschat op gemiddeld 1.7 uren/km terwijl dat in 2007 1.9 uren/km was. Bedenk dat deze resultaten óók met de nodige voorzichtigheid moeten worden geïnterpreteerd, zolang de modellen niet gevalideerd en verbeterd zijn.

Conclusies statistische analyse

Ondanks de eerder genoemde beperkingen zijn er nu al een aantal belangrijke conclusies te trekken.

1. De gegevens uit het vangstregistratiesysteem lijken voor een deel van de uurhokken zinvol te interpreteren te zijn en het verdient aanbeveling dit spoor verder te volgen.
2. Een model zónder dichtheidsafhankelijkheid past vaak beter bij de vangstgegevens uit het Nederlandse vangstregistratiesysteem dan een model mét dichtheidsafhankelijkheid. Dit kan worden gezien als een aanwijzing dat de dichtheid in de

geselecteerde uurhokken (veel) lager is dan het niveau van 'draagkracht' in een onbestreden situatie.

3. De modellen ondersteunen de stelling dat het vangen van Muskusratten leidt tot gemiddeld lagere populaties, maar de formele statistische bewijsvoering daarvoor is nog niet rond. Dit kan in een latere fase door de modellen te toetsen tegen een ander 'nulmodel' dan wij hebben geprobeerd.
4. De geschatte populatieomvang varieert met de historie van bestrijdingsinzet, maar ook met oeverlengte en bodemtype. Populaties nemen toe met oeverlengte en op veengrond zijn de geschatte populaties groter. In hoeverre dat puur een effect is van verschil in oeverlengte moet nader worden onderzocht. (Oeverlengte en bodemtype hangen nauw met elkaar samen.)
5. De geschatte dichtheid aan muskusratten per kilometer oeverlengte was 0-6 dieren (mediaan is 1) in december 2007. De geschatte populatie was eind 2007 het laagste uit de periode 1987-2006. Dit komt overeen met de afnemende vangsten in de laatste jaren.
6. In Nederland bestaat grote variatie in de intensiteit waarmee wordt bestreden (gemeten aan het aantal geïnvesteerde uren per uurhok). Ook is er variatie in de omvang van de muskusrattenpopulaties. De variatie in inspanning wordt niet veroorzaakt door een verschil in doelstelling, maar eerder door een combinatie van 1) regionale verschillen in beschikbaarheid van middelen en 2) een onvoldoende optimale inzet daarvan.

Het optimaliseren van de inzet vereist inzicht in kosten en baten van ingezette uren bij een gegeven populatie omvang. Dit zullen de hoofdvragen van vervolgonderzoek moeten zijn. Op dit punt komen we hieronder nog terug.

Simulatie analyse

We hebben modelsimulaties uitgevoerd met een speciaal voor dit doel ontwikkeld populatiedynamisch model. Het model is ontwikkeld in een daartoe geëigende software omgeving, RAMAS Metapop 5.0. Het model is relatief eenvoudig, en desgewenst overdraagbaar voor gebruik door de LCCM. Met name in de communicatie en in het verhelderen van discussies kan een simulatiemodel een nuttige rol vervullen. Ook voor het vergelijken van verschillende management strategieën wordt dit model geschikt geacht, omdat het helpt om kwantitatief te denken.

Het model simuleert de populatieontwikkeling van Muskusratten in tijdstappen van een seizoen (vier tijdstappen per jaar). Er worden verschillende deelpopulaties onderscheiden. Het model is gevoed met parameters uit de literatuur ten aanzien van geboorte, sterfte en dispersie (verplaatsingen). Om de onzekerheid in de parameters tot uitdrukking te brengen zijn ook sets van parameters gedefinieerd die als 'pessimistisch', respectievelijk 'optimistisch' kunnen worden gezien. Het model behoeft nog validatie.

Literatuur

Het simulatiemodel kan worden gezien als een geschikt raamwerk om alle beschikbare informatie voor onze vraagstelling toepasbaar te maken. Om het model te voeden is veel literatuur verzameld en een belangrijk deel daarvan is goed bestudeerd. Er is veel literatuur beschikbaar en alleen al daaruit volgen een paar belangrijke conclusies:

1. Er is veel beschrijvende informatie, maar een groot gebrek aan experimenten (proefondervindelijk werk);
2. De meest leerzame studies maken gebruik van individueel gemerkte dieren;
3. Het oppervlak van het studiegebied waarop de meest waardevolle studies betrekking hebben is vaak verrassend klein (tientallen tot honderden hectares);
4. Er is behoefte aan veldinformatie voor de Nederlandse situatie. Er zijn weinig goede schattingen van de voor ons simulatiemodel noodzakelijke parameters. Wat er is, kent een grote variatie en is buiten Nederland verzameld. Het typisch Nederlandse habitat met veel sloten en stabiel waterpeil is niet vertegenwoordigd;

Simulatieresultaten

Het simulatiemodel maakt inzichtelijk welke mogelijkheden er zijn (voor de LCCM) om bestrijdingsintensiteit te variëren in ruimte en tijd en hoe effectief die zullen zijn. Bij het beoordelen van de effectiviteit gaan we vooralsnog uit van de biologische doelstelling om de populatie te minimaliseren, onder de aanname dat lagere populaties leiden tot minder schade, of minder risico daarop. Het is aan de LCCM en de politiek om dit biologische doel af te wegen tegen andere doelen van financiële, praktische of ethische aard.

Feitelijk zijn er drie dimensies waarlangs men de bestrijding gestructureerd kan zien: tijd, ruimte en intensiteit. Gaan we jaarrond bestrijden of alleen in een bepaald seizoen? Alleen in gebieden waar schade te verwachten valt, of overall? En doen we het intensief of extensief (in termen van het percentage te doden dieren per seizoen)? De aard van de in te zetten middelen, klemmen of verdrinkingskooien, is een aspect van de bestrijding waarop hier verder niet wordt ingegaan.

Uit het model blijkt hoe belangrijk de intensiteit van bestrijding is. Een bestrijdingsniveau van 10% per seizoen brengt de populatie dichtheid 46% omlaag, terwijl deze met 78% omlaag gaat bij een verdubbeling daarvan. Bij middelmatige niveaus van bestrijding worden relatief véél dieren gedood. Dit niveau wordt nagestreefd in situaties waar maximale oogst bij duurzame exploitatie het doel is. Voor de bestrijding van een pestsoort ligt een intensiever niveau meer in de rede. De grote vraag is natuurlijk of het mogelijk is de bestrijdingsintensiteit verder op te voeren, en wat de kosten daarvan zijn. Zoals genoemd is dit een vraag die in een vervolg onderzoek prioriteit moet krijgen. Het is niet onwaarschijnlijk dat de kosten van zeer intensieve bestrijding op middellange en lange termijn even hoog, of zelfs lager kunnen zijn dan matige bestrijding. Dat blijkt uit de analyse resultaten van deel 1 en praktijkvoorbeelden in Nederland en Vlaanderen.

Seizoensbestrijding

Bestrijding in winter en voorjaar is effectiever dan bestrijding in zomer en herfst: per gedood dier wordt de populatie in winter en voorjaar verder teruggebracht, maar ook vangsten in zomer en herfst dragen bij aan reductie van de populatie. Jaarrond bestrijding brengt de populatie dan ook verder omlaag. Of anders gezegd: seizoenale bestrijding moet met grotere intensiteit worden uitgevoerd dan jaarrondbestrijding, om hetzelfde populatie niveau te bewerkstelligen. Om beter zicht te krijgen op de haalbaarheid van seizoenale bestrijding is het nodig inzicht te krijgen in de relatieve kosten van bestrijding per seizoen. Dat kan ook in proeven met jaarrondbestrijding verkregen worden.

Objectbestrijding

Objectbestrijding is in deze studie gesimuleerd door een keten van populaties wél te bestrijden en de omliggende populaties niet, zoals bijvoorbeeld een dijk en haar directe omgeving. De populatiedichtheid in de bestreden deelpopulaties is lager dan in de niet-bestreden populaties, maar niet zo laag als bij vlakdekkende jaarrondbestrijding. Dit komt

doordat er een voortdurende instroom is van buiten. Voor objectbestrijding geldt dus iets vergelijkbaars als bij seizoensbestrijding: op en rondom het object moet intensiever worden bestreden om hetzelfde populatieniveau te bewerkstelligen als bij jaarrondbestrijding.

De dichtheid van muskusratten in bestreden deelpopulaties is hoger naarmate er meer onbestreden deelpopulaties in de buurt zijn. Afhankelijk van het niveau van bestrijding en de mate van dispersie is dit effect meetbaar op honderden meters tot meerdere kilometers afstand: randeffecten zijn dus erg belangrijk. Dat heeft consequenties voor de ruimtelijke schaal van veldproeven en voor de toepasbaarheid van objectbestrijding (of beter: ruimtelijk gedifferentieerde bestrijding). Hoewel in de literatuur veldstudies meermaals op schaal van enkele honderden hectaren zijn uitgevoerd, adviseren wij voor de Nederlandse situatie, indien mogelijk, toch een orde van meerdere duizenden hectare aan te houden om randeffecten te verkleinen. Ook zal, vanwege de randeffecten, ruimtelijk gedifferentieerde bestrijding eerder toepasbaar zijn in een opzet met relatief weinig rand ten opzichte van het onbestreden oppervlak dan andersom. Dus bijvoorbeeld wel op de schaal van een hele provincie, maar liever niet in de vorm van linten rond dijken.

Ruimtelijk gedifferentieerde bestrijding is te overwegen als in het onbestreden gebied hogere, en sterker fluctuerende, dichtheden van Muskusratten kunnen worden geaccepteerd. Belangrijke vraag is dus hoeveel schade, of risico daarop, ontstaat bij verschillende dichtheden van Muskusratten. Dat is de tweede vraag met prioriteit. Ook het antwoord op deze vraag kan in proeven met jaarrondbestrijding verkregen worden.

Niet bestrijden

Het model voorspelt gemiddeld de hoogste dichtheden onder een beheer van niet-bestrijden. Uit de literatuur wordt overigens wel duidelijk dat er grote fluctuaties tussen jaren, seizoenen en gebieden zullen optreden. De bevindingen zijn in lijn met andere, meer algemene, modelstudies aan effecten van jacht of predatie op dierpopulaties, en de inzichten van door ons geraadpleegde experts (M. Boyce, S. Boutin, B. Abercrombie persoonlijke mededelingen). Als het doel is om de gemiddelde populatie te verminderen, dan is bestrijding noodzakelijk. Er is gericht gezocht naar literatuur die het tegendeel beschrijft, maar die is niet gevonden.

4.2. SAMENHANG

De informatie uit de twee modelstudies (statistische- en simulatie analyse) vult elkaar aan. De statistische analyse uit deel 1 geeft houvast over de huidige aantallen en de ontwikkelingen daarin. Het is inzichtelijk geworden dat er een grote variatie bestaat binnen Nederland in het aantal uren dat er bestreden wordt per uurhok. En de analyses wijzen er ook op dat de aantallen overal hoger zouden zijn geweest als deze uren niet waren besteed. En dat ze verder omlaag kunnen door meer tijd te investeren. Deze analyse schiet tot op heden te kort in het feit dat ze de ruimtelijke samenhang en het seizoensaspect negeert. Daarin voorziet de simulatie analyse. Ook dit model voorspelt dat de aantallen lager worden als er intensiever wordt bestreden. En dat dat vanaf een bepaald niveau leidt minder te doden dieren dan bij extensief bestrijden! Het simulatiemodel stelt ons in aanvulling daarop in staat om te beoordelen wat er zou gebeuren onder omstandigheden die nu nog niet in Nederland zijn gedocumenteerd. Het simulatiemodel rangschikt de voorliggende alternatieve strategieën op een objectieve manier. Duidelijk wordt, uit beide modellen, dat er extra informatie nodig is om een goede afweging te kunnen maken. Wat moet de doelpopulatie zijn? Om dat te kunnen beslissen moet onderbouwd worden hoe schade en risico's met aantallen

Muskusratten samenhangen, en welke schade en risico's nog acceptabel zijn. Ook moeten we de kosten van een bepaald bestrijdingsniveau in een bepaald seizoen beter kwantificeren.

Vooralsnog hebben we met de hier gepresenteerde inzichten voldoende argumenten om te adviseren in de huidige praktijk door te gaan met vlakdekkende jaarrond bestrijding en deze te intensiveren, waar de huidige norm nog niet wordt gehaald. Dat onderbouwen we als volgt:

1. Het huidige praktische doel van de muskusrattenbestrijding is om het aantal vangsten per uur overal terug te brengen naar 0,25. Dat doel is nog niet overal gehaald.
2. Hogere populaties leiden tot meer te doden dieren, tenzij er in het geheel niet bestreden wordt. Bij lagere populatieniveaus zijn niet alleen de vangsten, maar ook de bijvangsten naar verwachting lager.
3. Niet-bestrijden op grote schaal is in de huidige praktijk, juridisch en politiek gezien geen optie. Dit in ieder geval totdat er cijfers zijn waaruit blijkt dat het te verwachten niveau van schade niet boven het publiek acceptabele niveau zal uitstijgen.
4. Wij onderschrijven dat er vooralsnog geen goede onderbouwing is voor de stelling dat meer Muskusratten tot meer schade en risico's zullen leiden, maar in onze optiek is dit echter wel aannemelijk: De Muskusrat is een graver, en ook al worden bestaande bouwen generaties lang her-gebruikt, ze worden wel uitgebouwd met de tijd. We onderschrijven ook dat het niet goed bekend is welke schade en risico's in de verschillende regio's in Nederland acceptabel zijn. Er zijn vast regio's waar de te verwachten schade en risico's bij niet-bestrijden onder het publiek acceptabele niveau blijven. Dat zal dan eventueel blijken wanneer de relatie tussen schade en aantallen onder gecontroleerde omstandigheden wordt gekwantificeerd.
5. In algemene zin is het Nederlandse exotenbeleid er op gericht de gevolgen van invasieve exoten, zoals de Muskusrat, te beperken (www.minlnv.nl). Ook het Biodiversiteitsverdrag, de Convention on Biological Diversity (CBD), en andere internationale verdragen schrijven maatregelen voor tegen invasieve exoten.
6. Daarom wordt aanbevolen om de intensiteit van bestrijding op te voeren, waar de huidige norm nog niet wordt gehaald. Dit tot het moment dat er meer veld informatie beschikbaar is om de inzet van middelen te optimaliseren, of het moment dat de norm op grond van een politieke afweging wordt bijgesteld.

Om diezelfde redenen vinden we dat het zinvoller is om in veldproeven te variëren met intensiteit van bestrijding, dan met bestrijding in ruimte en tijd. Object- of seizoensbestrijding betekenen feitelijk een extensivering van de bestrijding. Uit de modelstudie komen ze niet naar voren als de beste strategie, gegeven de huidige doelstelling om de populatie omlaag te brengen. Zolang de noodzakelijke informatie voor een herziening van dit doel nog niet verzameld is, ligt het meer voor de hand om te experimenteren met intensiteit van bestrijding, dan met object- of seizoensbestrijding. En-passant wordt dan de noodzakelijke informatie verzameld om ook een betere inschatting te kunnen maken van de eventuele haalbaarheid van deze alternatieve strategieën object- en seizoensbestrijding.

4.3. CONCLUSIES

Al met al vormen beide deelstudies de grondslag voor een groot aantal conclusies:

- Er ligt een schat aan informatie in het vangstregistratiesysteem besloten. Met deze studie is die voor een deel ontsloten. Zo zijn er nu de eerste schattingen van

populatie-niveaus op lokaal niveau, en is er zicht op een kwantitatief instrument voor normering.

- Hoe intensiever de bestrijding, hoe lager het resulterende populatie niveau. Bij een hoge intensiteit van bestrijding is het aantal te doden dieren lager dan bij matig intensieve bestrijding.
- Hoewel er geen goede informatie over is, is het niet onwaarschijnlijk dat de kosten van zeer intensieve bestrijding op middellange en lange termijn even hoog, of zelfs lager kunnen zijn dan matige bestrijding.
- Uit praktijkvoorbeelden in Nederland en Vlaanderen blijkt dat het praktisch mogelijk is de bestrijding zeer intensief uit te voeren.
- Het bestrijdingsdoel moet geformuleerd worden in termen van het populatieniveau waarbij de schade, of het risico daarop, beneden het politiek aanvaardbare niveau blijft. Dat bestrijdingsdoel kan, in theorie, per regio binnen Nederland verschillen.
- De juiste politieke afweging ten aanzien van het biologische doel kan worden gemaakt als bekend is wat de kosten en de baten zijn. Kosten zijn de financiële kosten van de uitvoering van een bepaald niveau van bestrijding, uitgesplitst naar seizoen. Om de baten te kennen is inzicht nodig in de relatie tussen schade, of risico daarop, en populatieniveau van Muskusratten. Ook is het nodig te weten welke mate van schade publiekelijk acceptabel is.
- Objectbestrijding en seizoensbestrijding betekenen feitelijk een extensivering van de bestrijding. Zolang de hierboven genoemde relaties niet bekend zijn ligt het meer voor de hand om te experimenteren met intensiteit van bestrijding, dan met object- of seizoensbestrijding. En-passant wordt dan de noodzakelijke informatie verzameld om ook een betere inschatting te kunnen maken van de eventuele haalbaarheid van deze alternatieve strategieën object- en seizoensbestrijding.
- Meerjarig veldonderzoek in de Nederlandse situatie is om meerdere redenen wenselijk. De belangrijkste daarvan is dat het in de rede ligt dat de doelmatigheid van de bestrijding verder kan worden opgevoerd bij een juiste allocatie van middelen.

4.4. AANBEVELINGEN

Uit de voorliggende studie volgen aanbevelingen voor de huidige praktijk van muskusrattenbestrijding, en voor de nadere invulling van het veldonderzoek waar door de LCCM aan wordt gewerkt.

Ten aanzien van management

- Continueer de huidige jaarrond- en vlakdekkende bestrijding, en intensiveer deze waar de huidige norm nog niet wordt gehaald.
- Creëer prikkels om goed en effectief te bestrijden.
- Bijvoorbeeld door op effectiviteit te toetsen. Schat daartoe hoeveel dieren er nog zijn op een gegeven moment in het seizoen.
- Formuleer het doel van de bestrijding niet in vangsten per uur alleen. Het gaat namelijk ook om de ontwikkeling in vangsten en uren over de jaren. Een geschikte manier om het te formuleren sluit aan bij het toetsingsmechanisme dat wordt toegepast.

Ten aanzien van onderzoek

- Stel het onderzoeksprogramma in op een cyclus van dataverzameling en model verbetering.

- Voer gecontroleerde proeven uit die tot doel hebben om het beheer en het beleid met de juiste informatie te voeden, zoals reeds opgenomen in het onderzoeksprogramma van de LCCM (herziene versie 2008). De onderzoeksvragen en de opzet daarvan zijn in bijlage 1 uitgewerkt. In het kort komt het erop neer in een aantal uurhokken de bestrijding te intensiveren en in een aantal uurhokken de bestrijding te extensiveren. Alle relevante informatie wordt netjes gemeten en vastgelegd. Het gaat vooral om timing van bestrijding, geïnvesteerde aantal velduren en aantallen gedode dieren. Belangrijk is ook om de economische schade en de veiligheidsrisico's te kwantificeren bij de resulterende Muskusratten populatie niveaus. Daarbij worden de belangrijke populatie dynamische parameters vastgesteld. Dit zijn de populatieomvang, de sterfte, de reproductie en de emigratie.
- Besteedt extra aandacht aan reeds bestaande 'experimenten'. Denk hierbij aan de ontwikkelingen in de Oostvaardersplassen, waar het moerasgebied niet bestreden wordt en de rand eromheen extra intensief. Denk ook aan de Wieden en Weerribben, waar introductie van de Otter voor andere omstandigheden zorgt.
- Faciliteer de uitvoering van veldproeven door derden, wanneer die bijdragen aan het eigen doel. Denk aan de plannen voor veldproeven zonder bestrijding in de provincie Groningen of fundamenteel wetenschappelijk onderzoek aan Muskusratten.
- Leg voor een representatief aantal uurhokken ook de leeftijdsverdeling van gevangen dieren vast en analyseer deze na drie jaar.

LITERATUUR

- Adelberg, D. 2008. Ausbreitungsstrategien des Bisams *Ondatra zibethicus* (L. 1766) im Tal der Unteren Hasen / Emsland. Universität Osnabrück.
- Akcakaya, H.R. 2008. RAMAS Metapop Viability Analysis for Stage-structured Metapopulations, user manual for version 5. Applied Biomathematics, Setauket, NY.
- Akcakaya, H.R., Burgman, M., & Ginzburg, L. R. 1999. Applied Population Ecology. Principles and computer exercises using RAMAS Ecolab. Sinauer Associates inc., Sunderland, Massachusetts.
- Aldous, S. E. 1947. Muskrat trapping on Sand lake National wildlife refuge, South Dakota. *Journal of Wildlife Management* 11: 77-90.
- Allee, W.C., Emerson, A. E., Park, O., Park, T., & Schmidt, K. P. 1949. Principles of Animal Ecology. W.B. Saunders Company, Philadelphia and London.
- Barends, F. 2007. Handboek Bestrijding van Muskusrat en Beverrat. LCCM en TCM, Den Haag.
- Barends, F. 2002. The Muskrat (*Ondatra zibethicus*): expansion and control in the Netherlands. *Lutra* 45: 97-104.
- BCM 2006. Gevolgen van graverij door Muskusratten en Beverratten voor de veiligheid van waterkeringen. DHV,
- Begon, M., Harper, J. L., & Townsend, C. R. 1990. Ecology: Individuals, Populations and Communities. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Bos, D. & Tuenter, T. 2007. Muskusratten zonder bestrijding? Ontwerp van een onderzoek aan de gevolgen van tijdelijk niet bestrijden. A&W-rapport 1032, Altenburg & Wymenga, ecologisch onderzoek, Veenwouden.
- Boutin, S. & Birkenholz, D. 1987. Muskrat and Round-tailed Muskrat. In: Novak, M., Baker, J.A., Obbard, M.E., & Malloch, B. (eds.), *Wild Furbearer Management and Conservation in North America*, pp. 315-325.
- Boyce, M. S., Sinclair, A. R. E., & White, G. C. 1999. Seasonal compensation of predation and harvesting. *Oikos* 87: 419-426.
- Brooks, R. P. & Dodge, W. E. 1986. Estimation of habitat quality and summer population density for Muskrats on a watershed basis. *Journal of Wildlife Management* 50: 269-273.
- Caley, M. J. 1987. Dispersal and Inbreeding Avoidance in Muskrats. *Animal Behaviour* 35: 1225-1233.

- Clark, W. R. 1986. Influence of Open Season and Weather on the Harvest of Muskrats. *Wildlife Society Bulletin* 14: 376-380.
- Clark, W. R. & Kroeker, D. W. 1993. Population-Dynamics of Muskrats in Experimental Marshes at Delta, Manitoba. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie* 71: 1620-1628.
- Clay, R. T. & Clark, W. R. 1985. Demography of muskrats on the Upper Mississippi River. *Journal of Wildlife Management* 49: 883-890.
- Cooch, E. 2001. First steps with program MARK: linear models. In: Field, R., Warren, R.J., Okarma, H., & Sievert, P.R. (eds.), *Wildlife, land, and people: priorities for the 21st century*. Proceedings of the Second International Wildlife Management Congress, pp. 343-349. The Wildlife Society, Bethesda, Maryland, USA.
- Crawley, M.J. 1983. *Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Danell, K. 1996. Introductions of aquatic rodents: Lessons of the muskrat *Ondatra zibethicus* invasion. *Wildlife Biology* 2: 213-220.
- Danell, K. 1978. Population Fluctuations of the Muskrat in a shallow Swedish Lake. *Journal of Animal Ecology* 47: 697-709.
- Doude van Troostwijk, W.J. 1976. The Musk-rat (*Ondatra zibethicus* L.) in the Netherlands, its ecological aspects and their consequences for man. RIN verhandeling 7,
- Dunning, J. B., Stewart, D. J., Danielson, B. J., Noon, B. R., Root, T. L., Lamberson, R. H., & Stevens, E. E. 1995. Spatially Explicit Population-Models - Current Forms and Future Uses. *Ecological Applications* 5: 3-11.
- Erb, J., Boyce, M. S., & Stenseth, N. C. 2001. Population dynamics of large and small mammals. *Oikos* 92: 3-12.
- Errington, P.L. 1963. *Muskrat populations*. Iowa State University Press, Ames Iowa, USA.
- Errington, P. L. 1954. On the Hazards of Overemphasizing Numerical Fluctuations in Studies of Cyclic Phenomena in Muskrat Populations. *Journal of Wildlife Management* 18: 66-90.
- Fowler, C. 1987. A review of density dependence in populations of large mammals. *Curr.Mammal.* 1: 401-441.
- Gaaff, A., de Gaaff, R., Michels, R., Reinhard, S., & Vrolijk, H. 2007. Economische schade als gevolg van graverij en vraat door Muskusratten. LEI, Den Haag.
- Ghizoni, I. R., Layme, V. M. G., Lima, A. P., & Magnusson, W. E. 2005. Spatially explicit population dynamics in a declining population of the tropical rodent, *Bolomys lasiurus*. *Journal of Mammalogy* 86: 677-682.
- Heidecke, D. & Seide, P. 1990. Bisamratte *Ondatra zibethicus* (L.). In: Prof.dr.drs.h.c.Hans Stubbe (ed.), *Buch der Hege Band 1 Haarwild* VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag, Berlin.

- Kadlec, R. H., Pries, J., & Mustard, H. 2007. Muskrats (*Ondatra zibethicus*) in treatment wetlands. *Ecological Engineering* 29: 143-153.
- Kokko, H. 2001. Optimal and suboptimal use of compensatory responses to harvesting: timing of hunting as an example. *Wildlife Biology* 7: 141-150.
- Lammertsma, D.R. & Niewold, F. J. J. 2005. Muskusrattenbestrijding in Nederland: een quick scan naar nut noodzaak en alternatieven. Alterra-rapport 1197, Alterra, Wageningen.
- Lassen, H. & Medley, P. 2000. Virtual population analysis - a practical manual for stock assessment. FAO Fisheries technical paper 400, FAO, Rome.
- Leboulengé, E. & Leboulengé-Nguyen, P. Y. 1981. Ecological Study of A Muskrat Population. *Acta Theriologica* 26: 47-82.
- Lebreton, J. D., Burnham, K. P., Clobert, J., & Anderson, D. R. 1992. Modeling survival and testing biological hypothesis using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecol.Monogr.* 62: 67-118.
- Lindenmayer, D. B., Burgman, M. A., Akcakaya, H. R., Lacy, R. C., & Possingham, H. P. 1995. A Review of the Generic Computer-Programs Alex, Ramas/Space and Vortex for Modeling the Viability of Wildlife Metapopulations. *Ecological Modelling* 82: 161-174.
- Mallach, N. 1971. Markierungsversuche zur Analyse des Aktionsraums und der Ortsbewegungen des Bisams (*Ondatra zibethica* L.). *Anzeiger für Schädlingskunde und Pflanzenschutz* 9: 129-136.
- Matis, J. H. & Kiffe, T. R. 1999. Effects of immigration on some stochastic logistic models: A cumulant truncation analysis. *Theoretical Population Biology* 56: 139-161.
- Matis, J. H., Kiffe, T. R., & Hengeveld, R. 1996. Estimating Parameters for Birth-Death-Migration Models from Spatio-Temporal Abundance Data: Case of Muskrat spread in the Netherlands. *Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics* 1: 40-59.
- McCarthy & Thompson, C. 2001. Expected minimum population size as a measure of threat. *Animal Conservation* 4: 351-355.
- Moens, R. 1971. Estimation de la densité des populations de rat musqué (*Ondatra Zibethica* L.). *Parasitica* 27: 1-10.
- Moens, R. 1978. Étude bio-écologique du Rat muskade en Belgique. *Parasitica* 34: 57-121.
- Otis, D. L., Burnham, K. P., White, G. C., & Anderson, D. R. 1978. Statistical inference for capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs* 62:
- Parker, G. R. & Maxwell, J. W. 1984. An Evaluation of Spring and Autumn Trapping Seasons for Muskrats, *Ondatra-Zibethicus*, in Eastern Canada. *Canadian Field-Naturalist* 98: 293-304.
- Perry, H.R., Jr. 1982. Muskrats. In: Chapman, J.A. & Feldhamer, G.A. (eds.), *Wild Mammals of North America*, pp. 282-325. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.

- Plug, K. 1988. Handboek Muskusrattenbestrijding. Min LNV, Den Haag.
- Simpson, M. R. & Boutin, S. 1989. Muskrat, *Ondatra Zibethicus*, Population Responses to Harvest on the Old Crow Flats, Yukon-Territory. *Canadian Field-Naturalist* 103: 420-422.
- Smith, H.R.R., Sloan, J., & Walton, G. S. 1981. Some management implications between harvest rate and population resiliency of the muskrat (*Ondatra zibethicus*). In: pp. 425-442.
- Smith, M. J., White, A., Lambin, X., Sherratt, J. A., & Begon, M. 2006. Delayed density-dependent season length alone can lead to rodent population cycles. *American Naturalist* 167: 695-704.
- Stenseth, N. C., Leirs, H., Mercelis, S., & Mwanjabe, P. 2001. Comparing strategies for controlling an African pest rodent: an empirically based theoretical study. *Journal of Applied Ecology* 38: 1020-1031.
- van Belle, J., Bos, D., & Ydenberg, R. 2009. Evaluation of current population management of Muskrat *Ondatra zibethicus* in the Netherlands - statistical analysis.
- van Vliet, F. 2008. Tussentijdse evaluatie intensivering muskusrattenbestrijding in Noord-Holland. rapportnr. 08-029, Bureau Waardenburg, Culemborg.
- van Vliet, F. & Lengkeek, W. 2007. Alternatieve strategieën voor bestrijding muskusratten. Rapportnr 07-182, Bureau Waardenburg, Culemborg.
- Verkaik, A.J. 1991. Verspreidings- en verplaatsingspatronen van Muskusratten (*Ondatra zibethicus*) in Flevoland. RIN-rapport 91-12, RIN, Arnhem.
- Vincent, J. P. & Quéré, J. P. 1972. Quelques Données sur la reproduction et sur dynamique des populations du Rat Musqué *Ondatra zibethica* L. dans le Nord de la France. *Annales de Zoologie Ecologie Animale* 4: 395-415.
- Wetterskip Fryslan 2008. Jaarverslag Muskusratten bestrijding 2008. Wetterskip Fryslan, Leeuwarden.

BIJLAGEN

BIJLAGE 1. PROEFOPZET

BIJLAGE 2. SIMULATIE-MODELBESCHRIJVING EN AANNAMES

**BIJLAGE 3. ILLUSTRATIE BENUTTING DATA UIT HET VANGSTREGISTRATIE
SYSTEEM VOOR NORMERING**

BIJLAGE 1. PROEFOPZET

1.1 MOTIVATIE

De algemene motivatie voor het vergroten van de kennis t.a.v. Muskusratten is dat een verdiept inzicht leidt tot een beter onderbouwde bestrijdingsstrategie, een betere belangenafweging, en mogelijk tot kostenbesparing, verminderd dierenleed, en verbeterde arbeidsomstandigheden.

Verdiept inzicht komt vanuit theorie in samenhang met praktijk; zonder empirische data geen betrouwbare voorspellingen. Voor bestreden situaties zijn weliswaar veel empirische gegevens in het vangstregistratie systeem, maar hierbij is geen sprake geweest van 'gecontroleerde omstandigheden'. Allerlei andere ontwikkelingen kunnen mede een rol hebben gespeeld en dat maakt de zeggingskracht geringer. Op basis van literatuur en empirische data uit de vangstregistratie zijn niettemin praktisch toepasbare modellen gemaakt in de onderhavige studie. Maar die moeten onder gecontroleerde omstandigheden worden getoetst. Allerlei vormen van proeven met bestrijding kunnen zinvolle toetsingen opleveren, zij het in sommige gevallen van andere aspecten van het theoretisch raamwerk. In de onderhavige studie wordt voor de Nederlandse situatie aanbevolen om de prioriteit bij veldonderzoek te leggen op het aspect van intensiteit van bestrijding.

Een veldproef waarin gedurende een aantal jaren, onder gecontroleerde omstandigheden, in een aantal gebieden, met verschillende intensiteit bestreden wordt levert een goede toetsing op van de belangrijke aspecten van het hier gerapporteerde theoretisch werk. Het draagt daarmee bij aan het verdiepen van inzicht, zodat in de toekomst met beleid en meer kennis van zaken bestreden kan worden. Samenhang met een modelmatige benadering is echter cruciaal.

Doelen van veldproeven

De in deze studie genoemde aanbevelingen geven aanleiding tot het definiëren van een veldproef met de volgende doelen:

Het testen van de voorspellingen dat bestrijdingsintensiteit desgewenst verder kan worden opgevoerd, en dat intensieve bestrijding leidt tot minder te doden dieren en minder bijvangst dan matige bestrijding.

Het kwantificeren van de relaties tussen geïnvesteerde tijd en het voorkomen van schade of veiligheidsrisico's.

Het vergroten van inzicht in de lokale populatiedynamiek van Muskusratten om bovenstaande voorspellingen en relaties te onderbouwen

Het verzamelen van voor de Nederlandse situatie relevante biologische parameters om de modelmatige benaderingen aan te scherpen en de zeggingskracht daarmee te vergroten; Het verfijnen van de ontwikkelde modellen tot gevoelige beheersinstrumenten.

Voor de laatste deeldoelen vereisen biologisch veldwerk. Dat aspect van het onderzoek biedt een grotere mate van detail, maar vereist ook relatief veel arbeidsinzet. Een studie zonder al te veel biologisch handwerk is praktisch, maar het levert minder begrip op.

Het ligt voor de hand om de praktische deeldoelen te bestuderen in een opzet met een groter aantal herhalingen dan mogelijk zal zijn voor het verdiepende biologische werk. Daarom zullen we in de bespreking van de onderzoeksopzet deze twee delen steeds in samenhang, maar na elkaar bespreken.

De aspecten die het afwegingskader vormen bij de opzet van de veldproef zullen hieronder één voor één worden nagelopen. Wanneer relevant zal ook worden aangegeven wát er in ieder geval gemeten moet worden. We bespreken achtereenvolgens de te toetsen modellen (§ 1.2), de gewenste experimentele ingreep (§ 1.3), omvang van de studiegebieden (§ 1.4), bepalingen aan achterliggende processen (§ 1.5), duur van de proef (§ 1.6), aantal herhalingen (§ 1.7), aard van de studiegebieden (§ 1.8). Tenslotte wordt de noodzaak tot het publiceren aangestipt (§ 1.9).

1.2 TE TOETSEN MODELLEN

De samenhang met een modelmatige benadering is cruciaal. We adviseren de hier in deel 1 gepresenteerde statistische modellen te verbeteren door de belangrijkste seizoenen erin te betrekken. Het jaar wordt dan opgedeeld in vier evenlange seizoenen met biologische relevantie. Binnen de seizoenen verschilt de vangstefficiëntie naar verwachting in hoge mate. Het voorjaar en de herfst (seizoenen gekarakteriseerd door trek en veelal nadruk op gebruik van passieve vangmiddelen), de zomer en de winter (veel nadruk op klemmen).

Er is ook een relatie met het simulatiemodel. Dit model moet met data uit de veldproeven nader worden gecalibreerd en gevalideerd. Het wordt vervolgens ingezet om de alternatieve strategieën te vergelijken en een objectieve afweging te maken, gegeven de - in het publieke debat geformuleerde - criteria.

1.3 EXPERIMENTELE INGREEP

De veldproef beoogt inzicht te krijgen in de inzet van tijd in relatie tot schade. Dit vereist vooral een systematisch variëren van de bestrijdingsinzet, het goed monitoren van schade en indicatoren van risico op schade.

De veldproef bestaat daarom uit meerdere experimentele gebieden. In een deel van de gebieden wordt de bestrijding geïntensiveerd en in een deel wordt ze geëxtensiveerd. De totale bestrijdingsinzet blijft gelijk, en niet bestrijden hoeft niet aan de orde te komen. De schaal van de gebieden zal in paragraaf 3 worden besproken. Het is belangrijk om steeds paren van gebieden te hebben die qua aard sterk vergelijkbaar zijn (zie (§ 7)). Alle registratie van tijd en schade indicatoren worden in alle gebieden uitgevoerd.

In een selectie van experimentele gebieden worden de relevante biologische parameters bestudeerd. De reden daartoe is hierboven al aangestipt, maar wordt hier nog eens verder gemotiveerd: Vangsten, veiligheidsrisico's en schadegevallen zijn afgeleiden van populatieniveaus. Vanwege de lage incidentie van schadegevallen is de kans groot dat experimenten van enkele jaren niet volstaan om een verband tussen vangstintensiteit en schade-incidentie aan te tonen. Vangstinspanning heeft een directe invloed op populatieniveaus van Muskusratten en het is dus raadzaam juist die te meten. Die zijn op dit moment Nederland slechts afgeleid uit theoretische aannames over vangstefficiëntie en populatiegroei. Het meten van lokale populatiedynamiek vereist veel arbeidsinzet van bestrijders en biologen, maar is noodzakelijk om in relatief korte tijd (enkele jaren) veranderingen in veiligheidsrisico's en schade-incidentie, als gevolg van experimenten met bestrijdingsintensiteit, te kunnen onderbouwen.

Metingen

De belangrijkste maten zijn geïnvesteerde tijd en schade. De eerste wordt al vastgelegd in het vangstregistratiesysteem. Gegevens van schade kunnen zijn a) incidentie van schade, b) verminderde levensduur van dijken en kades, of c) veiligheidsrisico's. Schade moet worden gemeten –desnoods steekproefsgewijs- in samenwerking met daartoe gespecialiseerde instanties met betrekking tot waterstaat en landbouw. Vanwege de lage incidentie van schadegevallen is de kans groot dat experimenten van enkele jaren niet volstaan om daadwerkelijke schade-incidentie voldoende vaak aan

te tonen. De verandering in lokale veiligheidsrisico's, of levensduur van kades, uitgedrukt in het aantal bouwen door Muskusratten is wellicht een gevoeliger maat, en het is dus raadzaam om ook het aantal bouwen te meten. De ontwikkeling in het aantal bouwen, bewoond en onbewoond, is een indicator van risico op schade en verminderde levensduur van een kade. Aantallen gevangen dieren worden ook geregistreerd en verzameld.

Voor het biologische deel is abundantie, aantallen per km water of dichtheid de belangrijkste maat. Dit kan door tellingen te doen van sporen (keutels, bouwen of hutten), individuen of vangsten (Moens 1971; Doude van Troostwijk 1976; Lammertsma & Niewold 2005). De methode van 'Merken en Terugvangen' (Otis *et al.* 1978; Lebreton *et al.* 1992) verdient echter sterk de voorkeur. Hiertoe moet een representatieve steekproef Muskusratten worden gevangen, gemerkt, en weer losgelaten. Later worden weer nieuwe representatieve steekproeven gevangen in hetzelfde gebied, op basis waarvan de aanwezige aantallen kunnen worden geschat (Otis *et al.* 1978). De methodiek levert een hoop extra informatie op over sterfte, reproductie (zie § 5.3) en ruimtelijk gebruik. Dit zijn voor dit doel zeer belangrijke maten. Voordeel van deze methode is de objectiviteit, het feit dat je het ook in het onbestreden gebied kan toepassen en de overige informatie die met deze methode wordt verkregen. De methodiek en statistiek rond 'mark & recapture' is momenteel sterk in ontwikkeling en biedt veel mogelijkheden.

We weten dat Muskusratten zich ruimtelijk verspreiden. Het gaat niet alleen om lokale verplaatsingen, met een schaal van enkele honderden meters. Er bestaan ook seizoenale trekbewegingen, van en naar dieper water bijvoorbeeld, met een schaal van mogelijk enkele kilometers. Tenslotte kan er bij een deel van de populatie ook sprake zijn van wegtrek. Dit fenomeen wordt ook wel dispersie genoemd, en speelt op de schaal van meerdere kilometers (Doude van Troostwijk 1976; Caley 1987; Verkaik 1991; Barends 2007). Omdat we willen weten hoe de dispersie samenhangt met de experimentele ingreep en de populatieomvang, moeten we het ruimtelijk gebruik op deze schaal in kaart brengen. Hiertoe worden dieren individueel herkenbaar gemaakt. Denk aan een pootring, een oormerk en/of een transponder, (maar het liefste nog een zender). De ervaring van eerder werk met pootringen en oormerken is dat met name oormerken van het dier los kunnen raken (F. Barends pers. med.). Beide markeringen kunnen mogelijk wat irritatie opwekken voor het dier. Transponders zijn niet van de buitenkant te zien wat een nadeel is voor het terugvinden ervan. Alle dieren krijgen een transponder en een pootring. Terugmeldingen van deze dieren (dood, maar liefst levend) stellen ons in staat te kwantificeren welk aandeel van de populatie zich over welke afstanden verplaatst. En welk aandeel er migreert naar buiten het experimentele gebied.

Van de verzamelde gedode dieren wordt leeftijd, sexe, reproductieve staat en biometrie vastgesteld.

1.4 OMVANG VAN DE STUDIEGEBIEDEN

De omvang van het experimentele gebied moet zó groot zijn, dat randeffecten minder belangrijk worden of zelfs als afwezig kunnen worden beschouwd in het centrum van het gebied. Omdat de experimentele ingreep feitelijk niet afwijkt van het huidige bestrijdingsprogramma, behalve dat een aantal zaken systematisch worden gevarieerd en gemeten, is het de beste keus om de schaal van een uurhok te kiezen.

1.5 ACHTERLIGGENDE PROCESSEN

Onze diepergaande vragen hebben betrekking op de achterliggende processen die de aantalsontwikkelingen en de dispersie bepalen. Hoe veranderen sterfte en reproductie, en hoe hangen deze samen met voedselaanbod, ziekte en predatie?

Reproductie en sterfte

Zoals opgemerkt zullen sterfte en reproductie door 'Merken en Terugvangen' worden bepaald. De manier om deze variabelen te schatten uit de resultaten van de terugvangsten is een zeer breed toegepaste methodiek (Lebreton *et al.* 1992; Stenseth *et al.* 2001). Het is overigens wel ingewikkeld, en er moeten voor de analyse een aantal aannames gemaakt worden. Sommige van die aannames zijn te toetsen met parallelle metingen. Voor correcte berekening ervan staat gratis software ter beschikking die speciaal voor dit doel is ontwikkeld. Dit programma heet CAPTURE en is onderdeel van een breder pakket dat wordt gedistribueerd onder de naam MARK (Cooch 2001). Als vuistregel voor het bepalen van de steekproefgrootte gaan we er van uit dat er per vangstsessie 25 dieren moeten worden teruggezien, die in een eerdere vangstperiode zijn gemerkt, per categorie van dieren (expert judgment, H. van der Jeugd pers. med.). Dus bijvoorbeeld 25 jonge dieren, 25 adulte vrouwtjes en 25 adulte mannetjes. De precieze uitwerking van de methodiek vereist een diepergaande getalsmatige analyse, op basis van kennis van het programma MARK en aannames over de te verwachten aantalsontwikkeling en dispersie. Per jaar zijn er minimaal 2 vangstmomenten met elk 2 vangst sessies, één aan het eind van de zomer om reproductie te kunnen schatten, en één aan het eind van de winter om zicht te krijgen op de wintersterfte. Hoe die sessies moeten worden getimed ten opzichte van de belangrijkste trekperiodes is iets wat nadere discussie behoeft. Het voert te ver om dat hier in detail uit te werken. Onze werkhypothese is dat het relatieve belang van sterfte toe zal nemen en dat de reproductie af zal nemen met een toenemende populatie. Mogelijke terugkoppelingsmechanismen werken via voedsel, ziekte of predatie.

Voedselaanbod

Het voedselaanbod zou moeten gemeten worden in het terrein. Daar zijn een hoop verschillende methoden voor die we hier niet nader zullen uitwerken. We verwijzen daarvoor naar standaard ecologische tekstboeken (Crawley 1983; Begon *et al.* 1990). Dit aspect heeft voornamelijk weinig prioriteit.

Ziekte

Het belang van besmetting met ziekteverwekkers wordt ingeschat door de besmettingsgraad vast te stellen bij dieren in de experimentele en de controle gebieden. Een zo willekeurige mogelijke steekproef van speeksel- en bloedmonsters dieren wordt ter beoordeling opgestuurd naar het CIDC-Lelystad van Wageningen UR. Er worden niet speciaal dieren voor gedood. Verder wordt van alle dood gevonden dieren de doodsoorzaak vastgesteld, zodat het relatieve belang van ziekte als doodsoorzaak inzichtelijk kan worden. Ook van de dode dieren gaat een steekproef ter informatie naar Lelystad. Een sluitend beeld zal uit dit alles overigens nooit kunnen ontstaan omdat ziekte in interactie met voedsel, predatie en bestrijding kan staan. Werkhypothese is niettemin dat de besmettingsgraad met ziekteverwekkers hoger zal zijn bij hogere populatiedichtheid.

Predatie

Voor wat betreft het meten van predatie moeten we niet te ambitieus zijn. Het is al prachtig als er een index van predatoraanwezigheid kan worden gemaakt, op basis van sporen, visstandbepalingen en tellingen van roofvogels. In ieder geval is inzicht nodig in de mate waarin predatoren worden bestreden. Afschotcijfers van wildbeheereenheden kunnen aanvullende informatie geven.

1.6 DUUR VAN DE PROEF

Een proefduur van een jaar is voldoende voor het verwerven van de eerste zinvolle resultaten. In het ideale geval duurt de proef meerdere jaren en is er een cyclus van dataverzameling, modellering, aanpassingen in beheer. De meeste informatie winst wordt vaak behaald uit proeven waarin behandelingen elkaar afwisselen op een locatie. Dus bijvoorbeeld twee jaar intensiveren, en dan weer extensiveren.

1.7 AANTAL HERHALINGEN

De proef kan zonder veel kosten in veelvoud worden uitgevoerd, in zijn praktische vorm. Omdat de schade metingen zeer ruw zullen zijn is de noodzaak hiertoe ook aanwezig. Hoe meer variatie er verwacht wordt, hoe meer metingen je nodig hebt. Het aantal gebieden waar de bestrijdingsinzet systematisch moet worden gevarieerd en de schade moet worden gemonitord ligt in de tientallen.

Het aantal gebieden waar meer biologisch detail gewenst is is minimaal twee. Een gebied met naar verwachting hoge- en een gebied met naar verwachting lage populatie dichtheid. Maar een groter aantal gebieden met objectief bepaalde populatie omvang is zeer wenselijk. Hoeveel gebieden zinvol kunnen worden gevolgd hangt af van de praktijk van het mark-recapture werk. Hoeveel moeite kost het om dieren levend te vangen en weer terug te zien? Hoe groot worden de betrouwbaarheidsintervallen? Het is raadzaam tevoren een pilot uit te voeren om dit te bepalen.

In beide gevallen geldt dat het werkelijke aantal herhalingen waartoe besloten moet worden, afhankelijk is van de beschikbare budgetten en de kosten van arbeid enerzijds, en de gewenste precisie van de uitkomsten anderzijds.

1.8 AARD VAN DE STUDIEGEBIEDEN

Hoewel de Muskusrat een generalist is, die algemeen voorkomt en in staat is op allerlei plekken hutten te bouwen of bouwen te graven, heeft het dier toch duidelijk wel voorkeuren. Lisdodde wordt geprefereerd als voedselplant, klei is steviger om in te graven, en landbouwgebieden leveren een variatie aan eiwitrijk voedsel. Habitatkwaliteit zal daarmee sterk verschillend zijn tussen gebieden, hetgeen zich kan uiten in verschillen in potentiële aantallen (zoiets als 'draagkracht'), en de snelheid van de ontwikkelingen (Ghizoni *et al.* 2005).

Aanbevolen wordt om de experimentele gebieden steekproefsgewijs, toevallig te kiezen. Maar gestratificeerd naar bodemtype en vangsthistorie. Er zijn bij de gebiedsselectie geen politieke of juridische belemmeringen, omdat de aard van de bestrijding niet verandert. De mate van variatie in bestrijding tussen experimentele gebieden ligt ruimschoots binnen de bestaande variatie in Nederland.

Er moeten gebieden in de steekproef zijn met een naar verwachting hoog- en laag huidig populatieniveau. Daarbinnen is het belangrijk om paren van gebieden te maken, waaraan de experimentele behandeling (intensivering of extensivering) worden toegekend.

1.9 DRAAGVLAK CREËREN EN BEHOUDEN

Voor het verkrijgen van medewerking op allerlei niveaus, voor het verkrijgen van fondsen, informatie en uit oogpunt van bestuurlijke zorgvuldigheid is het nodig draagvlak voor een proef als deze te creëren en te behouden. Resultaten moeten publiekelijk kenbaar worden gemaakt.

Constraints

Proportion of each stage matrix element that is survival (as opposed to fecundity)

	Summer Juv	Fall Juv	Winter Juv	Spring Ad	Summer Ad	Fall Ad	Winter Ad
Summer Juv	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Fall Juv	1.0	1.0	1.0	1.0	0.0	1.0	1.0
Winter Juv	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
Spring Ad	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
Summer Ad	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
Fall Ad	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
Winter Ad	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0

STOCHASTICITY

Demographic stochasticity is used

Environmental stochasticity distribution: Lognormal

CV for dispersal: 0.05

Extinction threshold for metapopulation = 0

Explosion threshold for metapopulation = 0

When abundance is below local threshold: count in total

Within-population correlation: All uncorrelated (F, S, K)

(F = fecundity, S = survival, K = carrying capacity)

Standard deviations matrix

Best estimate	Summer Juv	Fall Juv	Winter Juv	Spring Ad	Summer Ad	Fall Ad	Winter Ad
Summer Juv	0.0	0.0	0.0	0.1125	0.0	0.0	0.0
Fall Juv	0.016	0.0	0.0	0.0	0.13	0.0	0.0
Winter Juv	0.0	0.02	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Spring Ad	0.0	0.0	0.02	0.0	0.0	0.0	0.02
Summer Ad	0.0	0.0	0.0	0.016	0.0	0.0	0.0
Fall Ad	0.0	0.0	0.0	0.0	0.016	0.0	0.0
Winter Ad	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.02	0.0

Catastrophes

There are no catastrophes.

INITIAL ABUNDANCES

	Summer Juv	Fall Juv	Winter Juv	Spring Ad	Summer Ad	Fall Ad	Winter Ad
Each cell:	0	16	0	0	0	4	0

SPATIAL STRUCTURE

There are 49 populations (see "Populations" below for coordinates)

Dispersal

There are 2352 migratory/dispersal connections among the 49 populations (100 % of the 2352 possible connections).

The dispersal rates range from 0.00022 to 0.02263

All migration/dispersal rates are symmetric (same in both directions).

Correlation

Populations have uncorrelated fluctuations (independent environments).

POPULATIONS

General

Initial abundance is 20

Local threshold is 0.0

Density dependence

Density dependence type is Scramble

Density dependence is based on the abundances of all stages

Density dependence affects all vital rates

Max. growth rate (R_{max}) is 1.3

Carrying capacity (K) is 28

Standard deviation of K is 9.0

Density-dependent dispersal as a function of source pop. size (slope) is 0.0

Population	X-coordinate	Y-coordinate	Include in summation
11-9	4250.0	5250.0	True
11-10	4750.0	5250.0	True
Pop 1 11-11	5250.0	5250.0	True
11-12	5750.0	5250.0	True
1-11	6250.0	5250.0	True
10-9	4250.0	4750.0	True
10-10	4750.0	4750.0	True
10-11	5250.0	4750.0	True
10-12	5750.0	4750.0	True
1-10	6250.0	4750.0	True
9-9	4250.0	4250.0	True
9-10	4750.0	4250.0	True
9-11	5250.0	4250.0	True
9-12	5750.0	4250.0	True
1-9	6250.0	4250.0	True
12-9	4250.0	5750.0	True
12-10	4750.0	5750.0	True
12-11	5250.0	5750.0	True
12-12	5750.0	5750.0	True
1-12	6250.0	5750.0	True
13-9	4250.0	6250.0	True
13-10	4750.0	6250.0	True
13-11	5250.0	6250.0	True
13-12	5750.0	6250.0	True
13-13	6250.0	6250.0	True
B 8-8	3750.0	3750.0	False
B 9-8	3750.0	4250.0	False
B 10-8	3750.0	4750.0	False
B 11-8	3750.0	5250.0	False
B 12-8	3750.0	5750.0	False
B 13-8	3750.0	6250.0	False
B 14-8	3750.0	6750.0	False
B 14-9	4250.0	6750.0	False
B 14-10	4750.0	6750.0	False
B 14-11	5250.0	6750.0	False
B 14-12	5750.0	6750.0	False
B 14-13	6250.0	6750.0	False
B 14-14	6750.0	6750.0	False
B 13-14	6750.0	6250.0	False
B 12-14	6750.0	5750.0	False
B 11-14	6750.0	5250.0	False
B 10-14	6750.0	4750.0	False

B 9-14	6750.0	4250.0	False
B 8-14	6750.0	3750.0	False
B 8-13	6250.0	3750.0	False
B 8-12	5750.0	3750.0	False
B 8-11	5250.0	3750.0	False
B 8-10	4750.0	3750.0	False
B 8-9	4250.0	3750.0	False

POPULATION MANAGEMENT

Harvest

all populations
10% of the individuals from each stage
at each time step

BIJLAGE 3. ILLUSTRATIE BENUTTING DATA UIT HET VANGSTREGISTRATIE SYSTEEM VOOR NORMERING.

In deze bijlage staat de toelichting waarmee het spreadsheet '1346rat-normering-versie4.xls' tabblad 'normering' kan worden begrepen (zie figuur bijlage 3.1). In het betreffende spreadsheet zijn de formules gegeven voor de uurhokken uit hoofdstuk 2, waar modellen zónder dichtheidsafhankelijkheid het beste op pasten. Hiermee kunnen voor deze uurhokken voorspellingen worden gedaan over populatie- en vangstontwikkelingen, afhankelijk van hoeveel uren er ingezet worden. Het noodzakelijk aantal in te zetten uren kan aldus worden geschat gegeven een bepaalde doelpopulatie of gewenst aantal vangsten per uur.

Doel

Doel is het benutten van de beschikbare vangstgegevens in het vangstregistratie systeem voor

- a) relaties leggen tussen vangstinspanning, populatie niveau en gerealiseerde vangsten
- b) illustreren hoe deze resultaten kunnen worden benut voor normering.

Normering staat voor een stelsel van bevindingen en kengetallen waarmee de LCCM en de regionale coördinatoren de toewijzing van arbeidsinzet objectief kunnen uitvoeren.

Status

De status van dit document is dat het gezien moet worden als een illustratie van de mogelijkheden die de statistische modellen bieden voor de praktijk. De huidige analyses verdienen verbetering en validatie vóórdát de voorspellingen op zichzelf kunnen staan.

Toepassing

Voor een gegeven uurhok wordt het aantal in te zetten uren in de toekomst berekend op grond van de huidige geschatte populatieomvang en het beoogde doel. De huidige geschatte populatie omvang is afgeleid uit de historische reeks van vangsten en geïnvesteerde uren. Voor een selectie van uurhokken zijn de parameters daarvoor reeds geschat door Biometris en A&W. Voor die selectie van uurhokken is het aantal in te zetten uren met een paar simpele stappen te schatten.

Stappenplan

- 1) het is nodig om de historische reeks van vangsten en uren over te nemen uit het tabblad 'data-uurhok-jaar'
- 2) in het groene invoervakje moet het uurhok nummer worden ingevuld
- 3) in het rode vakje moet het totaal aantal uren worden aangepast waarmee in drie jaar de populatie op de norm moet worden gebracht. De voorspelde vangsten per uur in 2010 staan in cel J48. De voorspelde populatie omvang wordt grafisch weergegeven
- 4) Desgewenst kan met behulp van de 'oplosser' in excel (onder menu/gegevens/oplosser) gezocht worden naar het gewenste aantal uren waarmee de norm wordt bereikt

Nadere informatie

De bevinding in dit rapport zijn dat de populatie veranderingen te verklaren zijn uit de vangsten en de toe- en afname door natuurlijke oorzaak. De toe- en afname door natuurlijke oorzaak zijn gerelateerd aan de populatie omvang (we nemen hier aan volgens het exponentiele groei-model). Dat is in

formules vervat en in deze spreadsheet uitgewerkt. Voor een uitgebreidere tekst verwijzen wij naar hoofdstuk 2 van dit rapport (Bos et al. 2009).

Omdat er meerdere jaren zijn met gegevens over vangst en vangstinspanning (1987-2007), krijgen we een set van 21 vergelijkingen met 3 onbekenden. Dat is iteratief oplosbaar. We voorspellen de vangsten op grond van de drie nog onbekende parameters (de cellen b36 tot b38) dit zijn de :

parameter	code
aanvankelijke groeisnelheid van de populatie	α
zoek efficiëntie	β
populatie in het startjaar 1987	startpopulatie aanvangswaarde

We kiezen als uitgangspunt dat de voorspelde vangsten zo goed mogelijk moeten passen bij de waargenomen vangsten. Dus de mean sum of squares moet geminimaliseerd: dat is de waarde in cel k64. Uit de geschatte parameters volgen nu de functional response en de groeicurve die het beste bij deze vangstgegevens passen.

Wat is de statische betrouwbaarheid van dit model?

De marges van betrouwbaarheid zijn breed. Het model kan nog sterk verbeterd worden door op andere temporele schaal in te zoomen. Zie hiertoe de tekst van deel 1 van dit rapport.

Figuur bijlage 3.1 (tegenoverliggende bladzijde). 'Screendump' van het excel tabblad 'normering'. In het spreadsheet '1346rat-normering-versie4.xls'.

Huidige en alternatieve strategieën van Muskrattenbestrijding in Nederland

1346rat-normeringsmodel-versie4_JvB.xls [Compatibiliteitsmodus] - Microsoft Excel

Start Invoegen Pagina-indeling Formules Gegevens Controleren Beeld Ontwikkelings PDF

J53 =I53/D53

1 **Normering: bereken het gewenste aantal uren bestrijding, gegeven het bestrijdingsdoel** **Illustratie benutting data uit het vangstregistratie systeem**

2

3 **de veronderstelde verbanden zijn linear en volgen Bos et al (2009)**

4 Muskratten vangsten moeten ingevoegd uit het vangstregistratie systeem tot het laatste complete jaar

5

6

7 Door Daan Bos, Altenburg & Wjmgma Veenwouden
d.bos@altwjm.nl 0511 474764

8

9

Parameter	Invoer	eenheid	bron
uurhok	0755		zelf kiezen
bodemtype	veen		wordt opgezocht door spreadsheet
oeverlengte	337	km	wordt opgezocht door spreadsheet
alfa	0.10		wordt opgezocht door spreadsheet
beta	0.0003		wordt opgezocht door spreadsheet
startpopulatie aanvangswaa	5358	aantal	wordt opgezocht door spreadsheet
bestrijdingsdoel	0.25	vangsten per uur	gangbare norm LCCM
termijn	3	jaar tot doel is bereikt	keuze
Inzet vereist voor stabilisatie	407	(uren per jaar)	volgt uit parameterwaarden

Doelpopulatie 989 (aantal per 5x5 km cel)

22 **aangepaste waarden**

23 inzet voor doelpopulatie 1800 uren in 3 jaar zelf te kiezen of te bepalen dmv Oplosser (Zie onder menu *Gegevens*)

Jaar	uurhok	waargenomen vangsten	uren	vangsten per uur	voorspelde populatie	voorspelde vangsten	voorspelde v/u	squared deviation
1987	0755	193	411	0.47	5352	557	1.35	132343
1988	0755	263	271	0.37	5535	367	1.35	10759
1989	0755	473	348	1.36	5618	487	1.40	198
1990	0755	979	460	2.13	5542	653	1.42	106021
1991	0755	998	481	2.07	5438	674	1.40	104371
1992	0755	695	547	1.27	5245	752	1.37	3259
1993	0755	414	441	0.94	5199	585	1.33	29182
1994	0755	407	442	0.32	5153	581	1.31	30298
1995	0755	795	469	1.70	5071	611	1.30	33838
1996	0755	630	476	1.32	4983	610	1.29	394
1997	0755	727	711	1.02	4999	896	1.26	28480
1998	0755	687	851	0.81	4082	990	1.16	91590
1999	0755	1211	853	1.42	3622	881	1.03	109220
2000	0755	1045	980	1.07	3097	897	0.92	21773
2001	0755	946	854	1.11	2746	669	0.78	78905
2002	0755	835	607	1.38	2607	422	0.69	170964
2003	0755	226	406	0.56	2608	268	0.66	1735
2004	0755	154	460	0.33	2573	303	0.66	22293
2005	0755	171	546	0.31	2482	355	0.65	33915
2006	0755	88	388	0.23	2484	243	0.63	24178
2007	0755	104	381	0.27	2510	240	0.63	18568
2008			700		2324	444	0.63	
2009			600		2210	353	0.59	
2010			500		2158	279	0.56	

54 beoogde doel in 2010 (vangsten per uur)

55 gemiddelde geleverde inspanning: 528 uren

56

57

58 **Gevonden waarden in Bos et al (2009) over 48 uurhokken:**

groei linear	mediaan	min 95%	max 95%
alfa	0.35	0.039	1
beta	0.001	0.00001	0
startpopulatie theorie	519.5	aantal -berekend uit oeverlengte	

0.10 mean sum of squares (to be minimised)

0.0003

5367.7

50041

Gereed

75%

Paneel A: waargenomen versus voorspelde vangsten

Voorspelde vangsten

Waargenomen vangsten

$R^2 = 0.5961$

Paneel B: Inspanning en voorspelde populatie

Voorspelde populatieproefte

Uren

Jaar

● Terugvoorspelde populatie ● Toekomstige populatie
◆ Geleverde inspanning (uren) ◆ Toekomstige inspanning

1346rat-normeringsmodel-versie4_JvB.xls [Compatibiliteitsmodus] - Microsoft Excel

Start Invoegen Pagina-indeling Formules Gegevens Controleren Beeld Ontwikkelers PDF

B41 startpopulatie aanvangswaarde

1 **Initiatief van Daan Bos om de data uit het vangstregistratie systeem te benutten.**

2 d.bos@altwym.nl 0511 474764

3 deze pagina geeft uitleg

4

5 In deze bijlage staat de toelichting waarmee het spreadsheet '1346rat-normering-versie3.xls' tabblad 'normering' kan worden begrepen.

6

7 **Doel**

8 Doel is het benutten van de beschikbare vangstgegevens in het vangstregistratie systeem voor

9 a) relaties leggen tussen vangstspanning, populatie niveau en gerealiseerde vangsten

10 b) illustreren hoe deze resultaten kunnen worden benut voor normering

11 Normering staat voor een stelsel van bevindingen en kengetallen waarmee de LCCM en de regionale coördinatoren de toewijzing van arbeidsinzet objectief kunnen uitvoeren.

12

13 **Toepassing**

14 Voor een gegeven uurhok wordt het aantal in te zetten uren in de toekomst berekend op grond van de huidige geschatte populatieomvang en het beoogde doel.

15 De huidige geschatte populatie omvang is afgeleid uit de historische reeks van vangsten en geïnvesteerde uren.

16 Voor een selectie van uurhokken zijn de parameters daarvoor reeds geschat door Biometris en A&W

17 Voor die selectie van uurhokken is het aantal in te zetten uren met een paar simpele stappen te schatten:

18 1) het is nodig om de historische reeks van vangsten en uren over te nemen uit het tabblad 'data-uurhok-jaar'

19 2) in het groene invoervakje moet het uurhok nummer worden ingevuld

20 3) in het rode vakje (cel k54) moet het totaal aantal uren worden aangepast waarmee in drie jaar de populatie op de norm moet worden gebracht.

21 De voorspelde populatie omvang wordt grafisch weergegeven. De voorspelde vangsten per uur in 2010 staan in cel J48.

22

23 4) Desgewenst kan met behulp van de 'oplosser' in excel (onder menu/gegevens/oplosser) gezocht worden naar het gewenste aantal uren waarmee de norm wordt bereikt

24 In sommige versies van Excel is het nodig om per gebruiker onder menu/invoegtoepassingen de 'oplosser' actief in te voegen.

25

26 **Nadere informatie**

27 De bevinding van Bos et al (2009) is dat de populatie veranderingen te verklaren zijn uit de vangsten en de toe- en afname door natuurlijke oorzaak.

28 De toe- en afname door natuurlijke oorzaak zijn gerelateerd aan de populatie omvang (we nemen hier aan volgens het exponentiële groei-model)

29 De vangsten zijn te verklaren uit de vangstspanning, maar zijn ook gerelateerd aan de pop omvang. (we nemen hier aan volgens een linear verband

30

31

32 Omdat er meerdere jaren zijn met gegevens over vangst en vangstspanning (1987-2007), krijgen we een set van 21 vergelijkingen met 3 onbekenden.

33 dat is iteratief oplosbaar.

34

35 We voorspellen de vangsten op grond van de drie nog onbekende parameters (de cellen b36 tot b38)

36 dit zijn de :

37

parameter	code
aanvankelijke groeisnelheid van de populatie	alfa
zoek efficiëntie	beta
populatie in het startjaar 1987	startpopulatie aanvangswaarde

42

43

44 We kiezen als uitgangspunt dat de voorspelde vangsten zo goed mogelijk moeten passen bij de waargenomen vangsten

45 dus de mean sum of squares moet geminimaliseerd: dat is de waarde in cel k64

46 uit de geschatte parameters volgen nu de functionale response en de groeicurve die het beste bij deze vangstgegevens passen

47

48 wat is de statische betrouwbaarheid van dit model?

49 Het model kan nog sterk verbeterd worden door op andere temporele schaal in te zoomen

50

51

52 Desgewenst kan voor een uurhok met nog onbekende populatie parameters gezocht worden naar geschikte waarden voor deze parameters.

Gereed

data-uurhok-jaar uurhokken-NL normering uitleg

100%

