



**Vlaanderen**  
is wetenschap

# Een geactualiseerd populatiemodel voor het everzwijn in Vlaanderen en afgeleide afschotrichtlijnen

Lynn Pallemmaerts, Toon Van Daele, Anneleen Rutten, Jim Casaer

INSTITUUT  
NATUUR- EN BOSONDERZOEK

**Auteurs:**

[Lynn Pallemarts](#) , [Toon Van Daele](#) , [Anneleen Rutten](#) , [Jim Casaer](#) 

*Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek*

**Reviewer:**

Frank Huysentruyt

Het INBO is het onafhankelijk onderzoeksinstituut van de Vlaamse overheid dat via toegepast wetenschappelijk onderzoek, data- en kennisontsluiting het biodiversiteitsbeleid en -beheer onderbouwt en evalueert.

**Vestiging:**

Herman Teirlinckgebouw

INBO Brussel

Havenlaan 88 bus 73, 1000 Brussel

[vlaanderen.be/inbo](https://vlaanderen.be/inbo)

**e-mail:**

[lynn.pallemaerts@inbo.be](mailto:lynn.pallemaerts@inbo.be)

**Wijze van citeren:**

Pallemaerts L, Van Daele T, Rutten A, Casaer J. (2022). Een geactualiseerd populatiemodel voor het everzwijn in Vlaanderen en afgeleide afschotrichtlijnen. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2022 (8). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel.

DOI: <http://doi.org/10.21436/inbor.72352360>

**D/2022/3241/086**

**Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2022 (8)**

**ISSN: 1782-9054**

**Verantwoordelijke uitgever:**

Maurice Hoffmann

**Foto cover:**

Jeroen Mentens / Vilda

**Dit onderzoek werd uitgevoerd:**

in opdracht van het Jachtfonds.



Dit werk valt onder een [Creative Commons Naamsvermelding-GelijkDelen 4.0 Internationaal-licentie](https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/).

EEN GEACTUALISEERD POPULATIEMODEL VOOR  
HET EVERZWIJN IN VLAANDEREN EN AFGELEIDE  
AFSCHOTRICHTLIJNEN

Lynn Pallemmaerts, Toon Van Daele, Anneleen Rutten, Jim Casaer

10.21436/inbor.72352360

## Voor- en dankwoord

Bij het actief populatiebeheer van zoogdieren komt de vraag steeds terug hoeveel dieren er in elke leeftijdscategorie geschoten of gevangen moeten of kunnen worden. Het antwoord hierop hangt zowel af van de beheerdoelstellingen als van de soortspecifieke populatiekenmerken. Met dit rapport willen we bijdragen aan het vergroten van de kennis in functie van het beheer van everzwijnen in Vlaanderen.

Voor de kenmerken van de everzwijnenpopulatie in Vlaanderen gebruikten we afschotgegevens die jagers via het E-loket rapporteerden. Voor gegevens over leeftijd en reproductie zamelden we ook respectievelijk onderkaken en baarmoeders in. We bedanken uitdrukkelijk alle jagers voor het nauwgezet ingeven van de gegevens en het inzamelen van onderkaken.

We deden ook beroep op de vangst-hervangst gegevens uit het INBO-project naar de ruimtelijke en temporele bewegingspatronen van everzwijnen. We bedanken daarom ook de vele vrijwilligers uit dit project die vangkooien opvolgden en dieren hielpen vangen, alsook alle jagers die ons de terugmeldingen bezorgden.

Daarnaast was dit rapport ook nooit tot stand kunnen komen zonder de inzet van INBO-medewerkers die onderkaken en baarmoeders verzamelden, het bijhorende labowerk uitvoerden en de gegevens invoerden en verwerkten.

We also want to thank Marlène Gamelon (LBBE, CNRS), Alain Licoppe (DEMNA, SPW) and Sebastian Vetter (University of Veterinary Medicine, Vienna) for the exchange of information and experiences regarding the population models and their applications.

## Uitgebreide samenvatting en aanbevelingen

Voor dit rapport combineerden we de wetenschappelijke kennis over populatiedynamiek bij everzwijnen met gegevens over de populatie in Vlaanderen. Van everzwijnen die hier worden geschoten hebben we de biologische gegevens: gewicht, leeftijdscategorie, de aanwezigheid van en het aantal embryo's. Jagers rapporteren die via de meldingsformulieren op het E-loket van ANB. Voor een kleine aantal dieren verzamelde INBO zelf gegevens bij drukjachten, en hebben we een nauwkeuriger beeld van de leeftijd, het vanggewicht en de reproductiestatus. Van een deel van de everzwijnen die voorzien werden van oorlabels tussen 2013 en 2018 hebben we tot 2020 ook terugmeldingen. Dit maakt een inschatting van de overlevingskans op basis van vangst-hervangstanalyse mogelijk. Tot nu toe werden er in het totaal 222 van de 496 gemerkte everzwijnen teruggemeld, meestal via de jacht.

Wetenschappelijk gestuurd faunabeheer gebruikt populatiemodellen. Na vergelijking van verschillende opties gebruikten we in dit geval een model dat de populatie opdeelt in **leeftijdscategorieën**. We gebruikten daarin ook enkel de **vrouwelijke dieren** voor de analyse van de effecten op de populatiegroei. Het zijn in de populatie immers enkel zij die voor frislingen zorgen. Alleen voor de laatste simulaties van ons rapport, waarin we de respons van de populatie onder verschillende beheersscenario's vergeleken, integreerden we ook de mannelijke dieren in de analyses.

Op basis van de vangst-hervangst data berekenden we de actuele sterfte, die een combinatie is van natuurlijke sterfte en afschot. Gezien bijna alle terugmeldingen afkomstig zijn van de jacht, gebruikten we literatuurgegevens voor de natuurlijke sterfte.

De gegevens over de worpgrootte haalden we uit het aantal embryo's, hetzij genoteerd door het INBO bij drukjachten of gemeld door de jagers via de meldingsformulieren. Het gevonden percentage drachtige dieren in Vlaanderen verschilt sterk van de percentages die in de literatuur vermeld worden. Vermoedelijk speelt hier het feit mee dat een deel dieren die wel deelnemen aan de reproductie geen embryo's dragen op het moment van het afschot. Hierdoor tellen we ze niet mee bij de drachtige dieren. Om deze reden werd gewerkt met de percentages drachtige dieren in gunstige omstandigheden zoals gevonden in de literatuur.

We stelden een populatiematrix op basis van drie leeftijdscategorieën (frisling, overloper en adulten) op. De matrixanalyses op basis van dit leeftijdsmodel, gevoed met eigen data, geven aan dat:

- De huidige populatie bestaat uit ongeveer 60% frislingen, 30% overlopers en 10% adulte dieren.
- Deze populatie het meest gevoelig is aan relatieve veranderingen in de reproductie bij de frislingen én aan relatieve veranderingen in de sterfte bij de frislingen. Dit wijst op het belang van:
  - juiste gegevens over het percentage reproducerende frislingen
  - het aandeel frislingen in het afschot
- Het huidige afschotregime resulteert in een jaarlijkse populatiegroei ( $\lambda$ ) van 1,37.

Dit laatste wil zeggen dat wanneer we de huidige sterfte door jacht simuleren, de populatie jaarlijks nog met 37% toeneemt. Deze aangroei komt ook overeen met de gemiddelde toename in het jaarlijks gerapporteerd afschot sinds 2006. Wel zien we verschillen tussen de samenstelling van het afschot in onze simulaties en in het gerapporteerd afschot in



Vlaanderen. Dit wijst er op dat schatting van de populatieparameters toch nog verder verfijnd moeten worden door meer data te verzamelen.

*Life-stage simulation analysis* verfijnde de bevindingen van het leeftijdsmodel voor Vlaanderen. Hiervoor lieten we de verschillende basisparameters variëren tussen minimale en maximale waarden. Concreet wil dit zeggen dat we bijvoorbeeld fertiliteit verder opdelen in overleving van de moeder, aantal embryo's en de proportie reproducerende dieren en elk van die parameters op zich laten variëren. De overleving splitsen we dan op in de natuurlijke overleving en de jachtmortaliteit. Op deze manier wordt de onzekerheid en variatie die bestaat voor elke basiswaarde van deze populatieparameters mee in de analyse opgenomen. Vervolgens laten we de sterfte door jacht voor elke leeftijdscategorie variëren van 0 tot 80%. Deze analyses tonen opnieuw aan dat de veranderingen in sterfte door jacht bij de frislingen de grootste impact op  $\lambda$  heeft. Ook voor de andere leeftijdsspecifieke parameters had telkens een verandering van de parameter bij de frislingen de grootste impact op  $\lambda$ .

Om de mogelijke gevolgen van bepaalde afschotregimes te kunnen vergelijken gebruikten we verschillende benaderingen. Een eerste benadering baseert zich op het gebruik van het leeftijdsmodel, waarbij we het afschotpercentage in de verschillende leeftijdscategorieën gebruiken om vier afschotregimes te simuleren:

1. **Niet-selectief afschot.** Hier pasten we eenzelfde afschotpercentage op de drie leeftijdscategorieën toe. Deze simulatie toonde aan dat bij een dergelijk afschot een afschotpercentage van minstens 55% uit elke categorie nodig is om de populatieaanwas een halt toe te roepen.
2. **Exclusief afschot** op één leeftijdscategorie. Dit wil zeggen dat voor twee leeftijdscategorieën het afschotpercentage op 0% gehouden wordt en we dan het afschot voor de derde leeftijdscategorie laten variëren tussen 0% en 100%.
  - Uit deze simulaties bleek dat zelfs indien 100% van de adulte zeugen geschoten wordt, de populatie nog steeds groeit ( $\lambda > 1$ ).
  - Wanneer enkel frislingen of enkel overlopers geschoten zouden worden is een afschot van minstens 95% of 97% respectievelijk vereist om de populatiegroei te stoppen ( $\lambda \leq 1$ ).
3. **Juveniel-sparend afschot.** We zoeken verschillende mogelijke combinaties van afschotpercentages van overlopers en adulten. Hierbij worden geen frislingen geschoten en wordt gezocht naar de scenario's zonder populatiegroei ( $\lambda \leq 1$ ). Hieruit blijkt dat dan minstens 95% van de overlopers geschoten moet worden en dat het percentage adulte zeugen dat geschoten wordt daarbij niet veel impact heeft op  $\lambda$ .
4. **Verschillende mogelijke combinaties** van afschotpercentages in de drie leeftijdscategorieën. Hieruit blijkt dat wanneer men minder dan 55% in de categorie van overlopers en adulten wil schieten, men altijd meer dan 55% van de frislingen zou moeten schieten om een populatiegroei tegen te gaan. Voor alle afschotpercentages boven 55% voor frislingen kunnen verschillende combinaties van afschotpercentages voor overlopers en adulten gevonden worden die resulteren in een populatie die niet verder toeneemt ( $\lambda \leq 1$ ). Hierbij is het afschotpercentage van de overlopers altijd hoger dan dat van de adulte zeugen.

Het probleem bij het vertalen van al de bovenstaande analyses en simulaties naar terreintoepassingen is dat ze vertrekken van een percentage te schieten dieren binnen de populatie. Zonder kennis van het werkelijk aantal dieren in de populatie op het terrein, is het echter moeilijk dit om te zetten in vereiste afschotaantallen voor het beheer. Daarenboven bevatten deze simulaties, zoals hoger vermeld, geen mannelijke dieren. Nochtans spelen deze



wel een rol in de werkelijke populatiegrootte op het terrein en maken ze mee deel uit van het totale afschot. Om hieraan tegemoet te komen voerden we op een tweede manier simulaties uit. Hierbij vertrokken we van een gesimuleerde populatie van 1000 everzwijnen die per geslacht (50/50) verdeeld werden in leeftijdscategorieën, analoog met de samenstelling van onze huidige populatie. Voor deze simulatieoefening werd een populatiemodel gebruikt met leeftijden uitgedrukt in jaren i.p.v. leeftijdscategorieën. Dit laat immers toe om het effect van de afschotregimes op de populatieopbouw beter te kunnen analyseren. Op deze gesimuleerde populatie werden verschillende afschotregimes toegepast en dit gedurende 10 opeenvolgende jaren. We simuleerden 8 mogelijke afschotregimes:

- We simuleerden een **populatie zonder afschot (N)**, een populatie onder het **huidige afschotregime in Vlaanderen (H)** en een populatie waarbij er **niet-selectief** geschoten werd (**H1**; 55% uit elke mogelijke leeftijdscategorie).
- Voor drie afschotregimes (**H2, H3, H4**) baseerden we ons op bestaande modellen zoals het Lüneburger-model, waarbij **zeer hoge afschotpercentages (70-80%) van frislingen** en overlopers gecombineerd worden met het zo goed als **sparen van de middenklassen**, om vervolgens uit de oudere klasse (> 5 jaar) terug te kunnen oogsten (5-10%).
- Twee afschotregimes (**H5, H6**) werden gesimuleerd met een **hoger afschot in de adulte** groep (5–33%) in combinatie met **gemiddelde afschotpercentages bij de overlopers** (40–50%) en een **hoog afschot bij de frislingen** (75–80%).

Om al deze verschillende afschotregimes te vergelijken gebruikten we de onderstaande criteria met overeenkomstige indicatoren; deze laatste worden telkens voor elk criterium tussen haakjes ( ) weergegeven. Alle criteria worden na 5 jaar afschotsimulatie berekend.

- 1) De populatiegroei: hierbij streven we naar een stabiele óf afnemende populatie ( $\lambda \leq 1$ ).
- 2) Het aantal te schieten dieren. Hierbij werd geen keuze gemaakt tussen maximaliseren of minimaliseren, omdat het kunnen bejagen van everzwijnen een doelstelling op zich kan zijn, maar anderzijds de noodzaak om veel dieren te schieten ook als negatief kan beschouwd worden.
  - a) Uitgedrukt als het totaal afschot (absoluut afschot)
  - b) Uitgedrukt als het percentage van de aanwezige voorjaarspopulatie (relatief afschot)
- 3) Respect voor de sociale structuren van everzwijnenpopulaties
  - a) Gelijke geslachtsverdeling nastreven (verhouding vrouw/man)
  - b) Behoud van een leeftijdsopbouw binnen de populatie die gelijkaardig is aan een natuurlijke populatieopbouw (leeftijdsverdeling, kwalitatieve inschatting)
  - c) Mogelijkheid om een beperkt aantal dieren binnen de populatie oud te laten worden (maximale leeftijd van dieren in de populatie)
- 4) Respect voor dierenwelzijnsaspecten
  - a) Minimaliseren van het percentage en absoluut aantal moederdieren met mogelijks afhankelijke jongen binnen het afschot (risico op wezen, afschot moederdieren)
- 5) Praktische toepasbaarheid op het terrein
  - a) Complexiteit van de afschotrichtlijnen, m.a.w. gedetailleerde verschillen tussen geslachten en leeftijdscategorieën (groepsonderscheiding)

Voor elk van de gesimuleerde afschotregimes kan de samenstelling van het resulterende afschot (percentages van elk geslacht en leeftijdscategorie binnen het afschot) vergeleken worden met de samenstelling van het huidige gerapporteerde afschot. Dit laat ons toe na te gaan in welke mate het huidige afschot afwijkt en waar bijsturing gewenst is.

De onderstaande tabel geeft een overzicht van alle mogelijke afschotregimes en de waarden (of een kwalitatieve inschatting) voor elk van de indicatoren. Elk van de onderzochte afschotregimes scoort sterk op bepaalde criteria en minder sterk op andere. De mate waarin hoe zwaar elke van deze doelstellingen uiteindelijk is finaal een waardenkeuze die zich doorvertaalt in de keuze voor een bepaald afschotregime. Deze keuze dient gemaakt te worden door het beleid of door de beheerder op het terrein.

criterium	N	H	H1	H2	H3	H4	H5	H6
$\lambda$	2,24	1,37	1,01	0,87	1,00	1,00	1,01	1,02
Absoluut afschot	n.v.t.	5745	3528	2735	3440	3745	4138	4055
Relatief afschot	n.v.t.	85%	123%	175%	155%	160%	158%	165%
Maximale leeftijd	10	7	7	9	10	9	8	9
Leeftijdverdeling	+++	+	++	-	+	+	++	+
Risico op wezen	n.v.t.	0.30	0.17	0.08	0.10	0.08	0.08	0.06
Afschot moederdieren	n.v.t.	551	105	26	58	53	59	40
Groepsonderscheiding	n.v.t.	n.v.t.	+++	++	-	-	++	++

Resultaten van afschotsimulaties na 5 jaar, startende van een populatie van 1000 dieren. N: scenario zonder jacht. H: huidige Vlaamse jachtregime. H1: niet-selectief model. H2: hoge druk op frislingen en overlopers, lage druk op adulten. H3-H4: hoge druk op frislingen en overlopers, jongen adulten gespaard, lage druk op oude adulten. H5: hoge druk op frislingen, intermediaire druk op andere categorieën. H6: Hoge druk op frislingen, intermediaire druk op overlopers, lage druk op adulten.

Uit de simulaties zien we dat in het huidige afschot (H) over de laatste jaren frislingen, overlopers en adulten er respectievelijk gemiddeld ongeveer 55%, 30% en 15% van uitmaken. In het scenario van een niet-selectief afschot (H1) bedraagt het aandeel frislingen in het afschot 62%. Voor alle andere scenario's, waarbij de populatie niet verder toeneemt, vormt het frislingenafschot rond de 80% van het totale afschot. Het afschot van adulte dieren in deze scenario's is nooit meer dan 7 of 8%. De verschillen tussen de mogelijke scenario's die resulteren in  $\lambda \leq 1$  verschillen voor dit criterium niet sterk van elkaar.

Wanneer we de verschillende populatiesamenstellingen van de afschotsscenario's met een  $\lambda \leq 1$  vergelijken, zien we dat H1 en H5 beide in een vrij stabiele piramide resulteren die gekenmerkt wordt door een brede basis en afnemende aantallen met toenemende leeftijd. De andere afschotregimes resulteren in populaties die minder logisch zijn opgebouwd en ook minder stabiel zijn doorheen de jaren van de simulatie. Het risico op het schieten van moederdieren waarvan jongen mogelijk afhankelijk zijn, is hoger bij H1 dan bij H5 (respectievelijk 17% versus 8% van het totale te verwezenlijken afschot). Onder het huidige afschotregime is dit relatief gezien nog hoger (30%).





De simulaties, uitgevoerd in dit onderzoek, laten een aantal duidelijke conclusies toe:

- Het huidige afschot gaat nog steeds samen met een toename in de populatie.
- Het afschotpercentage van de frislingen heeft de grootste impact op de populatiegroei.
- De onzekerheden over natuurlijke sterfte en reproductie bij frislingen hebben een grote impact op het model en moeten dus prioritair weggewerkt worden.
- Het huidige afschotregime wordt gekenmerkt door het laagste relatief afschot, in vergelijking tot afschotregimes die resulteren in een stabiele of afnemende populatie.
- Het huidige afschotregime, juist omdat het er niet in slaagt de populatie te doen stabiliseren, is op lange termijn het scenario waarin absoluut het meeste aantal dieren geschoten moeten worden.
- Afschotregimes waarbij het afschotpercentage van de frislingen 75% of meer bedraagt, slagen erin om de populatie te stabiliseren, zonder een verhoogd risico op het schieten van moederdieren waarvan jongen afhankelijk zijn. Dit laatste verhoogt de kans dat een dergelijke regime op het terrein effectief uitgevoerd zal worden.
- Bij afschotregimes die resulteren in het stabiliseren of reduceren van de populatie bedraagt het aandeel frislingen in het totaal afschot rond de 80% en dat van de overlopers tussen 9 en 22% bedraagt. De enige uitzondering hierop is het afschotregime waarbij niet-selectief 55% uit elke categorie geschoten wordt.
- Een afschotregime, waarbij de afschotpercentages voor de verschillende leeftijdscategorieën ouder dan 1 jaar onderling weinig verschillen en tussen 25 en 40% bedragen, resulteert ook in een stabilisatie van de populatie. Een dergelijk scenario is vermoedelijk makkelijker om te zetten naar afschotrichtlijnen in de praktijk dan afschotregimes waarbij de middenklasse zo goed als gespaard moet worden. Deze laatste riskeren al gevolg te hebben dat men niet meer zou durven schieten in deze categorie, met een lager totaal afschot als gevolg.



## English abstract

Since wild boar returned to Flanders in 2006, its population and distribution range expands yearly. An efficient management aiming to stop the population increase, requires a good knowledge of both the current population dynamics of wild boar in Flanders and of the efficiency of possible hunting regimes.

We used previously published population models and derived the necessary population parameters from Flemish hunting bag data, *capture-mark-recapture* data and literature. We found that the population dynamics in Flanders were strongly influenced by hunting mortality, especially of juveniles ( $\leq 12$  months old). We also found that, despite the year-round, unrestricted hunt on wild boar in Flanders, the estimated population growth is still about 40 % annually ( $\lambda = 1,37$ ).

We simulated the current hunting regime and compared this to other possible alternative regimes which aim to stabilise or decrease the population ( $\lambda \leq 1$ ). Among those, we found a regime which targets no more than 25 and 40 % of yearlings (12-24 months old) and adults ( $\geq 24$  years old) and makes little to no difference between the classes nor between sexes within these classes. We assume that this regime is the most feasible in the field, especially since it is not always easy to correctly determine the age of an individual in the field before shooting it. This way, we allow the population to reach a situation where all age classes are proportional to a standard population pyramid and wherein individuals can reach older ages than what is currently possible. Moreover, this regime minimises the risk of shooting sows with dependent young.

To reach the goal of a stable or decreasing population, it is necessary to increase the total hunting bag, as well as the proportion of juveniles within the hunting bag. This age class needs to be primarily targeted in the population, so they form the bulk of the hunting bag (approximately 80 %). Yearlings should make up 10 to 20 % of the hunting bag.

The overall conclusion of this report is that, to achieve a stable or decreasing population of wild boar in Flanders, a higher percentage of the total population should be shot annually, while simultaneously specifically targeting younger animals than the current hunting regime does.

## Inhoudstafel

Voor- en dankwoord .....	2
Uitgebreide samenvatting en aanbevelingen .....	3
English abstract .....	8
Lijst van figuren .....	11
Lijst van foto's .....	13
Lijst van tabellen .....	13
1 Inleiding.....	14
1.1 Geschiedenis .....	14
1.2 Doelstelling.....	14
1.3 Populatiemodellen en –parameters .....	15
1.4 Classificatie van everzwijnen.....	16
2 Populatieparameters: fertiliteit .....	18
2.1 Beschikbare data .....	18
2.1.1 Subsets .....	18
2.2 Berekeningen .....	20
2.3 Resultaten .....	20
2.4 Discussie .....	21
3 Populatieparameters: overleving.....	23
3.1 Beschikbare data .....	23
3.2 <i>Capture-mark-recapture</i> modellen.....	23
3.3 Methodiek .....	25
3.4 Resultaten .....	26
3.5 Discussie .....	28
4 Toepassing van het leeftijdsmodel op Vlaamse data.....	29
4.1 Inleiding.....	29
4.2 Methodiek .....	29
4.3 Resultaten .....	30
4.4 Discussie .....	32
5 <i>Life stage simulation analysis</i> .....	34
5.1 Inleiding.....	34
5.2 Methodiek .....	34
5.3 Resultaten .....	35
5.4 Discussie .....	37
6 Mogelijke afschotregimes .....	38
6.1 Inleiding.....	38



6.2	Methodiek .....	38
6.3	Resultaten .....	39
6.3.1	Niet-selectieve jacht .....	39
6.3.2	Exclusieve jacht .....	39
6.3.3	Frisling-sparende jacht .....	40
6.3.4	Flexibele jacht.....	41
6.4	Discussie .....	41
7	Afschotrichtlijnen vertaald naar absolute aantallen .....	43
7.1	Inleiding .....	43
7.2	Methodiek .....	43
7.3	Resultaten .....	46
7.4	Discussie .....	51
	Referenties .....	54
	Bijlage A: ondersteunend materiaal.....	57
	Bijlage B: populatieparameters op basis van gewichtsklassen .....	71
	Bijlage C: toepassing van het gewichtsmodel op Vlaamse data .....	76
	Bijlage D: toepassing van het gemengd model op Vlaamse data .....	81



## Lijst van figuren

Figuur 1:	Schematische voorstelling van een populatiemodel bestaande uit drie leeftijdscategorieën met een tijdsstap van 1 jaar waarbij dieren al vanaf het eerste jaar aan de reproductie kunnen bijdragen, zoals dat bij everzwijnen het geval is. Bron: Bieber & Ruf (2005). .....	15
Figuur 2:	Precisie en <i>recall</i> van de leeftijdsbepaling van everzwijnen in de drie leeftijdscategorieën sinds het begin van de dataverzameling in 2008. ....	19
Figuur 3:	Geboortepiek van frislingen in Vlaanderen per halve maand, gebaseerd op de teruggerekende geboortedatum van geschoten individuen jonger dan 24 maanden. ....	22
Figuur 4:	Percentage drachtige zeugen binnen het afschot per maand in de periode 2007-2021. Cijfers boven de balken duiden het absolute aantal geschoten zeugen per maand aan. Data van eind 2021 is nog niet compleet. ....	22
Figuur 5:	Schematische voorstelling van het Seber model. Naar Cooch & White (2019a).....	24
Figuur 6:	Schematische voorstelling van het Burnham model. Naar Cooch & White (2019b).....	24
Figuur 7:	Overlevingsparameters volgens het Seber model DR6 voor de verschillende leeftijdscategorieën en geslachten.....	28
Figuur 8:	<i>Stable stage distribution</i> voor de populatiematrix.....	31
Figuur 9:	Sensitiviteiten en elasticiteiten voor de verschillende populatieparameters.....	31
Figuur 10:	Gerapporteerd afschot in Vlaanderen. A) In de periode tussen 2006 en 2009, gebruikt in Casaer & Scheppers (2011). B) In de periode tussen 2006 en 2021, gebruikt in dit rapport. Bron: grofwiljacht.inbo.be. ....	32
Figuur 11:	Relatie tussen de asymptotische populatiegroei ( $\lambda$ ) van everzwijnen en de verschillende fertiliteitsparameters: gemiddelde aantal embryo's bij frislingen (A), overlopers (B) en adulten (C) en proportie reproducerende frislingen (D), overlopers (E), adulten (F). ....	35
Figuur 12:	Relatie tussen de asymptotische populatiegroei ( $\lambda$ ) van everzwijnen en de verschillende overlevingsparameters: jaarlijkse natuurlijke overleving van frislingen (A), overlopers (B) en adulten (C) en jachtmortaliteit van frislingen (D), overlopers (E) en adulten (F).....	36
Figuur 13:	$R^2$ per populatieparameter. Afkortingen: E = gemiddeld aantal embryo's, P = proportie reproducerende zeugen, S = natuurlijke overleving, H = jachtmortaliteit, j = frisling, y = overloper, a = volwassen.....	37
Figuur 14:	Veranderingen in $\lambda$ voor een variërende jachtintensiteit bij niet-selectieve jacht. De jachtmortaliteit is dezelfde voor de drie leeftijdscategorieën.....	39
Figuur 15:	Veranderingen in $\lambda$ voor exclusieve jachtregimes gevisieerd op de verschillende leeftijdscategorieën.....	40
Figuur 16:	Veranderingen in $\lambda$ voor frisling-sparende afschotregimes. Hierbij wordt de jachtmortaliteit van de jongste leeftijdscategorie op 0 gehouden. De rode lijnen verwijzen naar de $\lambda$ voor iedere combinatie van jachtmortaliteit van overlopers en adulten.....	40
Figuur 17:	Verandering in $\lambda$ voor flexibele jachtregimes, waarbij de jachtmortaliteit varieert per leeftijdscategorie. De rode lijnen verwijzen naar de $\lambda$ voor iedere combinatie van jachtmortaliteit. Hj = jachtmortaliteit van frislingen. ....	41
Figuur 18:	Procentuele samenstelling van de populatie voor de verschillende jachtscenario's. Situatie na 5 jaar.....	47

Figuur 19: Procentuele samenstelling van het afschot voor de verschillende jachtscenario's. Situatie na 5 jaar.....	48
Figuur 20: Populatiepiramide voor scenario H na 5 jaar. De donkere gedeelte van elke kolom toont het aantal geschoten dieren in iedere leeftijdscategorie.....	49
Figuur 21: Populatiepiramide voor scenario's H1 t.e.m. H6 na 5 jaar. De donkere gedeelte van elke kolom toont het aantal geschoten dieren in iedere leeftijdscategorie. ....	50



## Lijst van foto's

Foto 1:	Vangkraal gebruikt om volledige rottes, inclusief overlopers en adulten, te vangen en markeren. Vangst uit 2015. © INBO. ....	23
Foto 2:	Pyjamakooi om enkel frislingen te vangen en markeren. Vangst uit 2015. © INBO. ....	23

## Lijst van tabellen

Tabel 1:	Overzicht van de gebruikte leeftijdscategorieën.....	17
Tabel 2:	Algemene kruistabel gebruikt voor de berekening van de nauwkeurigheid van de leeftijdsbepaling van everzwijnen door jagers tussen 2006 en 2021. Het aantal dieren in elke leeftijdscategorie wordt getoetst tegenover hun leeftijdsbepaling door het labo, dat als controle dient. ....	18
Tabel 3:	Gemiddelde worpgroottes ( $\pm$ standaardfout) per leeftijdscategorie.....	20
Tabel 4:	Proportie reproducerende zeugen per leeftijdscategorie. ....	20
Tabel 5:	Voorbeelden van <i>life histories</i> bij de <i>capture-mark-recapture</i> methode van een vier jaar durende studie.....	25
Tabel 6:	Vangst-hervangst tabel voor de dode terugmeldingen op basis van de leeftijd.....	26
Tabel 7:	Vangst-hervangst tabel voor de levende hervangsten op basis van de leeftijd.....	27
Tabel 8:	Parametrische bootstrap GOF resultaten.....	27
Tabel 9:	Overlevingsparameters volgens het Seber model DR6. ....	27
Tabel 10:	Gebruikte parameters voor de analyse van Bieber & Ruf (2005) met eigen data.....	30
Tabel 11:	Overzicht van de gestandaardiseerde, relatieve impact van het afschot van één enkel individu per leeftijdscategorie op $\lambda$ . ....	32
Tabel 12:	Gebruikte boven- en ondergrenzen voor iedere populatieparameter. ....	34
Tabel 13:	Gemiddelde procentuele samenstelling van het afschot van everzwijnen in Vlaanderen tussen 2007 en 2021. ....	43
Tabel 14:	Overzicht van de criteria en hun beschrijving die gebruikt worden om een jachtscenario te evalueren. ....	44
Tabel 15:	Verschillende mogelijke gesimuleerde afschotregimes. De aangegeven aantallen verwijzen telkens naar het afschotpercentage (%) voor een bepaalde leeftijdscategorie voor respectievelijk vrouwelijke/mannelijke dieren.....	46
Tabel 16:	Resultaten van de afschotsimulaties m.b.t. de populatie na jacht voor de verschillende jachtscenario's. Startpopulatie: 1000 individuen.....	46
Tabel 17:	Cumulatief en relatief afschot onder de verschillende jachtscenario's. ....	47
Tabel 18:	Scores van de verschillende jachtscenario's op de gebruikte criteria.....	53



# 1 INLEIDING

## 1.1 GESCHIEDENIS

In 2011 publiceerde het INBO een eerste aanzet tot een beslissingsmodel voor het toekennen van everzwijnafschot (Casaer & Scheppers, 2011). Op basis van de toen beschikbare data (2006 – 2010) en de beschikbare literatuur werd een populatiemodel opgemaakt voor Vlaanderen. Aan de hand van dit model werd de jaarlijkse aangroei van de populatie in Vlaanderen ingeschat en een eerste richtlijn voor het afschot meegegeven. Deze richtlijnen omvatten daarbij zowel de omvang van het afschot, uitgedrukt als percentage van de voorjaarsstand, als de verdeling van het afschot over de verschillende geslachten en leeftijdscategorieën. Uit deze studie werd duidelijk dat de overleving van de vrouwelijke frislingen een van de belangrijkste elementen is om de aangroei van de populatie everzwijnen te sturen in Vlaanderen. Deze bevinding lag in lijn met de verwachtingen op basis van de studie van Bieber & Ruf (2005).

Tegelijkertijd werd door Casaer & Scheppers (2011) duidelijk aangegeven dat betere data over de overleving van de frislingen en het percentage drachtige frislingen belangrijk zijn voor het verfijnen van het model en de erop gebaseerde beheerlijnen.

Ondertussen beschikt het INBO over heel wat bijkomende data over een periode van 10 jaar (2010 – 2020) die in samenwerking met de jagers is verzameld. Ook internationaal werden nieuwe inzichten gepubliceerd (Gamelon et al., 2011; Gamelon et al., 2012; Licoppe et al., 2014; Gamelon et al., 2017; Vetter et al., 2020). Een belangrijke ontwikkeling hierbij is het modelleren van populaties op basis van gewichtsklassen (nl. een gewichtsmodel) in plaats van op leeftijdscategorieën (nl. een leeftijdsmodel). Op het terrein is een gewichtsmodel makkelijker toepasbaar omdat het inschatten van een gewichtsklasse voor de beheerders eenvoudiger is dan een leeftijdscategorie. Daarnaast is bij de populatiedynamiek van everzwijnen niet zozeer de leeftijd, maar wel het bereiken van een minimaal gewicht bepalend voor het feit of een everzwijn al dan niet drachtig kan worden (Gamelon et al., 2012; Licoppe et al., 2014).

## 1.2 DOELSTELLING

Vanuit het Jachtfonds werd aan het INBO gevraagd om op basis van de meest recente inzichten en de huidige dataset, het bestaande populatiemodel te actualiseren en afschotrichtlijnen te formuleren in functie van mogelijke beheerdoelstellingen.

Concreet vertaalt deze vraag zich naar volgende deelvragen:

- Kunnen de parameters, die gebruikt werden in het eerste model voor Vlaanderen, geactualiseerd worden op basis van de tot nu toe verzamelde data?
- Leidt dit tot een bijstelling van het beheer van everzwijnen in Vlaanderen, met het oog op een mogelijke populatieafname of -stabilisatie?
- Welke afschotrichtlijnen of adviezen kunnen er op basis van het geactualiseerde populatiemodel geformuleerd worden in functie van mogelijke beheerdoelstellingen?

Deze laatste vraag vloeit voort uit het feit dat afschotrichtlijnen afhankelijk zijn van de populatiedoelstelling die men wil bereiken. Niet alleen het totale aantal, maar ook de





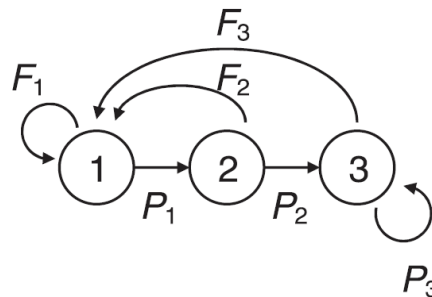
verdeling van het totale afschot over de verschillende geslachten en leeftijdscategorieën heeft immers een impact op de populatiegroei of -afname. Daarnaast komt de vraag steeds terug om wetenschappelijke besluiten, veelal geformuleerd als elasticiteitsparameters (Bieber & Ruf, 2005; Casaer & Scheppers, 2011), te vertalen naar concrete aanbevelingen voor de beheerders op het terrein:

- Richtlijnen voor de concrete na te streven verdeling van het afschot over de verschillende geslachten en leeftijdscategorieën;
- Het effect van het afschot van een individueel dier in elke leeftijdscategorie op de populatiegroei of -afname.

### 1.3 POPULATIEMODELLEN EN -PARAMETERS

Een populatiemodel beschrijft de verandering in grootte en samenstelling van een populatie doorheen de tijd. Het best bekende model is het matrixpopulatiemodel op basis van een Leslie matrix (Leslie, 1945). Deze methode werkt met discrete leeftijdsklassen (i.e. een leeftijdsmodel) en berekent de samenstelling van een populatie voor discrete tijdstappen. De populatie is onderhevig aan leeftijdsspecifieke parameters voor overleving (P) en fertilititeit (F) (Caswell, 2001) (Figuur 1).

In de meeste populaties hebben enkel de vrouwelijke dieren een F waarde die verschilt van 0 en dus een directe impact op de groei van de populatie. Daarom, en omwille van de eenvoud, worden bij de opmaak van een populatiematrix meestal enkel de vrouwelijke dieren binnen de populatie in rekening gebracht.



Figuur 1: Schematische voorstelling van een populatiemodel bestaande uit drie leeftijdscategorieën met een tijdsstap van 1 jaar waarbij dieren al vanaf het eerste jaar aan de reproductie kunnen bijdragen, zoals dat bij everzwijnen het geval is. Bron: Bieber & Ruf (2005).

De veranderingen tussen iedere tijdsstap kunnen worden samengevat in een vierkante populatiematrix, met daarin de parameters voor fertilititeit en mortaliteit voor iedere leeftijdscategorie. De populatiematrix is een discrete, leeftijd-gestructureerde matrix voor populatiegroei. Voor het model voorgesteld in Figuur 1 wordt dit:

$$L = \begin{bmatrix} F_1 & F_2 & F_3 \\ P_1 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & P_3 \end{bmatrix}$$

De fertilititeit van een bepaalde leeftijdscategorie (F<sub>x</sub>) slaat op het per capita gemiddelde aantal vrouwelijke nakomelingen in de leeftijdscategorie x per tijdsstap. Dit kan geïnterpreteerd worden als de bijdrage van die leeftijdscategorie aan de jongste leeftijdscategorie. De overleving van een leeftijdscategorie (P<sub>x</sub>) is de fractie individuen in de leeftijdscategorie x die overleven om in de volgende tijdstap deel uit te maken van de leeftijdscategorie x+1. Dit kan



geïnterpreteerd worden als de bijdrage van die leeftijdscategorie aan de volgende leeftijdscategorie.

De veranderingen in populatiegrootte tussen iedere tijdsstap kunnen berekend worden door de populatiematrix te vermenigvuldigen met de huidige populatiesamenstelling ( $N_t$ ).

$$\bar{N}_{t+1} = \bar{L} \cdot \bar{N}_t$$

Uitgedrukt als een bewerking met matrices wordt dit voor het model uit Figuur 1:

$$\begin{bmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{bmatrix}_{t+1} = \begin{bmatrix} F_1 & F_2 & F_3 \\ P_1 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & P_3 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{bmatrix}_t = \begin{bmatrix} F_1 \cdot n_1 + F_2 \cdot n_2 + F_3 \cdot n_3 \\ P_1 \cdot n_1 + 0 + 0 \\ 0 + P_2 \cdot n_2 + P_3 \cdot n_3 \end{bmatrix}$$

waarin  $n_x$  het aantal vrouwelijke dieren in elk van de drie leeftijdscategorieën weergeeft.

Uit de populatiematrix kunnen aan de hand van eigenvectoren en eigenwaarden een aantal kenmerken worden berekend. De dominante eigenwaarde komt hierbij overeen met de asymptotische populatiegroei ( $\lambda$ ). De populatie kan toenemen ( $\lambda > 1$ ), afnemen ( $\lambda < 1$ ) of stabiel blijven ( $\lambda = 1$ ).  $\lambda$  kan ook worden berekend op basis van de totale populatie op twee verschillende tijdstappen:

$$\lambda = N_{t+1}/N_t$$

De rechtse eigenvector  $\mathbf{w}$  levert de *stable stage distribution*; het geeft de proporties weer van de verschillende leeftijdscategorieën binnen de populatie wanneer die stabiel is. De linkse eigenvector  $\mathbf{v}$  is de *reproductive value*; deze geeft de relatieve reproductieve waarde van de verschillende leeftijdscategorieën mee.

De resultaten van de eigenanalyse worden dan gebruikt om de sensitiviteit en elasticiteit van elke parameter te bepalen, respectievelijk hun absolute en relatieve impact op  $\lambda$ .

Het belangrijkste element van populatiemodellen is de populatiematrix. Om die correct op te stellen is het noodzakelijk om de parameters voor fertiliteit en mortaliteit te bepalen voor de populatie in kwestie. De fertiliteit wordt meestal berekend via een combinatie van gemiddelde worpgrootte, participatie tot reproductie, seksratio bij nakomelingen en overleving van nakomelingen en/of de moeder. Afhankelijk van de soort die wordt bestudeerd en de gekozen tijdstappen in het model, kunnen hier extra parameters bij komen (bv. mate van ontluiking in het geval van vogels, het aantal worpen per jaar bij knaagdieren). De overleving slaat meestal op de natuurlijke overleving; bij bejaagde soorten komt hier de jachtmortaliteit nog bij.

Voor deze analyse moeten dus de fertiliteits- en overlevingsparameters van de populatie everzwijnen in Vlaanderen bepaald worden.

## 1.4 CLASSIFICATIE VAN EVERZWIJNEN

Traditioneel worden everzwijnen bij het opmaken van populatiemodellen op basis van hun leeftijd opgedeeld. De verschillende leeftijdscategorieën kunnen worden teruggevonden in Tabel 1. Deze zijn identiek voor zeugen en keilers.



Tabel 1: Overzicht van de gebruikte leeftijdscategorieën.

<b>Leeftijdscategorie</b>	<b>Leeftijd in maanden</b>
Frisling	≤ 12 maanden
Overloper	13 – 24 maanden
Adult	> 24 maanden



## 2 POPULATIEPARAMETERS: FERTILITEIT

### 2.1 BESCHIKBARE DATA

Het INBO beschikt over afschotgegevens van verschillende grofwildsoorten (inclusief everzwijn) in heel Vlaanderen. Jagers vullen voor ieder geschoten dier via het E-loket van het ANB verschillende gegevens in. Het gaat hierbij om biologische gegevens (leeftijd, geslacht, gewicht en aantal embryo's) en om geografische informatie, zoals de afschotlocatie of de gemeente waar het dier geschoten is. Daarnaast geven de jagers ook een aantal administratieve gegevens mee, waaronder het labelnummer en het afschotplannummer. Deze data wordt door het INBO verwerkt en deels online aangeboden aan het brede publiek via de grofwild app ([grofwildjacht.inbo.be](http://grofwildjacht.inbo.be)).

Daarnaast worden er ook onderkaken van geschoten dieren door het INBO ingezameld, om vervolgens aan de hand van tandformules een exacte leeftijd te bepalen. Dit kan tot één maand nauwkeurigheid onder 2 jaar oud, vervolgens tot zes maanden à één jaar nauwkeurigheid. Omdat niet alle onderkaken verzameld worden, levert dit een subset op van everzwijnen met bijkomende nauwkeurigere informatie die van pas kwam bij de berekeningen van de verschillende onderstaande populatieparameters.

Ook worden door het INBO baarmoeders verzameld om het aantal embryo's te bepalen. Net zoals bij de onderkaken levert dit een subset op met extra nauwkeurige informatie die kon worden meegenomen naar de berekeningen.

#### 2.1.1 Subsets

Sommige data zijn moeilijker correct te verzamelen in het veld waardoor deze gegevens onnauwkeurigheden kunnen bevatten. Twee voor de hand liggende variabelen die hierdoor beïnvloed kunnen worden, zijn de leeftijd en het aantal embryo's.

Via het E-loket van het ANB kunnen er maar drie leeftijdscategorieën opgegeven worden: frisling, overloper of adult. Voor eenvoudige gevallen (bv. jonge frislingen met strepen en de grotere adulten) kan dit makkelijk op het terrein bepaald worden. Voor heel wat dieren moet er echter naar de tandwissel gekeken worden om zeker te zijn van de exacte leeftijdscategorie. Hoewel dit op het terrein theoretisch mogelijk is, blijkt uit de verzamelde data dat hier nog geregeld fouten insluipen. INBO kan de precisie van deze leeftijdsbepaling door jagers in het veld inschatten door analyse van de tandwissel bij de ingezamelde onderkaken.

Tabel 2: Algemene kruistabel gebruikt voor de berekening van de nauwkeurigheid van de leeftijdsbepaling van everzwijnen door jagers tussen 2006 en 2021. Het aantal dieren in elke leeftijdscategorie wordt getoetst tegenover hun leeftijdsbepaling door het labo, dat als controle dient.

		Leeftijdscategorie volgens labo			
		Frisling	Overloper	Adult	
Leeftijdscategorie volgens jager	Frisling	2661	251	26	2938
	Overloper	702	1101	175	1978
	Adult	159	407	572	1138
		3522	1759	773	6054



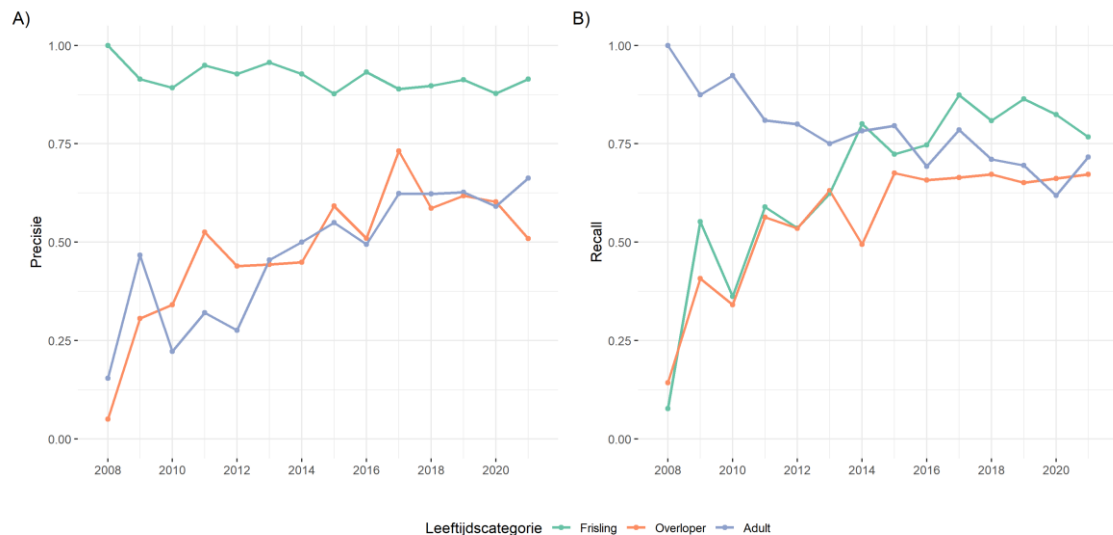
De precisie geeft per leeftijdscategorie de kans weer dat een dier dat als zodanig werd geïdentificeerd ook effectief van die leeftijd is. Ze wordt berekend als de verhouding van het aantal dieren dat correct geïdentificeerd werd door de jagers over het totaal aantal dieren dat door de jagers in die leeftijdscategorie werden toebedeeld. De *recall* geeft dan wat voor een dier van een bepaalde leeftijdscategorie de kans is dat het correct wordt herkend. Deze wordt berekend als de verhouding van het aantal dieren dat correct geïdentificeerd werd door de jagers over het totaal aantal dieren dat door het labo in die leeftijdscategorie werden toebedeeld. Hieronder staan voorbeelden van de berekeningen voor frislingen; voor de overlopers en adulten worden deze maten op dezelfde manier berekend.

$$precisie = \frac{2661}{2938} = 0,91$$

$$recall = \frac{2661}{3522} = 0,75$$

Dit betekent dus dat wat jagers als frisling aanduiden met 91% zekerheid ook een frisling is en er 75% kans is dat een geschoten frisling ook als zodanig zal worden geïdentificeerd.

Dit resulteert dan in onderstaande grafiek (Figuur 2). Het is duidelijk dat de kwaliteit van de data is toegenomen in de laatste jaren, maar ook dat er nog altijd kleine fouten kunnen gebeuren.



Figuur 2: Precisie en *recall* van de leeftijdsbepaling van everzwijnen in de drie leeftijdscategorieën sinds het begin van de dataverzameling in 2008.

Voor het aantal embryo's is er een gelijkaardige situatie; het correct tellen van embryo's op het terrein kan moeilijk zijn en vergt het nauwgezet nakijken van de baarmoeder. Voor een deel van de geschoten everzwijnen zamelt INBO de baarmoeders in en bepaalt zo het aantal embryo's op het labo.

In een poging het effect te kunnen bepalen van de kwantiteit vs. de kwaliteit van de data, werden voor de berekeningen van de vereiste parameters verschillende subsets van de beschikbare data gebruikt. De dieren waarvan de leeftijd en het aantal embryo's gevalideerd zijn door het INBO vormen een subset binnen de totale dataset. Hoewel de data op zich correcter zijn, is het aantal beschikbare data kleiner – wat dan weer een effect heeft op de variabiliteit. Er werden drie subsets gedefinieerd voor het bepalen van de populatieparameters:

- Subset *All*: alle everzwijnen waarvoor geslacht, leeftijd en aantal embryo's beschikbaar zijn, ongeacht de bron van deze data (nl. E-loket of INBO).
- Subset *Age=INBO*: everzwijnen waarvoor informatie beschikbaar is over geslacht, leeftijd en aantal embryo's én waarvan de leeftijd gevalideerd is door het INBO.
- Subset *INBO*: everzwijnen waarvoor informatie beschikbaar is over geslacht, aantal embryo's en leeftijd én waarvan het alle informatie gevalideerd werd door het INBO.

## 2.2 BEREKENINGEN

Voor de berekeningen maken we een onderscheid tussen waarden die nul of niet-nul zijn. Een zeug waarvan is meegegeven dat ze minstens één embryo heeft, wordt verondersteld dat haar baarmoeder gecontroleerd is geweest door de jagers en/of het labo. Een zeug waarvan is meegegeven dat ze nul embryo's heeft wordt ervan verondersteld dat haar baarmoeder gecontroleerd is geweest (door de jager en/of het labo) en effectief leeg was. Een zeug die een *NA*-waarde meekreeg in de dataset voor het aantal embryo's wordt ervan verondersteld dat de baarmoeder op geen enkel ogenblik gecontroleerd werd en er dus geen uitspraken mogelijk zijn over het aantal embryo's van de zeug in kwestie. Nulwaarden voor het aantal embryo's zijn dus wel van belang voor deze berekeningen.

Voor de verschillende subsets wordt iedere zeug geclassificeerd als reproducerend of niet-reproducerend, afhankelijk van de aanwezigheid van minstens één embryo op het ogenblik van de dood (nul vs. niet-nul). Per leeftijdscategorie wordt dan de proportie reproducerende zeugen bepaald. Van de reproducerende zeugen wordt dan het gemiddeld aantal embryo's bepaald per leeftijdscategorie.

## 2.3 RESULTATEN

Het gemiddelde aantal embryo's per leeftijdscategorie kan in Tabel 3 teruggevonden worden.

Tabel 3: Gemiddelde worpgroottes ( $\pm$  standaardfout) per leeftijdscategorie.

Leeftijdscategorie	<i>All</i> (N=1181)	<i>Age=INBO</i> (N=575)	<i>INBO</i> (N=179)
Frisling	3,97 $\pm$ 0,07	4,06 $\pm$ 0,09	4,21 $\pm$ 0,15
Overloper	4,69 $\pm$ 0,08	4,91 $\pm$ 0,13	5,44 $\pm$ 0,21
Volwassen	5,46 $\pm$ 0,10	5,49 $\pm$ 0,15	6,12 $\pm$ 0,26

Het gemiddelde aantal embryo's per leeftijdscategorie neemt toe naarmate de subset meer restrictief wordt (Tabel 3). Over de drie subsets heen neemt het gemiddelde aantal embryo's toe bij oudere leeftijdscategorieën (Tabel 3). Dit is in lijn met gepubliceerde data (zie Bijlage A1 en Bijlage A2) (Bieber & Ruf, 2005; Vetter et al., 2020).

De proporties reproducerende zeugen voor iedere leeftijdscategorie zijn terug te vinden in Tabel 4.

Tabel 4: Proportie reproductie zeugen per leeftijdscategorie.

Leeftijdscategorie	<i>All</i>	<i>Age=INBO</i>	<i>INBO</i>
Frisling	0,21	0,28	0,44
Overloper	0,40	0,42	0,44
Volwassen	0,47	0,44	0,44



Deze proporties liggen veel lager dan gepubliceerde aantallen (Fruzinski, 1995; Moretti, 1995; Fonseca et al., 2004; Bieber & Ruf, 2005; Herrero et al., 2008).

## 2.4 DISCUSSIE

Onze resultaten voor de gemiddelde worpgroottes komen overeen met gepubliceerde waarden (Ahmad et al., 1995; Fruzinski, 1995; Moretti, 1995; Fonseca et al., 2004; Bieber & Ruf, 2005; Gethöffer et al., 2007). Omdat de resultaten uit onze meest restrictieve dataset (*INBO*) het beste overeenkomt met gepubliceerde data, gebruiken we voor de volgende analyses deze cijfers.

De proportie reproducerende zeugen in onze dataset ligt echter veel lager dan gepubliceerde waarden (Fonseca et al., 2004; Bieber & Ruf, 2005; Herrero et al., 2008; Servanty et al., 2009) (Gamelon et al., 2012; Licoppe et al., 2014). Bieber & Ruf (2005) melden dat respectievelijk 50%, 90% en 95% van de frislingen, overlopers en adulten zich bij goede omstandigheden ieder jaar voortplanten. Servanty et al. (2009) melden dan weer dat 20 tot 40% van de frislingen zich voortplanten onder respectievelijk slechte en goede omstandigheden. Voor overlopers is er sprake van minstens 54% participatie aan de reproductie tot 100% (Herrero et al., 2008; Servanty et al., 2009). Bij adulten is er sprake van minstens 78%, met maxima tot 100% (Herrero et al., 2008; Servanty et al., 2009).

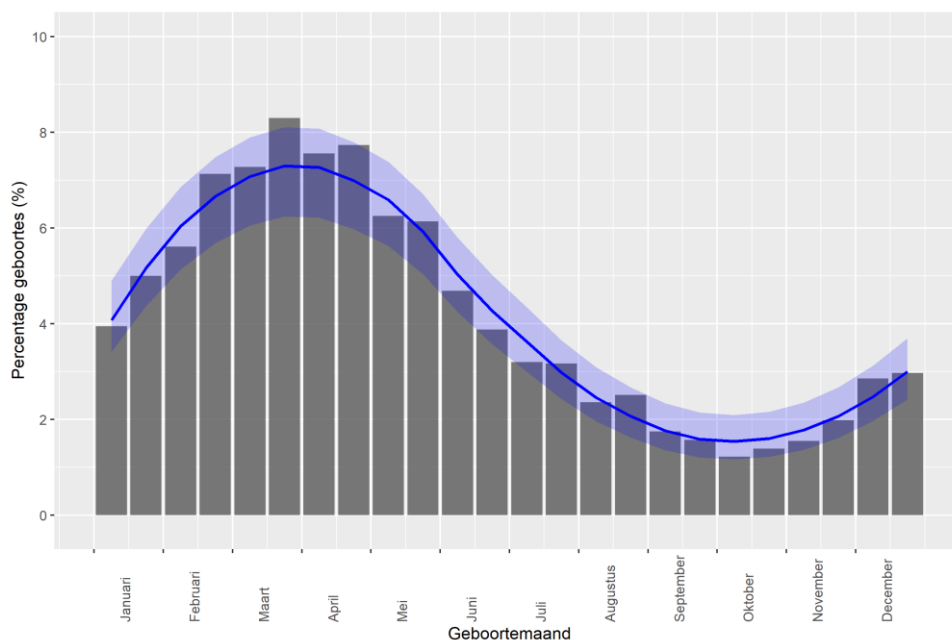
Onze dataset geeft een vertekend beeld vermits wij reproductieve activiteit enkel bepalen op basis van de aan- of afwezigheid van embryo's op het ogenblik van afschot. Andere datasets baseren zich op de aanwezigheid van follikels (Servanty et al., 2009; Malmsten et al., 2017), gele lichamen in de ovaria (Fonseca et al., 2004; Herrero et al., 2008; Servanty et al., 2009; Gamelon et al., 2017; Malmsten et al., 2017) of gezoogde tepels (Fernández-Llario & Mateos-Quesada, 1998; Fonseca et al., 2004). Door onze benadering missen we reproducerende zeugen die niet drachtig zijn op het ogenblik van het afschot. Hierdoor zijn onze proporties dus lager dan gepubliceerde waarden. Een ander kenmerk van onze dataset is dat er in Vlaanderen heel het jaar door stalen genomen worden doordat er het hele jaar door gejaagd mag worden. Veel andere regio's hebben een beperkter jachtseizoen en kunnen dus enkel reproductieve data verzamelen gedurende de maanden dat de jacht open is, hoewel deze niet samenvalt met de reproductieve piek (Fernández-Llario & Mateos-Quesada, 1998; Fonseca et al., 2004; Servanty et al., 2009; Gamelon et al., 2012; Licoppe et al., 2014; Malmsten et al., 2017).

Het is dan ook aangeraden om de data-inzameling in het veld uit te breiden naar volledige voortplantingsstelsels, ovaria inbegrepen. Ook de tepels moeten in het veld onderzocht worden om te bepalen of de zeug bij afschot aan het zogen was. Deze informatie kan dan in rekening gebracht worden wanneer de reproductieve status van de zeug in kwestie wordt bepaald en kunnen niet-drachtige, maar wel reproducerende zeugen mee opgenomen worden in de fertiliteitsparameters.

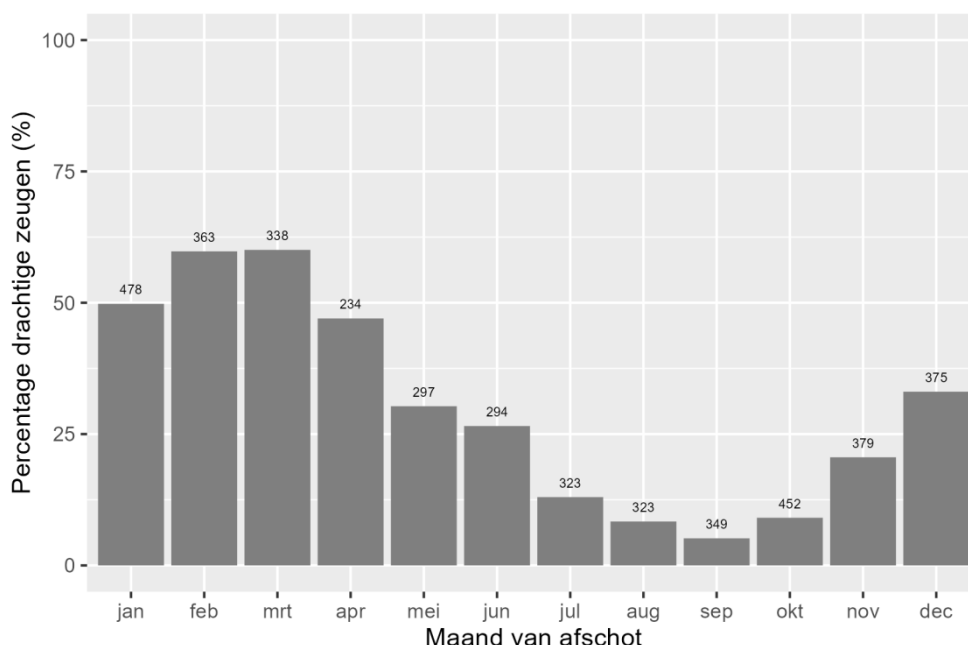
Anderzijds illustreren onze data, ondanks het feit dat ze enkel gebaseerd zijn op de aanwezigheid van embryo's op het ogenblik van de dood, wel duidelijk dat everzwijnen in Vlaanderen zich doorheen het hele jaar voortplanten. Figuur 3 toont de geboortepiek van everzwijnen doorheen het jaar in Vlaanderen (zie Scheppers et al. (2013) en Rutten et al. (2021) voor de berekeningen). Uit de figuur blijkt dat de meeste frislingen tussen midden maart en midden april geboren worden maar er ook doorheen de rest van het jaar nog frislingen geboren worden.



Ook het percentage drachtige zeugen doorheen het jaar bevestigt dit (Figuur 4). We berekenden het aantal drachtige zeugen binnen het afschot op basis van de aanwezigheid van embryo's (via het meldingsformulier door de jagers opgegeven, of door het INBO zelf bepaald). Ook hier is een duidelijke piek te zien, maar worden ook in de rest van het jaar drachtige zeugen geconstateerd. Dit komt overeen met resultaten van onderzoek in Luxemburg (Cellina, 2008).



Figuur 3: Geboortepiek van frislingen in Vlaanderen per halve maand, gebaseerd op de teruggerekende geboortedatum van geschoten individuen jonger dan 24 maanden.



Figuur 4: Percentage drachtige zeugen binnen het afschot per maand in de periode 2007-2021. Cijfers boven de balken duiden het absolute aantal geschoten zeugen per maand aan. Data van eind 2021 is nog niet compleet.





### 3 POPULATIEPARAMETERS: OVERLEVING

#### 3.1 BESCHIKBARE DATA

Van 2013 tot 2018 werden er, in het kader van het INBO-project naar de ruimtelijke en temporele bewegingspatronen van everzwijnen, data verzameld via een vangst-hervangst studie. In Limburg werden er op verschillende locaties kooien opgesteld om everzwijnen te vangen. Er werden verschillende types kooien gebruikt. Grote vangkralen en kooien werden ingezet om grote groepen en zo dus ook overlopers en volwassen everzwijnen te kunnen vangen (Foto 1). Daarnaast werd er ook gebruik gemaakt van kleinere kooien om frislingen te vangen (Foto 2). Gevangen everzwijnen werden voorzien van oorlabels en er werden, naast gegevens over datum en locatie, ook biologische data verzameld (geslacht, leeftijd, gewicht) van elk dier alvorens ze terug vrij te laten. Indien een gemerkt individu opnieuw in één van de kooien werd gevangen, werden deze gegevens nogmaals verzameld. Indien een gemerkt individu in het kader van de jacht werd geschoten, werd de biologische data door de jager verzameld en ingevoerd via het E-loket van het ANB of telefonisch doorgegeven aan het INBO. Dit leverde een vangst-hervangst dataset op.



Foto 1: Vangkraal gebruikt om volledige rottes, inclusief overlopers en adulten, te vangen en markeren. Vangst uit 2015. © INBO.



Foto 2: Pyjamakooi om enkel frislingen te vangen en markeren. Vangst uit 2015. © INBO.

#### 3.2 CAPTURE-MARK-RECAPTURE MODELLEN

De vangst-hervangst (*capture-mark-recapture*) data met een identificatie op niveau van individuen laat toe om de jaarlijkse overlevingskans te schatten (Lebreton et al., 1992). Afhankelijk van de externe variabiliteit, de kwaliteit van en de hoeveelheid data is het mogelijk om de overlevingskansen per groep (geslacht, leeftijd of jaar) te onderscheiden. In de literatuur is een hele waaier aan *capture-mark-recapture* modellen beschreven (Cooch & White, 2019c). De dataset voor de everzwijnen bestaat voor de overgrote meerderheid uit terugmeldingen van dode dieren door jagers (*dead recoveries*) en een beperkt aantal hervangsten van levende individuen (*live recaptures*).



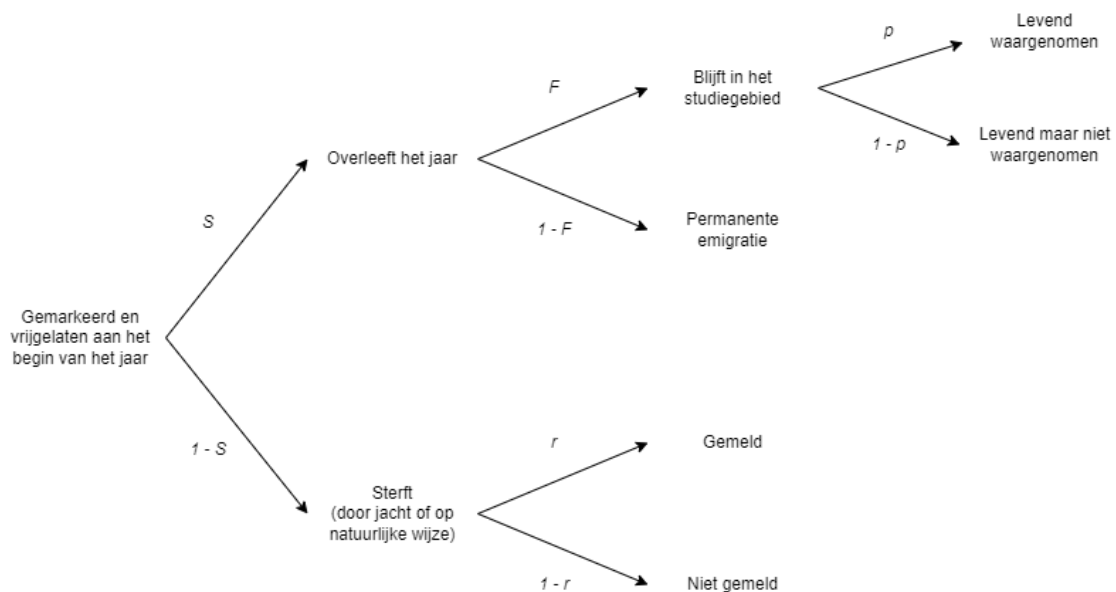
Voor het berekenen van de overleving op basis van de leeftijd kunnen we twee verschillende modellen gebruiken:

- (1) **Het Cormack-Jolly-Seber model (Seber, 1970).** Dit model gebruikt enkel de gegevens over de vangst en de terugmeldingen van geschoten dieren (Figuur 5). De waarneming van levende dieren (*recaptures of resightings*) worden in dit model niet gebruikt. De belangrijkste assumpties van deze benadering zijn: (1) dat elk individu binnen een groep (geslacht, leeftijdsklasse, jaar) dezelfde kans heeft om gemarkeerd te worden, (2) dat elk individu dezelfde kans heeft om geschoten te worden en (3) dat alle levende individuen gedurende de hele studie in het studiegebied blijven. Er worden slechts twee parameters geschat: de overlevingskans ( $S$ ) en de kans dat een geschoten dier teruggevonden en gemeld wordt ( $r$ ).



Figuur 5: Schematische voorstelling van het Seber model. Naar Cooch & White (2019a).

- (2) **Het Burnham model (Burnham, 1993).** Hierbij worden ook de waarnemingen van levende dieren (*recaptures*) in het model mee opgenomen (bv. hervangsten in kralen, zichtwaarnemingen).



Figuur 6: Schematische voorstelling van het Burnham model. Naar Cooch & White (2019b)

Het Burnham model is meer uitgebreid (Figuur 6) en schat twee extra parameters: de kans dat een gemarkeerd individu in het studiegebied blijft (*fidelity, F*) en de kans om een gemarkeerd individu levend waar te nemen (*recapture, p*). We passen in deze studie het Burnham model toe om na te gaan of het voordeel om extra data met de hervangsten te kunnen gebruiken

opwegen tegen het nadeel om de extra parameters te moeten schatten en daardoor meer accurate overlevingsparameters geschat kunnen worden (nl. met kleinere foutenmarges).

### 3.3 METHODIEK

Om de overleving op basis van de leeftijd te berekenen werden de everzwijnen uit de vangst-hervangst dataset geselecteerd waarvan geslacht en leeftijd bij vangst gekend was. Het gaat in het totaal over 496 dieren. Individuen die minder dan 14 dagen na hun vangst stierven, hebben we niet meegenomen in deze analyse. Op die manier voorkomen we dat een eventuele vervroegde sterfte ten gevolge van de manipulatie (het vangen, merken en eventueel verdoven) de berekening van de overlevingsparameters zou beïnvloeden. Uiteindelijk werden er zo 5 everzwijnen uit de dataset verwijderd. Individuen die minder dan 14 dagen na de vangst werden geschoten werden wel nog in de analyse behouden.

Voor ieder everzwijn wordt er een *life history* opgesteld, i.e. een combinatie van 1 en 0 die een overzicht geeft van leven en dood over de jaren sinds de eerste vangst. Voor modellen die enkel rekening houden met dode terugmeldingen (zie 3.2) worden deze *life histories* opgesteld volgens het 'LD' formaat, waarbij elk koppel 'LD' één studiejaar voorstelt. De 'L' slaat op een levende waarneming (*life*) en de 'D' voor een dode waarneming (*dead*) (Tabel 5). De eerste keer L=1 staat voor het jaar van de vangst, de daaropvolgende keren staat L=1 voor een levende waarneming (*recapture of resighting*). Een *life history* kan maximaal één keer D=1 bevatten (*dead recovery*).

Tabel 5: Voorbeelden van *life histories* bij de *capture-mark-recapture* methode van een vier jaar durende studie.

<b>Life history</b>	<b>Interpretatie</b>
LD-LD-LD-LD	
10-01-00-00	Everzwijn werd in het eerste jaar gevangen, gelabeld en vrijgelaten. Werd in het tweede jaar dood teruggemeld.
00-10-00-00	Everzwijn werd in het tweede jaar gelabeld. Is sindsdien niet meer waargenomen; kan nog in leven zijn, maar kan ook gestorven zijn zonder te zijn gemeld.
11-00-00-00	Everzwijn werd in het eerste jaar gelabeld en werd nog in datzelfde jaar dood teruggemeld.
00-00-10-10	Everzwijn werd in het derde jaar gelabeld en in het vierde jaar levend waargenomen.
10-10-11-00	Everzwijn werd in het eerste jaar gelabeld, in het tweede en derde jaar levend waargenomen, en in het derde jaar ook nog dood teruggemeld.

In dit onderzoek definiëren we onze discrete tijdstappen als zijnde één kalenderjaar, startende op 1 maart en eindigend op de laatste dag van februari. Op deze manier proberen we het jaar te doen starten aan het begin van de geboortepiek van everzwijnen in Vlaanderen (Figuur 3) en te eindigen rond de periode waar het grootste aantal drukjachten plaatsvinden.

De verschillende *life histories* werden met behulp van het R-package *RMark* (Collier & Laake, 2013) en het bijhorende programma *MARK* (Cooch & White, 2019c) geanalyseerd.

Zowel het Seber als het Burnham model (zie 3.2) werden op deze data toegepast om de meerwaarde van het beperkt aantal levende hervangsten te bepalen. Om de



betrouwbaarheidsintervallen op de geschatte parameters te corrigeren voor eventuele over- of onderdispersie werd zowel op het geselecteerde Seber model als op het geselecteerde Burnham model een parametrische *bootstrap goodness of fit* (GOF) analyse uitgevoerd. Met deze analyse wordt bekeken of de afwijkingen (*deviance*) van de data overeenkomen met wat van het geselecteerde model verwacht kan worden. Idealiter zijn beide ongeveer gelijk en is de verhouding tussen de *deviance* van de data ongeveer gelijk aan de *deviance* van het model ( $c=1$ ). Zijn de afwijkingen groter, dan is er sprake van overdispersie ( $c > 1$ ). Zijn de afwijkingen kleiner, dan is er onderdispersie ( $c < 1$ ).

Om het beste Seber en Burnham model te vinden, beginnen we telkens met het meest eenvoudige model (waarbij de parameters voor overleving, hervangst en terugmelding niet beïnvloed worden door leeftijd en geslacht; zie Bijlage A3 en Bijlage A4 op de eerste rij). Dit model wordt dan stapsgewijs uitgebreid om de variabelen leeftijd en geslacht te integreren (zie Bijlage A3 en Bijlage A4). De modelselectie gebeurt op basis van de AIC (*Akaike Information Criterion*).

### 3.4 RESULTATEN

Voor de Seber en Burnham modellen gebruiken we de data van 496 gemarkeerde everzwijnen (2013-2018). Hierbij gaat het om 476 frislingen, 19 overlopers en 1 volwassenen. Hiervan werden 222 individuen dood teruggemeld tussen 2013 en 2021. 189 dieren werden teruggemeld na afschot, 29 werden het slachtoffer van verkeersongevallen en 4 zijn dood teruggevonden zonder duidelijke doodsoorzaak. 68 dieren werden een of meermaals levend waargenomen. 34 hiervan zijn na een levende waarneming nog dood teruggemeld.

Tabel 6: Vangst-hervangst tabel voor de dode terugmeldingen op basis van de leeftijd.

		Dood teruggemeld								
		2013 - 2014	2014 - 2015	2015 - 2016	2016 - 2017	2017 - 2018	2018 - 2019	2019 - 2020	2020 - 2021	
<b>Gemarkeerd</b>	<b>2013 - 2014</b>	50	10	9	2	3	1	0	0	0
	<b>2014 - 2015</b>	113	-	21	23	6	0	0	1	0
	<b>2015 - 2016</b>	96	-	-	11	19	7	2	1	1
	<b>2016 - 2017</b>	96	-	-	-	9	25	6	2	0
	<b>2017 - 2018</b>	106	-	-	-	-	26	15	3	0
	<b>2018 - 2019</b>	35	-	-	-	-	-	0	0	0

Tabel 7: Vangst-hervangst tabel voor de levende hervangsten op basis van de leeftijd.

		Levend waargenomen							
		2013 - 2014	2014 - 2015	2015 - 2016	2016 - 2017	2017 - 2018	2018 - 2019	2019 - 2020	2020 - 2021
<b>Gemarkeerd</b>	<b>2013 - 2014</b>	50	3	5	1	1	0	0	0
	<b>2014 - 2015</b>	113	-	0	11	0	0	0	1
	<b>2015 - 2016</b>	96	-	-	14	0	0	0	0
	<b>2016 - 2017</b>	96	-	-	-	17	2	0	0
	<b>2017 - 2018</b>	106	-	-	-	-	8	0	0
	<b>2018 - 2019</b>	35	-	-	-	-	-	0	0

Van de 9 varianten van het Seber model kwam het model waarbij overleving afhangt van de leeftijd en het geslacht uit de bus als het beste model, alhoewel met een kleine  $\Delta AICc$  (Bijlage A5). Van de 17 varianten van het Burnham model komt het model waarbij overleving afhangt van leeftijd en geslacht eruit als het beste (Bijlage A6). De vergelijking m.b.v. de GOF analyse gaf aan dat er voor het Seber model geen overdispersie is en voor het Burnham model een beperkte overdispersie (Tabel 8). Vermits er geen overdispersie is bij het Seber model werd in de verdere analyse voor dit meer eenvoudige model gekozen.

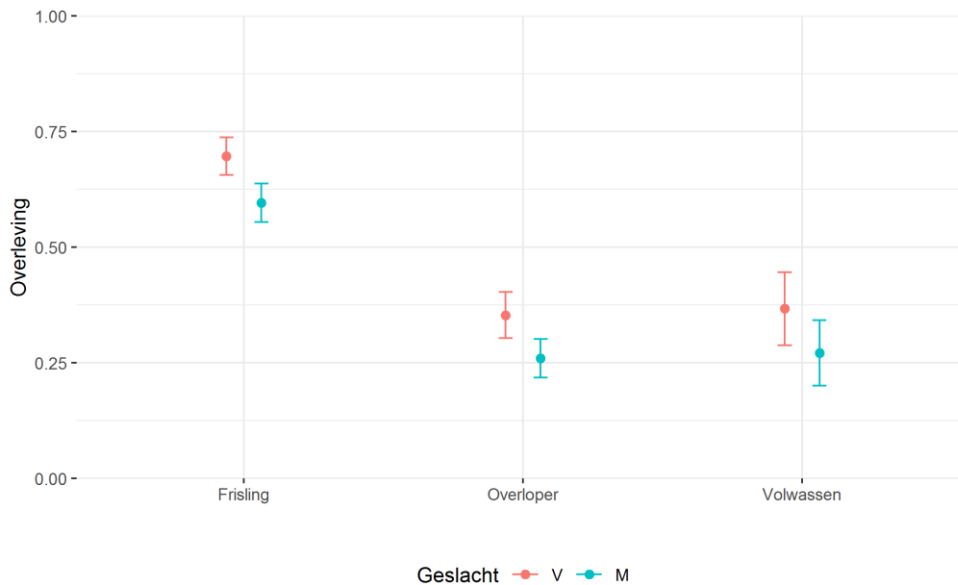
Tabel 8: Parametrische bootstrap GOF resultaten.

Model	Model afwijking	c-hat	GOF afwijking	c (overdispersie)
DR6	74.93	1.74	73.50	1.02
LDR12	135.66	2.83	100.91	1.22

Dit resulteert in overlevingsparameters van de verschillende categorieën everzwijnen in de Vlaamse populatie, jachtmortaliteit inbegrepen, zoals weergegeven in Tabel 9 en Figuur 7.

Tabel 9: Overlevingsparameters volgens het Seber model DR6.

Geslacht	Leeftijd	Overleving	Standaardfout	95% betrouwbaarheidsinterval
Vrouwelijk	Frisling	0.697	0.041	0.61-0.77
	Overloper	0.353	0.050	0.26-0.46
	Volwassen	0.367	0.079	0.23-0.53
Mannelijk	Frisling	0.596	0.041	0.51-0.67
	Overloper	0.259	0.042	0.19-0.35
	Volwassen	0.271	0.071	0.16-0.43



Figuur 7: Overlevingsparameters volgens het Seber model DR6 voor de verschillende leeftijdscategorieën en geslachten.

### 3.5 DISCUSSIE

Algemeen wordt aangenomen dat overleving van everzwijnen toeneemt naarmate ze ouder worden (Bieber & Ruf, 2005; Snow et al., 2020). In onze dataset merken we een tegenovergestelde trend op: frislingen hebben een hogere overleving dan overlopers en adulten (Figuur 7). Het zou kunnen zijn dat de omgevingsomstandigheden (bv. temperatuur, voedselaanwezigheid) in Vlaanderen beter zijn voor de overleving van jonge frislingen, waardoor er meer jongen hun eerste levensjaar overleven en gerekruteerd worden tot de volgende leeftijdscategorie (Bieber & Ruf, 2005). Aanvullend hieraan kan ook het feit dat jagers veelal de jongste dieren nog niet schieten resulteren in een lagere jachtdruk op deze klasse en bijgevolg de een hogere algemene overleving. Ook kan dat, omwille van dierenwelzijn, geen voerende zeugen geschoten worden op zijn beurt de frislingen indirect beschermen door de kans op overliden van de moeder te verminderen in die maanden waar de jongen het meest afhankelijk zijn (cf. wettelijke bepalingen in Duitsland §22 *Bundesjagdgesetz*).

Een andere waarneming op basis van de weerhouden modellen is dat de overleving van keilers lager ligt dan die van zeugen (Figuur 7). Dit is een fenomeen dat vaker voorkomt (bv. Toïgo et al. (2008); Servanty et al. (2011)) en kan verklaard worden door de verhoogde jachtdruk op keilers. Keilers worden veelal geselecteerd omwille van hun trofeewaarde (tanden) en, zoals hoger aangegeven, worden zeugen met frislingen vaker gespaard. Gezien het feit dat er jaarrond frislingen in de rottes aanwezig zijn (Cellina, 2008) worden hierdoor de zeugen enkel geschoten wanneer ze alleen zijn.

Ook is duidelijk dat in onze populatie jacht de grootste bron van mortaliteit is. Van de 222 dieren die werden terug gemeld stierven er 189 als gevolg van de jacht, wat overeenkomt met 85%. Verkeersongevallen (13%) is de tweede grootste bron van mortaliteit. Natuurlijke sterfte ligt lager dan jachtmortaliteit in een sterk bejaagde populatie (Toïgo et al., 2008; Snow et al., 2020). Dit maakt duidelijk dat jacht op dit moment een belangrijke factor is die de populatietrends van everzwijn in Vlaanderen stuurt.



## 4 TOEPASSING VAN HET LEEFTIJDMODEL OP VLAAMSE DATA

### 4.1 INLEIDING

Om te bepalen hoe een populatie everzwijnen zou evolueren onder verschillende omgevingsomstandigheden maken Bieber & Ruf (2005) gebruik van gepubliceerde parameters voor fertiliteit en overleving van vrouwelijke everzwijnen in Duitsland en Oost-Europa. Slechte omgevingsomstandigheden kwamen hierbij overeen met strenge winters en een laag voedselaanbod; goede omstandigheden waren zachte winters in combinatie met een hoog voedselaanbod.

Voor ieder van deze omstandigheden werden de overeenkomstige parameters per leeftijdscategorie gehanteerd voor het opmaken van een populatiematrix. Aan de hand van deze matrices werden vervolgens de sensitiviteit en elasticiteit voor elk van de parameters bepaald en nagegaan welk effect een verandering van elke afzonderlijke parameter heeft op de algemene populatiegroei.

Bij slechte omstandigheden vertoonde de overlevingsparameter van de volwassen dieren de grootste elasticiteit. Bij goede omstandigheden was de grootste elasticiteit dan weer terug te vinden bij de overlevingsparameter van de jongste leeftijdscategorie. Daarmee toonden de auteurs aan dat, naarmate de omgevingsomstandigheden verbeteren, de jongste dieren in de populatie een belangrijker rol beginnen te spelen in de algemene populatiegroei. Deze resultaten tonen tevens aan dat een jachtregime, met als doel een groeiende populatie te verminderen en/of stabiel te houden, afhankelijk is van de omgevingsomstandigheden. Is er een groot aanbod aan voedsel, dan moet de focus van de jacht op de jongste leeftijdscategorieën liggen. Veranderen de omstandigheden, dan kan de focus verplaatst worden naar volwassen dieren om zo een zo groot mogelijk effect op de populatiegroei te bekomen.

### 4.2 METHODIEK

Naar analogie met Bieber & Ruf (2005) worden de populatieparameters berekend voor Vlaanderen samengevoegd in een populatiematrix. In deze matrix worden enkel vrouwelijke dieren beschouwd. In deze context ziet de matrix er als volgt uit:

$$L = \begin{bmatrix} F_1 & F_2 & F_3 \\ P_1 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & P_3 \end{bmatrix}$$

Waarbij  $F_1$ ,  $F_2$  en  $F_3$  respectievelijk verwijzen naar de fertiliteit van de frislingen, overlopers en adulten, en  $P_1$ ,  $P_2$  en  $P_3$  verwijzen naar de overleving van de drie leeftijdscategorieën. De fertiliteit van elke leeftijdscategorie werd berekend aan de hand van volgende formule:

$$F = \text{gemiddeld aantal embryo's} \times 0.5^a \times \text{percentage reproducerende zeugen} \times \text{overleving moeder}$$

---

<sup>a</sup> Voor een evenwichtige geslachtsverdeling bij de frislingen.

Voor de berekening van de fertiliteit van elke leeftijdscategorie wordt gebruikt gemaakt van de aantallen embryo's per leeftijdscategorie op basis van de subset *INBO* (zie Tabel 3).

De overleving, ook gebruikt voor de berekening van de fertiliteit van de verschillende leeftijdscategorieën, wordt uit de resultaten van de vangst-hervangst data gehaald (Tabel 9).

Tabel 10: Gebruikte parameters voor de analyse van Bieber & Ruf (2005) met eigen data.

Parameter	Leeftijdscategorie	Waarde	Bron
Jaarlijkse overleving	Frisling	0,697	zie Tabel 9
	Overloper	0,353	zie Tabel 9
	Adult	0,367	zie Tabel 9
Gemiddeld aantal embryo's	Frisling	4,21	zie Tabel 3
	Overloper	5,44	zie Tabel 3
	Adult	6,12	zie Tabel 3
Proportie reproducerend	Frisling	0,5	Bieber & Ruf (2005)
	Overloper	0,9	Bieber & Ruf (2005)
	Adult	0,95	Bieber & Ruf (2005)

Naar analogie met Vetter et al. (2020) gebruiken we de resultaten van de eigenanalyse om de impact van ieder individu op  $\lambda$  te berekenen. De sensitiviteit van elke overlevingsparameter wordt gewogen met het aandeel van deze leeftijdscategorie in de *stable stage*. Voor frislingen werd dit dan verder gecorrigeerd voor de onmogelijkheid om de geslachten van elkaar te onderscheiden in het veld door de gewogen sensitiviteit door twee te delen. Vervolgens worden alle gewogen (al dan niet gecorrigeerde) sensitiviteiten gestandaardiseerd zodat de kleinste herleid wordt naar 1.

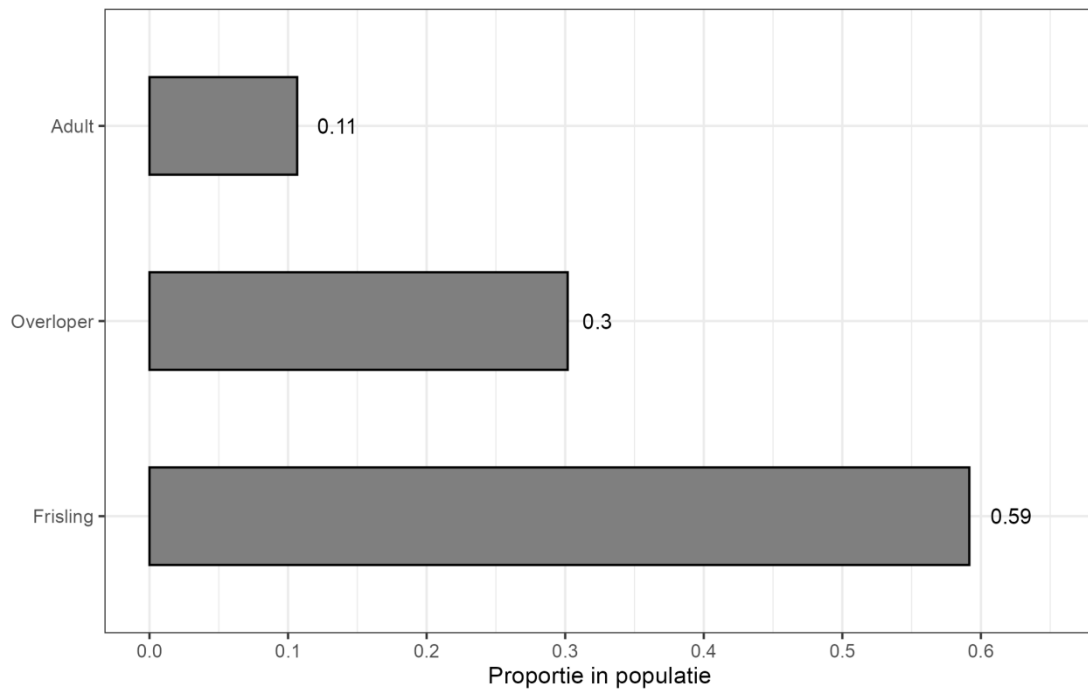
Alle berekeningen werden in R 4.1.0 uitgevoerd, met behulp van het R package *popbio* (Stubben & Milligan, 2007).

### 4.3 RESULTATEN

De waarde voor  $\lambda$  op basis van deze analyse bedraagt 1,37, wat betekent dat de populatie vrouwelijke everzwijnen elk jaar met 37% toeneemt onder het huidige jachtregime.

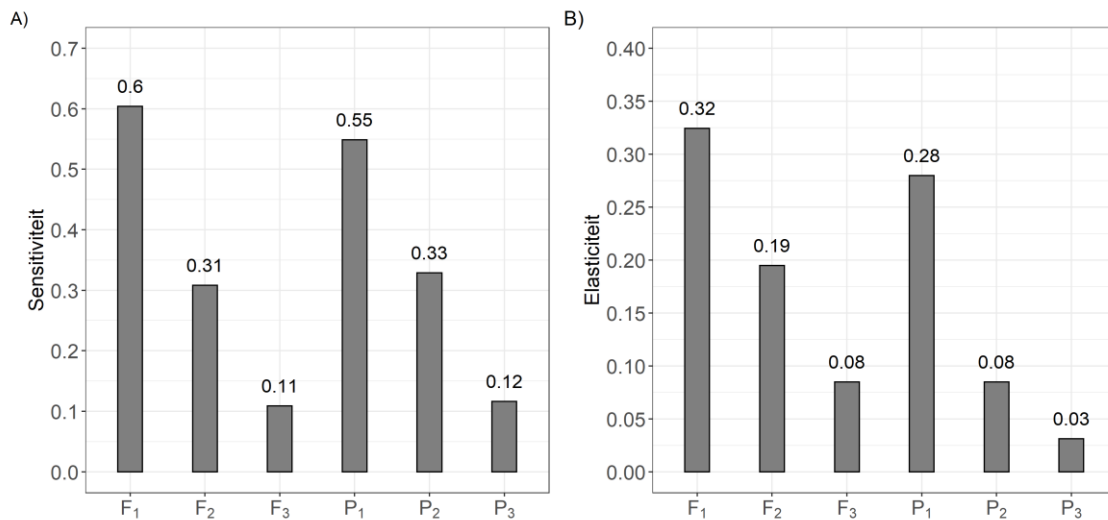
Dit vertaalt zich naar een *stable stage* structuur waarbij de frislingen het grootste aandeel in de (vrouwelijke) populatie vormen, met ongeveer 60%. Overlopers stellen 30% van de populatie op, terwijl de adulten ongeveer 10% van de populatie vormen (Figuur 8).





Figuur 8: *Stable stage distribution* voor de populatiematrix.

De elasticiteit voor de reproductie was bij de frislingen het grootst, kort opgevolgd door die voor de overleving van de frislingen (Figuur 9B). De adulten vertoonden de kleinste elasticiteitsbijdrage op  $\lambda$ .



Figuur 9: Sensitiviteiten en elasticiteiten voor de verschillende populatieparameters.

Het effect van het schieten van één enkel individu varieert per leeftijdscategorie: het effect van het schieten van één enkele overloper of adult is meer dan tweemaal groter dan het schieten van een frisling (Tabel 11).

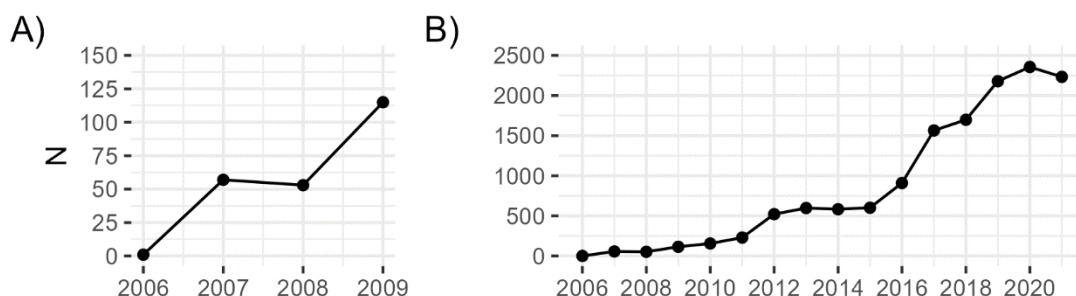
Tabel 11: Overzicht van de gestandaardiseerde, relatieve impact van het afschot van één enkel individu per leeftijdscategorie op  $\lambda$ .

Leeftijd	Impact van één enkel geschoten individu op $\lambda$
Frisling	1,00
Overloper	2,35
Adult	2,35

## 4.4 DISCUSSIE

Wanneer we de voor Vlaanderen bekomen parameters toepassen op het model zoals beschreven in Bieber & Ruf (2005), neemt de populatie everzwijnen in Vlaanderen ieder jaar toe met 37%. De trend die we terug vinden in de afschotstatistieken tussen 2007 en 2020 is van dezelfde grootteorde. Het geometrische gemiddelde van de trend in het afschot over deze periode is gelijk aan 1,33 (zie [grofwildjacht.inbo.be](http://grofwildjacht.inbo.be) en Figuur 10B). Dit betekent dat het afschot, dat vaak als proxy voor de populatie gebruikt wordt, met 33% toeneemt elk jaar. De sterke gelijkenissen tussen de gemodelleerde aangroei van de populatie en die van het jaarlijks afschot wijzen er op dat het model realistische resultaten levert voor Vlaanderen.

In een eerste modelanalyse voor de everzwijnen in Vlaanderen, gebaseerd op data uit de periode 2006 – 2010 werd er, aan de hand de afschotstatistieken, een populatiegroei berekend van 2,12 (Casaer & Scheppers, 2011) (Figuur 10A). Wanneer het beleidsdoel is om de populatie everzwijnen stabiel te houden in Vlaanderen, en dus een verdere populatiegroei tegen te gaan, moet er ofwel een hoger afschot verwezenlijkt worden of moet een andere verdeling in het afschot bekomen worden om zo een  $\lambda$  met waarde 1 te bekomen.



Figuur 10: Gerapporteerd afschot in Vlaanderen. A) In de periode tussen 2006 en 2009, gebruikt in Casaer & Scheppers (2011). B) In de periode tussen 2006 en 2021, gebruikt in dit rapport. Bron: [grofwildjacht.inbo.be](http://grofwildjacht.inbo.be).

De hoogste elasticiteiten nemen we waar bij de parameters die betrekking hebben op de frislingen, zowel qua fertiliteit als overleving (Figuur 9B). Dit betekent dat kleine relatieve veranderingen in deze parameters de grootste impacts zullen hebben op  $\lambda$ . Dit komt overeen met de conclusies van Bieber & Ruf (2005) en Vetter et al. (2020) onder goede omgevingsomstandigheden.

Voor wat betreft de fertiliteit: deze wordt, zoals hoger aangegeven, bepaald door het gemiddelde aantal embryo's, de proportie reproducerende zeugen en de overleving van de moeder. De eerste twee componenten zijn moeilijker te beïnvloeden door het beheer al wordt

gemeld dat tegengaan van bijvoederen zou kunnen bijdragen aan het reduceren van beide (Cellina, 2008). Fertilititeit is bijgevolg niet de makkelijkste parameter om vanuit het beheer te beïnvloeden indien men snel en efficiënt  $\lambda$  wil laten afnemen. De overleving van de verschillende leeftijdscategorieën is echter gemakkelijker te beïnvloeden: een hogere jachtdruk zal een afname in overleving veroorzaken, wat bijgevolg zal leiden tot een afname in  $\lambda$ . Omdat de overleving van de verschillende leeftijdscategorieën ook een onderdeel vormt van de fertilititeit (via de overleving van de moeder; zie 4.2) kan een toename in jachtdruk ook hier onrechtstreeks een effect op hebben.

Hoewel een verhoogde jachtdruk op de jongste leeftijdscategorie een simpele oplossing lijkt te zijn, moet dit wel genuanceerd worden. Aangezien de frislingen de grootste groep binnen onze populatie vormen (ongeveer 60%; zie Figuur 8), moeten er veel frislingen moeten geschoten worden om een groot effect te hebben op de overleving binnen deze categorie. Daarbij komt nog dat er geen of moeilijk verschil kan gemaakt worden tussen mannelijke en vrouwelijke frislingen. Vetter et al. (2020) berekenden daarom het effect van het afschieten van één enkel individu per leeftijdscategorie op de populatiegroei, dit door de sensitiviteit (Figuur 9A) te wegen met de proportie binnen de populatie (zie Figuur 8) en dit voor frislingen nog eens te delen door 2. Voor onze data betekent dat dat het effect van het schieten van één enkele overloper of adult meer dan 2 keer zo groot is voor een afname van  $\lambda$  als het afschieten van één frisling (Tabel 11). Deze berekening dient genuanceerd te worden vermits deze ervan uitgaat dat het gemakkelijk is mannelijke en vrouwelijke overlopers van elkaar te onderscheiden in het veld, wat niet altijd het geval is. Om hiervoor te corrigeren zouden we ook de gewogen sensitiviteit van de overleving van de overlopers moeten halveren (zie 4.2). Wanneer we dit zouden doen voor de overlopers, zou ook hier de impact van het schieten van één overloper gehalveerd worden (van 2,35 tot 1,17) en wordt hierdoor het verschil met het schieten van één frisling sterk verkleind.

Bij het interpreteren van het effect van het schieten van één enkel individu van een bepaalde leeftijdsklasse op de populatiegroei (Tabel 11), mag echter ook het percentage dieren van deze categorie binnen de populatie niet vergeten worden. Onder voor everzwijnen gunstige levensomstandigheden vormen de frislingen de grootste groep binnen de populatie, die zelf ook al deelnemen aan de reproductie. Op basis van de gehanteerde populatieparameters resulteert dit in het feit dat maar liefst tussen 50% en 70% van al de frislingen in een populatie een als frisling beslagen moederdier hebben, versus slechts 9 tot 15% van de frislingen van wie de moeder een adulte zeug is. In hoofdstukken 5 en 7 onderzoeken we verder hoe de gevolgen van deze ogenschijnlijk tegenstrijdige effecten van het afschot van everzwijnen in een bepaalde leeftijdscategorie zich laten vertalen naar afschotrichtlijnen in de praktijk.

Het leeftijdsmodel van Bieber & Ruf (2005) heeft dus duidelijke toepassingen voor de Vlaamse situatie. Het enige nadeel hiervan, zoals reeds in 1.1 vermeld, is dat de leeftijd van de meeste dieren moeilijk accuraat ingeschat kan worden voor het afschot. De gewichtsmodellen (Gamelon et al., 2012; Vetter et al., 2020), die dit probleem oplossen, werden in het kader van dit onderzoek ook op de Vlaamse everzwijnenpopulatie toegepast (zie Bijlage B, Bijlage C en Bijlage D), maar bleken met de beschikbare data nog niet haalbaar te zijn.



## 5 LIFE STAGE SIMULATION ANALYSIS

### 5.1 INLEIDING

De bovenstaande sensitiviteit- en elasticiteitsanalyses verwijzen telkens naar de elementen van de populatiematrix (fertiliteit en overleving), maar geven niet mee welke onderdelen van fertiliteit (bv. aantal embryo's, proportie reproducerend) en overleving (bv. natuurlijke overleving, jachtmortaliteit) de grootste impact hebben op de asymptotische populatiegroei. In dit hoofdstuk ontrafelen we daarom verder elk van deze matrixelementen binnen de populatiematrix van het leeftijdsmodel (i.e. de matrix volgens Bieber & Ruf (2005); zie hoofdstuk 4) in hun verschillende componenten en onderzoeken we de impact van elk van deze componenten op  $\lambda$ . We werken hiervoor met de populatieparameters die kenmerkend zijn voor gunstige omstandigheden en hanteren hiervoor de volledige range van mogelijke waarden voor elke parameter. Gebruik makend van deze volledige range van mogelijke waarden voor elk van de verschillende populatieparameters onder gunstige omstandigheden, onderzoeken we nu het effect van sterfte door jacht voor elk van de drie leeftijdscategorieën in het model (frislingen, overlopers, adulten).

### 5.2 METHODIEK

We volgen de methode zoals beschreven in Citta & Mills (1999). De fertiliteit voor iedere leeftijdscategorie splitsen we op in zijn verschillende componenten, nl. de gemiddelde worpgrootte en de proportie reproducerende zeugen. De jaarlijkse overleving wordt opgesplitst in zijn verschillende componenten, nl. de natuurlijke overleving en de jachtmortaliteit, voor elke leeftijdscategorie. Voor iedere parameter wordt er een uniforme verdeling opgebouwd, begrensd door de minimale en de maximale mogelijke waarden op basis van de literatuur of data uit eigen onderzoek. We gebruiken enkel gepubliceerde parameters voor gunstige omstandigheden om onze eigen berekende parameters te vergelijken, aangezien we veronderstellen dat Vlaanderen als gunstige omstandigheden geldt voor everzwijnen. De sterfte ten gevolge van jacht laten we nu variëren tussen 0 en 0.8. Uit elk van deze verdelingen worden voor alle parameters 1000 keer een random getal getrokken. Aan de hand van deze cijfers worden 1000 gesimuleerde populatiematrix gevormd, waarvoor telkens de asymptotische populatiegroei ( $\lambda$ ) wordt berekend.

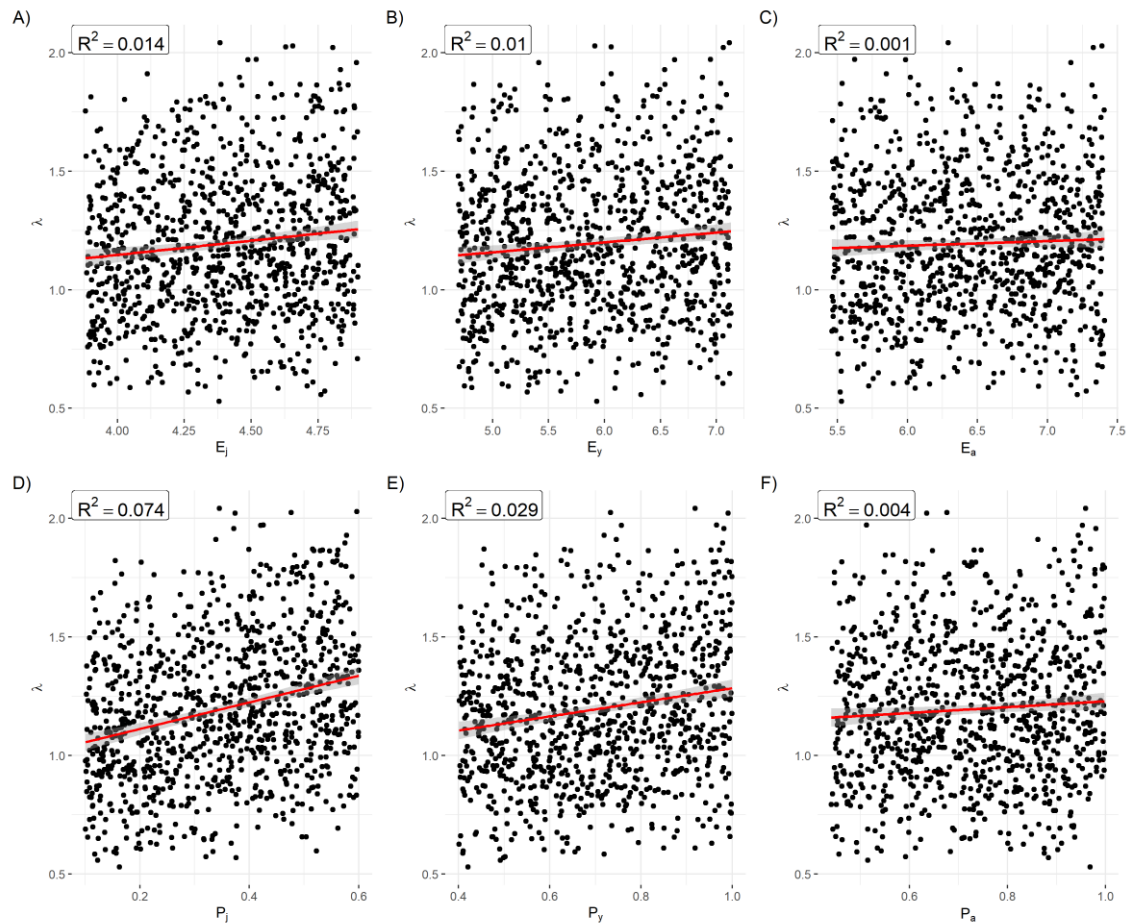
Voor iedere parameter wordt vervolgens een lineaire regressie tussen die parameter en  $\lambda$  uitgevoerd, waaruit een  $R^2$ -waarde bekomen wordt. Deze  $R^2$ -waarde weerspiegelt de mate waarin deze parameter bepalend is voor  $\lambda$ .

Tabel 12: Gebruikte boven- en ondergrenzen voor iedere populatieparameter.

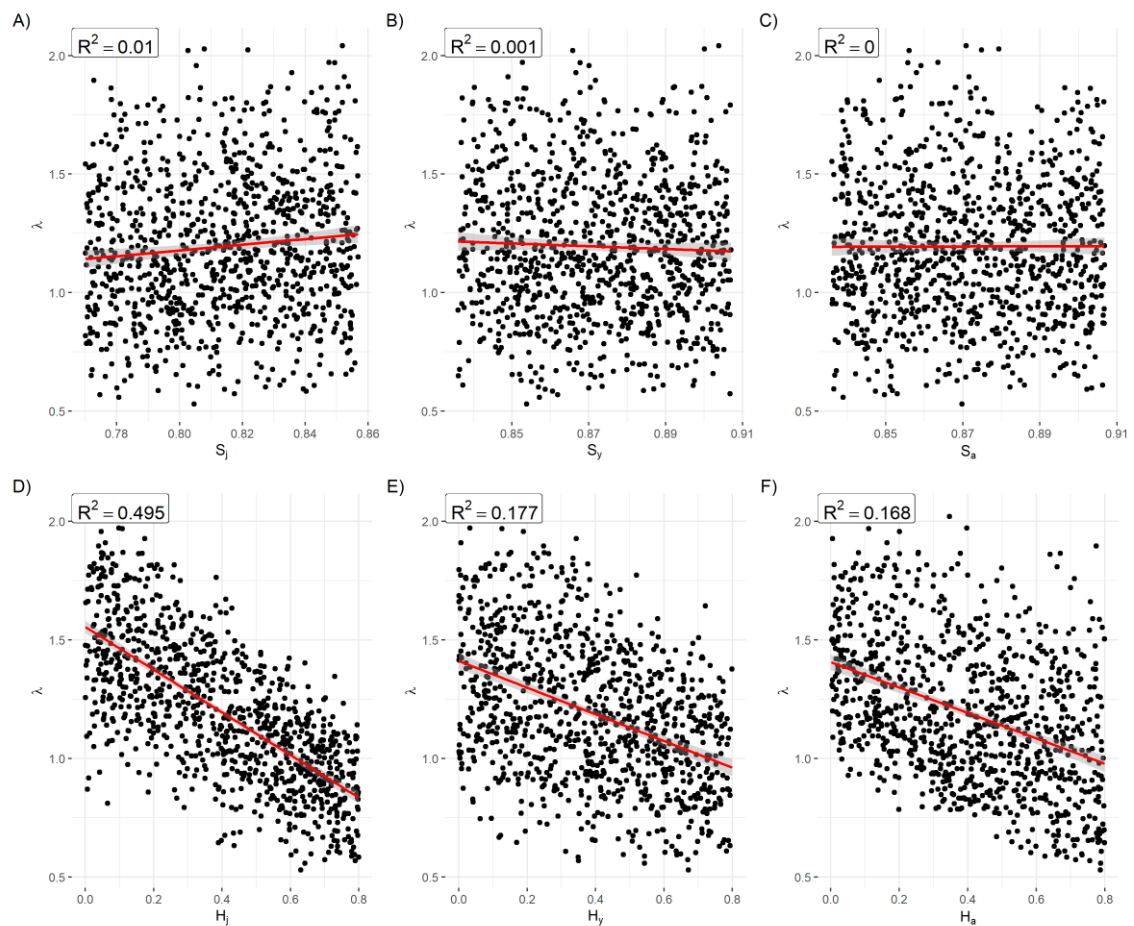
Parameter	Leeftijdscategorie	Min.	Bron	Max.	Bron
Gemiddeld aantal embryo's	Frisling	3,88	Servanty et al. (2011)	4,9	Vetter et al. (2020)
	Overloper	4,69	INBO	7,13	Vetter et al. (2020)
	Adult	5,46	INBO	7,41	Vetter et al. (2020)
Proportie reproducerend	Frisling	0,1	Vetter et al. (2020)	0,6	Vetter et al. (2020)
	Overloper	0,4	INBO	1	Vetter et al. (2020)
	Adult	0,44	INBO	1	Vetter et al. (2020)
Natuurlijke overleving	Frisling	0,77	Toigo et al. (2008)	0,857	Toigo et al. (2008)
	Overloper	0,836	Toigo et al. (2008)	0,907	Toigo et al. (2008)
	Adult	0,836	Toigo et al. (2008)	0,907	Toigo et al. (2008)

### 5.3 RESULTATEN

Het resultaat van de 1000 simulaties is te zien in Figuur 11 voor fertiliteit en Figuur 12 voor overleving. De verschillende  $R^2$ -waarden liggen heel laag, ondanks significantie. De hoogste  $R^2$ -waarde behoort tot de jachtmortaliteit van frislingen, gevolgd door die van adulten en overlopers, respectievelijk.



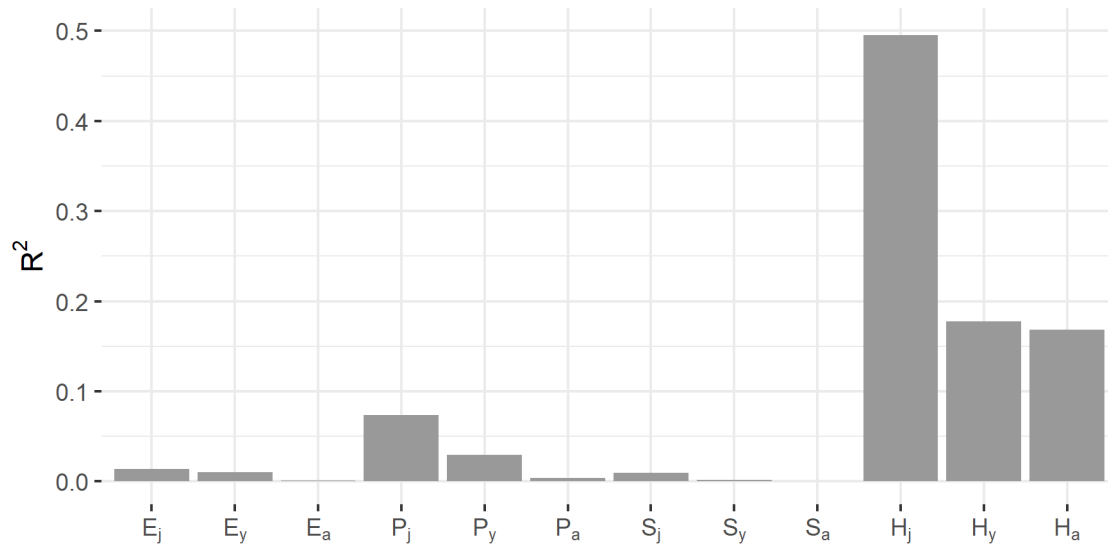
Figuur 11: Relatie tussen de asymptotische populatiegroei ( $\lambda$ ) van everzwijnen en de verschillende fertiliteitsparametersparameters: gemiddelde aantal embryo's bij frislingen (A), overlopers (B) en adulten (C) en proportie reproducerende frislingen (D), overlopers (E), adulten (F).



Figuur 12: Relatie tussen de asymptotische populatiegroei ( $\lambda$ ) van everzwijnen en de verschillende overlevingsparametersparameters: jaarlijkse natuurlijke overleving van frislingen (A), overlopers (B) en adulten (C) en jachtmortaliteit van frislingen (D), overlopers (E) en adulten (F).

## 5.4 DISCUSSIE

Wanneer we het effect van sterfte door jacht op de populatie analyseren dan zien we dat vooral de mortaliteit door jacht op frislingen het zwaarste doorweegt op de populatiegroei (Figuur 13).



Figuur 13: R<sup>2</sup> per populatieparameter. Afkortingen: E = gemiddeld aantal embryo's, P = proportie reproducerende zeugen, S = natuurlijke overleving, H = jachtmortaliteit, j = frisling, y = overloper, a = volwassen.

Ook voor de andere populatieparameters wegen de parameters van de frislingen altijd het zwaarste door. Dit betekent enerzijds dat een toename van de sterfte ten gevolge van jacht in deze leeftijdscategorie het grootste effect gaat hebben op de algemene populatie, anderzijds toont dit aan hoe belangrijk het is om de onzekerheid over de populatieparameters voor de frislingen prioritair weg te werken om te komen tot accuratere uitspraken over de populatiedynamiek van everzwijnen onder gunstige levensomstandigheden.

## 6 MOGELIJKE AFSCHOTREGIMES

### 6.1 INLEIDING

Uit vorige hoofdstukken (zie hoofdstuk 4 en 5) is gebleken dat enerzijds de populatie everzwijnen in Vlaanderen toeneemt en anderzijds de sterfte ten gevolge van jacht bij de frislingen het grootste effect op de populatiegroei kan hebben. Indien men, om een stabiele populatie te bekomen, de populatiegroei ( $\lambda$ ) wil verminderen tot 1, kan men aan de hand van de bekomen populatiemodellen onderzoeken welke opties er bestaan om dit te bereiken. We zullen hiervoor verschillende jachtregimes simuleren. Onder jachtregimes verstaan we de verschillende mogelijke richtlijnen over het aantal of percentage everzwijnen die in elke klasse geschoten moeten worden. Enkele voorbeelden kunnen teruggevonden worden in Henning (2000), Happ (2007), Briedermann (2009), en Vetter et al. (2020).

### 6.2 METHODIEK

Om de mogelijke effecten te bestuderen aan de hand van de simpele populatiematrix uit Bieber & Ruf (2005) (zie hoofdstuk 4) kiezen we extremen uit als eerste verkenning. Deze scenario's streven dus niet na om een weerspiegeling te zijn van mogelijke effectieve afschotrichtlijnen op het terrein, maar wel van een opbouw van kennis over de populatiedynamiek. In hoofdstuk 7 bouwen we verder op de resultaten van dit hoofdstuk om deze door te vertalen naar concrete afschotrichtlijnen, door ook de mannelijke dieren hierin mee te integreren en te vergelijken met het actuele afschot in Vlaanderen.

De verschillende jachtregimes die we in dit hoofdstuk, naar analogie met Vetter et al. (2020), aan de hand van de populatiematrices op basis van enkel vrouwelijke stukken, analyseerden zijn:

- Niet-selectieve jacht: hierbij is de druk op de drie verschillende leeftijdscategorieën dezelfde is en is wordt er dus niet selectief op een bepaalde categorie gejaagd.
- Exclusieve jacht: hierbij wordt het volledige afschot geconcentreerd binnen één leeftijdscategorie (enkel frislingen, enkel overlopers of enkel adulten).
- Frisling-sparende jacht: hierbij worden geen frislingen geschoten, maar simuleren we het effect van meer of minder overlopers en adulten te schieten.
- Flexibele jacht, waarbij alle leeftijdscategorieën, al dan niet in verschillende mate, bejaagd worden.

Voor ieder simulatie wordt vertrokken vanuit een populatie die niet bejaagd wordt en waarbij de overleving de natuurlijk overleving is. Vervolgens wordt voor de betrokken leeftijdscategorieën de jachtmortaliteit stapsgewijs opgetrokken (van 0 tot 1, in stappen van 0.05) en wordt deze additief beschouwd aan de natuurlijke mortaliteit. Met andere woorden; een verandering in de jachtmortaliteit wordt hierbij verondersteld geen enkel effect te hebben op de overlevingskansen van de overblijvende dieren in de populatie. Via een populatiematrix en een eigenanalyse wordt voor ieder mogelijk scenario binnen elk van de hoger vermelde regimes de overeenkomstige  $\lambda$  bepaald.

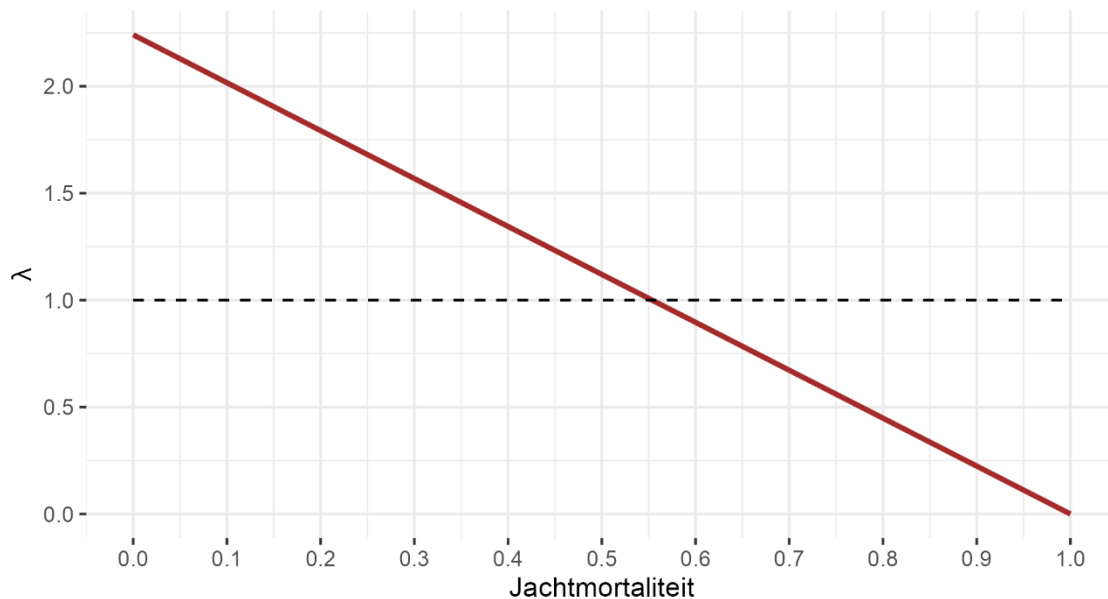


Voor het gemiddelde aantal embryo's en de proportie reproducerende zeugen per leeftijdscategorie maken we voor deze populatiematrices gebruik van de cijfers van de subset *INBO* (zie Tabel 3) en de proporties uit Bieber & Ruf (2005).

## 6.3 RESULTATEN

### 6.3.1 Niet-selectieve jacht

In het geval van niet-selectieve jacht, waarbij iedere leeftijdscategorie even intens bejaagd wordt, wordt een stabilisatie van de populatie ( $\lambda = 1$ ) bekomen indien de jachtmortaliteit ongeveer 55% bedraagt (zie Figuur 14). Dit betekent dat iets meer dan de helft van alle individuen in iedere leeftijdscategorie moet worden geschoten om de populatiegroei te stabiliseren.

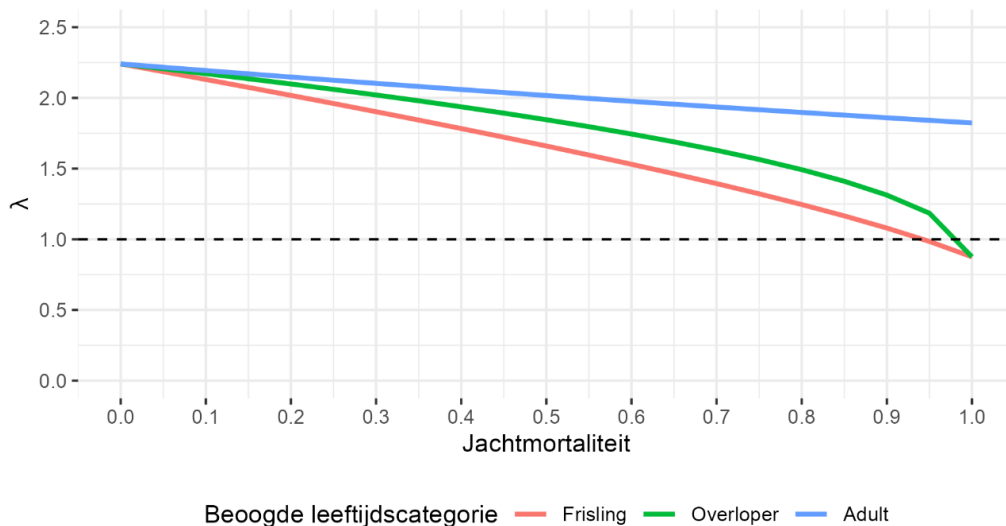


Figuur 14: Veranderingen in  $\lambda$  voor een variërende jachtintensiteit bij niet-selectieve jacht. De jachtmortaliteit is dezelfde voor de drie leeftijdscategorieën.

### 6.3.2 Exclusieve jacht

In het geval van exclusieve jacht, waarbij er maar op één enkele leeftijdscategorie gejaagd wordt, kan een stabiele populatie niet altijd bereikt worden.

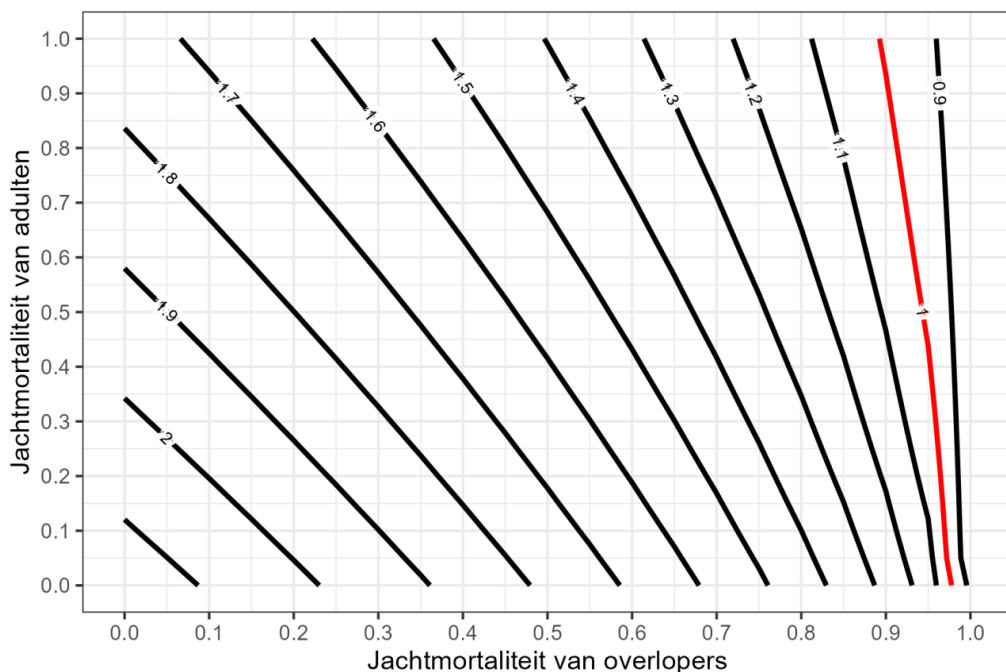
Indien enkel adulten worden geschoten, wordt de grens van  $\lambda = 1$  nooit bereikt (zie Figuur 15). Indien er enkel op overlopers wordt geschoten, wordt een stabiele populatie bereikt wanneer er ongeveer 97% van deze leeftijdscategorie wordt afgeschoten (zie Figuur 15). Indien de jacht zich focust op de frislingen, dan moet er ongeveer 95% van de dieren geschoten worden (zie Figuur 15).



Figuur 15: Veranderingen in  $\lambda$  voor exclusieve jachtregimes gevisieerd op de verschillende leeftijdscategorieën.

### 6.3.3 Frisling-sparende jacht

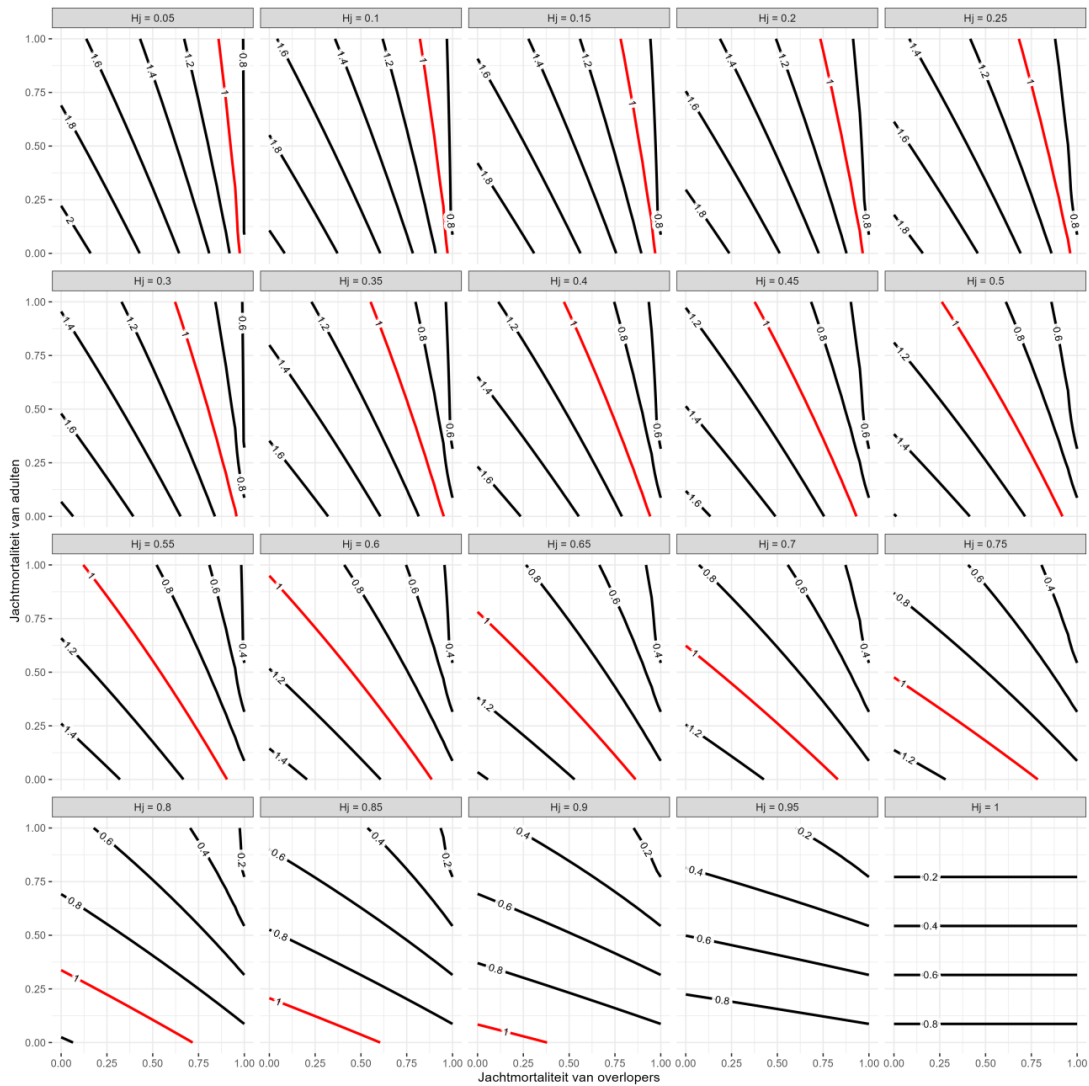
Indien er geen frislingen worden geschoten, maar de druk op overlopers en adulten kan variëren, bekomen we enkel een stabiele populatie wanneer er meer dan 92% van de overlopers wordt geschoten met daarnaast nog een aanvullend percentage adulten. Het percentage van de adulten dat geschoten worden heeft in dit scenario weinig effect gezien het hoge vereiste percentage overlopers dat geschoten moet worden om een stabiele populatie te krijgen, waardoor er in de populatie zeer weinig adulten nog aanwezig zijn (zie Figuur 16).



Figuur 16: Veranderingen in  $\lambda$  voor frisling-sparende afschotregimes. Hierbij wordt de jachtmortaliteit van de jongste leeftijdscategorie op 0 gehouden. De rode lijnen verwijzen naar de  $\lambda$  voor iedere combinatie van jachtmortaliteit van overlopers en adulten.

### 6.3.4 Flexibele jacht

Indien er op alle leeftijdscategorieën mag gejaagd worden, zijn er verschillende scenario's waarbij een stabiele populatie bereikt kan worden (Figuur 17). Hoe meer de rode lijn met  $\lambda = 1$  zich naar linksonder verplaatst in de grafiek, hoe kleiner het percentage overlopers en adulten dat geschoten moet worden om een stabiele populatie te bekomen. Hier staat dan wel tegenover dat er dan telkens meer frislingen moeten worden geschoten.



Figuur 17: Verandering in  $\lambda$  voor flexibele jachtregimes, waarbij de jachtmortaliteit varieert per leeftijdscategorie. De rode lijnen verwijzen naar de  $\lambda$  voor iedere combinatie van jachtmortaliteit. Hj = jachtmortaliteit van frislingen.

## 6.4 DISCUSSIE

De bovenstaande analyses maken duidelijk dat er om een populatie everzwijnen te stabiliseren er twee mogelijke pistes zijn. Een eerste vereist dat men in alle drie de leeftijdscategorieën meer dan 55% van de aanwezige dieren schiet, de tweede optie is om veel sterker in te grijpen in de jeugdklasse (frislingen of overlopers) waardoor een minder sterke ingreep in de volwassen dieren nodig is. De simulaties maken ook duidelijk dat indien minder dan 50% van

de frislingen geschoten worden, er ofwel zeer drastisch ingegrepen moet worden in de overlopers, ofwel zeer drastisch moet ingegrepen worden in de groep van de adulte dieren, en dit steeds in combinatie met meer dan 50% in de andere groep, om tot een stabilisatie van de populatie te komen. Tot slot tonen de simulaties ook dat, niet verwonderlijk gezien de reproductie in alle leeftijdscategorieën kan plaatsvinden, wanneer men enkel in 1 leeftijdscategorie ingrijpt dit nooit tot een stabilisatie van de populatie leidt, tenzij men meer dan 95% van de frislingen dan wel overlopers zou schieten. Zelfs bij een afschot van alle adulte zeugen zou de populatie nog steeds met 75% stijgen per jaar.



## 7 AFSCHOTRICHTLIJNEN VERTAALD NAAR ABSOLUTE AANTALLEN

### 7.1 INLEIDING

De bovenstaande hoofdstukken hebben duidelijk gemaakt dat onder gunstige omstandigheden zoals in Vlaanderen, de rol van het afschot van frislingen in kader van het stabiliseren van de populatie niet te onderschatten is. Deze conclusie is niet zo verwonderlijk en was ook al uit de literatuur gekend. De simulaties bevatten echter, zoals meestal bij het gebruik van populatiematrices, enkel de vrouwelijke dieren en richten zich ook niet op een of meerdere specifieke beheerdoelstellingen. Om de evaluatie en het eventueel bijsturen van het beheer mogelijk te maken, is het nodig de simulaties te kunnen vergelijken met data die beschikbaar zijn van het terrein. Daarnaast moet ook duidelijk zijn welke beheerdoelstelling(en) nagestreefd wordt of worden.

De beschikbare data om afschotregimes mee te vergelijken bestaat op dit moment uit het aantal geschoten everzwijnen per geslacht en leeftijdscategorie. Uit de analyse van het afschot sinds 2014, op basis van de leeftijd zoals gemeld door de jagers (en al dan niet nagekeken door INBO), blijkt dat actueel het afschot per jaar samengesteld is uit gemiddeld 55% frislingen, 30% overlopers en 15% volwassenen (Tabel 13). Onderstaande tabel geeft het overzicht weer voor de geschoten everzwijnen tussen 2007 en 2021 waarvan zowel de leeftijd als het geslacht gekend zijn.

Tabel 13: Gemiddelde procentuele samenstelling van het afschot van everzwijnen in Vlaanderen tussen 2007 en 2021.

	Frisling	Overloper	Adult
Mannelijk	31,78 ± 1,54 %	16,94 ± 1,17 %	5,94 ± 0,50 %
Vrouwelijk	23,45 ± 0,75 %	12,73 ± 0,49 %	9,16 ± 0,43 %

### 7.2 METHODIEK

Om het effect van verschillende mogelijke scenario's op de populatiegroei en –opbouw, alsook op de omvang en samenstelling van het afschot, te kunnen onderzoeken, werd een populatie van 1000 dieren gesimuleerd met een geslachtsverhouding van 1:1. Voor de verdeling van de dieren binnen de populatie werd vertrokken van de verhoudingen binnen de populatie zoals die resulteren uit de populatiematrix gebaseerd op de uitkomsten van hoofdstuk 2 voor wat betreft het aantal embryo's, hoofdstuk 3 voor wat betreft de overleving en de proportie reproducerende zeugen zoals bepaald door Bieber & Ruf (2005).

Om de verschillende afschotregimes te simuleren werd het basismodel op basis van frislingen, overlopers en adulten omgevormd naar een model waarbij de adulten onderverdeeld zijn in verschillende leeftijden; als maximale leeftijd werd 15 jaren gehanteerd, wat resulteert in 1 klasse voor frislingen, 1 voor overlopers en 13 voor adulten. Hierdoor ontstaat een matrix van 30x30 elementen (15 jaren, telkens mannelijke en vrouwelijke everzwijnen). Gezien er geen gedetailleerde informatie beschikbaar is over mogelijke ouderdomsverschijnselen bij everzwijnen in het wild werden voor alle adulte vrouwelijke, respectievelijk mannelijke,

everzwijnen dezelfde populatieparameters gebruikt voor deze simulaties. Voor elk mogelijk jachtregime werd per geslacht en leeftijdscategorie het afschotpercentage (sterfte door jacht) als additief aan de natuurlijke mortaliteit toegevoegd.

Om de verschillende mogelijke afschotregimes te vergelijken in functie van de vooropgestelde doelstellingen gebruiken we verschillende meetbare criteria en vergelijken die tussen de afschotregimes (Tabel 14).

Tabel 14: Overzicht van de criteria en hun beschrijving die gebruikt worden om een jachtscenario te evalueren.

Doelstelling	Criterium	Beschrijving van indicator
Populatiegroei stabiliseren	$\lambda$	$\lambda \approx 1$
Aanvaardbaar aantal te schieten dieren	Absoluut afschot	Absoluut aantal te schieten dieren
	Relatief afschot	Relatief aantal te schieten dieren
Respect voor de sociale structuren	Maximale leeftijd	Maximale leeftijd in de populatie na 5 jaar
	Leeftijdsverdeling	Leeftijdsverdeling gelijkaardig aan natuurlijke populatie
Respect voor dierenwelzijn	Risico op wezen	Percentage binnen het afschot dat gevormd wordt door zeugen die mogelijks nog afhankelijke jongen hebben
	Afschot moederdieren	Absoluut aantal zeugen in het afschot die mogelijks nog afhankelijke jongen hebben
Makkelijk om te zetten naar het terrein	Groeponderscheiding	Minimale verschillen in afschotpercentage voor moeilijk onderscheidbare groepen (kwalitatieve inschatting)

Er werden enkel scenario's geanalyseerd waarbij aan de eerste doelstelling voldaan wordt, zijnde dat de populatiegroei stabiliseert ( $\lambda \approx 1$ ). De asymptotische populatiegroei  $\lambda$  wordt bepaald op basis van de populatiematrix die bij elk jachtregime hoort.

Voor de criteria van het absoluut en relatief afschot wordt het cumulatieve afschot na 5 en 10 tijdstappen berekend op basis van de populatieopbouw en de verschillende jachtdrukken die per klasse worden toegepast per jachtregime.

Voor de maximale leeftijd wordt gekeken welke de oudste klasse is die na 5 of 10 tijdstappen in de populatie aanwezig is. Hierbij hanteren we de regel dat een klasse, om als 'aanwezig' in de populatie te worden beschouwd, minstens moet bestaan uit één dier.

Voor de leeftijdsverdeling (i.e. de populatieopbouw) vergelijken we de populatiepiramides na 5 en 10 jaren tussen de verschillende afschotregimes met die van een natuurlijke populatie zonder jacht. Een 'goede' populatiepiramide heeft een brede basis (i.e. veel jonge dieren) en een smalle top (i.e. weinig oude dieren), met een consistente afname tussen de verschillende klassen. Dit is een kwalitatieve inschatting van elk jachtregime. Om uiteindelijk de verschillende jachtregimes te kunnen vergelijken met het actuele afschot wordt ook de



samenstelling van het afschot (percentage per geslacht en leeftijdscategorie) voor elk gesimuleerde jachtregime na 5 en 10 jaren berekend. Voor deze laatste berekeningen werden de adulte dieren opgedeeld naar dieren van drie tot vijf jaar en dieren ouder dan vijf jaar. Dit omdat in de literatuur, in het kader van het bereiken van een goede populatieopbouw, populatiescenario's voorgesteld worden waarbij de middenklasse niet of minder geschoten wordt om zo een beperkt aantal dieren tot de ouderdom van meer dan vijf jaar te laten doorgroeien en pas op latere leeftijd te schieten (Briedermann, 2009). Dit ook om te vermijden dat door intensieve bejaging de populatiestructuur 'platter' wordt, m.a.w. dat er een populatie ontstaat waarin enkel jonge dieren voorkomen en geen oudere dieren meer aanwezig zijn.

We berekenen het risico op het maken van wezen door binnen het afschot te kijken hoeveel dieren reproducerend kunnen zijn. Overlopers hebben een 90% kans om jongen te hebben binnen een tijdsstap, adulten 95% (zie de proporties reproducerende zeugen uit Bieber & Ruf (2005)). Frislingen hebben in deze context echter geen kans (0%) om binnen hun eerste levensjaar zogende jongen te hebben; ze kunnen hoogstens drachtig zijn tegen dat ze geschoten worden. Deze kans van zogende jongen te hebben wordt per leeftijdscategorie vermenigvuldigd met de respectievelijke aandelen in het afschot, en vervolgens opgeteld over het hele jachtregime. Voor het absoluut aantal moederdieren wordt dezelfde redenering gevolgd, maar hier wordt gewerkt met het absolute aantal zeugen binnen het afschot, niet het proportionele.

Voor het groepsonderscheidingscriterium wordt er dan weer gekeken naar de verschillende gehanteerde afschotpercentages per jachtregime (Tabel 15).

De gesimuleerde jachtregimes zijn:

1. Scenario N: een populatie die niet bejaagd wordt en enkel aan natuurlijke sterfte onderhevig is. Dit scenario dient als vergelijking voor de andere gesimuleerde scenario's.
2. Scenario H: een populatie onderhevig aan het huidige Vlaamse afschot. Dit scenario dient ook als vergelijking voor de andere gesimuleerde scenario's.
3. Scenario H1: een populatie onderhevig aan een niet-selectieve jacht, waarbij elke leeftijdscategorie even intensief bejaagd wordt.
4. Scenario H2: een populatie waarbij de frislingen en overlopers een hoge jachtdruk ondervinden, terwijl de adulten maar licht bejaagd worden.
5. Scenario H3: een populatie waarbij de frislingen en overlopers intensief bejaagd worden, jongen adulten (3 à 5 jaar) gespaard worden en oude adulten ( $\geq 5$  jaar) licht bejaagd worden. Jachtdruk gelijk over beide geslachten.
6. Scenario H4: een populatie waarbij de frislingen en overlopers intensief bejaagd worden, jongen adulten (3 à 5 jaar) gespaard worden en oude adulten ( $\geq 5$  jaar) licht bejaagd worden. Jachtdruk bij oude adulten hoger voor zeugen.
7. Scenario H5: een populatie waarbij de frislingen een hoge jachtdruk ondervinden, terwijl andere klassen een intermediaire jachtdruk ondervinden.
8. Scenario H6: een populatie waarbij frislingen onderhevig zijn aan een hoge jachtdruk, overlopers aan een intermediaire jachtdruk, en adulten aan een lage jachtdruk. Bij adulten ligt de druk hoger op zeugen dan keilers.

Tabel 15 geeft een overzicht van de afschotpercentages per geslacht en leeftijdscategorie van de verschillende gesimuleerde jachtregimes weer.



Tabel 15: Verschillende mogelijke gesimuleerde afschotregimes. De aangegeven aantallen verwijzen telkens naar het afschotpercentage (%) voor een bepaalde leeftijdscategorie voor respectievelijk vrouwelijke/mannelijke dieren.

	H	H1	H2	H3	H4	H5	H6
Frislingen	15/30	55/55	80/80	70/70	75/75	75/75	80/80
Overlopers	60/70	55/55	80/80	80/80	70/70	40/40	50/50
3-5j	58/68	55/55	10/5	0/0	0/0	25/25	10/5
>5j	58/68	55/55	10/5	5/5	15/5	33/33	10/5

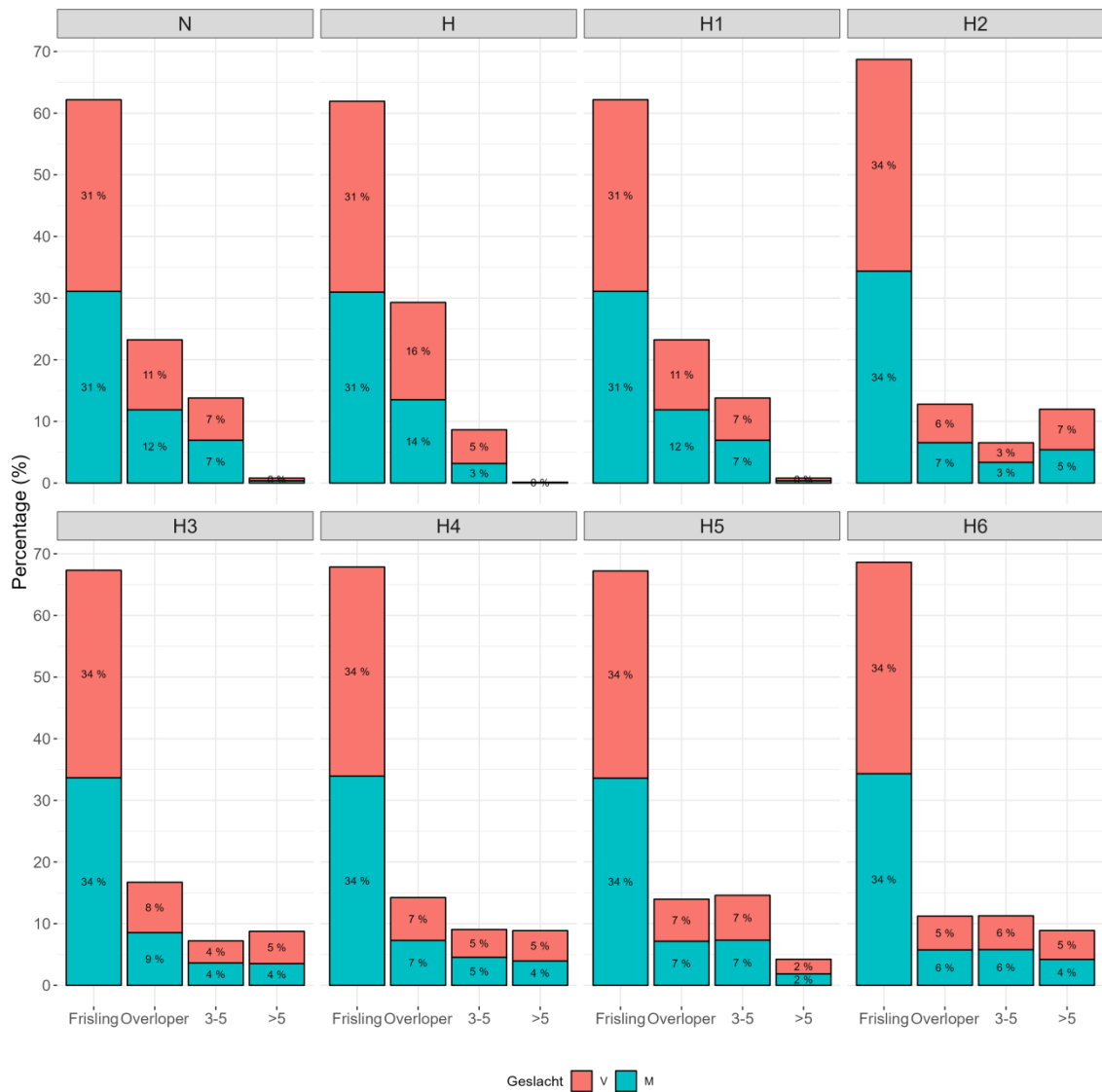
### 7.3 RESULTATEN

Tabel 16: Resultaten van de afschotsimulaties m.b.t. de populatie na jacht voor de verschillende jachtscenario's. Startpopulatie: 1000 individuen.

Scenario	$\lambda$	Populatiegrootte		Maximumleeftijd in de populatie	
		5 jaar	10 jaar	5 jaar	10 jaar
N	2,24	60 170	3 399 476	10	14
H	1,37	4764	22 707	7	8
H1	1,01	1110	1156	7	7
H2	0,87	486	292	9	14
H3	1,00	951	1015	10	14
H4	1,00	1049	1078	9	13
H5	1,01	1200	1266	8	10
H6	1,02	1163	1325	9	14



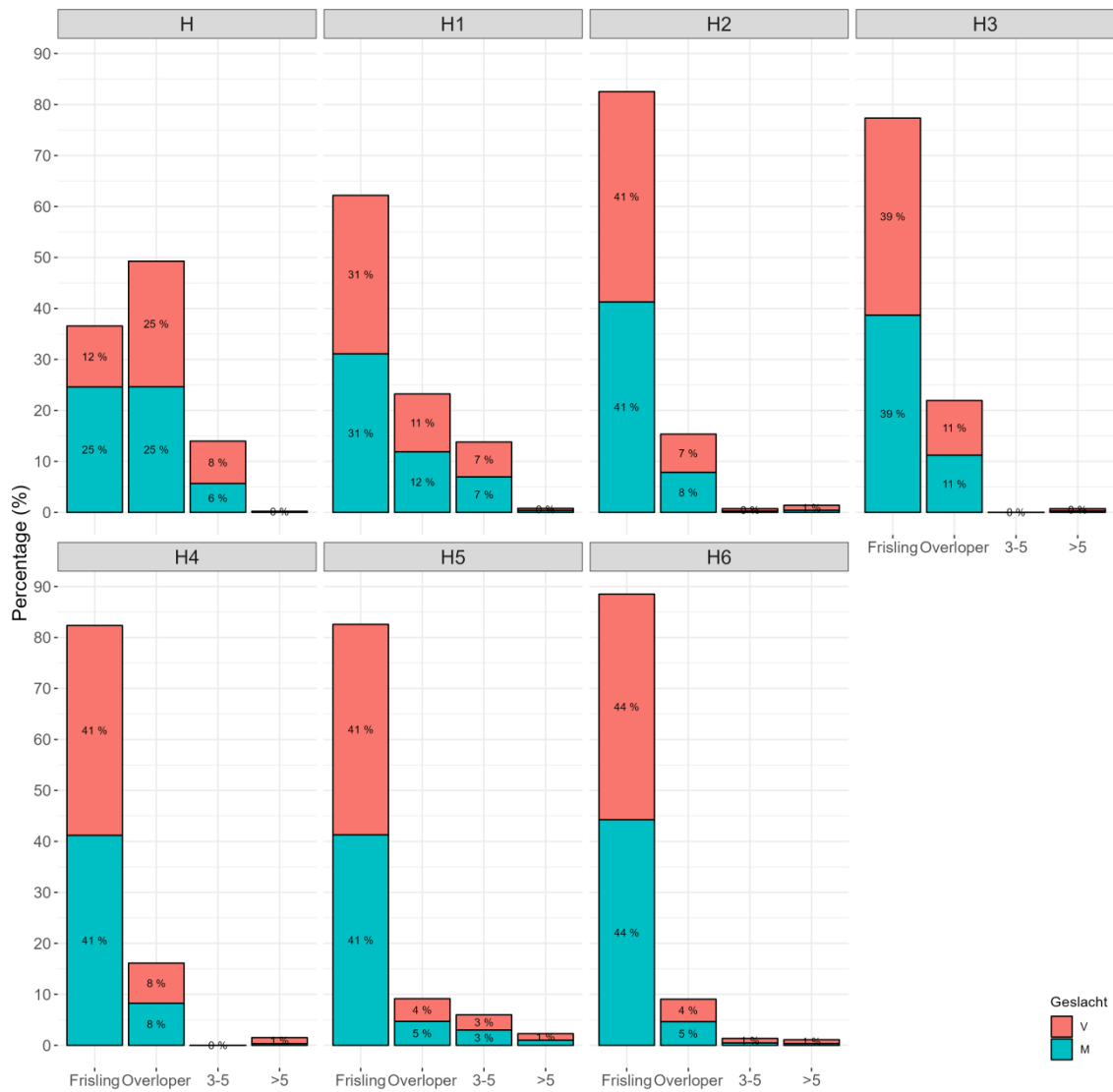




Figuur 18: Procentuele samenstelling van de populatie voor de verschillende jachtscenario's. Situatie na 5 jaar.

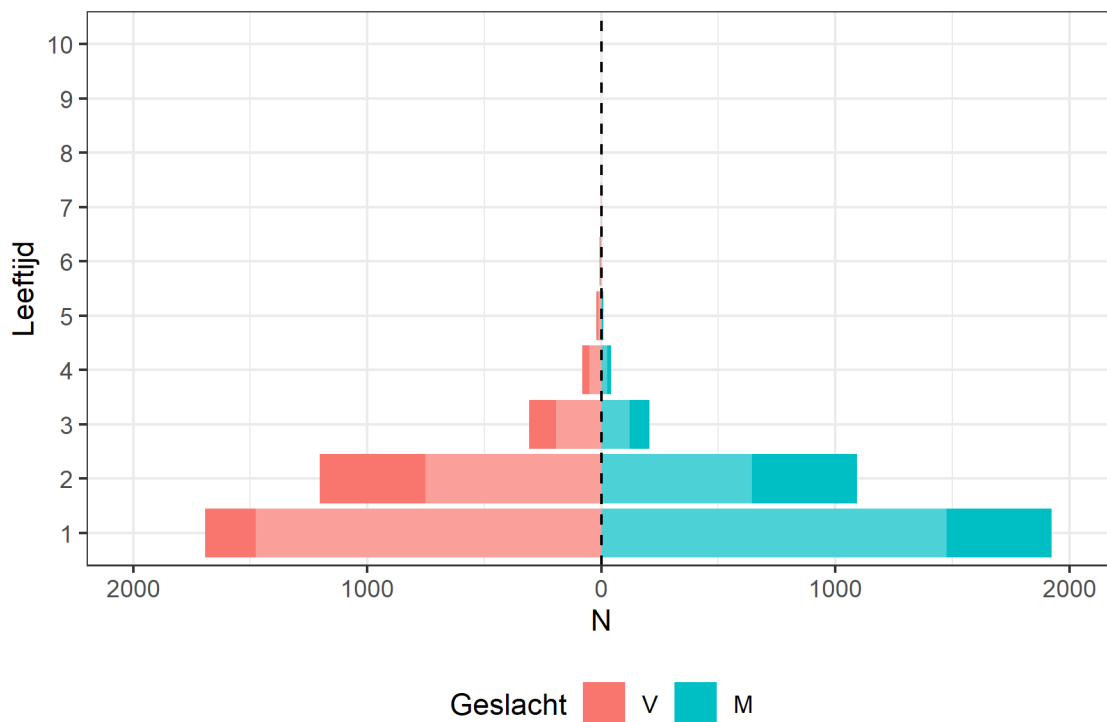
Tabel 17: Cumulatief en relatief afschot onder de verschillende jachtscenario's.

Scenario	$\lambda$	Cumulatief afschot		Relatief afschot	
		5 jaar	10 jaar	5 jaar	10 jaar
N	2,24	n.v.t.	n.v.t.	n.v.t.	n.v.t.
H	1,37	5745	31 331	28%	28%
H1	1,01	3528	6649	35%	35%
H2	0,87	2735	3908	40%	40%
H3	1,00	3440	6423	38%	38%
H4	1,00	3745	6986	38%	38%
H5	1,01	4138	7914	38%	38%
H6	1,02	4055	7904	38%	38%



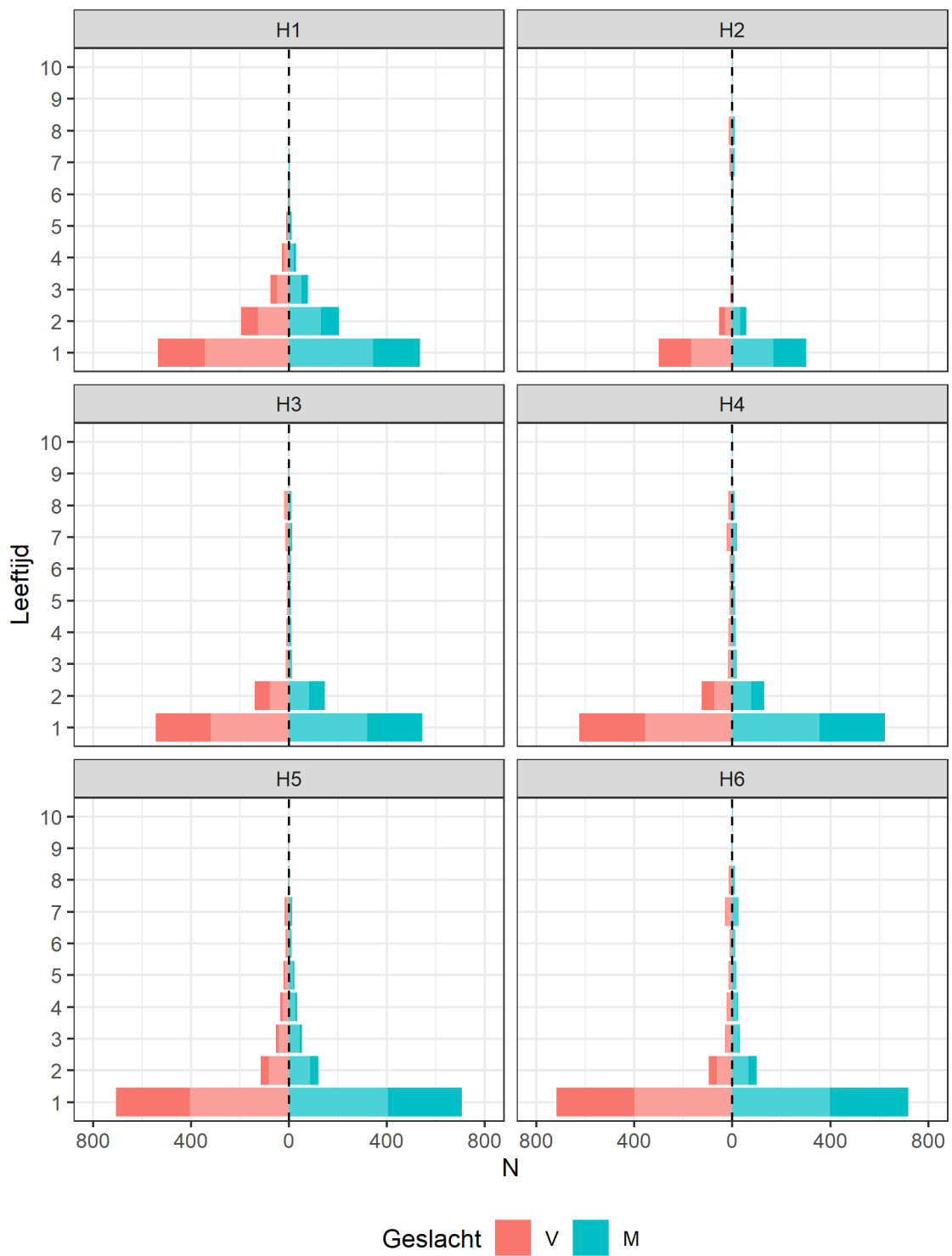
Figuur 19: Procentuele samenstelling van het afschot voor de verschillende jachtscenario's. Situatie na 5 jaar.

De onderstaande figuren (Figuur 20 en Figuur 21) geven de populatieopbouw weer na 5 jaren voor elk van de onderzochte jachtregimes. H1 en H5 lijken hierbij te resulteren in een populatieopbouw met een brede basis van jonge dieren en vervolgens een goed gestructureerde leeftijdspiramide met de minder dieren in de populatie naarmate de dieren ouder worden. Bijlage A7 t.e.m. Bijlage A14 geven voor elk onderzocht afschotregime (en ook voor het scenario zonder jacht), de populatiepiramide weer voor jaar 1 tot en met jaar 10.



Figuur 20: Populatiepiramide voor scenario H na 5 jaar. De donkere gedeelte van elke kolom toont het aantal geschoten dieren in iedere leeftijdscategorie.





Figuur 21: Populatiepiramide voor scenario's H1 t.e.m. H6 na 5 jaar. De donkere gedeelte van elke kolom toont het aantal geschoten dieren in iedere leeftijdscategorie.

## 7.4 DISCUSSIE

Wanneer we de resultaten van deze simulaties bekijken valt op dat onder alle geteste scenario's, het aandeel frislingen binnen het afschot duidelijk hoger ligt dan in de simulatie van wat er actueel op het terrein gebeurt (H). Hierbij dient wel opgemerkt te worden dat de samenstelling van het afschot in deze simulatie, hoewel het een simulatie op basis van de berekende terreinwaarden betreft, toch nog verschilt van de op het terrein geobserveerde samenstelling van het afschot. Zo omvatten de frislingen  $\pm 50\%$  van het totale jaarlijkse gerapporteerde afschot en vormen deze onder het afschotregime H slechts 35% van het afschot. Voor de overlopers is dit dan weer 50% volgens de simulatie versus 30% in werkelijkheid. Enkel voor de adulten komt de 14% afkomstig uit de simulatie overeen met de 14% binnen het geobserveerde afschot de laatste jaren.

Uit Tabel 18 blijkt ook dat de simulatie van het huidige afschotregime gekenmerkt wordt door het laagste relatief afschot (85%). Dit wil zeggen dat ten opzichte van de aanwezige voorjaarspopulatie het totale afschot hier het lager is dan in de overige gesimuleerde afschotregimes. Terugrekenend van een afschot van 2177 dieren in 2019 zou de geschatte everzwijnenpopulatie in dat jaar ongeveer 7800 everzwijnen bedragen hebben.

Voor al de overige onderzochte jachtregimes werd gestreefd naar een populatie die stabiel blijft ( $\lambda \leq 1$ ). Onder het afschotregime waarbij niet alleen 80% van de frislingen geschoten worden, maar ook nog eens 80% van de overlopers (zowel de mannelijke als vrouwelijke; H2) is  $\lambda < 1$ . De populatie everzwijn neemt dus af onder dit scenario. Een hoog percentage van de overlopers neemt echter in Vlaanderen deel aan de reproductie en kan op alle momenten van het jaar vergezeld zijn van jongen. Een afschot van 80% van de vrouwelijke overlopers brengt dan ook een groot risico op het doden van moederdieren met nog afhankelijke jongen met zich mee (zie Tabel 18). Om dezelfde reden lijkt ook de uitvoering van dit afschotregime door de jagers op het terrein weinig realistisch vermits bij gemengde groepen (rottes) steeds geprobeerd wordt vrouwelijke dieren, die nog jongen bij zich hebben, niet te schieten en steeds de jongste dieren uit de rottes eerst te schieten zijn. Dit wordt ook steeds als afschotrichtlijn meegegeven bij drukjachten (uit groepen wordt 'van klein naar groot' geschoten). Indien men het risico op verwezen van jongen wil minimaliseren kan men in gemengde groepen (rottes) nauwelijks subadulten of adulte zeugen schieten, omdat niet bepaald kan worden aan welke zeug de jongen toebehoren. H2 wordt gekenmerkt door het laagste absolute afschot, maar wel het hoogste relatieve afschot (Tabel 18). Door de afnemende populatie wordt het totaal te verwezenlijken afschot immers kleiner, maar vormt dit afschot ten opzichte van de aanwezige populatie een hoger percentage dan voor andere regimes.

Wanneer we de overige scenario's bekijken, waarbij de populatie gestabiliseerd wordt (H1, H3 t.e.m. H6), vormt H1 het meest afwijkende jachtregime van alle regimes. Hierbij wordt immers zonder onderscheid van leeftijd of geslacht geschoten. Er vindt dus geen selectief afschot plaats. De simulatie toont aan dat om een stabiele populatie te bekomen bij een niet-selectief afschot er uit elke categorie 55% of meer geschoten moet worden. Voor wat betreft de

//

vrouwelijke overlopers en adulte everzwijnen stelt zich hierbij hetzelfde probleem als in H2, namelijk een hoog risico op schieten van moederdieren waarvan jongen mogelijk nog afhankelijk zijn (Tabel 18). Daarnaast toont de simulatie ook aan dat onder deze jachtstrategie er geen dieren meer voorkomen die ouder dan 7 jaar worden (Tabel 16), en dit in tegenstelling tot niet bejaagde populaties en/of een aantal van de overige geteste bejagingsregimes. De rol van oudere, ervaren dieren in het kader van schadebeperking en het doorgeven van *landscape of fear*-ervaringen is een steeds terugkerend, maar ook deels gecontesteerd, element bij everzwijnenbeheer. Daarnaast wil dit ook zeggen dat er onder dit scenario geen bijkomende beloning, namelijk het occasioneel oogsten van een sterke keiler, aanwezig is omdat deze al op jongere leeftijd uit de populatie geschoten werden. H1 vertoont in vergelijking tot de overblijvende scenario's (H3 t.e.m. H6) een beduidend lager totaal absoluut te realiseren afschot (Tabel 18). De samenstelling van het afschot onder dit afschotregime ligt relatief dicht bij de samenstelling van het actueel geobserveerde afschot (62% versus 55% voor de frislingen, 29% versus 31% voor de overlopers en 14% versus 15% voor de adulten; Tabel 13 en Tabel 17).

De overige geanalyseerde jachtregimes, die allemaal een  $\lambda$  van ongeveer 1 hebben, worden gekenmerkt door een zeer hoog afschotpercentage van de frislingen en een lager maar nog steeds omvangrijk afschot bij overlopers (25% of meer). Dit is steeds gecombineerd met een beperkt afschot bij de adulte dieren. Op die manier is er steeds, na verloop van enkele jaren, een populatie die gekenmerkt wordt door een stabiele populatiestructuur, met meer dan 60% frislingen, 11 tot 17% overlopers, 5 tot 14% dieren tussen 3 en 5 jaar en een gelijk percentage boven de 5 jaar (Figuur 18). Al deze jachtregimes worden gekenmerkt door de aanwezigheid van enkele dieren die tot een hogere leeftijd kunnen doorgroeien (Tabel 15). H5 wordt gekenmerkt door de laagste maximale leeftijd (10 jaar; Tabel 16). Belangrijk is vast te stellen dat voor al deze jachtregimes het aandeel frislingen binnen het totaal jaarlijks afschot rond de 80% bedraagt en het percentage overlopers tussen 10 en 20%. Het afschot in de twee categorieën samen bedraagt steeds 90% of meer van het totale afschot. Dit maakt duidelijk dat het afschot van volwassen zeugen en keilers slechts zeer beperkt is in deze afschotregimes.

Wanneer we deze vier afschotregimes nader bekijken (H3 t.e.m. H6) zien we dat H3 en H4 beide terug gekenmerkt worden door zeer hoge afschotpercentages bij de overlopers. De problemen die dit met zich meebrengt werden reeds hoger beschreven (cf. verwezen van jongen; Tabel 18). De laatste twee geteste afschotregimes kenmerken zich door een afschotpercentage voor de overlopers dat beduidend lager is dan bij de frislingen, en een afschotpercentage voor de adulte dieren dat nog lager ligt. Zowel de  $\lambda$ , het absolute afschot als het relatieve afschotpercentage zijn voor beide scenario's zeer gelijkaardig (Tabel 16 en Tabel 17). Het afschotregime H6 laat toe een iets groter aantal dieren te laten doorgroeien tot zeer hoge leeftijd maar dit verschil is minimaal (Figuur 18). Wanneer we de samenstelling van het totale afschot vergelijken tussen beide afschotregimes zien we dat er respectievelijk iets minder frislingen (82% versus 88%) en iets meer adulte dieren (8,25% versus 2,5%) in het jaarlijks afschot onder H5 zitten dan onder H6 (Figuur 19).



Vertrekkend van de samenstelling van het huidige jaarlijkse afschot in Vlaanderen lijkt H5 realistischer. Onder dit scenario zouden 3 van de 4 biggen, 4 van de 6 overlopers, 1 op 4 van de dieren tussen 3 en 5 jaar en 1 op 3 van de dieren boven 5 jaar geschoten moeten of kunnen worden. Doordat in H5 de nagestreefde afschotpercentages voor alle categorieën, met uitzondering van de frislingen, niet te sterk van elkaar verschillen lijkt deze richtlijn ook makkelijker om te zetten op het terrein dan H6 (zie Tabel 15 voor de afschotpercentages).

De onderstaande tabel geeft een overzicht van alle mogelijke afschotregimes en de waarden (of een kwalitatieve inschatting) voor elk van de indicatoren. Elk van de onderzochte afschotregimes scoort sterk op bepaalde criteria en minder sterk op andere. De uiteindelijke keuze tussen de mogelijke afschotregimes is een beleidskeuze en/of een keuze van de beheerder op het terrein.

Tabel 18: Scores van de verschillende jachtsenario's op de gebruikte criteria.

Criterion	N	H	H1	H2	H3	H4	H5	H6
$\lambda$	2,24	1,37	1,01	0,87	1,00	1,00	1,01	1,02
Absoluut afschot	n.v.t.	5745	3528	2735	3440	3745	4138	4055
Relatief afschot	n.v.t.	85%	123%	175%	155%	160%	158%	165%
Maximale leeftijd	10	7	7	9	10	9	8	9
Leeftijdsverdeling	+++	+	++	-	+	+	++	+
Risico op wezen	n.v.t.	0.30	0.17	0.08	0.10	0.08	0.08	0.06
Afschot moederdieren	n.v.t.	551	105	26	58	53	59	40
Groeponderscheiding	n.v.t.	n.v.t.	+++	++	-	-	++	++

Resultaten van afschotsimulaties na 5 jaar, startende van een populatie van 1000 dieren. N: scenario zonder jacht. H: huidige Vlaamse jachtregime. H1: niet-selectief model. H2: hoge druk op frislingen en overlopers, lage druk op adulten. H3-H4: hoge druk op frislingen en overlopers, jongen adulten gespaard, lage druk op oude adulten. H5: hoge druk op frislingen, intermediaire druk op andere categorieën. H6: Hoge druk op frislingen, intermediaire druk op overlopers, lage druk op adulten.

## Referenties

- Ahmad, E., Brooks, J. E., Hussain, I. & Khan, M. H. (1995). Reproduction in Eurasian wild boar in central Punjab, Pakistan. *Acta Theriologica*, 40(2), 163-173.
- Bieber, C. & Ruf, T. (2005). Population dynamics in wild boar *Sus scrofa*: ecology, elasticity of growth rate and implications for the management of pulsed resource consumers. *Journal of Applied Ecology*, 42(6), 1203-1213.
- Briedermann, L. (2009). *Schwarzwild*: Franckh-Kosmos.
- Burnham, K. P. (1993). A theory for combined analysis of ring recovery and recapture data. In J. D. Lebreton & P. M. North (Eds.), *Marked individuals in the study of bird population* (pp. 199-213). Basel: Birkhäuser-Verlag.
- Casaer, J. & Scheppers, T. (2011). *Aanzet tot een beslissingsmodel in het kader van toekenning van everzwijnafschot*. Retrieved from Brussels:
- Caswell, H. (2001). *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation* (2 ed.). Sunderland, MA, United States: Sinauer Associates, Inc. Publishers.
- Cellina, S. (2008). *Effects of supplemental feeding on the body condition and reproductive state of wild boar Sus scrofa in Luxembourg*. (DPhil Doctorate), University of Sussex, Falmer, United Kingdom.
- Choquet, R., Rouan, L. & Pradel, R. (2009). Program E-SURGE: a software application for fitting multievent models. In T. D. L., C. E. G., & C. M. J. (Eds.), *Modeling Demographic Processes In Marked Populations. Environmental and Ecological Statistics* (Vol. 3, pp. 845-865). Boston, MA: Springer.
- Citta, J. J. & Mills, L. S. (1999). What do demographic sensitivity analyses tell us about controlling brown-headed cowbirds? *Studies in Avian Biology*, 18, 121-134.
- Collier, B. A. & Laake, J. L. (2013). *RMark: An R interface to capture-recapture analysis with MARK*. Paper presented at the Mark Workshop Notes, Ft. Collins, Colo.
- Cooch, E. & White, G. C. (2019a). 'Dead' recovery models. In E. Cooch & G. C. White (Eds.), *Program MARK, a gentle introduction* (19 ed., pp. 28). <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/>.
- Cooch, E. & White, G. C. (2019b). Joint live encounter and dead recovery data. In E. Cooch & G. C. White (Eds.), *Program MARK, a gentle introduction* (19 ed., pp. 17). <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/>.
- Cooch, E. & White, G. C. (2019c). *Program MARK, a gentle introduction*. <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/>.
- Fernández-Llario, P. & Mateos-Quesada, P. (1998). Body size and reproductive parameters in the wild boar *Sus scrofa*. *Acta Theriologica*, 43(4), 439-444.
- Fonseca, C., Santos, P., Monzón, A., Bento, P., Alves da Silva, A., Alves, J., Silvério, A., Soares, A. M. V. M. & Petrucci-Fonseca, F. (2004). Reproduction in the wild boar (*Sus scrofa* Linnaeus, 1758) populations of Portugal. *Galemys*, 16(Special Issue), 53-65.
- Fruzinski, B. (1995). Situation of wild boar populations in western Poland. *Journal of Mountain ecology*, 3, 186-187.
- Gamelon, M., Besnard, A., Gaillard, J. M., Servanty, S., Baubet, E., Brandt, S. & Gimenez, O. (2011). High hunting pressure selects for earlier birth date: wild boar as a case study. *Evolution*, 65(11), 3100-3112.
- Gamelon, M., Focardi, S., Baubet, E., Brandt, S., Franzetti, B., Ronchi, F., Venner, S., Sæther, B.-E. & Gaillard, J.-M. (2017). Reproductive allocation in pulsed-resource environments: a comparative study in two populations of wild boar. *Oecologia*, 1-12.
- Gamelon, M., Gaillard, J. M., Servanty, S., Gimenez, O., Toïgo, C., Baubet, E., Klein, F. & Lebreton, J. D. (2012). Making use of harvest information to examine alternative





- Toïgo, C., Servanty, S., Gaillard, J. M., Brandt, S. & Baubet, E. (2008). Disentangling natural from hunting mortality in an intensively hunted wild boar population. *The Journal of Wildlife Management*, 72(7), 1532-1539.
- Vetter, S. G., Puskas, Z., Bieber, C. & Ruf, T. (2020). How climate change and wildlife management affect population structure in wild boars. *Scientific Reports*, 10(1), 7298. doi:10.1038/s41598-020-64216-9



## Bijlage A: ondersteunend materiaal

Bijlage A1: Gemiddeld aantal embryo's per leeftijdscategorie in verschillende omgevingsomstandigheden. Resultaten uit Bieber & Ruf (2005).

Omstandigheden	Leeftijdscategorie	Gemiddeld aantal embryo's
Slecht	Frisling	3,5
	Overloper	4,5
	Adult	6,3
Matig	Frisling	4,0
	Overloper	5,5
	Adult	6,5
Goed	Frisling	4,5
	Overloper	6,5
	Adult	6,8

Bijlage A2: Gemiddeld aantal embryo's voor verschillende leeftijds-en gewichtsklassen in verschillende omgevingsomstandigheden. Resultaten uit Vetter et al. (2020).

Omstandigheden	Leeftijdscategorie	Gemiddeld aantal embryo's
Slecht	Frisling (licht)	0
	Frisling (zwaar)	3,20
	Overloper (voorheen licht)	4,55
	Overloper (voorheen zwaar)	5,75
	Adult (voorheen licht)	5,8
	Adult (voorheen zwaar)	6,76
Goed	Frisling (licht)	3,88
	Frisling (zwaar)	4,9
	Overloper (voorheen licht)	5,65
	Overloper (voorheen zwaar)	7,13
	Adult (voorheen licht)	6,36
	Adult (voorheen zwaar)	7,41

Bijlage A3: Verschillende variaties van het Seber model.

Model	S	r
DR1	~ 1	~ 1
DR2	~ leeftijd	~ 1
DR3	~ leeftijd	~ tijd
DR4	~ geslacht	~ 1
DR5	~ geslacht	~ tijd
DR6	~ leeftijd + geslacht	~ 1
DR7	~ leeftijd + geslacht	~ tijd
DR8	~ leeftijd * geslacht	~ 1
DR9	~ leeftijd * geslacht	~ tijd

Bijlage A4: Verschillende variaties op het Burnham model.

Model	S	p	r	F
LDR1	~ 1	~ 1	~ 1	~ 1
LDR2	~ leeftijd	~ 1	~ 1	~ 1
LDR3	~ leeftijd	~ 1	~ tijd	~ 1
LDR4	~ leeftijd	~ tijd	~ 1	~ 1
LDR5	~ leeftijd	~ tijd	~ tijd	~ 1
LDR6	~ geslacht	~ 1	~ 1	~ 1
LDR7	~ geslacht	~ 1	~ tijd	~ 1
LDR8	~ geslacht	~ tijd	~ 1	~ 1
LDR9	~ geslacht	~ tijd	~ tijd	~ 1
LDR10	~ leeftijd + geslacht	~ 1	~ 1	~ 1
LDR11	~ leeftijd + geslacht	~ 1	~ tijd	~ 1
LDR12	~ leeftijd + geslacht	~ tijd	~ 1	~ 1
LDR13	~ leeftijd + geslacht	~ tijd	~ tijd	~ 1
LDR14	~ leeftijd * geslacht	~ 1	~ 1	~ 1
LDR15	~ leeftijd * geslacht	~ 1	~ tijd	~ 1
LDR16	~ leeftijd * geslacht	~ tijd	~ 1	~ 1
LDR17	~ leeftijd * geslacht	~ tijd	~ tijd	~ 1

Bijlage A5: Resultaten van de Seber analyse.

Model	S	r	Aantal geschatte parameters	AICc	ΔAICc
DR6	~ leeftijd + geslacht	~ 1	5	1208,55	0
DR8	~ leeftijd * geslacht	~ 1	7	1209,01	0,46
DR2	~ leeftijd	~ 1	4	1210,40	1,85
DR9	~ leeftijd * geslacht	~ tijd	14	1216,73	8,18
DR7	~ leeftijd + geslacht	~ tijd	12	1216,74	8,19
DR3	~ leeftijd	~ tijd	11	1218,06	9,51
DR4	~ geslacht	~ 1	3	1249,10	40,55
DR1	~ 1	~ 1	2	1249,50	40,95
DR5	~ geslacht	~ tijd	10	1259,44	50,89

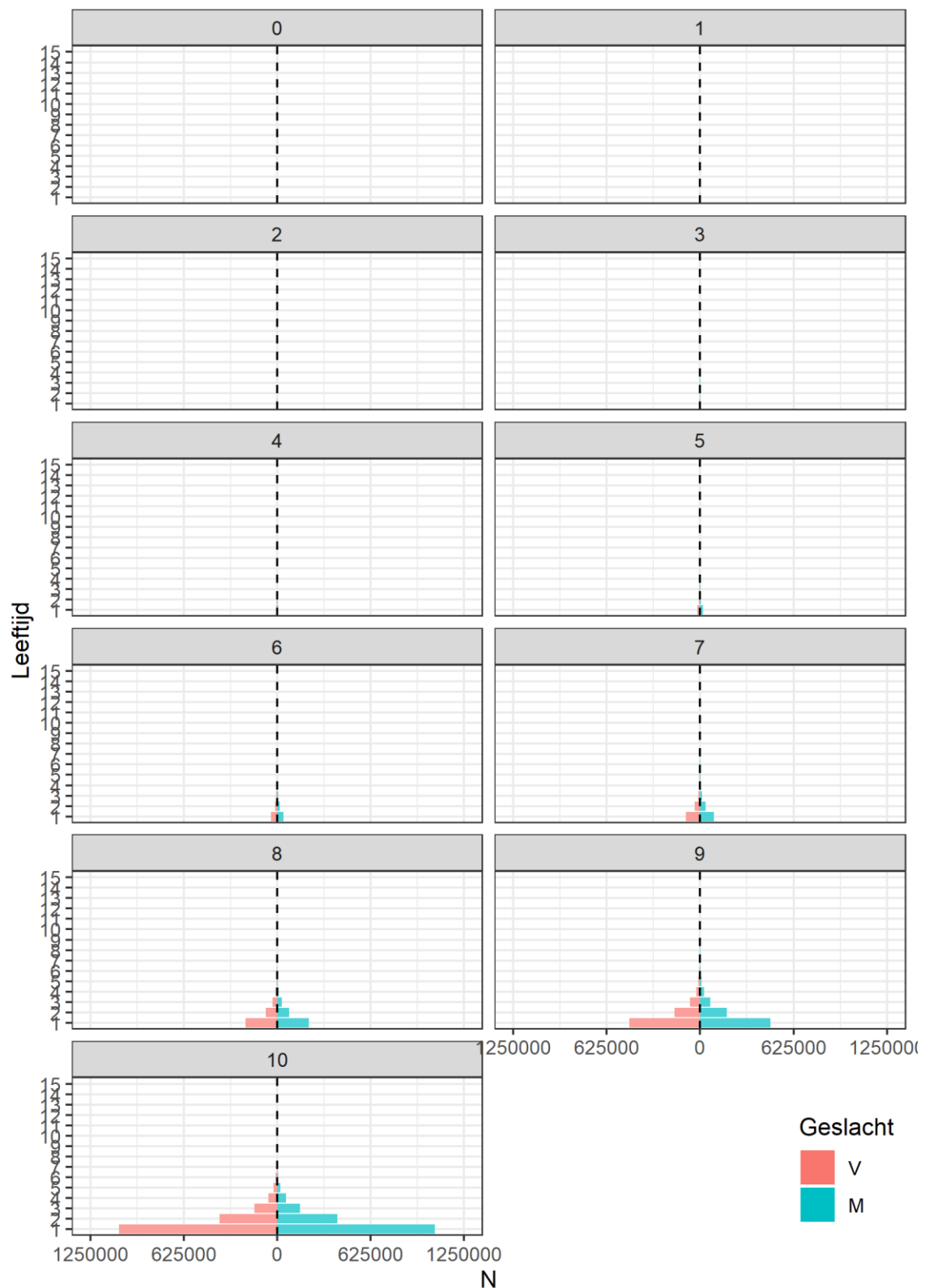


Bijlage A6: Resultaten van de Burnham analyse.

<b>Model</b>	<b>S</b>	<b>p</b>	<b>r</b>	<b>F</b>	<b>npar</b>	<b>QAICc</b>	<b>ΔQAICc</b>
LDR12	~ leeftijd + geslacht	~ tijd	~ 1	~ 1	12	1371,72	0
LDR16	~ leeftijd * geslacht	~ tijd	~ 1	~ 1	14	1372,69	0,96
LDR4	~ leeftijd	~ tijd	~ 1	~ 1	11	1375,96	4,24
LDR13	~ leeftijd + geslacht	~ tijd	~ tijd	~ 1	19	1380,15	8,42
LDR17	~ leeftijd * geslacht	~ tijd	~ tijd	~ 1	21	1380,61	8,88
LDR5	~ leeftijd	~ tijd	~ tijd	~ 1	18	1383,41	11,68
LDR10	~ leeftijd + geslacht	~ 1	~ 1	~ 1	6	1393,05	21,33
LDR14	~ leeftijd * geslacht	~ 1	~ 1	~ 1	8	1393,96	22,23
LDR2	~ leeftijd	~ 1	~ 1	~ 1	5	1396,95	25,23
LDR11	~ leeftijd + geslacht	~ 1	~ tijd	~ 1	13	1399,94	28,22
LDR15	~ leeftijd * geslacht	~ 1	~ tijd	~ 1	15	1400,21	28,48
LDR3	~ leeftijd	~ 1	~ tijd	~ 1	12	1402,83	31,10
LDR8	~ geslacht	~ tijd	~ 1	~ 1	10	1411,43	39,71
LDR9	~ geslacht	~ tijd	~ tijd	~ 1	17	1422,31	50,58
LDR6	~ geslacht	~ 1	~ 1	~ 1	4	1437,84	66,12
LDR1	~ 1	~ 1	~ 1	~ 1	3	1439,72	68,00
LDR7	~ geslacht	~ 1	~ tijd	~ 1	11	1448,79	77,06



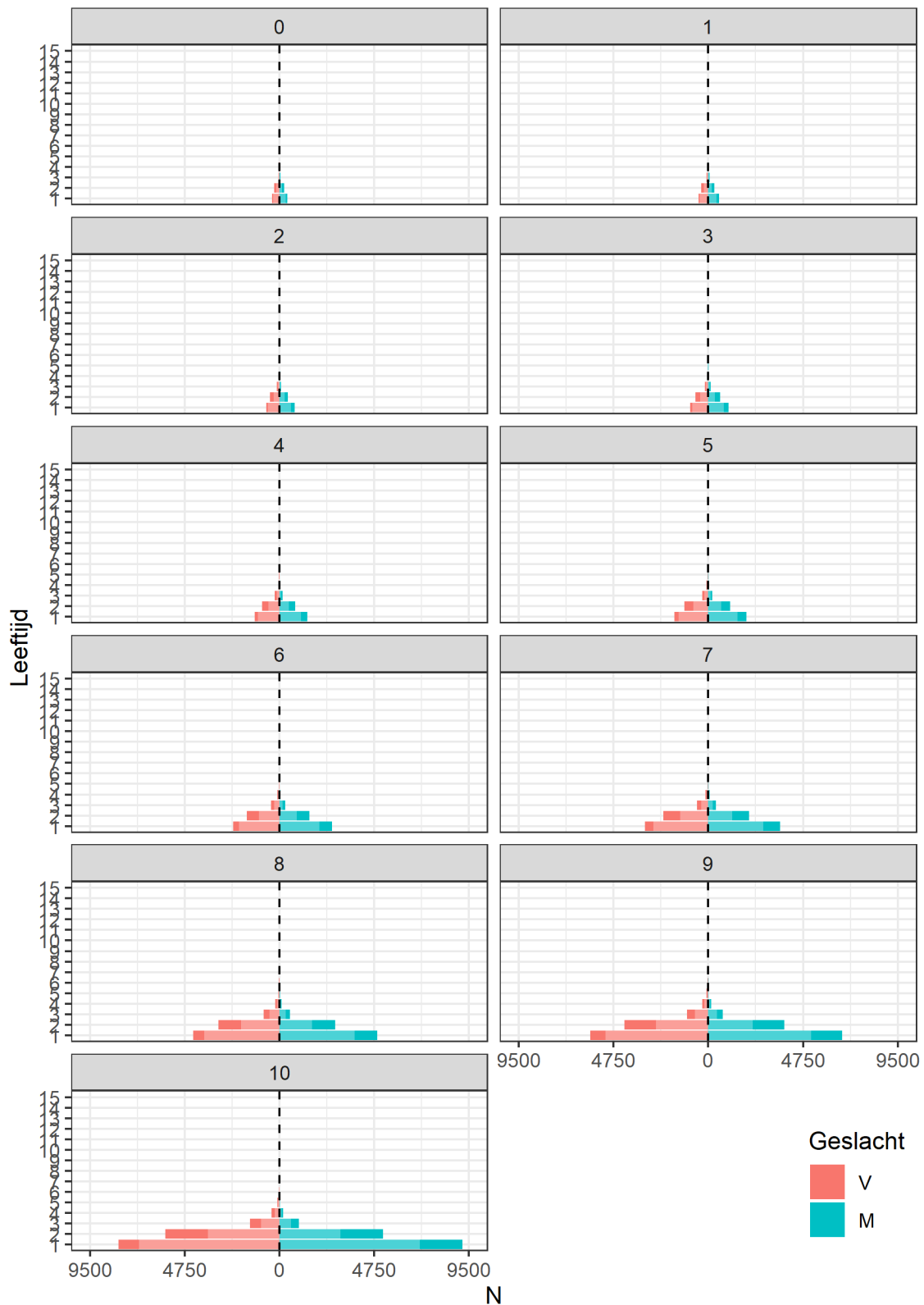
## Populatiepiramide onder scenario N



Bijlage A7: Verandering in populatie per iteratie (0-10) bij scenario N, onder de vorm van een populatiepiramide. De leeftijdscategorieën komen overeen met de leeftijden 0-15.



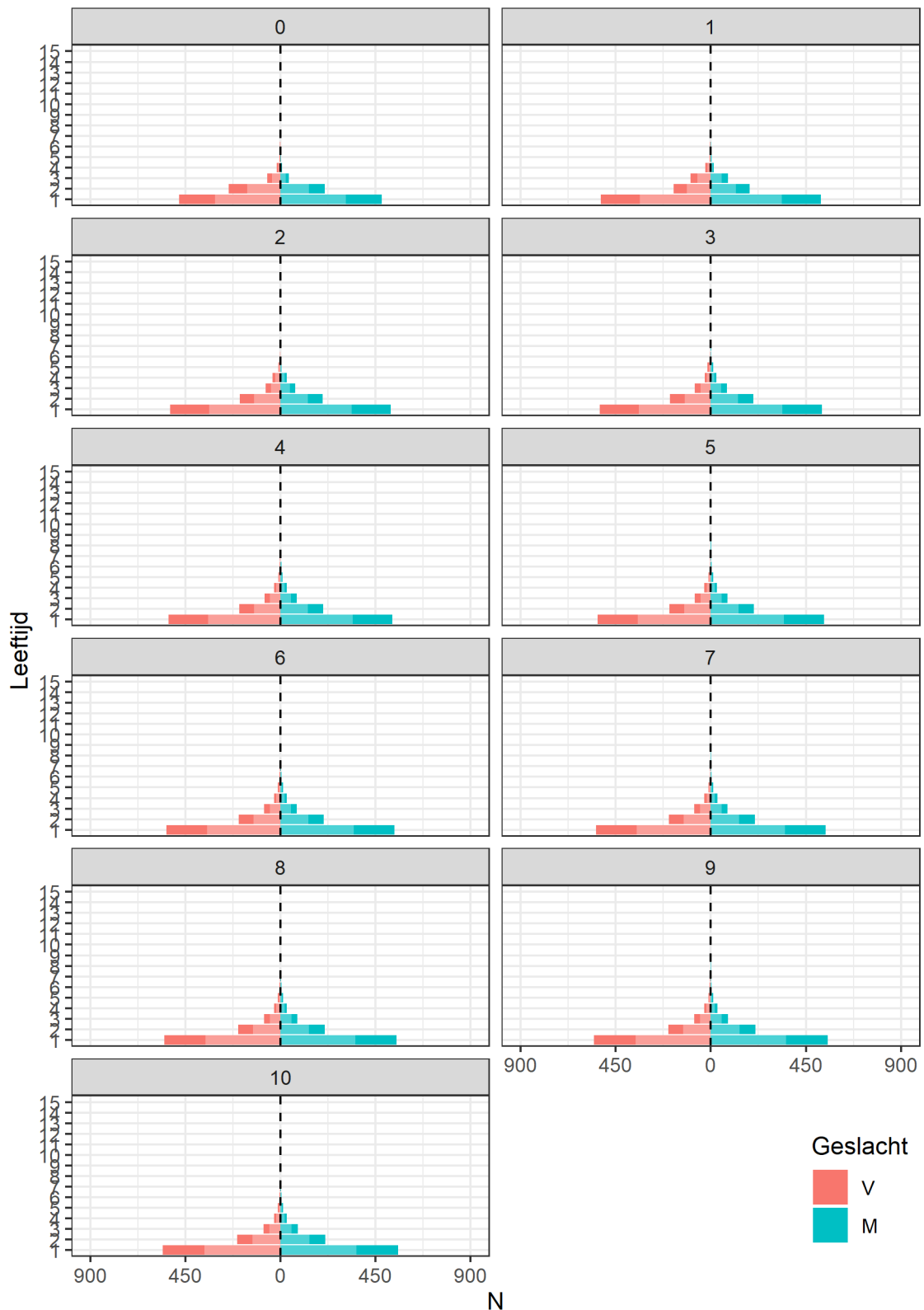
## Populatiepiramide onder scenario H



Bijlage A8: Verandering in populatie per iteratie (0-10) bij scenario H, onder de vorm van een populatiepiramide. De leeftijdscategorieën komen overeen met de leeftijden 0-15. De donkere delen tonen de geogste dieren.



## Populatiepiramide onder scenario H1

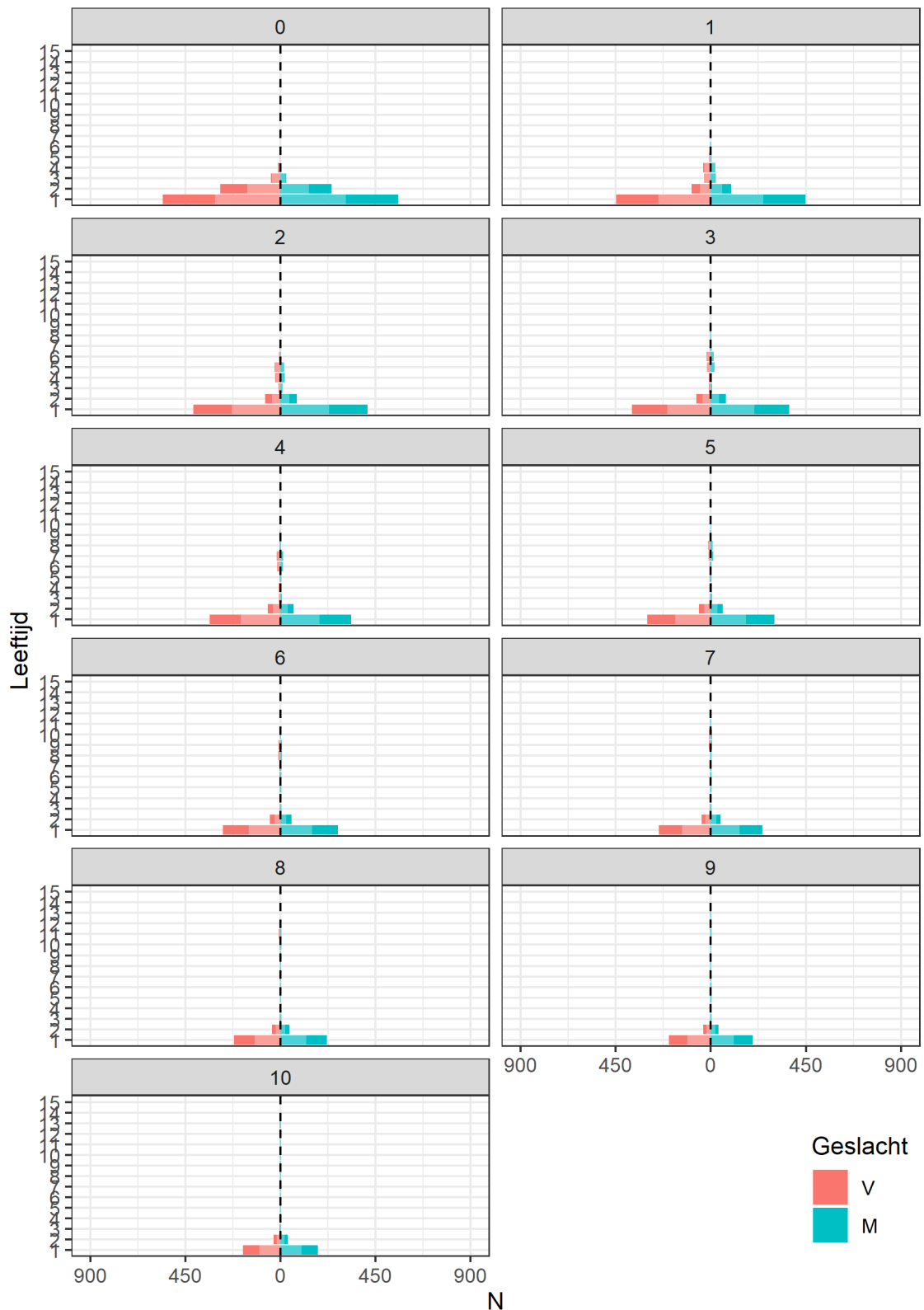


Bijlage A9: Verandering in populatie per iteratie (0-10) bij scenario H1, onder de vorm van een populatiepiramide. De leeftijds categorieën komen overeen met de leeftijden 0-15. De donkere delen tonen de geogste dieren.





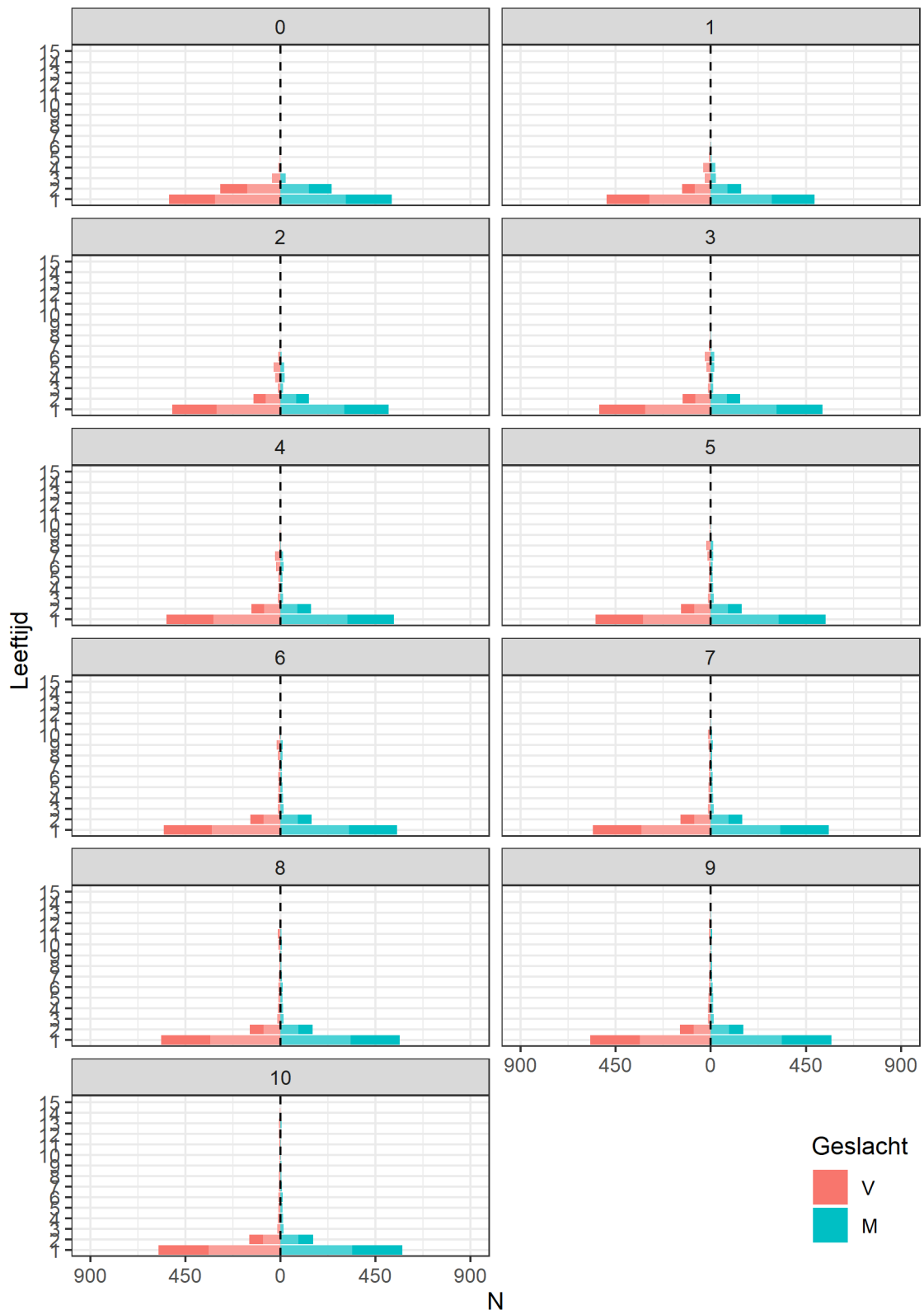
## Populatiepiramide onder scenario H2



Bijlage A10: Verandering in populatie per iteratie (0-10) bij scenario H2, onder de vorm van een populatiepiramide. De leeftijds categorieën komen overeen met de leeftijden 0-15. De donkere delen tonen de geogste dieren.

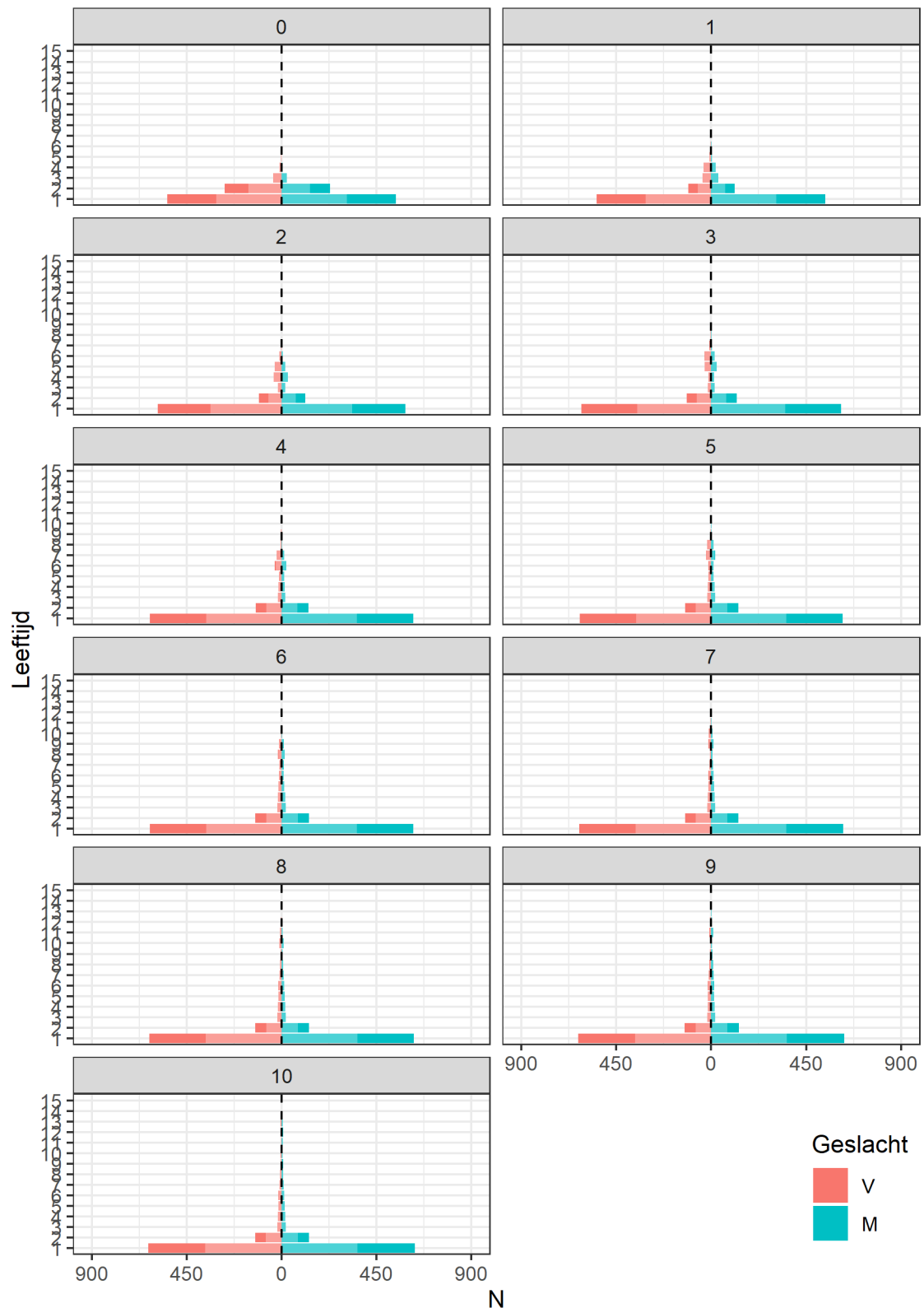


### Populatiepiramide onder scenario H3



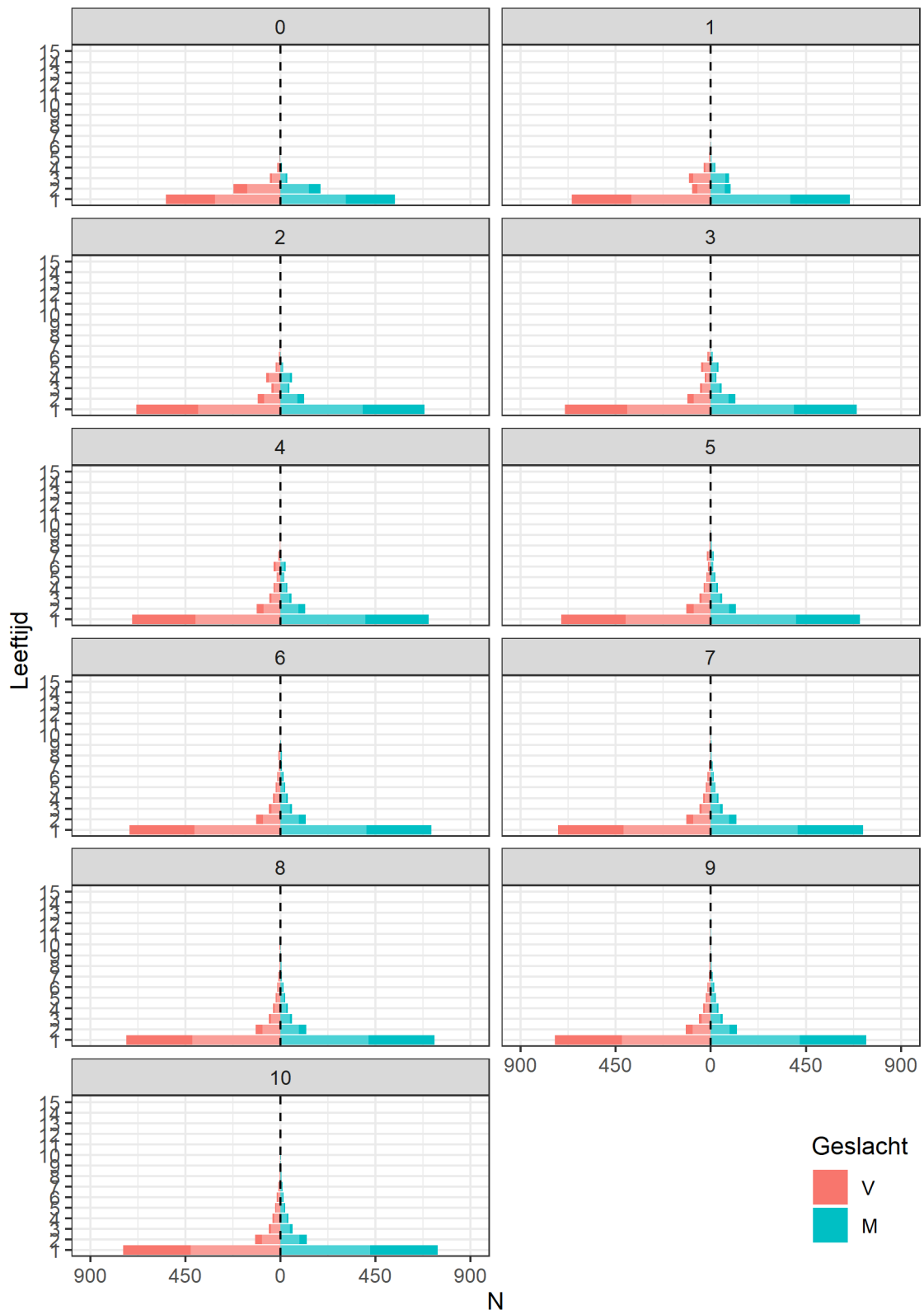
Bijlage A11: Verandering in populatie per iteratie (0-10) bij scenario H3, onder de vorm van een populatiepiramide. De leeftijds categorieën komen overeen met de leeftijden 0-15. De donkere delen tonen de geogste dieren.

## Populatiepiramide onder scenario H4



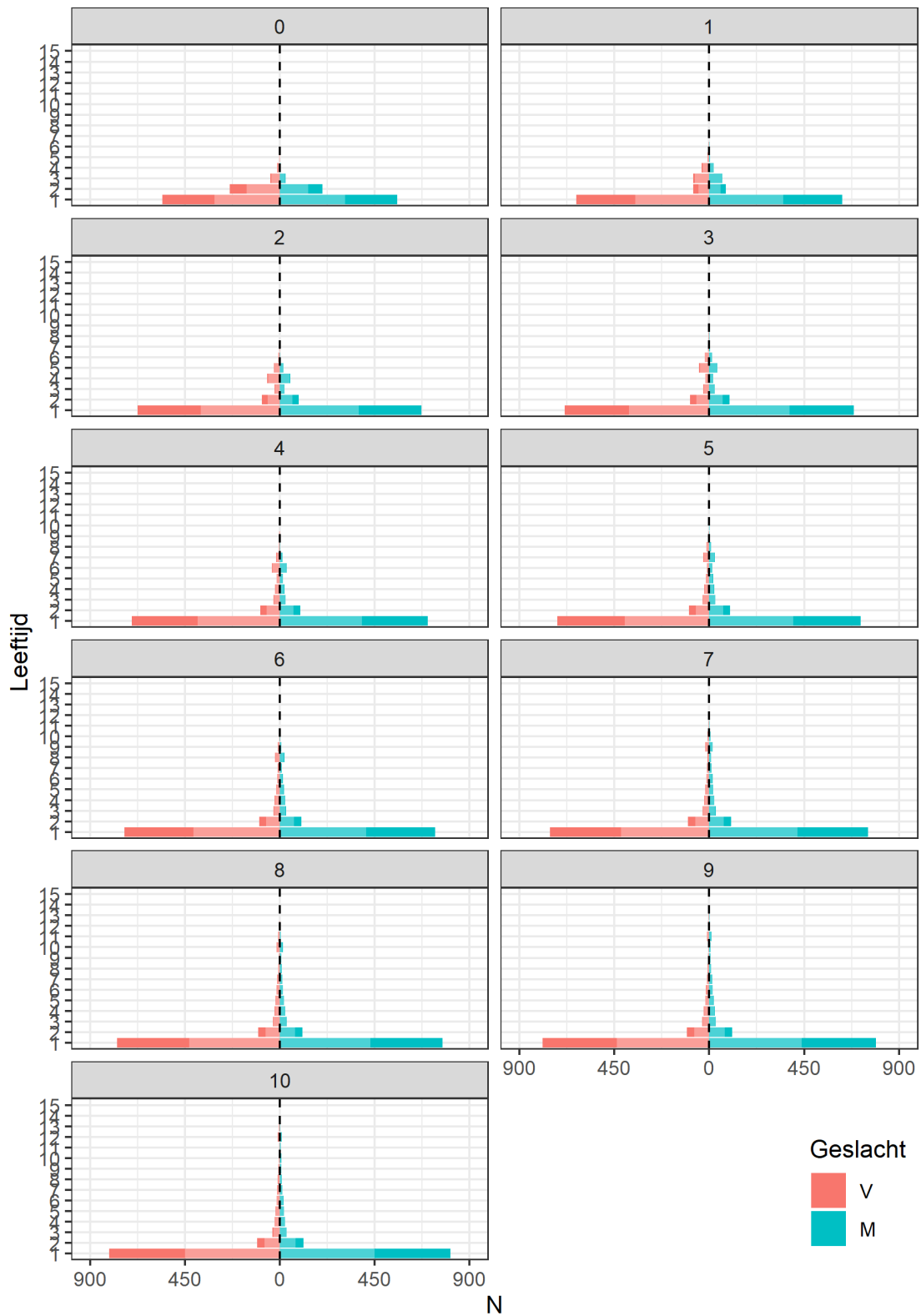
Bijlage A12: Verandering in populatie per iteratie (0-10) bij scenario H4, onder de vorm van een populatiepiramide. De leeftijds categorieën komen overeen met de leeftijden 0-15. De donkere delen tonen de geogste dieren.

## Populatiepiramide onder scenario H5

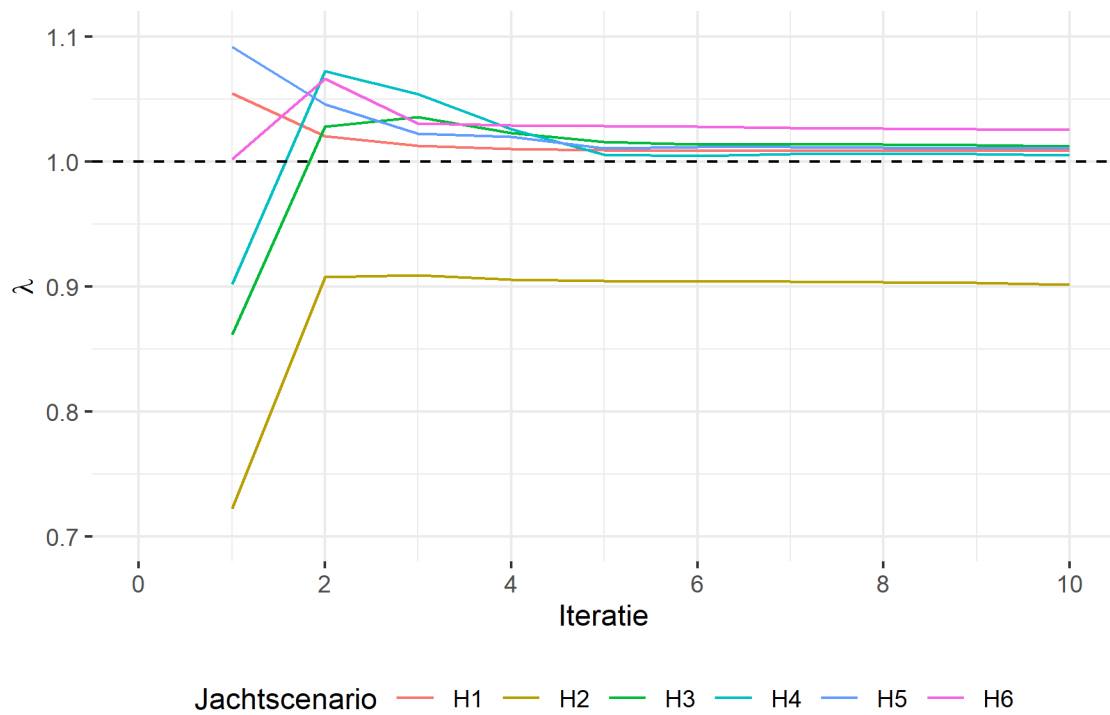


Bijlage A13: Verandering in populatie per iteratie (0-10) bij scenario H5, onder de vorm van een populatiepiramide. De leeftijds categorieën komen overeen met de leeftijden 0-15. De donkere delen tonen de geogste dieren.

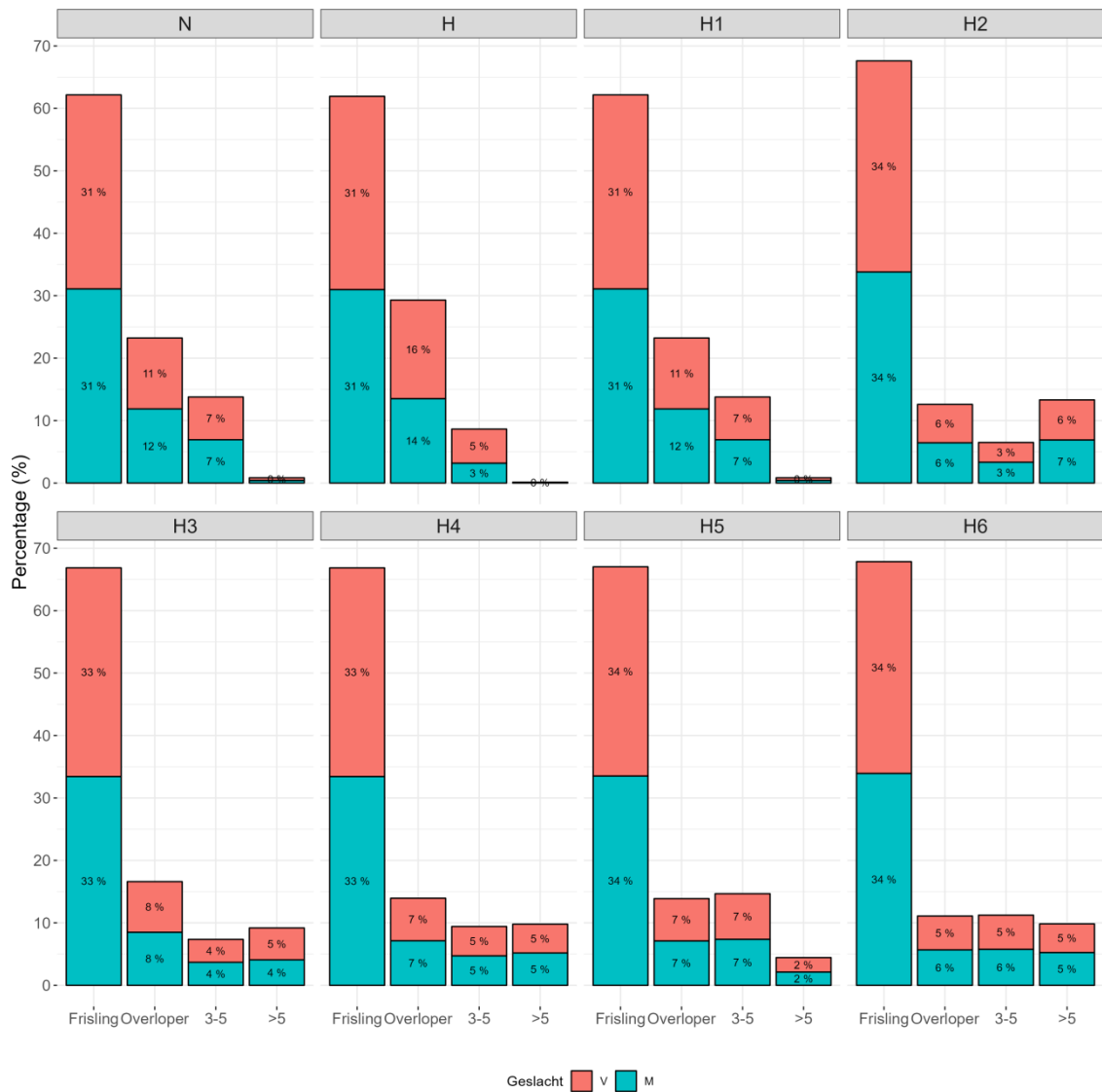
## Populatiepiramide onder scenario H6



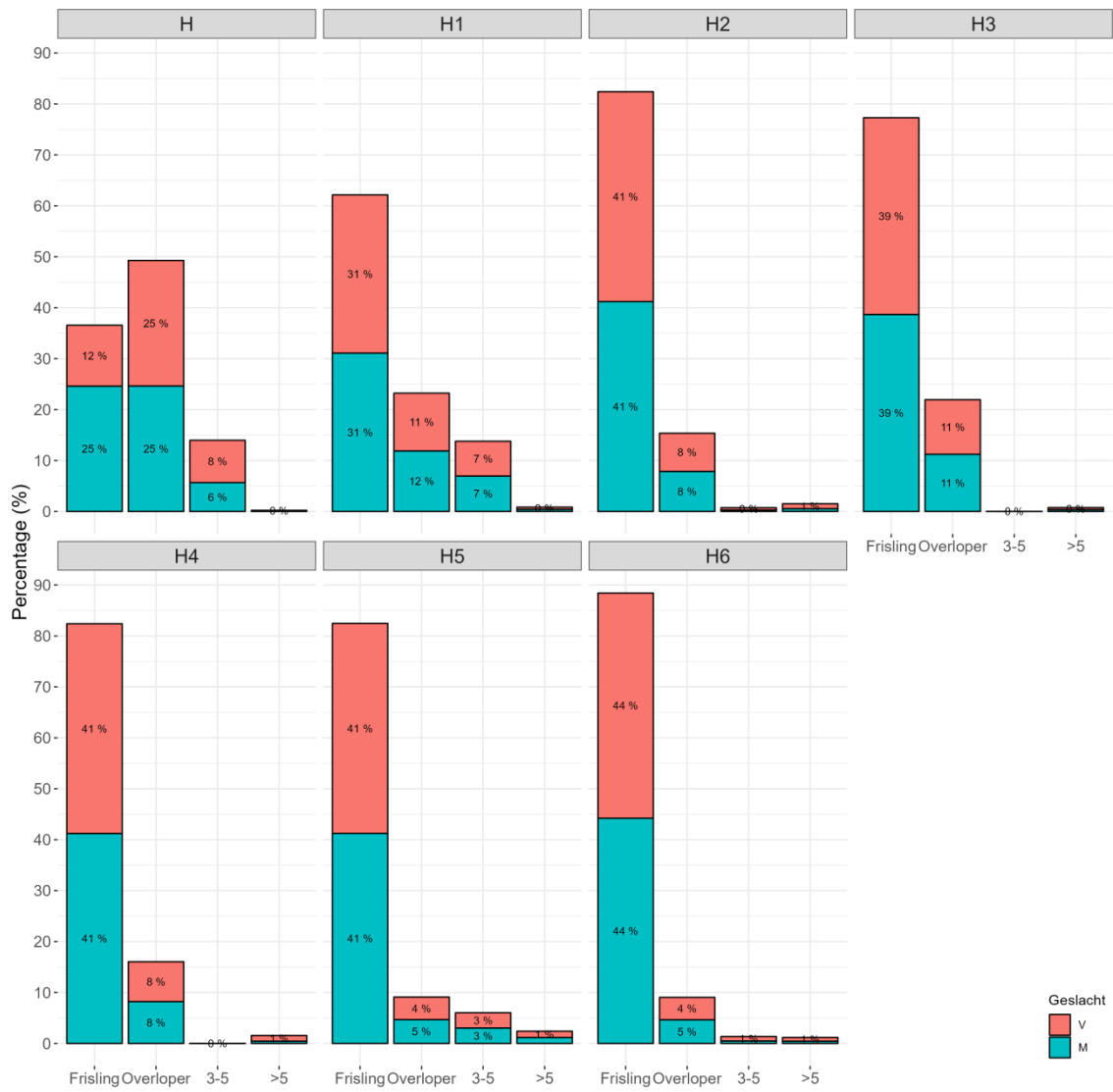
Bijlage A14: Verandering in populatie per iteratie (0-10) bij scenario H6, onder de vorm van een populatiepiramide. De leeftijdscategorieën komen overeen met de leeftijden 0-15. De donkere delen tonen de geogste dieren.



Bijlage A15: Fluctuaties in asymptotische populatiegroei ( $\lambda$ ) doorheen de iteraties voor de verschillende jachtscenario's.



Bijlage A16: Verdeling (%) van de geslachten en leeftijdscategorieën in de populatie onder de verschillende jachtscenario's. Situatie na 10 jaar afschot.



Bijlage A17: Verdeling (%) van de geslachten en leeftijdscategorieën in het afschot onder de verschillende jachtscenario's. Situatie na 10 jaar afschot.



## Bijlage B: populatieparameters op basis van gewichtsklassen

### Inleiding

In verschillende populatiemodellen wordt het gebruik van leeftijdscategorieën achterwege gelaten (Gamelon et al., 2012; Licoppe et al., 2014) en worden modellen opgebouwd op basis van het gewicht van everzwijnen (nl. gewichtsmodellen). Deze modellen worden verondersteld meer toepasbaar te zijn in het veld, aangezien het gewicht op het terrein makkelijker bepaald kan worden dan de leeftijd (Gamelon et al., 2012), zowel voor als na het afschot. Daarnaast wordt de keuze voor modellen op basis van gewicht ook beargumenteerd vanuit het feit dat het gewicht een sterker sturend effect heeft op de reproductie van everzwijnen, en dus ook op de populatiegroei, dan de leeftijd (Gamelon et al., 2012). Dit omdat everzwijnen kunnen deelnemen aan de reproductie op basis van hun gewicht – en niet vanaf een bepaalde leeftijd (Fruzinski, 1995; Fonseca et al., 2004; Gethöffer et al., 2007; Herrero et al., 2008). Indien er tijdens de jacht een keuze gemaakt moet worden tussen verschillende individuen in een groep, kan visueel worden achterhaald welk individu het beste past binnen de richtlijnen.

De gewichtsklassen die in dit model toegepast worden zijn dezelfde als gehanteerd door Gamelon et al. (2012) (Bijlage B1). De belangrijkste grens die wordt opgesteld is die van 30 kilogram voor zeugen; onder dit gewicht wordt er verondersteld dat ze zich niet voortplanten. De grens van 50 kg voor de zeugen wordt gebruikt omdat in Frankrijk veelal een afschotverbod als richtlijn geldt voor zeugen boven 50 kg.

Bijlage B1: Overzicht van de gebruikte gewichtsklassen per geslacht.

<b>Gewichtsklasse</b>	<b>Zeugen</b>	<b>Keilers</b>
Klein	< 30 kg	< 45 kg
Medium	30 – 50 kg	45 – 75 kg
Groot	> 50 kg	> 75 kg

### Fertiliteitsparameters

De fertiliteitsparameters worden op dezelfde manier berekend als in Hoofdstuk 2. Aangezien het leeggewicht (meegegeven door de jagers op het meldingsformulier) 77 % van het volgengewicht bedraagt (Scheppers et al., 2013), kan het gewicht op het ogenblik van de dood berekend worden aan de hand van het meldingsformulier.

Het gemiddelde aantal embryo's per gewichtsklasse kan in Bijlage B2 teruggevonden worden.

Bijlage B2: Gemiddelde worpgrootte ( $\pm$  standaardfout) per gewichtsklasse.

<b>Gewichtsklasse</b>	<b>All</b>	<b>INBO</b>
Klein	3,33 $\pm$ 0,88	5 <sup>b</sup>
Medium	3,79 $\pm$ 0,08	4,14 $\pm$ 0,21
Groot	4,98 $\pm$ 0,06	5,40 $\pm$ 0,15

<sup>b</sup> Gebaseerd op enkel één zeug < 30 kg, met 5 embryo's. Niet mogelijk om een gemiddelde en standaardfout te berekenen.

De proporties reproducerende zeugen voor iedere gewichtsklasse zijn terug te vinden in Bijlage B3.

Bijlage B3: Proportie reproducerende zeugen per gewichtsklasse.

Gewichtsklasse	All (N=3597)	INBO (N=349)
Klein	0,004	0,03
Medium	0,259	0,49
Groot	0,482	0,56

Als we naar het gemiddelde aantal embryo's van de verschillende gewichtsklassen kijken, merken we eenzelfde trend op als bij de leeftijdscategorieën. De gemiddeldes stijgen in de restrictievere subset en binnen elke subset nemen de gemiddeldes toe met toenemende gewichtsklasse (Bijlage B2). Enkel de kleine zeugen in de *INBO* dataset volgen deze trend niet, al werd er in deze subset (N=349, waarvan 173 niet-nul) maar één enkele kleine zeug geïdentificeerd met embryo's, waardoor de waarde niet representatief is voor de werkelijke worpgrootte voor deze gewichtsklasse. Deze wordt immers op nul geschat (Gamelon et al., 2012; Licoppe et al., 2014), aangezien er wordt aangenomen dat zeugen onder de 30 kg zich niet voortplanten. De andere waardes liggen in lijn met vorige gepubliceerde data (zie Gamelon et al. (2012) en Licoppe et al. (2014)).

Als we naar de reproductie op basis van de gewichtsklassen kijken, vinden we een nog groter verschil tussen onze data en gepubliceerde data. Gamelon et al. (2012) en Licoppe et al. (2014) rapporteren dat 90% van de medium zeugen (30 – 50 kg) en 97% van de grote zeugen (> 50 kg) zich voortplanten, terwijl in onze dataset er sprake is van respectievelijk 26 en 48%.

### Overlevingsparameters

Voor het berekenen van de overleving op basis van het gewicht maken we gebruik van een *multi-state* model (Lebreton et al., 2009). Het is een zeer generieke en flexibele benadering van *capture-mark-recapture* data waarbij de 'state' de toestand van een individu aangeeft. Die toestand kan betrekking hebben op een geografische locatie, een gewichtsklasse, een groeistadium, dood of levend, of een combinatie van deze. Een *multi-state* model schat de transitiekansen om vanuit de ene toestand naar een andere toestand over te gaan. Voor deze studie gebruiken we het *multi-state* model zoals dit in Gamelon et al. (2012) en Licoppe et al. (2014) voor everzwijn is toegepast.

Gelabelde everzwijnen uit de vangst-hervangst dataset waarvan het geslacht en gewicht gekend was (bij vangst én bij de terugmelding), werden geselecteerd voor de berekening van de overleving op basis van de gewichtsklasse. De everzwijnen worden op basis van gewicht en geslacht onderverdeeld in verschillende gewichtsklassen (zie Bijlage B1). Sommige frislingen werden bij vangst niet gewogen maar op basis van hun vachtpatroon als 'klein' geïdentificeerd (m.b.v. cameralfoto's opgesteld bij de kooien).

Naast de gewichtsklasse wordt er ook rekening gehouden met de staat van het individueel dier per tijdstap, zijnde 'levend' of 'dood' en de manier waarop ze eventueel zijn gestorven. Elke combinatie van gewichtsklasse en staat (samen 'toestand' genaamd) krijgt een numerieke code toegedeeld (Bijlage B4).



Bijlage B4: Gebruikte toestanden en hun overeenkomstige codes voor de *multi state* analyse.

Staat	Gewichtsklasse	Code toestand
Levend	Klein	1
	Medium	2
	Groot	3
Dood (jacht)	Klein	4
	Medium	5
	Groot	6
Dood (natuurlijk)	Klein	7
	Medium	8
	Groot	9

Enkele voorbeelden van *state histories* voor het *multi-state* model zijn in Bijlage B5 weergegeven. Een cijfer anders dan 0 staat voor een detectie van het individu en het cijfer geeft aan in welke toestand (zie Bijlage B5). Een nul staat voor geen detectie.

Bijlage B5: Voorbeelden van *state histories* bij *capture-mark-recapture* methode.

<i>State history</i>	Interpretatie
L-L-L-L	
1-0-0-6	Everzwijn werd in het eerste jaar gevangen als klein, gelabeld en vrijgelaten. Werd in het vierde jaar als groot dood teruggemeld.
0-2-0-0	Everzwijn werd in het tweede jaar als medium gelabeld. Is sindsdien niet meer waargenomen; kan nog in leven zijn, maar kan ook gestorven zijn zonder te zijn gemeld.
1-4-0-0	Everzwijn werd in het eerste jaar gelabeld als klein en werd in het daaropvolgende jaar als klein dood teruggemeld.
0-0-3-6	Everzwijn werd in het derde jaar als groot gelabeld en in het vierde jaar als groot dood teruggemeld.
1-5-0-0	Everzwijn werd in het eerste jaar als klein gelabeld en in het tweede jaar als medium dood teruggemeld.

Naar analogie met Gamelon et al. (2012) en Licoppe et al. (2014), is een everzwijn binnen elke tijdsstap onderhevig aan reproductie, groei, natuurlijke overleving en jacht. We nemen aan dat everzwijnen bij groei enkel in hun eigen gewichtsklasse blijven, ofwel opschuiven naar een hogere gewichtsklasse. We gaan er daarnaast ook van uit dat het onmogelijk is om een gewichtsklasse over te slaan.

Voor de analyse van de data gebruiken we het programma *e-Surge* (Choquet et al., 2009). *E-Surge* berekent op basis van de *capture-mark-recapture* data voor elke gewichtsklasse (1) een kans op transitie naar een hogere klasse, (2) een kans op overleven en (3) een kans op detectie. In het invoerbestand met de *state histories* komen 9 toestanden voor (Bijlage B4). Intern in de modellering met *e-Surge* wordt een extra staat (code 10) toegevoegd voor individuen die in een vorige tijdstap reeds overleden zijn en dus niet meer gedetecteerd kunnen worden (i.e. *absorption state*). Vermits de dataset niet heel groot is wordt het aantal te schatten parameters zoveel mogelijk beperkt. Een belangrijke beperking is dat alle parameters



geschat worden als een gemiddelde voor de hele vangstperiodeperiode en niet per jaar. De gevolgde procedure in *e-Surge* is analoog aan Licoppe et al. (2014).

Voor het *multi state* model werden data gebruikt van 443 gemarkeerde everzwijnen (2013-2018). Daarvan waren er bij het markeren 419 klein, 21 medium en 3 groot. Hiervan werden in de periode 2013 – 2021 167 individuen dood terug gemeld.

Bijlage B6: Vangst-hervangst tabel voor de dode terugmeldingen met gekende gewichtsklasse.

		Dood teruggemeld								
		2013 - 2014	2014 - 2015	2015 - 2016	2016 - 2017	2017 - 2018	2018 - 2019	2019 - 2020	2020 - 2021	
Gemarkeerd	2013 - 2014	39	7	6	2	3	1	0	0	0
	2014 - 2015	102	-	18	18	6	0	0	0	0
	2015 - 2016	89	-	-	6	19	6	2	1	0
	2016 - 2017	86	-	-	-	7	21	3	1	0
	2017 - 2018	95	-	-	-	-	18	13	2	0
	2018 - 2019	32	-	-	-	-	-	6	6	4

Bijlage B7 geeft de resultaten voor de natuurlijke overleving en de jachtmortaliteit voor elke gewichtsklasse en geslacht weer. De natuurlijke overleving voor de grote gewichtsklasse berekend met *e-Surge* is zeer laag. Dit geldt zeker voor keilers, maar ook voor zeugen.

Bijlage B7: Overleving voor de verschillende geslachten en gewichtsklassen. De natuurlijke overleving en jachtmortaliteit zijn afkomstig van de *e-Surge* analyse. De globale overleving wordt berekend als het product van de natuurlijke overleving met 1 min de jachtmortaliteit.

Geslacht	Gewichtsklasse	Natuurlijke overleving	Jachtmortaliteit	Globale overleving
Mannelijk	Klein	0,967	0,075	0,894
	Medium	0,847	0,462	0,456
	Groot	0,493	0,999	0,000
Vrouwelijk	Klein	0,999	0,031	0,968
	Medium	0,742	0,239	0,565
	Groot	0,761	0,985	0,011

De natuurlijke overleving voor de grote gewichtsklasse berekend met *e-Surge* is onrealistisch laag. Dit is zeer uitgesproken voor de keilers, maar het geldt ook voor de zeugen. De gevonden waarden zijn niet bruikbaar voor analyses in een populatiemodellering. Hier zijn verschillende verklaringen mogelijk.

De aanpak met gewichtsklassen vereist dat er extra parameters geschat worden voor de transitiekans tussen de gewichtsklassen. In de dataset zijn bijna alle initieel gemarkeerde



dieren van de kleinste gewichtsklasse. Het aantal gemarkeerde dieren van de gewichtsklasse 'medium' en 'groot' is uiterst beperkt (respectievelijk 21 en 3). Ook het aantal terugmeldingen van gemarkeerde individuen is zeer beperkt. De combinatie van beide maakt dat er te weinig data is om de natuurlijke overlevingskans en de jachtmortaliteit te schatten van een individu dat binnen eenzelfde jaar in dezelfde gewichtsklasse blijft. De natuurlijke overlevingskans, de jachtmortaliteit en de detectiekans worden daardoor vrijwel uitsluitend geschat op basis van individuen die binnen de tijdstap naar een hogere gewichtsklasse zijn doorgesleept. Dit betekent dat de transitiekans, de natuurlijke overleving, de jachtmortaliteit en de detectiekans niet afzonderlijk geschat kunnen worden.

Een tweede verklaring is dat het model de transitie, de natuurlijke overleving en de jacht beschouwd als evenementen die elkaar chronologisch opvolgen binnen elke cyclus van één jaar. In het gebied waarvoor dit model werd ontwikkeld (Gamelon et al., 2012) is de jacht op everzwijnen dan ook beperkt tot een vast jachtseizoen in de herfst en winter. De natuurlijke overleving komt dan overeen met de overleving buiten het jachtseizoen en de jachtmortaliteit met de periode tijdens het jachtseizoen. In Vlaanderen is de jacht op het everzwijn gedurende het hele jaar open waardoor dit modelconcept minder goed past en jachtmortaliteit en natuurlijke mortaliteit veel meer zijn verweven.

Om toch met gewichtsklassen te kunnen werken kan een alternatieve aanpak met kortere cycli (vb. maandelijks) en enkele bijkomende vereenvoudigingen met minder parameters worden onderzocht. Ook alternatieve methodes waarbij de tijd niet ingedeeld wordt in discrete stappen kunnen worden onderzocht (vb. *survival analysis*) om de parameters voor natuurlijke overleving en jachtmortaliteit beter te schatten.

Door middel van simulaties is het mogelijk om de verschillende opties uit te testen en na te gaan in welke mate ze meer geschikt zijn voor de Vlaamse situatie en de data die in Vlaanderen voorhanden is.



## Bijlage C: toepassing van het gewichtsmodel op Vlaamse data

### Inleiding

In Gamelon et al. (2012) wordt er gekozen voor een *multi state* model, waarbij individuele everzwijnen worden geclassificeerd afhankelijk van hun geslacht, gewicht en staat (dood of levend). Parameters werden geschat voor de fertiliteit, natuurlijke overleving en de overgangen tussen de verschillende gewichtsklassen. Deze werden gebruikt om een 12x12 (2 geslachten x 3 gewichtsklassen x 2 staten) populatiematrix op te stellen. Via een sensitiviteits- en elasticiteitsanalyse werd het relatieve belang bepaald van de verschillende parameters. Vervolgens werd per gewichtsklasse het optimale afschotregime bepaald om een gewenste populatiegroei te bekomen.

In Gamelon et al. (2012) bleek dat de hoogste elasticiteit werd gevonden voor de reproductie- en overlevingsparameters van medium zeugen. Door het afschot op deze klasse te concentreren, kon het afschot geoptimaliseerd worden (i.e. het minimale extra afschot nodig om de populatie te doen afnemen).

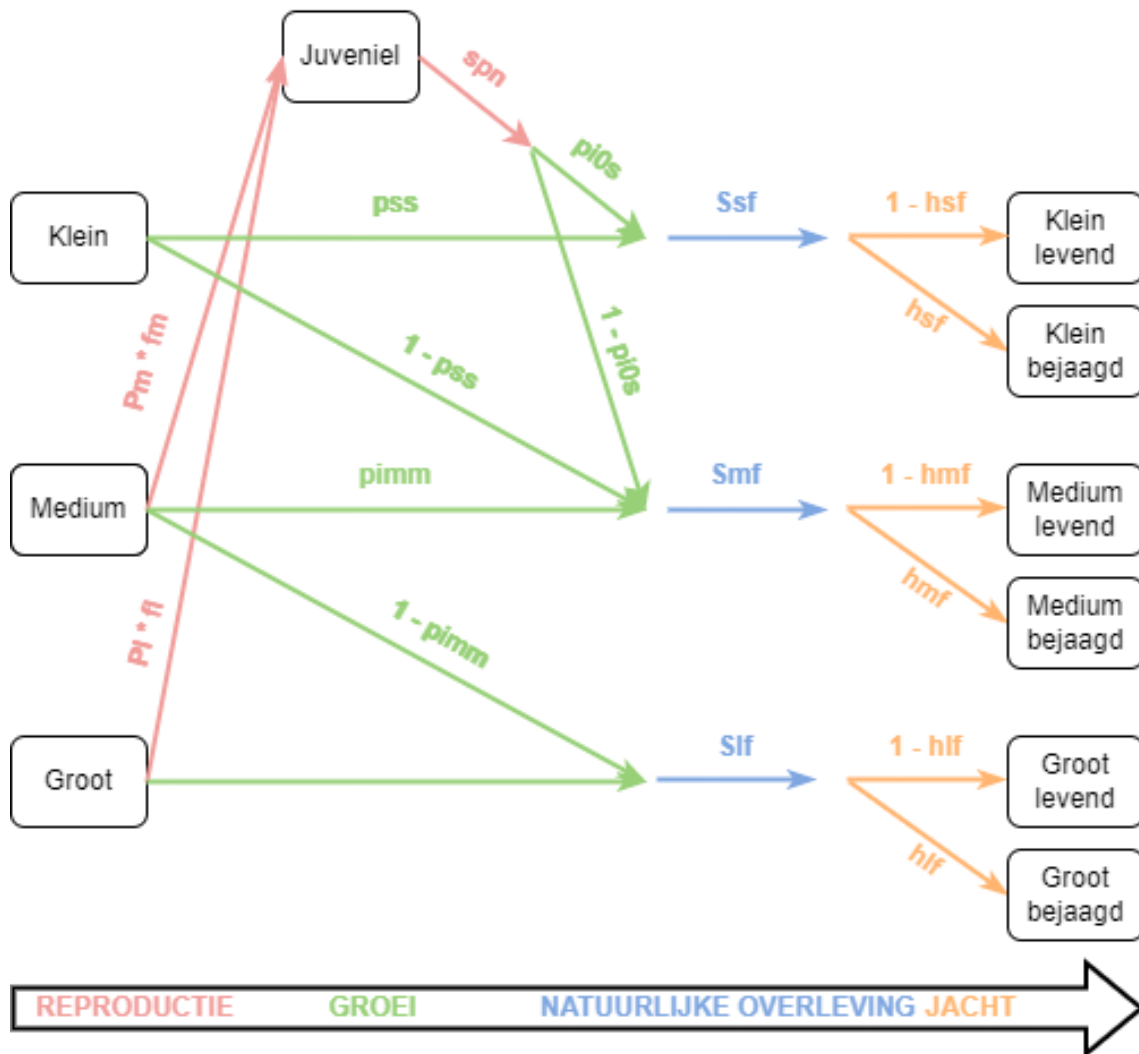
### Methodiek

Het populatiemodel volgens gewichtsklasse wordt in Bijlage C1 schematisch weergegeven. Het schema bevat alle veranderingen binnen een tijdstap van één jaar.

Enkel bij de gewichtsklasse 'medium' en 'groot' is er reproductie (respectievelijk  $pm*fm$  en  $pl*fl$ ). Na post-natale overleving ( $spn$ ) kunnen de juvenielen binnen het jaar van geboorte doorgroeien tot gewichtsklasse 'klein' ( $pi0s$ ) of ineens tot 'medium' ( $1-pi0s$ ).

De klasse 'klein' kan doorgroeien tot 'medium' ( $1-Pss$ ) en de klasse medium kan doorgroeien tot 'groot' ( $1-pimm$ ). Er is geen terugval naar een lagere gewichtsklasse. Dit is het onderdeel groei van het model.

Voor elke gewichtsklasse is er een afzonderlijke **natuurlijke overleving** ( $Ssf$ ,  $Smf$  en  $Slf$ ) en een kans op afschot door jacht (jachtmortaliteit:  $hsf$ ,  $hmf$ ,  $hlf$ ).



Bijlage C1: Schematische weergave van het populatiemodel op basis van de gewichtsklassen (klein, medium en groot) voor zeugen.

Het schema geeft enkel het deel van het populatiemodel voor de zeugen weer. Het deel voor de keilers is analoog, enkel de reproductie naar juvenielen ontbreekt. De beschrijving en de waarde van de parameters voor zowel de zeugen als keilers staat in Bijlage C2 en

Bijlage C3.

Bijlage C2: Resultaten van de e-Surge analyse.

Par.	Beschrijving	Waarde
Ssf	Natuurlijke overleving van kleine zeugen	0,999 <sup>c</sup>
Smf	Natuurlijke overleving van medium zeugen	0,742 <sup>c</sup>
Slf	Natuurlijke overleving van grote zeugen	0,761 <sup>c</sup>
hsf	Proportie kleine zeugen gedood in de jacht	0,031 <sup>c</sup>
hmf	Proportie medium zeugen gedood in de jacht	0,239 <sup>c</sup>
hlf	Proportie grote zeugen gedood in de jacht	0,985 <sup>c</sup>
Ssm	Natuurlijke overleving van kleine keilers	0,967 <sup>c</sup>
Smm	Natuurlijke overleving van medium keilers	0,847 <sup>c</sup>
Slm	Natuurlijke overleving van grote keilers	0,493 <sup>c</sup>
hsm	Proportie kleine keilers gedood in de jacht	0,075 <sup>c</sup>
hmm	Proportie medium keilers gedood in de jacht	0,462 <sup>c</sup>
hlm	Proportie grote keilers gedood in de jacht	0,999 <sup>c</sup>
pSS	Kans dat kleine zeugen klein blijven tussen twee studie jaren	0,658
pimm	Kans dat medium zeugen klein blijven tussen twee studie jaren	0,264
mpSS	Kans dat kleine keilers klein blijven tussen twee studie jaren	0,388
mpimm	Kans dat medium keilers medium blijven tussen twee studie jaren	0,096

Bijlage C3: Constaten gebruikt in Gamelon et al. (2012).

Cst.	Beschrijving	Waarde
Spn	Postnatale overleving	0,75
piOs	Kans dat juveniele zeugen de eerste gewichtsklasse te betreden	0,60
mpiOs	Kans dat juveniele keilers de eerste gewichtsklasse te betreden	0,60

Deze parameters worden onderling vermenigvuldigd tot matrixelementen voor de reproductie, de groei, de overleving en de jacht (Bijlage C4).

<sup>c</sup> Zie Bijlage B7.



Bijlage C4: Elementen van de populatiematrix zonder jacht. P = overleving binnen de klasse; F = reproductie; G = groei. 1 = klein, 2 = medium, 3 = groot. *f* = vrouwelijk, *m* = mannelijk. De matrixelementen voor jacht (suffix h) zijn volledig analoog.

Element	Beschrijving	Formule
$P_{1f}$	Kleine zeug blijft klein	$Ssf * pSS * (1-hsf)$
$P_{2f}$	Medium zeug blijft medium	$Pimm * Smf * (1-hmf)$
$P_{3f}$	Grote zeug blijft groot	$Slf * (1-hlf)$
$P_{1m}$	Kleine keiler blijft klein	$Ssm * mpSS * (1-hsm)$
$P_{2m}$	Medium keiler blijft medium	$mpimm * Smm * (1-hmm)$
$P_{3m}$	Grote keiler blijft groot	$Slm * (1-hlm)$
$F_{2fs}$	Reproductie van medium zeugen naar kleine zeugen	$Pm * fm * spn * pi0s * Ssf * (1-hsf)$
$F_{3fs}$	Reproductie van grote zeugen naar kleine zeugen	$Pl * fl * spn * pi0s * Ssf * (1 - hsf)$
$F_{2fm}$	Reproductie van medium zeugen naar medium zeugen	$Pm * fm * spn * (1-pi0s) * Smf * (1-hmf)$
$F_{3fm}$	Reproductie van grote zeugen naar medium zeugen	$Pl * fl * spn * (1-pi0s) * Smf * (1-hmf)$
$F_{2ms}$	Reproductie van medium zeugen naar kleine keilers	$Pm * fm * spn * mpi0s * Ssm * (1-hsm)$
$F_{3ms}$	Reproductie van grote zeugen naar kleine keilers	$Pl * fl * spn * mpi0s * Ssm * (1-hsm)$
$F_{2mm}$	Reproductie van medium zeugen naar medium keilers	$Pm * fm * spn * (1-mpi0s) * Smm * (1-hsm)$
$F_{3mm}$	Reproductie van grote zeugen naar medium keilers	$Pl * fl * spn * (1-mpi0s) * Smm * (1-hsm)$
$G_{1f}$	Kleine zeug groeit tot medium	$(1-pSS) * Sfm * (1-hmf)$
$G_{2f}$	Medium zeug groeit tot groot	$(1-pimm) * Slf * (1-hlf)$
$G_{1m}$	Kleine keiler groeit tot medium	$(1-mpSS) * Smm * (1-hmm)$
$G_{2m}$	Medium keiler groeit tot groot	$(1-mpimm) * Slm * (1-hlm)$

Deze elementen worden op volgende manier in een *multi state* populatiematrix gestoken:

$$L = \begin{bmatrix} P_{1f} & F_{2fs} & F_{3fs} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ G_{1f} & F_{2fm} + P_{2f} & F_{3fm} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & G_{2f} & P_{3f} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & F_{2ms} & F_{3ms} & P_{1m} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & F_{2mm} & F_{3mm} & G_{1m} & P_{2m} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & G_{2m} & P_{3m} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ P_{1fh} & F_{2fsh} & F_{3fsh} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ G_{1fh} & F_{2fmh} + P_{2fh} & F_{3fmh} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & G_{2fh} & P_{3fh} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & F_{2msh} & F_{3msh} & P_{1mh} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & F_{2mmh} & F_{3mmh} & G_{1mh} & P_{2mh} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & G_{2mh} & P_{3mh} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

## Resultaten

De analyse met *e-Surge* op de INBO data leverde een zeer lage natuurlijke overleving en een heel hoge jachtmortaliteit. In het populatiemodel geeft dit logischerwijs een zeer lage  $\lambda$  (0,72). Door de parameterwaarden voor overleving en jachtmortaliteit te vervangen door parameterwaarden uit de literatuur komt de  $\lambda$  wel hoger uit, maar het nut van de aanpak met gewichtsklassen in de verdere studie is daardoor zeer beperkt.

## Discussie

Het populatiemodel op basis van gewichtsklassen is in de huidige vorm niet geschikt om voor de situatie in Vlaanderen toe te passen. De belangrijkste reden is dat de aanpak van het populatiemodel verweven is met de schattingen van de parameters met *e-Surge*, waarvan we in Bijlage B aangaven dat ze geen goede representatie vormen van de Vlaamse everzwijnen populatie. De dataset en de situatie in Vlaanderen bleek niet geschikt om de analysemethode uit Gamelon et al. (2012) toe te passen en realistische en betrouwbare parameters te schatten. In de hoofdstukken die volgen wordt deze aanpak dan ook niet toegepast.

Het gebruik van gewichtsklassen heeft potentieel wel een aantal praktische voordelen, bijvoorbeeld in het uitwerken van optimale verhoudingen voor het jachtregime. Mits enkele aanpassingen is deze benadering misschien wel mogelijk, maar daarvoor is bijkomend onderzoek vereist. Een eerste optie is het gebruik van kleinere tijdstappen (bv. maandelijks). Ook een vereenvoudiging van het model is mogelijk, zodat er minder parameters geschat moeten worden. Het huidige model voorziet niet dat kleine dieren doorgroeien en zelf reproduceren binnen de cyclus van één jaar. De reproductie start ten vroegste in de volgende cyclus. Voor de Vlaamse situatie is het allicht goed om het model ook op dit vlak aan te passen.





reproducerende zeugen in de categorie van de moeder, het gemiddeld aantal embryo's in de categorie van de moeder (vermenigvuldigd met 0,5 om enkel de vrouwelijke jongen in rekening te nemen en gecorrigeerd voor de intra-uteriene mortaliteit), en de zomeroverleving van de jongen. Frislingen, zowel licht als zwaar, kunnen enkel lichte frislingen hebben. Voor de oudere en zwaardere klassen wordt de fecunditeit opgesplitst door het aandeel lichte en zware frislingen die iedere klasse produceert.

De vier laatste rijen verwijzen naar de jaarlijkse overleving van iedere klasse. Deze wordt berekend door de winteroverleving van de vorige klasse te vermenigvuldigen met de zomeroverleving van de huidige klasse.

Via een eigenanalyse kan voor ieder matrixelement een sensitiviteit en elasticiteit berekend worden alsook de asymptotische populatiegroei  $\lambda$ .

Bijlage D1: Gebruikte populatieparameters voor fertiliteit bij de analyse van Vetter et al. (2020) met eigen data.

Parameter	Leeftijds- en gewichtsklasse	Waarde	Bron
Proportie reproducerend	Lichte frislingen	0,1	Vetter et al. (2020)
	Zware frislingen	0,6	Vetter et al. (2020)
	Overloper (voorheen licht of zwaar)	0,9	Bieber & Ruf (2005)
	Adult (voorheen licht of zwaar)	0,95	Bieber & Ruf (2005)
Gemiddeld aantal embryo's	Frisling (licht en zwaar)	4,21	Tabel 3
	Overloper (voorheen licht of zwaar)	5,44	Tabel 3
	Adult (voorheen licht of zwaar)	6,12	Tabel 3
Intra-uterine mortaliteit	Frisling (licht en zwaar)	0,11	Vetter et al. (2020)
	Overloper (voorheen licht of zwaar)	0,18	Vetter et al. (2020)
	Adult (voorheen licht of zwaar)	0,06	Vetter et al. (2020)
Aandeel lichte frislingen	Overloper (voorheen licht)	0,643	Vetter et al. (2020)
	Overloper (voorheen zwaar)	0,738	Vetter et al. (2020)
	Adult (voorheen licht)	0,72	Vetter et al. (2020)
	Adult (voorheen zwaar)	0,261	Vetter et al. (2020)

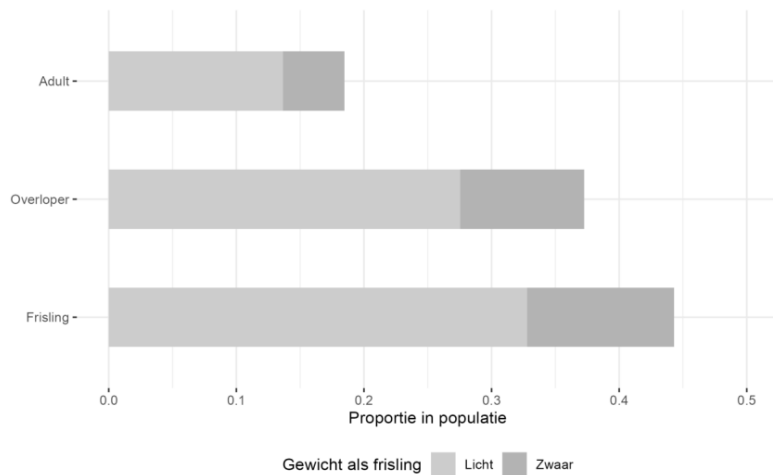
Bijlage D2: Gebruikte populatieparameters voor overleving bij de analyse van Vetter et al. (2020) met eigen data.

Parameter	Leeftijds- en gewichtsklasse	Waarde	Bron
Jaarlijkse overleving	Frisling (licht en zwaar)	0,697	Tabel 9
	Overloper (voorheen licht of zwaar)	0,353	Tabel 9
	Adult (voorheen licht of zwaar)	0,367	Tabel 9
Zomeroverleving	Frisling (licht en zwaar)	0,73	Vetter et al. (2020)
	Overloper (voorheen licht of zwaar)	0,95	Vetter et al. (2020)
	Adult (voorheen licht of zwaar)	0,95	Vetter et al. (2020)
Winteroverleving	Frisling (licht en zwaar)	Jaarlijkse overleving / zomeroverleving	Tabel 9 en Vetter et al. (2020)
	Overloper (voorheen licht of zwaar)	Jaarlijkse overleving / zomeroverleving	Tabel 9 en Vetter et al. (2020)
	Adult (voorheen licht of zwaar)	Jaarlijkse overleving / zomeroverleving	Tabel 9 en Vetter et al. (2020)

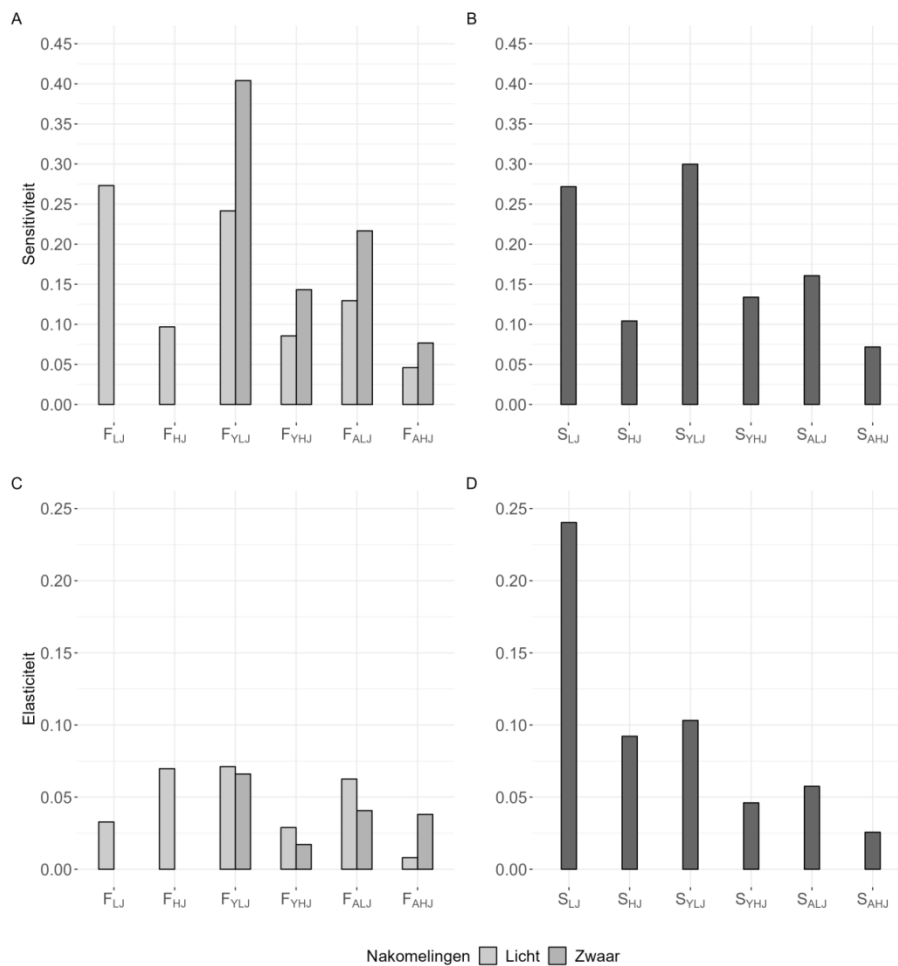
### Resultaten

De populatiematrix opgesteld met de parameters uit Bijlage D1 resulteert in een asymptotische populatiegroei van 1,08. De overleving van de lichte frislingen (LJ) vertoont de hoogste elasticiteit (zie Bijlage D4D), gevolgd door de elasticiteit op de overleving van de overlopers die zelf lichte frislingen waren. Tussen leeftijdscategorieën neemt het belang van de overleving af naarmate de dieren ouder worden, maar binnen een leeftijdscategorie is de elasticiteit van de overleving van de dieren die als frisling licht waren is wel steeds hoger dan die van de dieren die zware frislingen waren.

Bij de fecunditeit zijn het ook opnieuw de lichte frislingen die de doorslag geven (Bijlage D4C); op adulte zeugen die zelf zware frislingen waren na, zijn de elasticiteiten voor het baren van lichte frislingen altijd groter dan die voor zware frislingen.



Bijlage D3: *Stable stage distribution* voor de Vetter analyse.



Bijlage D4: Sensitiviteiten en elasticiteiten per matrixcomponent in de Vetter analyse. De lichte en donkere kolommen bij fertilititeit komen overeen met de fertilititeit naar lichte of zware frislingen (resp. lijn 1 en 2 in de matrix). A) Sensitiviteit op de verschillende fertiliteiten. B) Sensitiviteit op de verschillende overlevingen. C) Elasticiteit op de verschillende fertiliteiten. D) Elasticiteit op de verschillende overlevingen.

## Discussie

Het gebruik van onze eigen parameters in de analyse van Vetter et al. (2020) resulteert in een  $\lambda$  van 1,08. Dit zou wijzen op een stabiele populatie everzwijnen in Vlaanderen. We weten op basis van de afschotstatistieken dat we ongeveer een  $\lambda$  van 1,33 zouden moeten bekomen.

Een mogelijke verklaring hiervoor is dat onze parameters voor fertiliteit (nl. gemiddeld aantal embryo's; zie Tabel 3) en/of overleving (Tabel 9) niet voldoende accuraat zijn. Dit kan zowel aan de kwantiteit als de kwaliteit van de data liggen.

Onze vangst-hervangst dataset (zie 3.1) bedraagt 496 individuen gelabeld over 6 jaar (zie 3.4); de dataset van Licoppe et al. (2014) omvat 752 dieren gelabeld over 6 jaar, die van Gamelon et al. (2012) meer dan 2000 over 25 jaar. Het grootste deel van de everzwijnen dat werd teruggemeld in onze eigen studie wordt ook heel snel teruggemeld. De maximale duur tussen markeren en hervangst in onze dataset bedraagt 2 jaar (zie Tabel 6). Hierdoor zijn de data voor lange-termijn overleving beperkt.

Dit geldt ook voor de fertiliteitsparameters. Zoals eerder aangehaald (zie 2.4) is de manier om de proportie reproducerende zeugen te bepalen te restrictief om een correct beeld te geven van de reële reproductie van de Vlaamse everzwijnen.

Alles samen betekent dit dat, hoewel de analyse van Vetter et al. (2020) uiterst interessant is, ze met de huidige beschikbare data niet toepasbaar is voor het Vlaamse situatie.

