

o+bn

Kennisnetwerk OBN

Herstel van **konijnenpopulaties** in de kustduinen



HERSTEL KONIJNENPOPULATIES IN DE KUSTDUINEN

Jasja J.A. Dekker - Jasja Dekker Dierecologie
J. Marijke Drees – Bureau Drees
Michael P. Moerman - Moerman Eco & Agro
Marijn Nijssen – Stichting Bargerveen
J. Gerard.B. Oostermeijer - Stichting Science4Nature
Lilian Seip - Stichting Science4Nature

met medewerking van:

Lorenzo Capucci & Antonio Lavazza - Istituto Zooprofilattico Sperimentale della Lombardia e Dell'Emilia Romagna, Brescia, Italie



©2022 VBNE, Vereniging van Bos- en Natuurterreineigenaren

Rapport nummer OBN-2017-86-DK
Projectnummer OBN-2017-86-DK
Driebergen, 2022

Deze publicatie is tot stand gekomen met een financiële bijdrage van BIJ12, provincies Noord-Holland, Zuid-Holland en Zeeland en het Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit.

Teksten mogen alleen worden overgenomen met bronvermelding.

*Wijze van citeren: Dekker, J.J.A., J.M. Drees, M.P. Moerman, M.P., M. Nijssen, J.G.B. Oostermeijer en L. Seip, 2022. **HERSTEL KONIJNENPOPULATIES IN DE KUSTDUINEN**. Rapport nummer OBN-2017-86-DK, VBNE, Driebergen.*

Deze uitgave is online gepubliceerd op www.natuurkennis.nl

Samenstelling Jasja J.A. Dekker - Jasja Dekker Dierecologie
J. Marijke Drees – Bureau Drees
Michael P. Moerman - Moerman Eco & Agro
Marijn Nijssen – Stichting Bargerveen
J. Gerard.B. Oostermeijer - Stichting Science4Nature
Lilian Seip - Stichting Science4Nature

Foto voorkant Wild konijn op Schiermonnikoog. Fotograaf: Jasja Dekker

Productie Vereniging van Bos- en Natuurterreineigenaren (VBNE)
Adres: Princenhof Park 7, 3972 NG Driebergen
Telefoon: 0343-745250
E-mail: info@vbne.nl

Voorwoord

Behoud maar zeker ook het herstel van biodiversiteit behoort tot de kerndoelen van de overheid. Om dit doel te realiseren ontwikkelt en verspreidt het Kennisnetwerk Ontwikkeling en Beheer Natuurkwaliteit (OBN) daarvoor toepasbare kennis over herstelmaatregelen voor Natura 2000, de aanpak van stikstof, de leefgebiedenbenadering, de ontwikkeling van nieuwe natuur én het cultuurlandschap.

In het verleden waren konijnen zo talrijk dat ze als een plaag gezien werden. Elk jaar schoten beheerders van natuurgebieden honderden dieren af. Daarom is het wellicht moeilijk voor te stellen dat het konijn nu juist bescherming nodig heeft. Door verschillende infectieziekten zijn de aantallen konijnen de afgelopen decennia dramatisch achteruitgegaan. Op sommige plekken zijn ze zelfs helemaal verdwenen. En dat terwijl ze een belangrijke rol spelen in het open houden van de vegetatie en, helaas voor het konijn, ook als stapelvoedsel voor tal van roofdieren.

In dit onderzoek is gekeken naar de vitaliteit van konijnenpopulaties in het hele Nederlandse kustgebied. Met behulp van de lokale beheerders vingen de onderzoekers konijnen om hun bloed af te kunnen nemen. Het bloed is geanalyseerd op de aanwezigheid van virussen en op genetische variatie. Ook bekeken de onderzoekers konijnenkeutels om uitspraken te kunnen doen over het voedselaanbod. Uit dit alles blijkt dat vooral de virussen de boosdoeners zijn bij de negatieve trend van het aantal konijnen. Toch kunnen beheerders weldegelijk maatregelen treffen om het wat makkelijker te maken voor de konijnen.

Ik wens u veel leesplezier,

Teo Wams
Voorzitter van de OBN Adviescommissie

Inhoud

Samenvatting	9
Summary	12
Dankwoord	15
1. Inleiding	16
1.1 Aanleiding en doel	16
1.2 Opbouw van resistentie tegen myxomatose en RHDV	16
1.3 Sturende factoren in de populatiedynamiek van konijnen	19
1.3.1 Voedselkwantiteit en -kwaliteit	20
1.3.2 Habitatstructuur en predatie(risico)	22
1.3.3 Genetische gezondheid	22
1.4 Kennisvragen en aanpak van dit project	23
2. Werkwijze	25
2.1 Startworkshop	25
2.2 Analyse trends konijnenpopulaties	26
2.3 Keuze voor onderzoeksgebieden	26
2.4 Vangen en bemonsteren van konijnenpopulaties	27
2.5 Bepaling antilichamen	27
2.6 Genetische diversiteit	28
2.6.1 DNA-extractie	29
2.6.2 Moleculaire merkers	29
2.6.3 Genetische analyse	29
Box: Populatiegenetica	31
2.7 Beschrijving geschiktheid habitat	33
2.8 Aanbod, beschikbaarheid en kwaliteit van voedsel	34
2.9 Analyse uitzettings- en bijzettingsprojecten	34
2.10 Synthese	35
3. Resultaten	36
3.1 Analyse trends konijnenpopulaties & dichtheden	36
3.2 Vangsten en recente ontwikkeling in aantallen	38
3.3 Aanwezige antilichamen	41
3.4 Genetische diversiteit	43
3.4.1 Genetische diversiteit en kans op inteelt	43
3.4.2 Genenuitwisseling tussen populaties en deelpopulaties	45
3.4.3 Isolatie door afstand	47
3.4.4 Clustering	48
3.4.5 Verband tussen genetische diversiteit, inteelt en vitaliteit	50
3.4.6 Verband tussen genetische diversiteit, inteelt en virus-antistoffen	51

3.5	Vegetatiekwaliteit	52
3.5.1	Absolute en relatieve beschikbaarheid elementen	52
3.5.2	Stikstof en C:N-ratio	52
3.5.3	Elementen	55
3.6	Habitatkwaliteit	60
3.6.1	Literatuuronderzoek	60
3.6.2	Meetresultaten	68
4.	Analyse bijzettingen	72
4.1	Nederland: de succesvolle introductie in de 13e eeuw	72
4.2	Frankrijk, Portugal en Spanje	73
4.2.1	Problemen in relatie tot het vangen, hanteren en transport	73
4.2.2	Sterfte bij vangen en transport	74
4.2.3	Sociaal gedrag bij bijzetten	74
4.2.4	Problemen in relatie tot de verandering van de omgeving	74
4.2.5	Bescherming voor een langere periode	75
4.2.6	Verbeteren van de habitat	75
4.2.7	Quarantaine en vaccinatie	75
4.2.8	Kunstburchten en aantallen uit te zetten konijnen	75
4.2.9	Het gebied van herkomst	76
4.2.10	De huidige praktijk	77
4.3	Projecten in Nederland	77
4.3.1	Zwanenwater 2006	77
4.3.2	Forteiland 2006-2007	78
4.3.3	Forteiland 2015-2016	78
4.3.4	De Hoge Veluwe	78
4.3.5	Voorne	78
5.	Analyse overige herstelmaatregelen	80
5.1	Vaccinatie	80
5.2	Aanbieden dekking	80
6.	Discussie	82
6.1	Aantal onderzoekslocaties en steekproefgrootte	82
6.2	Cameravallen	82
6.3	RHDV & myxomatosis	82
6.4	Genetische diversiteit en inteelt	82
6.4.1	Connectiviteit	83
6.4.2	Correlaties tussen genetische diversiteit, vitaliteit en virusresistentie	84
6.5	Voedselkwaliteit	85
6.6	Bijzettingen	86
7.	Conclusies en advies	87
7.1	Algemene conclusies	87
7.2	Beantwoording onderzoeksvragen	87
7.3	Beheermaatregelen	90
7.3.1	Verbeteren habitatkwaliteit	90
7.3.2	Verbinden populaties	90
7.3.3	Bijzettingen en herintroducties	90

7.4	Nader onderzoek	91
7.4.1	Experimenteren met beheermaatregelen	91
7.4.2	Lokaal herhalen van onderzoek bij herstellende populaties	91
7.4.3	Verdieping voedselkwaliteitsonderzoek	91
7.4.4	Populaties in binnenland en bij overlastsituaties	92
7.4.5	Demografie	92
8.	Literatuur	93
	Bijlage 1. Genetische differentiatie	103
	Bijlage 2. Beschrijving habitats	104
	Bijlage 3. Uitwenren	106

Samenvatting

Konijnen dragen met hun graas- en graafgedrag op een natuurlijke wijze bij aan het in stand houden van Grijze Duinen (prioritair habitatype H2130). Na afname door myxomatose in de jaren 1950 zorgde in de jaren 1990 een nieuwe virusziekte, Rabbit Haemorrhagic Disease, voor een nieuwe afname. Ook myxomatose lijkt weer tot veel sterfte te leiden. De konijnenpopulaties in de kustduinen blijken zich, 30 jaar na eerste waarnemingen van RHD in kustduinen nog steeds niet goed te herstellen (Drees et al., 2009; Van Strien, 2016; Dijkstra et al., 2020). Vanwege het belang voor de Grijze Duinen willen beheerders van kustduinen graag maatregelen uitvoeren om konijnenpopulaties sneller te laten herstellen en weerbaarder te maken tegen nieuwe uitbraken. Het doel van dit project is om te bepalen wat beheerders kunnen doen om konijnenpopulaties in de duinen te versterken (beheer, bijplaatsing), zodat het konijn weer een belangrijke bijdrage kan leveren aan de instandhouding en het herstel van het habitatype Grijze Duinen. Om dat effectief te doen is het nodig te begrijpen waarom herstel uitblijft.

Om dat te weten te komen moeten de volgende twee vragen beantwoord worden. In het rapport worden deze verder uitgewerkt in een aantal deelvragen.

- Welke rol spelen virussen, genetische diversiteit, habitatkwaliteit, beheer en predatiedruk in de (meta)populaties van konijnen?
- Hoe kunnen beheerders op bovengenoemde factoren inspelen om konijnenpopulaties (in het algemeen, en specifiek in Natura2000 gebieden) zich te laten herstellen en weerbaarder te maken tegen nieuwe virusinfecties?

Bij die laatste vraag wordt specifiek ingegaan op bijzettingen van wilde konijnen als beheermaatregel.

Het aantal mogelijk verklarende factoren dat in dit project moet worden meegenomen en het enorme projectgebied (de gehele kustduinen van Nederland, en zeker de Natura 2000 gebieden hierin) waarvoor een uitspraak moet worden gedaan waren veel te omvangrijk om binnen twee jaar uitputtend te onderzoeken. In de onderzoeksstrategie is daarom gekozen om gedurende het project voor een aantal kernfactoren in te zoomen op 25 populaties met verschillende patronen in populatiedynamiek, waarin in de winters van 2018/2019 en 2019/2020 wilde konijnen gevangen zijn. Van deze konijnen is de conditie bepaald en bloed afgenomen. Met dit bloed is een bepaling gedaan van de mate van besmetting en resistentie tegen RHDV en RHDV-2 en is een gedetailleerde analyse van de genetische diversiteit gemaakt. Van de bemonsterde locaties is ook de habitatkwaliteit beschreven en de kwaliteit van het voedsel bepaald. Daarnaast is er van zowel de habitatkwaliteitseisen als van de verplaatsingen in Nederland en het buitenland een uitgebreide analyse gemaakt.

Er zijn bloedmonsters van konijnen verkregen uit 23 deelgebieden aan de Nederlandse kust. De stand bleek echter in veel gebieden laag, en in de meeste gebieden kon met moeite aan een goede steekproef worden gekomen. Naast deze gebieden hebben we in 5 gebieden gepoogd dieren te vangen, maar daar lukte dit niet. Op deze locaties was de populatie ingestort, of waren de dieren teruggedrongen tot holen op locaties die niet te fretteren zijn, zoals holen aan de voet van hoge duinen of onder dichte duindoorns. Uit Rees, Duitsland, werden door jagers monsters van 6 dieren aangeleverd. Die dienen als referentiepopulatie voor het genetische en virale onderzoek.

VIRUSSEN

Geen van de bemonsterde konijnenpopulaties is vrij van contact met rabbit haemorrhagic disease. Bij vrijwel alle populaties ging het daarbij om RHDV-2. Er zijn vier populaties waar RHDV-2 persistent aanwezig is, seropositiviteit ook, en de dichtheden relatief hoog zijn, wat wijst op resistentie: op Ameland, de Bleek, de Banken en de noordelijke Maasvlakte.

GENETICA

De genetische diversiteitsstatistiek over alle populatiesteekproeven samen laat zien dat er gemiddeld geen sprake is van inteelt. Dat blijkt ook uit de waargenomen heterozygotie.

Zoals verwacht is de genetische differentiatie tussen populaties in de deelgebieden (subpopulaties) aanzienlijk lager dan die tussen populaties. Door de geïsoleerde ligging van de eilandpopulaties is hun genetische differentiatie hoger. Die differentiatie is van dezelfde orde van grootte als die van de (als buitengroep in de analyse opgenomen) Duitse populatie met alle Nederlandse. De genetische differentiatie tussen de duingebieden op het vasteland is duidelijk hoger dan die tussen deelpopulaties binnen de grotere gebieden. De populaties van Texel-Noord en Texel-Zuid verschillen even sterk van elkaar als vastelandspopulaties. Ook uit een statistische analyse blijkt dat er significante variatie is tussen populaties binnen de eilanden en de vastelandsduinen en tussen de populaties op de eilanden en in de vastelandsduinen. Deze resultaten wijzen erop dat er weinig genenuitwisseling plaatsvindt tussen de konijnenpopulaties in de verschillende duingebieden.

Bij de onderzochte konijnenpopulaties is er een statistisch significant isolatie-door-afstand verband. Gemiddeld neemt dus – zoals verwacht – de genetische differentiatie tussen populaties toe als hun onderlinge geografische afstand groter is. Geografische afstand verklaart echter slechts 12% van de variantie, wat wil zeggen dat het verband relatief zwak is. Dit is samen met de genetische differentiatie een aanwijzing voor beperkte genenuitwisseling tussen de populaties.

VOEDSEL

Voor voedselkwaliteit is gekeken naar de gehalten koolstof (C), stikstof (N) in het voedsel, en de ratio daartussen. Op locaties met een vrij hoge dichtheid aan konijnen blijkt het gewichtspercentage van zowel N als C in konijnenkeutels lager te zijn dan op locaties met een matige tot lage dichtheid aan konijnen. De C:N-ratio kent een minder eenduidig beeld: deze is relatief hoog in gebieden met een hoge dichtheid van konijnen, maar juist op de beste referentielocaties is het C-gehalte zo laag dat de C:N-ratio gemiddeld vrij laag is. Daarnaast is gekeken naar de aanwezigheid van voor konijnen belangrijke elementen. De meeste variatie tussen de onderzoekslocaties wordt verklaard door de elementen Ca, P en K, waarbij de laatste twee elementen sterk gecorreleerd zijn. De overige onderzochte elementen verklaren slechts een klein deel van de variatie. Op basis van de ligging van locaties met een hoge, matige of lage dichtheid aan konijnen in de figuur, moet worden vastgesteld dat er geen eenduidige relatie is tussen de onderlinge verhouding van een van de geanalyseerde elementen en de dichtheid van konijnen.

Eén variabele van voedselkwaliteit is die de verschillen in dichtheden van populaties goed kan verklaren. Daarom is ook gekeken naar zowel de metingen van de C:N-ratio's als naar de ratio's van elementen P, Ca, K en Fe ten opzichte van N. Bij de beoordeling wordt er van uitgegaan dat een lage C:N-ratio gunstig is (eiwitrijk voedsel) en dat lage N:elementen-ratio's gunstig zijn (hoge beschikbaarheid van deze elementen ten opzichte van N). Het valt op dat alle metingen aan keutels van referentielocaties met hoge dichtheden (op de golfbaan bij Noordwijk en alle locaties op de Maasvlakte) voor alle variabelen beter dan gemiddeld tot zeer goed scoren. Omgekeerd scoren 10 van de 15 locaties met een lage tot matige dichtheid aan konijnen op maximaal twee van de vijf variabelen beter dan gemiddeld.

HABITATKWALITEIT

Hierbij is eerst literatuuronderzoek gedaan naar habitateisen. Aantallen holen verschillen sterk tussen gebieden, met dichtheden hollen van 0 tot 1,26 per 100 m². Er is een voorkeur voor duindoornstruwelen, waar die aanwezig zijn. Er zijn in eerder onderzoek geen hollen aangetroffen onder meidoorns. Opmerkelijk is dat bij alle karteringen, zowel in de onderzoeken voor als na het optreden van RHDV, onbewoonde hollen worden gevonden.

Vervolgens is op de bemonsteringslocaties de samenstelling van vegetatiestructuur, het oppervlakte geschikt habitat, mate van overstuiving en de complexiteit van burchten gemeten. De locaties met hoge, matige en lage dichtheden ten tijde van bemonstering geven geen duidelijke gescheiden groepen op gebied van deze variabelen. Ook is er geen significant verschil tussen het oppervlakte geschikt foerageergebied, complexiteit van burchten of mate van overstuiving tussen bemonsteringslocaties met hoge, matige en lage dichtheden.

Opvallend is dat sommige locaties, die op het oog en volgens de metingen perfect habitat zouden moeten vormen, toch vrijwel ontvolkt zijn.

CONCLUSIES ONDERZOEK

Hoewel vanuit de literatuur en metingen van voedselkwaliteit naar voren komt dat de onderzochte gebieden verschillen in kwaliteit voor konijnen, en de genetische diversiteit nog niet heeft geleden onder de lage dichtheden konijnen, laten de populaties ook in gebieden die qua habitat- en voedselkwaliteit in orde zouden moeten zijn, nog geen duidelijk herstel zien. RHDV-2 is in alle populaties aanwezig, en lijkt bepalend voor de dichtheid. Positief is dat de lage dichtheden en isolatie tussen populaties niet hebben geleid tot inteelt of afname van genetische diversiteit.

BEHEERMAATREGELEN

Infectieziekten zijn nog steeds de primaire sturende factor. Dat maakt het lastig om aanbevelingen voor herstelmaatregelen te geven, laat staan maatregelen die specifiek gelden voor de verschillende Natura-2000 gebieden die in de kustduinen liggen. De maatregelen die volgen zijn voornamelijk gebaseerd op het literatuuronderzoek en niet op een duidelijk in voorliggend onderzoek gemeten dichtheid van de populatie bij bepaalde vegetatie- of habitatkwaliteit. Ze moeten worden gezien als 'geen spijt' (*no regret*) maatregelen, die de konijnen helpen en ook overige natuurwaarden verhogen.

- habitatbeheer

Als er weinig dekking of burchten (over) zijn, kan men de vestigingskans bij uitbreidende populaties verhogen door het aanbieden van takkenbossen in de buurt van bestaande burchten of het aanleggen van meer of minder complexe kunstburchten.

Maaien of chopperen kan worden gecombineerd met het verwijderen van verspreid staand struweel, om een open landschap te bereiken. Een optimaal konijnenhabitat is een geschikte (korte, grazige, kruidenrijke) vegetatie in combinatie met goede dekking (dicht struweel).

- verbinden populaties

De genetische analyse laat zien dat de connectiviteit in het duinecosysteem voor het konijn onvoldoende is om genetische diversiteit op lange termijn te handhaven. Dit is ook in het veld te zien: in veel gebieden die bij het onderzoek bezocht werden, waren er clusters van burchten/dieren te zien met daartussen grote delen die 'konijnenvrij zijn'. De connectiviteit kan verhoogd worden door tussen zulke clusters dekking of kunstburchten aan te bieden. De genetische diversiteit zou ook geholpen kunnen worden door tussen naburige populaties enkele dieren uit te wisselen (te vangen en uit te zetten).

- bijzettingen

Op basis van het onderzoek wordt afgeraden om bijzettingen uit te voeren als er nog konijnen aanwezig zijn. In dat geval is het behouden en laten toenemen nog aanwezige dieren door middel van de hierboven genoemde maatregelen effectiever.

Waar de konijnen geheel verdwenen zijn kan herintroductie ervoor zorgen dat holen en habitat geschikt blijven tot een periode waarin RHDV-2 minder virulent is en populaties zich gaan herstellen. De optimale werkwijze bij uitzettingen en herintroducties is in meer detail uitgewerkt in een apart 'Werkprotocol konijnen uitzetten'.

Kennislacunes

Er zijn nog enkele belangrijke kennislacunes ten aanzien van de ecologie en beheer van konijnen. Die zijn op de volgende wijzen te vullen:

- Publiceren resultaten beheermaatregelen. Er wordt door beheerders geëxperimenteerd met beheeringrepen, maar de resultaten worden vaak niet gedeeld.

- (lokaal) Herhalen voorliggende onderzoek. Door te blijven monitoren en vooral bij lokaal herstel direct dezelfde metingen te doen als in dit onderzoek. Hierdoor wordt inzicht verkregen in welke factoren in die herstellende populatie anders zijn.

- Verdieping onderzoek aan voedselkwaliteit. De opvallende patronen met betrekking tot voedselkwaliteit geven aanleiding voor een meer diepgravend onderzoek waarbij ook aan de vegetatiekwaliteit zelf en de conditie van konijnen wordt gemeten.

- Onderzoek aan populaties in binnenland en bij overlastsituaties. Lokaal zijn er in buiten het duingebied nog populaties te vinden die hoge aantallen bereiken. Het gaat dan om populaties op bijvoorbeeld braakliggende terreinen, volkstuin, of industriegebied. Dergelijke situaties op dezelfde wijze onderzoeken als in deze studie is gebeurd, zal meer inzicht geven in de factoren die dichtheden konijnen bepalen. Als die dichtheden hoger zijn dan in de duinen, wat is dan hiervan de oorzaak?

- Demografisch onderzoek. Dankzij de monitoring op transecten in voorjaar en najaar in het kader van het NEM krijgen we een goed beeld van de dynamiek van populaties in het grootste deel van de Nederlandse kustduinen. Door dieren te merken en op vaste intervallen terug te vangen of te observeren kunnen ook geboortecijfers en overlevingspercentages worden bepaald.

Summary

Wild rabbits naturally contribute to the conservation of gray dunes (priority habitat type H2130) by digging and foraging. After decimation caused by myxomatosis in the 1950s and subsequent recovery, a new viral disease, Rabbit Haemorrhagic Disease, caused another decline in the 1990s. Rabbit populations in coastal dunes are still not recovering, 30 years after first observations of RHD in coastal dunes (Drees et al., 2009; Van Strien, 2016; Dijkstra et al., 2020). Myxomatosis also appears to be causing high mortality again.

Because of its importance for grey dunes, managers of coastal dunes would like to implement measures to accelerate recovery of rabbit populations and make them more resilient to new outbreaks. The goal of this project is to determine what managers can do to strengthen rabbit populations in the dunes (management, supplementation) so that the rabbit can once again make a significant contribution to the conservation and restoration of the grey dune habitat type. To do that effectively, it is necessary to understand why recovery is not occurring.

To gain this knowledge, the following two questions need to be answered. In the report, these are further elaborated in a number of sub-questions.

- What role do viruses, genetic diversity, habitat quality, management and predation pressure play in the (meta)populations of rabbits?
- How can managers respond to these factors in order to allow rabbit populations (in general, and specifically in Natura 2000 areas) to recover and become more resilient to new virus infections?

The latter question specifically addresses the translocation of wild rabbits as a management measure.

The number of possible explanatory factors to be taken into account in this project and the size of the study area (the entire coastal dunes of the Netherlands, and certainly the Natura 2000 areas therein) were far too large to be investigated exhaustively within two years. Therefore, the research strategy was to focus on 25 populations with different patterns of population dynamics. In these 25 areas, wild rabbits were caught in the winters of 2018/2019 and 2019/2020. The condition of these rabbits was determined and blood was collected. With these samples, the degree of infection and resistance to RHDV and RHDV-2 was determined and a detailed analysis of the genetic diversity was made. The habitat quality of the sampled sites was described and the food quality was measured. In addition, a detailed desktop study of both habitat quality requirements and translocation project in the Netherlands and abroad has been made.

Blood samples of rabbits were obtained from 23 study sites on the Dutch coast. However, numbers were still very low and at many sites it was difficult to obtain large sample sizes. In addition to these areas, we attempted to capture animals at 5 additional sites, but were unsuccessful there. At these locations, the population had collapsed, or the animals had been reduced to burrows in locations that are impossible to ferret out, such as burrows at the base of high dunes or under dense buckthorn. From Rees, Germany, samples of 6 animals were provided by hunters. These served as a reference population for the genetic and virology studies.

VIROLOGY

None of the sampled rabbit populations is free from contact with rabbit haemorrhagic disease. Almost all populations involved RHDV-2. There are four populations where RHDV-2 is persistently present, seropositivity also, and densities are relatively high, indicating resistance: on Ameland, the Bleek, the Banken and the Noordelijke Maasvlakte.

GENETICS

The genetic diversity statistic across all population samples combined shows that on average there is no inbreeding. This is also evident from the observed heterozygosity.

As expected, the genetic differentiation between populations in the subareas (subpopulations) is significantly lower than that between populations. Due to the isolated location of the island populations, their genetic differentiation is higher. This differentiation is of the same order of magnitude as that of the German population (included in the analysis as an outer group) with all the Dutch. The genetic differentiation between dune areas on the mainland is clearly higher than that between subpopulations within the larger areas. The populations of Texel-North and Texel-South differ from each other as much as mainland populations. Statistical analysis also shows significant variation in populations within islands and mainland dunes and between populations on islands and in mainland dunes. These results indicate that little genetic exchange occurs between rabbit populations in the different dune areas.

There is a statistically significant isolation-by-distance relationship among the studied rabbit populations. Thus, on average - as expected - genetic differentiation between populations increases when their mutual geographical distance is greater. However, geographic distance explains only 12% of the variance, meaning that the relationship is relatively weak. The isolation-by-distance together with genetic differentiation, is an indication of limited gene exchange between populations.

FOOD QUALITY

For food quality, we looked at the levels of carbon (C), nitrogen (N) in the food, and the ratio between them. At sites with fairly high density of rabbits, the weight percentage of both N and C in rabbit droppings was found to be lower than at sites with moderate to low density of rabbits. The C:N ratio has a less unambiguous picture: it is relatively high in areas with a high density of rabbits, but at the best reference sites the C content is so low that the C:N ratio is on average quite low.

In addition, the presence of elements that are important for rabbits was examined. Most of the variation between the research locations is explained by the elements Ca, P and K, whereby the last two elements are strongly correlated. The other elements studied explained only a small part of the variation. Based on clustering of the sites by element composition of the samples, it should be noted that there is no unambiguous relationship between the interrelationship of any of the elements analyzed and the density of rabbits (expressed as high, moderate or low density). Measurements of both C:N ratios and ratios of elements P, Ca, K and Fe to N were also analysed. The assessment assumes that low C:N ratios are favorable (protein-rich food) and that low N:element ratios are favorable (high availability of these elements relative to N). It is noteworthy that all measurements of keys from reference sites with high densities (at the golf course near Noordwijk and all sites at the Maasvlakte) score better than average to very good for all variables. Conversely, 10 of the 15 sites with low to moderate densities of rabbits score better than average on at most two of the five variables.

HABITAT QUALITY

We first conducted a literature review of habitat requirements. Numbers of burrows differed greatly between sites, with densities of burrows ranging from 0 to 1.26 per 100 m². No burrows were found under sea hawthorns in previous research, but we now found a preference for burrowing under sea buckthorn *Hippophae rhamnoides* thickets, where they are present. It is noteworthy that unoccupied burrows are found in all studies, both in the surveys before and after the occurrence of RHDV.

Subsequently, at the sampling sites, the composition of vegetation structure, area of suitable habitat, degree of bare sand, and complexity of burrows were measured. The sites with high, moderate and low densities at the time of sampling were not identifiable when clustered by these variables. Also, there was no significant difference between the area of suitable foraging habitat, complexity of burrows or degree of over-shifting between sampling sites with high, moderate and low densities.

It is noteworthy that some sites, which according to the measurements and our expertise should constitute perfect habitat, were nevertheless almost depopulated.

CONCLUSIONS OF THE STUDY

Although literature and food quality measurements indicate that the areas studied differ in quality for rabbits, and the genetic diversity has not yet suffered from the low densities of rabbits, the populations do not yet show a clear recovery, even in areas that should be in good shape in terms of habitat and food quality. RHDV-2 is present in all populations, and appears to be a determinant

of density. On a positive note, the low densities and isolation between populations have not resulted in inbreeding or reduction of genetic diversity.

MANAGEMENT MEASURES

The primary controlling factor on populations of wild rabbits in the coastal dunes continues to be RHDV. Populations were at low densities and relations between the variables measured were only indicative at the most. makes it difficult to provide recommendations for recovery measures, let alone measures specific to the various Natura-2000 sites of the coastal dunes. The measures that are given below are mainly based on the literature review and not on clear relations between the rabbit density at certain vegetation quality or habitat quality in the present study. They should be seen as 'no regret' measures that may help conserve the wild rabbit habitat and may help restore populations.

- habitat management

If there is little cover or burrows (left), one can increase establishment chances in expanding populations by offering brush piles near existing burrows or constructing more or less complex artificial burrows.

Mowing or chopping can be combined with the removal of dense shrubs to achieve an open landscape. An optimal rabbit habitat is a suitable (short, grassy, herbaceous) vegetation combined with good cover provides (clusters of dense shrubs).

- connecting populations.

The genetic analysis shows that connectivity in the dune ecosystem for the rabbit is insufficient to maintain genetic diversity in the long term. This can also be seen in the field: in many areas visited in the study, clusters of burrows/animals could be seen with large 'rabbit-free' areas in between. Connectivity could be increased by providing cover or artificial burrows between such clusters. Genetic diversity could also be helped by exchanging (trapping and releasing) some animals between neighboring populations.

- translocations

Based on the research, it is not recommended to carry out translocations when rabbits are still present. In those cases, it is more effective to maintain and increase the number of animals by means of the measures suggested above.

Where rabbits have completely disappeared, reintroduction can ensure that burrows and habitat remain suitable until a period when RHDV-2 is less virulent and populations begin to recover. A separate 'Working protocol for the release of rabbits' provides more detailed information on the best way to proceed with releases and reintroductions.

KNOWLEDGE GAPS

There are still some important knowledge gaps with regard to the ecology and management of rabbits. These can be filled in the following ways:

- Publish results of management measures. Managers are experimenting with management interventions, but the results are often not shared.

- (locally) repeat the current study. By continuing to monitor and especially in the case of local recovery immediately take the same measurements as in this study (insight is gained into what factors in that recovering population are different.

- more detailed food quality analysis. The patterns in food quality differences give cause for a more in-depth study in which also the vegetation itself and the condition of rabbits are measured.

- research on inland populations. Locally, populations can still be found outside of the dune area that reach high numbers. It would give more insight into the factors that determine densities of rabbits to investigate them. If those densities are higher than in the dunes, what is the cause of this?

- demographic research. Thanks to monitoring on transects in spring and autumn as part of the NEM, we have a good picture of the dynamics of populations in most of the Dutch coastal dune area. However, it is unclear if the lack of recovery is caused by low adult survival, fewer or smaller litters and/or litter mortality. By tagging animals and recapturing or observing them at fixed intervals, birth and survival rates can also be determined.

Dankwoord

We willen een aantal mensen bedanken voor hun hulp bij het tot stand komen van het onderzoek.

De terreinbeheerders voor toegang tot terreinen en hulp in het veld, of verzamelen van monsters: Arjan Verbiest (It Fryske Gea), Robert Pater (SBB), Carl Zuhorn, Bertwin Bergman, Jan Meijer (Staatsbosbeheer), Erik van der Spek (Staatsbosbeheer), Tim Zutt (Landschap Noord-Holland), Jitske Esselaar, (Natuurmonumenten), Myrthe Fonck, Veronique van Meurs, Dave Nanne, Serena van Olij, Dick Groenendijk, Ko van der Bijl, Imreël van der Sloot & Cindy Schippers (PWN), Mark van Til (Waternet), Marijke van Rhijn & Andre Hendriks (Noordwijkse Golfclub), Hans Lucas & Jan Twigt (Dunea), Jan Putters (Havenbedrijf Rotterdam), Mark Benders (Staro BV), Niels de Zwarte (Bureau Stadsnatuur Rotterdam), de mensen van de Kennemer Golfclub, Mathijs Broere (Natuurmonumenten) en Jan Alewijn Dijkhuizen (Stichting Het Zuid-Hollands Landschap).

Lorenzo Capucci & Antonio Lavazza (Istituto Zooprofilattico Sperimentale della Lombardia e Dell'Emilia Romagna, Brescia, Italië) analyseerden de bloedmonsters op antilichamen tegen RHDV-1 en RHDV-2.

Paul Moerman was onmisbaar bij het bemachtigen van de bemonsterde konijnen. Voor hun hulp bij het labwerk willen we Peter Kuperus (UvA), Julian Brouwer, Guus Jenniskens & Marten Geertsema (Stichting Bargerveen) bedanken.

De begeleidingscommissie van OBN voor dit project: Chris Bakker, Chris van Turnhout, Wouter van Steenis, Maurice La Haye, Kees Mostert en Dick Groenendijk, voor advies en begeleiding bij keuzes bij het veldwerk en bij de uitwerking van de resultaten.

Het deskundigenteam Duin en Kust en Expertisegroep Fauna van het OBN gaven lopende het onderzoek nuttige adviezen en suggesties.

En tot slot danken we Wim Wiersinga, Neeltje Huizenga, Sofia Opfer en Wanne Roetemeijer van de Vereniging Voor Bos- en Natuureigenaren voor de prettige samenwerking bij het uitvoeren van dit project.

1. Inleiding

1.1 Aanleiding en doel

Konijnen dragen met hun graas- en graafgedrag op een natuurlijke wijze bij aan het in stand houden van grijze duinen (prioritair habitatype H2130). Ze gaan vergrassing en verstruweling tegen en zorgen voor kleinschalige dynamiek (Aggenbach et al., 2018), waardoor de vegetatiesuccessie plaatselijk wordt teruggezet en er door verstuiving vers zand aan de oppervlakte komt. Herstel van gezonde konijnenpopulaties wordt dan ook als essentiële bijdrage gezien voor het herstel en behoud van grijze duinen.

De belangrijkste oorzaak voor afname van konijnen zijn de virusziekten myxomatose (in Nederland sinds 1953) en RHDV (*Rabbit Haemorrhagic Disease Virus*). Van RHDV zijn twee varianten bekend. RHDV-1 is sinds 1990 in Nederland. Populaties lieten in de jaren 2007-2012 herstel zien (Van Strien et al., 2012) maar RHDV-2, in 2015 vastgesteld in Nederland, zorgde dat de populaties in de kustduinen weer instortte. Zowel myxomatose als beide varianten van RHDV zijn nog actief aanwezig in de Nederlandse konijnenpopulaties, en in veel terreinen is jaren na de eerste uitbraken nog geen herstel van de konijnenpopulatie opgetreden (Drees et al., 2009; Van Strien, 2016; Dijkstra et al., 2020).

Vanwege het belang voor de grijze duinen willen beheerders van kustduinen graag maatregelen uitvoeren om konijnenpopulaties sneller te laten herstellen en weerbaarder te maken tegen nieuwe uitbraken. Gedacht wordt aan het maaien of snoeien, het begrazen met vee, het stimuleren van dynamiek, het minder geschikt maken van het landschap voor predatoren of het bijplaatsen van gezonde konijnen in een verzwakte populatie. Het is echter onbekend welke factoren bepalen in welke mate populaties vatbaar zijn voor nieuwe uitbraken van deze ziektes en of er na besmetting (snel) herstel optreedt. Er zijn dan ook nog geen handvatten voor duinbeheerders om beheermaatregelen uit te voeren die konijnenpopulaties kunnen versterken.

Het doel van dit project is om kennis te ontwikkelen over de invloed van door beheerders beïnvloedbare factoren op het uitbreken van virusziekten en de ontwikkeling van resistentie hiertegen, en de herstelsnelheid van konijnenpopulaties na een uitbraak. Deze factoren betreffen enerzijds habitatkwaliteit (hoeveelheid, kwaliteit en bereikbaarheid van voedsel, schuilmogelijkheden en aanwezigheid predatoren) en anderzijds de versnippering van geschikt leefgebied en de daarmee samenhangende populatieomvang en genetische diversiteit van populaties.

1.2 Opbouw van resistentie tegen myxomatose en RHDV

De verschillen in populatietrends tussen het Waddendistrict (niet of nauwelijks herstel), het Renodunaal district (soms herstel) en antropogene leefgebieden als vakantieparken en sportvelden (relatief gezonde populaties) doen vermoeden dat de kwaliteit van de habitat een sterke invloed heeft op de mate van resistentie tegen RHDV en wellicht ook myxomatose. Om te begrijpen hoe habitatkwaliteit de mate van resistentie tegen virusziekten kan beïnvloeden, is het nodig om te begrijpen hoe resistentie kan worden opgebouwd in een populatie.

In de praktijk blijkt dat konijnenziekten myxomatose en de twee varianten van RHDV vroeg of laat elke populatie kunnen bereiken, en dat het sterftecijfer na een eerste besmetting vaak hoog is. De vraag is daarom niet óf konijnenpopulaties besmet raken, maar hoe snel er na besmetting resistentie kan worden opgebouwd tegen de ziektes. Resistentie tegen myxomatose en RHDV moet elke generatie opnieuw worden opgebouwd. Myxomatose werd in Europa geïntroduceerd in 1952 en veroorzaakte een epidemie met een sterfte van boven de 90 % onder wilde konijnen. Het virus wordt overgedragen door bijtende insecten. Uit onderzoek in het Verenigd Koninkrijk weten we dat het virus geleidelijk is geëvolueerd tot een zwakkere vorm, waarbij de konijnen langer met de ziekte doorlopen, en het relatief vaker overleven. Daarnaast verwierven de konijnen resistentie, doordat de vrouwtjes die het overleefden hun jongen enige immuniteit meegaven. Als deze jongen weer in aanraking kwamen met de ziekte was de overleving veel hoger en bleken deze dieren immuun. Deze verworven resistentie gaan verloren als populaties meerdere jaren niet in aanraking komen met het myxoma virus (Elsworth et al., 2014).

In 1990 begon in Nederland een epidemie van RHD, veroorzaakt door het Rabbit Haemorrhagic Disease Virus. RHD is zeer besmettelijk. Keutels in het veld zijn besmettelijk, en het virus kan tot drie maanden overleven in karkassen van dode konijnen. Besmetting kan ook optreden via kleding van mensen, of kistjes waarin konijnen worden vervoerd (Abrantes et al., 2012), en via sommige andere zoogdieren die niet ziek worden maar wel seropositief voor het virus (Henning et al., 2006b; Merchan et al., 2011). In Spanje is dat vastgesteld bij *Apodemus sylvaticus* en *Mus spretus*. Zo blijft het virus in het milieu, ook als er geen of weinig konijnen zijn. Mede vanwege de overdracht via karkassen nam de virulentie van RHD in Australië toe (Elsworth et al., 2014), en dit compenseerde het effect van toenemende genetische weerstand. Daardoor komt er geen hogere overleving van de konijnen.

Geheimzinnige sterfte konijnen nog niet voorbij

HAARLEM (GPD) - De geheimzinnige sterfte onder de konijnen in het duingebied breidt zich nog steeds uit, zonder dat duidelijk is, waar de dieren aan dood gaan. Het Centraal Diergeneeskundig Instituut (CDI) in Lelystad denkt, dat het om een virusziekte gaat. Het is het instituut nog niet gelukt, het virus te kweken en te identificeren om er zo achter te komen, wat voor virusziekte het is.

De massale sterfte, die begin dit jaar ontdekt werd in het duingebied tussen Den Haag en Noordwijk, is inmiddels ook geconstateerd in de Amsterdamse Waterleidingduinen, de Kennemerduinen, Duin- en Kruidberg en de duingebieden ten noorden van het Noordzeekanaal.

Volgens dr. J.E. van Dijk van het CDI in Lelystad doet het ziektebeeld van de konijnen sterk denken aan de virusziekte VHS (Viral Haemorrhagic Syndrome). Deze ziekte is voor het eerst beschreven in China en werd later ook in Oost- en Zuid-Europa gesignaleerd.

Figuur 1.1. De eerste berichten over RHD in Nederland duiken in het voorjaar van 1990 op, zoals in dit stuk in de Leeuwarder Courant van 14 april 1990.

Figure 1.1. The first news about RHD in the Netherlands occurs in the spring of 1990, as in this article in the Leeuwarder Courant of 14 april 1990.

In 2010 is in Frankrijk een nieuwe variant ontdekt, RHDV-2 genoemd. Deze is inmiddels in Europa en Australië de dominante variant geworden (Le Gall-Reculé et al., 2013; Peacock et al., 2017). Konijnen die immuniteit tegen RHDV-1 hadden verworven, zijn niet altijd immuun voor RHDV-2. Ook jonge konijnen zijn vatbaar. Deze variant kent een sterker variabele mortaliteit dan RHDV. Sinds 2015 komt RHDV-2 in Nederland (IJzer et al., 2016). In allerlei duingebieden werden weer dode konijnen gevonden.

Voor de populatie is dus vooral de verworven immuniteit van belang. Adulte konijnen die een subacute of chronische vorm van RHDV overleven hebben vervolgens antistoffen. De resistentie die adulte konijnen hebben erft niet over, maar zorgt via de placenta wel voor aanmaak van 'maternale' antistoffen in de jonge konijnen, die de kans vergroten dat die konijnen als adult konijn immuun zijn (Robinson et al., 2002; Ferreira et al., 2008). Dit werkt ook zo bij RHDV-2 (schriftelijke mededeling Guerrero-Casado).

Dit mechanisme verklaart de golfbeweging die de ziekte veroorzaakt in de populatiedynamiek. Resistentie bouwt zich enkel op wanneer jonge en adulte konijnen in aanraking komen met het virus, maar er niet aan overlijden. Wanneer RHDV voor het eerst een populatie binnenkomt zijn er nog geen konijnen met door te geven resistentie. De eerste sterftegolf is dan ook groot. Wanneer eenmaal een paar besmette vrouwtjes zo lang overleven dat zij jongen krijgen met een initiële resistentie én deze jongen zelf binnen 8 weken in aanraking komen met het virus, ontwikkelen voldoende volwassen konijnen een resistentie, die weer op de jongen kan worden overgebracht.

Echter, wanneer jongen niet in aanraking komen met het virus en geen volwassen antistoffen ontwikkelen is de kans op sterfte na een nieuwe infectie meer dan 90%. Wanneer het virus dus tijdelijk niet voorkomt in een populatie zal een groot deel ervan niet resistent worden en overlijden bij een nieuwe besmetting. Populaties die niet in aanraking komen met het virus zullen na twee generaties geen resistentie meer meedragen en zijn dus kwetsbaar voor nieuwe infecties. In populaties met hoge dichtheid is het effect van RHDV en RHDV-2 na een paar jaar juist kleiner.

Deze wisselwerking tussen populatiedichtheid en resistentie is aangetoond door Henning et al. (2006a) na een driejarige veldstudie. Zij concluderen dat uitbraken van RHDV alleen optreden als het aandeel van seropositieve konijnen in de populatie is gedaald onder een drempel. In hun studie ligt die drempel tussen de 40 en 50%. Ook een vergelijking van de immuniteit in diverse populaties in Nederland geeft sterke aanwijzingen voor een positief verband tussen de immuniteit en de dichtheid van een populatie (Drees et al., 2007).

Een hoge reproductie én een hoge overleving in zowel het adulte als het jonge stadium is van belang voor het opbouwen van resistentie in een populatie. Het is daarmee aannemelijk dat zowel genetische gezondheid (diversiteit, geen inteelt) van een populatie invloed heeft op resistentie-opbouw, alsook de habitatkwaliteit. Die betreft zowel de voedselkwaliteit en -kwaliteit binnen het bereik van de burchten als een geschikte habitatstructuur met voldoende schuilmogelijkheden tegen grondpredatoren (vos, marters, verwilderde katten) en luchtpredatoren (roofvogels).

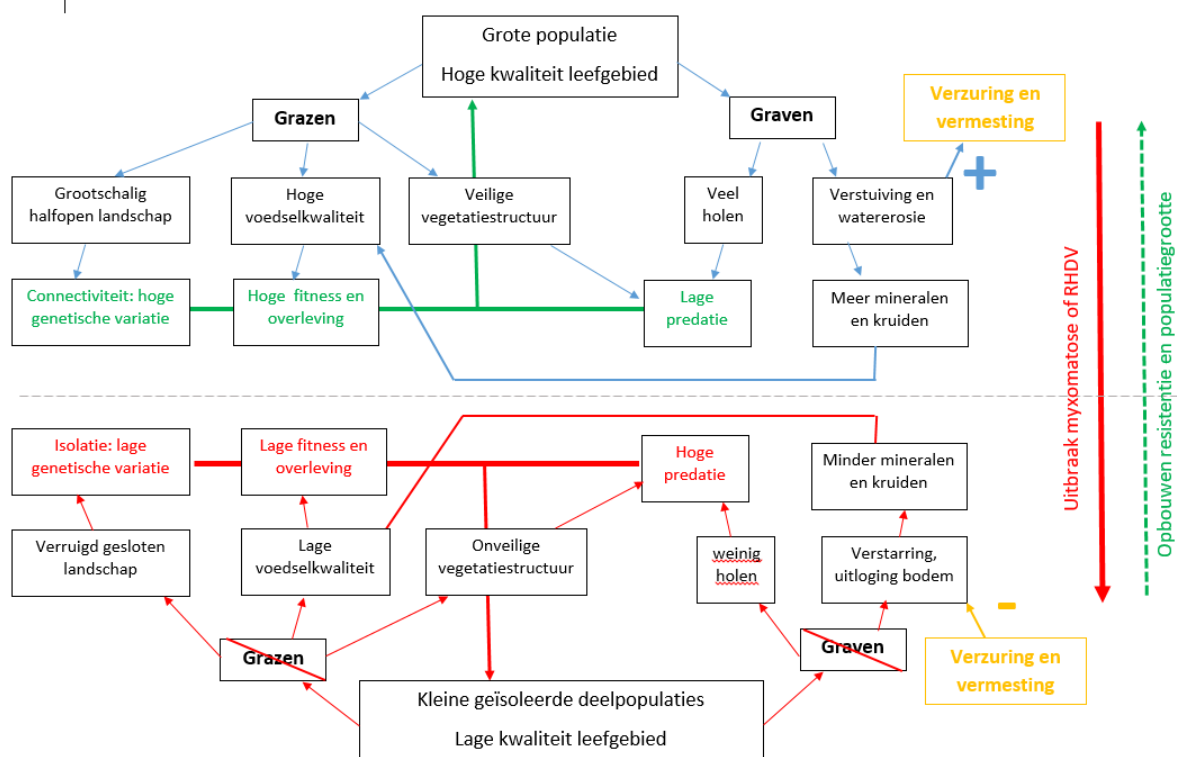
1.3 Sturende factoren in de populatiedynamiek van konijnen

Zoals in de vorige paragraaf beschreven, is het voor opbouw van resistentie noodzakelijk dat voldoende volwassen én jonge konijnen overleven. Verwacht wordt dat een goede kwaliteit van het leefgebied met een laag predatierisico leidt tot grote populaties met voldoende genetische variatie en een hoge fitness van de individuen, en daarmee tot een hoge overleving en dus een snelle opbouw van resistentie. Een belangrijk probleem hierbij is dat het konijn functioneert als 'ecosystem engineer' die met graas- en graafactiviteit het eigen leefgebied optimaliseert. Wanneer een populatie afneemt door het uitbreken van ziektes óf door aantasting van het leefgebied (bijvoorbeeld door verzuring en vermessing) neemt vrijwel altijd ook de kwaliteit van het leefgebied (verder) af door het optreden van feedbackmechanismen tussen verschillende factoren (figuur 1.3.1).

Er zijn zo twee situaties te onderscheiden. Een situatie met hoge dichtheden konijnen, voedsel, dekking en holen die door de konijnen zelf in stand worden gehouden. Hier ontstaat, mede doordat de er de omvang is om sterfte door ziekten op de te vangen een weerbaarheid tegen RHDV en myxomatose.

Een afname van een populatie door RHDV leidt tot een situatie met 'lage dichtheid'. Er is dan immers minder begrazing door de populatie konijnen, waardoor duingraslanden minder geschikt worden om in te foerageren (te hoog, groter predatierisico, lagere voedselkwaliteit) (Dekker, 2007). De konijnenpopulaties trekken zich terug tot de meest geschikte plekken en raken zodoende geïsoleerd van elkaar. Dit geeft vervolgens risico op genetische verarming. Er zou dan een omslagpunt moeten zijn tussen deze twee situaties, waaronder de aantallen te laag zijn om het gebied geschikt te houden, en waarboven de aantallen daar wel hoog genoeg voor zijn.

Voor het ontwikkelen van maatregelen om voor herstel van konijnenpopulaties te versterken tegen deze ziektes, is het van groot belang om de verschillende factoren zowel los als in interactie met elkaar te begrijpen.



Figuur 1.3.1 Factoren die de populatiedynamiek van konijnen bepalen en hun interacties. Door feedbackmechanismen kan de kwaliteit van het leefgebied sterk afnemen nadat een populatie is ingestort, waardoor de opbouw van resistentie en dichtheid van de populatie lange tijd zeer langzaam verloopt.

Figure 1.3.1 Factors that determine the population dynamics of rabbits, and the interactions between these factors. Due to feedback mechanisms, the quality of the habitat can deteriorate after a population crash, causing long delays in the development of resistance and increase of the population.

1.3.1 Voedselkwantiteit en -kwaliteit

Konijnen hebben een korte en open, soortenrijke vegetatie nodig in hun foerageergebied, zodat ze selectief kunnen 'grazen'. Ze selecteren individuele planten en bijten delen van planten af, kiezen voor de stengels, bladeren, bloemen of wortels. Door deze selectie bereiken ze een dieet met hoog gehalte aan eiwit (Wallage-Drees, 1988). Onderzoek toont aan dat de graasefficiëntie in korte vegetatie hoger is dan in hoge vegetaties (o.a. Iason et al. 2002). Konijnen zorgen met hun eigen grazen en graven voor korte vegetaties en bezorgen kruiden een competitief voordeel ten opzichte van de overblijvende grassen (Crawley, 1990; Ten Harkel en van der Meulen, 1996; Isermann 2010).

Tijdens dit onderzoek waren er als gevolg van RHDV-2 uitbraken nauwelijks konijnenpopulaties in de duinen te vinden met een grotere omvang en een stabiele of positieve trend (zie 3.1). Dit was anders in de periode tussen 2000-2015 toen populaties na myxomatose en RHDV-1 weer toenamen. Er traden destijds opvallende verschillen in populatietrends op tussen enerzijds kalkarme en ontcalcite duinen in het Waddendistrict en in de binnenduinen van het Renodunaal district (niet of nauwelijks herstel) en anderzijds de kalkrijke zeereepduinen van het Renodunaal district, de zeereepduinen van de Waddeneilanden en antropogene leefgebieden zoals vakantieparken en sportvelden (vaker herstel en/of relatief gezonde populaties). Dit verschil doet vermoeden dat de bodemkwaliteit via de voedselkwaliteit van de beschikbare vegetatie invloed heeft op de opbouw van resistentie tegen RHDV en wellicht ook myxomatose. Voldoende goed bereikbare en verwerkbare biomassa van kruiden en grassen is een essentiële factor voor de instandhouding van een konijnenpopulatie (o.a. Kuijper 2004). Een korte vegetatiestructuur biedt overzicht en dus veiligheid bij het foerageren (Iason et al. 2002) en maakt een hoge intake-rate (opnamesnelheid) van voedsel van goede kwaliteit mogelijk (Van de Koppel et al. 1996). Op geschikte locaties houden konijnen de vegetatiehoogte door begrazing laag en zorgen daarmee zelf voor behoud van een optimale vegetatiestructuur en een continue verse

hergroei van grassen en kruiden. Voedselarme tot matig voedselrijke graslanden met veel kruiden (die relatief meer stikstof bevatten dan grassen) zijn het meest geschikt.

Naast de hoeveelheid en beschikbaarheid van voedsel kan ook de kwaliteit ervan sturend zijn op de conditie van konijnen. De massa van totaal beschikbare proteïne/hectare gedurende de verschillende seizoenen (i.i.g. voorjaar, zomer en najaar) is dan ook een goede proxy voor overleving en voortplanting van konijnen in een gebied (o.a. Villafuerte et al. 1997). Vooral het stikstofgehalte is van groot belang: in het wild worden jonge konijnen alleen tussen maart en oktober geboren, wanneer de proteïnespiegel in het bloed hoog genoeg is. Bij een te lage proteïnespiegel treedt er geen bevruchting op of na bevruchting een interne abortus. In een experimentele opstelling (Cardinali et al. 2008) bleken konijnen met een niet optimale lichaamsconditie slechts voor 50% vruchtbaar te zijn, terwijl dit bij gezonde vrouwtjes op 87% lag. Experimenteel is aangetoond dat konijnen meer gaan foerageren op plekken waar de stikstofconcentratie wordt verhoogd (Bakker et al., 2005) en konijnen kiezen wanneer mogelijk een gevarieerd dieet met veel kruidachtigen. Deze bevatten meer stikstof bevatten dan grassen en bovendien verteren konijnen vezelrijke grassen slecht ten opzichte van andere grazers als paarden en runderen (Uden & Van Soest 1982). Het vochtgehalte van planten moet voor konijnen in de voortplantingstijd minstens 66 % zijn, anders gaat de kwaliteit van melk voor de jongen achteruit. In Zuid-Europa, en wellicht ook in duinsystemen, is droogte in de zomer dan ook een belangrijke stressfactor die de reproductie afremt. De voedselkwaliteit van plantensoorten wordt naast het eiwit- en watergehalte ook bepaald door de gehalten aan andere belangrijke elementen zoals fosfor, calcium, magnesium en ijzer. Waarschijnlijk zitten er ook andere belangrijke voedingsstoffen veel in kruiden: wanneer konijnen in gevangenschap kleine fracties kruiden bijgevoerd krijgen ten opzichte van standaardvoedsel (0,2% van het dieet) neemt hun lichaamsgewicht al significant toe (Cardinale et al., 2015).

Opvallend is dat konijnen - anders dan bijvoorbeeld hazen - hun voedselinname niet afstemmen op veranderingen in kwaliteit van de vegetatie. In een experiment waar konijnen in gevangenschap voedsel met verschillende hoeveelheden vezels en koolhydraten kregen, was er geen verschil in de hoeveelheid voer die vrouwtjes aten, maar wel in de hoeveelheid melk die ze produceerden en het lactosegehalte van de moedermelk (De Blas et al., 1995). Konijnen hebben ook geen intern mechanisme dat homeostase van het Ca-gehalte reguleert: het Ca-gehalte van het bloedserum en moedermelk spiegelt de Ca-intake. Teveel aan Ca en Mg wordt niet opgeslagen, maar met de urine uitgescheiden en niet - zoals bij andere zoogdieren - door de lever en de galblaas (National Research Council 1977; Cheeke & Amberg 1973).

Konijnen passen hun voedselopname dus wel aan als er keuze is tussen vegetatie met verschillende voedingswaarde, waaruit ze de meest voedselrijke soort kiezen (optimal intake) of gericht verschillende soorten kiezen (*complementary foraging*), maar passen de hoeveelheid voedsel die ze opnemen niet aan de kwaliteit van het voedsel (*compensatory feeding*) wanneer er geen keuze is. In combinatie met het ontbreken van interne homeostase-mechanismen voor elementen als Ca en Mg vergroot dit de gevoeligheid voor een verslechtering in voedselkwaliteit. Dit vormt een mogelijke verklaring waarom konijnen in kalkrijke duingebieden en antropogene graslanden beter van RHDV lijken te herstellen dan in kalkarme duinen.

Voor herbivoren zijn zowel de absolute gehalten aan elementen in plantenweefsel van belang, als de verhouding tussen elementen (stoichiometrie) en beide kunnen onder invloed van verzuring en vermisting gaan verschuiven (Vogels et al., 2020). Door deze verschuivingen kan de voedselkwaliteit van planten voor herbivoren zowel verbeteren (hogere percentages aan nuttige elementen en/of lagere concentraties aan antivraatstoffen) als verslechteren. Wat de optimale voedselkwaliteit van planten is, verschilt per herbivoor: wanneer de verhouding tussen elementen gaat verschuiven in planten zullen dus telkens andere diersoorten kunnen profiteren of nadeel ondervinden.

De gehalten aan elementen in planten verschilt zowel tussen soorten als tussen standplaatscondities, waarbij kruiden over het algemeen hogere concentraties aan N en elementen in hun groene delen hebben dan grassen. In duinen heeft zowel de chemische samenstelling van het moeder materiaal van de bodem als de mate van overstuiving met vers zand een effect (Nijssen 2018). Zo bevat Buntgras gemiddeld 1% N (gemeten als percentage van het drooggewicht), smal fakkelgras 1,5 % en geel walstro 1,5% in kalkarme duinen tot 2,3% in kalkrijkere duinen. Gehaltes aan P liggen voor alle soorten lager (rond de 0,001%) maar laten eenzelfde patroon zien. Voor N en P werd geen duidelijk verschil tussen Renodunaal district en Waddendistrict vastgesteld en geen effect van verstuing.

Gehaltes aan Ca verschillen sterk per standplaats, van 0.002 tot 0.003% in Buntgras en Fakkelgras in kalkarme duinen, en 0.004 tot 0.005% in kalkrijkere duinen. Echter, de gehalten aan Ca in geel walstro liggen met 0.015% in kalkarme duinen en 0.019% in kalkrijke duinen een fractie 3 a 4 hoger. Bovendien is er in de kalkrijkere gebieden een trend te zien dat het Ca-percentage

toeneemt bij verstuing. Eenzelfde patroon tussen standplaatsen en mate van verstuing is te zien voor gehalten van Fe. Wanneer gekeken wordt naar de verhouding van elementen in planten, dan blijken Ca en Fe positief gecorreleerd, maar Ca en Mg en Mn juist negatief gecorreleerd. Het percentage N in grassen verschilt dus niet tussen Renodunaal district en Waddendistrict, maar onder invloed van intensievere begrazing met vee treedt er in het Waddendistrict wel een verminderde beschikbaarheid van N op, wat resulteert in een lagere N:P ratio (Nijssen *et al.* 2014). Voor konijnen wordt verwacht dat de optimale voedselkwaliteit voor een goede conditie – en daarmee een hoge overleving en reproductie en dientengevolge een snellere opbouw van resistentie tegen virussen – wordt bereikt bij hoge gehalten aan N in de planten en een gelijk blijvende ratio tussen N en mineralen en sporenelementen (P, Ca, Fe, Mg en K). Wanneer N in de plant toeneemt, maar mineralen of sporenelementen gelijk blijven of afnemen, zal er sprake zijn van een afname in voedselkwaliteit.

1.3.2 Habitatstructuur en predatie(risico)

Een belangrijke eigenschap van de habitat is de openheid van het landschap in relatie tot veiligheid. Een afwisselende vegetatie met zowel open vegetaties met veel uitzicht als dicht struweel om in te schuilen zijn ideaal. Overdag beschermen struiken (dekking) tegen roofvogels, maar 's nachts is foerageren in open gebied veiliger tegen grondjagende zoogdieren. Ook een hoge dichtheid aan onbewoonde en bewoonde holen verhoogt de veiligheid. Een hoge activiteit van konijnen zorgt voor een halfopen, gevarieerd landschap dat veel veiligheid biedt. Villafuerte & Moreno (1997) laten daarnaast zien dat een hogere dichtheid van konijnen, waardoor er meer ogen in het veld zijn, een bijdrage levert aan de veiligheid. De habitatkwaliteit wordt nader uitgewerkt door middel van een literatuuronderzoek (zie paragraaf 3.8.1).

Predatoren kunnen populaties met lage dichtheden de aantallen laag houden: een zogenaamde predator pit. De 'predator pit' is in Australië voor konijnen modelmatig aangetoond, maar ook in een situatie waar vossen en verwilderde katten aanwezig waren (Gibb *et al.*, 1978, Pech, 1992, Marchandeanu *et al.*, 2000, Guerrero-Casado *et al.*, 2016)

1.3.3 Genetische gezondheid

De door bebouwing, wegeaanleg, recreatie en verruiging veroorzaakte versnippering van geschikte konijnenhabitats binnen het duinlandschap zou, in combinatie met regelmatige populatie-crashes (door bijv. virusuitbraken), heel goed tot verlies van genetische diversiteit en inteeltproblemen geleid kunnen hebben. Dit is om meerdere redenen van belang voor het functioneren en de levensvatbaarheid van de konijnen-metapopulatie(s) in het duingebied. In de regel hebben grote populaties meer genetische diversiteit, omdat verlies van diversiteit door toevalsprocessen (genetische drift) en paring tussen verwante dieren (inteelt) dan een geringe rol spelen. Genetische diversiteit heeft naar verwachting ook een positief effect op virusresistentie, of tenminste de kans op overleven van een infectie, terwijl inteelt de individuele overlevingskansen mogelijk doet afnemen. Deze relaties zijn echter complex (zie bijv. Bateson *et al.* 2016) en voor het konijn nog nooit onderzocht. In een gezonde metapopulatie, met grote en kleine deelpopulaties die met elkaar in verbinding staan, zal de genetische diversiteit doorgaans geen specifieke problemen opleveren (VandenBroeck *et al.* 2017). Dit komt doordat eventuele verliezen door genetische drift of inteelt snel gecompenseerd kunnen worden door immigratie van individuen met andere genvarianten (allelen) vanuit andere populaties. In het huidige duinlandschap is dergelijke genenuitwisseling tussen gebieden echter niet vanzelfsprekend.

We weten nog onvoldoende van de dispersiecapaciteit van het konijn en van de genetische populatiestructuur om hier iets over te kunnen zeggen. Resultaten van eerder onderzoek spreken elkaar deels tegen (SurrIDGE *et al.* 1999a, SurrIDGE *et al.*, 1999b, Queney *et al.* 2000, 2001). Een nog relatief grote populatie bij Versailles was tussen 1982 en 1996 in genetisch evenwicht en vertoonde kort na het instorten van de populatiegrootte door een virusinfectie geen significant verlies van genetische diversiteit (Queney *et al.* 2000). In populaties in het Verenigd Koninkrijk werden echter significante tekorten aan heterozygoten waargenomen, een teken van substructuur binnen populaties en/of inteelt. Ook verschilden populaties hier genetisch significant van elkaar, wat een aanwijzing is voor isolatie door beperkte genenuitwisseling (SurrIDGE *et al.* 1999a, 1999b). Wanneer de bovengenoemde versnippering de uitwisseling tussen konijnenpopulaties in de duinen heeft ondermijnd, is de kans aanwezig dat ze na door virus-uitbraken veroorzaakte flessenhalzen in een zgn. extinctie-spiraal terechtkomen (Blomqvist *et al.* 2010). In dergelijke situaties helpt herstel van alleen de habitatkwaliteit onvoldoende om de levensvatbaarheid te waarborgen, en wordt ook 'genetic rescue' (translocatie t.b.v. vergroting genetische diversiteit en tegengaan inteelt) een noodzakelijke maatregel (zie o.m. Oostermeijer *et al.* 2003, 2013). Voordat er echter – zoals voorgenomen – verplaatsing van konijnen wordt uitgevoerd, is een gedegen kennis van de

populatiegenetische processen op landschapsschaal noodzakelijk, omdat er aan vermenging van populaties ook risico's verbonden kunnen zijn, zoals een afname van levensvatbaarheid door verstoring van lokaal gevormde aanpassingen aan specifieke habitat- of voedselcondities (Oostermeijer et al. 2013). Hiervoor is de koppeling in dit project tussen het genetische deelonderzoek en dat aan habitat- en voedselkwaliteit van groot belang.

1.4 Kennisvragen en aanpak van dit project

Dit project bestaat uit verschillende onderdelen die samen antwoord geven op de hoofdvraag:

Wat kunnen beheerders doen om konijnenpopulaties in de duinen te versterken (beheer, bijplaatsing) zodat het konijn weer een belangrijke bijdrage kan leveren aan de instandhouding en herstel van het habitatype Grijze Duinen?

Binnen deze vraag spelen de verschillende factoren en hun interacties, zoals hierboven zijn beschreven. Dit komt terug in de indeling in deelvragen a t/m r.

Deelvraag 1

Welke rol spelen virussen, genetische diversiteit, habitatkwaliteit, beheer en predatiedruk in de (meta)populaties van konijnen?

- a) Welke (meta)populaties van Konijnen in kustduinen en het binnenland kennen het laatste decennium een stabiel hoge stand (I) of stabiel lage stand (II) en welke hebben de laatste jaren een sterk dalende (III) of juist stijgende (IV) trend? Welke populaties vertonen een dynamische stand zonder duidelijke trend (V)?
- b) Kennen de verschillende typen populaties I t/m V een verschillende geschiedenis van achteruitgang en herstel?
- c) Is er momenteel een verschil in besmettingsgraad met RHD of myxomatose tussen de populatietypen I t/m V?
- d) Kenden de verschillende typen populaties I t/m V een andere populatiegrootte voorafgaand aan de toe- of afname?
- e) In welke mate vindt er genetische uitwisseling plaats tussen populaties binnen en tussen duingebieden?
- f) Is er een relatie tussen de genetische diversiteit en dichtheid, populatiefluctuaties en de connectiviteit?
- g) Is er een relatie tussen de genetische diversiteit van populaties en het optreden van virusinfecties?
- h) Is er een relatie tussen de conditie van konijnen en het optreden van virusinfecties?
- i) Is er een relatie tussen de in (h) genoemde conditieparameters van konijnen en hun genetische diversiteit (individuele multilocus heterozygotie, als maat voor inteelthistorie)?
- j) Zijn er verschillen in kwantiteit (biomassa), kwaliteit (kruidenrijkdom, chemische samenstelling) en beschikbaarheid (vegetatiehoogte) van het voedselaanbod tussen de leefgebieden van de verschillende typen populaties I t/m V?
- k) Zijn er verschillen in terreincondities (bijv. bodemopbouw, bodemchemie en verhoudingen tussen droge en vochtige terreindelen) die verschillen in voedselkwantiteit en -kwaliteit verklaren?
- l) Is er een verschil in aantal predatoren, aanwezigheid van dekking, geschiktheid van het landschap voor predatoren, beschikbaarheid en grootte van burchten en afstand tussen burcht en foerageerlocaties tussen de leefgebieden van de verschillende typen populaties I t/m V?

Deelvraag 2

Hoe kunnen beheerders op bovengenoemde factoren inspelen om konijnenpopulaties (in het algemeen, en specifiek in Natura2000 gebieden) zich te laten herstellen en weerbaarder te maken tegen nieuwe virusinfecties?

- m) Welke eerdere bijplaatsingen van Konijnen in Nederland en in het buitenland zijn bekend en wat zijn het succes- dan wel faalfactoren geweest?
- n) Is de habitatkwaliteit voor Konijnen in het leefgebied van de onderzochte populaties door beheermaatregelen (maaïen, begrazing, overstuïving) beïnvloed?
- o) Indien de mate van infectie inderdaad (mede) wordt veroorzaakt door habitatkwaliteit, welke maatregelen kan een duinbeheerder dan nemen om Konijnenpopulaties te versterken (type, schaal, fasering) in relatie tot de specifieke uitgangssituatie van zijn/haar terrein?

- p) Indien de genetische diversiteit (m.n. inteeltdepressie) de levensvatbaarheid van konijnenpopulaties nadelig beïnvloedt, hoe kunnen duinbeheerders dit op een effectieve manier tegengaan?
- q) Indien de connectiviteit tussen deelpopulaties binnen de konijnen-metapopulatie(s) onvoldoende is, welke maatregelen kunnen duinbeheerders nemen om die te verbeteren?

2. Werkwijze

In dit hoofdstuk wordt de uitvoering van de verschillende projectonderdelen beschreven, waarbij wordt aangegeven welke deelvragen per projectonderdeel geoperationaliseerd zijn. Naast het direct beantwoorden van deelvragen zijn ook activiteiten meegenomen die vanaf de start van het project tot het einde zorgen voor kennisuitwisseling tussen duinbeheerders en onderzoekers.

Het aantal mogelijk verklarende factoren dat in dit project moet worden meegenomen en het enorme projectgebied (de gehele kustduinen van Nederland, en zeker de Natura2000 gebieden hierin) waarvoor een uitspraak moet worden gedaan zijn veel te omvangrijk om binnen twee jaar uitputtend te onderzoeken. In de onderzoeksstrategie wordt daarom gekozen om gedurende het project voor de verschillende factoren in te zoomen op specifieke gebieden. Deze selecties zijn als concrete actie opgenomen en komen regelmatig terug in het onderzoek. De keuze voor onderzoeksgebieden en -locaties gebeurt dus telkens voortbouwend op de inzichten die tijdens het onderzoek worden opgebouwd en wordt ook telkens teruggekoppeld met de begeleidingscommissie.

Gestart is met een workshop voor duinbeheerders (2.1) om de meest recente vragen en ervaringen m.b.t. konijnen op een rij te krijgen, alsook om draagvlak/toestemming te krijgen voor onderzoek in de verschillende gebieden. Doel van deze workshop was het presenteren van de analyse van alle telgegevens (2.2), waarin (deel)populatietypen met verschillende trends tussen en binnen duingebieden werden onderscheiden. Vervolgens is een selectie gemaakt (2.3) van 25 populaties met verschillende patronen in populatiedynamiek waarin in de winters van 2018/2019 en 2019/2020 konijnen gevangen en bemonsterd werden (2.4). Van deze konijnen werd de conditie bepaald, alsmede de mate van besmetting en resistentie met betrekking tot RHDV en RHDV-2 (2.5) en is een gedetailleerde analyse van de genetische diversiteit gemaakt (2.6). Van de bemonsterde locaties is ook de habitatkwaliteit beschreven (2.7) en de kwaliteit van het voedsel (2.8).

2.1 Startworkshop

Door te beginnen met een workshop met duinbeheerders kan direct veel veldkennis en -ervaring alsook concrete vragen uit het werkveld worden meegenomen in het project. Hiervoor is voorafgaand aan de workshop aan alle deelnemers een aantal vragen worden voorgelegd die tijdens de workshop aan de orde kwamen. Het betrof onder andere recente ervaringen met betrekking tot de trend van konijnenpopulaties in de verschillende gebieden, de aanwezigheid (evt. toe- of afname) van predatoren en zichtbare effecten van maatregelen op konijnenpopulaties. Daarnaast bood deze workshop de onderzoekers de ruimte om uitleg te geven aan duinbeheerders over werkwijze en doel van het project en is geïnventariseerd welke beheerders deel wilden nemen aan het project en toestemming gaven om hun terreinen te betrekken bij het onderzoek.

Met dit onderdeel is ondersteunende informatie verzameld voor de keuze van geschikte onderzoeksterreinen en voor het beantwoorden van de beheer-gerelateerde deelvragen n, o en p:

- n) Is de habitatkwaliteit voor konijnen in het leefgebied van de onderzochte populaties door beheermaatregelen (maaien, begrazing, overstuiving) beïnvloed?
- o) Kunnen verruigde graslanden met betrekking tot structuur en voedselkwaliteit worden verbeterd voor konijnen door middel van maatregelen (maaien, begrazen, overstuiving)?
- p) Indien de mate van infectie inderdaad (mede) wordt veroorzaakt door habitatkwaliteit, welke maatregelen kan een duinbeheerder dan nemen om Konijnenpopulaties te versterken (type, schaal, fasering) in relatie tot de specifieke uitgangssituatie van zijn/haar terrein?

2.2 Analyse trends konijnenpopulaties

Voor de analyse van de dynamiek van konijnenpopulaties is gebruik gemaakt van de telgegevens van de konijntersecten die deels al sinds 1984 door de kustduinbeheerders wordt uitgevoerd (Olf & Boersma, 1998, Van Strien et al. 2011). Deze betrouwbare tellingen zijn niet alleen ingezet als basis voor het beheer van de kustduinen, maar worden ook gebruikt voor bepalen van trends van konijnen in het kader van het Netwerk Ecologische Monitoring (NEM). De coördinatie van konijntellingen in het NEM wordt uitgevoerd door de Zoogdierverseniging en CBS, in opdracht van het ministerie van LNV. Deze data is door hen ter beschikking worden gesteld voor dit onderzoek. Aangezien de aantallen getelde konijnen per gebied te grof zijn voor het beoogde onderzoek in dit project is in de eerste plaats de autonome ontwikkeling van de deelpopulaties bepaald per deeltransect (secties). In de meeste gevallen is er bij de deeltransecten sprake van een homogeen habitat: open vegetatie, struweel, bos, maar soms een mix. De vervolganalyse is uitgevoerd op basis van deze korte transectdelen van 1 á 2 kilometer lengte.

Anders dan bij bepaling van de gebieds-, regio en landelijke trends in konijntellingen in de kuststreek, zoals dat in het NEM gebeurt, is het voor deze vraagstelling nodig te werken met de ontwikkeling in het absoluut aantal waargenomen konijnen per transectlengte. Deze zijn bepaald voor de laatste 13 jaar (2004-2017), aangezien 2003 in veel gebieden geldt als een kanteljaar waarin de eerste RHDV-besmettingsgolf wel of juist niet werd overwonnen. Op basis van de analyse zijn de deelgebieden ingedeeld in vijf typen:

- I een stabiel hoge stand;
- II een stabiel lage stand;
- III een sterk dalende trend
- IV een sterk stijgende trend
- V dynamische aantallen zonder duidelijke trend

De analyse heeft plaatsgevonden op de volgende wijze, gebaseerd op Turchin (2003). Eerst is op aanwezigheid van een trend in de tijdreeks getest door middel van een regressie-analyse. Het resultaat hiervan gaf aan of het aantal getelde dieren in een deeltransect een significante negatieve of positieve trend vertoont, of dat er geen significante trend is. Deeltransecten van deze laatste categorie zijn ingedeeld in stabiele hoge stand, stabiele lage stand, of sterk dynamisch. Dit gebeurt kwalitatief-visueel, aan hand van plots van de tijdreeksen en van faseplots, en statistisch, aan de hand van het gemiddelde en de log-getransformeerde standaarddeviatie van de tijdreeks. Met de faseplots is ook inzichtelijk gemaakt of een deeltransect een shift van de ene naar de andere stabiele dichtheid heeft doorgemaakt.

Met dit onderdeel worden de volgende onderzoeksvragen beantwoord:

- a) Welke (meta)populaties van konijnen in kustduinen en het binnenland kennen het de laatste decennium a een stabiel hoge stand (I) of stabiel lage stand (II) en welke hebben de laatste jaren een sterk dalende (III) of juist stijgende (IV) trend? Welke populaties vertonen dynamische standen zonder duidelijke (V) trend?
- b) Kennen de verschillende typen populaties I t/m V een verschillende geschiedenis van achteruitgang en herstel?
- c) Kenden de verschillende typen populaties I t/m V een andere populatiegrootte voorafgaand aan de toe- of afname?

2.3 Keuze voor onderzoeksgebieden

Op basis van de analyse in 2.2 is een keus gemaakt voor 25 gebieden waar konijnen worden bemonsterd (2.4) om de infectie- en immuniteit-status (2.5) te bepalen. Hierbij is zowel rekening gehouden met de recente trends, de verdeling van de gebieden (kalkrijk/kalkarm, zeereep, binnenduin, klein en geïsoleerd/groot en verbonden, etc). Daarnaast is ook de toegankelijkheid en vergunningverlening worden meegewogen en de logistiek om zo efficiënt mogelijk de verschillende gebieden te bemonsteren. De selectie vond plaats met alle betrokken onderzoekers en de leden van de begeleidingscommissie.

2.4 Vangen en bemonsteren van konijnenpopulaties

De analyse van de transecten in de duinen leidt tot de vijf typen deelpopulaties. Hieruit worden 25 bemonsteringslocaties gekozen. Dit zullen waarschijnlijk zowel locaties in verschillende duingebieden zijn, alsook locaties met verschillende konijnenstand die ruimtelijk gescheiden binnen één duingebied liggen (bijvoorbeeld zeereep en een strook binnenduin). Het kiezen van meerdere locaties binnen één gebied is zelfs wenselijk, omdat deze locaties met betrekking tot regio, weer, beheerder en wellicht ook beheer en bodem vergelijkbaar zijn. Daarnaast kan het onderzoek logistiek (kosten) efficiënter worden uitgevoerd.

De konijnen zijn gevangen door de hollen te fretteren. Fretteren is een eeuwenoude methode om konijnen te vangen met behulp van een fret. De uitgangen van een burcht worden daarbij afgedekt met zogenaamde buidels. Dit zijn kleine netjes of kooitjes. Vervolgens laat de fretteur een fret in de burcht. De konijnen vluchten voor de fret en komen in de buidels terecht. De fret krijgt een zender. Daarmee kunnen we het dier volgen terwijl het in de burcht is. Dit maakt het mogelijk om een indruk te krijgen van de grootte en diepte van de burcht. Dit werd vastgelegd, zodat het kon worden opgenomen in de analyse van de habitatgeschiktheid, zoals beschreven onder 2.1.7.

Fretteren was om een aantal redenen de optimale vangmethode in deze situatie: het gaat snel, is effectief en de dieren worden maar kort verstoord (Cowan, 1984). Dit in tegenstelling tot vangen met behulp van kastvallen: het vangen daarmee kan heel lang duren, en hoewel de dieren meestal rond de schemering worden gevangen, kan het zijn dat de dieren langere tijd, tussen de controles, in de val zitten. Zeker in open terrein, waar wandelaars of katten de val kunnen verstoren, is dit niet gewenst.

Begrip bij omstanders of passanten was belangrijk, omdat een deel van de onderzoekslocaties in openbaar toegankelijk gebied lagen. Het personeel dat de vangactie uitvoerde heeft ervaring met publieksvoorlichting. Eventuele toeschouwers kregen een uitleg over de werkzaamheden. De fretteur bood in zo'n geval ook een informatiefolder aan. De folder bevat informatie over de vangstmethode en het doel van het onderzoek.

Gevangen dieren werden gesekst, gewogen, en de lengte van de achtervoet werd gemeten. De ratio van gewicht versus achtervoetlengte wordt vaak gebruikt als een maat voor de conditie. Overige opvallende zaken, zoals sporen van (herstelde) myxomatose, werden genoteerd. Vervolgens werd met een naald een oorvene aangeprikt en met een capillair werden druppels bloed voor de virusbepaling en voor de DNA-analyse afgenomen. Om klontering van het afgenomen bloed te voorkomen zijn monsters afgenomen in speciale buisjes met een coating van het antistollingsmiddel EDTA. Herhaaldelijk vangen en bemonsteren is voorkomen door de dieren met een schapenstift te merken, en ze in een verblijfkist met hooi te bewaren tot de burcht geheel was "afgevangen". Er werd met handschoenen gewerkt, en kleding en vangmateriaal werden ontsmet om verspreiding van RHD en myxomatose tussen onderzoeksgebieden te voorkomen.

Dit onderdeel is noodzakelijk voor het beantwoorden van deelvragen in 2.5 t/m 2.8

2.5 Bepaling antilichamen

De bepaling van infectie en resistentie is uitgevoerd door het Istituto Zooprofilattico Sperimentale della Lombardia e dell'Emilia Romagna 'Bruno Ubertini' (IZSLER) in Brescia, Italië. Dit instituut is in Europa de expert op gebied van RHD1 en RHD2 in wilde en tamme populaties. De bepaling wordt gedaan aan de hand van antilichamen tegen RHD1 en RHD2 door middel van cELIZA.

Hierbij werd de werkwijze gevolgd zoals omschreven in de standaard voor detectie van antilichamen tegen RHDV (OIE – Rabbit haemorrhagic Disease, 2012) maar dan met specifieke immunologische reagentia voor RHDV en RHDV-2.

Samengevat wordt daarbij een anti-RHDV of anti-RHDV-2 hyperimmuunserum geadsorbeerd aan de ELISA plates (Nunc Maxisorb) in een standaard buffer. Vervolgens is elk serum getest in een verdunningsreeks van 1/10, 1/40, 1/60 en 1/640. Een serum is negatief als de OD-waarde bij 1/10 verdunning hoger was dan 85% van het OD bij dezelfde verdunning van een negatief controle-serum. Een serum werd beschouwd als 'twijfelachtig' (geen resultaat) als de OD value bij de verdunning van 1/10 hoger was dan 85% van de OD-waarde bij dezelfde verdunning van de controle. Een serum werd beschouwd als positief als de OD-waarde bij de verdunning van 1/10 lager was dan 75% van de OD-waarde bij dezelfde verdunning van het negatieve controle-serum. De titer van een positief serum is bepaald als de verdunning waarbij een vermindering van 40-60% van de reductie van de OD-waarde van de negatieve controle wordt bereikt.

Uit de combinatie van de titer en het aandeel van negatieve dieren in de bemonsterde populatie kan bepaald worden of de deelpopulatie vrij van RHDV en/of RHDV-2 is, of er recent contact was

met het virus, of langer geleden. Bij hoge aantallen dieren en hoge titers, en veel positief geteste dieren, kan afgeleid worden dat er bij deze populatie resistentie lijkt te zijn ontstaan. De interpretatie van de testen zijn gedaan door Dr. Capucci en Dr. Lavazza van het IZSLER.

Met dit onderdeel worden onderzoeksvraag c en h beantwoord en is noodzakelijk voor het beantwoorden van deelvragen g en i in volgende stappen:

c) Is er momenteel een verschil in besmettingsgraad met RHD of myxomatose tussen de populatietypen I t/m V?

h) Is er een relatie tussen de conditie van konijnen en het optreden van virusinfecties?



2.6 Genetische diversiteit

De genetische diversiteit is onderzocht aan DNA geëxtraheerd uit de bloedmonsters, die grotendeels afgenomen zijn van de door middel van fretteren levend gevangen individuen in 24 (deel)populaties. Er is tevens DNA geëxtraheerd uit twee weefselmonsters van de Maasvlakte en één uit Meijendel.

Bij het fretteren is per gebied zoveel mogelijk getracht om individuen uit verschillende konijnenburchten te bemonsteren, om een sterke familiestructuur – die de analyse kan beïnvloeden – te voorkomen. Idealiter worden er voor populatiegenetisch onderzoek 25-35 individuen per populatie bemonsterd, maar dit was door de lage aantallen en dichtheden bij veel populaties niet realiseerbaar. Het maximale aantal bemonsterde dieren per deelpopulatie was uiteindelijk 21, en per gebied 42 (zie resultaten). De aantallen zijn dus relatief laag en reflecteren de actuele lage konijnenstand.

2.6.1 DNA-extractie

Uit vooronderzoek (Sandahl 2018) bleek het isoleren van DNA uit keutels (Demay *et al.* 2013) niet mogelijk, doordat het DNA te sterk gedegradeerd was en omdat er contaminatie optrad met genetisch materiaal van andere soorten dan het konijn (waarschijnlijk afkomstig van voedselplanten).

De bloedmonsters zijn bij -80°C bewaard in de laboratoriumvriezer van het IBED van de Universiteit van Amsterdam en werden kort voor de DNA-isolatie ontdooid tot op lichaamstemperatuur (37°C).

Het DNA uit de bloed- en weefselmonsters is geëxtraheerd met een Qiagen DNA kit (DNeasy Blood & Tissue Kit, ID: 69506). Voor een verbetering van de kwaliteit van het DNA is een extra wasstap toegevoegd aan het protocol. Monsters met bloedstolsels werden eerst gehomogeniseerd met een laboratoriummixer. Het DNA is vervolgens gescreend op basis van tien variabele microsatelliet merkers (Tabel 2). Elke PCR-reactie is uitgevoerd in een 11 µL oplossing met daarin: 15-45 ng DNA, 3 pmol gelabelde F-primer, 3 pmol R-primer, 1 mM dNTP's, 5 µg BSA, 5% DMSO, 1 U Dream Taq™ DNA Polymerase (Thermo Scientific™) en 10X Dream Taq™ Buffer (bevat 20 mM MgCl₂). De PCR-reacties hebben de volgende cycli doorlopen: initiële denaturatie bij 95°C (3 min); 34 amplificatie cycli met (i) denaturatie bij 95°C (30 sec), (ii) hybridisatie bij 55-62°C (30 sec), (iii) elongatie bij 72°C (1 min); definitieve elongatie bij 72°C (10 min). De optimale temperatuur voor hybridisatie (*annealing* temperatuur, Tabel 2) van de primers is bepaald aan de hand van een gradiëntanalyse. Voor een efficiënte procedure zijn twee multiplexen ontworpen en getest. Het geamplificeerde DNA is verdund in 10 µL Hi-Di™ formamide en in een 96-well titerplaat gerund op een ABI 3130 (Applied Biosystems™) genetische analysator. Als interne standaard is 500 LIZ™ (GeneScan™) gebruikt. Op iedere titerplaat zijn twee blanco's en vier replica's meegenomen in de analyse, ter controle van contaminatie en van de betrouwbaarheid van de allelen.

2.6.2 Moleculaire merkers

Voor het onderzoek is, zoals hierboven werd vermeld, gebruik gemaakt van zgn. microsatelliet-merkers die eerder in Frankrijk voor het konijn zijn ontwikkeld (Mougel *et al.* 1997, Queney *et al.* 2000, 2001). Voor onderzoek in het Verenigd Koninkrijk waren nog eens vier loci ontwikkeld (SurrIDGE *et al.* 1999a-c). Op één na (Sat3) bleken deze microsatelliet-loci ook in de Nederlandse populaties variatie te vertonen, vaak met zelfs méér allelen (Tabel 2), waardoor het mogelijk was om deze analyse met een relatief laag budget uit te voeren.

Tabel 2.6.2. Overzicht van de in het onderzoek gebruikte microsatellieten. De Sol-merkers komen uit het Verenigd Koninkrijk, de Sat-merkers uit Frankrijk.

Table 2.6.2. The microsatellite markers used in the study. The Sol-markers are from the UK, the Sat markers from France.

Merker	Fragment-groottes	literatuur	NL	annealing temp. (°C)
Sol33	189-219	15	6	58
Sol44	178-208	9	8	62
Sat2	241-253	4	7	58
Sat4	195-240	5	6	62
Sat5	206-234	6	10	58
Sat7	184-195	5	5	58
Sat8	136-158	4	4	62
Sat12	122-138	4	5	58
Sat13	114-128	5	5	58
Sat16	109-115	3	7	55

2.6.3 Genetische analyse

Na succesvolle genotypering van 218 van de 220 verzamelde monsters is m.b.v. het software-pakket Genodive (Meirmans & van Tienderen 2004) per populatie (op basis van de allelfrequenties per populatie) een set parameters berekend die de genetische diversiteit en -structuur kwantificeren. De genetische diversiteit is gemeten en tussen populaties vergeleken aan de hand

van het aantal allelen per microsatelliet-merker, effectieve aantal allelen per merker (A_e), de genendiversiteit (H_e) en de waargenomen heterozygotie (H_o). Met Analysis of Molecular Variance (AMOVA) en F -statistiek is de verdeling van genetische diversiteit binnen en tussen populaties, duingebieden en regio's onderzocht. Daarbij geeft F_{IS} informatie over de mate van inteelt (paring tussen verwanten), en F_{ST} over de genetische differentiatie tussen populaties en daarmee over de mate van genenuitwisseling en isolatie.

De genetische populatiestructuur is verder onderzocht met een Principale Componenten Analyse (PCA) en d.m.v. een "admixture analyse" die aangeeft in hoeverre populaties een mengsel zijn van genvarianten uit de totale genenverzameling (STRUCTURE software, Falush *et al.* 2007).

Met dit onderdeel worden vragen e, f, g, en i beantwoord:

e) In welke mate vindt er genetische uitwisseling plaats tussen populaties binnen en tussen duingebieden?

f) Is er een relatie tussen de genetische diversiteit en dichtheid, populatiefluctuaties en de connectiviteit?

g) Is er een relatie tussen de genetische diversiteit van populaties en het optreden van virusinfecties?

i) Is er een relatie tussen de in (h) genoemde conditieparameters van konijnen en hun genetische diversiteit (individuele multilocus heterozygotie, als maat voor inteelthistorie)?

Box: Populatiegenetica

Wat meten we precies?

In het DNA van de konijnen zochten we naar fragmenten, microsatellieten genoemd, die bestaan uit zich steeds herhalende codes van baseparen, zoals CGA (<https://nl.wikipedia.org/wiki/Microsatelliet>). Die codes kunnen zich 10 tot 100 maal herhalen en vormen zo fragmenten van verschillende lengte. Ze hebben meestal geen functie, geven geen voor- of nadeel, en er vindt daardoor geen natuurlijke selectie op plaats. Omdat de fragmenten een verschillende lengte hebben zijn ze meetbaar.

Een individu heeft één microsatellietfragment (dat we *allel* noemen) van de vader en één van de moeder. Dat fragment kan van dezelfde lengte zijn, bijvoorbeeld 121 baseparen, en dan heeft dat individu voor die microsatelliet een genotype "121-121" en is *homozygoot*. Wanneer de allelen een verschillende lengte hebben, bijvoorbeeld "121-128", dan noemen we het genotype *heterozygoot*. We hebben in totaal tien microsatellieten gebruikt, en daarmee voor elk bemonsterd individu van elke populatie bepaald welk genotype het voor die 10 microsatellieten had.

Nadat de genotypen voor 10-20 individuen per populatie bepaald zijn kan van elk allel de frequentie berekend worden, d.w.z. het percentage individuen die minstens één kopie van dat allel hebben. Daarnaast kunnen we bepalen hoeveel homozygoten en heterozygoten er voor elke microsatelliet zijn. De fractie heterozygote individuen in de populatie, gemiddeld over alle microsatellieten, is de waargenomen heterozygotie, H_o .

Ook kun je tellen hoeveel verschillende allelen er in een populatie aanwezig zijn. Het gemiddelde aantal allelen per microsatelliet (code A) is een maat voor genetische diversiteit. Omdat sommige allelen zeldzaam zijn en andere juist veel voorkomen kun je ook nog berekenen hoeveel allelen er "in omloop zijn". Stel er zijn drie allelen: 118 komt in 60% van de individuen voor, 121 in 10% en 124 in 30%. Dan zijn er effectief niet drie maar 2,17 allelen in omloop, want 90% van de individuen heeft allel 121 niet. Dit effectieve aantal allelen wordt aangeduid met code A_e .

Het Hardy-Weinberg evenwicht en de toepassingen ervan

Volgens de wet van Hardy-Weinberg (https://nl.wikipedia.org/wiki/Wet_van_Hardy-Weinberg) kun je uit de frequenties van twee allelen voor een gen (hier de fragmenten van een microsatelliet) berekenen hoeveel homo- en heterozygoten er zouden moeten zijn als aan een aantal voorwaarden wordt voldaan. Die voorwaarden zijn dat er alleen geslachtelijke voortplanting (dus via seks) plaatsvindt, dat de individuen in de populatie geheel willekeurig met elkaar paren, dat de allelen gelijk verdeeld zijn over de geslachten, dat de populatie oneindig groot is, zodat er geen drift optreedt, dat er geen selectie is en dat er geen migratie plaatsvindt. Wanneer we dus de frequentie van de allelen in een populatie hebben bepaald kunnen we daaruit berekenen hoeveel homo- en heterozygoten we volgens deze voorwaarden zouden moeten vinden. De vergelijking daarvoor is $p^2 + 2pq + q^2 = 1$, waarbij p^2 de frequentie van het ene homozygote genotype is (bijvoorbeeld 118-118), q^2 die van de andere homozygoot (bijvoorbeeld 124-124) en $2pq$ de frequentie van de heterozygoten (118-124).

Afwijkingen van deze frequenties ontstaan bijvoorbeeld wanneer individuen niet willekeurig met elkaar paren, bijvoorbeeld omdat verwanten vaker met elkaar hebben gepaard en er dus inteeft plaatsvindt, of omdat de populatie klein is, waardoor er van de ene generatie op de andere bij toeval allelen verloren zijn gegaan (genetische drift). We kunnen de frequenties van genotypen dus berekenen uit de gemeten frequenties van de allelen in onze steekproef, en we kunnen bepalen (tellen) hoeveel homo- en heterozygoten er in dezelfde steekproef zijn waargenomen. Aan het verschil tussen berekende en waargenomen frequenties kunnen we met de microsatellieten genetische drift en inteelt opsporen. We hebben dat hier gedaan aan 10-15 microsatellieten, maar de metingen worden betrouwbaarder naarmate er meer merkers onderzocht kunnen worden. Met de meest recente methoden kunnen we voor duizenden merkers, verspreid over het hele DNA van een organisme, het genotype bepalen. Die methode is voor toepassing in het natuurbeheer nu nog te duur en dus zeldzaam, maar zal in de nabije toekomst steeds goedkoper en dus meer toegepast worden.

We meten inteelt door de waargenomen heterozygotie (H_o) te vergelijken met de volgens het H-W evenwicht berekende verwachte heterozygotie (H_e). De inteeltcoëfficiënt wordt berekend uit de vergelijking $F_{is} = 1 - (H_o/H_e)$. Is H_o significant kleiner dan H_e , (positieve F_{is}) dan is er sprake van inteelt (minder heterozygoten dan verwacht; door paring tussen verwanten neemt de heterozygotie namelijk af, omdat verwanten door afstamming vaker dezelfde allelen dragen).

Genetische differentiatie en genenuitwisseling

(https://nl.wikipedia.org/wiki/Gene_flow)

Aan de verschillen in allelen en allelfrequenties tussen populaties kunnen we afleiden hoeveel genenuitwisseling ertussen plaats zal vinden. Als twee populaties regelmatig individuen uitwisselen zullen hun allelen steeds beter gemengd raken, en de frequenties ervan zullen steeds meer op elkaar gaan lijken. Als twee populaties geen of weinig individuen uitwisselen gaan ze juist door toevalsprocessen (genetische drift) steeds meer van elkaar afwijken. Elke generatie verdwijnen er door toeval (dragers van) allelen uit elke populatie, maar omdat het door toeval is zijn dat in elke populatie andere allelen.

Hoeveel de allelfrequenties van twee populaties op elkaar lijken wordt berekend met de parameter F_{ST} (genetische differentiatie genoemd). Als die 0 is, dan zijn twee populaties geheel identiek, als die 1 is zijn ze geheel verschillend. Om vast te stellen hoeveel genenuitwisseling er bij benadering plaatsvindt berekenen we dus uit de allelfrequenties van elk paar bestudeerde populaties de F_{ST} , en toetsen statistisch of die significant afwijkt van 0. Als dat zo is, dan is er dus minder dan onbeperkte genenuitwisseling. Hoe hoger de F_{ST} is, des te minder uitwisseling heeft er de afgelopen generaties tussen de populaties plaatsgevonden. Voorheen werd uit F_{ST} wel het aantal migranten per generatie berekend, maar omdat er ook andere factoren een rol spelen is dit eigenlijk niet betrouwbaar. In dit onderzoek gebruiken we de F_{ST} als een relatieve maat; we onderzoeken de verschillen in F_{ST} waarden tussen deelpopulaties in hetzelfde natuurgebied, tussen natuurgebieden en tussen eilanden en het vasteland. Als F_{ST} een goede indicator voor genenuitwisseling is verwacht je een lage waarde binnen gebieden, een hogere tussen gebieden en een nog hogere tussen het vasteland en de sterk geïsoleerde eilandpopulaties.

2.7 Beschrijving geschiktheid habitat

Op grond van een literatuurstudie (zie hoofdstuk 3) is gekozen welke eigenschappen van de habitat zijn beschreven op de locaties waar de konijnen zijn bemonsterd voor analyse van genetische diversiteit en virusbesmetting en -resistentie, en waar de keutels zijn verzameld. In een gebied van 50 meter rondom de burchten is de vegetatiestructuur beschreven op basis van veldwaarneming en recente luchtfoto's.

Als maat voor de hoeveelheid voedsel is het oppervlak van de kortgrazige vegetatie bepaald. Uit de veldwaarnemingen bij het bemonsteren van de konijnen, in herfst en winter, is gebleken dat die kortgrazige vegetatie een afwisseling van soorten bevatte. Ook middelhoge vegetatie, die door maaibeheer snel in aantrekkelijker kortgrazige vegetatie kan veranderen (Kuiters et al., 2017; Saathoff, 2018), kan een bijdrage leveren aan de habitatgeschiktheid.

In aansluiting op eerdere studies is van onderstaande vegetatiestructuurtypen voor elke locatie het percentage bepaald:

- open zand
- mos en kortgrazige vegetatie (optimale foerageerlocaties 0-10 cm)
- middelhoge grazige vegetatie (suboptimale foerageerlocaties 11-30 cm)
- ruig (> 30 cm) (o.a. helm en duinriet, soms met laag struweel)
- heide
- duindoorn ijl
- open struweel (<1,50 m)
- duindoorn dicht
- dicht struweel
- losse bomen en bos (>1,50 m)

1.

Het landschap is geclassificeerd in één van de drie categorieën open, halfopen of dicht.

In het literatuuronderzoek in hoofdstuk 3 is beschreven dat Olff en Boersma (1997) en Van der Hulst (2011) een relatie vonden tussen de zogenaamde Doing landschappen (1988) en de konijnendichtheid. Daarom zijn in dit onderzoek ook de Doing landschappen van de monsterlocaties vastgelegd.

Van de hopen is beschreven:

- de complexiteit van de burchten (aantal pijpen)
- het aandeel van onbewoonde hopen (pijpen) in verhouding tot de bewoonde
- de aanwezigheid van ingestorte pijpen

De complexiteit van de burchten is geschat door de gang van de gezenderde fretten te volgen bij het vangen van de konijnen (zie 2.4).

Overstuiving is gemeten omdat het negatieve effect van stikstof daardoor kan worden verminderd. Dit is gebeurd in vier klassen:

1. geen overstuiving
2. zichtbare overpoedering, b.v. als er kleine kale plekken zijn bij de ingang van hopen
3. Kleinschalige verstuiving, stuifkuilen op < 50 m
4. Grootschalige verstuiving

Er waren geen terreinen in klasse 4, omdat in grootschalige verstuivingen geen konijnenhopen voor bleken te komen.

In hoofdstuk 3, resultaten, wordt uitgelegd hoe wij tot de keuze voor deze eigenschappen van de habitat zijn gekomen. Voor de Nederlandse duinen is dit onderwerp behandeld in een wetenschappelijk artikel van Van Strien et al. (2012) en verder vooral in zogenaamde 'grijze literatuur' besproken: rapporten in opdracht van duinbeheerders en studentenverslagen. Wij ontsluiten deze informatie in hoofdstuk 3.8.1, voor we in 3.8.2 de resultaten van onze studie bespreken.

Met dit onderdeel wordt vraag I beantwoord

l) Is er een verschil in predatiedruk, aanwezigheid van dekking, geschiktheid van het landschap voor predatoren, beschikbaarheid en grootte van burchten en afstand tussen burcht en foerageerlocaties tussen de leefgebieden van de verschillende typen populaties I t/m V?

2.8 Aanbod, beschikbaarheid en kwaliteit van voedsel

Om voor alle populaties waar konijnen zijn gevangen en onderzocht de voedselkwaliteit te bepalen, zijn konijnenkeutels verzameld en geanalyseerd. Konijnen verteren voedsel matig, waardoor de kwaliteit van de plantenresten in de keutels een goede proxy is voor de kwaliteit van het door konijnen gegeten voedsel. Dit is in een experimentele studie bewezen voor stikstofgehaltenes (Gil-Jimenez et al., 2015) en verwacht wordt dat dit ook voor andere elementen geldt. Per locatie zijn tenminste 30 verse keutels random verzameld en z.s.m. ingevroren. Hierbij is niet bij latrines verzameld, omdat hier dominante mannen vaak aanwezig zijn en er een vertekend beeld kan ontstaan voor de gemiddelde voedselkwaliteit van planten voor de gehele populatie. Aan deze keutels worden de volgende variabelen gemeten:

1. Versgewicht, drooggewicht en vochtgehalte
2. Versgewicht is bepaald nadat los aanhangend zand van de keutels is verwijderd. Drooggewicht is bepaald nadat keutels gedurende 48 uur in een stoof bij 70°C zijn geplaatst. Dit drooggewicht is noodzakelijk om de voedselkwaliteit van de plantenresten te bepalen. Het verschil in versgewicht en drooggewicht is het vochtgehalte van de keutels.
3. Verassingsgewicht
4. Het verassingsgewicht is bepaald nadat de keutels gedurende tenminste 24 uur in een oven van 550°C zijn geplaatst. Hierdoor wordt al het organisch stof verbrand en blijft alleen mineraal zand en calciumcarbonaten over. Het verschil tussen het drooggewicht van de keutels en het verassingsgewicht is het gewicht aan organisch materiaal in de keutel.
5. Elementen

Van 3 mengmonsters van 3 random gekozen gedroogde keutels per locatie is het materiaal in een kogelmolen tot poeder vermalen (Retsch Mixer Mill MM 400) voor 60 seconden 30 r/s. Voor bepaling van C en N is van alle vermalen monsters $3,0 \pm 0,1$ mg afgewogen (op 96 wells plaat) en in een tinnen cupje tot een klein bolletje gedraaid. Meting vond plaats met een NA1500 (Carlo Erba - Thermo Fisher Scientific). De overige elementen zijn met een destructiemethode geanalyseerd door 200 ± 5 mg fijngemalen monster af te wegen en 4 ml 65% HNO₃ en 1 ml 30% H₂O₂ toe te voegen. De monsters zijn ± 45 minuten in een rotor in een destructiemagnetron geplaatst en daarna afgekoeld in de koelkast. Monsters zijn opgelost in 100 ml MilliQ en geanalyseerd op AA (Na, K) en ICP (overige elementen).

Resultaten zijn omgerekend naar gewichtspercentages, dus aantal gram van een element per gram drooggewicht van de keutel, waarbij wordt gecorrigeerd voor zandgehalte. In sommige gevallen zijn de gewichtspercentages omgerekend naar ratio's, zoals de C:N-ratio en N:P ratio.

Met dit onderdeel worden vragen j en k beantwoord:

j) Zijn er verschillen in kwantiteit (biomassa), kwaliteit (kruidenrijkdom, chemische samenstelling) en beschikbaarheid (vegetatiehoogte) van het voedselaanbod tussen de leefgebieden van de verschillende typen populaties I t/m V?

k) Zijn er verschillen in terreincondities (bijv. bodemopbouw, bodemchemie en verhoudingen tussen droge en vochtige terreindelen) die verschillen in voedselkwantiteit en -kwaliteit verklaren?

2.9 Analyse uitzettings- en bijzettingsprojecten

Er zijn in Nederland en het buitenland diverse uitzettings- en bijzettingsprojecten uitgevoerd. Bij enkele van de Nederlandse projecten waren leden van het projectteam betrokken. Deze projecten zijn opnieuw geanalyseerd, waarbij de resultaten van dit verdiepende onderzoek worden betrokken.

In enkele gevallen zijn uitzettingsprojecten in (grijze) literatuur goed vastgelegd. Voor een aantal projecten is om aanvullende informatie gevraagd bij de uitvoerders.

Daarbij is gevraagd naar het aantal uitgezette dieren, de duur en periode van de bijzettingen, de inzet van kunstburchten, soft of hard release, wel of geen beheer van predatoren, genetische variatie van de uitgezette dieren, en of er aanpassingen aan de habitat zijn gedaan en de

uitgezette dieren al dan niet werden ingeënt tegen RHDV en/of myxomatose. Dit is gerelateerd aan het resultaat bij de uitzetting of bijzetting op de korte en lange termijn.

Met dit onderdeel wordt vraag m beantwoord:

m) Welke eerdere bijplaatsingen van konijnen in Nederland en in het buitenland zijn bekend en wat zijn de succes- dan wel faalfactoren geweest?

2.10 Synthese

Met dit onderdeel worden alle antwoorden op de deelvragen a t/m o tot één synthese gesmeed en wordt er antwoord gegeven op de deelvragen p, q en r:

p) Indien de mate van infectie inderdaad (mede) wordt veroorzaakt door habitatkwaliteit, welke maatregelen kan een duinbeheerder dan nemen om Konijnenpopulaties te versterken (type, schaal, fasering) in relatie tot de specifieke uitgangssituatie van zijn/haar terrein?

q) Indien de genetische diversiteit (m.n. inteeltdepressie) de levensvatbaarheid van konijnenpopulaties nadelig beïnvloedt, hoe kunnen duinbeheerders dit op een effectieve manier tegengaan?

r) Indien de connectiviteit tussen deelpopulaties binnen de konijnen-metapopulatie(s) onvoldoende is, welke maatregelen kunnen duinbeheerders nemen om die te verbeteren?

3. Resultaten

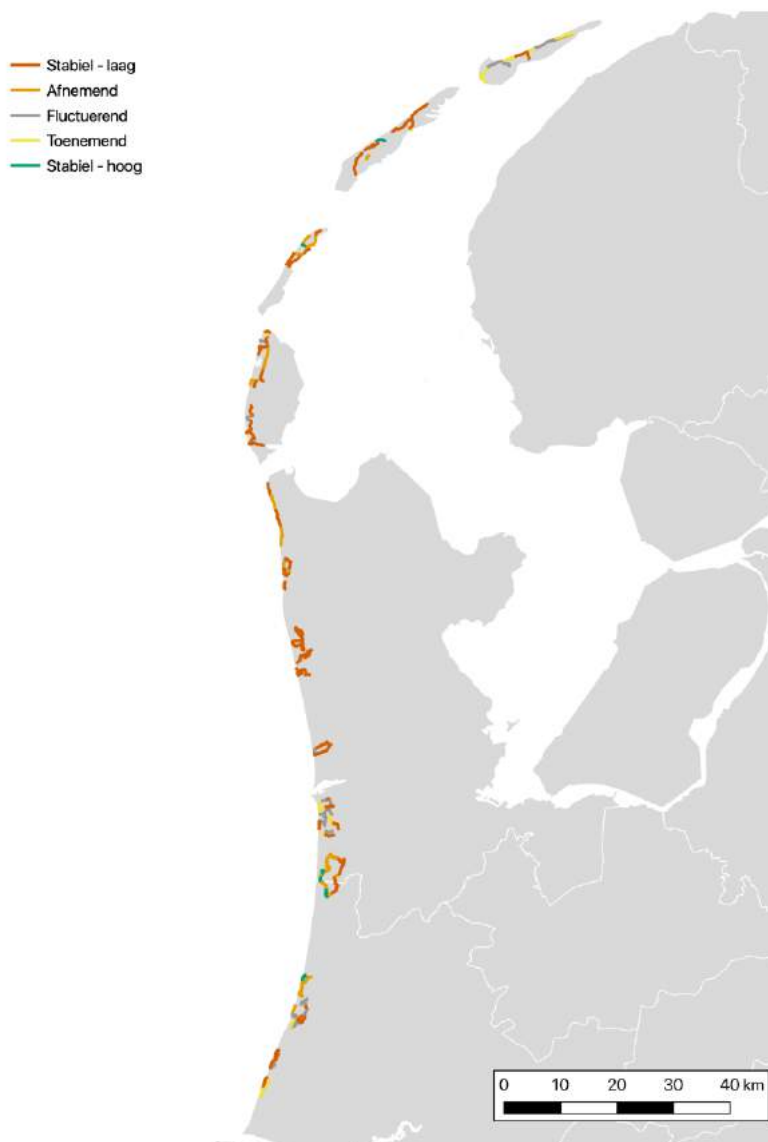
3.1 Analyse trends konijnenpopulaties & dichtheden

Er is bij de analyse van de konijntelgegevens gewerkt met het maximaal getelde aantal konijnen per km sectie in het najaar, als proxy voor dichtheid. Eerst is gekeken naar het gemiddelde aantal getelde dieren over de hele periode. Hierbij viel een flink aandeel van de secties van de telroutes in de periode 2004-2017 in de categorie "stabiel-laag", omdat in deze hele periode gemiddeld minder dan 1 konijn per kilometer werd geteld. Het ging daarbij om vrijwel de hele route Pettemerduinen, alle secties bij Zwanenwater, Schoorl, Bergen, Heemskerk en een deel van de secties op Texel en in de AWD, en het Zwanenwater.

Een lineaire regressie op de maxima per jaar van de secties wees op toenemende aantallen op secties in Ameland, Duin- en Kruidberg, de Kennemerduinen, Kraansvlak, Meijendel en Solleveld, en afname in secties in de Noordkop, Terschelling, Vlieland en het Zwanenwater, de AWD, Berkheide, Meijendel. Hierbij zijn alleen de trends genomen met een R^2 van meer dan 0,5, en een p voor de factor jaar van minder dan 0.1. De overige secties konden niet op basis van gemiddelde + standaarddeviatie of met regressie worden ingedeeld, en werden visueel ingedeeld (figuur 3.2.1). Soms was het onderscheid tussen fluctuerende en stabiel lage aantallen lastig te maken.

Het gaat eigenlijk overal om lage aantallen konijnen. De hoogste aantallen per gereden km, waarbij de aantallen relatief stabiel zijn, werden bereikt op een van de transecten op Ameland (sectie 3) en Solleveld (ook sectie 3). Hier werden in het najaar respectievelijk rond de 25 en tussen de 40 en 80 konijnen per kilometer geteld. Op beide transecten zien we in de laatste jaren een afname: zo waren bij deze sectie 3 in Solleveld ten tijde van bemonstering nauwelijks meer dieren aanwezig.

Op een aantal andere transecten, zoals delen van de Duin- en Kruidberg en Berkheide worden weliswaar ook gemiddelde aantallen in het najaar van rond de 25 konijnen per km geteld, maar daar gaat het steeds om populaties die vanaf 2010 tot 2014 toenemen en dan weer inzakken. Blijkbaar is het omslagpunt dat voorspeld wordt (zie inleiding en figuur 1.1) daarmee nog niet bereikt.



Figuur 3.1.1. NEM-transecten ingedeeld in stabiel-laag, afnemend, fluctuerend, toenemend en stabiel hoog op het moment van gebiedskeuze, op basis van telgegevens van 2004 tot en met 2017. Op Schiermonnikoog wordt niet geteld.

Figure 3.1.1. Spotlight count transects, coloured according to trend: stable-low density, declining, fluctuating, increasing and stable-high, based on counts from 2004-2017.

Op basis van de analyse van de tellingen is een gebiedskeuze gemaakt. Omdat op dat moment de tellingen tot 2017 beschikbaar waren is vervolgens met dit wensenlijstje overlegd met de beheerders, is er in oktober 2018 een keuze voor de te bemonsteren gebieden gedaan (tabel 3.3.1). Het vinden van stabiel lage gebieden was daarbij geen probleem. Veel lastiger was het selecteren van gebieden die recent waren toegenomen. Vaak bleek dat secties waar in 2015 of 2016 nog hoge aantallen werden geteld, intussen waren ingestort, mogelijk door RHD-V2. De uiteindelijke keuze voor monstergebieden vormt een combinatie van de vijf onderscheiden types van recente populatieontwikkeling en type bodem, en ligging (vasteland versus Waddeneiland). Bij het bemonsteren zijn we door tegenvallende dichtheden meermaals uitgeweken naar andere terreinen bij dezelfde beheerder. Voor voldoende locaties met stabiele hoge aantallen is uitgeweken naar semi-natuurlijke gebieden: De Banken, Maasvlakte, en twee golfterreinen. De uiteindelijk gemonsterde locaties en gerealiseerde vangsten worden in de volgende paragraaf besproken.

3.2 Vangsten en recente ontwikkeling in aantallen

Er zijn uit 23 deelgebieden aan de Nederlandse kust bloedmonsters van konijnen verkregen (tabel 3.2.1, figuur 3.2.1). Daarnaast was het mogelijk een Duitse populatie te bemonsteren.

Het aantal konijnen dat per deelgebied kon worden gevangen was relatief laag. In de meeste gebieden kon met moeite aan de 9 á 10 dieren worden gekomen, in Solleveld was er een uitbraak van RHD gaande en werd naast 6 gevangen dieren een dier in een burcht gevonden, dat de nacht ervoor gestorven was.

Uit vijf gebieden zijn dieren door faunabeheerders aangeleverd: Ameland, de Kennemer Golf & Country Club, de Noordwijkse Golfclub, Maasvlakte noord en Maasvlakte zuid. Dit zijn terreinen waar in het kader van schadebestrijding konijnen worden geschoten. In de overige bemonsterde gebieden wordt niet gejaagd of schadebeheer gepleegd.

Naast deze gebieden hebben we in 5 gebieden gepoogd dieren te vangen, maar daar lukte dit niet. Op deze locaties was de populatie ingestort, of waren de dieren teruggedrongen tot holen op locaties die niet te fretteren zijn, zoals holen aan de voet van hoge duinen of onder dichte duindoorns. Dit was aan de orde op Goeree (Meinderswaal en Westhoofd, rond de vuurtoren), het zuidelijk deel van Klippad (Meeuwenduin) in Meijendel, het Zilkerpad in de Amsterdamse Waterleidingduinen, en de Westert in het Noordhollands Duinreservaat. De intentie was om in het Zwanenwater op twee ver van elkaar liggende locaties in het noorden en het zuiden te vangen, maar vanwege het lage aantal vangsten zijn de monsters van deze twee gebieden in de analyses samengevoegd.

Uit Rees, Duitsland, werden door jagers monsters van 6 dieren aangeleverd. Die dienen als referentiepopulatie voor het genetische en virale onderzoek.

Op basis van de NEM konijntellingen of informatie van beheerder en indrukken tijdens het vangwerk zijn de dichtheid en trend ingedeeld in hoog (15+ per km), matig (5-15 per km) en laag (0-5 konijnen per km). Soms bleek ter plaatse de dichtheid recent nog flink afgenomen.

Tabel 3.2.1. Aantal gevangen dieren per locatie, van noord naar zuid, met de dichtheid geschat op moment van bemonstering, aantal getelde dieren in het najaar in 2004-2017 en de trend.

¹ Voor analyses samengevoegd. ² Monsterlocatie ligt niet aan een NEM-route, informatie over dichtheid uit veld, en trend/dichtheid van beheerder.

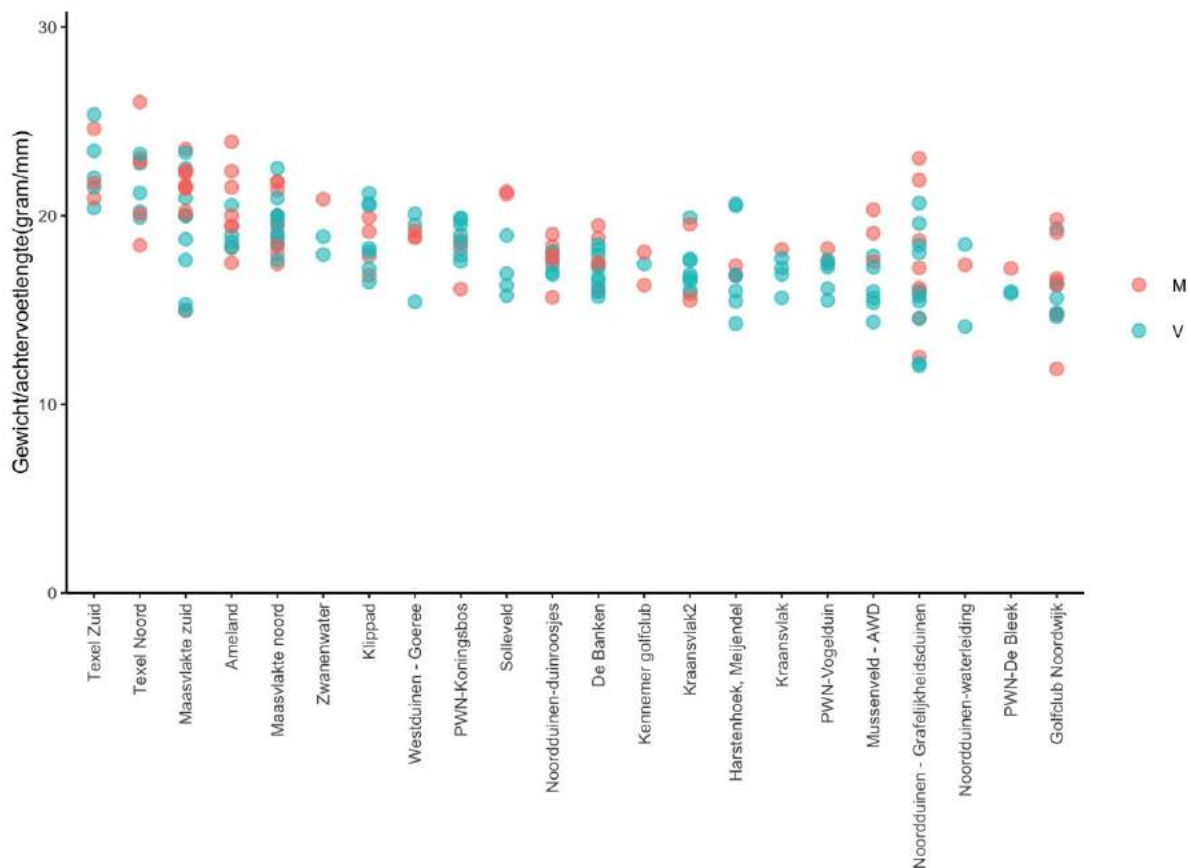
Table 3.2.1. Amount of amplex rabbits per locations, ordered from north to south, with density, number counted per km spotlight, and trend. ¹ Sites combined in analyses. ² Sampling site is not adjacent to a spotlight count route, information about density and trend was given by site manager.

Gebiedsnamen	Dichtheid	Aantal/km	Trend	Aantal bemonsterde konijnen
Ameland	hoog	28.3	stabiel	13
Eierlandse duinen, Texel	laag	2.8	afnemend	10
Hoornderslag, Texel	matig	7.27	afnemend	8
Grafelijkheidssduinen	matig	6.1	afnemend	18
Waterleidingduinen, Noordduinen	matig	6.1	afnemend	4
Falga/Duinroosvallei, Noordduinen	matig	6.2	fluctuerend	13
Zwanenwater Noord ¹	laag	1.7	stabiel	3
Zwanenwater Zuid ¹	laag	0.6	stabiel	1
Vogelduin, NHD ²	matig		stabiel	7
De Bleek, NHD	laag	9.8	afnemend	3
De Westert, NHD	matig	8.1	stabiel	-
Koningsbosch, NHD ²	matig		stabiel	10
Kraansvlak 1	laag	2.6	afnemend	6
Kraansvlak 2	laag	2.6	afnemend	10
Kennemer Golf & Country Club ²	hoog		stabiel	5
Mussenveld, AWD ²	matig		stabiel	10
Zilkerpad, AWD	hoog	20	stabiel	-
Noordwijkse Golfclub ²	hoog		stabiel	13
Meeuwenduin, Meijndel	hoog	29.3	afnemend	11
Klippad-zuid, Meijndel	laag	2.6	stabiel	-
Harstenhoek, Meijndel ²	matig		stabiel	10
Bloedberg, Solleveld	laag	6.2	afnemend	8
De Banken ²	hoog		stabiel	15
Maasvlakte noord ²	hoog		stabiel	21
Maasvlakte zuid ²	hoog		stabiel	21
Meinderswaal, Goeree ²	laag		stabiel	-
Westduinen, Goeree	matig		toename	6
Westkop, Goeree ²	laag		stabiel	-
Rees , Duitsland. ²	matig		stabiel	6



Figuur 3.2.1. Ligging van de bemonsteringslocaties.
Figure 3.2.1. Locations of studied populations.

De gevangen dieren op Texel, Ameland en Maasvlakte hebben een significant hogere gewicht-achtervoetlengte verhouding dan de andere gebieden, de Noordduinen-Grafelijkheidsduinen, de Bleek en de Golfclub Noordwijk zijn juist lager (figuur 3.2.2) (ANOVA + Tukey posthoc, $F = 7.469$, $p < 0.01$).



Figuur 3.2.2. *Conditie (lichaamsgewicht/achtervoetlengte) van de gevangen konijnen, exclusief juveniele dieren. De gebieden, op de x-as, zijn gesorteerd op gemiddelde.*

Figure 3.2.2. *Body condition (body weight/hind foot length) of the sampled rabbits, excluding juveniles. The areas (x-axis) are sorted by condition means.*

3.3 Aanwezige antilichamen

De virus-analyse bestond uit het bepalen van de titer van antilichamen, die wijzen op RHDV-1 en RHDV-2 (tabel 3.3.1). Een hoge titer wijst op een actuele, recente of minder recente uitbraak van een van de twee virussen. Het percentage van individuen dat negatief was voor RHD1 en RHD2 geven aan in hoeverre de populatie tegen het virus bestand is: hoe minder dieren met een negatieve titer, hoe meer weerstand wordt opgebouwd.

Geen van de bemonsterde konijnenpopulaties is vrij van contact met rabbit haemorrhagic disease. Bij vrijwel alle populaties ging het daarbij om RHDV-2. Op het Kraansvlak was de titer tegen RHDV-1 hoog en die tegen RHDV-2 laag, en bij Koningsbos waren deze vergelijkbaar, maar laag, wat wijst op een niet recente uitbraak.

Er zijn vier populaties waar RHD-V2 persistent aanwezig is, seropositiviteit ook, en de dichtheden relatief hoog zijn, wat wijst op resistentie: op Ameland, de Bleek, de Banken en de noordelijke Maasvlakte. Opvallend genoeg is, op nog geen kilometer afstand op de Zuidelijke Maasvlakte een veel lagere titer, met titers die aangeven dat er geen recent contact is geweest met RHDV-2. Er was geen significante relatie tussen titers van RHDV-1 of RHDV-2 en de lichaamsconditie (lichaamsgewicht/achtervoetlengte), zowel op individueel als populatieniveau.

Tabel 3.3.1. Gemiddelde titers van antilichamen tegen RHDV en RHDV-2, en het percentage individuen dat negatief was voor RHDV en RHDV-2. n: aantal bemonsterde dieren.

Table 3.3.1. Average titers of antibodies against RHDV and RHDV-2, and the percentage of individuals that was negative for RHDV and RHDV-2. n: number of sampled individuals.

Gebiedsnamen	n	RHDV titer	RHDV-2 titer	%neg RHDV	%neg RHDV-2	Recente Uitbraak?	Interpretatie / toelichting
Ameland	10	130	696	33	11	ja	persistente aanwezigheid van RHD2; resistent
Eierlandse duinen, Texel	10	99	206	0	0	ja	recente uitbraak van RHD2
Hoornderslag, Texel	8	24	250	13	25	nee	geen recente uitbraken, laatste was van RHD2
Grafelijkheidsduinen / Waterleidingduinen	22	59	238	59	50	ja	infecties in periode(n) voor bemonstering door RHD2
Falga/Duinroosvallei, Noordduinen	14	64	344	64	29	ja	infecties in periode(n) voor bemonstering door RHD2
Zwanenwater	2	20	10	50	50	nee	al een tijd van beide geen uitbraak: 1 dier negatief, 1 dier zeer lichte infecte. Let op: weinig monsters (2)
Vogelduin, NHD	6	25	184	20	14	ja	recente uitbraak van RHD2
De Bleek, NHD	2	90	650	0	0	ja	persistente aanwezigheid van RHD2; resistent
De Westert, NHD							geen vangsten
Koningsbos, NHD	10	50	58	0	38	nee	een minder recente uitbraak van RHD2 of RHD
Kraansvlak 1	6	278	78	0	0	ja	Actieve uitbraak van RHD
Kraansvlak 2							monsters van onvoldoende kwaliteit.
Kennemer Golf & Country Club	2	30	80	0	50	nee	Weinig monsters succesvol geanalyseerd, titers wijzen op geen recente uitbraak, laatste contact met RHD2.
Mussenveld, AWD	10	41	404	50	10	ja	bij de analyse kon slechts 1 monster worden gebruikt, rest was van onvoldoende kwaliteit
Zilkerpad, AWD							(geen vangsten)
Noordwijkse Golfclub	12	60	241	17	21	nee	geen recente uitbraken, laatste was van RHD2
Meeuwenduin, Meijndel	11	50	100	27	27	nee	geen recente uitbraken, laatste was van RHD2
Harstenhoek, Meijndel	9	15	18	78	44	nee	al een tijd van beide geen uitbraak
Bloedberg, Solleveld	8	18	45	50	25	nee	uitbraak van RHD2 van enkele maanden geleden
De Banken	15	7	498	7	20	ja	persistente aanwezigheid van RHD2; resistent
Maasvlakte noord	20	186	606	5	10	ja	persistente aanwezigheid van RHD2; resistent
Maasvlakte zuid	10	56	280	10	0	nee	geen recente uitbraken, laatste was van RHD2
Meinderswaal, Goeree		-					(geen vangsten)
Westduinen, Goeree	6	33	648	33	33	ja	actieve uitbraak van RHD2
Westkop, Goeree		-	-	-	-	-	(geen vangsten)
Duitsland	6	0	705	0	17	ja	actieve uitbraak van RHD2

3.4 Genetische diversiteit

3.4.1 Genetische diversiteit en kans op inteelt

De genetische diversiteit wordt gemeten aan de hand van de gemiddelde heterozygotie van de 10 geanalyseerde microsatellieten. Een individu is heterozygoot wanneer de varianten die het van de vader en van de moeder heeft gekregen verschillend zijn, en homozygoot wanneer ze hetzelfde zijn. Wanneer alle konijnen in een populatie willekeurig met elkaar zouden paren, zou de heterozygotie zich volgens de theorie houden aan het zgn. Hardy-Weinberg evenwicht. De volgens het HW-evenwicht verwachte (en uit een vergelijking berekende) frequentie heterozygoten, H_e (e van 'expected'), gebruiken we als maat om de genetische diversiteit van populaties onderling te vergelijken. Naast de uit het HW-evenwicht berekende verwachte waarde kunnen we het aantal heterozygoten in de populatiesteekproef ook tellen. Dat levert de waargenomen heterozygotie, H_o (o van 'observed') op. Is er veel inteelt, dan neemt het aantal waargenomen heterozygoten sterk af, en wordt H_o lager dan H_e . Uit de verhouding tussen beide maten ($1-H_o/H_e$) wordt de inteeltcoëfficiënt, F_{IS} , berekend: een (sterk) positieve F_{IS} -waarde is een indicatie van inteelt (relatief veel paring tussen aan elkaar verwante dieren), een negatieve F_{IS} -waarde wijst op een overschot aan heterozygoten (relatief weinig paring tussen verwante dieren), en als de F_{IS} gelijk is aan nul gedraagt de populatie zich geheel volgens het HW-evenwicht, waarin alle konijnen dus willekeurig met elkaar paren.



Figuur 3.4.1. De Banken, een gebied met een relatief hoge dichtheid aan konijnen, en tekenen van immuniteit tegen RHDV-2.

Figure 3.4.1. De Banken, a site with a relatively high density of wild rabbits, and signs of immunity against RHDV-2.

Tabel 3.4.1.1. Genetische diversiteit over alle bemonsterde populaties van het konijn in de Nederlandse kustduinen.

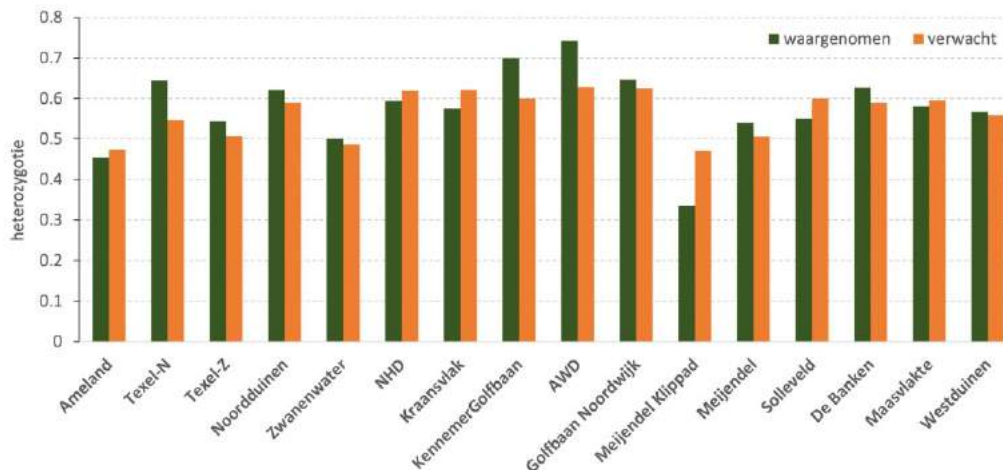
Table 3.4.1.1. Genetic diversity of all sampled populations of wild rabbits in the Dutch coastal dunes, with mean, standard deviation, and confidence interval (2.5% - 97.5%).

betrouwbaarheidsinterval

Parameter	gemiddelde	standaard-deviatie	2.5%	97.5%
A	6.3	0.6	5.3	7.4
A_{eff}	2.1	0.1	1.9	2.3
H_o	0.572	0.035	0.501	0.632
H_e	0.559	0.027	0.504	0.605
F_{is}	-0.022	0.032	-0.076	0.041

Alle populaties zijn over alle loci getoetst op afwijking van het Hardy-Weinberg evenwicht. Geen van de populaties en loci weken van dat evenwicht af na het toepassen van een Bonferroni correctie, die nodig was vanwege het grote aantal toetsen ($P > \alpha/170$). De aanwezigheid van koppeling tussen allelen van verschillende loci (*linkage disequilibrium*) is getoetst met GENEPOP-software v. 4.7.5 (Rousset 2008). Van alle gescreende loci bleken alleen Sat2 en Sat4 gekoppelde allelen te vertonen ($P < 0,001$). Dit komt overeen met het Franse onderzoek (Queney *et al.* 2001). De onderzoekers wijten de koppeling aan de positie van beide loci in hetzelfde cluster genen dat verantwoordelijk is voor de productie van het melkeiwit caseïne (Queney *et al.* 2001).

Figuur 3.4.1.1. Genetische diversiteit van de bemonsterde konijnenpopulaties langs de Nederlandse



kustduinen in waargenomen (H_o , donkergroene balken) en verwachte heterozygotie (H_e , oranje balken) De populaties zijn op de x-as van links naar rechts gerangschikt van Noord naar Zuid.

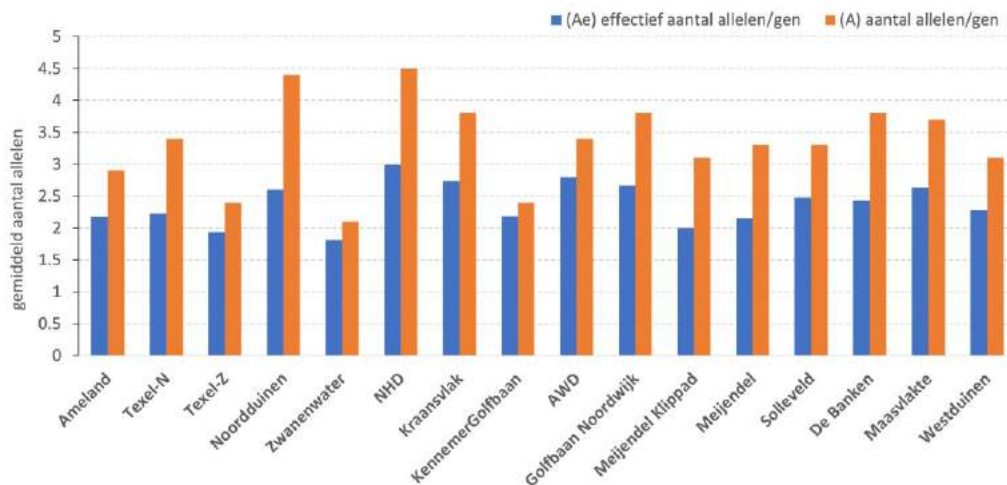
Figuur 3.4.1.1. Genetic diversity of the sampled rabbit populations in the Dutch coastal dune area, in observed (H_o , dark green) and expected heterozygosity (H_e , orange). Populations on the x-axis are ordered by location (north to south).

De genetische diversiteitsstatistiek over alle populatiesteekproeven samen (tabel 3.4.1.1.) laat zien dat er gemiddeld geen sprake is van inteelt (F_{is} wijkt niet significant af van 0). Dat blijkt ook uit het feit dat de waargenomen heterozygotie niet afwijkt van de volgens het Hardy-Weinberg evenwicht verwachte heterozygotie. Hoewel het aantal allelen (genvarianten) voor de 10 microsatellieten gemiddeld hoog is (parameter A), zijn er gemiddeld maar weinig effectief (A_{eff}) in een populatie aanwezig.

Het feit dat in de populaties de waargenomen heterozygotie niet sterk verschilt van de verwachte (figuur 3.4.1.2) geeft al aan dat inteelt in de afzonderlijke populaties vrijwel niet voorkomt. De enige uitzondering is populatie rond het Klippad in het Meeuwenduin in Meijndel. In sommige populaties (Texel N, Kennemer Golfbaan, AWD) worden zelfs méér heterozygoten waargenomen dan verwacht. De meeste populaties hebben een vergelijkbare genetische diversiteit (H_e), die met enkele uitzonderingen (Ameland, Zwanenwater en Meijndel Klippad) hoger is dan 0,5. De in het midden van het kustgebied gelegen populaties NHD, Kraansvlak, Kennemer Golfbaan, AWD en Golfbaan Noordwijk hebben de hoogste H_e -waarden (figuur 3.4.1.1).

Het gemiddeld in een populatie waargenomen aantal allelen per microsatelliet laat een vergelijkbaar beeld zien (Figuur 2). Wanneer kleine en/of geïsoleerde populaties door toevalsprocessen (genetische drift) varianten verliezen, nemen de waarden voor A en A_e af. Relatief lage waarden voor A (<2,5) vinden we in populaties Texel-Zuid, Zwanenwater, en de Kennemer Golfbaan, maar het zeer lage aantal monsters van beide laatste locaties (n=4 en n=2) maakt elke parameterwaarde feitelijk onbetrouwbaar. Relatief hoge aantallen allelen nemen we

waar in de Noordduinen en het NHD. Effectief gezien (A_e) tonen de meeste populaties tussen de 2 en 3 allelen, en ook voor deze variabele hebben Texel-Z en het Zwanenwater de laagste waarden.



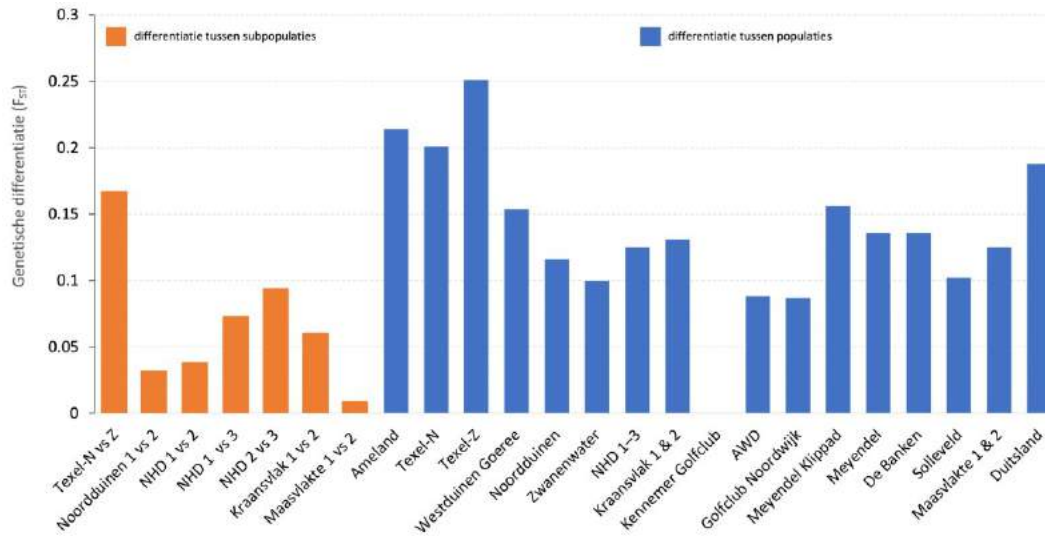
Figuur 3.4.1.1. Genetische diversiteit van de bemonsterde konijnenpopulaties langs de Nederlandse kustduinen, gemeten als het aantal varianten (allelen) per microsatelliet. De grafiek toont het aantal totale aantal (A , oranje balken) en het effectieve aantal allelen (A_e , blauwe balken) per populatie, gemiddeld over de 10 microsatellieten. De populaties zijn op de x-as van links naar rechts gerangschikt van Noord naar Zuid.

Figuur 3.4.1.1. Genetic diversity of sampled wild rabbit population in the Dutch coastal dunes, expressed as the number of variants (alleles) per microsatellite. The graph shows the total (A , orange) and the number of effective alleles (A_e , blue) per population, averaged over 10 microsatellite markers. The populations on the x-axis ordered by locations, from north (left) to south (right).

Er werd geen enkel significant verschil in genetische diversiteit gevonden tussen de demografische status van een populatie (goed-matig-slecht, of versimpeld naar goed t.o.v. matig/slecht) en de genetische diversiteit (ANOVA of Mann-Whitney test, met of zonder de te kleine steekproef van de Kennemer Golfbaan, alle p-waarden $>0,25$).

3.4.2 Genenuitwisseling tussen populaties en deelpopulaties

Wanneer twee populaties veel individuen (en dus genen) uitwisselen worden ze voortdurend vermengd en gaan ze uiteindelijk sterk op elkaar lijken. Het genetische verschil tussen populaties onderling, ook wel genetische differentiatie genoemd, is dan ook een indicatie voor de mate waarin ze genen uitwisselen en dus met elkaar in contact staan. Theoretisch verwacht je dat twee deelpopulaties binnen een gebied relatief veel genen uit kunnen wisselen en dus weinig genetisch van elkaar verschillen. Deelpopulaties zullen dus onderling een lage genetische differentiatie vertonen. Afzonderlijke populaties in verschillende natuurgebieden zullen naar verwachting minder uitwisseling vertonen. De mate waarin er individuen worden uitgewisseld hangt af van de kans dat individuen van het ene naar het andere gebied kunnen migreren en daar met een lokale inwoner zullen paren. Door de genetische differentiatie (F_{ST}) te berekenen, kunnen we dus een indruk krijgen van de hoeveelheid uitwisseling tussen de bemonsterde gebieden. Dat is hier gedaan tussen deelgebieden binnen een aantal grotere terreinen (Texel, Noordduinen, Noord-Hollands Duinreservaat, Kraansvlak en Maasvlakte) en tussen elke populatie (deelpopulaties samengenomen) en alle andere populaties (figuur 3.4.1.1.).



Figuur 3.4.1.1 Genetische differentiatie (F_{ST}) tussen deelpopulaties van het konijn binnen een aantal grotere duingebieden (oranje balken) en gemiddeld tussen elke populatie en alle andere gebieden (blauwe balken).

Figuur 3.4.1.1 Genetic differentiation (F_{ST}) between subpopulations of wild rabbits within a number of larger dune areas (orange), and averaged the differentiation between all populations and other areas (blue).

Zoals verwacht is de genetische differentiatie tussen populaties in de deelgebieden (subpopulaties) aanzienlijk lager dan die tussen populaties. Gemiddeld is de F_{ST} -waarde tussen deelpopulaties 0,068. De waarden tussen populaties zijn apart berekend voor de vastelandsduinen (0,118) en de eilanden (0,208). Duidelijk is te zien dat door de geïsoleerde ligging van de eilandpopulaties ook hun genetische differentiatie hoger uitvalt. Die differentiatie is van dezelfde orde van grootte als die van de (als buitengroep in de analyse opgenomen) Duitse populatie met alle Nederlandse (figuur 3.4.1.1.).

De F_{ST} -waarde tussen de duingebieden op het vasteland is duidelijk hoger dan die tussen deelpopulaties binnen de grotere gebieden. De populaties van Texel-Noord en Texel-Zuid verschillen even sterk van elkaar als vastelandspopulaties.

Ook uit een AMOVA (tabel 3.6.4.2.) blijkt dat er significante variatie is tussen populaties binnen de eilanden en de vastelandsduinen en tussen de populaties op de eilanden en in de vastelandsduinen als deze worden gegroepeerd.

Tabel 3.6.4.2. Analyse van Moleculaire Variantie (AMOVA) voor de onderzochte konijnenpopulaties in de Nederlandse kustduinen. De eilandpopulaties Ameland en Texel zijn in een aparte groep geplaatst om te toetsen of deze significant afwijken van de vastelandspopulaties.

Table 3.6.4.2. Analysis of molecular variation (AMOVA) for the sampled rabbit populations in the Dutch coastal dunes. Mainland populations ('vastelands-') and island populations Ameland and Texel were placed in separate groups ('eiland-populaties') to test if these are different.

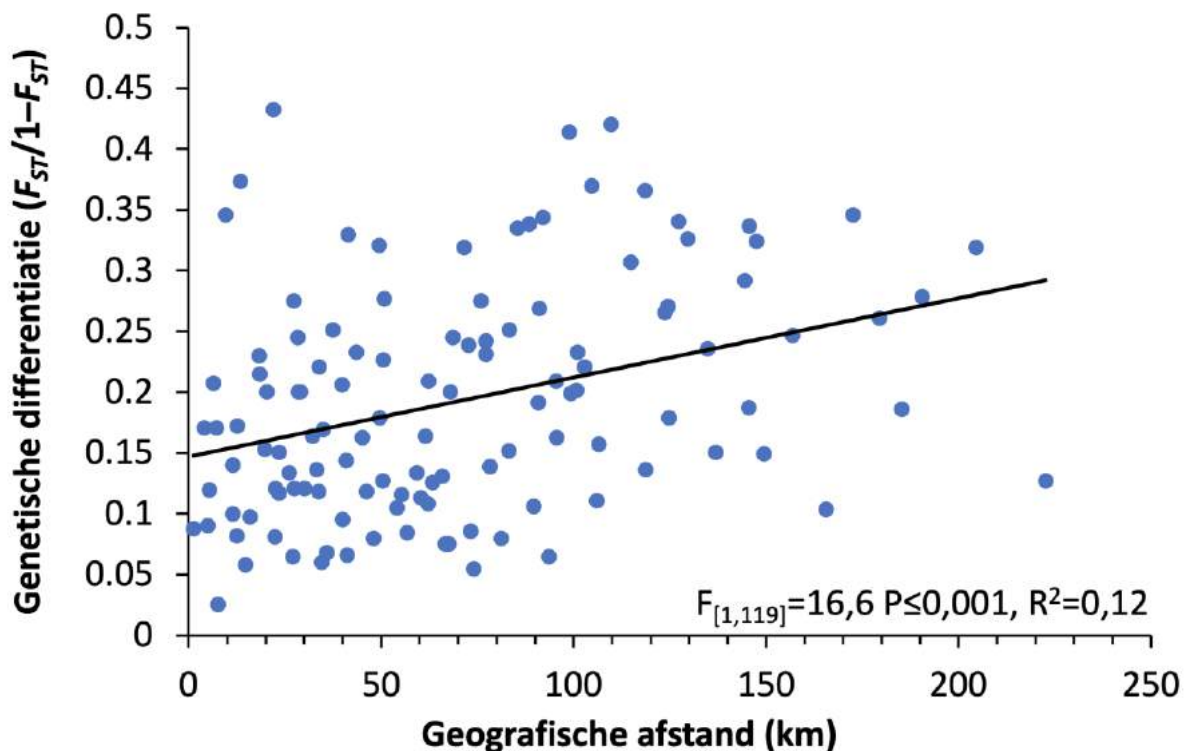
variatie	genesteld in	% variantie	F	95% BI		p
				onder	boven	
binnen individuen	--	0.804	0.196	0.130	0.255	--
tussen individuen	populaties	-	-	-	0.043	0.640
tussen populaties	eiland- en vastelandspopulaties	0.106	0.117	0.095	0.139	≤0.001
tussen eiland- en vastelandspopulaties	--	0.094	0.094	0.063	0.126	≤0.001

Bovenbeschreven resultaten wijzen erop dat er weinig genenuitwisseling plaatsvindt tussen de konijnenpopulaties in de verschillende duingebieden. Een tabel met afzonderlijke F_{ST} -waarden tussen elk paar van duingebieden is opgenomen in Bijlage 1.

3.4.3 Isolatie door afstand

Wanneer een metapopulatie (het netwerk van populaties in een bepaald gebied) in evenwicht is, bestaat er een positief verband tussen de geografische afstand tussen twee populaties en de genetische afstand (omgekeerd evenredig aan de verwantschap). Dat verband wordt in de populatiegenetica het isolatie-door-afstand (isolation-by-distance, IBD) patroon genoemd (Wright 1943). Naarmate twee populaties verder van elkaar af liggen zal er minder vaak uitwisseling tussen plaatsvinden, waardoor ze minder op elkaar lijken. Dicht bij elkaar gelegen populaties zullen echter als het goed is relatief sterk op elkaar lijken.

Bij de onderzochte konijnenpopulaties is er een statistisch significant isolatie-door-afstand verband (figuur 3.4.3.1.). Gemiddeld neemt dus – zoals verwacht – de genetische differentiatie (F_{ST}) tussen populaties toe als hun onderlinge geografische afstand groter is. Geografische afstand verklaart echter slechts 12% van de variantie in F_{ST} (figuur 3.4.3.1.), wat wil zeggen dat het verband relatief zwak is. Dat betekent zeer waarschijnlijk dat toevalsprocessen als genetische drift het patroon hebben vertroebeld, wat samen met de significant van nul afwijkende gemiddelde F_{ST} -waarden een aanwijzing is voor beperkte genenuitwisseling tussen de populaties.



Figuur 3.4.3.1. Verband tussen geografische afstand (in kilometers) en genetische afstand (als $F_{ST}/(1-F_{ST})$) voor alle paarsgewijze vergelijkingen tussen de onderzochte konijnenpopulaties.

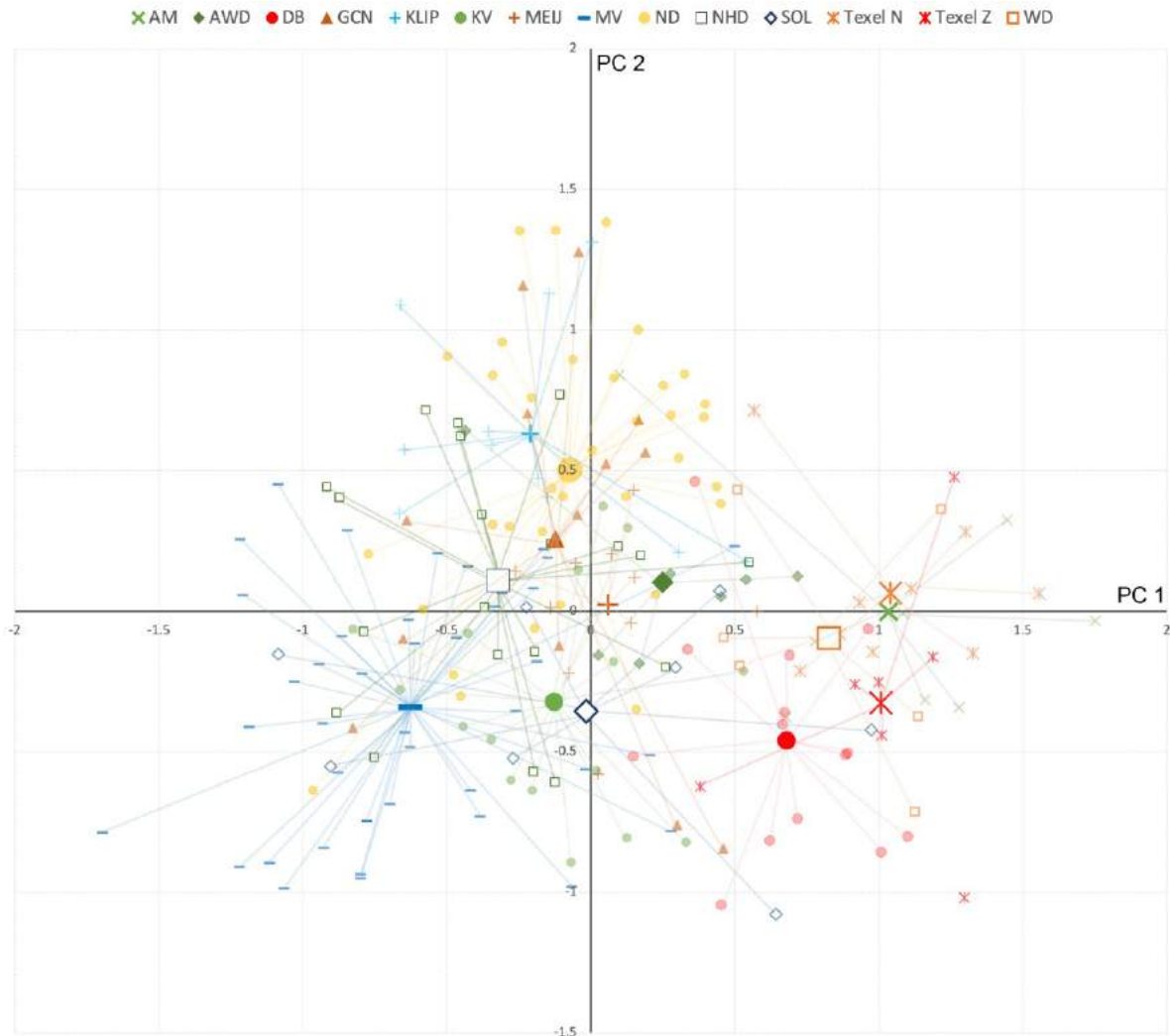
Figure 3.4.3.1. Relation between geographic distance (in kilometers) and genetic distance (as $D_{ST}/(1-F_{ST})$), for all pairwise comparisons between sampled wild rabbit populations.

3.4.4 Clustering

a. Principale Componenten Analyse (PCA)

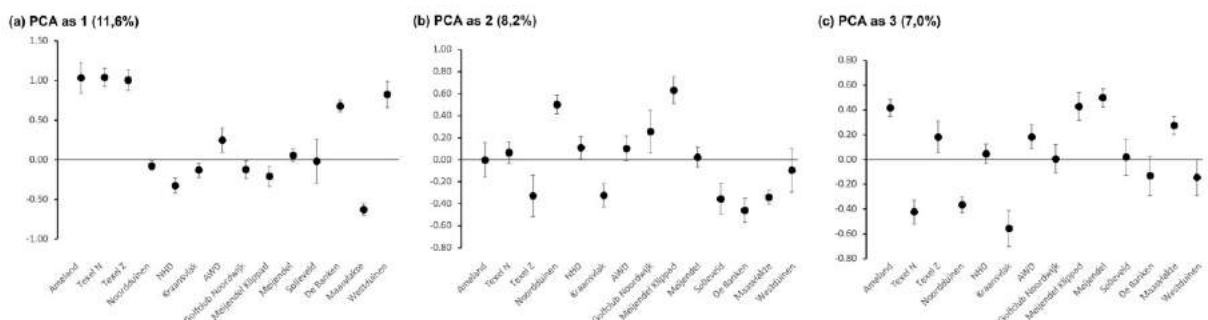
De overeenkomsten in genetische diversiteit tussen populaties kan ook statistisch worden onderzocht met een multivariate analyse, waarin de 10 microsatellieten als variabelen fungeren. Deze analyse verklaart cumulatief bijna 27% van de variantie tussen populaties, waarvan PC1 11,6%, PC2 8,2% en PC3 7,0%. Het is gangbaar om de resultaten van een PCA weer te geven in de vorm van zgn. 'biplots', waarbij de scores van de individuen steeds t.o.v. twee PC-assen worden uitgezet. In dit geval levert dat een relatief weinig inzichtelijk diagram op (Figuur 3.6.5). In het diagram is het meest duidelijk te zien dat de eilandpopulaties Ameland, Texel en de Westduinen van Goeree samen met populatie De Banken op PC1 een afgescheiden cluster vormen. Daarnaast neemt de Maasvlakte-populatie ook een relatief aparte positie in het diagram in.

Ter verduidelijking zijn ook de gemiddelde scores per populatie voor de eerste drie PC-assen uitgezet (Figuur 3.6.6a-c). De hierboven genoemde groepen op PC1 komen in Figuur 6a zeer duidelijk naar voren. T.o.v. PC2 (Figuur 3.6.6b) vormen Solleveld, De Banken en de Maasvlakte samen met het Kraansvlak en Texel Zuid een groep, en Meijendel Klippad heeft een enigszins aparte positie. T.o.v. PC3 wijken Texel Noord, de Noordduinen en het Kraansvlak af van de overige populaties (Figuur 3.6.6c). We moeten hierbij wel rekening houden met de geringe percentages van de variantie die beide assen verklaren.



Figuur 3.4.4.1. PCA-biplot van konijnenindividuen per populatie (kleine symbolen), uitgezet t.o.v. de eerste twee Principale Componenten. De grote symbolen geven de gemiddelde score van elke populatie aan, en met een dunne lijn zijn alle individuele monsters van een populatie met het populatiegemiddelde verbonden. PC1 verklaart 11,6% van de variantie, en PC2 8,2%. Legenda: AM=Ameland, DB=De Banken, GCN=Golfclub Noordwijk, KLIP=Meijendel Meeuwenduin, Klippad, KV=Kraansvlak, MEIJ=Meijendel, MV=Maasvlakte, ND=Noordduinen, NHD=Noord-Hollands Duinreservaat, SOL=Solleveld, WD=Westduinen.

Figure 3.4.4.1. PCA-biplot of individual rabbits per populations (small symbols) structured over the two first Principal Components. The large symbol express the average score of each population. The thin lines connect the individual samples of a population to the mean of the population. PC1 explains 11.6% of the variance, and PC2 8.2%. Legend: AM=Ameland, DB=De Banken, GCN=Golfclub Noordwijk, KLIP=Meijendel-Meeuwenduin Klippad, KV=Kraansvlak, MEIJ=Meijendel, MV=Maasvlakte, ND=Noordduinen, NHD=Noord-Hollands Duinreservaat, SOL=Solleveld, WD=Westduinen.

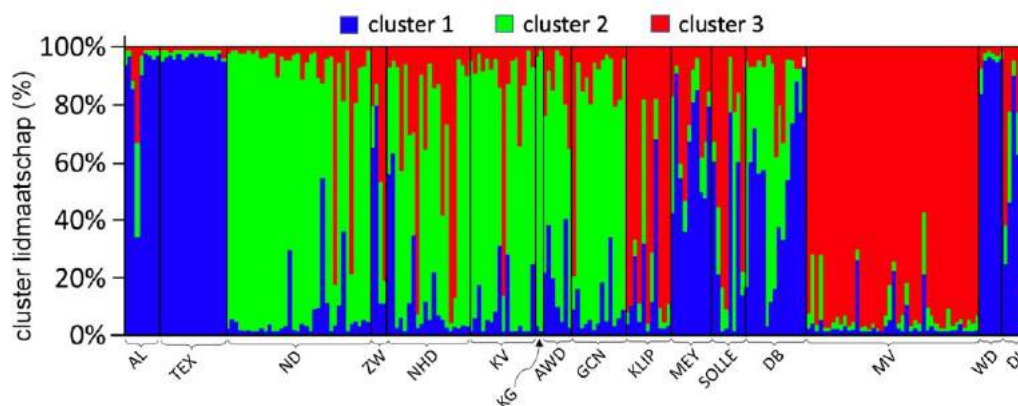


Figuur 3.4.4.2 Indeling van de bemonsterde konijnenpopulaties in de Nederlandse kustduinen op basis van de onderlinge vermenging (admixture) van de verzameling microsatellietmerkers. In de STRUCTURE analyse was een clustering in drie hoofdgroepen (K=3) het best bruikbaar.

Figure 3.4.4.2 Structure of the sampled rabbit populations in the Dutch coastal dunes, based on the admixture of microsatellites. In the STRUCTURE analysis a clustering in three main groups (K=3) was the most applicable.

b. STRUCTURE-analyse

Ook met behulp van het softwarepakket STRUCTURE (Falush *et al.* 2007) is clustering van de bemonsterde populaties onderzocht. Door deze analyse wordt een vooraf onbepaald aantal hoofdgroepen (clusters) gevormd, en wordt van elk individu berekend welk percentage van het genenmateriaal het best bij welke cluster hoort. Elk individu krijgt hierdoor een percentage "lidmaatschap" van elke cluster. Het feit dat elk individu bestaat uit een bepaald mengsel van clusters wordt 'admixture' genoemd, en ontstaat door gezamenlijke afstamming en/of genenuitwisseling. In de analyse van onze set populaties bleek de best interpreteerbare structuur een indeling in slechts drie hoofdgroepen (K=3 in de analyse, Figuur 3.4.4.3). De drie verkregen clusters (blauw, groen en rood in de figuur) vertegenwoordigen de populaties op de eilanden Ameland, Texel en Goeree (cluster 1, vooral blauw), het noordelijke deel van de vastelandsduinen tot en met Golfclub Noordwijk (cluster 2, vooral groen), en het zuidelijke deel van de vastelandsduinen, Meijndel, Solleveld en De Banken inclusief de (te kleine) steekproef van het Zwanenwater (cluster 3, vooral rood). Opvallend is dat de individuen van de Maasvlakte weinig vermenging (admixture) vertonen en vrijwel geheel tot cluster 3 behoren, en dat populaties Meijndel en De Banken een groot aandeel van cluster 1 laten zien. De Duitse populatie (DL) die in de analyse is opgenomen is een mengsel van alle drie de in de duinen waargenomen clusters.



Figuur 3.4.4.3. Indeling van de bemonsterde konijnenpopulaties in de Nederlandse kustduinen op basis van de onderlinge vermenging (admixture) van de verzameling microsatellietmerkers. In de STRUCTURE analyse was een clustering in drie hoofdgroepen (K=3) het best bruikbaar.

Figure 3.4.4.3. Distribution of the sampled wild rabbit populations in the Dutch coastal dunes, based on the admixture of microsatellites. In the STRUCTURE-analysis a clustering in three main groups (K=3) was the most suitable.

3.4.5 Verband tussen genetische diversiteit, inteelt en vitaliteit

Om de hypothese te toetsen dat de genetische diversiteit van invloed is op de vitaliteit van een populatie zijn de genetische diversiteitsparameters gecorreleerd met het tijdens het bemonsteren gemeten gewicht van de konijnen, hun achterpootlengte (HF) en de ratio daarvan.

Er blijkt op (sub)populativeniveau geen enkel significant verband tussen de genetische diversiteit en de gemiddelde grootte van de konijnen (Tabel 3.4.5.1).

Door van elk individu het aantal microsatellieten dat heterozygoot is te bepalen, kan ook een individuele indicator worden berekend voor de inteeltachtergrond. Een grotere fractie heterozygote merkers duidt op minder inteelt. Wanneer we alle populaties op een hoop gooien en dus statistisch géén rekening houden met verschillen tussen populaties is er een negatieve correlatie tussen gewicht en heterozygotie van het individu ($r=-0,162$, $p=0,021$, $n=201$). Voor achtervoetlengte en de ratio tussen gewicht en achtervoetlengte is de correlatiecoëfficiënt niet significant (resp. $r=0,033$, $Pp=0,643$ en $r=-0,127$, $p=0,073$). Statistisch gezien is het echter beter om dit verband te toetsen met een GLM, waarin de variantie door verschillen tussen populaties naast heterozygotie is

opgenomen (Tabel 3.6.6). Dan blijkt dat er een sterk significant verschil tussen populaties is, maar dat het verband met heterozygotie niet langer significant is. De resultaten voor achtervoetlengte en de ratio zijn kwalitatief vergelijkbaar en worden voor het overzicht hier niet getoond.

Tabel 3.4.5.1. Spearman's rank correlatiecoëfficiënten (ρ) tussen de genetische diversiteitsparameters per subpopulatie (A en A_e , het totale en effectieve aantal allelen per microsatelliet, H_o , de waargenomen heterozygotie, H_e , de verwachte heterozygotie en F_{is} , de inteeltcoëfficiënt) en de subpopulatiegemiddelden van gewicht, achterpootlengte (HF) en de ratio daarvan. Voor alle correlaties geldt $n=19$.

Tabel 3.4.5.1. Spearman's rank correlation coefficients (ρ) between genetic diversity parameters per subpopulation (A en A_e , the total and the effective number of alleles per microsatellite; H_o , the observed heterozygosity, H_e ; the expected heterozygosity and inbreeding coefficient F_{is}) and the subpopulation averages of weight, hind foot length and the body weight/hind foot length ratio. For all correlations: $n=19$.

Variabele		A	A_e	H_o	H_e	F_{is}
gewicht	ρ	-0.081	-0.232	-0.331	-0.366	0.122
	p	0.735	0.325	0.154	0.113	0.609
HF	ρ	-0.011	-0.314	0.070	-0.205	-0.282
	p	0.962	0.177	0.769	0.386	0.228
ratio	ρ	-0.150	-0.121	-0.300	-0.281	0.159
HF/gewicht	p	0.527	0.611	0.199	0.231	0.503

Tabel 3.4.5.2 Variantieanalyse voor het verband tussen individuele heterozygotie en gewicht (log-getransformeerd), rekening houdend met de variantie tussen populaties.

Table 3.4.5.2. Analysis of variance for the relation between individual heterozygosity and body weight (log-transformed) taking the variation between populations into account.

variabele	SS	df	MS	F	p
populatie	0.260	14	0.019	5.492	< .001
H	0.008	1	0.008	2.365	0.126
Residuals	0.622	184	0.003		

3.4.6 Verband tussen genetische diversiteit, inteelt en virus-antistoffen

Op dezelfde wijze als in de vorige paragraaf is het verband getoetst tussen genetische diversiteit, inteelt en de titers voor antistoffen tegen het RHD1 en RHD2 virus. Er is geen enkele significante correlatie tussen de genetische diversiteitsparameters en de titers voor de antistoffen, noch het percentage bemonsterde dieren in een populatie dat antistoffen toonde (alle correlatiecoëfficiënten $p > 0.24$).

Rekening houdend met de (significante) verschillen tussen populaties in de antistoffen-titers werd weer getoetst of op individueel niveau er een effect van heterozygotie op antistoffen aantoonbaar was. Omdat de conditie van een individu ook een effect op de antistoffen-titer kan hebben, is gewicht ook als co variabele in de multivariate regressieanalyse opgenomen (Tabel 3.6.7). Heterozygotie blijkt geen significant effect te hebben op de hoeveelheid antistoffen in het bloed van individuele konijnen. Voor RHD1 is er significante variatie tussen populaties in de in de individuen aanwezige antistoffen, maar voor RHD2 is dit niet het geval. Daarnaast blijkt voor RHD1 het gewicht, als maat voor individuele conditie, een significant effect op de antistoffentiter te hebben (Tabel 3.6.7a). De richting van dat effect is echter in de meeste populaties (6 van de 11 populaties met voldoende gegevens) negatief, wat inhoudt dat zwaardere dieren minder antistoffen in hun bloed hadden.

Tabel 3.4.6.1. Multivariate regressie met de (log-getransformeerde) antistoffen-titers voor de virussen RHD1 (a) en RHD2 (b) als afhankelijke variabelen, en populatie, individuele heterozygotie en (log-getransformeerde) gewicht als verklarende variabelen.

Table 3.4.6.1. Multivariate regression with (log transformed) antibody titers for viruses RHDv-1 (a) and RHDV-2 (b) as independent variables and the population, individual heterozygosity and (log-transformed) weight as explanatory variables.

(a) Log(RHD1)

Variabelen	SS	df	MS	F	p
populatie	18.93	10	1.89	4.88	< .001
Heterozygotie	0.42	1	0.42	1.09	0.298
Log(gewicht)	2.56	1	2.56	6.60	0.011
Residuals	44.97	116	0.39		

(b) Log(RHD2)

Variabelen	SS	df	MS	F	p
populatie	6.62	10	0.66	0.81	0.619
Heterozygotie	0.87	1	0.87	1.06	0.306
Log(gewicht)	1.67	1	1.67	2.04	0.156
Residuals	94.80	116	0.82		

3.5 Vegetatiekwaliteit

3.5.1 Absolute en relatieve beschikbaarheid elementen

De voedselkwaliteit van planten voor herbivoren wordt zowel bepaald door absolute dichtheden van specifieke elementen in het plantweefsel, als door de verhouding tussen verschillende elementen. Voor konijnen is (net als voor andere herbivoren) een grote inname van stikstof (N), in de vorm van eiwitten en aminozuren van belang voor groei en reproductie. Koolstof (C) is veelal aanwezig in de vorm van slecht verteerbare en/of vraatwerende stoffen als cellulose, lignine en alkaloiden. Een lage C:N ratio in plantenweefsel is voordelig voor herbivoren, omdat dan relatief veel beschikbaar N aanwezig is in relatie tot slecht verteerbare C-houdende stoffen. Andere elementen, zoals fosfor (P), calcium (Ca), IJzer (Fe), kalium (K) en magnesium (Mg) zijn ook van groot belang, maar in lagere gehalten. Wanneer concentraties van deze stoffen te laag zijn in verhouding met de hoeveelheid N kunnen er tekorten ontstaan voor konijnen.

In dit onderzoek is de voedselkwaliteit bepaald van plantenresten in keutels, als proxy voor de voedselkwaliteit van de planten zelf zoals gegeten door konijnen. Hieronder zijn zowel de dichtheden van de voedingselementen in plantweefsel beschreven als de verhouding ten opzichte van N. Het betreft konijnenkeutels van 28 onderzoeklocaties uit 10 onderzochte duingebieden, 1 locatie in een referentiegebied met een matige dichtheid aan konijnen in Duitsland en 6 locaties in twee referentiegebieden met hoge dichtheden aan konijnen (Maasvlakte, Golfterrein Noordwijk).

3.5.2 Stikstof en C:N-ratio

In tabel 3.5.2.1 t/m 3.5.2.3 is het absolute gewichtspercentage van N en C weergegeven en de C:N-ratio. Alle drie de variabelen verschillen significant tussen de onderzoeklocaties (ANOVA met post-hoc test: $p < 0,001$). Op locaties met een vrij hoge dichtheid aan konijnen blijkt het gewichtspercentage van zowel N als C in konijnenkeutels lager te zijn dan op locaties met een matige tot lage dichtheid aan konijnen. De C:N-ratio kent een minder eenduidig beeld: deze is relatief hoog in gebieden met een hoge dichtheid van konijnen, maar juist op de beste referentielocaties (Maasvlakte en Golfclub) is het C-gehalte zo laag dat de C:N-ratio gemiddeld vrij laag is. De Bleek (PWN) kent een zeer lage konijnenstand; hier is het C% hoog en het N% erg laag, wat leidt tot een zeer hoge C:N-ratio.

Tabel 3.5.2.1. Gehaltes van N in konijnenkeutels in 28 onderzoeklocaties, verdeeld in dichtheidsklassen van de populatie: laag, matig en hoog (toets: ANOVA; $p < 0,001$; groups geven de resultaten van de post-hoc test weer).

Table 3.5.2.1. N-levels in rabbit pellets in 28 sampled locations, divided in classes of population density: low, middle and high (ANOVA; $p < 0,001$; groups are given by post-hoc test).

Locatie	N%	groups	populatie
Goeree - Westkop	2.993	a	laag
Meijendel - Harstenhoek	2.897	a	matig
Duitsland	2.692	ab	matig
Texel - Eierlandse duinen	2.632	abc	laag
Goeree - Meinerswaal	2.588	abcd	laag
Maasvlakte - Zuid 1	2.501	abcde	hoog
Solleveld-Noord	2.430	abcdef	matig
Solleveld - Bloedberg	2.354	bcdef	matig
Noordwijkse Golfclub - fair	2.248	bcdefg	hoog
Maasvlakte	2.228	bcdefgh	hoog
Zwanenwater	2.192	bcdefgh	laag
Texel - Hoornderslag	2.156	bcdefghi	matig
Noordwijkse Golfclub - rough	2.126	cdefghi	hoog
Goeree - Westduinen	2.098	defghi	matig
De Banken	2.096	defghi	hoog
AWD - Mussenveld	2.048	efghi	matig
PWN - De Westerd	2.025	efghij	matig
AWD-Starrenbroek	1.927	fghij	hoog
PWN - Koningsduin	1.918	fghij	matig
Vieland	1.908	fghijk	laag
Maasvlakte - Zuid 2	1.833	ghijk	hoog
Maasvlakte-Zuid 3	1.747	ghijkl	hoog
Ameland - Hollum	1.730	hijkl	hoog
AWD - Zeeveld	1.664	ijkl	hoog
Ameland - Buren	1.536	jkl	hoog
Meijendel - Meeuwenduin	1.404	kl	hoog
Ameland - Ballum	1.264	l	hoog
PWN - De Bleek	1.263	l	laag

Tabel 3.5.2.2. Gehaltes van C in konijnenkeutels in 28 onderzoeklocaties, verdeeld in dichtheidsklassen van de populatie: laag, matig en hoog (toets: ANOVA; $p < 0,001$; groups geven de resultaten van de post-hoc test weer).

Table 3.5.2.1. C-levels in rabbit faecal pellets in 28 sampled locations, divided in classes of population density: low, middle and high (ANOVA; $p < 0,001$; groups are given by post-hoc test).

Locaties	C%	groups	populatie
Texel - Hoornderslag	47.92	a	matig
Solleveld-Noord	46.01	ab	matig
PWN - De Bleek	45.97	ab	laag
PWN - De Westerd	45.54	ab	matig
Goeree - Westduinen	45.11	ab	matig
Ameland - Hollum	44.33	abc	hoog
Noordwijkse Golfclub - fair	44.32	abc	hoog
PWN - Koningsduin	43.97	abc	matig
Vieland	43.77	abc	laag
AWD-Starrenbroek	43.48	abc	hoog
Goeree - Westkop	43.37	abcd	laag
Texel - Eierlandse duinen	43.11	abcd	laag
Noordwijkse Golfclub - rough	42.61	abcde	hoog
De Banken	42.48	abcde	hoog
Ameland - Buren	42.44	abcde	hoog
Goeree - Meinerswaal	42.18	abcde	laag
Solleveld - Bloedberg	41.59	bcdef	matig
Zwanenwater	41.57	bcdef	laag
Meijendel - Harstenhoek	41.17	bcdef	matig
Duitsland	40.70	bcdef	matig
Maasvlakte - Zuid 1	40.59	bcdef	hoog
AWD - Mussenveld	39.94	bcdef	matig
Maasvlakte	38.68	cdef	hoog
Maasvlakte-Zuid 3	37.32	defg	hoog
Ameland - Ballum	36.86	efg	hoog
AWD - Zeeveld	36.33	fg	hoog
Meijendel - Meeuwenduin	32.24	g	hoog
Maasvlakte - Zuid 2	31.90	g	hoog

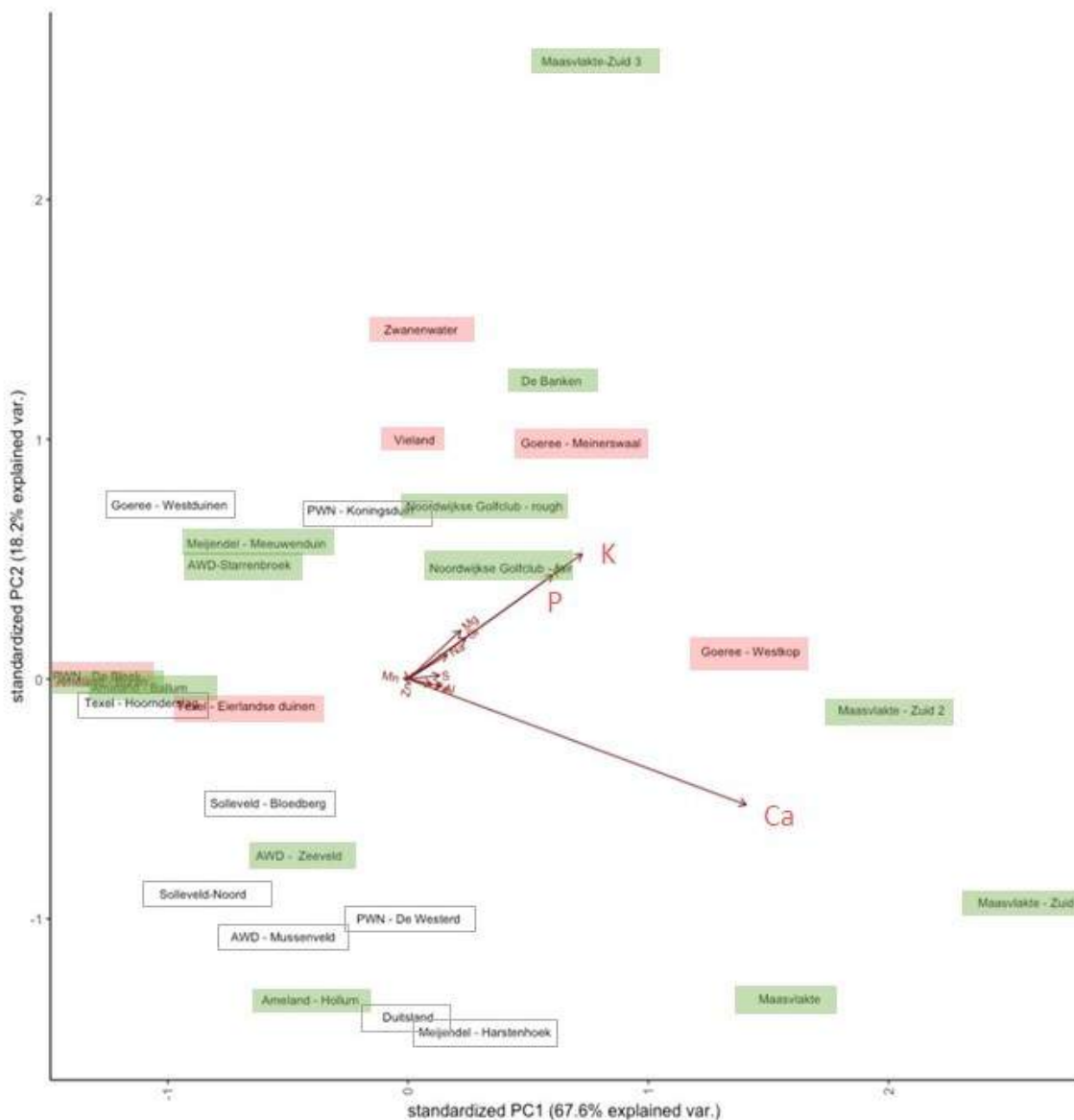
Tabel 3.5.2.3. C:N-ratio's (%) in konijnenkeutels in 28 onderzoeklocaties verdeeld in dichtheidsklassen van de populatie: laag, matig en hoog (toets: ANOVA; $p < 0,001$; groups geven de resultaten van de post-hoc test weer).

Table 3.5.2.3. C:N-ratio's (%) rabbit faecal pellets in 28 sampled locations, divided in classes of population density: low, middle and high (ANOVA; $p < 0,001$; groups are given by post-hoc test).

Locatie	C:N	groups	populatie
PWN - De Bleek	36.74	a	laag
Ameland - Ballum	29.36	b	hoog
Ameland - Buren	27.80	bc	hoog
Ameland - Hollum	25.70	bcd	hoog
PWN - Koningsduin	23.10	cde	matig
Vieland	23.08	cde	laag
Meijendel - Meeuwenduin	22.90	cde	hoog
AWD-Starrenbroek	22.69	de	hoog
PWN - De Westerd	22.61	de	matig
Texel - Hoornderslag	22.36	def	matig
AWD - Zeeveld	21.92	def	hoog
Goeree - Westduinen	21.58	defg	matig
Maasvlakte-Zuid 3	21.44	defg	hoog
De Banken	20.45	efgh	hoog
Noordwijkse Golfclub - rough	20.18	efghi	hoog
Noordwijkse Golfclub - fair	19.84	efghi	hoog
AWD - Mussenveld	19.56	efghij	matig
Solleveld-Noord	18.97	efghijk	matig
Zwanenwater	18.81	efghijk	laag
Solleveld - Bloedberg	17.66	fghijk	matig
Maasvlakte - Zuid 2	17.54	fghijk	hoog
Maasvlakte	17.51	fghijk	hoog
Texel - Eierlandse duinen	16.92	ghijk	laag
Goeree - Meinerswaal	16.36	hijk	laag
Maasvlakte - Zuid 1	16.30	hijk	hoog
Duitsland	15.10	ijk	matig
Goeree - Westkop	14.53	jk	laag
Meijendel - Harstenhoek	14.30	k	matig

3.5.3 Elementen

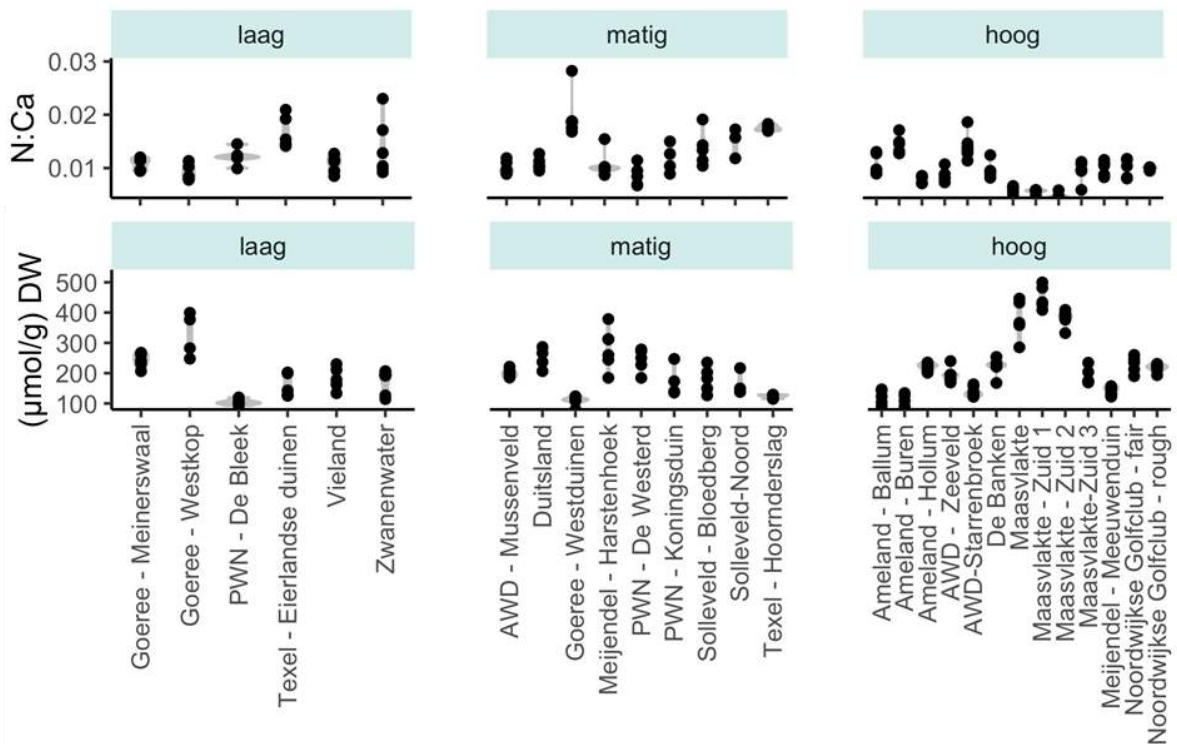
In figuur 3.7.1 is het resultaat van een principale-componentenanalyse (PCA) weergegeven van de chemische analyse van de konijnenkeutels op alle 18 monsterlocaties. De meeste variatie tussen de locaties wordt verklaard door de elementen Ca, P en K, waarbij de laatste twee elementen sterk gecorreleerd zijn (overlappende vectoren). De figuur wordt daarnaast sterk beïnvloed door de zeer hoge gehalten aan calcium op drie monsterlocaties op de Maasvlakte. De overige onderzochte elementen (ijzer, aluminium, magnesium, natrium, zwavel, zink, mangaan en silicium) verklaren slechts een klein deel van de variatie. Op basis van de ligging van locaties met een hoge, matige of lage dichtheid aan konijnen in de figuur, moet worden vastgesteld dat er geen eenduidige relatie is tussen de onderlinge verhouding van de geanalyseerde elementen en de dichtheid van konijnen. Voor de elementen Ca, P, K en Fe worden de resultaten hieronder beschreven.



Figuur 3.5.3.1. PCA (principale componenten analyse) van de elementen gemeten in konijnenkeutels. De kleur van de 28 onderzochte locaties geeft de dichtheid van konijnen aan op het moment van bemonsteren: groen = hoge dichtheid, wit = matige dichtheid, rood = lage dichtheid.

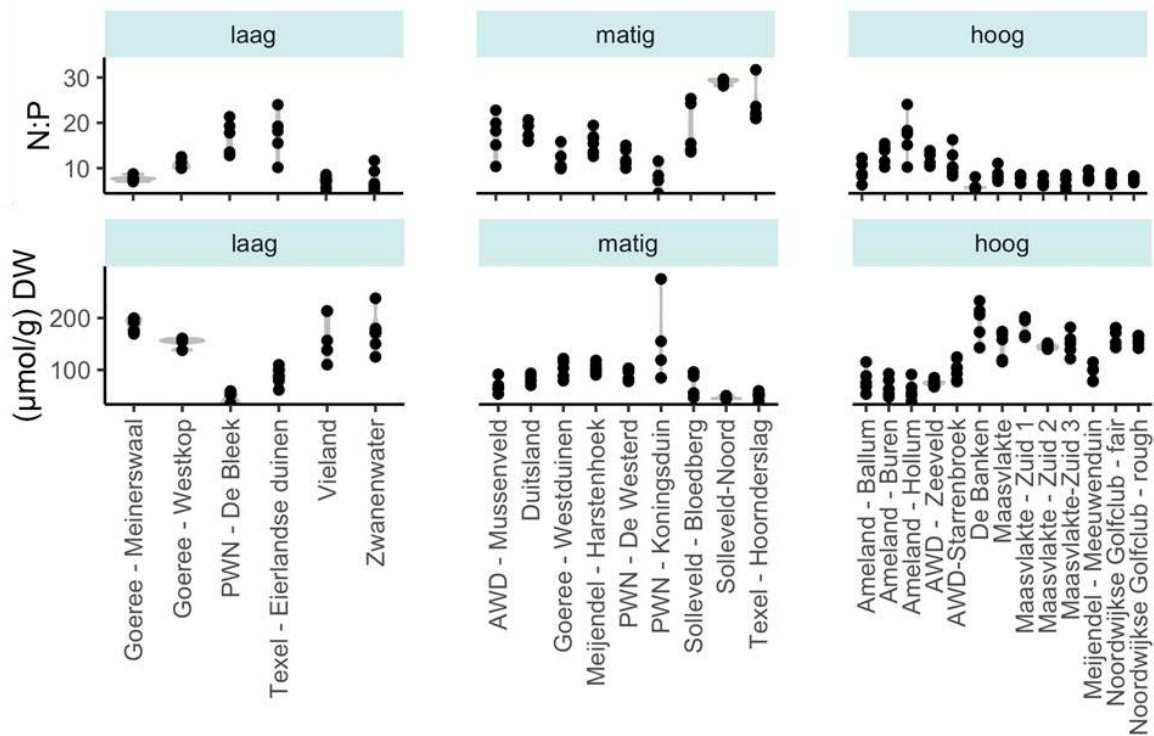
Figure 3.5.3.1. PCA of the elements that were measured in rabbit faecal pellets. The colors of the 28 sampled locations indicate the density of rabbits during the moment of sampling: green = high density, white = average density, red = low density.

Voor Ca (figuur 3.5.3.2) geldt dat er een duidelijk effect te zien is van de ligging van de locaties langs de kalkgradiënt langs de Nederlandse kust, met relatief hoge waarden in Renodunale duinen (Meijndel, AWD, Solleveld en Noordwijk), de buitenduinen van Goeree en de aangelegde Maasvlakte, ten opzichte van de locaties in het Waddendistrict (Texel, Ameland, Zwanewater) en binnenduinen van Goeree en De Bleek. In gebieden met hoge dichtheden aan konijnen zijn de N:Ca ratio's in keutels veelal lager dan in gebieden met een matige of lage dichtheid van konijnen, met als extreem voorbeeld enkele locaties op de Maasvlakte. Op locaties met een hoge dichtheid van konijnen is dus vaker meer Ca beschikbaar in verhouding tot N.

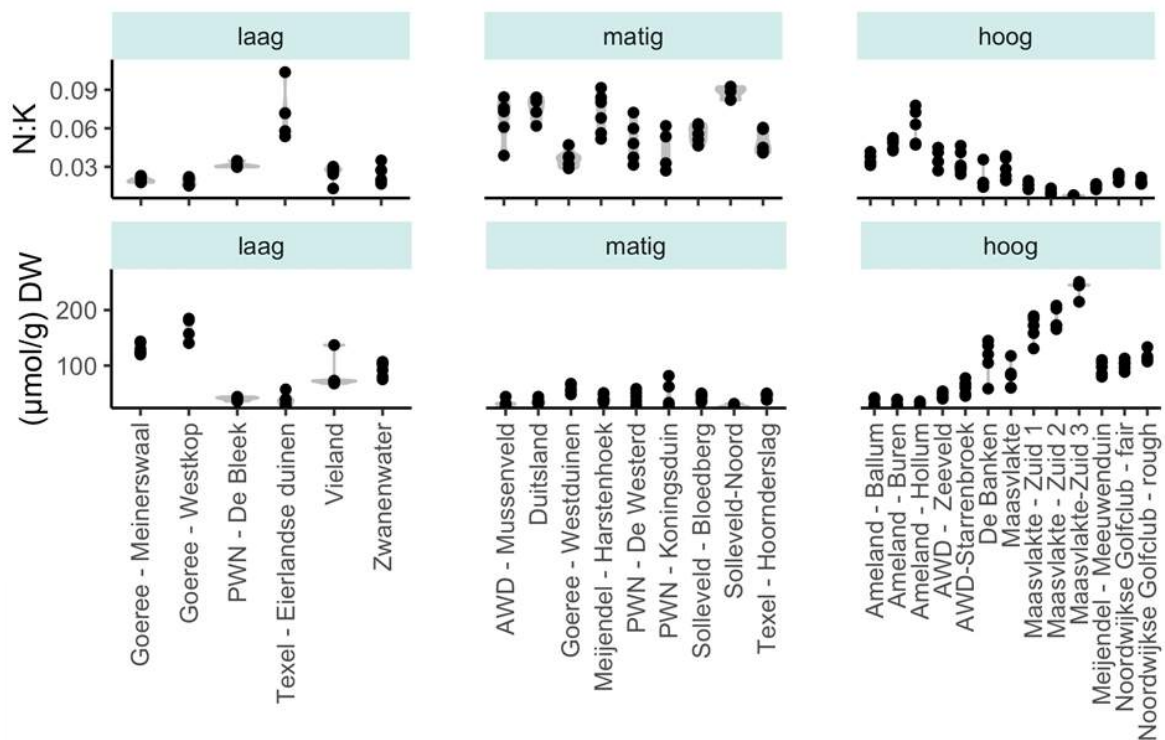


Figuur 3.5.3.2. Ca-gehalte in konijnenkeutels ($\mu\text{mol/gram DW}$) en N:Ca-ratio (mol/mol) in 28 onderzoeklocaties, verdeeld in dichtheidsklassen van de populatie: laag, matig en hoog.
Figure 3.5.3.2. Ca-levels in rabbit faecal pellets ($\mu\text{mol/gram Dry Weight}$) and N:Ca-ratio (mol/mol) in 28 sampled locations, divided in classes of population density: low, middle and high..

In figuur 3.5.3.3 zijn de gehalten van P uitgezet, zowel in absolute waarden als in verhouding met stikstof (N:P ratio). Het is opvallend dat veel locaties met een lage konijnenstand een hoog gewichtspercentage van P in keutels kennen in vergelijking met locaties met een matige of hoge populatiedichtheid. Met name de locaties op de zeer goede referentielocaties (Maasvlakte en golfbanen van Noordwijk) scoren hoog, maar ook Meeuwenduin en De Banken. Dit resulteert in lage N:P-ratio's op locaties met een hoge konijnenstand ten opzichte van locaties met een matige konijnenstand: hier is dus veel P beschikbaar in verhouding tot N. In figuur 3.5.3.4 zijn de gehalten van K uitgezet, zowel in absolute waarden als in verhouding met stikstof (N:K ratio). Hier is hetzelfde patroon te zien als bij P; op veel locaties met een hoge dichtheid aan konijnen is relatief veel K beschikbaar ten op zichte van N.



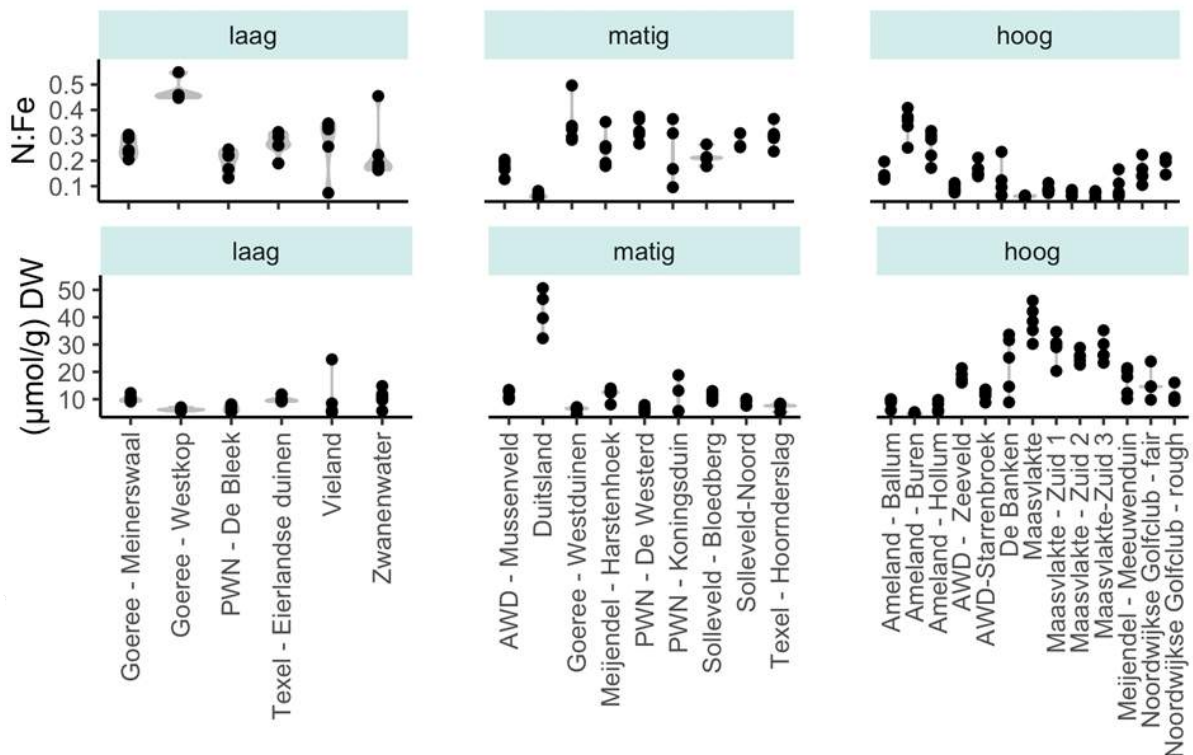
Figuur 3.5.3.3. P-gehalte in konijnenkeutels ($\mu\text{mol}/\text{gram}$ Dry Weight) en N:P-ratio (mol/mol) in 28 onderzoeklocaties, verdeeld in dichtheidsklassen van de konijnenpopulatie: laag, matig en hoog. **Figure 3.5.3.3.** P-levels in rabbit faecal pellets ($\mu\text{mol}/\text{gram}$ Dry Weight) and N:P-ratio (mol/mol) in 28 sampled locations, divided in classes of population density: low, middle and high..



Figuur 3.5.3.4 K-gehalte in konijnenkeutels ($\mu\text{mol}/\text{gram}$ Dry Weight) en N:K-ratio (mol/mol) in 28 onderzoeklocaties, verdeeld in dichtheidsklassen van de konijnenpopulatie: laag, matig en hoog.

Figure 3.5.3.4. K-levels in rabbit faecal pellets ($\mu\text{mol}/\text{gram Dry Weight}$) and N:K-ratio (mol/mol) in 28 sampled locations, divided in classes of population density: low, middle and high.

De gehalten van Fe (figuur 3.5.3.5) zijn relatief hoog in veel gebieden met een hoge konijnendichtheid. In combinatie met de lage N% levert dit een gemiddeld lagere N:Fe ratio op in deze locaties ten opzichte van locaties met een matige tot lage konijnenstand. Ook ijzer is in gebieden met een hoge dichtheid aan konijnen dus relatief goed beschikbaar ten opzichte van stikstof.



Figuur 3.5.3.5 Fe-gehalte in konijnenkeutels en N:Fe-ratio (mol/mol) in 28 onderzoeklocaties, verdeeld in dichtheidsklassen van de konijnenpopulatie: laag, matig en hoog.

Figure 3.5.3.5. Fe-levels in rabbit faecal pellets ($\mu\text{mol}/\text{gram Dry Weight}$) and N:Fe-ratio (mol/mol) in 28 sampled locations, divided in classes of population density: low, middle and high..

Uit de voorgaande grafieken en tabellen is duidelijk dat er niet één variabele van voedselkwaliteit is die de verschillen in dichtheden van populaties goed kan verklaren. In tabel 3.5.3.2 is daarom een overzicht gegeven van zowel de metingen van de C:N-ratio's als de ratio's van elementen P, Ca, K en Fe ten opzichte van N. Het is onbekend wat de optimale verhouding van de verschillende elementen is voor konijnen; er is daarom gekozen om de data te verdelen in kwartielen. Bij de beoordeling wordt er van uitgegaan dat een lage C:N-ratio gunstig is (eiwitrijk voedsel) en dat lage N:elementen-ratio's gunstig zijn (hoge beschikbaarheid van deze elementen ten opzichte van N). In dit overzicht valt direct op dat alle metingen aan keutels van referentielocaties met hoge dichtheden (op de golfbaan bij Noordwijk en alle locaties op de Maasvlakte) voor alle variabelen beter dan gemiddeld tot zeer goed scoren. Omgekeerd scoren 10 van de 15 locaties met een lage tot matige dichtheid aan konijnen op maximaal twee van de vijf variabelen beter dan gemiddeld. De meest opvallende locaties zijn die bij Hollum en Buren op Ameland: hier zijn de konijnendichtheden hoog, terwijl de voedselkwaliteit hier zeer laag scoort. In mindere mate geldt dit ook voor AWD-Zeeveld. De andere opvallende locaties betreffen die op Goeree, Zwanewater en op Vlieland. Hier scoort de vegetatiekwaliteit gemiddeld tot goed, terwijl de populatiedichtheden laag zijn, waarbij op gemerkt moet worden dat ijzer hier consequent laag is.

Tabel 3.5.2.1. Overzicht van C:N-ratio's en verhouding van belangrijke elementen ten opzichte van N (mol/mol ratio) verdeeld in kwartielen, van de 28 onderzoeklocaties met de status van de konijnenpopulatie. De kleuren geven de verdeling over de kwartielen (donkerrood = 25% minst gunstige metingen -> heldergroen = 25 % meest gunstige metingen). De status geeft de dichtheidsklassen van de konijnenpopulatie: laag, matig, hoog en referentie (zeer hoge dichtheid in niet-natuurlijke habitat langs de kust).

Tabel 3.5.2.1. Overview of C:N-ratios and ratios of important elements to N (mol/mol ratio), divided in quartiles, of the 28 research sites with the population status of the wild rabbits. Colors indicate the division of quartiles (dark red = 25% least favorable measurements -> bright green = 25 % most favorable measurements). Status: density class of the sampled population : low, middle and high, and reference area (high density site in non-natural habitat at the coast).

locatie	status	C:N ratio	N:P ratio	N:Ca ratio	N:Fe ratio	N:K ratio
Texel - Hoornderslag	matig	22,4	23,9	9,7	165,8	27,6
Goeree - Westduinen	matig	21,6	11,8	11,1	192,5	20,3
Ameland - Buren	hoog	27,8	13,1	8,0	191,9	26,5
Ameland - Hollum	hoog	25,7	17,1	4,4	143,6	34,3
Solleveld-Noord	matig	19,0	29,0	8,3	151,7	48,7
PWN - De Westerd	matig	22,6	12,4	4,8	180,1	27,7
Texel - Eierlandse duinen	laag	16,9	17,4	9,3	146,1	39,8
Solleveld - Bloedberg	matig	17,7	18,6	7,6	119,6	30,9
PWN - Koningsduin	matig	22,8	7,9	6,5	129,8	24,3
PWN - De Bleek	laag	36,7	17,0	6,7	109,5	17,4
Meijndel - Harstenhoek	matig	14,3	15,8	5,9	137,3	39,9
Duitsland	matig	15,1	18,3	6,1	36,3	41,6
AWD - Zeeveld	hoog	21,9	12,3	4,8	51,7	20,1
Ameland - Ballum	hoog	29,4	9,3	6,0	82,0	19,7
AWD - Mussenveld	matig	19,6	17,3	5,7	96,4	37,0
AWD-Starrenbroek	hoog	22,7	11,0	7,8	89,7	18,2
Vieland	laag	23,1	6,7	5,9	148,2	13,6
Zwanenwater	laag	18,8	7,4	7,6	127,4	13,4
Goeree - Meinerswaal	laag	16,4	7,7	6,0	141,0	11,0
Goeree - Westkop	laag	14,5	10,9	5,2	265,5	10,2
Meijndel - Meeuwenduin	hoog	22,9	8,4	5,5	53,0	8,2
Maasvlakte-Zuid 3	referentie	21,4	6,6	5,2	35,7	4,0
Noordwijkse Golfclub - fair	referentie	19,8	7,6	5,5	86,2	12,4
Noordwijkse Golfclub - rough	referentie	20,2	7,6	5,5	106,6	10,2
Maasvlakte	referentie	17,5	8,6	3,3	32,5	16,2
De Banken	hoog	20,4	6,1	5,4	64,6	11,4
Maasvlakte - Zuid 2	referentie	17,5	7,0	2,7	40,2	5,6
Maasvlakte - Zuid 1	referentie	16,3	7,8	3,1	49,1	8,5

3.6 Habitatkwaliteit

3.6.1 Literatuuronderzoek

We zagen al (hoofdstuk 1) dat een hoge dichtheid van de populatie, als gevolg van een hoge reproductie én een hoge overleving, van belang is voor het opbouwen van resistentie tegen virusziekten in een populatie. Die betreft zowel het aanbod van het voedsel (voldoende voedsel van goede kwaliteit), als het landschap, een geschikte habitatstructuur met het oog op veiligheid tegen grondpredatoren (vos, marters, verwilderde kat) en luchtpredatoren (roofvogels). Deze factoren zijn gemeten op de locaties waar konijnen bemonsterd zijn. In 3.6.1 wordt de wetenschappelijke literatuur samengevat, en de Nederlandse zogenaamde 'grijze' literatuur ontsloten. In paragraaf 3.6.2 worden de meetresultaten gegeven per locatie.

Voldoende voedsel van goede kwaliteit: het aanbod

Konijnen hebben een korte en open vegetatie nodig in hun foerageergebied, omdat ze selectief 'grazen', hap voor hap. Ze selecteren individuele planten en bijten delen van planten af, kiezen voor de zaden, bladeren, bloemen of wortels. Door deze selectie bereiken ze een dieet met hoog

gehalte aan eiwit (Wallage-Drees, 1988). Ze selecteren effectiever dan een goede onderzoeker kan (Rogers et al., 1994).

De Bruyn (1991) geeft een voorbeeld van die selectie: "Ik zag hoe de konijnen van het bloeiend Jacobskruiskruid zorgvuldig op een bepaalde hoogte de bloeistengel doorknipten, van het afgeknipt deel aan de onderkant een klein stukje opaten en de rest lieten vallen. Later hebben we nog bedacht waarom ze dat zouden doen: het eiwitgehalte van de stengel neemt van onder naar boven toe en het gehalte aan gif- en smaakstoffen ook. Blijkbaar zoekt het konijn als fijnproever net dat stukje uit dat zoveel mogelijk eiwit en zo min mogelijk gif bevat."

Om selectie mogelijk te maken moet het aanbod een korte en open vegetatie zijn, met meerdere plantensoorten. Van de Koppel et al. (1996) zagen een patroon op de kwelder van Schiermonnikoog waar konijnen meer graasden in een korte vegetatie met matige productiviteit dan in een vegetatie met hogere productiviteit, ook al zouden ze dan per hap meer biomassa kunnen krijgen. Een toename van de dichtheid van de vegetatie leidt tot vermindering van de 'graasefficiëntie' van het konijn.

Iason et al. (2002) hebben die 'graasefficiëntie' in relatie tot de structuur van de vegetatie experimenteel onderzocht. Konijnen hadden een voorkeur voor grasland van 2 en 4 cm hoog, ten opzichte van grasland van 7 en 12 cm hoog, ondanks de betere voedselkwaliteit (een iets lager vezelgehalte) van de hogere klassen. Voor dit experiment werden het breedbladige Engels raaigras (*Lolium perenne*) en het sprieterige Schapegras (*Festuca ovina*) gebruikt. Dit effect van hoogte was het sterkst bij Schapegras. Konijnen hadden in de dichtere structuur van Schapegras meer tijd nodig om individuele stengels af te bijten.

Weterings (2018) toonde met wildcamera's aan dat konijnen in het Vogelduin (NHD) de allerkortste vegetatie kozen, en hazen op de iets hogere vegetatie graasden.

Voor de voortplanting hebben de vrouwtjes voedsel met een hoog eiwitgehalte nodig. Dat aanbod groeit in het voorjaar, als het aandeel van kruiden ten opzichte van grassen toeneemt (Bhadresa, 1977). Bhadresa concludeert dat voor de rest van het jaar grassen het belangrijkste onderdeel van het dieet is. Er zit echter een vertekening in zijn resultaten omdat grassen minder goed verteren dan kruiden en dus in de keutels oververtegenwoordigd zijn (Wallage-Drees, 1986; Snel, 1994; Soons, 2009b). Konijnen eten ook in najaar en winter zowel kruiden als grassen. Dat vullen ze aan met wortels en op de grond liggende uitlopers, stengels en scheuten (Rödel, 2005).

Er is in de Nederlandse duinen vaak onderzocht welke voorkeuren konijnen hebben en wat het effect is dat konijnen hebben op de vegetatie, meestal middels onderzoek door studenten. We noemen Zeevalking & Zeevalking-van Yperen (1972), Broekmeyer & van Lunen (1986), Pluis (1986) en Snel (1994). De onderzoekers komen tot lange lijsten met grassen en kruiden. Bij middelmatige dichtheid van konijnen ontstaat de meest soortenrijke vegetatie (Zeevalking en Fresco, 1977). Konijnen bevorderen met hun grazen en graven zelf de kruiden ten opzichte van de overblijvende grassen (Crawley, 1990; Ten Harkel en van der Meulen, 1996; Isermann 2010). Konijnen houden het landschap open door de opslag van struiken en bomen te eten. Ze eten het gehele jaar de eiwitrijke kiemplanten van bomen en struiken, hetgeen leidt tot een lagere overleving van struiken dan in de afwezigheid van begrazing door konijnen (Van Tongeren, 1996). Ook worden het hele jaar twijgen van iets oudere houtige struiken afgebeten. Dat leidde tot een beeld van kruipwilgen die in compacte pollen in een korte vegetatie stonden. Bij oudere struiken ontstaat zo een 'graaslijn'. Een mooie beschrijving van hun gedrag wordt gegeven door Gerrit-Jan de Bruyn (1991): "... met eigen ogen te kunnen zien hoe konijnen die doornstruiken, zoals Meidoorn en Duindoorn, zo mooi tot op konijnenhoogte kunnen opsnoeien. Ik had me dat al dikwijls afgevraagd en ik kon me niet voorstellen dat ze zomaar hun snuit in de doorns zouden steken. Nou, dat bleek ook niet het geval te zijn: een konijn kroop voorzichtig onder een duindoorn, trok met zijn voorpoten een tak naar beneden, beet hem als deze voldoende geïsoleerd was af, en at de op de grond liggende tak helemaal op. Ze konden ook nog takken van al hoog opgesnoeide struiken bereiken door op hun achterpoten te gaan staan."

Salman & van der Meijden (1985) en Van Groenendaal (1982) tonen aan dat de uitbreiding van meidoorn mogelijk was doordat de jonge meidoorns overleefden in de jaren dat de konijnendichtheid laag was na de epidemie van myxomatose. Hetzelfde geldt voor het ontstaan van grote duindoornstruwelen in Meijndel (Van der Hagen et al., 2020) en op Schiermonnikoog (Zeevalking en Zeevalking-van Yperen, 1972).

De conclusie is dat een korte en kruidenrijke vegetatie het meest geschikt is om in te foerageren. Samenstelling en structuur van de vegetatie maken het dan mogelijk om te selecteren. Waar konijnen in hogere dichtheid aanwezig zijn dragen ze met hun graasgedrag bij aan de korte vegetatie en de openheid van het landschap. Daarom beschouwen wij de omvang van geschikt foeragegebied een maat voor geschiktheid van het terrein.

Het landschap en veiligheid voor predatie

We hebben naar het landschap, de vegetatiestructuren gekeken in relatie tot veiligheid voor predatie. In Spanje is onderzoek gedaan naar het gedrag van konijnen in het landschap. Dat onderzoek wordt hier eerst besproken, daarna het gedrag van vossen en katten en daarna de onderzoeken in de Nederlandse duinen over het voorkomen van konijnen in relatie tot vegetatiestructuren.

In Spanje

Jaksic & Soriguer (1981) hebben in een bekend artikel het foeragegedrag van konijnen in het landschap van Spanje (Coto Doñana) en centraal Chili vergeleken door de dichtheid van keutels te tellen. In Chili foerageren ze op de open plekken tussen struiken en hebben een voorkeur voor 20-30% bedekking door struiken. In Spanje blijven ze onder de struiken en hebben een voorkeur voor 70-80% bedekking met struiken. Daardoor zouden ze in Spanje minder kunnen profiteren van het voedselaanbod in de aangrenzende grazige open vegetatie. De onderzoekers verklaren het verschil in gedrag uit een verschil in predatiedruk (laag in Chili, hoog in Spanje).

Uit een onderzoek in de Coto Doñana waarbij konijnen geobserveerd werden (Moreno et al., 1996) blijkt echter dat het gedrag overdag anders is dan 's nachts. Onder de titel 'Cover is safe during the day, but dangerous at night' beschrijven de onderzoekers hoe konijnen hun gedrag aanpassen aan de predatoren die actief zijn. De struiken beschermen tegen roofvogels, overdag. 47% van de sterfte is toe te schrijven aan zoogdieren: vos, das, Egyptische mangoeste en lynx. Daarvan vindt 12% overdag plaats in de struiken, en 35% 's nachts. Dit verrassende gegeven heeft ertoe geleid dat de onderzoekers hebben gemeten waar de konijnen zich 's nachts bij voorkeur ophielden. 's Nachts foerageerde 42% minstens 18 meter van de struiken. De conclusie van de onderzoekers is dat struiken overdag beschermen tegen roofvogels, maar dat foerageren in het open gebied 's nachts veiliger is, wanneer de terrestrische roofdieren actief zijn.

Palomares & Delibes (1997) kwamen met een precisering. Zij bepaalden de predatiedruk en het habitatgebruik door middel van keutelstellingen in allerlei habitats. Zij vonden dat konijnen voorkeur hadden voor foerageren op open plekken. Daar vonden ze een positieve relatie tussen het aantal holingen en het aantal keutels. Open terrein kan kennelijk beter gebruikt worden als foerageergebied als er holen liggen.

Palomares en Delibes (1997) verklaren de onveiligheid van struikgewas uit de waarnemingen dat vossen, lynxen en mangoesten konijnen vangen met een verrassingsaanval (*ambush*), nadat ze hen hebben benaderd vanuit dekking. In open gebieden kunnen konijnen de roofdieren eerder opmerken en ontsnappen.

Tactieken van de vos

De onveiligheid van een half-open landschap wordt bevestigd door Macdonald (1987), die veel waarnemingen heeft gedaan aan het gedrag van vossen in Engeland. Ook hij beschrijft deze jaagtactiek vanuit een hinderlaag (*ambush*), waarbij een vos struiken en hoge vegetatie gebruikt om ongemerkt te naderen en dan vanaf korte afstand opeens naar de konijnen te rennen. Macdonald noemt echter ook een tweede tactiek, waarbij een vos openlijk tussen de konijnen doorloopt, die doorgaan met foerageren en af en toe opkijken. Volgens Macdonald loopt dat niet altijd goed af voor het konijn. Een vos kan in die situatie opeens een sprintje trekken en een konijn pakken. Van der Hagen vertelde ons dat dit gedrag ook is opgemerkt door wandelaars in het open duin van de Harstenhoek in Meijendel. Een derde tactiek is om, net zoals katten dat doen, stil bij een holingang te gaan liggen en de kans af te wachten. De vierde techniek is het uitgraven van wentels. Een wentel is een enkele nestpijp, die het vrouwtje uitgraaft kort voor het werpen van haar jongen. Daar zijn veel waarnemingen aan gedaan in het Noord-Hollands Duinreservaat, in 1978, toen de vos pas net was teruggekeerd in de duinen (Mulder & Wallage-Drees, 1979). Wentels worden tegenwoordig in de duinen, bij de huidige dichtheden nauwelijks meer gevonden; bijna alle jongen worden nu geworpen in een burcht met meerdere pijpen.

Katten

In sommige duingebieden is een flinke populatie verwilderde huiskatten aanwezig. Dat is onderzocht op Schiermonnikoog door studenten van de RUG onder leiding van Chris Smit. De populatie katten op Schiermonnikoog heeft een dichtheid die vergelijkbaar is met die van vossen in Nederlandse natuurgebieden (Op de Hoek, 2012). De katten zijn generalisten, en daardoor niet afhankelijk van de konijnenstand.

Op de Hoek (2012) en Van den Ende (2015) bestudeerden het dieet van de katten op Schiermonnikoog. Prooiesten van konijnen werden van juli tot en met oktober in 33% van de keutels gevonden, wat betekent dat een kat eens per drie dagen haas of konijn eet (Op de Hoek et al., 2013). Van den Ende rekende de relatieve aanwezigheid van prooiesten om in het aandeel in het totale volume van het dieet, op basis van keutels verzameld in voorjaar, zomer en herfst. Hij vond dat hazen en konijnen samen meer dan 50% van het prooivolume (gewicht) uitmaken. Hij

komt tot de conclusie dat het aandeel hazen en konijnen in de keutels in de periode april tot oktober overeenkomt met het aanbod.

Katten zijn efficiënte jagers, die onthouden waar ze succes hebben gehad. Als ze een jong bij een holingang hebben gevangen, komen ze terug tot ze het hele nest hebben gevangen. Overigens worden er ook buiten het voortplantingsseizoen wel konijnen gevangen, katten kunnen ook adulte konijnen doden (Gibb et al., 1978). Gibb et al. (1978) concludeerden in hun meerjarige studie in Nieuw-Zeeland dat katten en fretten gezamenlijk een populatie op een lage dichtheid kunnen brengen en houden. Richardson & Wood (1982) vonden dat katten de populaties van ratten en konijnen op een lage dichtheid houden. Myers & Schneider (1964) vonden een sterfte van 70% onder de jonge konijnen. Van den Ende (2015) vermeldt over het terreingebruik dat de kat door bos en struweel sluipt, maar dat dicht duindoornstruweel waarschijnlijk slecht toegankelijk is. Fitzgerald & Turner (2000) beschrijven dat ook katten, net als vossen, door een groep konijnen kunnen lopen en er dan opeens een kunnen pakken.

Kosten-baten analyse

In het open landschap kunnen en moeten konijnen waakzaam zijn. Waakzaamheid heeft een prijs, het kost tijd. In drie studies (Bakker et al., 2005; Dekker, 2007 en Monclus et al., 1988) is onderzocht hoe konijnen de afweging maken tussen voedselkwaliteit en predatierisico. Bakker maakte plekken in de vegetatie aantrekkelijk door bemesting en maaien, en suggereerde de aanwezigheid van een bunzing met keutels van een nerts. Konijnen gingen evenveel naar plekken met goed voedsel als daarvoor, maar veranderden hun gedrag: ze werden meer dagactief. Dekker suggereerde de aanwezigheid van roofvogels met een vliegend model. Hij vond ook dat konijnen dezelfde hoeveelheid en kwaliteit van het voedsel blijven eten, maar daarnaast meer tijd besteden aan waakzaamheid. Villafuerte en Moreno (1997) en Boyce (1984) beschrijven dat een hogere dichtheid van konijnen – die leidt tot meer ogen in het veld – een bijdrage levert aan de veiligheid.

Het Spaanse onderzoek samenvattend: Openheid van het landschap is positief voor de veiligheid van konijnen voor terrestrische predatoren, met name de vos. Is dat ook zo in Nederland?

Nederland: Analyse transecttellingen

In Nederland is door analyses van de transecttellingen onderzocht wat de optimale habitat van konijnen is. Olf & Boersma, (1998), Van Strien et al. (2011) en Schuuring (2018) hebben gekeken naar verschillen tussen open en meer gesloten landschap.

Open versus besloten

Het onderzoek van Olf & Boersma was opgezet om verklaringen te vinden voor de achteruitgang van de konijnendichtheden in de periode 1984-1997.

Ze hebben met luchtfoto's de oppervlaktes van de globalere vegetatie-structuurtypen open zand, korte vegetatie, struweel en bos uitgerekend in een bufferzone van 100 m rondom elke sectie. Voor elke sectie is het aantal konijnen per km uitgerekend. Daaruit bleek een significante correlatie tussen konijnendichtheid en oppervlakte korte vegetatie (positief) en bos (negatief), en geen significante correlatie met het aandeel open zand of struweel. De auteurs wijten de lagere kwaliteit van het habitatype 'bos' aan een lagere productie van grassen en kruiden en een grotere afstand van de holen tot plekken met goed voedsel.

Het effect van landschap op dichtheid zagen Olf en Boersma ook terug in een vergelijking tussen de gebieden ten noorden en ten zuiden van het Noordzeekanaal. Er bleek er in het noorden een grotere mate van achteruitgang in de periode 1987-1995 te hebben plaatsgevonden dan in het zuiden (figuur 7 van hun rapport). Zij verklaren dat uit het verschil in landschap: ten noorden van het Noordzeekanaal is meer bos. Ook nu nog tonen de transecttellingen noord van het Noordzeekanaal in het algemeen lage dichtheden en zelden een herstel.

Voor de periode sinds RHDV vinden we gegevens bij Van Strien et al.(2011). Zij hebben aan elke sectie van een teltransect aan de hand van luchtfoto's uit 2006 een habitatype toegekend: (1) grasland met lage struiken, (2) een half-open mengsel van grasland en open bos and (3) open bos. Ook deze auteurs vergeleken gebieden ten noorden met gebieden ten zuiden van het Noordzeekanaal. Van elke sectie is per telling bekend of er konijnen voorkwamen. Dat is gedaan voor tellingen over 1984-2009, een periode van achteruitgang en herstel na de eerste epidemie van RHDV. In 1990 kwamen overal in de duinen konijnen voor. Daarna gaan ze achteruit, het minste in de open secties, en het meest in bossecties. Na 2003 nemen de konijnen weer toe en worden de open secties weer bijna allemaal bevolkt, de half-open secties iets minder en de bossecties maar voor minder dan 50%. In de noordelijke groep was de achteruitgang in alle habitattypes hoger.

Schuuring heeft op Terschelling in 2018 de relatie tussen dichtheden van konijnen en vegetatiestructuur meer gedetailleerd bekeken voor de secties van het daar aanwezige teltransect, en voor een tweede transect dat hij zuidelijker in de duinen heeft gelegd. Op beide routes heeft hij 18 keer de konijnen geteld. De gemeten konijnendichtheid was het hoogst in open duingrasland, gevolgd door met zomerhuisjes bebouwd gebied, voormalig agrarisch grasland en heide, terwijl bos en ruig duin de laagste dichtheden vertoonden.

Doing-landschappen

Olff & Boersma (1998) berekenden ook de relatie van konijnendichtheid met de kaartenheden van de "landschapskartering op vegetatiekundige grondslag" van Doing (1988). De dichtheden zijn in het algemeen hoger in de meer zeewaarts gelegen Dauwbraam (R) en Duindoorn (H) landschappen, daarop volgen Fakkelgras (K) en Buntgras (C) en de laagste dichtheden werden gevonden in de Strandwallen- (W) en Duinheidelandschappen (P). De laatste drie vertoonden de laagste variabiliteit tussen jaren, en waren dus stabiel laag. In het algemeen hebben de kalkarme duinen een lagere dichtheid dan de kalkrijke.

Hetzelfde vond Van der Hulst (2011) in een analyse van de transecten in de Amsterdamse Waterleidingduinen. Na de afname door RHDV na 1990 was de konijnenpopulatie daar in 2004-2008 weer toegenomen. De toename was groter in de Doing-landschapstypen Duindoorn (H) en Dauwbraam (R) dan in de Fakkelgras- (K) en Buntgrastypen (C).

Over duinheide

Vernieuwend is dat Schuuring (2018) ook door middel van keuteltellingen de graasdruk van konijnen in de berm vergeleken heeft met die in het achterland. Daaruit bleek dat konijnen meer foerageren in de bermen van (geasfalteerde) fietspaden dan in het achterland ervan. De berm heeft een andere vegetatie door het maaien en betreden. Het verschil is groot in de heide. De lage aantrekkelijkheid van duinheide lijkt een gevolg van de lage voedselkwaliteit. Struikheide wordt wel gegeten door konijnen, maar is minder verteerbaar dan andere kruiden (Wallage-Drees et al., 1986).

Een struikheidelandschap is ook minder geschikt doordat konijnen in de heide geen goed zicht hebben, en dus eerder verrast kunnen worden door roofdieren.

Dat struikheide niet aantrekkelijk is blijkt ook uit het onderzoek van Saathof (2018). Zij heeft in een duinvallei op Terschelling de vegetatiestructuur beschreven en de graasdruk bepaald door middel van keuteltellingen en observaties. Maaien van de ruigere vegetatie (duinheide, wilgenstruweel en helm) maakte die aantrekkelijker voor konijnen.

De uitgestrekte heide op Terschelling werd gedomineerd door struikheide. Voor konijnen is een soortenrijkere vegetatie met meer grassen en kruiden geschikter. Dat is onderzocht in een klein stukje duinheide op een strandwal in de Oude Duinen (Mourik, 1992) in de pre-RHD jaren 1980-1992. Het onderzoek is uitgevoerd door middel van vegetatie-opnamen in wel of niet afgerasterde Permanente Quadraten (PQ's). Tussen de struikheide stonden grassen, mos en korstmoss. De vraat door konijnen de struikheide hield de struikheide laag, met uitlopers, en vergrootte daardoor de overleving van struikheide in een strenge winter. Bij afrastering tegen konijnen nam de bedekking van struikheide langzaam toe ten koste van de grassen. Een mooi voorbeeld konijnen bij voldoende populatiedichtheid de vegetatie geschikt houden voor hun soortgenoten. We weten overigens niet welke dichtheid dat was, want dat is niet gemeten.

Over kraaiheide

Op Terschelling komt ook veel kraaiheide voor. Interessant is het inzicht dat konijnen door graven, blootleggen van de wortels en bevorderen van overstuiving wel een negatief effect hebben op kraaiheide, ook al eten ze het niet (Mühl, 1994).

Over het zeedorpenlandschap

Doing is de eerste die het Zeedorpenlandschappen heeft onderscheiden. Dat is het landschap rond de oude dorpen in de kalkrijke duinen, waar de dorpelingen eeuwenlang de bodem hebben verrijkt o.a. door het weiden van vee, en het landschap open hebben gehouden door het verzamelen van ruigte. Het effect op de bodem is een geïntensiverde voedingstoffencyclus in duinzand met een hoge pH onder invloed van goed verteerd nitraat- en fosfaatrijk materiaal (Doing, 1988). Boorman & Fuller (1982) en Soons (2009a) hebben experimenteel aangetoond dat konijnen worden aangetrokken door een licht bemeste duinvegetatie. Het zeedorpenlandschap zou zeer geschikt kunnen zijn voor konijnen. Bij het bemonsteren van konijnen hebben we op advies van de beheerders bij De Westert bij Egmond-Binnen gefretteerd. De konijnen zaten daar echter onder de duindoorns, waar we niet konden fretten. De hollen op de open weiljes tussen de duindoorns vertoonden wel sporen van gebruik, maar er 'sprongen' geen konijnen. Die hollen worden waarschijnlijk alleen 's nachts gebruikt als vluchthollen. Later op diezelfde dag hebben we bij De

Bleek wel konijnen kunnen bemonsteren, maar door gebrek aan tijd bleef het aantal bemonsterde konijnen laag.

Holenstelsels, dekking en veiligheid voor predatie

Over konijnenholen bestaat het misverstand dat konijnen daar zelf voor kunnen zorgen als ze holen nodig hebben. Ze kunnen immers graven? Maar konijnen gaan bij het graven van holen weinig planmatig te werk, en niet alle konijnen graven holen. Ze beginnen met één pijp, die soms weer verlaten wordt, en soms geleidelijk wordt vergroot tot er een veilig holenstelsel ontstaat met meerdere in- en uitgangen. Een tekort aan holen merken vooral de juveniele konijnen, als die uit het ouderlijk holenstelsel worden verdreven. Die gaan dan geen hol voor zichzelf graven. Lockley (1976), Cowan (1983) en Myers & Poole (1961) beschrijven dat het graven vooral gebeurt door vrouwtjes die jongen verwachten. Bovendien is gebleken dat jonge konijnen, als ze de kans krijgen, meerdere holenstelsels gebruiken (Vitale, 1989). In adviezen over het uitzetten van konijnen wordt dan ook altijd aangeraden om meerdere kunstburchten aan te bieden (Marchandea et al., 2016; Rouco 2011) en dat kan ook een stap zijn in het verbeteren van de habitat.

Dat konijnen niet even snel nieuwe holen graven blijkt ook uit het advies aan konijnenbestrijders in Australië om na een bestrijdingsactie altijd de holen om te ploegen (mededeling Cooke).

Bij in konijnenholen broedende vogels is geconstateerd dat de gangen kunnen worden ingetrapt door grote grazers (Dijk, 1973), een punt van aandacht voor beheerders.

De komst van de vos in de duinen heeft de noodzaak van het bezit van een veilig hol vergroot. Dat zou ook een rol kunnen spelen bij de achteruitgang van de soort in bossen, waar konijnen zelden holen maken. Boodt (1934) onderscheidt bij de konijnen op de Waddeneilanden drie typen:

“De holen- of helmkonijnen leven gedurende het grootste gedeelte van den dag in holen en komen 's avonds tevoorschijn om zich met helm, biestarwe enz. te voeden. Deze konijnen zijn meestal zeer vet, daar zij zich weinig verplaatsen. Zij leveren een gezocht wildbraad. De valleikonijnen leven overdag doorgaans in de ruigte, duindoorns, enz. der duinvalleien (duinpannen) en verschuilen zich slechts bij gevaar in de holen. De boschkonijnengroep is ontstaan ná de intrede der bebossing. Deze konijnen houden zich voortdurend in de dichte bosschen schuil en zoeken zelden holen op”.

Iets dergelijks is ook beschreven in Schotland (Kolb, 1991a, Kolb, 1991b). De jongen worden geworpen in tijdelijk bewoonde holenstelsels aan de rand van het bos.

Het belang van dicht struweel

Pluis (1986) heeft uitgerekend dat konijnen bij voorkeur holen maken in dicht duindoornstruweel, maar waar de duindoorns niet het vegetatie-aspect domineren. Dus daar waar een paar dichte duindoorns in geschikt (open) foerageergebied liggen. Brussel (2018) vond de hoogste dichtheid van konijnensporen onder dicht duindoornstruweel in een overigens open gebied. Liguster wordt genoemd door Bhadresa (1977). Wij hebben hetzelfde waargenomen in ons onderzoek tijdens het fretteren van konijnen in het open duinlandschap van Solleveld. Daar was de stand recent achteruitgegaan, en waren veel holenstelsels onbewoond. Maar bij plekken met dicht struweel van duindoorn of liguster zagen we veel sporen van konijnen. Deze struwelen waren zo dicht, dat we er niet in konden kijken. We weten dus niet of de konijnen in dergelijke struwelen in holen leven of bovengronds.

Villafuerte & Moreno (1997) zagen een verschil in gedrag van konijnen tussen half-open en dicht struweel. Konijnen durfden nabij dichter struikgewas verder het grasland op. De onderzoekers concluderen dat dicht struikgewas een hogere bescherming biedt.

Konijnen vangen in een duindoornstruweel.



Catching rabbits in sea buckthorn shrubs.

Karteringen van holen in relatie tot vegetatiestructuur

Voor een beter begrip van het voorkomen van konijnen in relatie tot het landschap hebben wij de holenkarteringen die in de Nederlandse duinen zijn uitgevoerd opnieuw bestudeerd. Het zijn allemaal onderzoeken door studenten: een kartering door Wanders (1976) in Meijendel, toen er daar nog maar een incidentele vos voorkwam, door Pluis (1982), ook in Meijendel, door Dijkhuizen en Plug (1994) in de AWD, door Broekmeyer & van Lunen (1986) op de duintjes van de Boschplaat op Terschelling en door Van der Eerden (2019) in twee locaties, na de opkomst van RHDV en RHDV-2 in Meijendel.

Pluis (1986) heeft in alle voorkomende vegetatietypen geïnventariseerd. Hij heeft zeven vegetatietypen onderscheiden: kaal zand, mos, braam, lage kruidlaag, hoge grassen, duindoorn en bomen. Hij inventariseerde in 'sample areas', verspreid gelegen eenheden met een redelijk homogeen landschap. Daarin heeft hij de dichtheid van de pijpen (holingangen) berekend in relatie tot vegetatiestructuur en reliëf. Pluis vindt een gemiddelde holendichtheid per 100 vierkante meter van 1,26, waarvan 61.5 % onbelopen. Wat betreft reliëf: de meeste holen liggen hoger op de helling. Wat vegetatietypen betreft is er een voorkeur voor de lage kruidlaag, dus de open plekken, en pleksgewijs ook in duindoorn. Pluis onderscheidt twee typen duindoornstruweel: uitgebreide struwelen in valleien en op zuidhellingen en kleinere struwelen op andere hellingen. De uitgebreide duindoornstruwelen in valleien en op zuidhellingen zijn zijns inziens ongeschikt wegens gebrek aan ondergroei. "Hoge holendichtheden in duindoornstruiken kunnen wel op andere hellingen dan de zuidhellingen worden aangetroffen. Deze terreintypen vertonen meer ondergroei en strekken zich uit over relatief kleine oppervlakken."

Dijkhuizen & Plug, (1994) hebben in de AWD 4 gebieden van 1,2 tot 2,7 ha gekarteerd, die alle duindoorn- of ligusterstruweel liggen. Er zijn meer belopen pijpen in de korte grazige vegetaties dan in de struwelen. De gemiddelde holendichtheid was 0,36 pijpen per 100 m², waarvan 6 % onbelopen waren.

Wanders (1976) heeft zijn kartering uitgevoerd 'ten zuiden van de Kleine Pan'. Hij heeft in sept-nov.1974 in vakken van 50 bij 50 m. de holen geteld. Per vak heeft hij het percentage bedekking van de verschillende vegetatiestructuurtypen geschat. Hij onderscheidt kaal zand, mos (wat wij kortgrazig noemen), gras > 10 cm, duindoorn, meidoorn en bos. Er zijn 0,71 belopen en onbelopen pijpen per 100 m², waarvan 82% onbelopen is. Wanders constateert dat holen (holingangen) geclusterd zijn, maar vindt geen correlatie van vegetatiestructuurtypen met dichtheid van holen.

Van der Eerden (2019) heeft in 2019 in Meijndel hollen en vegetatietypen gekarteerd op twee locaties: Het gebied ten zuiden van de Kleine Pan, waar Wanders eerder de hollen telde en de Ruygenhoek. Beide gebieden behoren tot het Paraboollandschap (Van der Meulen en Van Huis, 1985). In het gebied ten zuiden van de Kleine Pan waren nog wel allerlei sporen van konijnen, maar geen enkel hol was bewoond. Die achteruitgang wordt bevestigd door tellingen in de aangrenzende sprang. In september werd geen enkel konijn gezien op een route van 2,2 km. In de Ruygenhoek waren wel konijnen aanwezig en hollen bewoond.

'Het gebied ten zuiden van de Kleine Pan' heeft een gemiddelde holendichtheid van 0,18 pijpen op 100 m². De hoogste holendichtheid is onder de duindoorns. Dat is het tweede type duindoornstruweel in de beschrijving van Pluis (1986). De duindoornstruiken zijn niet zo vitaal meer als tijdens het onderzoek van Pluis. Onder de meidoorns zijn nauwelijks hollen. De takken en bladeren van de meidoorn raken meestal niet de grond, dus bieden geen veiligheid en dragen hooguit bij aan de geslotenheid van het landschap. In het algemeen is het landschap veel dichter door opslag dan in de tijd van Wanders.

Bij de Ruygenhoek is de gemiddelde holendichtheid 0,37 pijpen per 100 m². De hollen liggen bijna allemaal in een vitaal en vrij uitgestrekt duindoornstruweel met ondergroei. Het gekarteerde deel van het duindoornstruweel ligt in de vlakte en op de zuidhelling. Ook hier is het struweel minder dicht dan in de tijd van Pluis. Positief is waarschijnlijk dat het foerageergebied met lage kruidlaag dichtbij is, dus het voedsel is niet ver van de hollen.

De resultaten zijn samengevat in onderstaande tabellen.

Tabel 3.6.1.1. Habitatbeschrijving in de twee studiegebieden van Pluis (1986).

Table 3.6.1.1. Habitat characteristics in two study areas of Pluis (1986).

a) Ten zuiden van de Kleine Pan.

Vegetatietype	% Oppervlak	Pijpen per ha
Zand	6,5	0
Kortgrazig	13,9	6,9
Afgetakeld duindoorn (dood)	21,7	25,3
Niet-vitale duindoorn (ijl)	31,4	33
Meidoorn	8,1	2,2
Bomen	18,4	0

a) De Ruygenhoek.

Vegetatietype	% Oppervlak	Pijpen per ha
Zand	4,1	22
Kortgrazig	33,4	5
Struiken	15	7
Dichte duindoorn	32,4	61
Meidoorn	2,3	0
Bomen	12,7	0

Broekmeyer & van Lunen (1986) hebben op de Boschplaat (Terschelling) vegetatie en hollen gekarteerd. Aanleiding voor het onderzoek was destijds de lage konijnenstand, met mogelijk verruiging als gevolg. Het foerageergebied was de hoge kwelder en de lage duintjes, de hollen lagen hoger in het duin. Er waren weinig struiken, een aantal weinig vitale duindoorns, vlieren en kruipwilg. De dichtheid van hollen in de duintjes was 0,24 pijpen per 100 m². 12 % van de pijpen was onbewoond. De plaatselijke jagers maakten zich zorgen over de konijnenstand, en hebben tamme konijnen uitgezet. Die waren ook overdag vaak bovengronds aanwezig, maar hadden ze ook bestaande hollen opnieuw uitgegraven. De lage graasdruk van konijnen maakte het mogelijk dat grassen in bloei kwamen. Het aandeel grassen in de vegetatie was hoog, en de onderzoekers concludeerden dat dat uiteindelijke leidde tot verruiging.

Conclusies

Er werden heel verschillende dichtheden hollen gevonden, van 0 tot 1,26 per 100 m². Er is een voorkeur voor duindoornstruwelen, waar die aanwezig zijn. Er werden geen hollen aangetroffen onder meidoorns. Opmerkelijk is dat bij alle karteringen, zowel in de onderzoeken voor als na het optreden van RHDV, onbewoonde hollen worden gevonden. Dat is samengevat in onderstaande tabel.



*Een kleine ingang van een burcht in de duinen.
A small burrow entrance in the coastal dunes.*

Tabel 3.6.1.2. *Dichtheid van holen en percentage onbewoonde holen in de Nederlandse duinen in de periode 1976-2019.*

Table 3.6.1.2. *Density of burrows and percentages of uninhabited burrows in studies done in the period 1976-2019.*

Auteur	Jaartal	holingen/100 m2	onbewoond %
Wanders	1976	0,71	82%
Pluis	1982	1,26	62 %
Broekmeyer & van Lunen	1986	0,24	12 %
Dijkhuizen en Plug	1994	0,36	6%
Van der Eerden, Kleine Pan	2019	0,18	100 %
Van der Eerden, Ruygehoek	2019	0,37	17%

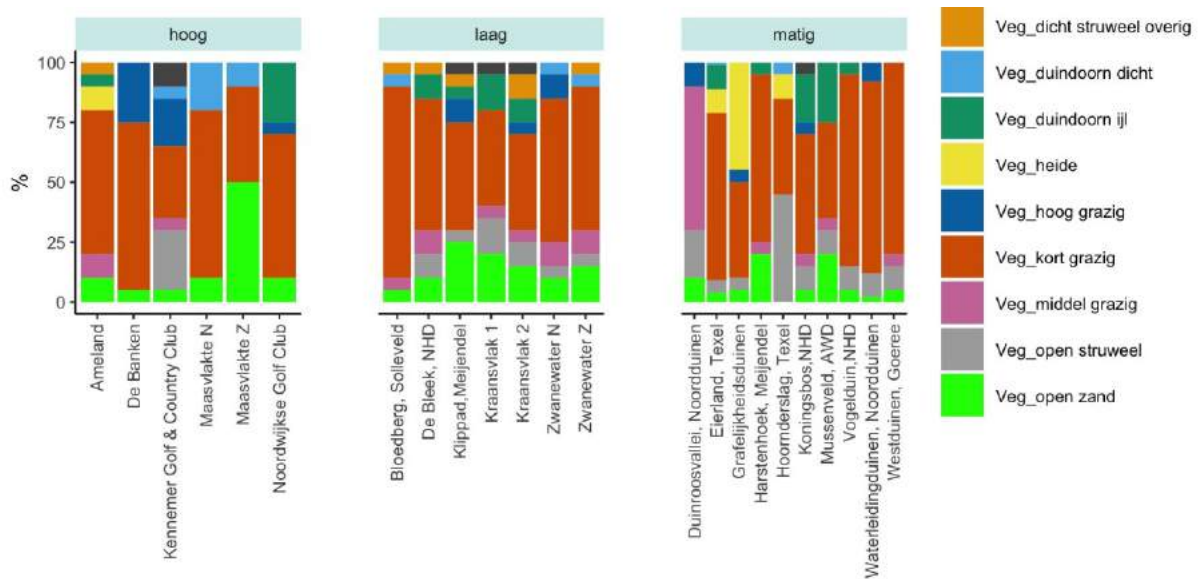
Dit literatuuronderzoek aan habitatvoorkeuren van konijnen leidt tot de volgende conclusies m.b.t. voor konijnen geschikte habitat:

- een open landschap met een foerageergebied met korte, gevarieerde vegetatie dichtbij de holen;
- kleine dichte struwelen van liguster of duindoorn;
- aanwezigheid van onbewoonde holen.

3.6.2 Meetresultaten

Beschrijving habitatkwaliteit

Van de bemonsterde gebieden is op basis van luchtfoto's en veldbezoek de complexiteit van de holen, percentage bewoond, aanwezigheid van veilig struweel en het type begroeiing bepaald. Deze gegevens zijn opgenomen in Bijlage 2 en figuur 3.6.2.1.

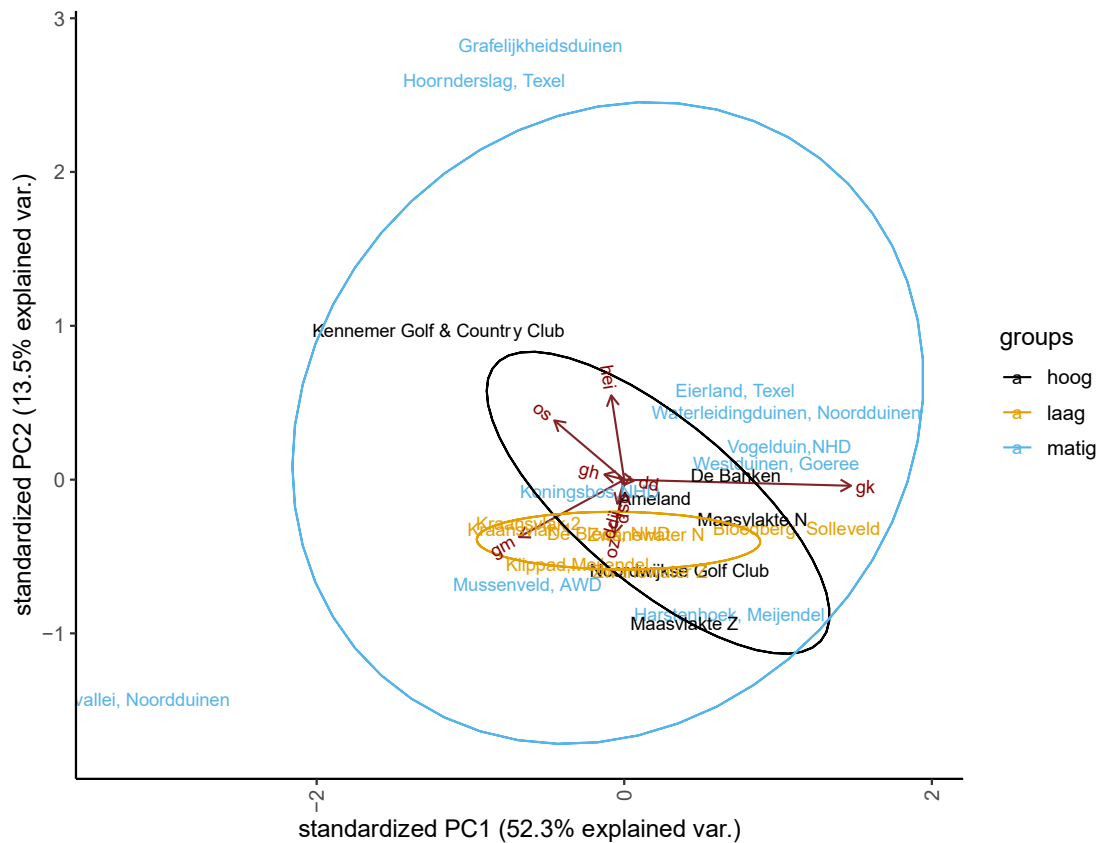


Figuur 3.6.2.1. Samenstelling van vegetatiestructuur van de bemonsterde onderzoekslocaties.
Figure 3.6.2.1. Composition of the habitats in the sampled locations, by density (hoog = high, low = laag, matig = moderate).

Wat de holenstelsels betreft, bevestigen onze waarnemingen dat in reliëfrijke duinen met struweel kleinere holenstelsels worden gemaakt en bij grotere min of meer vlakke en open oppervlaktes grotere stelsels. Voorbeelden van de laatsten zijn de Banken, Harstenhoek, Solleveld en de Maasvlakte.

Op bijna alle terreinen zijn leegstaande hopen aanwezig, met uitzondering van de Grafelijkheidsduinen. In zo'n situatie zou het plaatsnemen van kunstburchten de groei van de populatie kunnen bevorderen.

Hoewel de samenstelling in vegetatiestructuur van de bemonsterde locaties verschilt (figuur 3.6.2.1), vormen de locaties met hoge, matige en lage dichtheden ten tijde van bemonstering geen duidelijke gescheiden groepen (figuur 3.6.2.2). De combinatie van de vegetatieoppervlaktes leidt tot een kwalitatieve inschatting van het percentage geschikt foerageergebied op de bemonsterde locaties. Er was geen significant verschil tussen het oppervlakte geschikt foerageergebied, of, complexiteit van burchten tussen locaties met hoge, matige en lage dichtheden. Ook overstuiving was niet significant verschillend tussen monstergebieden met hoge, matige en lage dichtheden. Opvallend is dat sommige locaties, die op het oog, en volgens de metingen perfect habitat zouden moeten vormen, toch vrijwel ontvolkt zijn. Een voorbeeld daarvan is het duin bij Ouddorp, waar grazige korte vegetatie, dekking in de vorm van duindoorn en goede hopen aanwezig zijn.



Figuur 3.6.2.2. PCA-biplot van vegetatiesamenstelling van de bemonsterde locaties, uitgezet t.o.v. de eerste twee Principale Componenten. PC1 verklaart 52,3% van de variantie, en PC2 13,5%. Legenda: oz: open zand, gk: grazige korte vegetatie, gm: grazig middelhoog hei: heide, dd: duindoorn, os: overige struiken. Elk tekstlabel is een bemonsteringslocatie, de kleuren staan voor hoge, matige en lage dichtheid ten tijde van bemonstering.

Figure 3.6.2.2. PCA-biplot of vegetation composition of the sampled sites. PC1 explains 52.3% of the variance, PC2 explains 13.5% of the variance. Legend: oz: open sands, gk: short herb layer gm: moderately high herb layer, hei: heather, dd: sea berry *Hippophae rhamnoides*; os: other shrubs.

Predatie

In het eerste vangseizoen zijn in de gebieden waar ook konijnen gevangen zijn, 2 cameravallen (Reconyx HC 500) geplaatst om een beeld te krijgen van aanwezigheid van predatoren. De camera's stonden minimaal 1 maand. De resultaten staan in tabel 3.6.2.1. Opvallend was de aanwezigheid van veel loslopende honden in Texel-Zuid, en het gebrek aan registraties van vossen in de zuidelijke plot van de AWD. Naast deze soorten werden er konijnen gefotografeerd, in de AWD damhert, en in Meijendel ree. De aantallen vastgelegde predatoren varieerden flink waarschijnlijk omdat camera's al dan niet op een looproute waren geplaatst. Met het lage aantal camera's kon geen goede steekproef worden genomen. Deze bemonstering is na het 1e seizoen gestaakt.

Tabel 3.6.2.1. Inzet van camera's en geregistreeerde vossen en honden. Elk moment is een aaneengesloten registratie van de betreffende soort. RAI: het aantal registraties per 100 cameradagen. Alleen loslopende honden zijn hier opgenomen.

Table 3.6.2.1. Deployment of wildlife camera traps and the number of foxes and dogs. No other predators were registered. RAI: Relative Abundance Index, as the number of registrations per 100 camera days. Only unleashed dogs were counted.

Locatie	Start	Eind	Dagen	Vos		Hond	
				registraties	RAI	registraties	RAI
AWD N1	15/02/2019	01/04/2019	45	0	0	0	0
AWD N2	15/02/2019	01/04/2019	45	2	4.4	0	0
AWD Z1	15/02/2019	01/04/2019	45	0	0	0	0
AWD Z2	15/02/2019	01/04/2019	45	0	0	0	0
Harstenhoek 1	07/02/2019	01/04/2019	53	2	3.8	0	0
Harstenhoek 2	07/02/2019	01/04/2019	53	32	60.4	0	0
Solleveld 1	08/02/2019	01/04/2019	52	7	13.5	0	0
Texel N1	12/12/2018	14/01/2019	33	0	0	1	3
Texel N2	12/12/2018	14/01/2019	33	0	0	1	3
Texel Z1	12/12/2018	14/01/2019	33	0	0	0	0
Texel Z2	12/12/2018	14/01/2019	33	0	0	6	18.2



Figuur 3.6.2.3 Cameravalbeeld van een vos in op de Harstenhoek in Meijendel.
Figure 3.6.2.3. Fox on cameratrap at Harstenhoek, Meijendel.

4. Analyse bijzettingen

We hebben projecten bekeken die als doel hadden herintroductie of versterken van populaties door bijzetten, om te leren wat de factoren zijn die bijdragen aan succes.

Voor de betreffende dieren zijn het stressvolle gebeurtenissen: het vangen en hanteren, het transport, de confrontatie met een nieuw habitat, vaak het verlies van sociale verbanden. Dat kan leiden tot een verhoogde sterfte en verminderde vruchtbaarheid na het uitzetten.

Om te begrijpen welke factoren daarbij een rol spelen zullen wij een aantal projecten in Nederland en in Europa bespreken.

Het grootste project in Nederland is uitgevoerd vanaf de 13^e eeuw, toen de konijnen vanuit Zuid-Frankrijk in Nederland werden geïntroduceerd. De situaties toen en nu zullen worden vergeleken in paragraaf 1.

Het bijzetten van konijnen om populaties te versterken gebeurt massaal in Frankrijk, Portugal en Spanje sinds de achteruitgang van het konijn in de tweede helft van de 20^e eeuw (in Frankrijk, Portugal en Spanje samen een half miljoen per jaar volgens Letty et al., 2008).

Daar is experimenteel onderzoek gedaan, waar we veel van kunnen leren, daarom wordt dat hier uitgebreid samengevat in paragraaf 2. (Reintroductie, in Engels en Frans 'reintroduction' en 'repeuplement', en bijzetten: 'restocking', 'translocation' en 'renforcement').

In paragraaf 3 worden de in Nederland uitgevoerde recente projecten geanalyseerd. Een aantal van de Nederlandse uitzettingsprojecten is in (grijze) literatuur vastgelegd. Voor de andere projecten is om aanvullende informatie gevraagd bij de uitvoerders.

4.1 Nederland: de succesvolle introductie in de 13e eeuw

In de laatste ijstijd overleefden konijnen alleen diep in het Iberisch schiereiland, waar in het oosten en het zuiden uiteindelijk twee gescheiden groepen overbleven, die we tegenwoordig als ondersoorten erkennen. Toen het weer warmer werd verspreidde het oostelijke konijn zich, al dan niet met hulp van de mens, naar Frankrijk. Uiteindelijk bereikte het konijn ergens tussen 20.000 en 1000 voor Christus de Loire (Rogers et al., 1994). Later hebben de Romeinen konijnen geïmporteerd in Italië, voor het vlees. Maar de Romeinen hebben het konijn niet naar Noordwest-Europa gebracht. Dat is pas in de Middeleeuwen gebeurd, door de onderlinge contacten van adel en kloosterlingen over Europa. De oudst bekende brieven waarin om een koppel konijnen wordt gevraagd zijn uit de 12^e eeuw. Het vlees van konijnen was geliefd. Daarom werden konijnen gehouden in zogenaamde 'konijnenbergen' in bij kastelen. Tack (1993) vertelt over de introductie in Vlaanderen. De *coninenberch* bestond uit hoekige of afgeronde heuveltjes, waarin gangen en hopen werden aangebracht, afgezet met platte stenen en dikwijls omringd met een gracht.

Geregeld namen deze heuveltjes grote proporties aan. Zo was er te Ename één met een lengte van wel 30 meter, een breedte van 25 meter en hoogte van 1.40 meter. Deze konijnenheuvels werden soms verpacht. Daarnaast waren er warandes, gebieden waar de heer het recht om konijnen te vangen had verpacht. Warandes waren er ook in de duinen. Warande is een juridisch begrip voor het alleenrecht de jacht op één of enkele diersoorten uit te oefenen. In Holland en Zeeland was dat recht voor alle woeste gronden voorbehouden aan de graaf. In de duinen ontstond in de 14^e eeuw een systeem van open warandes, voor het commercieel houden van wilde konijnen. Grote aaneengesloten duinen werden in partijen verdeeld, die afzonderlijk werden verpacht aan duinmeiers. De omvang van deze economie is beschreven door de Rijk (1988), van Dam (2000, 2001, 2002) en, voor de Zeeuwse en Zuid-Hollandse eilanden, van Haperen (2009). Dat gebruik heeft geduurd tot het eind van de 18^e eeuw. Nog steeds voor het vlees (zie het verhaal over de Leidse professoren, door van Dam, 2010), maar ook voor het bont.

Nu wij in Nederland opnieuw in een situatie zijn terecht gekomen waarin we de stand van de konijnen willen bevorderen, is het is interessant om te kijken hoe de duinmeiers dat indertijd deden.

Duinmeiers bevorderden de stand van de konijnen door de leefomstandigheden te verbeteren. Informatie over hun activiteiten danken we aan de vertaling van een manuscript uit ca. 1635 door Swaen (1948). In niet of dunbevolkte gedeelten van de waranden werden met een speciale boor kunstmatig hopen gemaakt (ook genoemd bij Roos & Dunsen, 2011). De auteur In het manuscript geeft gedetailleerde instructies: " Tot welcken eijnde de duinmaeijers booren hebben daer heel lange stocken aan steecken, en zijnde ten halven den bergh soo booren sij van gelijcken weer van d'ander sijde, omdat de gaten moeten door ende weer door gaen, ende dickwijls drij (In welcken in 't midden de Conijnen dan haere camers selfs maecken, en haer daer onthouden ... Dop oft

Dotgaten zijn de gaten die boven in het duijn zijn, ende recht neergaen ende meest vande conijnen selfs gemaect werden ... Een bonsem (bunzing) sal insgelijcken benaut zijnde diergelijcke gaten maecken... Oock sal het conijn als men foretteert daer dickwils uijtbersten om hem daer door te salveren ...". Bij het vangen liet de duinmeier de zwaarste vouwtjes lopen en oogstte alleen de mannetjes en jonge vrouwtjes. Hij voerde de konijnen in de winter bij met hooi, haver en zemelen of wilgensnoeihout. Soms werd er na een strenge winter niet gevangen, en kreeg de duinmeier een verlaging van de pacht prijs. De duinmeier bestreed roofdieren en roofvogels, van Haperen noemt bunzingen en katten. Dat leidde ertoe dat in de 15^e eeuw de vos in de duinen was uitgerooid (Mulder, 2005).

Van Haperen (2009) beschrijft de relatie tussen duinverpachtingen voor konijnen en de begrazing door rundvee. Op Walcheren was het gebruikelijk de konijnenvangst aan duinmeiers te verpachten samen met het recht op beweiding van de duinvalleien met rundvee. Daardoor was de pachter voorzichtig met de aantallen rundvee. Begrazing door schapen wordt uitgesloten. Vaak zag men de voordelen van begrazing door runderen. Een rentmeester in Schouwen onderkent dat begrazing met runderen juist de kwaliteit van de warande als leefgebied voor konijnen kan bevorderen. De valleien van de warande waren namelijk met veel lang gras begroeid en dat is niet goed voor de konijnen.

4.2 Frankrijk, Portugal en Spanje

Het meeste onderzoek in Frankrijk gebeurt in opdracht van het 'Office National de la Chasse et de Faune Sauvage'. De achteruitgang van het konijn wordt daar veroorzaakt door veranderingen in het landelijke gebied als gevolg van de intensivering van de landbouw, door het optreden van myxomatose en RHDV (Letty et al., 2008) en door de 'predator pit' waarin een populatie met lage dichtheid terecht kan komen (Marchandeaun et al., 2000). In Frankrijk was het afschot in het jaar 1998/1999 een kwart van dat in 1974/1975.

Ook in Spanje is veel experimenteel onderzoek gedaan. Daar is de motivatie tegenwoordig niet alleen gelegen in jacht, maar ook in natuurbescherming. In Spanje zijn er wel 29 soorten roofdieren en roofvogels die het konijn als prooi hebben (Delibes & Hiraldo, 1981). Men zet zich in voor het behoud van de Iberische lynx (pardel lynx, *Lynx pardina*) en de keizerarend (*Aquila adalberti*), o.a. in natuurgebieden als de Coto Doñana (Moreno en Villafuerte, 1995).

Letty (1998) signaleerde in zijn proefschrift dat het gangbare uitzetten in Frankrijk, zoals dat door de jagers werd uitgevoerd, weinig succes had. De 'Office national de la Chasse' begon daarom experimenten om het protocol voor bijplaatsen te verbeteren

Letty geeft een samenvatting van de onderzoeken die daarna gedaan zijn (Letty et al., 2007). Dit zijn in het algemeen bijzettingen. Konijnen werden meestal gevangen met fretten in de winter, maar er zijn ook een aantal experimentele uitzettingen in de zomer gedaan. De herkomst van de konijnen bij deze experimenten is verschillend, en het landschap van herkomst is niet altijd hetzelfde als het landschap van uitzetten.

Eerst is een experiment gedaan volgens de traditionele door jagers gebruikte methode in de winter. Daarbij worden konijnen gevangen met fretten, in een houten kistje gehouden met appel of biet tegen de uitdroging en de volgende dag uitgezet in meerdere uitgebreide kunstburchten. De konijnen waren ingeënt tegen myxomatose en RHDV. Van de 49 uitgezette individuen ging de helft dood in de eerste twee dagen. 13 van de 18 konijnen die zijn teruggevonden waren begraven en (gedeeltelijk) gegeten. Dat duidt op sterfte door predatie. De overleving na die twee dagen leek vrij normaal. De konijnen waren de eerste week erg actief, en verplaatsten zich tot 1 km van de kunstburcht. De dispersie werd na enige dagen minder en tenslotte settelde 80% van de overlevers zich binnen 300 meter van de kunstburcht waarin ze waren uitgezet. Sterke dispersie verhoogt het risico op predatie voor de uitgezette konijnen.

De vraag naar de oorzaken van de geringe overleving leidde tot onderzoeken naar de stress bij vangen, hanteren en transport en naar de stress van de nieuwe omgeving.

4.2.1 Problemen in relatie tot het vangen, hanteren en transport

Een experiment om de overleving te verhogen door het toepassen van een rustgevend b-blokker, toonde geen effect van het medicijn, mogelijk omdat stress niet een belangrijke doodsoorzaak is (Letty et al., 2000). Er is daarom een experiment opgezet om te onderzoeken of de verhoogde sterfte wordt veroorzaakt door de stress van het vangen, hanteren, vasthouden, of door het terecht komen in een onbekend gebied. Dat is onderzocht met een experiment waarin één groep werd gevangen en direct weer losgelaten, één groep werd gevangen, een nacht vastgehouden en rondgereden, maar tenslotte in het eigen gebied weer werd losgelaten en één groep precies hetzelfde meemaakte (vangen, vasthouden, rondgereden worden), en daarna in een andere gebied

werd losgelaten. De twee groepen die werden losgelaten in het eigen gebied hadden in de eerste maand geen significant verhoogde sterfte, in tegenstelling tot de groep die verplaatst was. Kennelijk is het vooral de onbekendheid met het introductiegebied, die tot een hoge sterfte leidt in de eerste dagen na uitzetten. (Letty et al., 2003). Ook is onderzocht of het verschil maakt als je tijdens het transport de konijnen houdt in individuele kistjes of met een groep van vier of vijf. Er werd geen verschil in overleving na het loslaten gevonden (Letty et al., 2005).

4.2.2 Sterfte bij vangen en transport

Toch treedt er wel enige acute stress op. Gemiddeld over alle Franse experimenten is er een sterfte van 2% gedurende een verblijf en transport van een of twee dagen (Letty et al., 2008). Het blijft dus belangrijk om het vangen en transport snel en zorgvuldig uit te voeren.

Cabezas et al., (2006) vindt dat vooral konijnen in slechte conditie de verplaatsing (translocation) niet overleven. Zij adviseren om alleen konijnen die in goede conditie zijn te verplaatsen.

4.2.3 Sociaal gedrag bij bijzetten

Uit meerdere experimenten blijkt dat bijzetten in lage aantallen leidt tot een betere overleving dan bij hoge aantallen (Moreno et al., 2004).

Dit leidt tot de waarschuwing dat er een grote invloed van sociaal gedrag kan zijn, tussen de uitgezette konijnen en reeds aanwezige konijnen. Hun aanwezigheid zou kunnen leiden tot spanning door territoriaal gedrag, en concurrentie om voedsel (Letty et al., 2008). Ook nemen uitgezette konijnen minder deel aan de voortplanting dan de reeds aanwezige (Letty et al., 2008). Bijzetten in reeds bewoonde burchten kan leiden tot hoge sterfte onder de verplaatste konijnen (Ruiz-Aizpurua et al., 2018).

Dit leidt tot onze aanbeveling om alleen konijnen uit te zetten als er op die plek geen konijnen meer aanwezig zijn.

Ook de sociale banden tussen de uitgezette konijnen zou van belang kunnen zijn voor de overleving na uitzetten. In een gedetailleerde studie, waarbij de bewegingen van zeven leden van een familiegroep na uitzetten met radiotracking werden gevolgd bleek echter dat de groep niet bij elkaar bleef (Letty et al., 2008).

4.2.4 Problemen in relatie tot de verandering van de omgeving

Voor individuen is het stressvol om in een nieuwe omgeving terecht te komen. Ze kennen de voedselplekken en de schuilplekken niet. Predatie is dan een groot probleem, en sommige predatoren kunnen overgaan op 'surplus killing' (Kruuk, 1972). Bovendien zijn konijnen de favoriete prooi van vossen. 'Predatiebeheer', het bestrijden van de roofdieren is soms zelfs in Frankrijk moeilijk uitvoerbaar (Letty et al., 2008).

'Hard release', loslaten in een gebied met meerdere kunstburchten zonder omheining, werd vergeleken met het 'soft release', met acclimatisatie, waarbij de konijnen werden losgelaten in een omheind terrein met kunstburchten, zodat ze de eerste dagen beschermd waren tegen landroofdieren, vooral de vos (Letty et al., 2008).

De eerste ervaringen naar het effect van 'soft release' waren positief: het verlaagde de sterfte door predatie in de eerste dagen.

Echter, als de hekwerken verwijderd zijn, kan alsnog een hoge sterfte optreden. Letty beschrijft twee experimenten (Letty et al., 2008). Bij een acclimatisatie van 3 dagen was er een hoge overleving op de eerste dagen, maar na 60 dagen was er geen verschil in overleving tussen de groep met en de groep zonder acclimatisatie. Hetzelfde geldt voor een acclimatisatie van 9 dagen. In Spanje is ook zo'n onderzoek gedaan met 'soft release' en controles binnen proefvlakken van 4 ha. Binnen alle proefvlakken waren kunstburchten aangelegd met voor de eerste 7 dagen een beschermend hekwerk om de kunstburcht (Rouco et al., 2008). Sommige van de proefvlakken waren omheind, andere niet. In de proefvlakken die gedurende 107 dagen omheind waren, was de sterfte in de eerste week lager, maar na drie maanden was er geen verschil in overleving tussen de omheinde en de niet-omheinde proefvlakken (in dit geval 0.40 en 0.57). In de omheinde proefvlakken was meer sterfte door predatie door roofvogels, en door een hoger aandeel van stress en ziekten. Volgens de onderzoekers kan de hogere dichtheid van konijnen in de omheinde proefvlakken tot een hogere stress en sterfte hebben geleid. Maar het kan ook zo zijn dat de dood van de zwakke dieren in een niet omheind proefvlak aan predatie wordt toegeschreven.

Rouco heeft ook onderzocht of de konijnen binnen een omheining reageren op de geur van de vos. Dat bleek wel zo te zijn (Rouco et al., 2011a, 2011b).

4.2.5 Bescherming voor een langere periode

Zo komt de vraag op of je konijnen voor een langere periode tegen predatie moet beschermen. Wat tegenwoordig vaak gedaan wordt is een gewenningsren, een langer durende bescherming tegen roofdieren, vaak tot en met het voortplantingsseizoen.

In Spanje, waar de voortplanting in de winter begin, begint men met de ren in oktober (Guerrero et al., 2013), en beschermt de konijnen en hun jongen tot de zomer.

In Frankrijk noemt men dat een 'Parc d'acclimatation' (Letty & Delhorne, 2009), wij vertalen dat als 'gewenningsren'. (In het dagelijks spraakgebruik in Frankrijk wordt met Parc d'acclimatation een kinderspeelplaats bedoeld). Het effect van het toepassen van zo'n ren is beschreven in bijlage 3 bij dit rapport. Binnen zo'n de ren worden de konijnen bijgevoerd, daarbuiten zijn veel kunstburchten waarin de konijnen nadat ze losgelaten zijn bescherming kunnen vinden.

4.2.6 Verbeteren van de habitat

Cabezas & Moreno (2007) onderzochten de bijdrage van verbetering van de habitat op het succes van bijzetten. Zij gebruikten open, niet-omheinde, plots van 4 ha, die door konijnen werden bewoond. Zij maakten twee plots met extra dekking (kunstburchten), twee met extra voedsel (uitzaaien gerst en haver), twee met extra dekking en extra voedsel en twee controles. In de vier plots met verschillende behandelingen werden 30 konijnen per keer bijgezet, de (populaties in) de andere vier dienden als controle op het experiment met bijzetten. Het experiment liep drie jaar. De verbetering van de habitat had een duidelijk effect op de populatiedichtheid van konijnen, het sterkste daar waar dekking en voedsel waren verbeterd. Het effect van bijzetten was slechts tijdelijk, als gevolg van ziekte en predatie. Dat het bijzetten maar een tijdelijk effect had, wijten de auteurs aan het verschijnsel van de 'predator pit' dat in Coto Doñana voorkomt sinds het optreden van RHDV.

Tegenwoordig wordt de habitat ook verbeterd met een overmaat aan kunstburchten.

4.2.7 Quarantaine en vaccinatie

Onderzoekers in Spanje onderzochten het effect van in quarantaine houden in individuele kooien. Daar trad een sterfte op van 12% in 23 dagen, gewichtsverlies en alle drachtige vrouwtjes aborteerden of verloren hun jongen. De overleving na uitzetten werd niet verbeterd door een quarantaineperiode (Calvete et al., 2005). In een ander experiment werd een quarantaineperiode van 14 dagen toegepast, en geen nadelige gevolgen gemeld (Moreno et al., 2004). Quarantaine wordt door de meeste onderzoekers afgeraden (Guerrero-Casado et al., 2013).

Een uitzondering vormt een uitgebreid onderzoek naar stress door een samenwerkingsverband in Noord-Frankrijk (FNC et al., 2011). Zij hielden de konijnen vier weken in quarantaine in een buitenren van 15 bij 7,5 m², en lieten ze daarna los in een kunstburcht in een jachtgebied in de buurt. Zij vonden een hogere overleving na uitzetten dan in andere onderzoeken. Deze onderzoekers zijn van mening dat predatie meestal een secundaire doodsoorzaak is. Wij vinden dat moeilijk te beoordelen, omdat er binnen dit onderzoek geen 'controle zonder quarantaine' was en de predatiedruk niet bekend was.

Bij uitzetten krijgt men 100 % van de populatie in handen. Dan wordt er in Spanje en Frankrijk meestal gevaccineerd. Om de introductie van pathogenen in de autochtone populatie te voorkomen, worden de uit te zetten konijnen soms behandeld voor interne en externe parasieten. Moreno et al. (2004) vaccineerden de uit te zetten konijnen, en behandelden ze tegen interne en externe parasieten. In het artikel worden geen negatieve gevolgen daarvan gemeld.

Guitton et al. (2008) en Calvete & Estrada (2004) hebben aangetoond dat uitgezette jonge konijnen een hogere kans op overleving hebben als ze worden gevaccineerd. Vaccinatie leidt echter eerst tot verzwakking van de konijnen. Daarom moeten ze daarna minstens twee weken in een omheining worden gehouden en bijgevoerd voor ze worden uitgezet of losgelaten. In Frankrijk worden ook jonge konijnen gevaccineerd die in een 'gewenningsren' zijn geboren en opgegroeid (Letty & Delhorne, 2009).

4.2.8 Kunstburchten en aantallen uit te zetten konijnen

Letty van de Franse ONCFS stelt ook dat 'loslaten' zonder te voorzien in extra kunstburchten slechte resultaten geeft. De ONCFS heeft een brochure uitgegeven waarin beschreven wordt hoe je geschikte kunstburchten kunt bouwen in een landbouwgebied (Marchandeaux et al., 2016). Zij pleiten voor een netwerk van kunstburchten met onderlinge afstanden van 50 tot 100 meter. Rouco et al. (2010, 2011) hebben een aantal experimenten gedaan in beschermde gebieden van 4 ha in Spanje. Zij vergeleken kunstburchten van 12 m² voor 5 konijnen met kunstburchten van 24 m² voor 20 konijnen. Konijnen uitgezet in kleine groepen hebben een hogere productiviteit dan

konijnen uitgezet in grote groepen. De kunstburchten stonden bij elkaar in de buurt, 18 per 4 ha. Op 4 ha werden 180 konijnen uitgezet. Deze hoge aantallen waren mogelijk omdat er tussen de kunstburchten landbouwgewassen stonden.

In hun opzet was elke burcht omgeven door een hekwerk dat de eerste week gesloten werd, om dispersie te verhinderen, en dat daarna gebruikt werd voor het vangen ten behoeve van het onderzoek door doorgangen/openstaande vallen in de omheining.

Letty van de Franse ONCFS stelt ook dat 'loslaten' zonder te voorzien in kunstburchten slechte resultaten geeft. De ONCFS heeft een brochure uitgegeven waarin beschreven wordt hoe je geschikte kunstburchten kunt bouwen in een landbouwgebied (Marchandeaup et al., 2016). Zij pleiten voor een netwerk van kunstburchten met onderlinge afstanden van 50 tot 100 meter. Uit hun voorbeelden blijkt dat het gaat om vrij grote burchten, die opvallen in het landschap. Voor de duinen zijn meer, kleine burchten passender.

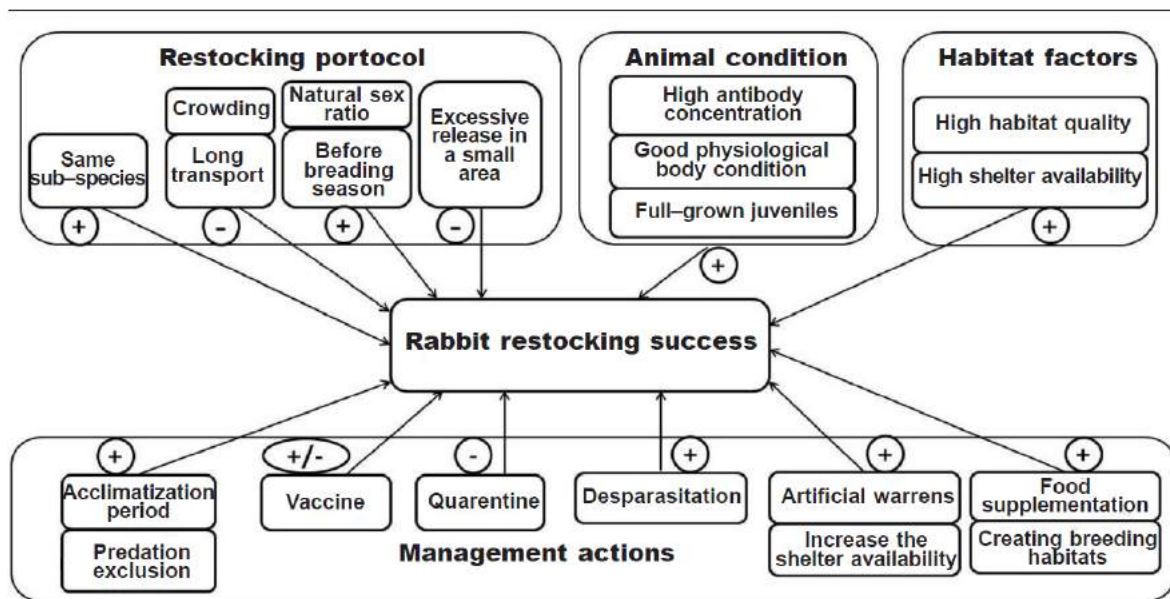


Fig. 1. Summary of the factors that affect wild rabbit restocking success. The symbols + and - indicate positive or negative relationships with the restocking success.

Figuur 4.2.8.1. Samenvatting van de factoren die translocaties en bijzettingen van konijnen beïnvloeden. +: positieve relatie met succes; -: negatieve relatie met succes. Bron: Guerrero-Casado et al., 2013.

Figure 4.2.8.1. Summary of the factors that affect wild rabbit restocking succes. The symbols + and - indicate positive and negative relationships with restocking success. Source: Guerrero-Casado et al., 2013.

4.2.9 Het gebied van herkomst

Het landschap in het gebied van herkomst van de uitgezette dieren zou van belang kunnen zijn voor het succes van de uitzetting. In de vele experimenten in Frankrijk zijn konijnen soms naar hetzelfde landschap verplaatst, en soms naar een ander landschap en klimaat (zelfs van Schotland naar mediterraan Frankrijk). De resultaten zijn wisselend, en niet duidelijk genoeg om uitsluitel te geven of het nodig is dat het landschap van uitzetten lijkt op het landschap van herkomst (Letty et al., 2008).

In zuidwest Spanje en Portugal is gekeken naar genetische overeenkomst tussen de bronpopulatie en de populatie waarbinnen de konijnen werden uitgezet. Dit om vermenging te voorkomen van de beide ondersoorten *O. c. algirus* en *O. c. cuniculus* (o.a. Moreno et al., 2004). Voor het overige is ons geen genetisch onderzoek bekend.

In Spanje zijn grote konijnenfokkerijen waar hybriden van gedomesticeerde en wilde konijnen worden gefokt om ze uit te zetten ten behoeve van de jacht. Waarschijnlijk hebben deze een lage overleving, maar deze praktijken zijn wel een risico voor de genetische eigenschappen van de wilde konijnen (Piorino 2015).

4.2.10 De huidige praktijk

In 2013 is een review gemaakt van al het onderzoek naar het bijzetten en door Spaanse en Franse onderzoekers vergeleken met de IUCN guidelines (Guerrera-Casado et al. 2013). Hieronder de samenvattende figuur uit hun artikel. 'Soft release' en 'habitat management' zijn effectief gebleken. Quarantaine wordt afgeraden. Er zijn leemten in kennis geconstateerd, waaronder het belang van overeenkomst tussen de habitats van herkomst en van uitzetten, gevolgen van het fokken van uit te zetten konijnen, de optimale leeftijd voor uitzetten, de interactie met autochtone konijnen, de effecten op de lange termijn en het ontbreken van een standaard monitoring protocol.

We hebben Jérôme Letty (Office National de la Chasse, Frankrijk) gevraagd naar de huidige praktijk. Letty gaf de volgende antwoorden: (schrift.mededelingen 2018 en 2020, vertaald door Marijke Drees). Over 'predatie beheer':

"Voor het bijzetten worden de zoogdier-roofdieren bestreden. De roofvogels niet. Maar die bestrijding (predator control) is niet altijd volledig effectief. Een enkele vos kan belangrijke sterfte veroorzaken op verplaatste en dus kwetsbare konijnen. De laatste jaren hebben we een uitgebreide aanpassingsperiode van 2 of 3 maanden geprobeerd. Het lijkt erop dat de konijnen na 1 maand volledig hersteld zijn van de stress van verplaatsen. De aanpassing binnen een ren onderdrukt zowel de sterfte door de stress van verplaatsen als de predatie op de tijdelijk zwakkere konijnen. Het andere voordeel is dat uitgezette konijnen beschermd zijn tot ze beginnen aan de voortplanting. We hebben gezien dat voortplanting in de ren 2 maanden na de verplaatsing kan optreden. Na enige weken hebben we de ren geopend zodat jonge konijnen de ren konden verlaten zonder de stress van verplaatsing. "

"Jonge konijnen worden altijd gevaccineerd voordat ze de ren verlaten."

Er is een poster gemaakt over zo'n 'gewenningsren' bij (Letty & Delhorne, 2009) en een link naar een folder voor de constructie van kunstburchten in landbouwgebied.

"Naar onze mening een uitgebreide aanpassingsperiode en de constructie van kunstburchten de beste manier om konijnen laten settelen in een nieuwe omgeving. Maar het is een beetje duur. Overigens kan predatie ook permanent het herstel verhinderen van verhinderen bij kleine konijnenpopulaties, zelfs in afwezigheid van uitbraken van ziekten. Zie Marchandeaup et al., 2000 over de 'predator pit'. Succes in herstel van konijnenpopulaties is niet gemakkelijk! "

De poster over het fokken van jonge konijnen in een 'parc d'acclimatation' is als bijlage 3 bij dit rapport bijgesloten, met een Nederlandse vertaling.

4.3 Projecten in Nederland

Er zijn niet veel legale, gedocumenteerde bijzettingen uitgevoerd in Nederland. Waar dat wel is gebeurd, is het niet als een experiment opgezet. De voornaamste conclusie is wel dat bescherming tegen de vos een dringende noodzaak is.

4.3.1 Zwanenwater 2006

Aanleiding van de verplaatsing was het voornemen van Rijkswaterstaat om, vanwege nautische redenen een deel van het Middensluiseland in het Noordzeekanaal bij IJmuiden af te breken. Het Middensluiseland was met bruggen verbonden aan de andere sluiselanden en aan het vasteland. De daar aanwezige konijnenpopulatie was dus niet geïsoleerd.

Rijkswaterstaat wilde zorgvuldig omgaan met de daar aanwezige konijnen. De beheerder van het Zwanenwater, Natuurmonumenten, maakte zich zorgen maakten over de lage dichtheid van konijnen en het effect op de vegetatie en wilde de konijnen uit IJmuiden wel ontvangen. Het project is uitgevoerd door Marijke Drees, met hulp van studenten van de RUG, LUW en Larenstein. Op het Middensluiseland is gevangen met kastvallen, die 's ochtends gecontroleerd werden, en met fretten. De konijnen zijn in simpele, niet ingegraven, dichtgestopte, kunstburchten gestopt. Op de hellingen van de vallei waren 54 ingangen van oude konijnenholen. De konijnen verhuisden meestal al de eerste nacht naar zo'n hol.

Van 17 gevangen konijnen is bloed afgenomen voor het bepalen van immunoglobulinen tegen RHD. 41% van de konijnen had immuniteit.

Het was een 'hard release', de konijnen werden niet in een omheining gehouden. Vossen worden in het Zwanenwater meestal bestreden in verband met de kolonie lepelaars. Maar in dit geval was dat tijdelijk onmogelijk omdat het verlenen van de vergunning voor lichtbakken was betwist bij de rechtbank. De vloer van de 'uitzetvallei' was in november 2005 gemaaid, en er waren runderen ingeschaard.

Bijna alle uitgezette konijnen zijn gepredeerd door een vos. Er werden vaak begraven karkassen gevonden (Drees et al., 2009).

4.3.2 Forteiland 2006-2007

Door verandering in de planning van Rijkswaterstaat was het Middensluiseland nog niet afgebroken in najaar 2006 en hadden zich er weer konijnen gevestigd. Het Middensluiseland was met bruggen verbonden aan de andere sluiselands en aan het vasteland.

De beheerder van het Forteiland, een eiland in de monding van het Noordzeekanaal, liet weten wel geïnteresseerd te zijn in konijnen, vooral om de vegetatie geschikt te houden voor de zandhagedis. Op dit eiland zijn geen vossen, wel twee tamme katten, en in voorjaar en zomer een kolonie van Zilvermeeuwen en Kleine mantelmeeuwen. Dus wel predatoren, vooral voor jonge konijnen. Rik Schoon heeft in opdracht van Rijkswaterstaat 8 konijnen gevangen en naar het Forteiland gebracht. Daarna hebben Marijke Drees en Heleen Goddijn met incidentele bezoeken en via correspondentie met de beheerder geprobeerd een indruk te krijgen van de ontwikkeling van de konijnenpopulatie. De eerste konijnen zaten onder het duindoornstruweel, maar al snel kwamen er in de hellingen van de grote bunker enkelvoudige pijpen. Ook in hellingen van greppels in het meer grazige, westelijke, deel, waar elk voorjaar de meeuwen kwamen broeden.

Aan de hand van de gegraven pijpen konden we zien dat de populatie groeide en zich uitbreidde. Begin 2009 vond de beheerder dode konijnen met de zwellingen van myxomatose. In april 2009 waren er geen konijnen meer.

4.3.3 Forteiland 2015-2016

In 2015 kwam een nieuwe kans, toen alle sluiselands op de schop gingen voor de aanleg van nieuwe grotere sluisen in het Noordzeekanaal. Rijkswaterstaat gaf de opdracht aan Jasja Dekker, Michael Moerman en Marijke Drees voor het vangen en verplaatsen van de konijnen. In de periode november 2016-jan 2017 zijn 41 konijnen met de fret gevangen en verhuisd. Later heeft de beheerder nog tamme konijnen erbij gezet. Er gaat de konijnen op het eiland goed (mondelijke mededeling Cottaar).

4.3.4 De Hoge Veluwe 2010-2019

In het Nationaal Park De Hoge Veluwe zijn een aantal jaren achtereenvolgend konijnen uitgezet. Er zijn in de periode 5 oktober 2010 t/m 9 september 2014 zijn er in totaal 537 konijnen uitgezet, steeds op een andere plek in het Park. Er zijn geen aanpassingen aan het habitat gedaan. Er zijn geen kunstburchten gebruikt. De konijnen zijn in bestaande oude konijnenholten uitgezet. Er was geen bescherming tegen predatie. De herkomst van de dieren: de meeste konijnen komen van de Maasvlakte. Als konijnen van een ander gebied komen zijn ze op een andere plek uitgezet dan die van de Maasvlakte. De uitgezette dieren werden niet ingeënt tegen RHDV en/of myxomatose, maar nu zouden we dat indien mogelijk wel doen. Het resultaat op de korte en lange termijn: de eerste jaren na uitzetting ging het goed met de konijnenpopulatie, maar uiteindelijk zijn de meeste konijnen overleden aan RHD2de variant (pers. commun. Leontien Krul, NP de Hoge Veluwe).

4.3.5 Voorne 2014-2018

In Voorne zijn in drie gebieden bijzetacties uitgevoerd.

Een eerste bijzetactie bestond uit het uitzetten van konijnen in kunstburchten binnen een raster door Natuurmomenten, in de Vogelpoel. Dit gebeurde in begon najaar 2014. In de periode november 2014 t/m februari 2016 verdeeld over 9 uitzettingen zijn 75 konijnen gecontroleerd losgelaten. Bij deze uitzetting is het advies van een dierecoloog gevolgd, gebaseerd op ervaringen met herintroducties elders. Er zijn steeds lage aantallen bijgezet, verdeeld over een langere periode, om zo stress te verminderen, minder predatoren aan te trekken, en zodoende de overlevingskans te vergroten (Broere, 2020). De bijzetting werd tijdelijk onderbroken nadat de eerste groep dieren, waarschijnlijk van al aanwezige konijnen via direct contact door het raster, myxomatose kregen. Bij deze herintroductie is een vaste telroute opgezet, om zo ontwikkelingen te kunnen volgen. Vanuit kostenoverweging zijn geen dieren gezenderd. Ondanks uitgevoerde

tellingen in de avonduren op een vast teltraject werden nooit konijnen geteld. Uit veldwaarnemingen blijkt wel dat er nog steeds keutels en graverijen in lage aantallen zijn. Mogelijk zijn de konijnen hier strikt nachtactief. Het is al met al onduidelijk hoe effectief de bijzetting is geweest.

Een tweede bijzetting op Voorne bestond uit het bijzetten van 12 mannelijke en 20 vrouwelijke konijnen bij de Sipkesslag, Oostvoorne in 2017. De dieren werden bijgezet in met de hand geboorde korte gangen in het duin, die werden afgesloten met een prop hooi. De dieren die in dezelfde burchten werden gevangen werden ook gezamenlijk geplaatst. De dieren waren afkomstig uit de nabijgelegen de Maasvlakte (Moerman, 2017). In de maanden na het bijzetten werden de uitzet-pijpen door de konijnen verder uitgegraven en vergroot tot burchten, en breidde de konijnenpopulatie zich uit naar nieuwe gebieden.

Een derde uitzetting was langs het Bootpad in Oostvoorne. Hier zijn najaar 2018 7 dieren uitgezet. Er zijn op deze locatie geen tekenen meer van aanwezigheid van konijnen anno 2021.

5. Analyse overige herstelmaatregelen

5.1 Vaccinatie

Om de populaties zich te laten herstellen van een dip, wordt soms vaccinatie tegen myxomatose en RHDV aangeraden (zie bijvoorbeeld Van der Meijden, 2018). Calvete heeft uitgebreid diverse tactieken van vaccinatie onderzocht met simulatiemodellen (Calvete 2006). Zijn conclusie is dat vaccinatiecampagnes zowel tot negatieve als tot positieve populatiegroei kunnen leiden, afhankelijk van het moment binnen de aantalschommelingen van konijnen in relatie tot de dynamica van RHDV uitbraken. De groeisnelheid was negatief als het aandeel van RHDV-seropositieve volwassen konijnen laag of middelmatig was voor de vaccinatie. Zo'n situatie treedt op in populaties met lage dichtheid van konijnen. Dat zijn juist de populaties die worden uitgekozen voor vaccinatiecampagnes. De conclusie uit de modellen is dat de immunisatie programma's een schadelijk effect kunnen hebben op veel konijnenpopulaties.

In Ferreira et al. (2009), wordt een succesvol experiment beschreven met het vaccineren van jonge konijnen tegen myxomatose, (dus niet tegen RHDV) kort vóór de jaarlijkse uitbraak. Vaccinatie leidt tot een hogere overleving. De onderzoekers hebben een hoog percentage (50%) van de jonge konijnen gevaccineerd. De gevaccineerde jongen hadden een 17% hogere overleving. Deze actie was succesvol omdat een hoog percentage van de populatie is gevangen en gevaccineerd, een hoger percentage dan je met alleen fretteren kunt vangen (36%), én omdat de jongen opgroeiden in plots van 200 bij 200 m² die beschermd waren tegen terrestrische roofdieren. De konijnen werden gevangen in kunstburchten, die omheind waren met gaas waarin vallen waren geplaatst. Deze konden naar believen worden opengezet of gesloten. De onderzoekers schrijven dat het in populaties met een lage dichtheid vaccinatie niet dit effect zou hebben.

5.2 Aanbieden dekking

In Engeland is een experiment gedaan met slim ingerichte takkenhopen op minder dan 40 meter van een bewoond holenstelsel. Het bleek succesvol in het verleiden van konijnen om daaronder een holenstelsel te graven en zich daar te vestigen (Bell et al., 2021). Dit is een bruikbare methode als er een populatie in lage dichtheid is die de beheerder wil versterken en er onvoldoende dekking aanwezig is. Met name voor jonge dieren die het ouderlijk hol moeten verlaten kan dit een veilige vestigingsplaats bieden. De takkenhopen werden aangeboden binnen 40 meter van een bewoond hol. Geschikte plekken zouden kunnen zijn waar duin grenst aan gebieden met een dichtere konijnenpopulatie als een camping, huisjesterrein of golfbaan. Of waar de beheerder anderszins alles heeft gedaan om het terrein geschikt te maken, bijvoorbeeld door de vegetatie kort te houden. Het is een simpele maatregel, waarvoor ter plaatse aanwezig takhout gebruikt kan worden.

Belangrijke voorwaarden is dat de takkenhoop zo laag is dat die niet door een roofvogel gebruikt wordt als uitkijkpunt dus minder dan 1 m. hoog, en dat de takkenhoop op een plek in het landschap ligt waar hij niet kan dienen als uitvalsbasis voor een vos die een verrassingsaanval uitvoert.



Figuur 5.2.1. Takkenhoop gevormd door twee ontwortelde meidoornbomen. De konijnen hebben zelf daaronder een hol gegraven. Foto: D. Bell.

Figure 5.2.1. Brush pile formed by uprooting two Hawthorn trees, now containing active warrens. Photo: D. Bell.

6. Discussie

6.1 Aantal onderzoekslocaties en steekproefgrootte

Het aantal onderzoekslocaties waar we succesvol konijnen konden bemonsteren is kleiner dan op voorhand verwacht. De dichtheden zijn laag, en het is moeilijk binnen 1 landschappelijke eenheid aan voldoende vangsten te geraken.

Telgegevens en informatie van beheerders laten zien dat de stand in het algemeen niet goed is, en dat op veel plekken geen herstel zichtbaar is. Plekken met hogere aantallen zijn (bijna) allemaal sterk beheerde locaties in het duin (golfterrein) en industrieel gebied. Toch is in overleg met de begeleidingscommissie besloten om in vangseizoen 2019-2020 op 5 van dergelijke locaties dieren te bemonsteren: in elk geval in de Banken in Delftland, en de Noordwijkse Golfclub, twee locaties op de Maasvlakte en de Golf ten zuiden van de Amsterdamse Waterleidingduinen.

Niet alle burchten konden worden bemonsterd. Vooral in lage dichtheden trekken konijnen zich terug tot holen in dicht struweel of aan de voet van duinen, die niet gefretteerd konden worden. In gebieden waar de monsters door jagers werden verzameld speelde dit vanzelfsprekend niet.

6.2 Cameravallen

De resultaten van de cameravallen werden bij deze kleine aantallen camera's per gebied sterk beïnvloed door plaatsing. Zo lijkt de camera in Meijendel exact op een looproute van een vos te zijn geplaatst, waardoor met de camera aan de ene kant van het onderzoeksgebied 15x vaker een vos in beeld kwam dan aan de andere kant. De camera's geven te anekdotische informatie: op Texel viel het aantal loslopende honden op. Er kwamen nergens verwilderde katten in beeld. In de monstergebieden in de AWD was het aantal keer dat vossen in beeld kwamen opvallend laag. Het camerawerk is daarom na het eerste veldseizoen gestaakt.

6.3 RHDV & myxomatosis

In eerder onderzoek was RHD op vrijwel alle bemonsteringslocaties aanwezig (Drees et al., 2007; Drees & Dekker, 2008; Dekker, 2015). Intussen is in vrijwel alle onderzoeksgebieden de nieuwe variant, RHDV-2 dominant. Slechts op 1 plek werd ook RHDV-1 aangetroffen. Dit is een patroon dat elders ook wordt gemeld (Le Gall-Reculé et al., 2013; Peacock et al., 2017).

De Nederlandse populaties leken zich in 2010-2014, 20 jaar na de eerste waarnemingen van zieke dieren, van RHDV te herstellen. Het is echter niet gezegd dat het herstel van aantallen van de impact van RHDV-2 even lang zal duren. De nieuwe variant is immers anders qua virulentie en voor wat betreft welke leeftijdsgroepen kwetsbaar zijn (Capucci et al., 2017).

In eerder onderzoek werden dieren ook getest op myxomatose, maar dit bleek door de hoeveelheid serum die is verzameld in deze studie niet haalbaar. Bij vervolgonderzoek kan meer serum worden afgenomen, maar hiervoor is de relatief eenvoudige en snelle bemonstering uit oorvenen niet geschikt. Bij bloedafname uit een halsader kan tot 1 ml bloed verzameld worden, maar Abade Dos Santos et al. (2019) adviseren dit bij wilde konijnen onder sedatie te doen.

Uit eigen observaties en meldingen van afgelopen jaren is duidelijk dat ook myxomatose lokaal nog een rol speelt en soms tot flinke sterfte kan leiden (observatie J. Dekker).

6.4 Genetische diversiteit en inteelt

De diversiteit van de bemonsterde populaties is normaal te noemen (H_e =variërend van 0,455 tot 0,629, met een gemiddelde van 0,557) en – belangrijker – sterk vergelijkbaar met het gemiddelde dat werd gevonden voor 17 populaties in East Anglia (H_e =0,520, Surridge *et al.* 1999c). Er zijn dus geen aanwijzingen voor verlies van genetische diversiteit in de bemonsterde populaties. Op grond

van het regelmatig optreden van flessenhalzen tijdens het door virusinfecties instorten van veel populaties werd dat in sterkere mate verwacht. Flessenhalzen (*bottlenecks*) zijn een belangrijke oorzaak van verlies van genetische diversiteit, omdat genvarianten (allelen) tijdens kortere of langere perioden met een geringe populatiegrootte makkelijk van de ene generatie op de andere verloren gaan (Nei *et al.* 1975). Dit proces noemen we genetische drift. Omdat het verlies van allelen van neutrale merkers als microsatellieten willekeurig is, gaan er in elke populatie door toeval weer andere varianten verloren, waardoor populaties bij langdurige drift zonder compensatie door genenuitwisseling steeds meer van elkaar gaan afwijken.

Hoewel de waargenomen diversiteit met enkele uitzonderingen overal nog redelijk hoog is, kunnen we tóch concluderen dat er in de onderzochte konijnenpopulaties sprake is van genetische drift. De populaties zijn namelijk vrijwel allemaal significant van elkaar gedifferentieerd, wat betekent dat ze elk hun eigen combinaties van allelen hebben. De enige uitzonderingen zijn enkele subpopulaties in verschillende delen van een gebied, die een lage genetische differentiatie vertonen. Het waargenomen patroon komt sterk overeen met onderzoeksresultaten – met deels dezelfde merkers – uit het Verenigd Koninkrijk (SurrIDGE *et al.* 1999c), waarover de auteurs schrijven "*populations in East Anglia are genetically distinct, and these differences are largely a result of drift acting on small effective population sizes, bottlenecked populations, and because of low levels of migration between populations*".

Genetische diversiteit is van belang voor het vermogen van populaties om zich aan veranderende omstandigheden (zoals verschuivende voedselkwaliteit) of aan nieuwe virussen of virusvarianten aan te kunnen passen. Het lijkt erop dat het aanpassingsvermogen van de onderzochte populaties nog niet sterk is aangetast.

Wanneer populaties gedurende langere tijd klein én geïsoleerd zijn, of wanneer er na een flessenhals slechts één of twee families overblijven kan ook inteeft optreden. Inteeft vindt plaats wanneer familieleden/verwanten door omstandigheden gedwongen zijn om met elkaar te paren. Wanneer er in de populatie dragers zijn van erfelijke ziekten of afwijkingen en deze na paring nakomelingen krijgen kan de frequentie van zulke ziektes toenemen, en de algehele vitaliteit van populaties (en dus hun herstelvermogen) afnemen. Onder de bemonsterde populaties is er slechts één – rond het Klippad in de Meeuwenduin in Meijendel – die een significante inteeftcoëfficiënt heeft. Een duidelijke oorzaak daarvoor is niet aan te wijzen. De populatie is momenteel weliswaar klein, en door de lage stand in de omgeving niet direct met andere populaties verbonden, maar dat is zeer waarschijnlijk pas recent, door uitbraak van het RHD2 virus.

Omdat de kans op inteeft volgens de theorie door regelmatige flessenhalzen toeneemt (Nei *et al.* 1975), is het waarschijnlijk dat het konijn inteeft vermijdende dispersie vertoont (Pusey & Wolf 1996, de Boer *et al.* 2021). Bij konijnenpopulaties is aangetoond dat ze in familieverband in hun burchten leven, maar dat de vrouwelijke dieren honkvast zijn (ze vertonen zogeheten 'filopatrie'), terwijl de (jonge) mannelijke dieren zich veel meer verspreiden waardoor de kans op paring met niet-verwante vrouwtjes toeneemt (Webb *et al.* 1996). Dat heeft tot gevolg dat bij goede verspreidingsmogelijkheden de kans op genenuitwisseling zelfs hoger uitpakt dan wanneer paring volledig willekeurig zou plaatsvinden. Dat kan in de genetische data leiden tot een teveel aan heterozygote dieren t.o.v. het Hardy-Weinberg evenwicht (een zgn. heterozygotenoverschot). Tien van de 16 bemonsterde konijnenpopulaties vertonen inderdaad een dergelijk overschot, hoewel het slechts in vier statistisch significant is (Texel Noord, Noordduinen, Kraansvlak en AWD). Er is in de wetenschappelijke literatuur momenteel discussie of de lange-afstandsverspreiding van jonge mannetjes nou inteeftvermijdend gedrag is, of dat de afname van de kans op inteeft er simpelweg een bijeffect van is (De Boer *et al.* 2021), maar de implicatie van het mechanisme verandert daardoor niet wezenlijk.

6.4.1 Connectiviteit

De genetische verschillen (differentiatie) tussen populaties en subpopulaties is een indicatie voor de hoeveelheid genenuitwisseling die ertussen plaatsvindt. De waarden voor genetische differentiatie tussen twee populaties zijn zwak (hoeveelheid verklaarde variantie, $R^2=12\%$) maar statistisch significant gecorreleerd met de afstand ertussen. Ongeacht de aanwezigheid van barrières heeft de afstand uiteraard invloed op de kans op verspreiding van individuen en daarmee genvarianten. Dat leidt in een volledig in evenwicht verkerend netwerk van populaties tot een sterke "isolatie-door-afstand" (isolation-by-distance, IBD) correlatie (Wright, 1943). Wanneer genenuitwisseling in toenemende mate wordt verhinderd, bijvoorbeeld door versnippering van leefgebieden of het aanleggen van onneembare barrières als kanalen of steden, raken populaties van elkaar geïsoleerd. Dan gaat genetische drift een steeds belangrijker rol spelen en wordt het IBD verband steeds zwakker. In een gefragmenteerd landschap kunnen populaties zelfs op korte afstand van elkaar al even sterk van elkaar gedifferentieerd zijn als populaties die over een lange

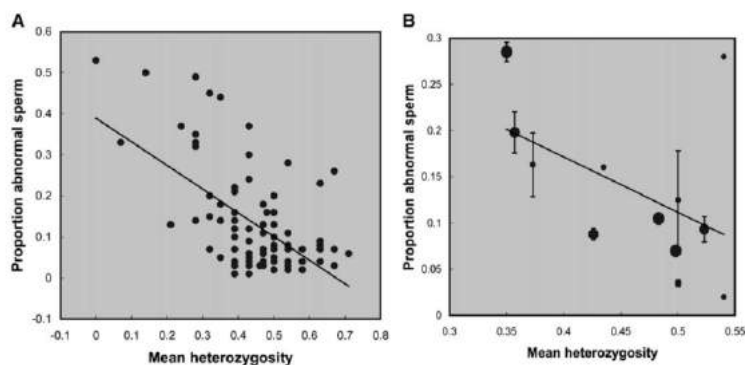
afstand van elkaar zijn gescheiden. Dit is onder meer gevonden bij de Kleine schorseneer (*Scorzonera humilis*) op de Veluwe (Oostermeijer *et al.*, 2014).

De in dit onderzoek waargenomen zwak significante IBD-correlatie laat dus zien dat de connectiviteit in het duinecosysteem voor het konijn onvoldoende is om genetische diversiteit op lange termijn te handhaven. Wanneer door genetische drift varianten uit populaties verdwijnen, kan er binnen natuurgebieden nog in zekere mate aanvulling vanuit andere subpopulaties plaatsvinden – zoals kan worden afgeleid uit de geringere genetische differentiatie tussen deelpopulaties binnen de Noordduinen, de Maasvlakte of sommige deelpopulaties in het Noord-Hollands Duinreservaat. Genenuitwisseling zal daar nog op kunnen treden door verspreiding van jonge mannetjes (Surridge *et al.*, 1999a&b; Richardson *et al.*, 2002). Wanneer de afstand – en het aantal barrières in het landschap – toeneemt, raken natuurgebieden en de populaties van planten en dieren daarin echter sterker geïsoleerd. Dat dit leidt tot verminderde genenuitwisseling blijkt uit de gemiddeld hogere genetische differentiatie tussen de konijnenpopulaties. Wanneer de barrière nog sterker is, zoals voor de eilandpopulaties, is de genenuitwisseling nóg lager, zodat de genetische differentiatie het hoogst is. Het zijn met name deze grotere patronen (binnen gebieden, tussen gebieden en tussen vasteland en eilanden) die voor de significante IBD-correlatie zorgen. Er is een groot contrast tussen de huidige onderzoeksresultaten en vergelijkbare uit Oost-Australië (Fuller *et al.* 1996). De gemiddelde F_{ST} -waarde was daar 0,005 (deze studie $F_{ST}=0,150$), wat duidt op een populatienetwerk met een nagenoeg onbeperkte genenuitwisseling tussen gebieden/populaties.

6.4.2 Correlaties tussen genetische diversiteit, vitaliteit en virusresistentie

De gemeten genetische diversiteit blijkt niet significant gecorreleerd met de vitaliteit van de populatie of de individuele dieren (gemeten als gewicht en achtervoetlengte), noch met de hoeveelheid antistoffen van individuele konijnen tegen RHDV-1 en RHDV-2. Een verband tussen heterozygotie en gewicht (van mannelijke dieren) werd ook niet gevonden in de hieronder verder besproken studie van Gage *et al.* (2006).

Zulke correlaties zouden met name ontstaan wanneer er sprake zou zijn van een afname van heterozygotie door inteelt, en daar is zoals we hebben gezien eigenlijk nauwelijks sprake van. Door de waarschijnlijk regelmatig uitwisseling tussen families door de verspreiding van jonge mannetjes blijft de genetische diversiteit in de geïsoleerde populaties op peil, maar ook wordt inteelt er grotendeels door voorkomen. In populaties die gedurende langere tijd klein en geïsoleerd zijn, kan inteelt mogelijk wel optreden en de vitaliteit van de populatie verminderen. Er is in het VK namelijk aangetoond dat er een positieve correlatie is tussen heterozygotie (gemeten met 29 microsatellieten) en spermakwaliteit van mannelijke konijnen (Gage *et al.* 2006; figuur 7.4.1.). Wanneer de heterozygotie dus afneemt door inteelt kan dat via de spermakwaliteit dus een nadelig effect hebben op het geboortecijfer. In het betreffende artikel wordt er ook op gewezen dat grote aantallen moleculaire merkers waarschijnlijk nodig zijn om correlaties tussen heterozygotie en vitaliteit (in de literatuur doorgaans 'fitness' genoemd) aan te tonen (Balloux *et al.* 2004). Niettemin hebben wij met een klein aantal allozym-merkers zulke correlaties met groei en bloei in de bedreigde plantensoorten Klokjesgentiaan en Valkruid al eens vastgesteld (Oostermeijer *et al.* 1995, 2003). Het zou echter goed kunnen dat de 10 hier gebruikte microsatelliet-merkers voor het konijn niet voldoende resolutie geven. Het kan ook zijn dat de door ons gemeten parameters gewicht en achtervoetlengte meer door voedselkwaliteit worden beïnvloed dan door genetische diversiteit. Spermakwaliteit kon door ons in dit project (uiteraard) niet onderzocht worden. Het is ook gebleken dat genetische diversiteit niet gerelateerd is aan de hoeveelheid antistoffen tegen RHD-virusvarianten 1 en 2, op populatie- noch individueel niveau. Zeer waarschijnlijk zijn de neutrale microsatelliet-merkers te zwak, of helemaal niet, gekoppeld aan de virus-resistentiegenen waarop sterke selectie plaatsvindt. Dit werd ook gevonden in onderzoek aan Attwater's prairiehoen van Bateson *et al.* (2016). Microsatellieten worden juist gekozen voor het meten van de algehele genetische diversiteit omdat ze niet blootstaan aan natuurlijke selectie, want dat zou de frequentie van genvarianten (allelen) te sterk beïnvloeden. De hypothese was dat populaties met meer genetische diversiteit of minder inteelt beter in staat zouden zijn om resistentie te ontwikkelen, omdat die een bredere basis hebben. Die hypothese wordt door onze gegevens dus niet ondersteund. Deels zal dat komen omdat alle populaties relatief hoge genetische diversiteit vertonen, en ook niet of nauwelijks blootstaan aan inteelt. De variatie voor het ontwikkelen van virusresistentie is dus overall min of meer gelijk.



Figuur 6.4.1. Correlatie tussen heterozygotie en de fractie abnormale zaadcellen van mannelijke wilde konijnen. De correlatie is negatief, wat betekent dat bij toenemende heterozygotie (dat samengaat met minder inbreeding) de kwaliteit van het sperma toeneemt. Uit: Gage et al. (2006).
Figuur 6.4.1. Correlation between heterozygosity and the fraction of abnormal semen cells of male wild rabbits. The correlation is negative, which indicates that increasing heterozygosity, i.e. less inbreeding, sperm quality increases. From: Gage et al. (2006).

6.5 Voedselkwaliteit

De analyses van voedselkwaliteit aan de hand van konijnenkeutels levert een aantal significante patronen op, die echter niet eenvoudig te interpreteren zijn. Deels wordt dit veroorzaakt doordat het onderzoek plaatsvond tijdens een uitbraak van RHD2. Een duidelijke relatie tussen voedselkwaliteit en populatiedichtheid wordt verwacht wanneer er resistentie in een populatie wordt opgebouwd doordat de vrouwtjes en jongen in goede conditie zijn, maar de meeste populaties waren tijdens

het onderzoek niet in die herstelfase. Daarnaast weten we dat de meest gunstige beschikbaarheid van voedingsstoffen altijd een optimumcurve betreft, maar weten we niet waar dit optimum voor verschillende voedingsstoffen in de praktijk ligt.

Ondanks deze kanttekeningen blijkt er wel een duidelijke relatie te bestaan tussen voedselkwaliteit en hoge populatiedichtheden. Zoals verwacht kennen de referentielocaties met de hoogste aantallen konijnen (Maasvlakte en de Noordwijkse golfclub) door lage C-gehaltes een vrij lage tot lage C:N-ratio: hier is dus relatief veel N beschikbaar voor konijnen. Wanneer alle belangrijke elementen op een rij worden gezet, blijkt dat op deze referentieplekken ook alle belangrijke voedingselementen (Ca, P, K en Fe) veel beschikbaar zijn, zowel in absolute gehalten als ook in relatie tot N. Op veel locaties met een matige of lage konijnenstand zijn deze elementen juist in mindere mate beschikbaar, in sommige gevallen in combinatie met een lage N beschikbaarheid. Voor deze 'uitersten' kan de hypothese worden bevestigd dat een hoge voedselkwaliteit positief is gecorreleerd met de dichtheid aan konijnen.

Buiten deze meest gunstige en minst gunstige situaties is het lastig om de vinger te leggen op de patronen. Waarschijnlijk spelen andere factoren (zoals het recent uitbreken van een virusvariant) een overheersende rol op locaties met tegenstrijdige patronen: zowel waar de konijnenstand lager is dan dat op basis van de voedselkwaliteit wordt verwacht (Goeree, Zwanewater) als locaties waar konijnen het veel beter doen dan dat zou worden verwacht op basis van voedselkwaliteit (Ameland). Als er op deze laatste locaties sprake is van een verminderde voedselkwaliteit dan betreft het waarschijnlijk een tekort aan ijzer, het enige element wat op al deze locaties weinig beschikbaar is ten opzichte van N. Juist de beschikbaarheid van N ten opzichte van moeilijk verteerbaar plantenmateriaal (C) lijkt op deze locaties niet beperkend: van de 6 locaties met een lage dichtheid is de C:N-ratio drie maal zeer gunstig en maar één keer zeer ongunstig.

Hoewel een hoge voedselkwaliteit van planten duidelijk gecorreleerd is met hoge dichtheden van konijnen, is het causale mechanisme hierachter nog niet aangetoond. Verwacht wordt dat de fitness van konijnen bij goede voedselomstandigheden hoog is, zodat door een hogere overleving en reproductie eerder resistentie wordt opgebouwd in een populatie. Uit dit onderzoek is nog niet duidelijk geworden hoe groot het effect van voedselkwaliteit is op de populatiedichtheid en opbouw van resistentie in natuurterreinen.

6.6 Bijzettingen

Ook na de analyse van alle bekende projecten blijft er onzekerheid, met name over het succes op de lange termijn. Meestal zijn de effecten van uitzetten op overleving gemeten en blijft het daarbij. Er ontbreekt dus informatie over de effectiviteit van bijzettingen als herstelmaatregel van konijnenpopulaties op de lange termijn.

Wij willen erop aandringen dat in elk geval bij de Nederlandse herintroductieprojecten een monitoring voor de lange termijn wordt opgezet. Dat kan al met de weinig tijdsintensieve methode van keutels rapen en tellen (Bankert & in 't Groen, 2002a, 2002b; Bankert et al., 2003). Keutels tellen is ook een goede methode om het effect van beheermaatregelen op konijnen te meten. Het kan kleinschalig worden uitgevoerd. In het werkprotocol is daarom deze methode beschreven.

7. Conclusies en advies

7.1 Algemene conclusies

Hoewel vanuit de literatuur en metingen van voedselkwaliteit naar voren komt dat de onderzochte gebieden verschillen in kwaliteit voor konijnen, en genetische diversiteit nog niet heeft geleden onder de lage dichtheden konijnen, laten de populaties ook in gebieden met de hoogste dichtheden, of die qua habitat- en voedselkwaliteit in orde zouden moeten zijn, nog geen duidelijk herstel zien. RHDV-2 is in alle populaties aanwezig, en lijkt bepalend voor de dichtheid. Positief is dat de lage dichtheden en isolatie tussen populaties niet hebben geleid tot inteelt of afname van genetische diversiteit. Herstel tegen RHDV-1 gebeurde in de periode 2007-2010, zo'n 17-20 jaar na de eerste gevallen. Het is echter lastig om te zeggen of herstel van de tweede variant even lang zal duren. De tweede variant verschilt bijvoorbeeld ook qua pathologie van variant 1 (Capucci et al., 2017).

Intussen kunnen beheerders 'geen spijt' (*no regret*) maatregelen nemen, die de konijnen helpen en ook overige natuurwaarden verhogen. Bijvoorbeeld het tegengaan van opslag van bomen en verspreid staande struiken, het aanbieden van dekking voor vestiging van juveniele konijnen die het ouderlijk hol moeten verlaten, het bevorderen van kleinschalige verstuing, bevorderen van een korte vegetatie, en daar waar nog konijnen aanwezig zijn alert zijn op voldoende leegstaande hollen. Steeds begeleid door monitoring en rapportage van de resultaten, ook als het resultaat van de maatregelen nog tegenvalt.

7.2 Beantwoording onderzoeksvragen

Hieronder worden de deelvragen puntsgewijs beantwoord.

Deelvraag 1

Welke rol spelen virussen, genetische diversiteit, habitatkwaliteit, beheer en predatiedruk in de (meta)populaties van konijnen?

a) Welke (meta)populaties van Konijnen in kustduinen kennen het laatste decennium een stabiel hoge stand (I) of stabiel lage stand (II) en welke hebben de laatste jaren een sterk dalende (III) of juist stijgende (IV) trend? Welke populaties vertonen een dynamische stand zonder duidelijke trend (V)?

b) Kennen de verschillende typen populaties I t/m V een verschillende geschiedenis van achteruitgang en herstel?

Dit is uitgewerkt in hoofdstuk 3.1 Er waren maar enkele populaties die stabiel hoog te noemen zijn, in het algemeen gaat het om 0-10 konijnen per kilometer transect. Een aantal populaties zagen een lichte opleving in de periode 2010-2012, maar namen daarna weer af, vermoedelijk, gezien de huidige immuniteitsresultaten, ten gevolge van RHDV-2. Op Ameland was er één sectie met een stabiel aantal van rond de 25 konijnen per gereden kilometer, en op Solleveld werden er jaarlijks tussen de 40 en 80 konijnen per kilometer geteld. Toch nam deze locatie met relatief hoge dichtheden af in de jaren 2016-2017.

Naast deze locaties, die geteld worden in het Meetnet Dagactieve zoogdieren - transecttellingen, werden stabiel hoge populatie gevonden op de Maasvlakte, de Banken, en de twee golfclubs in het duin.

c) Is er momenteel een verschil in besmettingsgraad met RHDV tussen de populatietypen?

Nee. Alle onderzochte populaties hadden recent contact gehad met RHDV of RHDV-2. Wel zijn er een aantal populaties waar het virus persistent voor komt en de populatieomvang stabiel hoog is.

d) Kenden de verschillende typen populaties I t/m V een andere populatiegrootte voorafgaand aan de toe- of afname?

Ja. Twee locaties die tot voor kort stabiel en relatief hoge dichtheid kenden, Ameland en in Solleveld, vertonen weliswaar fluctuaties, maar in deze gebieden is de populatie consistent 25

respectievelijk 40 konijnen per km gereden transect. Toch tonen deze twee populaties ook recent een afname. Als er inderdaad sprake is van een twee-stabiele-statens systeem, van hoge en lage dichtheid, lijkt een voldoende hoge dichtheid in geen van de met transecten gemonitorde gebieden te worden bereikt.

e) In welke mate vindt er genetische uitwisseling plaats tussen populaties binnen en tussen duingebieden?

Populaties zijn geïsoleerd van elkaar. Dit is waarschijnlijk te wijten aan het ongeschikte habitat tussen bemonsterde populaties.

f) Is er een relatie tussen de genetische diversiteit en dichtheid, populatiefluctuaties en de connectiviteit?

Ten gevolge van die isolatie staan de individuele populaties op langere termijn bloot aan verlies van genetische diversiteit door genetische drift. Die drift is weliswaar duidelijk aantoonbaar, maar heeft – mogelijk door de korte duur van de isolatie – nog niet tot een sterk verlies van diversiteit geleid. De onderzochte konijnenpopulaties vertonen op één na geen tekenen van inteelt, waarschijnlijk doordat jonge mannetjes de neiging hebben om zich over langere afstanden te verspreiden en dus vaker dan gemiddeld paren met niet verwante vrouwtjes.

g) Is er een relatie tussen de genetische diversiteit van populaties en het optreden van virusinfecties?

Nee, genetische diversiteit en inteelt zijn niet gerelateerd aan de hoeveelheid antistoffen tegen variant 1 en 2 van het RHD-virus.

h) Is er een relatie tussen de conditie van konijnen en het optreden van virusinfecties?

Op individuele basis is er geen relatie tussen de titer van RHDV of RHDV-2 van een konijn en de conditie (gewicht/achtervoet).

i) Is er een relatie tussen de in (h) genoemde conditieparameters van konijnen en hun genetische diversiteit (individuele multilocus heterozygotie, als maat voor inteelthistorie)?

Nee, genetische diversiteit en inteelt blijken niet gerelateerd aan de vitaliteit van populaties of individuen.

j) Zijn er verschillen in voedselkwaliteit (C:N ratio, chemische samenstelling) en beschikbaarheid (vegetatiehoogte) van het voedselaanbod tussen de leefgebieden van de verschillende typen populaties I t/m V?

en

k) Zijn er verschillen in terreincondities (bijv. bodemopbouw, bodemchemie en verhoudingen tussen droge en vochtige terreindelen) die verschillen in voedselkwantiteit en -kwaliteit verklaren?

Ja, er zijn verschillen in voedselkwaliteit aangetoond tussen locaties met hoge dichtheden van konijnen en locaties met matige of lage dichtheden van konijnen. Hierbij lijkt een hoge beschikbaarheid van N (eiwitten) in verhouding met slecht verteerbaar materiaal (C) en een hoge beschikbaarheid van de belangrijke elementen P, Ca, Fe en K in verhouding met N een belangrijke factor te zijn. Op de locatie met de hoogste aantallen konijnen zijn zowel N als de ander elementen in hoge concentraties aanwezig. De resultaten geven aanleiding voor een verdiepend onderzoek waarbij aan de vegetatiekwaliteit zelf en de conditie van konijnen wordt gemeten, en waarin de vegetatiekwaliteit in het veld kan worden gemanipuleerd door bijvoorbeeld maaibeheer of het opbrengen van gebufferd duinzand, of het tijdelijk bijvoeren van konijnen. Wanneer dit kan worden aangetoond geeft dit handvatten voor herstelbeheer, met de verwachting dat de maatregelen niet meer nodig zijn wanneer de konijnenpopulatie groot genoeg is en voor een optimalisatie van het eigen habitat kan zorgen.

l) Is er een verschil in aantal predatoren, aanwezigheid van dekking, geschiktheid van het landschap voor predatoren, beschikbaarheid en grootte van burchten en afstand tussen burcht en foerageerlocaties tussen de leefgebieden van de verschillende typen populaties I t/m V?

Hoewel er duidelijk verschillen zijn in de aanwezigheid van dekking, beschikbaarheid en complexiteit van burchten en aanwezigheid van foerageerlocaties, is daarin geen verschil tussen de verschillende populatiedichtheden. Het lijkt erop dat het effect van het virus op de populatie niet sterk door deze factoren gestuurd wordt.

Deelvraag 2

Hoe kunnen beheerders op bovengenoemde factoren inspelen om konijnenpopulaties (in het algemeen, en specifiek in Natura2000 gebieden) zich te laten herstellen en weerbaarder te maken tegen nieuwe virusinfecties?

m) Welke eerdere bijplaatsingen van Konijnen in Nederland en in het buitenland zijn bekend en wat zijn het succes- dan wel faalfactoren geweest?

Er zijn in de Nederland diverse bijplaatsingsacties geweest. Deze zijn vaak niet intensief opgevolgd door monitoring van de effecten, maar lijken in de meeste gevallen teniet zijn gedaan door nieuwe virusuitbraken of predatie tijdens de bijzetting.

Uit uitzetprogramma's in het buitenland komen als belangrijkste factoren naar voren het garanderen van een veilig leefgebied door middel van aanbod van kunstburchten, uitrasteren van de uitzetlocatie in de eerste weken zodat predatiekans lager wordt en dieren bij de uitzetlocatie blijven, en het uitzetten op locaties waar (ter plaatse althans) geen dieren meer zijn. Voor het uitzetten is een werkprotocol gemaakt.

n) Is de habitatkwaliteit voor Konijnen in het leefgebied van de onderzochte populaties door beheermaatregelen (maaïen, begrazing, overstuïving) beïnvloed?

en

o) Indien de mate van infectie inderdaad (mede) wordt veroorzaakt door habitatkwaliteit, welke maatregelen kan een duinbeheerder dan nemen om Konijnenpopulaties te versterken (type, schaal, fasering) in relatie tot de specifieke uitgangssituatie van zijn/haar terrein?

Uit het literatuuronderzoek en de indrukken tijdens het veldwerk komen een aantal sleutelfactoren voor een optimaal landschap voor konijnen naar voren: open landschap met een foerageergebied met korte, gevarieerde vegetatie dichtbij de hollen; kleine dichte struwelen van liguster of duindoorn; geen door struikheï gedomineerde vegetatie; aanwezigheid van onbewoonde hollen.

Uit de bemonsterde terreinen blijkt echter niet duidelijk of deze elementen, of van begrazing of overstuïving effect hebben op de dichtheden naar voren. Uit de beperkte proeven met maaïen komt een beeld naar voren dat hierop vooral door veranderend terreingebruik wordt gereageerd, en gemaaide locaties aantrekkelijker worden voor konijnen (Saathof, 2018; Kuiters 2017), maar ook dat er weinig op gereageerd kan worden (Vlieland, mond meded). Het is niet onderzocht of maaiproeven doorwerken op de populatie. Mogelijk komt dit door de schaal van de ingrepen, en waarschijnlijk staat de voortdurende invloed van RHDV-2 een positief effect van habitatkwaliteit in de weg, en is er een externe prikkel (bijzetting/verhogen overleving/verhogen voortplanting) nodig.

p) Indien de genetische diversiteit (m.n. inteeltdepressie) de levensvatbaarheid van konijnenpopulaties nadelig beïnvloedt, hoe kunnen duinbeheerders dit op een effectieve manier tegengaan?

Dit is niet aan de orde: de resultaten geven geen aanleiding om te veronderstellen dat verlies van genetische diversiteit en/of inteelt deel uitmaken van de oorzaken voor het gebrek aan herstelvermogen van konijnenpopulaties na door virusuitbraken veroorzaakte instorting van de populatiegrootte.

q) Indien de connectiviteit tussen deelpopulaties binnen de konijnen-metapopulatie(s) onvoldoende is, welke maatregelen kunnen duinbeheerders nemen om die te verbeteren?

Als de connectiviteit niet wordt hersteld door toename van de populaties, en effecten van gebruik aan connectiviteit beginnen op te spelen, kan worden overwogen tussen naburige maar geïsoleerde populaties enkele individuen te verplaatsen. Dit lijkt echter, gezien de resultaten uit het genetische

onderzoek, nog niet aan de orde.

7.3 Beheermaatregelen

Uit het onderzoek komt naar voren dat de primaire sturende factor nog steeds de infectieziekten zijn. Dat maakt het lastig om aanbevelingen voor herstelmaatregelen te geven, laat staan maatregelen die specifiek gelden voor de verschillende Natura-2000 gebieden die in de kustduinen liggen. De maatregelen die volgen zijn voornamelijk gebaseerd op het literatuuronderzoek en niet op een duidelijk in voorliggend onderzoek gemeten dichtheid van de populatie bij bepaalde vegetatie- of habitatkwaliteit. De hieronder besproken beheermaatregelen moeten dan ook vooral gezien worden als zogenaamde "no regret" maatregelen, die mogelijk teniet worden gedaan door effecten van het virus maar in elk geval geen negatief effect op de populatie zullen hebben. Er valt nog een hoop te leren, en het is daarom essentieel om beheermaatregelen gericht op konijnen goed vast te leggen, te monitoren en de resultaten te delen, ook als deze niet positief waren. Zie daarover paragraaf 8.4

7.3.1 Verbeteren habitatkwaliteit

In paragrafen 4.1 en 4.2 worden een aantal beheermaatregelen beschreven die werden genomen door duinmeijers. of die worden ingezet om overleving van konijnen bij bijzettingen te verhogen. Deze maatregelen kunnen ook worden toegepast zonder het bijzetten zelf. Het zijn echter niet altijd maatregelen die passen in een 'handen af' vorm van natuurbeheer. Zo werden door duinmeijers konijnen in strenge winters bijgevoerd en werden predatoren bestreden. Als dit al wenselijk is, is zeker predatiebestrijding niet altijd mogelijk onder de huidige wetgeving. Als er weinig dekking of burchten (over) zijn, kan men vestigingskans bij uitbreidende populaties verhogen door aanbieden van takkenbossen in de buurt van bestaande burchten (5.2) of het aanleggen voor meer of minder complexe kunstburchten (4.2.9). Zie hierover ook het protocol bijzettingen (Drees & Moerman, 2021). Daarbij sluit een afstand tussen kunstburchten of dekking van 40 à 50 meter aan bij de dispersie-afstand.

Er wordt al geëxperimenteerd met het verbeteren van de vegetatie door middel van maaien of chopperen van verruigde terreinen. Maaien of chopperen kan worden gecombineerd met het verwijderen van verspreid staan struweel, om een open landschap te bereiken. Uit de analyse van habitatkwaliteit (3.8.1) is een optimaal konijnenhabitat geformuleerd. Daaruit volgt dat het belangrijk is dat geschikte vegetatie ten aanzien van voedsel gecombineerd wordt met vegetatie die goede dekking biedt (dicht struweel), zeker als er in het gebied weinig burchten meer aanwezig zijn. De kunst is om met maaien of chopperen deze omstandigheden te vormen in combinatie met andere doelen van de terreinen.

7.3.2 Verbinden populaties

De genetische analyse laat zien dat de connectiviteit in het duinecosysteem voor het konijn onvoldoende is om genetische diversiteit op lange termijn te handhaven. Dit is ook in het veld te zien: in veel gebieden die bij het onderzoek bezocht werden, waren er clusters van burchten / dieren te zien met daartussen grote delen die 'konijnenvrij zijn'. De connectiviteit kan verhoogd worden door tussen zulke clusters dekking of kunstburchten aan te bieden. Konijnen zullen ook meeliften op de faunapassages die hier en daar zijn of worden aangelegd. De genetische diversiteit zou ook geholpen kunnen worden door tussen naburige populaties enkele dieren uit te wisselen door vangen en uitzetten. Dit is een andere afweging dan bij bijzettingen en herintroductie. Daarbij gaat het om het verhogen van de populatiedichtheid.

7.3.3 Bijzettingen en herintroducties

We willen wijzen op de waarschuwing van Letty: 'Uitzetten is niet gemakkelijk'. Op dit moment, in deze fase van de cyclus tussen konijn en virus, komen we tot een andere waarschuwing. Naast de werkwijze om een zo optimaal mogelijke uitzetting uit te voeren, is de timing van belang. De populaties van konijnen in de duinen zitten in een dal én er is een hoge sterfte door RHDV-2. Zeker bij bijplaatsen is dan de kans op succes laag. De kans is, zo blijkt ook uit bijzettingen in het verleden, groot dat de bijgeplaatste of de al aanwezige dieren door sociale stress een lage overleving hebben. Daarom raden we aan bijzettingen niet uit te voeren als er in het projectgebied nog dieren aanwezig zijn. Dan is het proberen te steunen van de nog aanwezige dieren een effectievere strategie.

De situatie is anders in gebiedsdelen waar de konijnen geheel verdwenen zijn. Hier kan herintroductie ervoor zorgen dat holen en habitat geschikt blijven tot een periode waarin RHDV-2 minder virulent is en populaties zich gaan herstellen.

De volgende vragen moeten beantwoord worden voor er tot herintroductie wordt overgegaan:

- zijn er geen dieren meer aanwezig in het projectgebied?
- is er voldoende voedsel, dekking en nog holen? Zo niet: kunstburchten en/of dekking aanleggen (zie hierboven)
- is er een gezonde populatie in de regio die kan dienen als 'donor'? Hierbij is er een voorkeur voor een populatie die lokaal voor overlast of schade zorgt en toch zal worden beheerd.

De optimale werkwijze bij uitzettingen en herintroducties is uitgewerkt in een apart 'Werkprotocol konijnen uitzetten'.

7.4 Nader onderzoek

7.4.1 Experimenteren met beheermaatregelen

Er wordt door beheerders geëxperimenteerd met beheeringrepen. Daarbij gaat het om uitzetten, maar ook lokaal maaien of chopperen van vegetatie om verruiging of verstruweling tegen te gaan. Jammer genoeg worden de resultaten daarvan vaak niet gedeeld, zeker als een positief resultaat uit blijft. Het kan goed dat een maatregel potentie heeft maar geen effect heeft door bijvoorbeeld de nog steeds aanwezige effecten van RHDV-2 worden overstemd.

Een maatregel die vaak ter sprake komt is uitzetten of herintroductie van konijnen in een gebied. Zoals hierboven toegelicht is nog onduidelijk of dit een effectieve maatregel is, omdat de monitoring na bijzettingen zich vaak richt op overleving op de korte termijn (in het buitenland) of vrij grof is. Het gaat in Nederland dan bijvoorbeeld om eens per jaar kijken of er dieren aanwezig zijn, of bepalen of de burchten nog worden gebruikt, of dagtellingen. Het is dan ook van belang dat bij de Nederlandse uitzetprojecten een monitoring voor de lange termijn wordt opgezet. Dat al zeer eenvoudig met de weinig tijdsintensieve methode van keutels rapen en tellen (Bankert en in 't Groen, 2002a, 2002b). Keutels tellen is ook een goede methode om het effect van beheermaatregelen op konijnen te meten. Het kan kleinschalig worden uitgevoerd. In het werkprotocol is daarom deze methode beschreven.

7.4.2 Lokaal herhalen van onderzoek bij herstellende populaties

Voorliggend onderzoek is te beschouwen als nulsituatie; gebieden met herstelde populaties waren niet aanwezig, en hoewel de literatuur over habitats en de metingen aan voedselkwaliteit handvatten geeft voor wat een konijn optimaal is, zien we nog geen herstel in die gebieden waar die omstandigheden gunstig zijn. RHDV-2 (en myxomatose) lijken dermate invloed te hebben dat deze factoren niet terug te zijn in een reactie door de populatie. Door te blijven monitoren en bij lokaal herstel direct dezelfde metingen doen als in dit onderzoek (beschrijving habitat, meten voedselkwaliteit aan de hand van keutels, onderzoek aan antilichamen en genetische variatie) wordt inzicht verkregen in welke factoren in die herstellende populatie anders zijn.

7.4.3 Verdieping voedselkwaliteitsonderzoek

De opvallende patronen met betrekking tot voedselkwaliteit geven aanleiding voor een meer diepgravend onderzoek waarbij ook de vegetatiekwaliteit zelf en de conditie van konijnen wordt gemeten.

Hierbij staan verschillende typen vragen centraal, en idealiter wordt er gewerkt met een combinatie van veldonderzoek, veldexperimenten en voedselexperimenten met dieren in gevangenschap. Ten eerste moet zowel in gevangenschap als in het veld worden vastgesteld of de chemische kwaliteit die wordt gemeten in de keutels een goede afspiegeling is van de kwaliteit van het voedsel dat wordt gegeten. Dit is experimenteel in Spanje vastgesteld met gekweekt voedsel waarin enkel de stikstofgehalten werden gemanipuleerd (Gil-Jimenez et al., 2015), maar het is onzeker of deze correlatie ook zo sterk aanwezig is bij kruiden en (smalbladige) grassen die in het veld worden gegeten. Zowel experimenten met konijnen in gevangenschap als metingen in het veld kunnen hierop een antwoord geven. Ten tweede moet worden vastgesteld of konijnen op een natuurlijk dieet van grassen en kruiden dat rijk is aan zowel N als andere elementen een betere conditie hebben en daardoor een hogere overleving en reproductie en een opbouw van afweerstoffen; deze elementen samen bepalen immers of een populatie weerbaarder is tegen (nieuwe) virusinfecties. Een veldonderzoek naar deze factoren in zowel kalkrijke duinen, kalkarme duinen en in goede artificiële leefgebieden (sportvelden, golfbaan, etc.) kan hierbij duidelijkheid geven of de bodemchemie hierin een sturende rol speelt. Tenslotte is het sterk aan te raden om bij bestaande populaties of bij goed uitgevoerde en gemonitorde uitzettingen van konijnen te kijken of het mogelijk is om de vegetatiekwaliteit lokaal te verbeteren (door bijv. maaien of voedingsstoffen toe te voegen) en te controleren of deze vegetatie preferent door de konijnen wordt gegeten en de

konijnen hierdoor een betere conditie krijgen. Deze laatste studie geeft concrete handvatten om beheermaatregelen te ontwikkelen.

7.4.4 Populaties in binnenland en bij overlastsituaties

Lokaal zijn er in buiten het duingebied nog populaties te vinden die hoge aantallen bereiken. Het gaat dan om populaties op bijvoorbeeld braakliggende terreinen, volkstuin, of industriegebied. Dergelijke situaties op dezelfde wijze onderzoeken als in deze studie is gebeurd, zal meer inzicht geven in de factoren die dichtheden konijnen bepalen. Als die dichtheden hoger zijn dan in de duinen, wat is dan hiervan de oorzaak? Zijn dit geïsoleerde locaties of komen de dieren ook in contact met RHDV? Is de voedselsituatie veel gunstiger dan in het duin?

7.4.5 Demografie

Dankzij de monitoring op transecten in voorjaar en najaar in het kader van het NEM krijgen we een goed beeld van de dynamiek van populaties in het grootste deel van de Nederlandse kustduinen. Deze tellingen geven echter maar beperkt inzicht in de onderliggende populatiedynamiek. Komt een aantal in de herfst die lager is dan de aantallen in het voorjaar door hoge sterfte van juveniele dieren en bereiken die geen geslachtsrijpe leeftijd meer, of is de sterfte van adulte dieren hoog geweest? Blijft herstel uit door weinig voortplanting, lage overleving van jonge dieren, of hoge sterfte onder adulten? Heeft de voortplanting relaties met voedselkwaliteit, bodemgesteldheid? Door dieren te merken en op vaste intervallen terug te vangen of te observeren kunnen geboortecijfers en overlevingspercentages worden bepaald.

8. Literatuur

- Abade Dos Santos, F.A., C.L. Carvalho, M. Conceição Peleteiro, S.I. Gabriel, R. Patrício, J. Carvalho, M.V. Cunha & M.D. Duarte, 2019. Blood collection from the external jugular vein of *Oryctolagus cuniculus algirus* sedated with midazolam: live sampling of a subspecies at risk. *Wildlife Biology* 2019(1):1-10.
- Abrantes J., van der Loo W, Le Pendu J, Esteves, P.J., 2012. Rabbit haemorrhagic disease (RHD) and rabbit haemorrhagic disease virus (RHDV): a review. *Veterinary Research* 43: 12.
- Aggenbach, C., S. Arens, Y. Fujita, A. Kooijman, T. Neijmeijer, M. Nijssen, P. Stuyfzand, M. van Til, J. van Boxel & L. Cammeraat, 2018. Herstel grijze duinen door reactiveren kleinschalige dynamiek. OBN223-DK. VBNE, Driebergen.
- Bhadresa, R., 1977. Food preferences of rabbits *Oryctolagus cuniculus* L. at Holkham sand dunes. Norfolk. *Journal of Applied Ecology* 14:287-291.
- Balloux F, W. Amos, T. Coulson, 2004. Does heterozygosity estimate inbreeding in real populations? *Molecular Ecology* 13: 3021-3031.
- Bakker ES, R.C. Reiffers, J.M. Gleichman, H. Olf, 2005. Experimental manipulation of food quality and predation risk in the European rabbit: bottom-up versus top-down control in a central-place foraging herbivore. *Oecologia* 146:157-167.
- Bankert, D. & K. in 't Groen, 2002. Konijnen in Meijendel: representativiteit van de transect methode en vergelijking van diverse andere telmethoden. Doctoraalverslag, Wageningen.
- Bankert, D. & K. in 't Groen, 2002. Konijnen tellen in de duinen van Meijendel. *Duin* 26(1):10-11.
- Bankert, D., K.C.G. in 't Groen & S.E. van Wieren, 2003. A review of the transect method by comparing it with three other counting methods to estimate rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) density. *Lutra* 46:27-34.
- Bateson, Z.W., S.C. Hammerly, J.A. Johnson, M.E. Morrow, L.A. Whittingham, P.O. Dunn, 2016. Specific alleles at immune genes, rather than genome-wide heterozygosity, are related to immunity and survival in the critically endangered Attwater's prairie-chicken. *Molecular Ecology* 25: 4730-4744.
- Bell, D.J., J. Endean & P. Mountjoy, 2021. Techniques to encourage European rabbit recovery. Back from the Brink, Natural England and the University of East Anglia, Norwich.
- Blomqvist D., A. Pauliny, M. Larsson & L. Flodin, 2010. Trapped in the extinction vortex? Strong genetic effects in a declining vertebrate population. *BMC Evolutionary Biology* 10: 33.
- Boodt, P., 1934. De bebossing op de Noordzee-eilanden V. *Nederlandsch Boschbouw -Tijdschrift* 7(10): 369-377.
- Boorman, L.A., R.M.Fuller, 1982. Effects of added nutrient on dune swards grazed by rabbits. *Journal of Ecology* 70: 345-355.
- Boyce, J., 1984. The defense against predation in the European rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.). Thesis University of Aberdeen.
- Broekmeyer, M. & K. Van Lunen, 1986. Een onderzoek naar het effect van konijnen op de vegetatie van de Derde Duintjes, Boschplaat, Terschelling. Interne rapporten van het Hugo de Vries laboratorium no. 206, Universiteit van Amsterdam, Amsterdam.
- Broere M., 2020. Kwaliteitstoets Voornes Duin 2020. Vereniging Natuurmonumenten, Amersfoort.
- Brussel, B.P., 2018. Verspreidingsonderzoek van het konijn in het Noordhollands Duinreservaat. Een analyse met behulp van luchtfoto's. Onderzoeksrapport. Uitgave PWN.
- Bruyn, G.-J., 1991. Konijnen als hoveniers in de duinen. *Duin* 14(3).
- Cabezas, S. & S. Moreno, 2007. An experimental study of translocation success and habitat improvement in wild rabbits. *Animal Conservation* 10(3): 340 - 348.

Cabezas, S., C. Calvete & S. Moreno, 2006. Vaccination Success and Body Condition in the European Wild Rabbit: Applications for Conservation Strategies. *Journal of Wildlife Management* 70 (4):1125-1131.

Calvete, C. & R. Estrada, 2004. Short-term survival and dispersal of translocated European rabbits. Improving the release protocol. *Biological Conservation* 120: 507-516.

Calvete, C., 2006. The use of immunization programs in wild populations: Modelling effectiveness of vaccination campaigns against rabbit hemorrhagic disease. *Biological conservation* 130:290-300.

Calvete, C., E. Angulo, R. Estrada, S. Moreno & R. Villafuerte, 2005. Quarantine length and survival of translocated European rabbits. *Journal of Wildlife Management* 69: 1063-1072.

Calvete, C., R. Villafuerte, J. Lucientes & J.J. Osácar, 1997. Effectiveness of traditional wild rabbit restocking in Spain. *Journal of Zoology* 241:271-277.

Capucci, L., A. Lavazza, 1991. Diagnosis of viral haemorrhagic disease of rabbits and the European brown hare syndrome. *Revue scientifique et technique de l'Office International des Epizooties* 10:347-370.

Capucci, L., P. Cavadini, M. Schiavitto, G. Lombardi & A. Lavazza, 2017. Increased Pathogenicity in Rabbit Haemorrhagic Disease Virus Type 2 (RHDV2). *Veterinary Record* 180(17): 426-426.

Carabaño, R., M. J. Villamide, J. García, N. Nicodemus, A. Llorente, S. Chamorro & J.C. De Blas, 2009. New concepts and objectives for protein-amino acid nutrition in rabbits: a review. *World Rabbit Science* 17(1): 1-14.

Cardinali, R., A. Dal Bosco, A. Bonanno, A. Di Grigoli, P.G. Rebollar, P.L. Lorenzo, & C. Castellini, 2008. Connection between body condition score, chemical characteristics of body and reproductive traits of rabbit does. *Livestock Science*, 116(1-3): 209-215.

Cardinali, R., M. Cullere, A. Dal Bosco, C. Mugnai, S. Ruggeri, S. Mattioli, & A. Dalle Zotte, 2015. Oregano, rosemary and vitamin E dietary supplementation in growing rabbits: Effect on growth performance, carcass traits, bone development and meat chemical composition. *Livestock Science*, 175, 83-89.

Cheeke, P.R. & J.W. Amberg, 1973. Comparative calcium excretion by rats and rabbits. *Journal of Animal Science* 37: 450-454.

Cooke, B.D., A.J. Robinson, J.C. Merchant, A. Nardin & L. Capucci, 2000. Use of ELISAs in field studies of rabbit haemorrhagic diseases (RHD) in Australia. *Epidemiology and Infection* 124: 563-576.

Cowan, D.P., 1983. Aspects of the behavioural ecology of a free-living population of the European wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.) in Southern England. Unpubl. Ph.D. dissertation, University London, London, England.

Crawley, M.J. 1990. Rabbit grazing, plant competition and seedling recruitment in acid grassland. *Journal of Applied Ecology* 27:803-820.

De Boer R.A., R. Vega-Trejo, A. Kotrschal, J.L. Fitzpatrick, 2021. Meta-analytic evidence that animals rarely avoid inbreeding. *Nature Ecology & Evolution* 5: 949-964.

Dekker, J.J.A. 2007. Rabbits, refuges and resources. How foraging of herbivores is affected by living in burrows. Proefschrift WUR.

Dekker, J.J.A, 2015. Infectiegraad van wilde konijnen op Schiermonnikoog. Rapport 2015.02. Jasja Dekker Dierecologie, Arnhem.

De Blas, J. C., E. Taboada, G.G. Mateos, N. Nicodemus, & J. Méndez, 1995. Effect of substitution of starch for fiber and fat in isoenergetic diets on nutrient digestibility and reproductive performance of rabbits. *Journal of Animal Science*, 73(4): 1131-1137.

De Rijk, J.H., 1988. Geschiedenis van het konijn *Oryctolagus cuniculus* in Nederland. *Lutra* 31 (2): 101-131.

Delibes, M. & F.Hiraldo 1981. The rabbit as prey in the Iberian Mediterranean ecosystems. In K. Myers & C.D. MacInnes (red.). *Proceedings World Lagomorph Conference*, University of Guelph, Guelph, Ontario: 614-622.

- Demay S.M., P.A. Becker, C.A. Eidson, J.L. Rachlow, T.R. Johnson, L.P. Waits, 2013. Evaluating DNA degradation rates in faecal pellets of the endangered pygmy rabbit. *Molecular Ecology Resources* 13: 654-662.
- Dijkstra, V., M. Van Oene & T. Van der Meij (2020). NEM dagactieve zoogdieren: konijntellingen. *Telganger* 2020(2): 32-34.
- Dijkhuizen, H. & J. Plug, 1994. Onderzoek naar het terreingebruik van konijnen en de mogelijkheden om de invloed van konijnenbegrazing te vergroten in de Amsterdamse Waterleidingduinen. Rapport Larenstein en GWA.
- Doing, H., 1988. Landschapsoecologie van de Nederlandse kust. Uitg. Stichting Duinbehoud, Leiden.
- Drees, J.M., J.J.A. Dekker, A. Lavazza & L. Capucci, 2007. Voorkomen en verspreiding van Rabbit Haemorrhagic Disease en Myxomatose in Nederlandse konijnenpopulaties. Rapport VZZ nr. 2007.11.
- Drees, J.M., J.J.A. Dekker, L. Wester & H. Olf, 2009. The translocation of rabbits in a coastal dune habitat: survival, dispersal and predation in relation to food quality and the use of burrows. *Lutra* 52(2):109-122.
- Elsworth, P, B. Cooke, J. Kovaliski, R. Sinclair, E.C. Holmes & T. Strive, 2014. Increased virulence of rabbit haemorrhagic disease virus associated with genetic resistance in wild Australian rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Virology* 464-465:415-423.
- Falush D., M. Stephens & J.K. Pritchard, 2007. Inference of population structure using multilocus genotype data: dominant markers and null alleles. *Molecular Ecology Resources* 7: 574-578.
- Ferreira P.G., A. Costa, E. Silva, M.J.R. Oliveira, E. Monteiro & A.P. Águas, 2005. Leukocyte-hepatocyte interaction in calicivirus infection: differences between rabbits that are resistant or susceptible to rabbit haemorrhagic disease (RHD). *Veterinary Immunology & Immunopathology*, 103, 217-221.
- Ferreira, P.G., M. Dinís, E. Costa, A. Silva, A.P. Aguas, 2008. Adult rabbits acquire resistance to lethal calicivirus infection by adoptive transfer of sera from infected young rabbits. *Veterinary Immunology & Immunopathology* 121: 364-369.
- Ferreira, C., E. Ramírez, F. Castro, P. Ferreras, P.C. Alves, S. Redpath & R. Villafuerte, 2009. Field experimental vaccination campaigns against myxomatosis and their effectiveness in the wild. *Vaccine* 27: 6998-7002.
- Fijten, M. & C.van Zutphen, 2008. Kleine en grote grazers in het Zuidelijk Zeeveld. Evaluatie van 11 jaar runderbegrazing. Van Hall Larenstein.
- Fitzgerald B.M. & D.T. Turner, 2000. Hunting behaviour of domestic cats and their impact on prey populations. In: D.T. Turner & P. Bateson (red.). *The Domestic Cat: The Biology of its Behaviour*, Second Edition. Cambridge University Press
- Fuller S.J., P.B. Mather & J.C. Wilson, 1996. Limited genetic differentiation among wild *Oryctolagus cuniculus* L. (rabbit) populations in arid eastern Australia. *Heredity* 77:138-145
- Gage, M.J.G., A.K. SurrIDGE, J.L Tomkins, E. Green, L. Wiskin, D.J. Bell & G.M. Hewitt, 2006. Reduced heterozygosity depresses sperm quality in wild rabbits, *Oryctolagus cuniculus*. *Current Biology* 16: 612-617.
- Gibb J.A., C.P. Ward, G.D. Ward, 1978. Natural control of a population of rabbits *Oryctolagus cuniculus* (L.) for ten years in the Kourarau enclosure. *New Zealand DSIR Bulletin* No. 223.
- Gil-Jiménez, E., M. Villamuelas, E. Serrano, M. Delibes, & N. Fernández, 2015. Fecal nitrogen concentration as a nutritional quality indicator for European rabbit ecological studies. *PLoS one*, 10(4), e0125190.
- Guerrero-Casado, J., J. Letty & F.S. Tortosa, 2013. European rabbit restocking: a critical review in accordance with IUCN (1998) guidelines for reintroduction. *Animal Biodiversity and Conservation* 36(2): 177-185.
- Guerrero-Casado, J., A.J. Carpio & F.S. Tortosa, 2016. Recent negative trends of wild rabbit populations in southern Spain after the arrival of the new variant of the rabbit

hemorrhagic disease virus RHDV-2. *Mammalian Biology – Zeitschrift für Säugetierkunde* 81, 361–364

Guitton, J.-S., S. Devillard, M. Guénézan, D. Fouchet, D. Pontier & S. Marchandeau 2008. Vaccination of juvenile free-living wild rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) against myxomatosis improved their survival. *Preventive veterinary medicine* 84:1-10.

Henning, J., D.U. Pfeiffer, P. R. Davies, J. Meers & R. S. Morris, 2006a. Temporal dynamics of rabbit haemorrhagic disease virus infection in a low-density population of wild rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) in New Zealand. *Wildlife Research* 33:293-303.

Henning, J., P. R. Davies & J. Meers, 2006b. Seropositivity to rabbit haemorrhagic disease virus in non-target mammals during periods of viral activity in a population of wild rabbits in New Zealand. *Wildlife Research* 33:305-311.

Iason, G.R., T. Manso, D.A. Sim & F.G. Hartley, 2002. The functional response does not predict the local distribution of European Rabbits *Oryctolagus cuniculus* on grass swards. *Functional Ecology* 16: 394-402.

IJzer, J., Y.R.A. Zeeland, M.G.E. Montizaan, H.F. Egberink, P. Köning & I.M. van Geijlswijk, 2016. Introductie van een nieuw type virus in Nederland in 2015. Rabbit Hemorrhagic Disease Virus-2 (RHDV-2): bij de konijnen af. *Tijdschrift voor Diergeneeskunde* 141 (3):24-31.

Isermann, M., H. Koehler & M. Mühl, 2010. Interactive effects of rabbit grazing and environmental factors on plant species-richness on dunes of Norderney. *Journal of Coastal Conservation, Planning and Management* 14: 103-114.

Jaksic, F.M. & R. Soriquer, 198. Predation upon the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in Mediterranean habitats of Chile and Spain: a comparative analysis. *Journal of Animal Ecology* 50:269-281.

Kolb, H.H., 1991a. Use of burrows and movements by wild rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) on an area of Hill grazing and forestry. *Journal of Applied Ecology* 28(3): 892-905.

Kolb, H.H., 1991b. Use of burrows and movements by wild rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) on an area of sand dunes. *Journal of Applied Ecology* 28:879-891.

Kruuk, H., 1972. Surplus killing by carnivores. *Journal of Zoology (Londen)* 166: 233-244.

Kuijper, D., S.E. van Wieren & J.P. Bakker, 2004. Digestive strategies in two sympatrically occurring lagomorphs. *Journal of Zoology* 264: 171-178.

Kuijper D.P.J., 2004. Small herbivores losing control. Plant-herbivore interactions along a productivity gradient. Proefschrift RUG. Ch.1.Introduction.

Kuiters, L., D. de Vries, J. Krol & P. Slim, 2017. Maaien van duingrasland helpt konijnen bij het terugdringen van verruiging op Ameland. *De Levende Natuur* 118 (6): 220-223.

Le Gall-Reculé, G., A. Lavazza, S. Marchandeau, S. Bertagnoli, F. Zwingelstein, P. Cavadini, N. Martinelli, G. Lombardi, J.-L. Guerin, E. Lemaitre, A. Decors, S. Boucher, B. Le Normand & L. Capucci, 2013. Emergence of a new lagovirus related to rabbit haemorrhagic disease virus. *Veterinary Research* 44:81.

Letty, J., J. Aubineau & S. Marchadeau, 2008. Improving rabbit restocking success: A review of field experiments in France. Pp. 327-348. In: *Lagomorph Biology. Evolution, Ecology and Conservation*. P.C. Alves, N. Ferrand, K. Hackländer (eds.). Springer-Verlag.

Letty, J. & T. Delhorne, 2009. Évaluation d'un parc d'acclimatation comme outil de gestion pour le renforcement des populations de Lapin de garenne (*Oryctolagus cuniculus*).

Letty, J., J. Aubineau, S. Marchandeau & J. Clobert, 2003. Effect of translocation on survival in the wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Mammalian Biology* 68:250-255.

Letty, J., J. Aubineau & S. Marchandeau, 2005. Effect of storage conditions on dispersal and short-term survival of translocated European rabbits *Oryctolagus cuniculus*. *Wildlife Biology* 11:249-255.

Letty, J., S. Marchandeau, J. Aubineau, 2007. Problems encountered by individuals in animal translocations: Lessons from field Studies. *Ecoscience* 14(4):420-431. 2007.

- Letty, J., S. Marchandea, F. Reitz & J. Clobert, 2002. Survival and movement of translocated European rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). *Game & Wildlife Science* 19:1-23.
- Letty, J., 1998. Le coût biologique de la réintroduction: approche expérimentale chez le Lapin de garenne (*Oryctolagus cuniculus* L.). Thèse Université Paris-6 Pierre et Marie Curie.
- Lockley, R.M., 1976. Het leven der konijnen. Uitgeverij Het Spectrum.
- Macdonald D (1987) Running with the fox. Unwin Hyman Publishers, Oxford.
- Marchandea S, J. Letty, F. Berger, V. Lagarrigue, Y. Léonard, B. Mauvy & N. Mathevet, 2016. Les garennes artificielles. Carnet ONCFS.
- Marchandea, S., J. Letty, J. Aubineau & J. Clobert, 2000. Les Processus de la réintroduction: l'apport de l'experimentation. *Rev. Écol (Terre et Vie), Suppl.*7:119-122.
- Marchandea, S., Y. Chaval, Y. & E. Le Goff, 2000. Prolonged decline in the abundance of wild European rabbits *Oryctolagus cuniculus* and high immunity level over three years following the arrival of rabbit haemorrhagic disease. *Wildlife Biology* 6: 141-147.
- Meirmans, P.G., P. van Tienderen, 2004. GENOTYPE and GENODIVE: two programs for the analysis of genetic diversity of asexual organisms. *Molecular Ecology Resources* 4: 792–794.
- Merchan, T., G. Rocha, F. Alda, E. Silva, G. Thompson & S. Hidalgo de Trucios, 2011. Detection of rabbit haemorrhagic disease virus (RHDV) in nonspecific vertebrate hosts sympatric tot the European wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Infect Genet.Evol.* 11 (6):1469-74.
- Moerman, M., 2017. Verslag vangen en herpopulatie konijnen Duinen van Oostvoorne. Moerman Eco & Agro, Rozenburg.
- Moerman, M., J.J.A. Dekker, J.M. Drees, G. Oostermeijer, L. Seip, 2022. Werkprotocol: konijnen uitzetten voor populatieherstel. Kennisnetwerk Ontwikkeling en beheer natuurkwaliteit, Zeist.
- Monclus, R., H.G. Rödel & D. Von Holst, 2006. Fox Odour Increases Vigilance in European Rabbits: A Study under Semi-Natural Conditions. *Ethology* 112:1186-1193.
- Moreno, S., R. Villafuerte, M. Delibes, 1996. Cover is safe during the day but dangerous at night: the use of vegetation by European wild rabbits. *Canadian Journal of Zoology* 74: 1656-1660.
- Moreno, S. & R. Villafuerte, 1995. Traditional management of scrubland for the conservation of rabbits *Oryctolagus cuniculus* and their predators in Donana national park, Spain. *Biological Conservation* 73:81-85.
- Moreno, S., R. Villafuerte, S. Cabezas & L. Lombardi, 2004. European rabbit restocking for predator con servation in Spain. *Biological Conservation* 118: 183-193.
- Mogel, F., J.C. Mounolou, M. Monnerot, 1997. Nine polymorphic microsatellite loci in the rabbit, *Oryctolagus cuniculus*. *Animal Genetics* 28: 58–71.
- Mourik, J., 1992. De vegetatie van de duinheide bij De Zilk. De invloed van maaien en inrasteren. *De Levende Natuur* 93:23-30.
- Mühl, M., 1994. Zum Einfluss des Wildkaninchens (*Oryctolagus cuniculus* L.) auf die Verbreitung von Krähenbeerheiden (*Carici arenariae-Empetretum*) auf den Ostfriesischen Inseln. *Ber.d.Reinh.-Tüxen-Ges.*6:165-177. Hannover.
- Mulder JL, Wallage-Drees JM (1979) Red fox predation on young rabbits in breeding burrows. *Netherlands Journal of Zoology* 29(1):144-149.
- Myers, K. & X Poole, 1961. A study of the biology of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.), in confined populations. II. Effects of season and population increase on behaviour. *C.S.I.R.O. Wildlife Research* 6: 1-41.
- Myers, K. & E.C. Schneider, 1964. Observations on reproduction, mortality and behaviour in a small free-living population of rabbits. *CSIRO Wildlife Research* 9(2): 138-143.
- National Research Council (1977) Nutrient Requirements of Rabbits. National Academies Press, Washington.

Nei M., T. Maruyama & R. Chakraborty, 1975. The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution* 29: 1–10.

Nijssen, M., 2018. Voedselkwaliteit en kleine fauna. In: Aggenbach, C., S. Arens, Y. Fujita, A. Kooijman, T. Neijmeijer, M. Nijssen, P. Stuyfzand, M. van Til, J. van Boxel & L. Cammeraat (2018). Herstel grijze duinen door reactiveren kleinschalige dynamiek. VBNE, Vereniging van Bos- en Natuurterreineigenaren. Rapportnr. OBN223-DK. Driebergen.

OIE, 2012: Rabbit haemorrhagic disease, Chapter 2.6.2. In: Biological Standards Commission; the World Organisation for Animal Health (OIE), OIE Manual of Diagnostic Tests and Vaccines for Terrestrial Animals: 941–955. OIE, Parijs, Frankrijk.

Olf H. & S.F. Boersma, 1998. Lange termijn veranderingen in de konijnenstand van de Nederlandse duingebieden. Oorzaken, en gevolgen voor de vegetatie. Leerstoelgroep Natuurbeheer en Plantenoecologie, Wageningen Universiteit.

Oostermeijer, G., E. Senden, M. Paauw, P. Meirmans & S. Luijten, 2014. Kleine schorseneer kwijnt weg. <https://www.naturetoday.com/intl/nl/nature-reports/message/?msg=19723>

Oostermeijer, J.G.B., Y. Hartman, S.H. Luijten, J.C.M. den Nijs, 2013. Het vermengen van populaties: steuntje in de rug of duwtje de afgrond in? *Vakblad Natuur Bos en Landschap* 8: 28-31.

Oostermeijer, J.G.B., S.H. Luijten & J.C.M. den Nijs, 2003. Integrating demographic and genetic approaches in plant conservation. *Biological Conservation* 113: 389-398.

Oostermeijer J.G.B., M.W. van Eijck, N.C. van Leeuwen, J.C.M den Nijs, 1995. Analysis of the relationship between allozyme heterozygosity and fitness in the rare *Gentiana pneumonanthe* L. *Journal of Evolutionary Biology* 8: 739-757.

Peacock, D., J. Kovaliski, R. Sinclair, G. Mutze, A. Iannella, & L. Capucci, 2017. RHDV-2 overcoming RHDV immunity in wild rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) in Australia. Short communication. *Veterinary Record* March 18, 2017: pp.1-3.

Piorno, V., R. Villafuerte, M. Branco, M. Carneiro, N. Ferrand & P.C. Alves, 2015. Low persistence in nature of captive reared rabbits after restocking operations. *European Journal of Wildlife Research* 61:591-599.

Piry S., A. Alapetite, J.M. Cornuet, D. Paetkau, L. Baudouin & A. Estoup, 2004. GENECLASS2: a software for genetic assignment and first-generation migrant detection. *Journal of Heredity* 95: 536–539.

Pluis, J.L.A., 1986. Landschapsecologisch onderzoek van het wilde konijn, *Oryctolagus cuniculus* (L.), in Meijndel. Fysisch Geografisch en Bodemkundig Laboratorium, UvA. Doctoraalverslag.

Pusey, A. & M. Wolf, 1996. Inbreeding avoidance in animals. *Trends in Ecology & Evolution* 11: 201–206.

Queney, G., N. Ferrand, M. Marchandeu, M. Azevedo, F. Mougél, M. Branco & M. Monnerot, 2000. Absence of a genetic bottleneck in a wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) population exposed to a severe viral epizootic. *Molecular Ecology* 9: 1253-1264.

Queney G., N., Ferrand, S. Weiss, F. Mougél & M. Monnerot, 2001. Stationary distributions of microsatellite loci between divergent population groups of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Molecular Biology and Evolution* 18: 2169–2178.

Richardson B, R. Hayes, S. Wheeler, M. Yardin, 2002. Social structures, genetic structures and dispersal strategies in Australian rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) populations. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51: 113–121.

Robinson, A.J., P.T.M. So, W.J. Muller, B.D. Cooke & L. Capucci, 2002. Statistical models for the effect of age and maternal antibodies on the development of rabbit haemorrhagic disease in Australian wild rabbits. *Wildl.Res.*29,663–671.

Rödel, H.G., 2005. Winter feeding behaviour of European rabbits in a temperate zone habitat. *Mammalian Biology* 70 (5) :300–306.

Rogers, P.M., C.P. Arthur & R.C. Soriguer, 1994. The rabbit in continental Europe. In: Thomson, H.V. & C.M. King (eds.). *The European rabbit. The history and biology of a successful colonizer*. Oxford Science Publications, Oxford: 8-21.

- Roos, R. & D. Lunsen, 2011. Duinmeiers versus boeren, Heren versus Regenten, ca.1700. In: R. Roos (red.). Duinen en mensen Noordkop en Zwanenwater pp.58-61. Uitgave Natuurmedia, Amsterdam.
- Rouco, C., P. Ferreras, F. Castro & R. Villafuerte, 2008. The effect of exclusion of terrestrial predators on short-term survival of translocated European wild rabbits. *Wildlife Research* 35:625–32.
- Rouco, C., R. Villafuerte, F. Castro & P. Ferreras, 2011. Responses of naïve and experienced European rabbits to predator odour. *European Journal of Wildlife Research* 57:395-398.
- Rouco, C., R. Villafuerte, F. Castro & P. Ferreras, 2011. Effect of artificial warren size on a restocked European wild rabbit population. *Animal Conservation* 14:117-123.
- Rouco, C., P. Ferreras, F. Castro & R. Villafuerte, 2010. A longer confinement period favors European wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) survival during soft releases in low-cover habitats. *European Journal of Wildlife Research* 56:215-219.
- Rousset, F., 2008. GENEPOP: a complete re-implementation of the GENEPOP software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources* 8: 103–106
- Ruiz-Aizpurua, L., S. Francisco & S. Tortosa, 2018. When more is less: the negative effect of European rabbit release upon local warren occupancy. *Acta therologica* 21:101-107.
- Saathof, L, 2018. De vegetatievoorkeur van het wilde konijn. SBB en Aeres Hogeschool Almere.
- Salman A., & E. van der Meijden, 1985. De opmars van de meidoorn in de Wassenaarse duinen. *DUIN* 1985 (1): 6-10.
- Sandahl, A. 2018. Genetic analysis of European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) metapopulations in National Park Zuid-Kennemerland. MSc Thesis Instituut voor Biodiversiteit en Ecosysteem Dynamica, Universiteit van Amsterdam, Amsterdam.
- Schuuring, S., 2018. Verslag stageonderzoek konijnenpopulatie Terschelling. Populatie-dichtheid en methodologie. Staatsbosbeheer/Wageningen Universiteit.
- Snel, J., 1994. Dieetkeuze van hazen (*Lepus europaeus* Pallas) en konijnen (*Oryctolagus cuniculus* (L.)) op de Oosterkwelder van Schiermonnikoog: een vergelijking Doctoraal verslag Landbouwniversiteit Wageningen, No. 3141.
- Soons, M., 2009a. Food quality affects diet preference of rabbits: experimental evidence. In: Soons, M., Feeding facilitation, the hidden interaction in mammalian herbivore assemblages? A case-study on rabbits (*Oryctolagus cuniculus* L.) and large grazers. Thesis Universiteit Gent. Pp.99-114.
- Soons, M., 2009b. The determination of the diet of rabbits (*Oryctolagus cuniculus* L.) using microhistological faecal analysis: an experimental evaluation. In: Soons, M., Feeding facilitation, the hidden interaction in mammalian herbivore assemblages? A case-study on rabbits (*Oryctolagus cuniculus* L.) and large grazers. Thesis Universiteit Gent. Pp.115-134.
- Surridge, A.K., D.J. Bell, K.M. Ibrahim & G.M. Hewitt, 1999a. Population structure and genetic variation of European wild rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) in East Anglia. *Heredity* 82: 479–487.
- Surridge, A.K., K.M. Ibrahim, D.J. Bell, N.J. Webb, C. Rico & G.M. Hewitt, 1999b. Fine-scale genetic structuring in a natural population of European wild rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). *Molecular Ecology* 8: 299–307.
- Surridge A.K., D.J. Bell & G.M. Hewitt, 1999c. From social structure to individual behaviour: genetic analysis of social structure in the European wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in East Anglia. *Biological Journal of the Linnean Society* 68: 57-78.
- Swaen, A.E.H., 1948. Jacht-bedrijf naar het handschrift in de Koninklijke Bibliotheek te 's-Gravenhage. Circa 1635. Uitg. E.J.Brill, Leiden.
- Tack, G., P. van den Brecht & M. Hermy, 1993. Bossen van Vlaanderen. Uitgeverij Davidsfonds, Leuven.

Ten Harkel, M.J. & F. Van der Meulen, 1996. Impact of grazing and atmospheric nitrogen deposition on the vegetation of dry coastal dune grasslands. *Journal of Vegetation Science* 7(3): 445-452.

Turchin, P., 2001. *Complex Population Dynamics: a Theoretical/Empirical Synthesis*. Princeton University Press, Princeton, VS.

Uden, P. & P.J. van Soest, 1982. Comparative digestion of timothy (*Phleum pratense*) fibre by ruminants, equines and rabbits. *British Journal of Nutrition* 47: 267-272.

Van Dam, P.J.E.M., 2000. De rol van de warande. *Geschiedenis van de inburgering van het konijn*. *Jaarboek Ecologische Geschiedenis* 2000 (5):59-84.

Van Dam, P.J.E.M., 2001. De Hollandse konijntuin. De vorming van een kunstmatig ecosysteem in de duinen 1300-1600. *Tijdschrift voor Sociale Geschiedenis* 27(3):321-336.

Van Dam, P.J.E.M., 2002. Het Hollandse duinkonijn in kaart. *Hist.Geogr.Tijdschrift* 20(3):48-52.

Van Dam, P.J.E.M., 2010. Rabbits swimming across borders: micro-environmental infrastructures and macro-environmental change in early modern Holland. In: S.C.Bruce (ed.). *Ecologies and Economies in Medieval and Early Modern Europe*. *Studies in Environmental History for R.C. Hoffmann*: 63-91.

Van Dam, P.J.E.M., 2010. Leidse professoren eisen hofkonijnen. Een nieuwe betekenis voor een oud emolument in vroegmodern Holland. *Boergondie* voorbij 287-302.

Van der Hulst, B., 2011. Analysis of the rabbit populations in the Amsterdam Water supply Dunes. MSc. thesis Leiden.

Van Dijk, A.J., 1973. Onderzoek naar de relatie tussen het veebestand en de broedvogelpopulatie op de Oostkwelder van Schiermonnikoog. RIN, Leersum.

Van Haperen, A.M.M., 2009. Een wereld van verschil, landschap en plantengroei van de duinen op de Zeeuwse en Zuid-Hollandse eilanden. KNNV Uitgeverij, Zeist.

Van de Koppel, J., J. Huisman, R. van der Wal & H. Olff, 1996. Patterns of herbivory along a productivity gradient: an empirical and theoretical investigation. *Ecology* 77:736-745.

Van der Eerden, B., 2019. Konijnenpopulatie in Meijendel. Relatie tussen konijnenholen en de vegetatie. *Dunea, Scheveningen en Aeres*.

Van den Ende, J.M., 2015. Spatial ecology and prey choice of tagged feral cats on Schiermonnikoog. M.Sc.Dissertation, VU, Amsterdam.

Van der Hagen, G.J.M., D. Assendorp, W. Calame, F. van der Meulen, K.V. Sykora & H.J. Schaminee, 2020. Is livestock grazing a key factor for changing vegetation patterns in lime rich coastal dunes in The Netherlands? *Journal of Coastal Conservation* 24:15.

Van der Hulst, B., 2011. Analysis of the rabbit populations in the Amsterdam Water supply Dunes. MSc. Thesis Leiden. Van der Hagen GJM (2002) Terugdringen van duindoornstruweel: maar hoe? *De Levende Natuur* 103 (3):106-109.

Van der Meulen F., J.C. Van Huis, 1985. *Duinlandschapskaart van Meijendel*. Uitgave Dunea.

Van der Meijden, E., 2018. Kan vaccineren tegen myxomatose en VHS de konijnenstand herstellen? *Holland's duinen* nr.72: 6-10.

Van Strien A.J., J.J.A. Dekker, M. Straver, T. van der Meij, L.L. Soldaat, A. van Ehrenburg & E. van Loon, 2011. Occupancy trends in wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in the coastal dunes of the Netherlands adjusted for imperfect detection. *Wildlife Research* 38(8): 717-725.

Van Tongeren, O.F.R., 1996. Overleving van kiemplanten van houtige soorten in relatie tot begrazing. *Data-analyse Ecologie*, Arnhem.

Van Tongeren, O.F.R., 2006. Overleving van kiemplanten van houtige soorten in relatie tot begrazing. *Data-analyse Ecologie*, Arnhem. Rapport verkrijgbaar bij Dunea.

Vanden Broeck A., D. Maes A. Kelager, I. Wynhoff, M. WallisDeVries, D.R. Nash, J.G.B. Oostermeijer, H. Van Dyck & J. Mergeay, 2017. Gene flow and effective population sizes of the

butterfly *Maculinea alcon* in a highly fragmented, anthropogenic landscape. *Biological Conservation* 209: 89-97.

Villafuerte R. & S. Moreno, 1997. Predation risk, cover type, and group size in European rabbits in Doñana (SW Spain). *Acta Theriologica* 42(2):225-230.

Vitale, A.F. 1989. Pattern of dispersion of young Wild Rabbits, *Oryctolagus cuniculus* L., in relation to burrows. *Ethology* 83: 306-315.

Vogels, J., A. van den Burg, D. van de Waal, M. Weijters, R. Bobbink, M. Nijssen & M. Wallis de Vries, 2020. Imbalanced by overabundance Effects of nitrogen deposition on nutritional quality of producers and its subsequent effects on consumers. VBNE, Vereniging van Bos- en Natuurterreineigenaren. Rapportnr. 2020/OBN236-NZ, Driebergen.

Wallage-Drees J.M., H.J. Immink, G.J. de Bruyn & P.A. Slim, 1986. The use of fragment-identification to demonstrate short-term changes in the diet of rabbits. *Acta Theriologica* 31: 293-301.

Wallage-Drees, J.M., 1988. Quality of the diet selected by wild rabbits (*Oryctolagus cuniculus* (L.)) in autumn and winter. *Neth.J.Zool.* 36:438-448.

Wanders, E.A.J., 1976. Konijnen in de Wassaense duinen. Doctoraal-onderwerp dieroecologie, Leiden.

Ward, D., 2005. Reversing rabbit decline: one of the biggest challenges for nature conservation in Spain and Portugal. Field Reports. UICN/SSC, Lagomorph Specialist Group.

Weijdemá, G., 1977. Voedselkeuzebepaling van het wilde konijn *Oryctolagus cuniculus* (1754) in het CRM-reservaat "Baronie Cranendonck". Intern rapport R.I.N.

Weterings, M.J.A., 2018. Effects of predation risk and habitat characteristics on the European Hare. Thesis at Wageningen University.

Wheeler, S.H., D.R. King & M.H. Robinson, 1981. Habitat and warren utilization by the European Rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.), as determined by radio-tracking. *Australian Wildlife Research* 8:581-588.

Wright, S., 1943. Isolation by distance. *Genetics* 28: 114-138.

Zeevalking H & L. Fresco, 1977. Rabbit grazing and species diversity and in a dune area. *Vegetatio* 35(3): 193-196.

Zeevalking, H., & A. Zeevalking-van Yperen, 1972. De invloed van konijnen op de duinvegetatie van Schiermonnikoog. Laboratorium voor Plantenoecologie, RUG.

Bijlage 1. Genetische differentiatie

Genetische differentiatie (F_{ST}) tussen elk paar van populaties. Een F_{ST} waarde die significant afwijkt van nul ($P < 0,05$) betekent dat een paar populaties significant van elkaar zijn gedifferentieerd. Hoe hoger de F_{ST} -waarde, des te lager zal de genenuitwisseling tussen twee populaties zijn. Met rood is de enige duidelijk niet significante F_{ST} -waarde aangeduid. Er is daarnaast nog een viertal P-waarden tussen 5 en 10%, dat marginaal significant is. De Kennemer Golfbaan is hier weggelaten omdat F_{ST} -waarden door de lage steekproefgrootte ($n=2$) niet berekend kunnen worden. De waarden van het Zwanenwater ($n=4$) moeten om dezelfde reden met een korrel zout gelezen worden.

(a) F_{ST} -waarden

	AL	TEXN	TEXZ	ND1	ND2	ZW	NDH1	NHD2	NHD3	KV1	KV2	AWD	GN	KLIP	MEY	SOLLE	DB	MV1	MV2	WD	
Texel N	0.167	--																			
Texel Z	0.251	0.167	--																		
Noordduinen 1	0.225	0.184	0.285	--																	
Noordduinen 2	0.223	0.164	0.235	0.032	--																
Zwanenwater	0.189	0.248	0.302	0.171	0.132	--															
NDH 1	0.217	0.193	0.216	0.089	0.062	0.127	--														
NHD 2	0.255	0.229	0.293	0.126	0.085	0.122	0.038	--													
NHD 3	0.244	0.265	0.319	0.199	0.164	0.229	0.073	0.094	--												
Kraansvlak 1	0.257	0.163	0.283	0.137	0.102	0.161	0.070	0.075	0.133	--											
Kraansvlak 2	0.247	0.192	0.254	0.139	0.078	0.184	0.102	0.114	0.177	0.061	--										
AWD	0.130	0.173	0.216	0.087	0.061	0.095	0.073	0.081	0.113	0.124	0.086	--									
Golfclub Noordwijk	0.198	0.181	0.201	0.074	0.030	0.141	0.025	0.089	0.128	0.098	0.087	0.025	--								
Meijndel Klippad	0.257	0.268	0.293	0.117	0.087	0.188	0.087	0.146	0.226	0.227	0.213	0.131	0.089	--							
Meijndel Harstenhoek	0.207	0.213	0.270	0.168	0.118	0.132	0.084	0.108	0.151	0.191	0.154	0.108	0.108	0.146	--						
Solleveld	0.218	0.191	0.235	0.122	0.079	0.061	0.099	0.057	0.153	0.140	0.109	0.062	0.106	0.177	0.091	--					
De Banken	0.157	0.154	0.188	0.163	0.115	0.089	0.159	0.162	0.182	0.140	0.126	0.064	0.115	0.223	0.158	0.060	--				
Maasvlakte 1	0.244	0.250	0.263	0.157	0.114	0.142	0.085	0.081	0.166	0.126	0.117	0.109	0.087	0.143	0.136	0.071	0.163	--			
Maasvlakte 2	0.258	0.255	0.259	0.135	0.093	0.145	0.066	0.102	0.178	0.130	0.107	0.110	0.071	0.117	0.130	0.104	0.168	0.009	--		
Westduinen Goeree	0.113	0.094	0.158	0.155	0.112	0.152	0.150	0.200	0.236	0.143	0.141	0.079	0.116	0.185	0.189	0.141	0.087	0.196	0.188	--	
Duitsland	0.355	0.246	0.296	0.202	0.139	0.253	0.198	0.168	0.350	0.186	0.133	0.181	0.167	0.272	0.172	0.107	0.191	0.135	0.149	0.201	

(b) p -waarden

	AL	TEXN	TEXZ	ND1	ND2	ZW	NDH1	NHD2	NHD3	KV1	KV2	AWD	GN	KLIP	MEY	SOLLE	DB	MV1	MV2	WD	
Texel N	0.001	--																			
Texel Z	0.001	0.001	--																		
Noordduinen 1	0.001	0.001	0.001	--																	
Noordduinen 2	0.001	0.001	0.001	0.006	--																
Zwanenwater	0.005	0.002	0.006	0.001	0.002	--															
NDH 1	0.001	0.001	0.001	0.001	0.003	0.011	--														
NHD 2	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.009	0.049	--													
NHD 3	0.007	0.008	0.006	0.001	0.004	0.055	0.054	0.031	--												
Kraansvlak 1	0.002	0.001	0.001	0.001	0.001	0.006	0.017	0.012	0.027	--											
Kraansvlak 2	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.002	0.002	0.001	0.007	0.017	--										
AWD	0.001	0.001	0.001	0.001	0.002	0.003	0.002	0.002	0.009	0.001	0.001	--									
Golfclub Noordwijk	0.001	0.001	0.001	0.001	0.017	0.001	0.069	0.001	0.003	0.001	0.001	0.045	--								
Meijndel Klippad	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.002	0.001	0.001	0.002	0.001	0.001	0.001	0.001	--							
Meijndel Harstenhoek	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.003	0.002	0.001	0.005	0.001	0.001	0.002	0.001	0.001	--						
Solleveld	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.079	0.002	0.006	0.010	0.001	0.001	0.004	0.001	0.001	0.001	--					
De Banken	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.022	0.001	0.001	0.002	0.001	0.001	0.003	0.001	0.001	0.001	0.004	--				
Maasvlakte 1	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.002	0.001	0.001	0.002	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.002	0.001	--			
Maasvlakte 2	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.002	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.155	--	
Westduinen Goeree	0.003	0.002	0.003	0.001	0.001	0.007	0.001	0.001	0.008	0.006	0.004	0.002	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.003	0.001	0.001	--
Duitsland	0.001	0.001	0.002	0.001	0.001	0.013	0.001	0.001	0.013	0.004	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.002	0.001	0.001	0.001	0.003	

Bijlage 2. Beschrijving habitats

Locatie	open zand	kort grazig	middel grazig	hoog grazig	heide	duindoorn ijl	open struweel	duindoorn dicht	dicht struweel overig	Bomen en struiken	foerageergebied
Kraansvlak 2	15	40	5	5	0	10	10	0	10	5	45
Kraansvlak 1	20	40	5	0	0	15	15	0	0	5	45
Kennemer Golf & Country Club	5	30	5	20	0	0	25	5	0	10	35
Mussenveld, AWD	20	40	5	0	0	25	10	0	0	0	45
Noordwijkse Golf Club	10	60	0	5	0	25	0	0	0	0	60
Meeuwenduin, Meijendel	25	45	0	10	0	5	5	0	5	5	45
Harstenhoek, Meijendel	20	70	5	0	0	5	0	0	0	0	75
De Banken	5	70	0	25	0	0	0	0	0	0	75
Bloedberg, Solleveld	5	80	5	0	0	0	0	5	5	0	85
Maasvlakte N	10	70	0	0	0	0	0	20	0	0	70
Maasvlakte Z	50	40	0	0	0	0	0	10	0	0	40
Westduinen, Goeree	5	80	5	0	0	0	10	0	0	0	85
Ameland	10	60	10	0	10	5	0	0	5	0	70
Eierland, Texel	4	70	0	0	10	10	5	1	0	0	70
Hoornderslag, Texel	0	40	0	0	10	0	45	5	0	0	40
Grafelijkheidsduinen	5	40	0	5	45	0	5	0	0	0	40
Waterleidingduinen, Noordduinen	2	80	0	8	0	0	10	0	0	0	80
Duinroosvallei, Noordduinen	10	0	60	10	0	0	20	0	0	0	60
Zwanenwater N	10	60	10	10	0	0	5	5	0	0	70
Zwanenwater Z	15	60	10	0	0	0	5	5	5	0	70
Koningsbos, NHD	5	50	5	5	0	20	10	0	0	5	55
De Bleek, NHD	10	55	10	0	0	10	10	0	5	0	65
Vogelduin, NHD	5	80	0	0	0	5	10	0	0	0	80

Locatie	openheid	dicht struweel aanwezig	Doing landschap	holen complexiteit	onbewoond/bewoond	ingestorte pijpen	verstuiving
Kraansvlak 2	open	nee	Kh/Hh	2	2	nee	2
Kraansvlak 1	halfopen	ja	Kh/Hh	1	2	nee	2
Kennemer Golf & Country Club	halfopen	ja	Kk	1	3	nee	1
Mussenveld, AWD	halfopen	nee	Rh	2	3	nee	3
Noordwijkse Golf Club	open	nee	Kr	1	2	nee	3
Meeuwenduin, Meijndel	halfopen	nee	Hc en Rk	1	3	nee	2
Harstenhoek, Meijndel	open	nee	Kd	3	2	nee	3
De Banken	open	nee	Ed	3	1	nee	2
Bloedberg, Solleveld	open	ja	Cd	3	2	ja	3
Maasvlakte N	open	ja	geen	3	2	nee	1
Maasvlakte Z	open	ja	geen	2	2	nee	1
Westduinen, Goeree	open	nee	Cd	2	2	nee	2
Ameland	open	ja	Ch/Cp	2	2	nee	3
Eierland, Texel	open	ja	Kc	3	2	nee	2
Hoornderslag, Texel	halfopen	ja	Cb/Ei	3	2	nee	2
Grafelijkheidsduinen	open	nee	Ca	1	1	nee	2
Waterleidingduinen, Noordduinen	open	nee	Ca	2	2	nee	1
Duinroosvallei, Noordduinen	open	nee	Ca	2	2	nee	1
Zwanenwater N	halfopen	ja	Ca	2	2	nee	3
Zwanenwater Z	open	ja	Kca	1	3	ja	3
Koningsbos, NHD	halfopen	nee	Kh/Rh	2	2	nee	2
De Bleek, NHD	open	nee	Ks	2	2	nee	2
Vogelduin, NHD	open	nee	Rr	2	2	nee	2

mate van openheid

open halfopen dicht
geen verspreide struiken of bomen verspreide struiken struweel of bos
dicht struweel aanwezig: duindoorn of liguster ja of nee

holencomplexiteit


	klasse 1	klasse 2	klasse 3
aantal pijpen per burcht	1-3	4-7	8-20
% onbewoonde pijpen	0-10	10-50	> 50

veel ingestorte pijpen ja/ nee

verstuiving


klasse 1	klasse 2	klasse 3	klasse 4
geen	lichte overpoedering	stuifkuilen < 50 m	grootschalig

Bijlage 3. Uitwenren




Office National
de la Chasse
et de la Faune Sauvage

Évaluation d'un parc d'acclimatation comme outil de gestion pour le renforcement des populations de lapin de garenne (*Oryctolagus cuniculus*)



Fédération Départementale
des Chasseurs du Morbihan

Situation du lapin de garenne :






Le lapin de garenne fait face à un déclin global en Europe depuis une vingtaine d'années du fait d'une dégradation importante de ses habitats (intensification ou déprise agricole, urbanisation), du passage répété d'épidémies virales (introduction de la myxomatose en 1952, émergence de la VHD en 1988), et d'une gestion cynégétique mal adaptée au niveau réel des populations. Ce déclin du lapin pose problème, d'une part pour la conservation de prédateurs menacés en zone méditerranéenne (lynx pardelle, algie ibérique et algie de Bonelli) et d'autre part pour la pérennité de modes de chasse populaires. En plus de l'aménagement de l'habitat et de la gestion des prélèvements, le repeuplement peut s'avérer être une action indispensable pour restaurer durablement les populations de lapins. Mais un repeuplement de lapins est une entreprise assez aléatoire, du fait du comportement erratique des individus et du risque de prédation très élevé juste après le lâcher. Un soin particulier doit donc être apporté aux modalités de lâcher. Une acclimatation en enclos des individus à leur nouveau territoire durant une période plus ou moins longue avant le lâcher est une piste à explorer pour favoriser la réussite des repeuplements.

Une évaluation de l'efficacité d'un tel dispositif est présentée ici, ainsi que les possibilités qu'il offre à plus long terme pour la gestion des populations de lapins.

Conception du parc d'acclimatation et aménagement du milieu :


À l'automne 2007, des aménagements en faveur du lapin (création d'ouvertures et de zones de gagnage dans une parcelle de lande, édification de plusieurs garennes « artificielles » à partir de souches, de terre et de branchages) ont été réalisés à Férel (56) sur une zone de quelques hectares sur laquelle était prévu le repeuplement.

En outre, un parc d'acclimatation de 200 m² comprenant une garenne et une zone d'alimentation a aussi été édifié sur cette zone.

Le repeuplement de lapins :

53 lapins adultes (28 ♀, 25 ♂) ont été introduits sur la zone vers la mi-février 2008. Parmi eux, 41 ont été introduits dans 6 garennes de lâcher, pour moitié entourées par un grillage d'un mètre de haut pendant quelques jours (tous les individus en acclimatation de courte durée avaient réussi à sortir des enclos au bout de 5 jours); 18 individus de chaque type de garenne ont été munis d'un collier-émetteur et suivis par radio-pistage pour connaître leur survie et leurs déplacements durant les 5 mois suivant l'introduction (jusqu'en mi-juillet 2008).



Les 12 autres lapins (7 ♀, 5 ♂) ont été introduits dans le parc d'acclimatation hermétiquement clos et à l'abri de toute prédation (grillage + filet aérien). Malgré le stress lié à la capture et au transfert depuis leur population d'origine, vraisemblablement à l'origine du décès de 2 individus durant la 1^{ère} semaine, les 10 autres ont survécu jusqu'à l'ouverture des trappes de sortie vers le milieu extérieur, début juin 2008. À cette date, 12 naissances, soit plusieurs portées, avaient déjà eu lieu à l'intérieur du parc. Les déplacements à l'extérieur de 9 des individus introduits dans le parc ont été suivis par radio-pistage. La plupart ont alors quitté le parc et exploré ses alentours. Mais leur survie a été globalement plus élevée et leur dispersion après le lâcher plus réduite et plus progressive que celles des individus lâchés sans acclimatation de longue durée en parc. Un mâle et une femelle ont continué durant plusieurs mois à utiliser régulièrement la garenne du parc d'acclimatation et la zone de nourrissage (aliments mis à disposition).

L'éloignement maximum par rapport à la garenne de lâcher a été de 860 m chez un mâle lâché sans acclimatation (garenne avec enclos pendant 5 jours : 510 m chez un mâle ; parc d'acclimatation pendant 3 mois : 182 m chez un mâle).

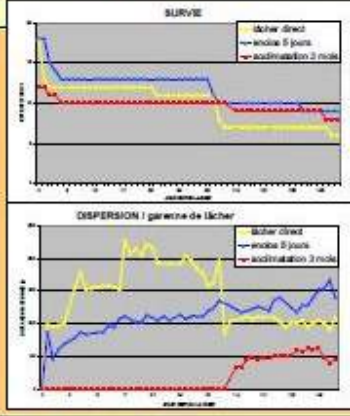
Par la suite, la garenne et la zone d'alimentation du parc ont également été utilisées par des lapins venus de l'extérieur : 10 individus ont pu y être capturés. La garenne ne semble cependant pas avoir été utilisée comme gîte de manière continue, peut-être en raison du dérangement répété occasionné par les différentes captures successives.

Perspectives pour le renforcement et la gestion des petites populations de lapin :

Une acclimatation de longue durée en enclos offre donc une solution intéressante pour garantir le succès d'un repeuplement de lapins. Elle permet en effet de protéger efficacement un noyau de lapins de la prédation au moment pendant lequel ils y sont le plus exposés, c'est-à-dire durant les premiers mois après le lâcher, lorsqu'ils ne se sont pas encore suffisamment accoutumés à leur nouveau territoire. On augmente ainsi considérablement les chances de reproduction des lapins introduits, et donc de fondation de la nouvelle population. L'installation définitive des lapins introduits dans la garenne et le parc d'acclimatation semble cependant passer par un allongement de la durée d'acclimatation.

De plus, ce type d'enclos offre également la possibilité de capturer des lapins venus de l'extérieur, et de vacciner des individus au sein d'une population sauvage. Si la vaccination des populations de lapins ne semble pas être une solution réaliste et globalement efficace, elle peut ponctuellement contribuer à la conservation d'une population en situation précaire en la protégeant au moins partiellement du risque d'épidémie.

Dans un contexte de conservation d'une petite population de lapins, il est ainsi envisageable de gérer de manière pérenne une telle structure d'élevage au sein même de la zone à renforcer afin de contribuer au renouvellement de la population environnante par dispersion naturelle des jeunes lapins nés à l'intérieur et au maintien d'un niveau minimal de sa protection immunitaire. Mais le gestionnaire devra avant tout chose commencer par aménager le milieu en faveur en faveur du lapin, puis continuer à l'entretenir durablement au fil des années.



The figure contains two line graphs. The top graph, titled 'SURVIE', plots survival rate (0 to 1) against time (0 to 180 days). It compares three groups: 'lâcher direct' (black line), 'enclos 5 jours' (red line), and 'acclimatation 3 mois' (blue line). The 'lâcher direct' group shows a sharp initial drop in survival, while the other two groups maintain higher survival rates over time. The bottom graph, titled 'DISPERSION / garenne de lâcher', plots the number of rabbits (0 to 10) against time (0 to 180 days). It compares the same three groups. The 'lâcher direct' group shows a high number of rabbits dispersing away from the release area, while the 'enclos 5 jours' and 'acclimatation 3 mois' groups show significantly lower dispersion, indicating that acclimated rabbits stay closer to their release area.

Jérôme Letty (ONCFS, Direction des Etudes et de la Recherche, jerome.letty@oncfs.gouv.fr) & Thierry Delorme (FDC du Morbihan, Service Technique)

Remerciements : à Joseph Blanchard et aux membres de la société de chasse communale de Férel impliqués dans la gestion en faveur du lapin de garenne

Références : <http://www.oncfs.gouv.fr/> / Le point sur la faune / Le lapin de garenne : des outils pour une meilleure gestion

Ontwikkeling en Beheer Natuurkwaliteit

106

Evaluatie van een 'grote konijnenren voor aanpassing aan nieuwe omgeving' als instrument voor het opfokken van konijnen die kunnen worden uitgezet

Vertaling van bovenstaande Franse poster

Evaluatie van een 'grote konijnenren voor aanpassing aan nieuwe omgeving' als instrument voor het laten opgroeien van wilde konijnen die kunnen worden uitgezet voor de versterking van populaties van wilde konijnen (*Oryctolagus cuniculus*).

De situatie van de konijnpopulaties

Konijnpopulaties wordt geconfronteerd met een achteruitgang in Europa sinds de zestiger jaren als gevolg van een achteruitgang van de habitat (intensivering van de landbouw, verstedelijking) en een herhaald uitbreken van ernstige epidemieën (introductie van myxomatose in 1952, verschijnen van RHDV in 1988) en van een faunabeheer dat slecht is aangepast aan de reële situatie van de populaties. Achteruitgang van de konijnpopulaties leidt tot problemen, ten dele voor het behoud van bedreigde roofdieren in het gebied van de Middellandse Zee (pardel lynx, Spaanse keizerarend en havikarend) en gedeeltelijk voor het voortbestaan van een populaire jachtwijze. Ook bij verbetering van het habitat en het beheer, kan het bijzetten van wilde konijnen noodzakelijk blijken te zijn voor het duurzaam herstellen van de populaties van konijnen. Maar het bijzetten van konijnen is een zeer onzekere onderneming, als gevolg van het onregelmatige gedrag van individuele dieren en het sterk verhoogde risico van predatie na het loslaten. Een bijzondere zorg moet dus worden besteed aan de omstandigheden van het loslaten. Aanpassing van de individuele dieren in een omheinde ren in hun nieuwe omgeving gedurende een korte of langere tijd voor het loslaten is een gelegenheid om te onderzoeken of op die manier het succes van het bijzetten vergroot kan worden.

Aanleg van een 'grote konijnenren voor de aanpassing van de nieuwe konijnen' en het beheer

In herfst 2007 is een groot gebied in Férel geschikt gemaakt voor konijnen (door open plekken te maken, en schuilplaatsen, het oprichten van meerdere kunstmatige burchten met boomstronken, aarde en takken) in een gebied van meerdere hectaren waar men konijnen wilde herintroduceren. Niet alleen dat, er is ook een 'grote konijnenren' ingericht van 200 m² met een kunstmatige burcht en een voederplaats.

De herintroductie van de konijnen

53 Volwassen konijnen (28 vrouwtjes en 25 mannetjes) zijn in dat gebied geïntroduceerd in het midden van februari 2008. Daarvan zijn er 41 losgelaten in 6 uitzetburchten. De helft van de uitzetburchten was omringd door een hek van een meter hoog, gedurende enkele dagen. (Alle individuele dieren met een korte aanpassingstermijn gedijden totdat ze na 5 dagen hun kunstmatige burcht konden verlaten). 18 konijnen van elk type uitzetburcht zijn uitgerust met zenders en met een antenne gevolgd om hun overleving en hun verplaatsing in de eerstvolgende 5 maanden te kennen.

De 12 andere konijnen (7 vrouwtjes, 5 mannetjes) zijn losgelaten in de grote konijnenren die hermetisch gesloten was en beschermd tegen predatie met een hek en een net. Ondanks de stress van het vangen en het transport, de doodsoorzaak van twee dieren, hebben de andere 10 het overleefd tot de uitgangen van het hek werden geopend begin juni 2008. Op die datum hebben in het park al 12 geboorten, uit meerdere nesten, plaatsgevonden. De verplaatsing van 9 van de individuele konijnen is gevolgd met radiotelemetrie. De meesten hebben de grote konijnenren verlaten. Maar hun overleving is beter en hun verplaatsing is kleiner dan die van konijnen zonder de lange gewinningstermijn. Een mannetje en een vrouwtje zijn meerdere maanden doorgestaan met het regelmatig gebruiken van de kunstmatige burcht in de konijnenren en de voederplaats. De maximale verplaatsingsafstanden die door mannetjes zijn afgelegd: vanaf de uitzetburcht voor de konijnen zonder aanpassingstermijn 850 m., bij konijnen in de uitzetburchten met korte aanpassingstermijn 510 m en vanuit de burcht in de grote konijnenren, met lange aanpassingstermijn 185 m.

In het vervolg is de burcht in de grote konijnenren gebruikt door konijnen die van elders kwamen. 10 konijnen konden er gevangen worden. Toch is de burcht in de konijnenren nu niet meer in gebruik, mogelijk was er teveel onrust door de vangsten.

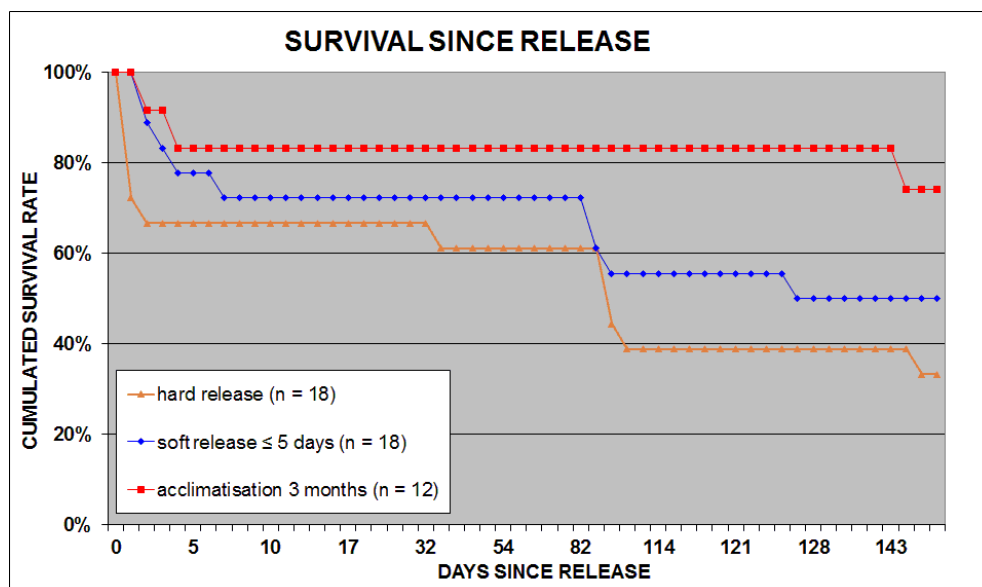
Perspectieven voor de versterking van kleine populaties konijnen

Een langdurige aanpassingstermijn in opsluiting biedt dus een interessante oplossing om succes te garanderen bij het reintroducere van konijnen. Zij maakt het mogelijk om een kern van konijnen

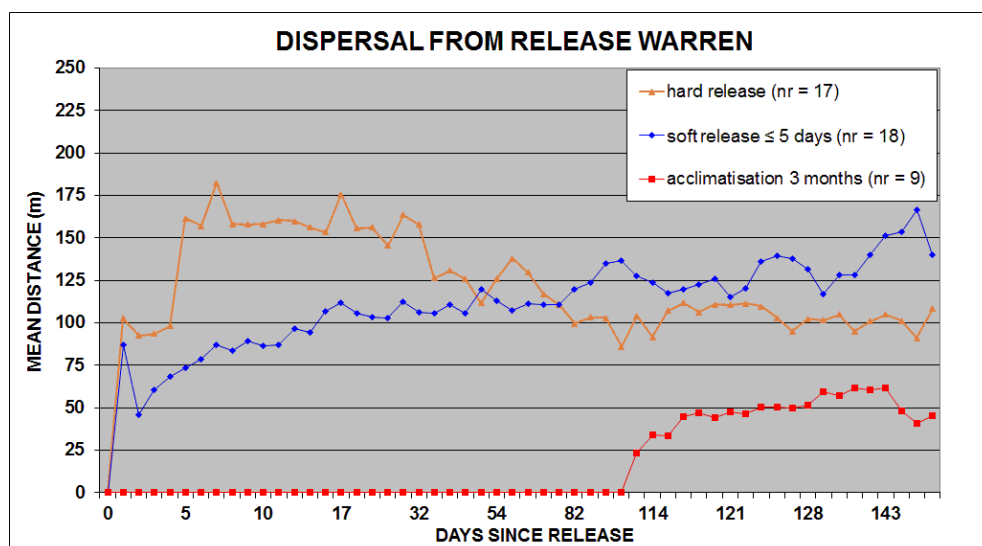
effectief te beschermen tegen predatie gedurende de tijd dat ze het meest kwetsbaar zijn, dat wil zeggen in de eerste maanden na het loslaten in een nieuwe omgeving, als ze hun nieuwe omgeving nog onvoldoende kennen. Men versterkt zo aanzienlijk de kans dat geïntroduceerde konijnen tot voortplanting komen en dus de vestiging van een nieuwe populatie. De definitieve vestiging van konijnen in het nieuwe gebied en de burchten lijkt te gebeuren via een verlenging van de duur van de aanpassingstermijn.

Bovendien biedt dit type konijnenren de mogelijkheid om wilde konijnen die van buiten komen te vangen en te vaccineren. Ook als de vaccinatie van populaties konijnen niet realistisch lijkt en op grote schaal effectief, kan ze selectief bijdragen aan het behoud van een populatie in een precare situatie door haar althans gedeeltelijk te beschermen tegen een epidemie.

In de context van het behoud van een kleine populatie konijnen, is het zo voorstelbaar om meerjarig een structuur op te richten middenin een uitzetgebied en zo bij te dragen aan de vernieuwing van de omringende populatie door de natuurlijke verspreiding van jonge konijnen die zijn geboren in de konijnenren en om een minimaal niveau van bescherming tegen epidemieën te onderhouden. Maar de beheerder zal voor alles moeten beginnen met de inrichting van het landschap ten behoeve van de konijnen, en dat onderhouden in de loop van de jaren.



Figuur 1 Overleving/ aanpassingstermijn in nieuwe omgeving



Figuur 2 Verspreiding konijnen/ aanpassingstermijn in nieuwe omgeving

Jérôme Letty, ONCFS, Office Nationale de la Chasse, Direction des études et de la recherche, jerome.letty@oncfs.gouv.fr & Thierry Delhorne (FDC du Morbihan, service technique)

Refentie:

http://www.oncfs.gouv.fr/IMG/file/mammiferes/lagomorphes/brochure_garenes_artificielles.pdf

ontwikkeling+beheer natuurkwaliteit

o+bn

Het Kennisnetwerk Ontwikkeling Beheer Natuurkwaliteit:

- is een onafhankelijk en innovatief platform waarin beheer, beleid en wetenschap op het gebied van natuurherstel en -beheer samenwerken;
- ontwikkelt en verspreidt kennis met als doel het structureel herstel en beheer van natuurkwaliteit.



Kennisnetwerk OBN wordt gecoördineerd door de VBNE en gefinancierd door het ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit en BIJ12

Vereniging van bos- en natuurterreineigenaren (VBNE)

Princenhof Park 7
3972 NG Driebergen
0343-745250
info@vbne.nl

Alle publicaties en
producten van het
OBN Kennisnetwerk
zijn te vinden op
www.natuurkennis.nl

ontwikkeling+beheer natuurkwaliteit

o+bn



Ministerie van Landbouw,
Natuur en Voedselkwaliteit

