

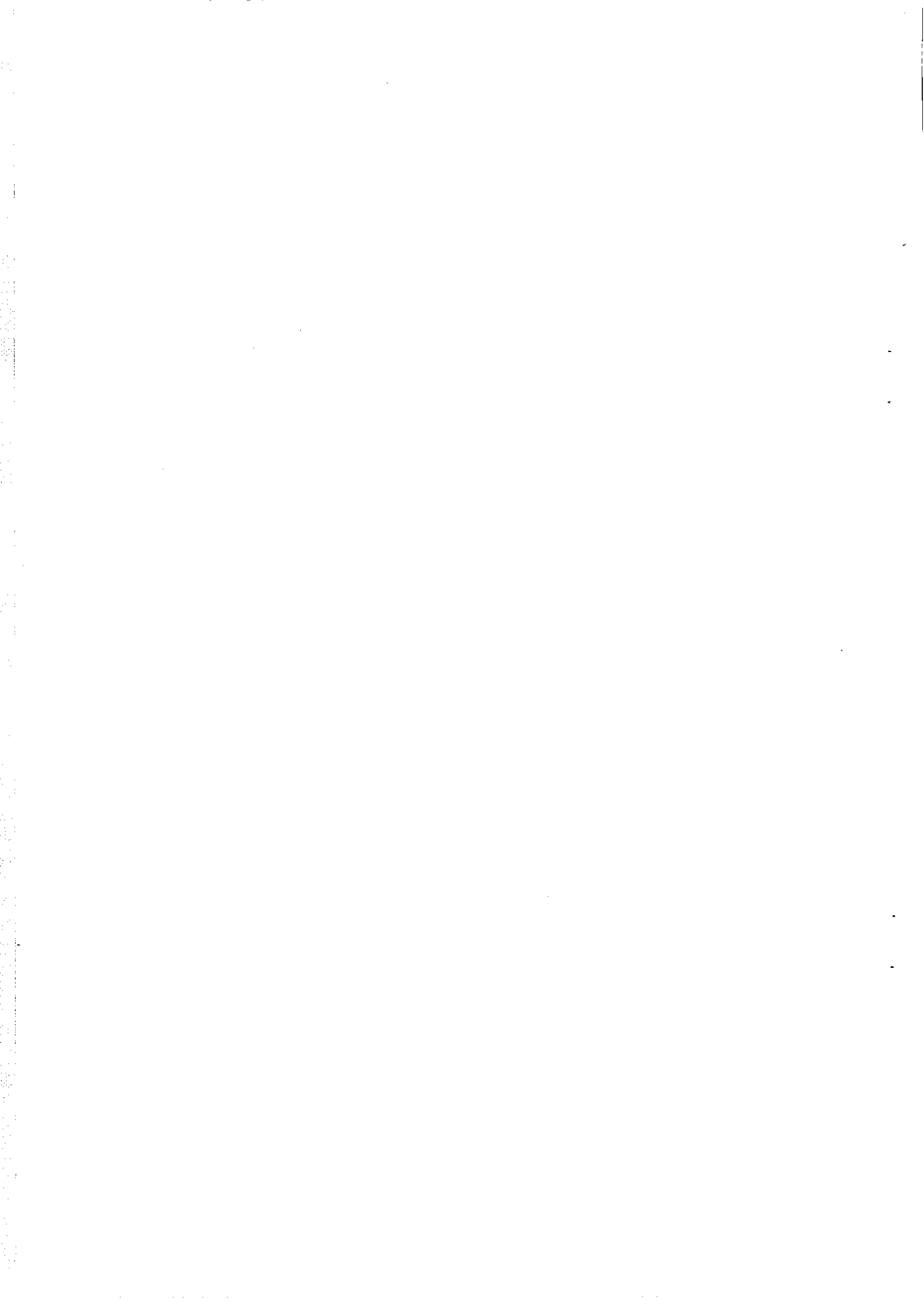
**Ontwikkeling van de populatie reeën (*Capreolus capreolus*)
in de Amsterdamse Waterleidingduinen**

Frank P.G. Princée
Stichting Nationaal Onderzoek Dierentuinen, Amsterdam

In opdracht van de Gemeentewaterleidingen Amsterdam

28 december 1994





Opdracht

Het opstellen van een prognose over de ontwikkeling (in grootte, leeftijdsopbouw en genetische variatie) in de komende 25 jaar van de recënpopulatie in de Amsterdamse Waterleidingduinen zonder beheersjacht.

Opdrachtgever

Afdeling Natuurbeheer- en terreinbeheer
Gemeentewaterleidingen Amsterdam
Vogelenzangseweg 21
2114 BA Vogelenzang

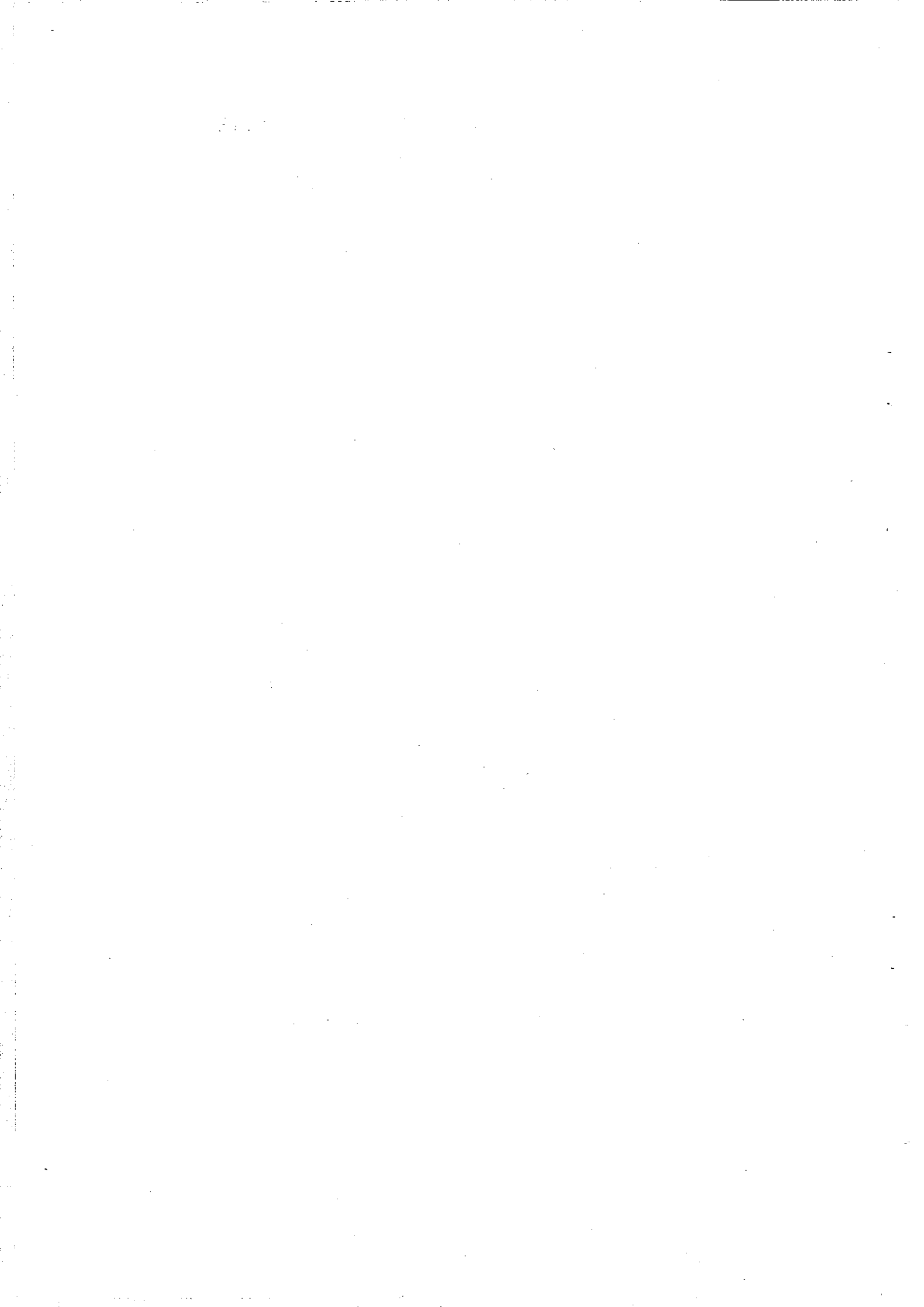
Uitvoerder

Stichting Nationaal Onderzoek Dierentuinen
Drs. Frank P.G. Princée (projectleider)
Drs. Frank Rietkerk (veterinaire adviezen)
p/a Natura Artis Magistra
Plantage Kerklaan 38-40
1018 CZ Amsterdam

in samenwerking met

Zoologisches Institut der Universität Heidelberg
Dr. Arnd Schreiber en Peter Fakler (isozym onderzoek)
Im NeuheimerFeld 230
D-69120 Heidelberg
Duitsland

28 december 1994



Inhoudsopgave

1. Inleiding	5
1.2. De Amsterdamse Waterleidingduinen	6
1.3. Reeënpopulatie	6
2. Samenvatting	9

Deel A. Veldgegevens en basisanalyses

3. Beschikbare basis gegevens	13
3.1. Censusgegevens	14
.....	14
3.2. Gegevens uit de beheersjacht	15
3.2.1. Aantallen	15
3.2.2. Valwild	16
3.2.3. Fertiliteit	17
3.2.4. Lichaamsgewichten	17
4. Reconstructie van leeftijdsopbouw en censusgegevens	19
4.1. Leeftijdsopbouw	20
.....
4.2. Minimale populatiegrootte	21
5. Mortaliteit	23
6. Fertiliteit	25

Deel B. Populatiebiologische processen

7. Populatie-dichtheid	31
7.1. Dichtheidsafhankelijke fertiliteit en mortaliteit	32
7.2. Veterinaire aspecten	34
8. Inteelt en genetische variatie	35
8.1. Inteelt	36
8.2. Genetische verlies	36
8.3. Allozym onderzoek	37

Deel C. Simulatie-experimenten en discussie

9. Simulaties	41
9.1. Simulatiemodellen	42
9.2. VORTEX	42
9.3. Parameters	43
9.4. Simulatie-experimenten	46
9.4.1. Invloed mortaliteit en reproductief succes	47
9.4.2. Dichtheidsafhankelijke reproductie	47
9.4.3. Verkeersslachtoffers	50
9.4.4. Catastrofe	51
9.4.5. Inteelt en genetische variatie	53

10. Discussie	55
11. Conclusie en aanbevelingen	59
11.1. Conclusie	59
11.2. Aanbevelingen	60
12. Literatuur	61

Appendices

Appendix A. Reconstructie leeftijdsopbouw	65
Appendix B. Allozyme variability in two populations of roe deer from The Netherlands (Arnd Schreiber en Peter Fakler)	67
Appendix C. Basis parameters VORTEX simulatie	83
Appendix D. Samenvatting VORTEX resultaten	85

Figuren en tabellen

Figuur 1. Kaart van de Amsterdamse Waterleidingduinen	7
Figuur 2. Gemiddelde lichaamsgewichten	18
Figuur 3. Gecorrigeerde leeftijdsopbouw	21
Figuur 4. Geobserveerde aantallen en reconstructie van (minimale) aantallen reeën	22
Figuur 5. Leeftijdsafhankelijke fertiliteit	26
Figuur 6. VORTEX simulatie: invloed van mortaliteit	47
Figuur 7. VORTEX simulatie: invloed van dichtheidsafhankelijke reproductie	50
Figuur 8. VORTEX simulatie: invloed van verkeersslachtoffers	51
Figuur 9. VORTEX simulatie: effect van catastrofes	52
Figuur 10. VORTEX simulatie: invloed effectieve populatie op genetische variatie	54
Tabel 1. Census reeën populatie	14
Tabel 2. Leeftijdsklasse van gedode reegeiten	15
Tabel 3. Leeftijdsklasse gedode reebokken	16
Tabel 4. Embryo's per reegeit	17
Tabel 5. Ruwe reconstructie leeftijdsopbouw reebokken per jaar	20
Tabel 6. Mortaliteit ten gevolge van beheersjacht	24
Tabel 7. Aantal kalveren in januari en kalveren per reegeit	27
Tabel 8. Kenmerken van r en K selectie	32
Tabel 9. VORTEX simulaties	48
Tabel 10. Invloed effectieve populatie grootte	54

1. Inleiding

De reeënpopulatie in de Amsterdamse Waterleidingduinen vindt zijn oorsprong in een ongeveer tien dieren die in 1952 in dit gebied zijn geïntroduceerd. Deze kleine groep groeide snel uit tot een aanzienlijke populatie (circa 300 dieren) die schade aan naburig gelegen bollenvelden en beplantingen veroorzaakte. Daarnaast leidde grote aantallen valwild (reeën die dood worden aangetroffen) tot commentaar bij bezoekers van de AWD. Sinds 1969 wordt de grootte van de reeënpopulatie door middel van beheersjacht gereguleerd. Deze beheersjacht is sinds 1973 gebaseerd op een onderzoek naar de draagkracht van de AWD door het Rijksinstituut voor Natuurbeheer (Verdonk, 1973). Een voorjaarstand van circa 160 - 200 dieren wordt nagestreefd. Beheersjacht wordt door de Gemeentewaterleidingen Amsterdam (beheerder van het gebied) als middel voor beheersing van het aantal reeën in de AWD aangewend (GWA, 1992).

Een voorstel tot beëindiging van de jacht als beheersvorm is in 1992 bij de gemeenteraad Amsterdam (eigenaar van de Amsterdamse Waterleidingduinen) ingediend (Clerx en Stadig, 1992). Uitgangspunt van deze notitie is dat, buiten afschot van ernstig zieke dieren, de jacht niet noodzakelijk is voor het instand houden van een gezonde reeënpopulatie. Men veronderstelt dat zonder de jacht een natuurlijke aantalsregulatie optreedt door onder andere afname van de worpgrootte en het werpen van jongen op latere leeftijd. Na nehandeling van deze nota in de Commissie van Bijstand (gemeente Amsterdam) is op 24 juni 1992 besloten dat wijzigingen in het beheer van de reeënpopulatie in de Amsterdamse Waterleidingduinen vooraf gegaan dienen te worden door onderzoek. Daartoe zijn de volgende onderzoeksvragen door de afdeling Natuur- en Terreinbeheer van de Gemeentewaterleidingen Amsterdam geformuleerd (GWA, 1993):

1. *Hoe ontwikkelt de reeënpopulatie in de Amsterdamse Waterleidingduinen zich in de tijd met betrekking tot omvang en samenstelling onder huidige milieu-omstandigheden zonder dat er jacht plaatsvindt?*
2. *Wat is de invloed van een niet-bejaagde populatie op het ecosysteem van de Amsterdamse Waterleidingduinen?*

Onderzoeksvraag 1 wordt in dit rapport behandeld. Een prognose met betrekking tot de toekomstige ontwikkeling van de reeënpopulatie na beëindiging van beheersjacht is in samenwerking met de Stichting Nationaal Onderzoek Dierentuinen (Amsterdam) opgesteld. Deze prognose is gebaseerd op de analyse van de beschikbare gegevens uit de jaarlijkse voorjaarstellingen, gegevens uit de beheersjacht en literatuurgegevens. Daarnaast is een onderzoek, in samenwerking met het Zoologisch Instituut van de Universiteit Heidelberg, naar de genetische variatie in de huidige reeënpopulatie uitgevoerd. Deze gegevens vormen de basis voor reeks simulatie-experimenten met het model VORTEX (Lacy en Creeger, 1992) waarbij de toekomstige ontwikkeling van de reeënpopulatie in de Amsterdamse Waterleidingduinen wordt bestudeerd.

1.1. Leeswijzer

Het rapport 'Ontwikkeling van de reeënpopulatie in de Amsterdamse Waterleidingduinen' is opgebouwd uit drie delen. Deel A omvat overzichten van de beschikbare veldgegevens voor de reeënpopulatie in de AWD, alsmede basisanalyses van deze gegevens (hoofdstukken 3 - 6).

Deel B beschrijft populatiebiologische processen in de huidige populatie. Deze beschrijvingen zijn gebaseerd op gegevens die zijn opgenomen in deel A, aangevuld met literatuur gegevens. De resultaten van het populatiegenetisch onderzoek worden eveneens in dit onderdeel besproken (hoofdstukken 7 en 8).

Deel C omvat simulatie experimenten met betrekking tot de toekomstige ontwikkeling van de populatie in afwezigheid van beheersjacht. Deze simulaties zijn gebaseerd op veldgegevens, analyses van veldgegevens en literatuurinformatie. Dit deel wordt afgesloten met een discussie, conclusies en aanbevelingen (hoofdstukken 9 - 11).

Buiten een samenvatting van het totale rapport (hoofdstuk 2) is eveneens per hoofdstuk een korte samenvatting opgenomen. Om de toegang voor de niet-specialiseerde lezer te verhogen is het gebruik van specifiek biologische termen in deze samenvattingen zoveel mogelijk vermeden.

1.2. De Amsterdamse Waterleidingduinen

De Amsterdamse Waterleidingduinen zijn gelegen in de Hollandse duinstreek tussen Zandvoort en Noordwijk. Dit gebied wordt aan aan de oostkant begrensd door de dorpen Vogelenzang en De Zilk. De dorpen Bentveld en Aerdenhout begrenzen de noordoostkant van de AWD. De grootte van het gebied bedraagt circa 3400 ha. De Amsterdamse Waterleidingduinen zijn eigendom van de gemeente Amsterdam en worden beheerd door de Dienst der Gemeentewaterleidingen.

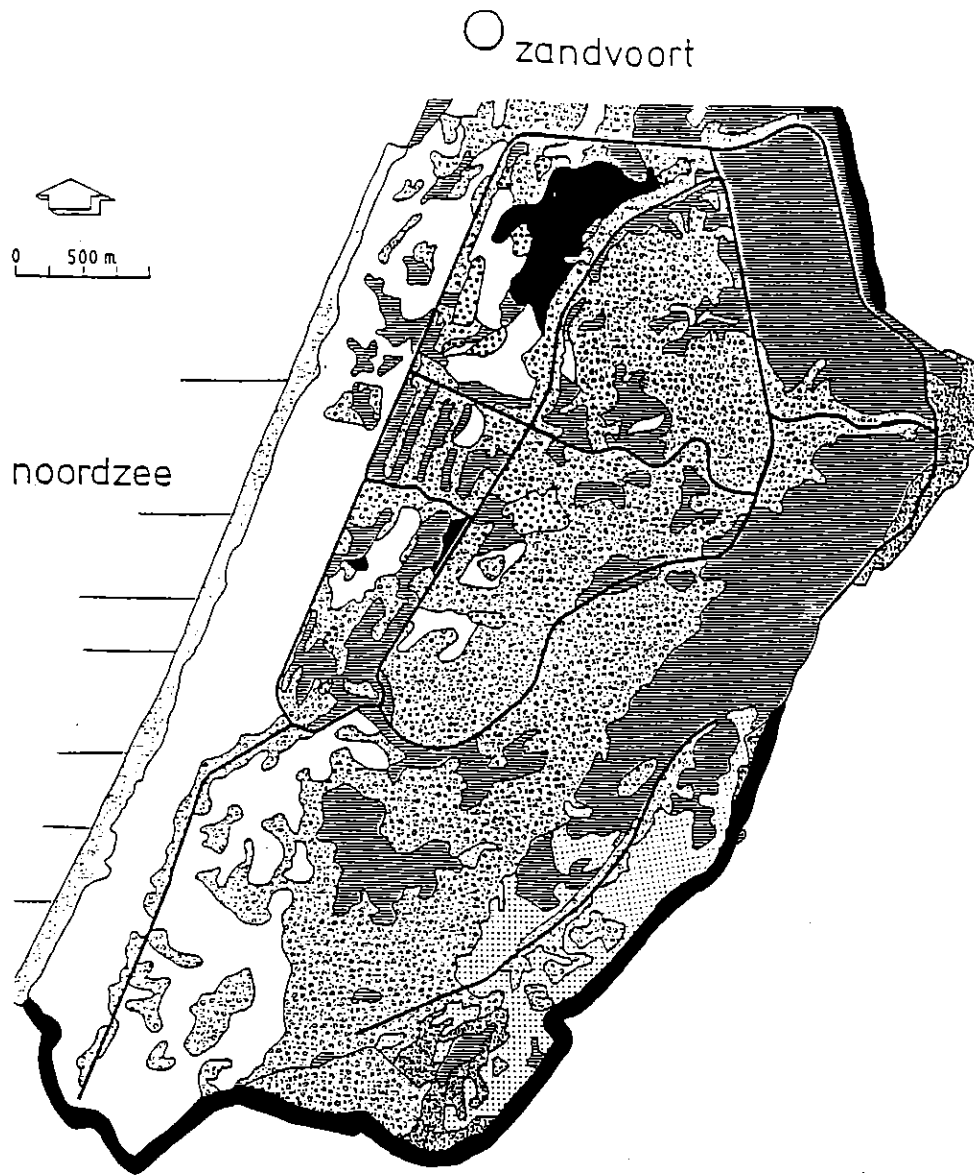
De primaire functie van de AWD is waterwingebied. Natuurbehoud is door de regionale en (inter)nationale betekenis van dit natuurwetenschappelijk waardevolle duingebied eveneens een belangrijke functie. De Gemeentewaterleidingen hebben ten behoeve van deze functie de nota 'Natuurbeheer in de Amsterdamse Waterleidingduinen 1990-2000' opgesteld (GWA, 1992). Daarnaast heeft de AWD door de ligging als natuurgebied in een dichtbevolkte randstad een belangrijke recreatieve en educatieve functie.

1.3. Reeënpopulatie

De reeënpopulatie is door de ligging van de Amsterdamse Waterleidingduinen in de verstedelijkte randstad geïsoleerd van de grotere populaties in het midden en het oosten van Nederland. Reeën in aangrenzende duingebieden zijn afkomstig uit de AWD populatie. De dichtstbijzijnde natuurlijke populatie bevindt zich in het natuurgebied 'Het Naardermeer'. Uitwisseling met deze populatie zijn door de vele obstakels (snelwegen, kanalen, en woongebieden) vrijwel uitgesloten. Melchers en Timmermans (1991) maken bijvoorbeeld melding van de problemen (met dodelijke afloop) die reeën ondervinden bij het passeren van het Amsterdam-Rijnkanaal. Sinds de beginjaren zeventig is een wildkerend raster aan de oostgrens van de AWD geplaatst (zie figuur 1). Dit raster vormt mogelijk een belangrijkere rol in de isolatie van de reeënpopulatie dan de ligging van de AWD ten opzichte van andere reegebieden.

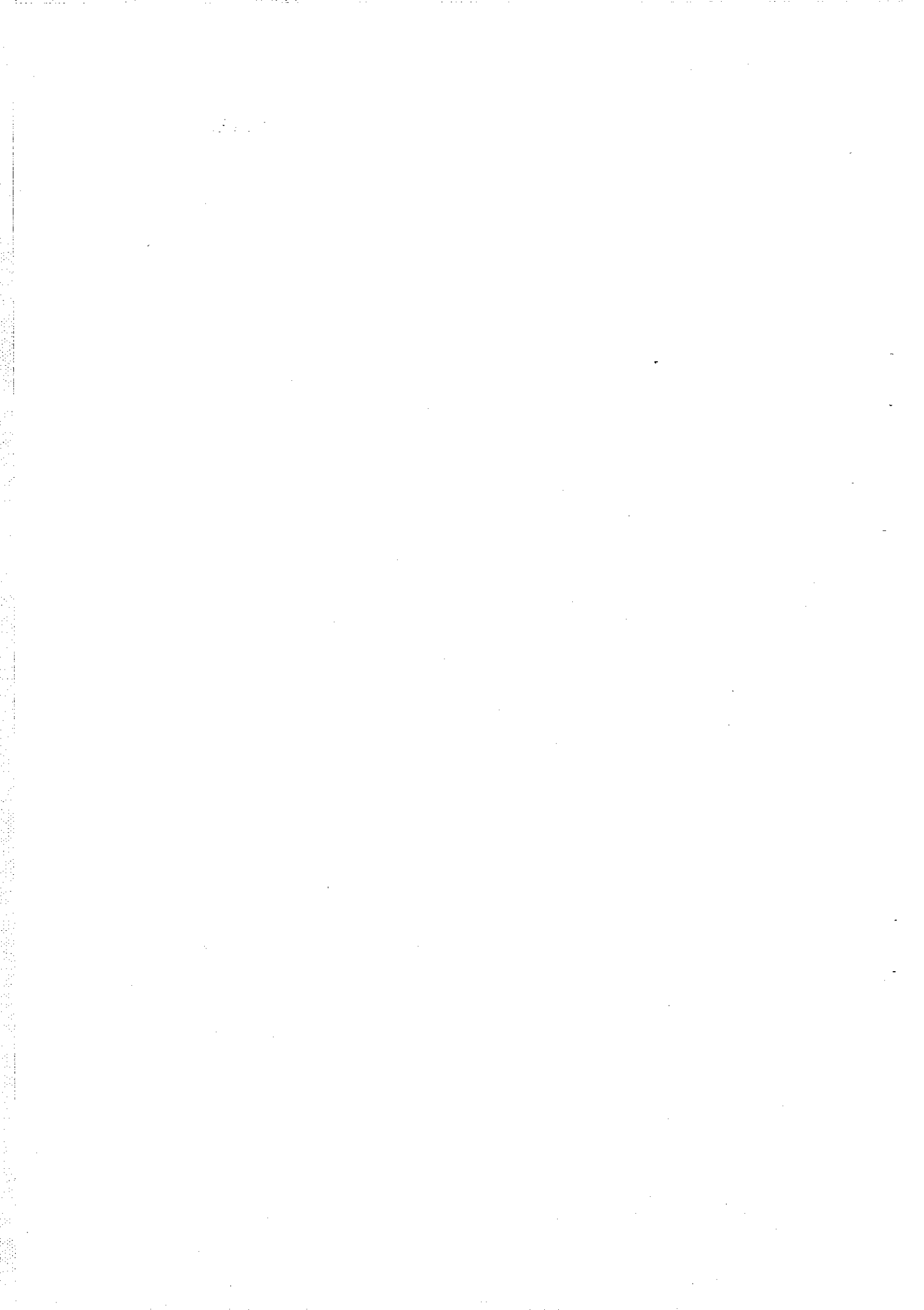
Door dit isolement verschilt de reeënpopulatie in de Amsterdamse Waterleidingduinen van (grotere) natuurlijke populaties. Naar verwachting heeft de isolatie van andere populaties een belangrijke invloed op verscheidene populatie-biologische processen in de reeënpopulatie. De emigratie mogelijkheden, en daarmee een aantalsregulerend mechanisme, zijn beperkt. In het onderzoek zal dan ook aandacht besteed worden aan het optreden van andere mechanismen die resulteren in een lager geboortecijfer en/of een verhoogd sterftecijfer.

Immigratie van onverwante reeën is om dezelfde redenen beperkt. Dit betekent dat de AWD populatie afhankelijk is van het eigen genetisch potentieel. De huidige populatie stamt af van 12 reeën (waarvan 11 geïntroduceerd). De verwachting is dat na vele generaties (sinds 1952) de inteelt toegenomen is en de genetische variatie afgenomen is. Dit zou de toekomstige overlevingskansen van deze geïsoleerde populatie kunnen beperken. Derhalve is een onderzoek uitgevoerd om de genetische variatie in de huidige populatie te bepalen. Ter vergelijking is de (grote) reeënpopulatie in de Flevopolder eveneens in dit genetisch onderzoek opgenomen.



- | | |
|-----------------------------|---|
| □ : Helmlandschap (A) | ▨ : Strandwallenlandschap (W) |
| □ : Dauwbraamlandschap (R) | ▩ : Landschap van natte jonge duinvalleien (E) |
| ▨ : Duindoornlandschap (H) | ■ : Landschap van venige jonge duinvalleien (V) |
| ▨ : Fakkelgraslandschap (K) | |
| □ : Buntgraslandschap (C) | |

Figuur 1. Kaart van de Amsterdamse Waterleidingduinen. De brede zwarte lijn op de begrenzingen van het gebied geeft het wildraster aan (bron: Gemeentewaterleidingen Amsterdam).



2. Samenvatting

De jaarlijkse tellingen, gegevens over valwild en gegevens uit de beheersjacht betreffende aantallen, gewichten en aantal embryo's per reegeit vormen de basis voor het analyseren van huidige en toekomstige trends in de ontwikkeling van de reeënpopulatie in de Amsterdamse Waterleidingduinen (AWD) (hoofdstuk 3). Deze gegevens zijn gebruikt om de verwachte leeftijdsopbouw van de huidige populatie (voorjaar 1993) te reconstrueren. Daarnaast is een correctie op de minimale populatiegrootte sinds 1983 doorgevoerd op basis van vergelijkingen van tellingen en jachtgegevens. Zowel de leeftijdsopbouw als de historische populatieontwikkeling laten een trend tot verdere groei zien (hoofdstuk 4).

Exacte gegevens over de natuurlijke sterfte onder reeën ontbreken voor de AWD populatie. Percentages gedode reeën, uitgesplitst naar geslacht en leeftijdsgroepen, geven een indicatie over de mate van natuurlijke mortaliteit, die bij afwezigheid van beheersjacht, acceptabel geacht kan worden (hoofdstuk 5). De vruchtbaarheid van reegeiten is bepaald op basis van zowel het gemiddeld aantal embryo's per reegeit als het gemiddeld aantal waargenomen kalveren per jaargroep reegeiten. Gegevens over aantal embryo's per reegeit laten een gemiddelde vruchtbaarheid van 95 kalveren per 100 smalreeën (eenjarige reegeiten) en 183 kalveren per 100 volwassen reegeiten zien. De vruchtbaarheid die is gebaseerd op het aantal kalveren die de eerste zes maanden overleven geeft een lagere waarde aan: 67 kalveren per 100 reegeiten (hoofdstuk 6).

Natuurlijke mechanismen die de reeënpopulatie in de AWD mogelijk kunnen reguleren worden besproken in hoofdstuk 7. Er is geen verband aangetoond tussen aantal reeën en aantal embryo's per reegeit in de AWD populatie gedurende de periode 1983 - 1993. De overlevingskans van reekalveren in de AWD blijkt echter significant af te nemen bij toename van het aantal reeën. De vos speelt mogelijk een belangrijkere rol als aaseter dan als predator. Reeën blijken zéér gevoelig te zijn voor een groot aantal parasitaire infecties. De kans alsmede de omvang van een epidemie door deze parasieten neemt sterk toe bij toename in populatiegrootte. Ernstige infecties met dodelijke afloop (longworm) hebben zich begin jaren zeventig voorgedaan in de AWD reeënpopulatie.

Uit onderzoek blijkt de genetische variatie in de AWD populatie beduidend lager te zijn dan de genetische variatie in reeënpopulaties in Midden-Europa. Opmerkelijk is de eveneens lage genetische variatie in de grote Flevoland populatie, die ter vergelijking in het onderzoek is opgenomen. Deze gegevens geven een inzicht in de wijze waarop het ree nieuwe gebieden koloniseert (hoofdstuk 8). Simulatie experimenten geven aan dat de gemiddelde inteelt in de huidige AWD populatie te vergelijken is met die van nakomelingen uit neef-nicht kruisingen. Voorts komt uit deze simulaties naar voren dat de populatie 12 tot 15 percent van de oorspronkelijke genetische variatie heeft verloren (hoofdstuk 9). Een lage genetische variatie beperkt de mogelijkheden voor een populatie om zich aan te passen aan veranderende omstandigheden (bv. nieuwe virusziekten).

Simulatie-experimenten op basis van specifieke gegevens voor de AWD populatie geven aan dat kalversterfte een belangrijk aantalsregulerend mechanisme is onder de huidige milieu-omstandigheden in de AWD. Effecten van katastrofen en parasitaire epidemieën op de ontwikkeling van de populatie zijn door middel van simulatie-experimenten bestudeerd. Uit deze simulaties komt naar voren dat de relatief kleine AWD populatie na een catastrofe zich niet altijd kan herstellen. Zelfs bij een lichte catastrofe is er een kans van 17 percent dat de populatie uiteindelijk volledig uitsterft. Parasitaire epidemieën, bijvoorbeeld door longworm, zijn een reëel gegeven voor de AWD populatie. Hierbij speelt verslechtering in fysieke conditie van reeën bij toenemende populatiedruk een belangrijke rol.

De voornaamste conclusies die uit het onderzoek getrokken kunnen worden ten aanzien van de ontwikkeling van de reeënpopulatie in de Amsterdamse Waterleidingduinen bij afwezigheid van beheersjacht betreffen (hoofdstukken 10 en 11):

- 1. Een toename in populatiegrootte in de eerste jaren als een logisch gevolg van het niet verwijderen van reeën door middel van beheersjacht. Gelijktijdig neemt daarmee de groep reproductieve reegeiten toe.*
- 2. Een verhoogde sterfte onder kalveren in de eerste zes levensmaanden in zowel relatieve als absolute zin tijdens de fase van populatiegroei (zoals onder 1 aangegeven).*
- 3. Een toename in aantal verkeersslachtoffers onder reeën die door de toenemende populatiedruk wildbarrières trotseren en de AWD verlaten.*
- 4. Het genetisch onderzoek heeft aangetoond dat de AWD populatie een zeer lage genetische variatie heeft in vergelijking tot populaties in Centraal Europa. Dit beperkt de overlevingskansen van de totale populatie bij veranderende omstandigheden.*
- 5. Inteelt-effecten, ten gevolge van de expressie van schadelijke kenmerken, worden niet op grote schaal verwacht. Dergelijke kenmerken, voorzover deze in de founders aanwezig waren, zijn door natuurlijke selectie op ingeteelde dieren grotendeels verdwenen.*
- 6. Een teruggang in de fysieke conditie van reeën tijdens de fase van populatiegroei (zoals onder 1 aangegeven), en daarbij een verhoogde kans op het uitbreken van epidemieën. Dergelijke catastrofes zouden op termijn tot een volledig uitsterven kunnen leiden.*

Op basis van deze conclusies zijn aanbevelingen ten aanzien van het beheer van de reeënpopulatie opgesteld. Deze aanbevelingen betreffen naast het automatiseren en analyseren van veldgegevens (o.a. tellingen) en het opstarten van een parasitologisch onderzoek, onderzoeken naar de fysieke conditie van reeën, verkeersslachtoffers en predatiegedrag van vossen in de AWD (hoofdstuk 11).

Deel A. Veldgegevens en basisanalyses

3. Beschikbare basis gegevens

Jaarlijks wordt in de Amsterdamse Waterleidingduinen het aantal reeën geteld. Deze tellingen (= census) vinden plaats in de maand april. De telgegevens worden uitgesplitst naar geslacht en leeftijdsgroep. De leeftijdsgroep is onderverdeeld in kalveren (jonger dan 1 jaar) en (sub-)adulte reeën (één jaar en ouder). Kalveren die in april worden geteld zijn in juli van het voorafgaande jaar geboren. Censusgegevens geven een eerste inzicht in de historische ontwikkeling van de reeënpopulatie en huidige trends in groei van deze populatie.

Leeftijd, lichaamsgewicht en fysieke conditie worden vastgesteld bij reeën die in het kader van de beheersjacht uit de populatie zijn verwijderd. De jacht op reegeiten vindt plaats in de periode 1 januari tot en met 15 maart. In deze periode begint de verdere ontwikkeling van embryo's (het ree heeft een vertraagde implantatie). Het aantal embryo's dat wordt gedragen door gedode reegeiten wordt geteld. Deze gegevens geven inzicht in de vruchtbaarheid (= fertiliteit) op jaarbasis. De jacht op reebokken vindt plaats in de periode 1 mei tot en met 15 september.

Sterfte in de reeënpopulatie in de Amsterdamse Waterleidingduinen is niet alleen het gevolg van de jacht. Natuurlijke sterfte alsmede sterfte door trauma (reeën die tegen rasters oplopen en verkeersslachtoffers) treden eveneens op. Dergelijke sterfte wordt valwild genoemd.

3.1. Censusgegevens

Censusgegevens voor de Amsterdamse Waterleidingduinen worden verzameld in de maand april. Tabel 1 geeft een overzicht van geobserveerde reeën (kalveren en (sub-)adult) naar geslacht voor de periode 1983 tot en met 1993. Het geslacht van kalveren kan niet altijd tijdens de tellingen worden vastgesteld. Deze dieren zijn in tabel 1 onder de kolom

Er wordt in de tellingen geen onderscheid gemaakt tussen *smalreeën* (geiten van 1 jaar) en adulte reegeiten (ouder dan 1 jaar).

Tabel 1 Census reeën populatie

Jaar	Kalveren			Sex-ratio ^b	(Sub)-Adult ^a			Totaal
	Geiten	Bokken	?		Geiten	Bokken	Sex-ratio ^b	
1979	--	--	--		185 ^c	89	--	274
1980	--	--	--		125 ^c	115	--	240
1981	--	--	--		--	--	--	241
1982	--	--	--		--	--	--	257
1983	30	25	5	0,45	108	45	0,29	213
1984	18	22	10	0,55	156	62	0,28	268
1985	8	8	9	0,50	106	61	0,37	192
1986	12	4	8	0,25	86	48	0,36	158
1987	13	20	3	0,61	82	34	0,29	152
1988	16	19	3	0,54	93	66	0,42	197
1989	9	17	3	0,65	75	61	0,45	165
1990	28	25	13	0,47	129	100	0,44	295
1991	17	19	15	0,53	102	90	0,47	243
1992	22	17	16	0,44	115	91	0,44	261
1993	38	39	0	0,51	132	91	0,41	324
Gemiddelde				0,50			0,39	
Sample SD				0,105			0,072	

^a Deze groep omvat reeën van één jaar en ouder.

^b De sex-ratio is berekend als bokken/(bokken + geiten).

^c Het aantal kalveren in deze jaren is opgenomen in de censusgegevens voor adulte reegeiten.

Bron: Afdeling Natuur- en Terrainbeheer Gemeentewaterleidingen Amsterdam.

3.2. Gegevens uit de beheersjacht

De beheersjacht in de Amsterdamse Waterleidingsduinen wordt in twee perioden uitgevoerd. De eerste periode, 1 januari tot en met 15 maart, betreft smalreeën, reegeiten en kalveren. Sinds 1984 worden alleen vrouwelijke kalveren afgeschoten. Reebokken van één jaar en ouder worden geschoten in de periode 1 mei tot en met 15 september.

Geslacht, leeftijd, (geweid) gewicht en bijzonderheden worden per afgeschoten ree geregistreerd. De leeftijd wordt bepaald op basis van slijtage van het gebit. Voorts wordt van iedere reegetit in de vruchtbare leeftijd (1 jaar en ouder) het aantal embryo's geregistreerd.

3.2.1. Aantallen

Aantallen afgeschoten reeën per leeftijdsklasse zijn voor de periode 1979 tot en met 1993 weergegeven in tabellen 2 en 3 (respectievelijk geiten en bokken). De eerste leeftijdsklasse, klasse 0, omvat kalveren van 0 tot 1 jaar, klasse 1 omvat dieren van 1 tot 2 jaar, enz. Individuen van 10 jaar en ouder zijn in klasse 10+ ondergebracht.

Tabel 2 Leeftijdsklasse van gedode reegeiten

Jaar	Leeftijdsklasse (in jaren)											Totaal
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10 ^a	
1979	4	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	5
1980	20	3	3	3	5	4	5	1	1	0	3	48
1981	20	2	0	1	3	4	2	3	1	2	3	41
1982	24	9	2	6	12	6	6	3	6	1	3	78
1983	15	5	0	3	7	4	3	2	2	1	1	43
1984	5	5	1	0	4	1	2	0	3	1	2	24
1985	6	1	1	4	8	2	2	3	3	0	6	36
1986	11	3	3	3	4	3	3	2	4	1	2	39
1987	22	9	1	2	3	2	1	4	4	0	1	49
1988	9	7	0	2	5	7	2	0	2	0	1	35
1989	7	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	10
1990	10	0	1	3	2	2	2	2	1	0	2	24
1991	11	10	7	5	4	6	1	2	1	0	1	48
1992	13	6	5	5	1	2	0	0	0	0	0	32
1993	24	4	4	0	2	3	0	0	3	0	0	40

^a Tien jaar en ouder.

Bron: Afdeling Natuur- en Terreinbeheer Gemeentewaterleidingen Amsterdam.

Tabel 3 Leeftijdsklasse gedode reebokken

Jaar	Leeftijdsklasse (in jaren)											Totaal
	0 ^a	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10+ ^b	
1979	1	9	1	0	4	2	0	0	3	0	0	20
1980	11	14	3	4	1	1	1	0	2	0	0	37
1981	16	13	1	5	3	1	1	3	1	2	1	47
1982	21	16	5	8	15	7	6	3	6	3	0	90
1983	6	12	2	5	6	1	0	1	0	0	1	34
1984	4	16	2	5	5	1	0	0	1	1	0	35
1985	0	7	1	1	5	2	3	2	1	0	0	22
1986	1	15	3	5	2	2	1	4	3	1	4	41
1987	0	19	3	5	7	5	0	2	1	0	1	43
1988	0	16	2	0	2	0	0	1	3	0	0	24
1989	0	11	5	1	1	3	0	1	0	1	0	23
1990	0	13	3	7	9	2	2	1	0	0	1	38
1991	0	19	0	5	8	6	0	1	2	0	0	41
1992	0	13	2	4	3	5	1	1	2	0	0	31

^a Sinds 1985 worden mannelijke kalveren (leeftijdsklasse 0) niet meer bejaagd.

^b Reebokken van tien jaar en ouder.

Bron: Afdeling Natuur- en Terreinbeheer Gemeentewaterleidingen Amsterdam

3.2.2. Valwild

Onder *valwild* worden individuen verstaan die dood in het veld worden aangetroffen. Het kan hier om natuurlijke doodsoorzaken gaan (ouderdom, ziekte) maar ook om ongelukken zoals reeën die tegen rasters oplopen en verkeersslachtoffers. De volgende gegevens over aantallen valwild zijn beschikbaar:

- seizoen 77-78: 83
- seizoen 78-79: 106
- seizoen 79-80: 30
- seizoen 80-81: 51

Er zijn geen gedetailleerde gegevens beschikbaar voor de periode na 1981. Het aantal verkeersslachtoffers is niet exact te geven daar aanrijdingen niet altijd worden gemeld. Een aantal van 20 reeën per jaar wordt als een ruwe schatting gehanteerd.

3.2.3. Fertliteit

Aantallen reegeiten per jaar zonder embryo's, met één embryo of met twee embryo's zijn voor de periode 1979 - 1993 opgenomen in tabel 4. Er wordt in deze tabel onderscheid gemaakt tussen smalreeën en adulte reegeiten. Deze gegevens zijn afkomstig uit de beheersjacht in de Amsterdamse Waterleidingduinen.

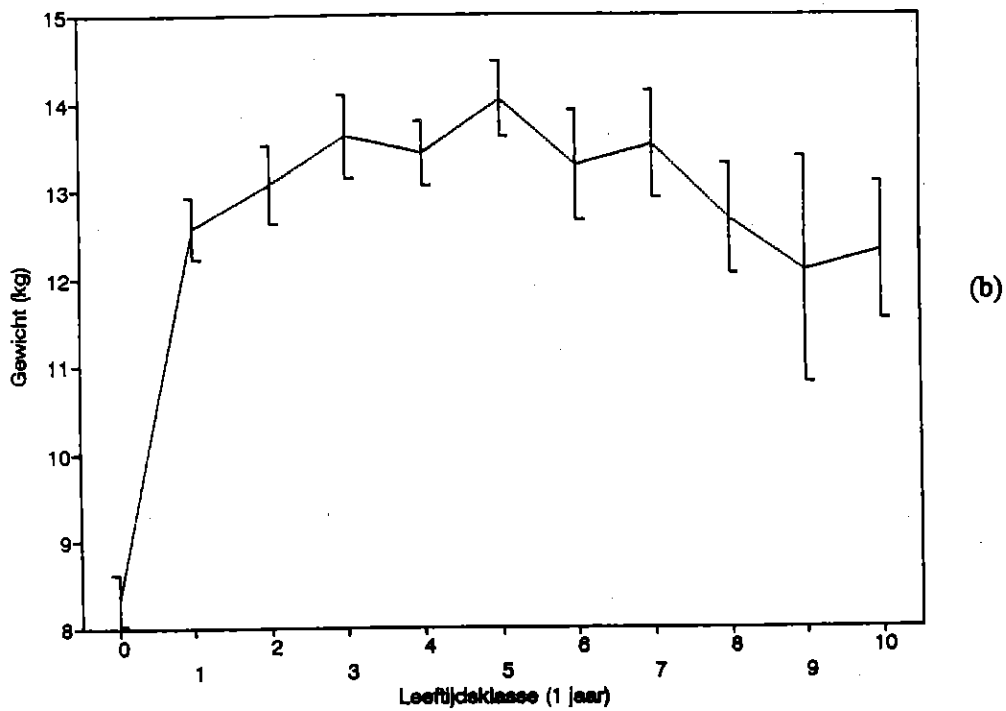
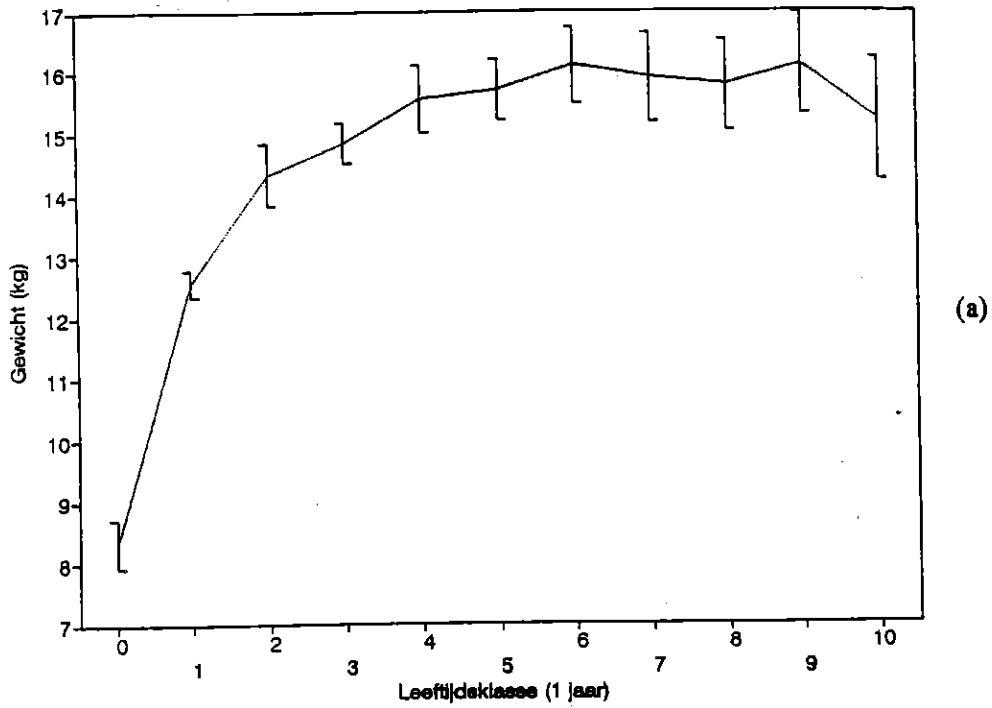
Tabel 4 Embryo's per reegelt

Jaar	Aantallen reegeiten						
	Embryo's smalreeën			Embryo's adulte reegeiten			
	0	1	Totaal	0	1	2	Totaal
1979	0	0	0	0	0	1	1
1980	0	3	3	2	1	21	24
1981	0	2	2	0	3	16	19
1982	0	9	9	2	0	43	45
1983	0	5	5	0	0	23	23
1984	0	5	5	0	0	14	14
1985	0	1	1	4	0	25	29
1986	1	2	3	4	3	18	25
1987	0	9	9	1	0	17	18
1988	1	6	7	1	2	16	19
1989	0	0	0	0	0	4	4
1990	0	0	0	1	1	12	14
1991	1	9	10	1	2	25	28
1992	0	6	6	1	0	12	13
1993	0	4	4	1	1	10	12
Totaal	3	61	64	18	13	257	288
Gemiddelde	0,05	0,95		0,06	0,05	0,89	

Bron: Afdeling Natuur- en Terreinbeheer Gemeentewaterleidingen Amsterdam

3.2.4. Lichaamsgewichten

De gemiddelde (geweide) lichaamsgewichten van gedode reebokken en reegeiten zijn per leeftijdsklasse weergegeven in de figuren 2a en 2b. Deze gemiddelden zijn voor oudere leeftijdsklassen op kleine aantallen dieren gebaseerd. Derhalve is een 95 percent betrouwbaarheidsinterval in deze figuren opgenomen.



Figuur 2. Gemiddelde lichaamsgewichten (en 95 percent betrouwbaarheidsinterval) van gedode reebokken (a) en reegeten (b) in de Amsterdamse Waterleidingduinen. De waarden zijn gebaseerd op jachtgegevens in de periode 1979 - 1993. Bron: Afdeling Natuur-en Terreinbeheer Gemeentewaterleidingen Amsterdam.

4. Reconstructie van leeftijdsopbouw en censusgegevens

Aantallen individuen per jaargroep (0-1 jaar, 1-2 jaar, 2-3 jaar enz.), uitgesplitst per geslacht geven een inzicht in de mogelijke ontwikkeling van een populatie. Gewoonlijk worden deze jaargroepen grafisch weergegeven: de jongste jaarklassen onderaan, de oudste jaarklas bovenaan. Een leeftijdsopbouw die de vorm van een piramide heeft (d.w.z. meer jonge individuen dan oudere individuen) geeft een stabiele of groeiende populatietrend aan.

De betrouwbaarheid van de telgegevens is afhankelijk van de weersomstandigheden in april. Tijdens regenachtige dagen laten reeën zich niet makkelijk zien. Uit de jachtgegevens blijkt dat er in de periode 1983 -1992 meer reeën zijn gedood dan er volgens tellingen (d.w.z. kalveren) geboren zijn. Daarnaast wordt er bij tellingen alleen onderscheid gemaakt tussen kalveren en volwassen reeën. Deze gegevens laten niet toe om zonder meer leeftijdsopbouw voor de huidige populatie (d.w.z. 1993) te construeren. Het is echter wel mogelijk om op basis van aanvullende gegevens uit de beheersjacht een reconstructie van de leeftijdsopbouw alsmede van de minimale aantallen reeën in de voorafgaande jaren te maken.

4.1. Leeftijdsopbouw

De huidige verwachte leeftijdsopbouw van de reeën populatie is gereconstrueerd op basis van de 'april' census en gegevens uit de beheersjacht (leeftijd en geslacht) sinds 1983. De censusgegevens voor de periode 1979 tot en met 1982 zijn niet uitgesplitst naar leeftijdsgroep (zie tabel 1) en derhalve hier niet bruikbaar. Een beschrijving van de toegepaste methode is opgenomen in Appendix A. Tabel 5 geeft de verwachte aantallen reebokken per leeftijdsklasse in de Amsterdamse Waterleidingduinen per april 1993 weer. Leeftijdsklasse 0 omvat mannelijke kalveren tussen 0 en 1 jaar, klasse 1 omvat bokken tussen 1 en 2 jaar oud enz. Reeën ouder dan 10 jaar zijn opgenomen in klasse 10+. De gearceerde gebieden in deze tabel geven de totalen over meerdere jaarklassen waarbij een onderverdeling in specifieke klasse niet mogelijk is.

Uit tabel 5 komt naar voren dat enkele leeftijdsklassen uit negatieve aantallen reebokken bestaan. Dit betekent dat er meer reebokken in de beheersjacht zijn gedood dan er volgens de censusgegevens (d.w.z. aantallen kalveren) in voorafgaande jaren zijn geboren. Deze verschillen zijn te verklaren uit het feit dat de census in april wordt beïnvloed door de weersomstandigheden. Reeën vertonen zich niet makkelijk tijdens regenachtige dagen. Voorts zijn tellingen van reeën in de oostelijk gelegen loofhout bossen moeilijk uit te voeren (H. Verdonk, pers.comm). De census gegevens zijn derhalve een onderschatting van de werkelijke populatie grootte. Deze verschillen komen in minder mate ook voor in de census- en jachtgegevens van reegeiten (zie Appendix A).

Tabel 5 Ruwe reconstructie leeftijdsopbouw reebokken per jaar

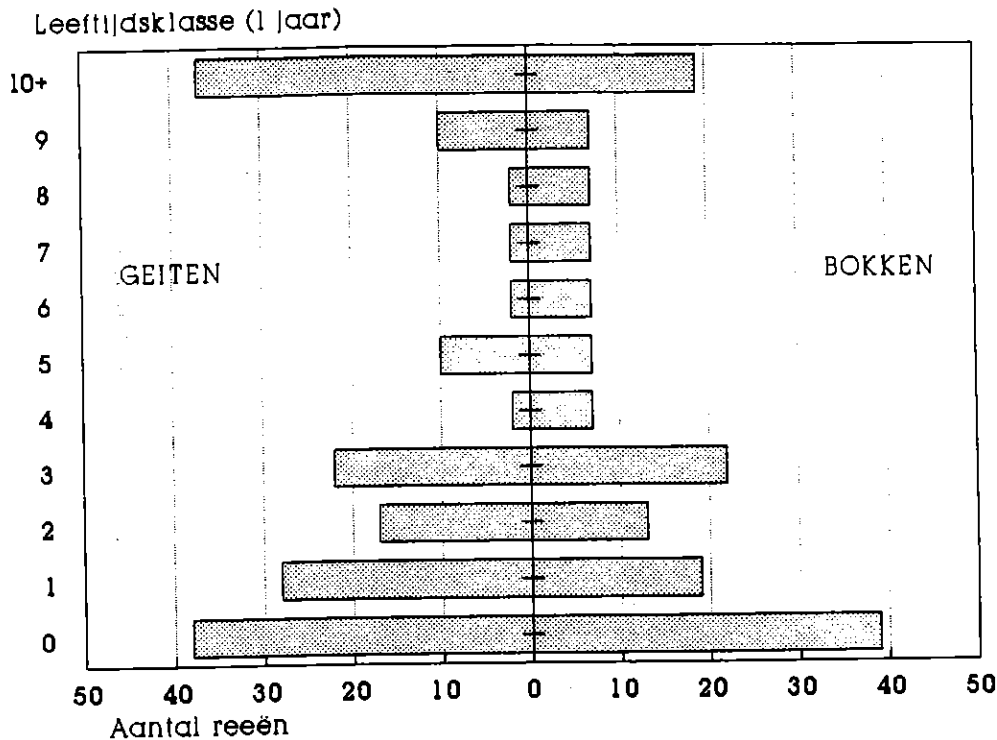
Jaar	Leeftijdsklasse (in jaren)											
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10 ^a	
1983	28						45 ^b					
1984	27	16					29					
1985	13	11	14				16					
1986	8	6	10	13			3					
1987	22	-7	3	5	11				-12			
1988	21	3	-10	-2	-2	6			-16			
1989	19	5	1	-10	-4	-2	6		-20			
1990	32	9	0	0	-11	-7	-2	-5		-21		
1991	27	19	6	-7	-10	-13	-9	-3	5		-22	
1992	25	8	19	1	-15	-16	-13	-10	-5	5	-22	
1993	39	12	6	15	-3	-20	-17	-14	-12	-5	-17	

^a Reebokken van tien jaar en ouder.

^b De gearceerde blokken geven de totalen aan indien geen oververdeling in leeftijdsklassen kan worden gemaakt.

Voorts zijn de totalen van verwachte aantallen geiten en bokken per leeftijdsklasse lager dan de geobserveerde aantallen in april 1993. Derhalve zijn correcties op de leeftijdsopbouw toegepast.

Leeftijdsklassen in 1993 met negatieve aantallen zijn op nul gesteld. De grootte van de voorafgaande klasse in het voorafgaande jaar wordt gelijk gesteld aan het aantal gedode dieren. Vervolgens zijn de verschillen in totalen evenredig over de leeftijdsklassen 1 tot 10+ verdeeld. De gecorrigeerde leeftijdsopbouw voor bokken en geiten in de Amsterdamse Waterleidingduinen is in figuur 3 weergegeven.



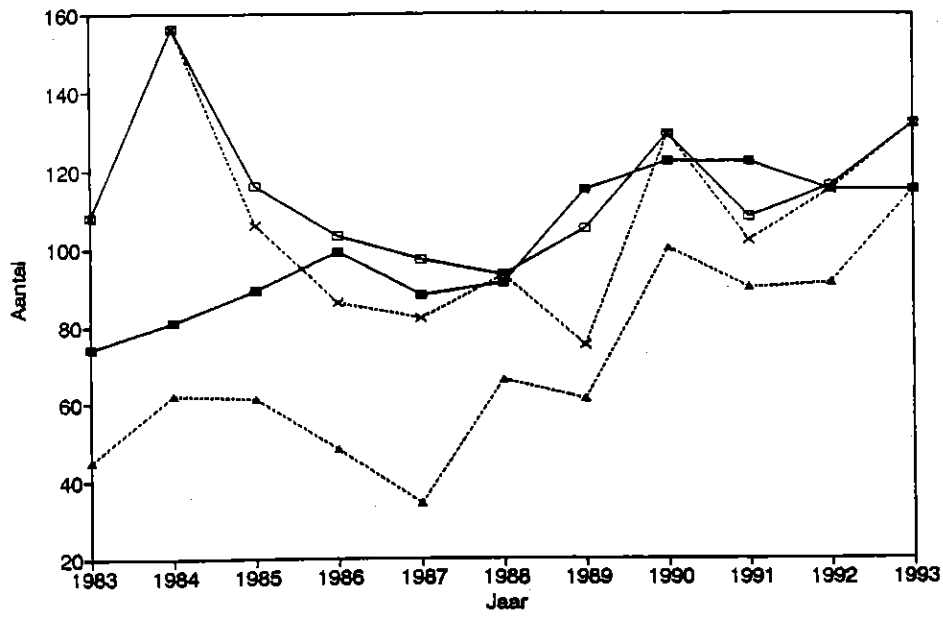
Figuur 3. Gecorrigeerde leeftijdsopbouw van reeën in de Amsterdamse Waterleidingduinen in april 1993.

Een relatief groot aantal dieren (met name bokken) blijkt zijn opgenomen in leeftijdsklasse 10+. Een verklaring hiervoor kan gelegen zijn in het feit dat verkeerslachtoffers niet in de reconstructie zijn opgenomen (gegevens over leeftijden en geslacht ontbreken). Het is niet uit te sluiten dat meerdere dieren uit klasse 10+ reeds zijn gestorven. Dit betekent dat aantallen in deze klasse over de lagere leeftijdsklassen dienen te worden verdeeld.

4.2. Minimale populatiegrootte

De censusgegevens in de periode 1983-1993 blijken, zoals in §4.1 aangegeven, een onderschatting te zijn van de werkelijke populatiegrootte in deze jaren. Een benadering van de populatiegrootten kan verkregen worden uit reconstructies van de leeftijdsopbouw in deze jaren (zie Appendix A voor toegepaste methoden). De minimale populatiegrootte in een bepaald jaar is het totaal aantal dieren in de leeftijdsklassen of, indien hoger, het geobserveerde aantal. Doordat specifieke informatie over de natuurlijke mortaliteit in de Amsterdamse Waterleidingduinen ontbreken, zijn ook de gecorrigeerde censusgegevens een onderschatting van de werkelijke grootte.

Censusgegevens en gereconstrueerde minimale populatiegrootte zijn voor (sub-) adulte reegeiten en reebokken grafisch weergegeven in figuur 4. De verschillen in aantallen zijn, zoals bij reconstructie van de leeftijdsopbouw is gebleken, groter bij reebokken.



—□— Geiten (verwacht) -x- Geiten (telling) —■— Bokken (verwacht) —▲— Bokken (telling)

Figuur 4. Geobserveerde aantallen en reconstructie van (minimale) aantallen (sub-) adulte reegeiten en reebokken in de Amsterdamse Waterleidingduinen sinds 1979.

5. Mortaliteit

Sterfte (mortaliteit) is leeftijdsafhankelijk. De kans dat kalveren in het eerste jaar sterven is veel hoger dan de kans dat éénjarigen sterven. Naarmate reeën ouder worden neemt de sterftekans wederom toe. Kennis van de leeftijds-specifieke mortaliteit is, in combinatie met de leeftijdsopbouw, van belang voor het voorspellen van de ontwikkeling van een populatie. Immers een populatie die voor een groot gedeelte is opgebouwd uit oudere dieren kan binnen een aantal jaren sterk in aantal zijn afgenomen.

Helaas ontbreken gegevens over de natuurlijke sterfte in de Amsterdamse Waterleidingduinen. Enerzijds wordt dit veroorzaakt door praktische problemen bij het vinden van kadavers van met name kalveren, anderzijds wordt een belangrijk gedeelte van de mortaliteit onder (sub-)adulte dieren bepaald door de beheersjacht. De beheersjacht is in eerste instantie gericht op het controleren van de populatiegrootte. Hierbij wordt weliswaar selectief op reeën met een zichtbaar slechtere conditie gejaagd, maar daarnaast worden aan het eind van het seizoen ook 'gezonde' reeën in het kader van populatie controle bejaagd. Voorts houdt een slechtere conditie niet noodzakelijkerwijs in dat een dergelijk ree ook daadwerkelijk dat jaar aan een natuurlijke dood gestorven zou zijn. De gegevens uit de beheersjacht laten zich derhalve niet zonder meer vertalen naar een natuurlijk mortaliteitspatroon.

Kennis van de leeftijdsafhankelijke mortaliteit ten gevolge van beheersjacht geeft echter wel een indicatie over het niveau van natuurlijke mortaliteit dat acceptabel geacht kan worden met betrekking tot het voortbestaan van de reeënpopulatie in de Amsterdamse Waterleidingduinen.

Feitelijke gegevens over de natuurlijke mortaliteit ontbreken voor de reeënpopulatie in de AWD. Gegevens hierover zijn echter wel noodzakelijk om een prognose over de ontwikkeling van de populatie zonder beheersjacht te geven. Mortaliteitsgegevens uit andere reeënpopulaties kunnen niet zonder meer gebruikt worden. Verschillen in kwaliteit van de habitat, klimaat, populatie-dichtheid en natuurlijke predatie kunnen sterk verschillen tussen bestudeerde populaties (o.a. Stubbe, 1990; Ratcliff en Mayle, 1992).

Het simulatie model VORTEX verdeelt de leeftijdsafhankelijke mortaliteit in juveniele dieren (klasse 0), dieren in de leeftijd 1 tot 2 jaar (klasse 1) en adulte dieren van 2 jaar en ouder (klasse 2+). Alle individuen boven een in VORTEX gespecificeerde leeftijd wordt als gestorven beschouwd. Deze leeftijd is voor reeën op 10 jaar gesteld.

Tabel 6 Mortaliteit ten gevolge van beheersjacht in de Amsterdamse Waterleidingduinen.

Jaar	Percentage sterfte per leeftijdsgroep					
	Geiten			Bokken		
	0	1	2+	0	1	2+
1983	29	--	--	15	--	--
1984	17	14	13	9	34	22
1985	29	4	24	0	41	19
1986	34	20	22	3	22	17
1987	55	43	17	2	52	25
1988	31	41	19	0	41	27
1989	30	0	4	0	33	9
1990	20	0	12	0	34	10
1991	29	27	25	0	33	21
1992	29	22	12	0	56	18
1993	39	13	10	0	41	17
Gemiddelde	31	18	16	3	39	18
Sample STD	10	15	7	5	1	6

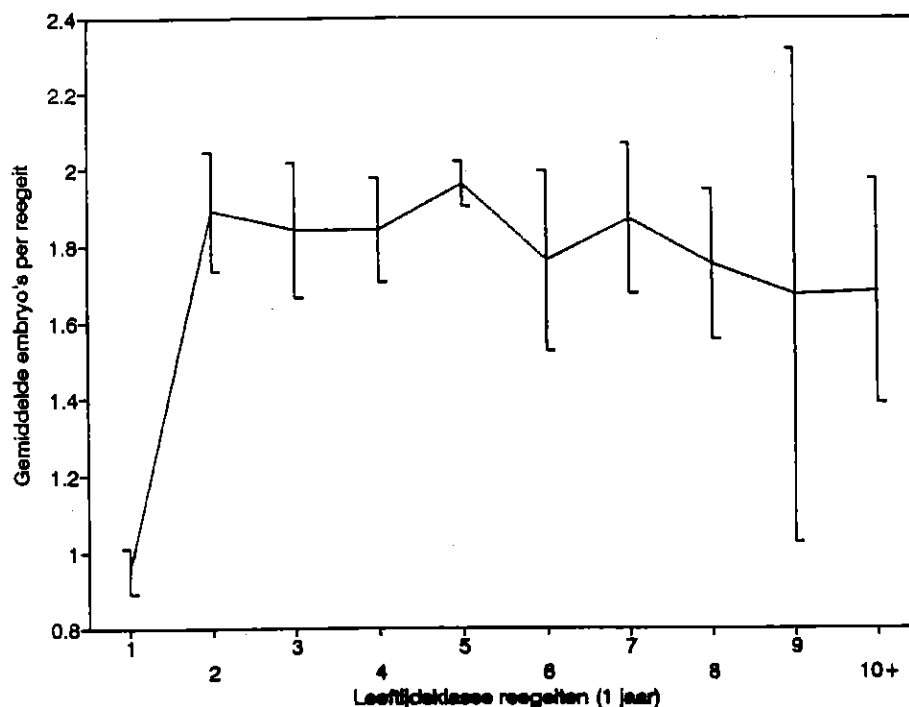
De mortaliteit per leeftijdsklasse, ten gevolge van de beheersjacht in de periode 1983 - 1993, is opgenomen in tabel 5. De mortaliteit in deze tabel is uitgedrukt in percentage sterfte per leeftijdsgroep (zie tevens tabel 3 en appendix A). De gemiddelde sterfte over de periode 1983-1993, alsmede standaard deviatie, is berekend per leeftijdsklasse. Deze resultaten zijn eveneens in tabel 5 opgenomen. De beheersjacht op juveniele reebokken in de periode 1 januari - 15 maart is sinds 1984 verlegd naar de periode 1 mei - 15 september. Derhalve is de sterfte in klasse 0 van reebokken sinds 1984 verlegd naar klasse 1.

6. Fertilititeit

De vruchtbaarheid (fertiliteit) in een populatie wordt uitgedrukt in het aantal kalveren dat per reegeeit, op jaarbasis, kan worden verwacht. Indien mogelijk wordt de fertiliteit per leeftijdsgroep bepaald. Fertilitieitscijfers geven de potentiële groeimogelijkheden van een populatie aan. De beschikbare gegevens voor de Amsterdams Waterleidingduinen laten niet toe om de fertiliteit per leeftijdsgroep te bepalen. Voorts wordt, om praktische redenen, niet het aantal geboorten in juli maar het aantal levende kalveren bij de 'april census' in het daarop volgende jaar geteld. Een gemiddelde fertiliteit van 67 kalveren per 100 reegeiten per jaar is vastgesteld voor de periode 1979-1993

De vruchtbaarheid van reegeiten is leeftijdsafhankelijk (Stubbe, 1990; Ratcliffe and Mayle, 1992) (zie tevens tabel 4). Het gemiddeld aantal embryo's in smalreeën is 0.95 per jaar ($N = 64$, $\text{std.dev} = 0.213$) in de periode 1979 - 1993. Deze waarde is beduidend lager dan het gemiddelde voor adulte reegeiten in dezelfde periode: 1.83 ($N = 289$, $\text{std.dev} = 0.52$) (zie tevens tabel 4). Dit verschil is tevens waargenomen in reeënpopulaties die zijn beschreven door Ratcliffe en Mayle (1992).

Verschillen in fertiliteit beperken zich niet alleen tot de smalreeën en adulte reegeiten maar strekken zich uit tot leeftijdsklassen binnen de groep adulte reegeiten. De gemiddelde fertiliteit in reegeiten per leeftijdsklasse is weergegeven in figuur 5. De fertiliteit neemt toe tot leeftijdsklasse 5 (embryo's per reegeit is 1.96), daarna daalt deze weer. Bovenstaande methode wordt door Ratcliffe en Mayle (1992) toegepast in voorspellingen ten aanzien van de ontwikkeling van reeënpopulaties.



Figuur 5. Leeftijdsafhankelijke fertiliteit in reegeiten in de Amsterdamse Waterleidingduinen gedurende de periode 1979 - 1993. De fertiliteit is omschreven als het gemiddeld aantal embryo's per reegeit. Het 95-percent betrouwbaarheidsinterval is eveneens weergegeven.

Het gebruik van fertiliteits-waarden gebaseerd op het aantal embryo's per reegeit is niet direct bruikbaar in voorspellingsmodellen. Door het ontbreken van mortaliteitsgegevens voor kalveren tot 6 maanden (juvenile sterfte) zou een te hoog groeicijfer worden berekend. Derhalve is de fertiliteit bepaald op basis van het aantal levende kalveren op 1 januari en het aantal reegeiten van 1 jaar en ouder in april van het voorafgaande jaar. De gecorrigeerde censusgegevens zijn hiervoor als uitgangspunt genomen. Het aantal kalveren per 1 januari wordt gevormd door het aantal observeerde dieren in april en het aantal dieren dat is geschoten in de voorafgaande jacht periode (1 januari - 15 maart). De resultaten zijn weergegeven in tabel 7. Feitelijk is het niet geheel correct om over fertiliteit te spreken, de gebruikte waarden geven veeleer het reproductief succes van een reegeit aan.

Tabel 7 Aantal kalveren in januari en kalveren per reeget

Jaar	Aantal reekalveren			Census Reegeiten ^a	Kalveren per geit ^b
	Geiten	Bokken	Sex-ratio ^c		
1983	49	41	0,46	108	N/A
1984	30	43	0,59	156	0,68
1985	21	32	0,60	116	0,34
1986	32	30	0,48	103	0,53
1987	38	47	0,55	97	0,83
1988	29	48	0,62	93	0,79
1989	23	29	0,56	105	0,56
1990	46	39	0,46	129	0,81
1991	38	34	0,47	108	0,56
1992	45	32	0,42	116	0,71
1993	62	39	0,39	132	0,87

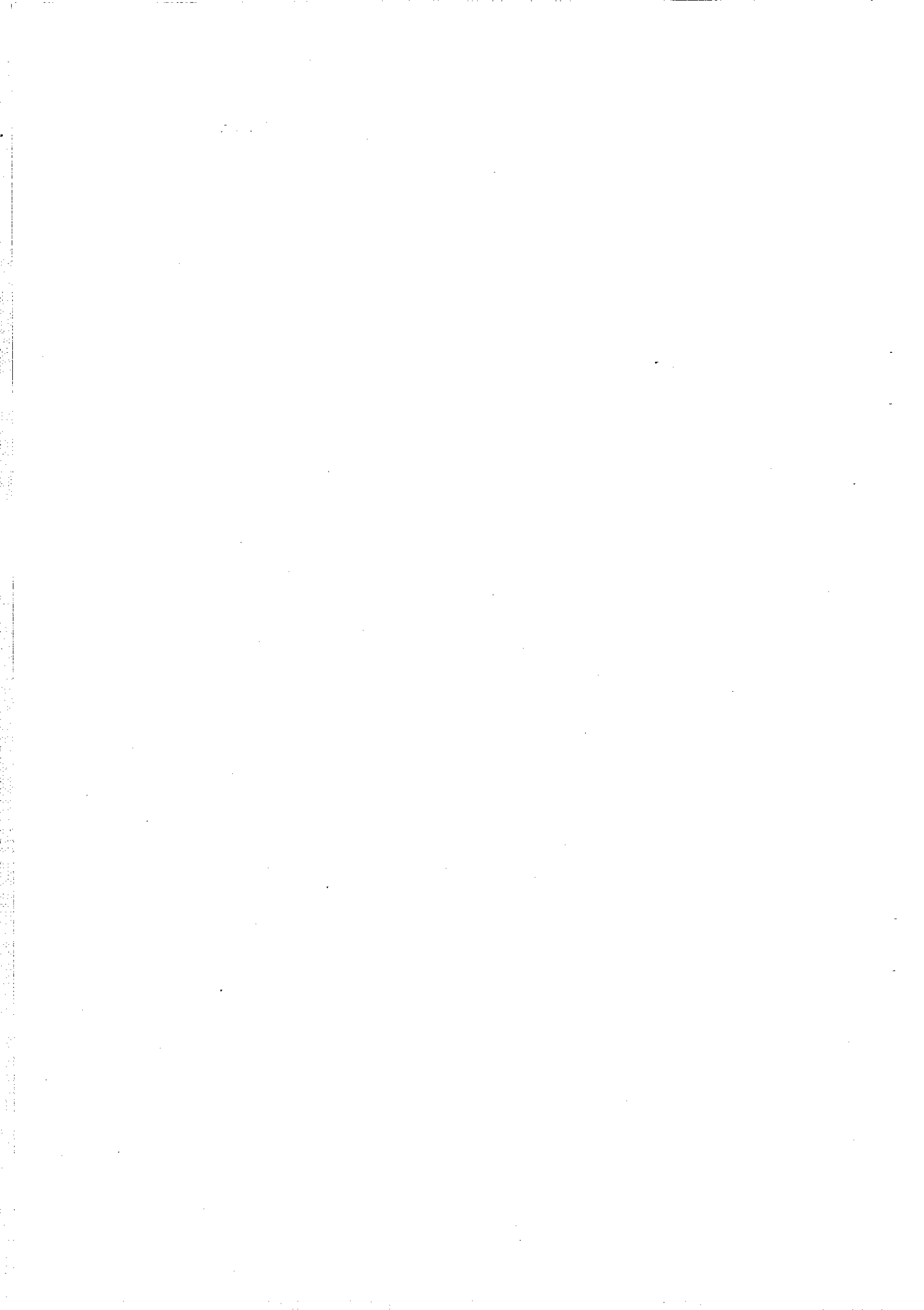
^a Op basis van aantal aanwezige reegeiten in april van het voorafgaande jaar.

^b Aantal kalveren op 1 januari.

^c Kalveren van onbekend geslacht zijn volgens een 1:1 verhouding in aantallen bokken en geiten opgenomen.

De gemiddelde fertiliteit (aantal kalveren per reeget, per jaar) over de periode 1983 - 1993 is 0,67 (std.dev = 0,17; N = 10). De gemiddelde sex-ratio in kalveren ($M/(M+F)$) op 1 januari voor de gecorrigeerde censusgegevens is 0,51 (std. dev = 0,08; N = 11). Deze waarde wijkt niet sterk af van de sex-ratio die is berekend op basis van ruwe censusgegevens: $M/(M+F) = 0,50$ (std.dev = 0,105)

De frequentieverdeling van worpgrootte is niet uit de censusgegevens af te leiden. Deze verdeling is wel te herleiden uit de gegevens over aantal embryo's per reeget. Daar gegevens over de mortaliteit onder kalveren in de eerste zes levensmaanden ontbreken is het gebruik van gegevens over aantallen embryo's niet zinvol. Derhalve is het gemiddeld percentage van 67 percent (geslachtsrijpe) reegeiten dat per jaar nakomelingen produceert gebaseerd op een (maximale) worpgrootte van één kalf. In werkelijkheid is het waarschijnlijker dat een lager percentage reegeiten met een hogere worpgrootte aan de reproductie deelneemt.



Deel B. Populatiebiologische processen

7. Populatie-dichtheid

Een populatie kan niet tot het oneindige doorgroeien. Allerlei factoren, waaronder bijvoorbeeld voedselbronnen en beschikbare territoria, bepalen de draagkracht van het leefgebied van een populatie. Deze factoren zijn vaak soortafhankelijk. Terwijl de ene soort kan doorgroeien totdat alle voedselbronnen zijn uitgeput en een massale sterfte optreedt, kan bij een andere soort het aantal territoria een beperkende rol in de reproductie, en daarmee het totaal aantal dieren, vormen. Daarnaast kunnen allerlei andere natuurlijke mechanismen, als emigratie, predatie maar ook (tijdelijk) verminderde vruchtbaarheid, de populatiegrootte in toom houden. Kennis van de regulerende mechanismen die een rol spelen bij de soort ree is noodzakelijk om prognoses over de ontwikkeling van de populatie in afwezigheid van beheersjacht te maken.

Belangrijk is te realiseren dat de omstandigheden voor reeënpopulatie in de Amsterdamse Waterleidingduinen afwijken van die voor 'natuurlijke' populaties. Mogelijkheden tot emigratie zijn, mede door de gedeeltelijke afrastering van het gebied, beperkt. Grote predatoren, zoals wolven, komen al gedurende een aantal eeuwen niet meer in Nederland voor. Het aantal reeën wordt dan ook niet in balans gehouden door een dergelijke predator. Het is onduidelijk in hoeverre de vos optreedt als actieve predator op reekalveren. Mogelijk is de rol van deze soort beperkt tot 'predator' op stervende of pas gestorven reekalveren. Feitelijk neemt de beheersjacht momenteel de rol van predatoren over.

Ondervoeding zou een lagere vruchtbaarheid tot gevolg kunnen hebben. Dit mechanisme is echter niet aangetoond voor de AWD reeënpopulatie: er is geen verband aangetoond tussen het gemiddeld aantal embryo's in reegeiten en de populatiegrootte. Overigens sluit dit niet uit dat bij grotere populatiedichtheden er toch een verminderde vruchtbaarheid optreedt. Er is wel een verband aangetoond tussen het gemiddeld aantal kalveren per reegeit dat het eerste half jaar overleeft en de populatiegrootte. Aangezien er geen verschil in het aantal geboorten is waargenomen lijkt verhoogde kalversterfte in de AWD als populatie-regulerend mechanisme werkzaam te zijn. Kalversterfte is echter niet een allesomvattend regulerend mechanisme. Voordat beheersjacht werd toegepast in de AWD kon de reeënpopulatie uitgroeien tot een 500-600 individuen. Nadat een massale sterfte (door o.a. parasitaire ziekten) onder de reeën optrad is besloten om door middel van afschot de populatiegrootte onder controle te houden.

Het ree blijkt ontvankelijk te zijn voor een groot aantal parasitaire ziekten. Herhaling van de massale sterfte in de jaren zeventig in de AWD reeënpopulatie is bij een toenemende populatiegroei niet uit te sluiten. De kans dat ziekten (m.n. parasitaire), die in ieder natuurgebied voorkomen, epidemiologische vormen aannemen wordt groter bij hogere populatiedichtheden. De mechanismen die hier aan ten grondslag liggen zijn (1) De zwakkere conditie van reeën bij grote populatiedichtheden door ondervoeding en stress leidt tot een verminderde weerstand tegen allerlei ziekteverwekkers; (2) Een grotere populatiedichtheid leidt tot verhoogde kansen op besmetting, enerzijds door de hogere besmettingsgraad, anderzijds door grotere contactkansen, en (3) Een grote populatie geeft een grotere kans op repeterende besmettingen.

7.1. Dichtheidsafhankelijke fertilititeit en mortaliteit

De belangrijke hoofdvraag bij het stilzetten van de beheersjacht is de wijze waarop de reeënpopulatie in de Amsterdamse Waterleidingduinen zich zal gedragen. Treedt een explosieve groei op die mogelijk wordt gevolgd door een massale sterfte ("populatie-crash") of ontwikkelt de populatie zich tot een stabiele grootte waarin de reproductie en mortaliteit in balans is met de draagkracht van het gebied? Een belangrijk gedeelte van de antwoorden op deze vragen zou kunnen worden afgeleid uit de overlevings-strategieën van de soort ree. Binnen de ecologie wordt onderscheid gemaakt tussen r - en K -selectie (strategieën). Typische r -soorten worden gekarakteriseerd door een hoge reproductie, terwijl K -soorten meer worden gekarakteriseerd als aanpassers aan de omgevingsomstandigheden. Een overzicht van een aantal kenmerken van beide strategieën zijn opgenomen in tabel 8.

Tabel 8 Kenmerken van r en K selectie

	r Selectie	K Selectie
Klimaat	Variabel en/of onvoorspelbaar	Redelijk constant en/of voorspelbaar
Sterfte	Vaak catastrofaal, onafhankelijk van dichtheid	Afhankelijk van dichtheid
Populatie grootte	Variabel in de tijd, niet in evenwicht, jaarlijkse herkolonisatie	Redelijk constant, in evenwicht, tegen draagkracht
Positieve selectie	Snelle ontwikkeling Hoge groeicijfers Vroege reproductie Klein lichaam Eenmalige reproductie	Langzamere ontwikkeling Betere competitie mogelijkheden Vertraagde reproductie Groter lichaam Herhaalde reproductie
Leeftijd	Kort (vaak minder dan een jaar)	
Consequentie	Productie	Efficiency

Aangepast naar Krebs (1985)

De meeste soorten zijn niet uitgesproken r - of K -selectief. Er is meestal een tendens in de richting van één van deze strategieën aan te geven. Kurt (1991) geeft een uitgebreide beschouwing over de r - en K -strategieën bij het ree. Hij maakt hierbij onderscheid tussen bos- en veldreeën. Een groot aantal kenmerken die in beide reetypen voorkomen, zoals bijvoorbeeld geslachtsdimorfie, ligt volgens Kurt tussen beide strategieën in. Het groot aantal nakomelingen dat gedurende het leven geproduceerd kan worden is echter een typisch r -kenmerk, terwijl de lange draagtijd en een specifiek voortplantingsseizoen tot de K -kenmerken gerekend kunnen worden. Er zijn tussen bos- en veldreeën ook een groot verschil in strategie kenmerken aanwezig. Binnen deze verschillen blijken bosreeën uitgesproken r -kenmerken en veldreeën uitgesproken K -kenmerken te bezitten, bijvoorbeeld de solitaire levenswijze van bosreeën en groepsvorming onder veldreeën (Kurt, 1991).

Kurt (1991) geeft aan dat het discutabel is om bos- en veldreeën als verschillende genetisch-ecotypen, d.w.z. genetisch aangepast aan de specifieke omgevingsomstandigheden, te beschouwen. Het feit dat de eerste veldreeën pas in de twintiger jaren in Polen werden waargenomen maakt het inderdaad onwaarschijnlijk dat in een relatief korte tijd (60-70 jaar) een volledig nieuw genetisch type is ontstaan. Dit betekent dat reeënpopulaties afhankelijk van de omgevingsomstandigheden verschillende strategieën kunnen volgen. Daarmee is deze soort niet duidelijk in een r - of K -hokje te passen.

Terwijl catastrofes, zoals extreem koude winters en epidemieën, een grote invloed hebben op de sterfte in r -soorten, kenmerkt een typische K -soort zich door zelfregulerende mechanismen als verminderde vruchtbaarheid en verhoogde kalversterfte bij verslechterde leefomstandigheden c.q. hogere populatie dichtheden (Kurt, 1991). Dichtheids-afhankelijke fertiliteit is in verscheidene reeënpopulaties waargenomen (zie o.a. Stubbe, 1990; Ratcliffe en Mayle, 1992). Naarmate de dichtheid toeneemt, neemt in de bestudeerde populaties, het gemiddeld aantal embryo's (en dus worpgrootheid) per reeget af.

Het gemiddeld aantal embryo's in reegeten van twee jaar en ouder in de Amsterdamse Waterleidingduinen is bepaald op basis van gegevens uit de beheersjacht voor de periode 1979 - 1993. De hypothese dat de gemiddelde waarden per jaar (en dus per populatiegrootte) significant verschillen werd na toetsing met een ANOVA model (Sokal en Rohlf, 1981) verworpen ($F_{[14,274]} = 1,02; \alpha = 0,433$). Dit betekent dat verschillen in individuele reproductie binnen een jaar groter zijn dan tussen de jaren. Verschillen binnen een jaar kunnen veroorzaakt worden door verschillen in leeftijdsopbouw van de groep geschoten reegeten. De vruchtbaarheid van reegeten neemt af bij hogere leeftijd (zie figuur 5). Het verwerpen van de hypothese sluit dus een dichtheids-afhankelijke reproductie niet zonder meer uit.

Populatie-dichtheid blijkt van invloed op het reproductief succes (combinatie van vruchtbaarheid en overleving van kalveren) van reegeten. Een significante correlatie ($r = 0,671, 0,01 < P < 0,05, df = 8$) kan worden aangetoond tussen aantallen levende kalveren op 1 januari (zie tabel 7) en aantallen geslachtsrijpe reegeten (op basis van gecorrigeerde censusgegevens). Het is echter niet duidelijk welk regulerend mechanisme hieraan ten grondslag ligt. Zowel een verminderde vruchtbaarheid en/of een verhoogde sterfte onder kalveren in het eerste half jaar beïnvloedt het reproductief succes. Er zijn geen veldgegevens beschikbaar met betrekking tot een verhoogde juveniele sterfte (d.w.z. sterfte in de eerste zes maanden). De verborgen levenswijze van reekalveren leidt tot praktische problemen bij het actief opsporen van kadavers. Derhalve is de kans dat kadavers door aaseters volledig zijn verwerkt groot. Op grond van gegevens over het gemiddeld aantal embryo's per reeget lijkt een verhoogde kalversterfte een serieus populatie-regulerend mechanisme.

Lynxen en wolven worden beschouwd als de voornaamste predatoren op (adulte) reeën in Centraal-Europa (Stubbe, 1990; Kurt, 1991). Beide soorten komen niet meer voor in Nederland. De vos wordt eveneens als een belangrijke predator, op met name reekalveren, beschouwd. Uit maagonderzoek aan vossen in het Berner Mittelland werd vastgesteld dat in de periode mei-juli iedere vos gemiddeld elf reekalveren had gegeten. Kurt (1991) stelt echter dat het onduidelijk is in hoeverre vossen actieve predatoren zijn, en daarmee een regulerende invloed op reebestanden hebben. Reegeten kunnen succesvol hun kalveren tegen vossen beschermen. Hij veronderstelt dat vossen eerder optreden als aaseter en/of als predator op sterk verzwakte (stervende) kalveren. Hierbij zou het aanbod van andere prooidieren, zoals verscheidene soorten knaagdieren, een belangrijke rol spelen in het predatie- en eetgedrag van de vos. Mulder (1988) onderzocht het voedselpatroon van vossen in het Noordhollands Duinreservaat. Konijnen en verscheiden vogelsoorten behoren tot de belangrijkste componenten van het dieet van deze soort in dit gebied. Er zijn overigens ten tijde van het onderzoek door Mulder geen reeën in het Noordhollands Duinreservaat waargenomen.

De vossenpopulatie in de Amsterdamse Waterleidingduinen is sinds 1980 sterk toegenomen. Er is echter een hoog voedselaanbod voor de vossen in de omgeving van het AWD (strand en particuliere tuinen; GWA, 1992). De vraag is of de vos, als opportunist, bij een voldoende voedselaanbod zich tot een actieve predator op reekalveren ontwikkelt. Er zijn zelfs vossen in de AWD waargenomen die bedelgedrag vertonen (G. Baeyens, pers. comm; eigen observatie). Overblijfselen van kalveren bij vossenburchten geven aan dat de vos zich minimaal als aaseter gedraagt (C. Schoon, pers. comm).

7.2. Veterinaire aspecten

Begin jaren zeventig is in de Amsterdamse Waterleidingduinen een massale sterfte onder reeën, m.n. kalveren, opgetreden. Uit parasitologisch onderzoek is naar voren gekomen dat enkele dieren besmet waren met longworm (*Dictyocaulus* spp.). Het is niet duidelijk of longworm, in deze periode, massaal als (uiteindelijke) doodsoorzaak kan worden beschouwd. Het feit echter dat deze ernstige parasitaire aandoening in de AWD is waargenomen geeft de risico's bij grotere populatiedichtheden aan. De eieren van de longworm worden via de faeces van reeën verspreid. Naarmate de populatiedichtheid toeneemt, en daarmee het onderling contact, kan verspreiding van longworm snel toenemen.

Longworm is niet de enige parasitaire aandoening in reeën. Een groot aantal maagdarmwormen zijn in reeënpopulaties waargenomen (Stubbe, 1990). Een onderzoek in het wildrustgebied Serrahn in Duitsland toonde onder meer de volgende wormsoorten aan: *Taenia hydatigena*, *Setaria tundra*, *Oesophagostomum venulosum*, *O. radiatum*, *Chabertia ovina*, *Bunostomum trigonocephalum*, *Trichostrongylus axei*, *T. capricola*, *Ostertagia oostertagia*, *O. circumcincta*, *Ostertagia leptospicularis*, *Spiculoptera spiculoptera*, *Rinadia mathevossiani*, *Muflogia podjapolski*, *Nematodirus filicollis*, *Haemonchus contortus* en *Trichuris globulosa*. Uit overzichten in Stubbe (1990) blijkt dat in totaal een 72 soorten wormen in reeën zijn aangetroffen. Hieruit blijkt dat de soort bijzonder gevoelig is voor dit soort infecties. Kurt (1991) komt eveneens tot de conclusie dat reeën in vergelijking tot andere hertachtigen bijzonder gevoelig zijn voor parasitaire infecties. Interessant is misschien, dat in Duitsland longworm geen rol van betekenis speelt. Voorts werd in een aantal onderzoeken geconstateerd dat vaak een zeer hoog percentage van de reeën met maagdarmwormen besmet was: in sommige gevallen tot 100%.

Naast parasitaire aandoeningen kunnen een aantal, minder voorkomende, gevaarlijke virale en bacteriële infecties potentieel epidemieën veroorzaken. Hondsdolheid, mond-en klauwzeer en de ziekte van Aujeszky zijn bij reeën aangetroffen. Dergelijke epidemieën kunnen alleen uitbreken indien hondsdolle vossen of (besmette) landbouwhuisdieren in het gebied voorkomen. Epidemieën door bacteriële infecties, als pasteurellose, necrobacillose en actinomycose behoren tot serieuze mogelijkheden die tot grote uitval in de populatie kunnen leiden. Deze ziekten grijpen typisch om zich heen in situaties van stress en slechte conditie van de dieren, d.w.z. bij een hoge populatiedichtheid. Overigens kunnen gezonde dieren eveneens worden aangetast. Het lijkt vanzelfsprekend dat bij een hoge populatiedichtheid verspreiding van deze ziekten sterk toeneemt.

Schimmelziekten en ectoparasieten geven normaal een licht ziektebeeld en leiden tot weinig uitval. De meeste reeën dragen ectoparasieten zoals mijten, luizen en teken. De gevolgen van dergelijke besmettingen bij hoge populatiedichtheden zijn niet duidelijk. Er valt echter te verwachten dat jonge en immuun-incompetente (verzwakte) dieren aan een zware infectiedruk van ectoparasieten kunnen bezwijken. Haarluis is regelmatig bij geschoten zwakke reeën in de AWD waargenomen. Naar alle waarschijnlijkheid zijn deze dieren reeds door andere oorzaken verzwakt.

8. Inteelt en genetische variatie

De grootte van een populatie is volgens de huidige inzichten van de populatiebiologie niet zonder meer een garantie voor de levensvatbaarheid. Levensvatbaar betekent in deze context de mogelijkheid om, als populatie, te overleven bij (tijdelijke) veranderingen in de omgeving (b.v. een strenge winter of nieuwe virusziekten). Deze mogelijkheden worden mede bepaald door de verscheidenheid aan erfelijke kenmerken (= genetische variatie) in de populatie.

De huidige reeënpopulatie in de Amsterdamse Waterleidingduinen is ontstaan uit een tiental dieren die begin vijftiger jaren zijn uitgezet. Deze oorspronkelijke groep is afkomstig uit een grotere populatie in het oosten van het land. Het valt te verwachten dat de reeënpopulatie in de Amsterdamse Waterleidingduinen minder genetische variatie heeft dan de oorspronkelijke populatie. Ten eerste is de populatie ontstaan uit een klein aantal reeën, de zogenaamde "founders". Een kleine groep bevat slechts een gedeelte van de genetische variatie in de oorspronkelijke populatie. Ten tweede verliezen kleine populaties door toeval genetische variatie ("genetic drift"). Een dergelijk genetisch verlies heeft zich met name in de eerste ontwikkelingsfase van de AWD populatie plaatsgevonden.

Doordat de AWD populatie is opgebouwd uit een klein aantal reeën is inteelt (d.w.z. het paren van familie-verwante partners) onvermijdelijk. Inteelt kan leiden tot o.a. verhoogde juveniele sterfte, onvruchtbaarheid (= inteeltdepressie) doordat schadelijke kenmerken een verhoogde kans hebben om tot expressie te komen. De vraag of inteeltdepressie in het verleden reeds heeft plaatsgevonden en/of in de toekomst in de AWD populatie zal optreden is niet zonder meer te beantwoorden.

Een mogelijkheid om inzicht te krijgen in de genetische variatie in de reeënpopulatie in de AWD is door het verrichten van onderzoek aan enzymen die in de lichaamscellen voorkomen. De chemische structuur van deze enzymen is erfelijk bepaald. Uit onderzoek aan verscheidene diersoorten, waaronder het ree, is gebleken dat de chemische structuur van hetzelfde functionele enzym niet voor ieder individu gelijk hoeft te zijn. Het aantal verschillende chemische (erfelijke) varianten van een enzym en de frequenties waarmee deze varianten in een groep individuen voorkomen is een maat voor de genetische variatie.

Een dergelijk genetisch onderzoek is uitgevoerd onder reeën uit de AWD populatie en reeën uit een grotere populatie in Flevoland. De voorlopige resultaten geven aan dat de genetische variatie in beide populaties laag is. Door deze lage genetische variatie is het niet mogelijk om op basis van het aantal onderzochte reeën beide populaties te vergelijken. Derhalve zal een aanvullend aantal reeën uit beide populaties in het onderzoek worden opgenomen. Het fenomeen dat afzonderlijke reeënpopulaties (ook grotere populaties) een lage genetische variatie bezitten is mogelijk gerelateerd aan de wijze waarop deze soort nieuwe gebieden koloniseert.

De huidige reeënpopulatie in de Amsterdamse Waterleidingduinen vindt zijn oorsprong in ongeveer 10-12 dieren die zijn uitgezet in de vijftiger jaren (GWA, 1992). Deze groep wordt de *founderpopulatie* genoemd. De oorspronkelijke dieren zijn afkomstig uit een wildpopulatie in het oosten van Nederland. Het valt te verwachten dat de geïsoleerde AWD populatie minder genetische variatie heeft dan grotere populaties in het oosten van Nederland. Een lage genetische variatie kan het voortbestaan van een populatie in gevaar brengen. De mogelijkheid om zich aan nieuwe omgevingsomstandigheden aan te passen wordt beperkt door het ontbreken van de mogelijk noodzakelijke erfelijke kenmerken. Veranderingen in omstandigheden treden niet alleen op lange termijn op (bv. klimaat). Extreme zomers en winters, nieuwe virusziekten enz. kunnen jaarlijks optreden. Een voorbeeld over de gevolgen van een lage genetische variatie wordt gevormd door een wilde afrikaanse kattesoort, de cheetah (*Acinonyx jubatus*). Individuele cheetah's zijn vrijwel genetisch identiek (O'Brien et. al, 1985). Cheetah's blijken niet alleen gevoeliger voor verscheidene kattevirussen dan meeste andere andere katachtigen, maar een enkel dier dat is geïnfecteerd leidt vaak tot een desastreuze epidemie.

Naast het verlies aan genetische variatie kan in een kleine populatie inteeltdepressie optreden. Vroeg of laat zijn alle dieren aan elkaar (familie-)verwant en is inteelt onvermijdelijk. Nakomelingen van familie-verwante ouders hebben een groot risico op het vertonen van erfelijke afwijkingen. Deze afwijkingen behoeven niet direct voor het oog zichtbaar te zijn, maar kunnen zich ook op latere leeftijd uiten in de vorm van bijvoorbeeld onvruchtbaarheid. Dit verschijnsel, *inteeltdepressie* genaamd, is met name in dierentuinpopulaties onderzocht. Effecten als hoge juveniele sterfte, korte levensduur en verminderde vruchtbaarheid zijn in een verscheidenheid van diersoorten (apen, antilopen, katachtigen) waargenomen (zie o.a. Ralls en Ballou, 1983; Templeton en Read, 1983; Princée, 1992). Inteeltdepressie wordt veroorzaakt doordat schadelijke erfelijke kenmerken een grotere kans hebben om tot uiting te komen bij inteelt.

8.1. Inteelt

Alhoewel de reeën in de AWD per generatie nauwer aan elkaar verwant worden is het lang niet zeker of een inteeltdepressie in de toekomst te verwachten is. Hiervoor zijn twee redenen aan te wijzen: (1) Inteelt is al een groot aantal jaren geleden in deze populatie aangevangen. Een nakomeling van ouders, die dragers van schadelijke kenmerken zijn, behoeft niet per definitie deze schadelijke kenmerken te erven. Indien ouders gedurende hun leven een groot aantal nakomelingen krijgen, zoals bij reeën, is er een goede kans dat een aantal daarvan 'gezond' is. Met andere woorden: een groot aantal van de schadelijke kenmerken in de AWD populatie is in het verleden weggeselecteerd. Overigens betekent het verlies van een individu door één schadelijk erfelijk kenmerk het verlies van een groot aantal 'goede' kenmerken. In een kleine populatie als de reeënpopulatie in de AWD heeft inteeltdepressie dus mogelijk tot verlies van genetische variatie geleid. (2) Diersoorten die met kleine groepen nieuwe gebieden koloniseren, waardoor ook onder natuurlijke omstandigheden inteelt kan optreden, zoals bij het ree, zijn mogelijk minder gevoelig voor inteelt (d.w.z. de populatie heeft minder schadelijke kenmerken). Het bovenstaande is een vrij nieuw gegeven (door recentelijk biochemisch onderzoek aan wildpopulaties) binnen de populatie-genetica. Er is dan ook nog volop discussie over dit onderwerp (zie bijvoorbeeld Chepko-Sade and Halpin, 1987).

8.2. Genetische verlies

Het valt te verwachten dat de reeënpopulatie door allerlei populatie-genetische processen minder genetische variatie heeft dan de oorspronkelijke oostelijke populatie. Een groep founders heeft minder variatie dan de oorspronkelijke populatie. De fractie van de oorspronkelijke genetische variatie in een foundergroep van N individuen kan worden berekend volgens:

$$1 - \frac{1}{2N}$$

Frankel and Soulé, 1981 (1)

De founderpopulatie in de AWD is opgebouwd uit 12 reeën. De fractie van de oorspronkelijke genetische variatie in de foundergroep van de AWD is, volgens bovenstaand formule, $1 - 1/(2 \times 12) = 0,96$ (d.w.z. 96 percent). Dit percentage is waarschijnlijk een te hoge schatting omdat feitelijk alleen reeën die nakomelingen hebben gekregen tot de founders gerekend mogen worden.

Kleine populaties verliezen per generatie door toeval genetische variatie (dit proces wordt *genetic drift* genoemd). De mate van genetic drift (ΔH) is gerelateerd aan de populatiegrootte (N):

$$\Delta H = \frac{1}{2N}$$

Wright, 1931 (2)

Het verwachte verlies in een populatie van 12 dieren is volgens deze formule 0,04 (4 percent) per generatie. In grote populaties van bv. 1000 dieren is verlies door genetic drift te verwaarlozen. Deze formule geldt echter alleen voor populaties die zich 'gedragen' volgens het zogenaamde *Hardy-Weinberg* model, dwz.: er is geen populatie groei, de geslachtsverhouding binnend e populatie is gelijk en ieder individu in de populatie heeft evenveel kans om nakomelingen te produceren (het gemiddeld aantal nakomelingen per individu per generatie is derhalve twee). Voorts is er geen generatie-overlap, d.w.z. ouders sterven voordat hun nakomelingen vruchtbaar zijn. Deze populaties worden ook wel *ideale* populaties genoemd. Reeënpopulaties voldoen, evenals vele natuurlijke populaties, niet aan de regels die zijn verbonden aan het Hardy-Weinberg model. Reebokken bijvoorbeeld hebben ongelijke kansen om nakomelingen te produceren. Dit is in eerste instantie afhankelijk van het bezit van een territorium. Maar zelfs het individueel reproductief verschil tussen reebokken met een territorium kan sterk verschillen (Kurt, 1991). Zoals in hoofdstuk 6 is aangegeven zijn er ook individuele verschillen in reproductief succes van reeëiten.

Het deel van de populatie dat bijdraagt aan de volgende generatie wordt effectieve populatie (N_e) genoemd. Ongelijke geslachtsverhouding, verschillen in individueel reproductief succes en populatiegroei (of afname) zijn in de effectieve populatie opgenomen. Genetic drift wordt berekend door N_e in plaats van de werkelijke populatiegrootte (N) in formule 2 te gebruiken. De effectieve populatie kan in de praktijk zelden exact berekend worden. Veelal blijft het, door het ontbreken van de benodigde gegevens, bij een grove benadering. Met name in populaties waar generatie-overlap plaats vindt is berekening moeilijk (o.a. Princée, 1988; Princée, in press). Dit geldt voor reeën: reeëiten krijgen, bij een reproductieve levensverwachting van ongeveer 10 jaar, hun eerste nakomelingen op de leeftijd van 2 jaar. Een natuurlijke populatie is dan ook opgebouwd uit meerdere generaties reeën (zie ook 4.1). Onderzoek aan verscheidene natuurlijke populaties (Nei, 1987) geven een N_e/N ratio van 0,30 aan. Dit betekent dat genetic drift in een populatie van 100 dieren overeenkomt met de genetic drift in een ideale populatie van 30 dieren.

8.3. Allozym onderzoek

Doordat de effectieve populatie niet berekend kan worden, kan ook het genetisch verlies in de reeënpopulatie niet zonder meer worden berekend. Derhalve is gekozen voor het uitvoeren van biochemisch onderzoek om inzicht in de genetische variatie in de huidige populatie te verkrijgen. Zelfs in het geval dat de genetische variatie in de huidige populatie via theoretische modellen berekend kan worden is een dergelijk onderzoek zeker niet overbodig. Doordat de genetic drift een toevalsproces is kan het genetisch verlies in werkelijkheid, zeker in kleine populaties, sterk afwijken van berekende (gemiddelde) waarden. In het biochemisch onderzoek is de AWD populatie vergeleken met een grote populatie in Flevoland. De verwachting is dat de genetische variatie in de Flevoland populatie

Het biochemisch onderzoek is uitgevoerd door Dr. Arnd Schreiber en Peter Fakler (Heidelberg). Beschrijving van onderzoeksmethoden, resultaten en (voorlopige) conclusies zijn opgenomen in Appendix B (Allozyme variability in two populations of roe deer from The Netherlands). Een korte samenvatting alsmede interpretatie van de resultaten van dit onderzoek zijn in dit hoofdstuk opgenomen.

Een electroforetisch onderzoek van 22 enzymsystemen, die samen 25 loci (genen) omvatten, is uitgevoerd in zowel de AWD als Flevoland populatie. Deze enzymen zijn verkregen uit lever- en niercellen van tijdens de beheersjacht gedode reeën. In totaal zijn 14 reeën uit de AWD populatie en 16 reeën uit de Flevoland populatie in het onderzoek opgenomen. De genetische variatie in beide populaties wordt uitgedrukt in het percentage loci waarvan meerdere erfelijke varianten in de populatie zijn waargenomen (polymorfie) en het percentage geobserveerde heterozygote loci in de populatie (heterozygotie).

Polymorfie in beide populaties is te vergelijken met waarden die zijn geobserveerd in reeënpopulaties in Centraal Europa. Belangrijk echter is dat deze polymorfie voor een belangrijk deel wordt bepaald door zeldzame varianten (d.w.z. varianten met een frequentie lager dan 5 percent). Zeldzame varianten kunnen door het toevalsproces "genetic drift" snel uit een populatie verdwijnen (waarmee de polymorfie sterk zal dalen). Zeldzame allelen zijn nauwelijks van invloed op de heterozygotiegraad in een populatie. De lage heterozygotie in zowel de AWD als de Flevoland populatie onderschrijft dit. Door de lage heterozygotiegraad onderscheiden beide populaties zich van de reeënpopulaties in Centraal Europa.

De combinatie van lage genetische variatie en een beperkt aantal monsters beperkt momenteel de mogelijkheden om de AWD en Flevoland populaties onderling op een statistisch verantwoorde wijze te vergelijken. Derhalve is aanvullend materiaal in de periode januari - maart 1994 verzameld. Het valt overigens op statistische gronden niet te verwachten dat uitbreiding van het aantal monsters tot (significant) hogere waarden voor heterozygotie zal leiden. Aanvullend onderzoek is met name vereist om eventuele meerdere zeldzame varianten op te sporen.

Alhoewel Schreiber en Fakler aangeven dat het huidig onderzoek slechts voorlopige conclusies toelaat, geven de huidige resultaten reeds indicaties over de genetische structuur van zowel AWD als Flevoland populatie. Lage heterozygotie wordt veroorzaakt door genetic drift en inteelt. Een lage waarde wordt, op grond van de historische ontwikkeling, verwacht voor de AWD populatie. De lage genetische variatie in de grote Flevoland populatie lijkt in eerste instantie opmerkelijk. Een verklaring kan echter worden gevonden in het feit dat de relatief jonge Flevoland populatie vanuit Oost Nederland is gekolonialiseerd. Deze kolonisatie is zeer waarschijnlijk gebaseerd op kleine groepen reeën. Deze groepen hebben zich, zonder veel aanvulling vanuit de oorspronkelijke populatie(s) kunnen ontwikkelen tot een grote populatie. Feitelijk heeft zich in de Flevoland populatie hetzelfde genetisch proces voltrokken als in de AWD populatie. Er is echter een groot verschil tussen de situaties in Flevoland en AWD. Zelfs een geringe uitwisseling van reeën tussen de Flevoland populatie en de aansluitende populaties kan de genetische variatie sterk laten toenemen. Een dergelijk natuurlijk proces is in het geïsoleerde (en gedeeltelijk omrasterde) gebied van de Amsterdamse Waterleidingduinen vrijwel uitgesloten (zie eveneens § 9.4.5).

Deel C. Simulatie-experimenten en discussie

9. Simulaties

Gegevens over de leeftijdsopbouw, leeftijdsafhankelijke sterfte en vruchtbaarheid vormen de basis om de toekomstige ontwikkeling van de reeënpopulatie, in afwezigheid van beheersjacht, te berekenen. De voorspellende waarde van dergelijke berekeningsmodellen is geheel afhankelijk van de stabiliteit van de omgeving. Er zijn echter allerlei factoren die per jaar kunnen verschillen en daarmee de populatieontwikkeling beïnvloeden. Een extreem lange en koude winter kan bijvoorbeeld tot grote sterfte leiden. Maar ook een plotselinge insektenplaag die de vegetatie sterk aantast, of een nieuwe virusziekte, kunnen tijdelijk, soms langdurig, afwijkende trends in de ontwikkeling van een populatie tot gevolg hebben. Veel van deze factoren zijn verbonden aan toevalsprocessen. Van sommige processen is de toevalskans bekend. Bijvoorbeeld eenmaal per tien jaar wordt een strenge winter verwacht. Maar het wil niet zeggen dat er zich ook daadwerkelijk een strenge winter zich in die tien jaar aankondigt. Daarnaast is bijvoorbeeld de geboorte van een geit of bok een toevalsproces (met een kans van 50 percent).

Het is vaak onmogelijk om de vele toevalsprocessen, mede doordat zij elkaar kunnen beïnvloeden, in een wiskundig rekenmodel onder te brengen. De intrede van computers heeft het echter mogelijk gemaakt om de deze processen na te bootsen (simuleren). Het simulatiemodel VORTEX wordt in dit onderzoek gebruikt. Het model is ontwikkeld door Dr. Robert Lacy (Chicago Zoological Society) ten behoeve van risico analyse op het uitsterven van bedreigde diersoorten op korte termijn.

Het is belangrijk om te realiseren dat simulaties nooit de exacte toekomstige ontwikkeling aan kunnen geven. De kracht van een simulatie model ligt veeleer in het geven van een indicatie over mogelijke trends onder verschillende omstandigheden.

9.1. Simulatiemodellen

Gegevens over het aantal reeën, het gemiddeld aantal nakomelingen per reeëit en het percentage sterfte (al dan niet gespecificeerd naar geslacht en leeftijd) vormen de basis voor voorspellingen met betrekking tot de ontwikkeling van de reeënpopulatie in de AWD. De waarde van deze voorspellingen is echter niet alleen afhankelijk van de kwaliteit van de gegevens maar ook van de toegepaste berekeningsmodellen. Globaal kan onderscheid gemaakt worden tussen deterministische en stochastische modellen.

Deterministische modellen maken gebruik van vergelijkingen waarbij vaste waarden voor de verscheidene parameters worden gehanteerd, bv. een sterfte van 25 percent in het eerste levensjaar. Deze groeimodellen zijn echter niet zo geschikt voor toepassing op kleine populaties, zoals de reeënpopulatie in de AWD. Het bovengenoemde sterftecijfer is een verwacht gemiddelde. In werkelijkheid zal, zelfs onder gelijke milieu omstandigheden, het sterftecijfer door toeval hoger of lager dan de verwachte waarde zijn.

Er zijn meer processen die aan toeval bloot staan. Zo kan bijvoorbeeld de geslachtsverhouding in het aantal kalveren per jaar door toeval afwijken van een 1:1 ratio. Dergelijke afwijkingen kunnen grote effecten hebben op de ontwikkeling van kleine populaties. Kansen op afwijkingen in geboortecijfer, geslachtsverhouding en sterftecijfer worden verwerkt in zogenaamde *stochastische* (= op kans gebaseerde) groeimodellen. Deze modellen geven naast het gemiddelde ook de extremen aan in de verwachte ontwikkeling van de reeënpopulatie.

Naast de eerder genoemde toevalsprocessen kunnen ook de milieuomstandigheden van jaar tot jaar variëren. Een strenge winter of droge zomer kan grote effecten hebben op het voedselaanbod (en daarmee op het sterftecijfer). Het tijdstip waarop dergelijke variaties optreden is redelijk onvoorspelbaar. Toch is het mogelijk om, bijvoorbeeld op basis van historische meteorologische gegevens, een kans aan te geven in hoeverre in een periode van tien jaar een extreme zomer/winter verwacht kan worden. Daarnaast zijn er toevalsprocessen waarvan de kansen niet bepaald kunnen worden, zoals het uitbreken van een duinbrand.

Stochastische modellen kunnen door het verwerken van de vele toevalsprocessen beter trends in de ontwikkeling van een populatie aangeven dan deterministische modellen. De complexiteit van de realiteit maakt het echter vaak moeilijk om deze in formules en vergelijkingen vast te leggen. De intrede van (personal) computers heeft hier echter verandering ingebracht. Tegenwoordig zijn stochastische modellen vaak een synoniem voor computer simulatiemodellen. Het gebruik van dergelijke modellen is niet beperkt tot het uitvoeren van één scenario waarin alle beschikbare gegevens zijn ondergebracht. Een groot aantal parameters beïnvloeden de ontwikkeling van een populatie. Er zijn echter verschillen tussen deze parameters met betrekking tot de mate van invloed op de populatieontwikkeling. Met name bij gebruik van geschatte waarden is het van belang de mate van invloed van betreffende parameters te bepalen. Derhalve zijn meerdere scenario's voor de reeënpopulatie in de AWD opgesteld.

9.2. VORTEX

Het simulatie model VORTEX is ontworpen door Dr. Robert Lacy (Chicago Zoological Society, Brookfield Zoo) ten behoeve van het bepalen van risico's op uitsterven van een bedreigde diersoort op korte termijn (Lacy en Kreeger, 1992). Dit stochastisch model is derhalve geschikt voor het bestuderen van de ontwikkeling van kleine populaties (een 'kenmerk' van bedreigde diersoorten), in aantal en leeftijdsopbouw alsmede het verloop van de genetische variatie (en kans op inteeltproblemen). VORTEX wordt veelvuldig gebruikt door de IUCN/SSC/CBSG¹ ten behoeve

¹ De Conservation Breeding Specialist Group (CBSG) is een werkgroep die ressorteert onder de Species Survival Committee (SSC) van de Wereld Natuurbeschermingsorganisatie (IUCN).

van Population and Habitat Viability Analysis (PHVA). Gezien de grote overeenkomst tussen de kleine (en min of meer geïsoleerde) reeënpopulatie in de AWD en populaties van bedreigde diersoorten is gekozen voor het gebruik van VORTEX in deze studie.

9.3. Parameters

Een groot aantal parameters die van invloed is op de ontwikkeling van een populatie kan in VORTEX worden gemanipuleerd. Een overzicht van deze parameters is volgens de 'invoerstroom' opgenomen in appendix C. Waarden voor parameters die in de verscheidene simulatie scenario's constant blijven zijn eveneens in deze appendix opgenomen. Bespreking van de VORTEX parameters en de beschikbare gegevens volgt in dit onderdeel. De beschikbare informatie voor de reeënpopulatie in de AWD is niet volledig en/of wijkt af van het formaat dat VORTEX wenst. Het groot aantal beschikbare parameters in VORTEX maakt het mogelijk om specifieke informatie toch in simulaties te verwerken. Hierbij zijn combinaties van parameters en/of 'oneigenlijke' parameters toegepast. Het gebruik van de parameter 'Harvest' voor de emigratie in de vorm van verkeersslachtoffers is hiervan een voorbeeld. Daarnaast biedt VORTEX de mogelijkheid om bepaalde opties zoals inteeltdepressie en dichtheidsafhankelijke reproductie al dan niet in scenario op te nemen.

Aantal herhalingen (runs). Het aantal runs per simulatie experiment is afhankelijk van de complexiteit van het scenario. Experimenten 1-8 zijn uitgevoerd met 250 runs, de overige met 1000 runs.

Aantal jaren. De ontwikkeling van reeënpopulatie in de AWD wordt gesimuleerd voor een periode van 25 jaar.

Aantal populaties en migratie. De reeënpopulatie in de AWD wordt beschouwd als één populatie. Immigratie van reeën vanuit andere gebieden wordt niet verwacht gezien de geïsoleerde geografische ligging. Voorts is het terrein gedeeltelijk met een wildraster omgeven wat eveneens de migratie beperkt. Informatie over emigratie is beschikbaar in de vorm van een schatting van het jaarlijks aantal verkeersslachtoffers. Dit zijn tenslotte reeën die de AWD hebben verlaten. Het aantal verkeersslachtoffers wordt geschat op 20 dieren per jaar. VORTEX hanteert echter een parameter voor emigratie die is gebaseerd op het percentage dieren op de totale reeënpopulatie. Derhalve wordt de emigratie, in de vorm van verkeersslachtoffers, in de parameter 'Harvest' verwerkt.

Inteeltdepressie. VORTEX biedt de mogelijkheid om effecten van inteelt (expressie van schadelijke allelen) op overlevingskansen in de simulaties op te nemen. Indien deze optie wordt toegepast kan uit twee modellen worden gekozen. Het eerste model gaat uit van een recessief lethaal allel. Individuen die homozygoot zijn voor dit allel sterven. Het tweede model ('Heterosis') gaat uit van meerdere recessieve 'schadelijke' allelen (voor verschillende genetische kenmerken) die de overlevingskans van homozygoten beïnvloeden. Indien een individu homozygoot is voor meerdere kenmerken dan kan dit lethale gevolgen hebben. Het totaal aantal schadelijk allelen dat het hetzelfde effect heeft als één recessief lethaal allel wordt 'lethale equivalent' genoemd. De standaard waarde van 3.14 lethale equivalenten per founder is gebaseerd op onderzoek aan een 40-tal zoogdiersoorten (zie verder Lacy en Kreeger, 1992).

De optie inteeltdepressie is echter alleen zinvol indien de simulatie start met onverwante dieren. Inteelt heeft echter al plaatsgevonden in de reeënpopulatie in de AWD. Mogelijk negatieve gevolgen van inteelt in de huidige populatie zijn derhalve in de fertiliteit opgenomen (zie verder hoofdstuk 8). Mede door de lage genetische variatie in de AWD reeënpopulatie is gebruik van deze optie in 'toekomst' simulaties achterwege gelaten. Inteeltdepressie, in de vorm van het heterosis model, is wel toegepast in een serie experimenten die het verloop van de genetische variatie in de eerste 25 jaar nadat de AWD populatie is 'ontstaan' beschrijven (zie § 9.4.5).

Omgevingsvariatie (EV). De aanname voor in de simulaties is dat de variatie in omgevingsfactoren van gelijke invloed is op zowel reproductie als overleving. Met andere woorden: in goede jaren neemt zowel de levensverwachting als de reproductie toe.

Catastrofes. De kans dat een catastrofe optreedt alsmede het effect op mortaliteit en reproductie kunnen in VORTEX worden opgenomen. Het identificeren van mogelijke catastrofes, en zeker het aangeven van de kans en effecten, levert veelal problemen op. Derhalve wordt deze optie vaak genegeerd in simulaties. De impact van een catastrofe op een kleine populatie kan echter enorm zijn. Lacy *et al.* (1989) nam in simulaties informatie op over het effect van orkanen op de habitat van de Puerto Rica Amazone (*Amazona vittata*), een sterk bedreigde papagaaiensoort op Puerto Rico. Het toeval werd werkelijkheid: orkaan "Hugo" vaagde 50 percent van de wildpopulatie weg. Catastrofes kunnen zich ook in de Amsterdamse Waterleidingsuinen voordoen, zoals bijvoorbeeld een grote duinbrand. Door verschillende scenario's op te zetten kan een inzicht worden verkregen in de "gevoeligheid" van de reeënpopulatie voor catastrofes.

Sociaal systeem. De sociale structuur met betrekking tot de voortplanting is polygaam (Kurt, 1991)

Reproductieve leeftijd. De leeftijd van reegeiten bij geboorte van het eerste kalf. Smalreeën zijn dan 2 jaar. Bronnen: tabel 4 en literatuur (o.a. Stubbe, 1990; Kurt, 1991)

Maximale leeftijd. De maximale leeftijd refereert hier aan de hoogste reproductieve leeftijd. Deze is voor reeën ongeveer 10 jaar (Stubbe, 1990). Dieren boven de reproductieve leeftijd "sterven" in het VORTEX model.

Geslachtsverhouding bij geboorte. De geslachtsverhouding bij geboorte is voor de reeënpopulatie in de AWD niet bekend. Derhalve wordt de geobserveerde geslachtsverhouding van 0,51 in kalveren van 6 tot 9 maanden gehanteerd (zie tabel 1).

Worpgrootte. Reegeiten kunnen tot vier kalveren werpen (Stubbe, 1990). Observaties aan gedode reegeiten in de AWD populatie geven een maximum van drie embryos² in adulte reegeiten. De distributie van worpgrootte kan uit deze gegevens worden afgeleid. Worpgrootte is echter leeftijdsafhankelijk (zie hoofdstuk 6). Deze relatie kan niet in VORTEX worden opgegeven. Daarnaast is de relatie tussen het aantal embryo's en het aantal overlevende kalveren niet onderzocht. Derhalve wordt in deze simulaties uitgegaan van een eenvoudiger model. De worpgrootte wordt gesteld op één kalf per reegeit. Deze onderwaardering wordt gecompenseerd door het percentage reproducerende reegeiten aan te passen aan het aantal geboortes per groep reegeiten.

Dichtheidsafhankelijke reproductie. VORTEX (versie 5.1) hanteert complexe vergelijkingen, d.w.z. vierde graads polynoom functies, om de relatie tussen het percentage reproducerende reegeiten en de populatiegrootte weer te geven. Deze methode wijkt af van de bekende modellen voor dichtheidsafhankelijke reproductie (bv. logistische en Ricker modellen). Het geeft echter de mogelijkheid om dichtheidsafhankelijke reproductie middels curvi-lineaire regressie (Sokal and Rohlf, 1981) uit feitelijke populatie gegevens te bepalen. De hoeveelheid beschikbare gegevens blijkt echter niet voldoende om significante complexere verbanden, zoals 4e graads polynoom functies, aan te tonen.

Een significant lineair verband ($t_b = -2,55$, $df = 8$, $0,02 < P < 0,05$) tussen reproductief succes en populatiegrootte N (tweemaal het aantal reegeiten) is echter aangetoond voor de periode 1983-1993 (zie vergelijking 3).

$$\% \text{Reproductief} = 0,31N + 136,6 \quad (3)$$

Deze vergelijking wordt voor de dichtheidsfunctie in VORTEX gebruikt. Het nadeel van dit dichtheidsmodel is dat bij populatiegroottes onder 119 dieren alle geslachtsrijpe reegeiten één (levend) kalf produceren (maximale worpgrootte is op één gesteld). Voorts is het reproductief succes in

² Slechts één reegeit met drie embryos werd geobserveerd.

populaties boven 442 dieren nihil. VORTEX ondersteunt géén dichtheidsafhankelijke mortaliteit. Deze factor is echter voor een groot deel verwerkt in de dichtheidsafhankelijke reproductie. Immers deze parameter is gebaseerd op het aantal kalveren dat de eerste zes maanden overleeft (zie §7.1).

Percentage reproductieve adulte reegeiten. Het gemiddeld aantal (levende) kalveren per reeget is 0,67 in de periode 1983 - 1993 (zie tabel 7). Dit houdt in dat jaarlijks 67 percent van de vruchtbare reegeiten één kalf werpt en 33 percent niet reproduceert. (Het feitelijk percentage reproducerende reegeiten is, doordat de maximale worpgrootte hoger is, lager dan 67 percent). De standaard deviatie in percentage reproducerende reegeiten voor de periode 1983 - 1993 is 16,8 (zie tabel 7).

Mortaliteit. VORTEX verdeelt de mortaliteit onder in drie klassen: 0-1 jaar, 1-2 jaar en adulte mortaliteit. Zoals in eerdere hoofdstukken is aangegeven ontbreekt informatie over de natuurlijke mortaliteit in de AWD populatie. Derhalve is een aantal scenario's voor de mortaliteit opgesteld. Deze scenario's zijn gebaseerd op de mortaliteit door beheersjacht: de hoogste, laagste en gemiddelde waarden per leeftijdsklasse (zie tevens tabel 6). Deze drie scenario's geven een indicatie over de ontwikkeling van de populatie onder een beleid van beheersjacht. Een vierde scenario betreft een mortaliteit die is gebaseerd op de helft van de gemiddelde mortaliteit door beheersjacht. Deze waarden vallen in de range van de natuurlijke mortaliteit zoals opgegeven in de literatuur (o.a. Stubbe, 1990). De lage juveniele sterfte in deze vier scenario's wordt gecompenseerd door een reproductief succes die is gebaseerd op aantallen levende kalveren.

Percentage bokken dat aan voortplanting deelneemt. VORTEX biedt een aantal mogelijkheden om de bijdrage van reebokken aan de voortplanting aan te geven. Deze parameter is van belang voor simulaties waarin de genetische variatie wordt bestudeerd daar het een ruwe benadering van de effectieve populatiegrootte weergeeft. Het bepalen van de effectieve populatie in de AWD reeënpopulatie is niet mogelijk (zie hoofdstuk 8). Een ruwe schatting kan worden afgeleid uit het (gemiddeld) aantal reegeiten die door een reebok met territorium worden gedekt. Dit aantal varieert, mogelijk afhankelijk van de omgevingsomstandigheden, van drie tot negen reegeiten per reebok (Kurt, 1991). Uitgaande van een gelijke geslachtsverhouding onder adulte reeën zal 10 tot 25 percent van de adulte reebokken aan de voortplanting deelnemen.

Leeftijdistributie. De leeftijdsdistributie (en grootte) van de startpopulatie in de simulaties is volgens de gereconstrueerde populatieopbouw in april 1993 (zie figuur 4).

Draagkracht. VORTEX 'verwijdert' alle individuen boven het maximale aantal individuen dat het leefgebied, op basis van ruimte en voedselaanbod, kan dragen (de draagkracht). Voorts kan een jaarlijkse variatie in draagkracht worden opgegeven. Gegevens over draagkracht kunnen worden afgeleid uit vergelijkende studies naar dichtheden onder verschillende kwaliteiten van de habitat. Dichtheden variëren tussen zeven en vijftien reeën per 100 hectare voor respectievelijk arme en zeer rijke gebieden. (Stubbe, 1990). De oppervlakte van de AWD bedraagt circa 3000 ha. De draagkracht zal derhalve liggen tussen circa 210 en 450 reeën. De draagkracht in de simulatie experimenten is op 1000 gesteld. Hierdoor kan de potentiële groei van de AWD reeënpopulatie alsmede het effect van dichtheidsafhankelijke reproductie zonder beperking van een draagkracht worden bestudeerd. Door gebruik van deze hoge waarde is het gebruik van variatie in draagkracht niet zinvol. Het is derhalve niet mogelijk om variatie in draagkracht bijvoorbeeld ten gevolge van effecten van extreme seizoenen op voedselaanbod in de simulatie op te nemen.

Oogsten. VORTEX hanteert constante waarden voor het 'oogsten' (bejagen of wegvangen) van dieren uit de populatie. Deze parameter is echter niet geschikt voor gebruik in scenario's waarin de gegevens uit de beheersjacht zijn verwerkt. De beheersjacht is afgestemd op populatiegrootte en aanwas (zie eveneens parameter Mortaliteit). De parameter 'Harvest' wordt in deze studie gebruikt om het aantal verkeersslachtoffers aan te geven. De beschikbare informatie betreft hier een schatting van 20 reeën per jaar. In werkelijkheid zal het aantal verkeersslachtoffers (feitelijk emigranten) beïnvloed worden door de populatiedichtheid. VORTEX biedt de mogelijkheid om zowel het aantal slachtoffers onder

bokken als geiten in de simulatie op te nemen. Het is waarschijnlijk dat (sub-)adulte reebokken het hoogste aandeel in de verkeersslachtoffers vormen.

Introductie. Er zijn geen plannen om nieuwe reeën in de Amsterdamse Waterleidingduinen te introduceren.

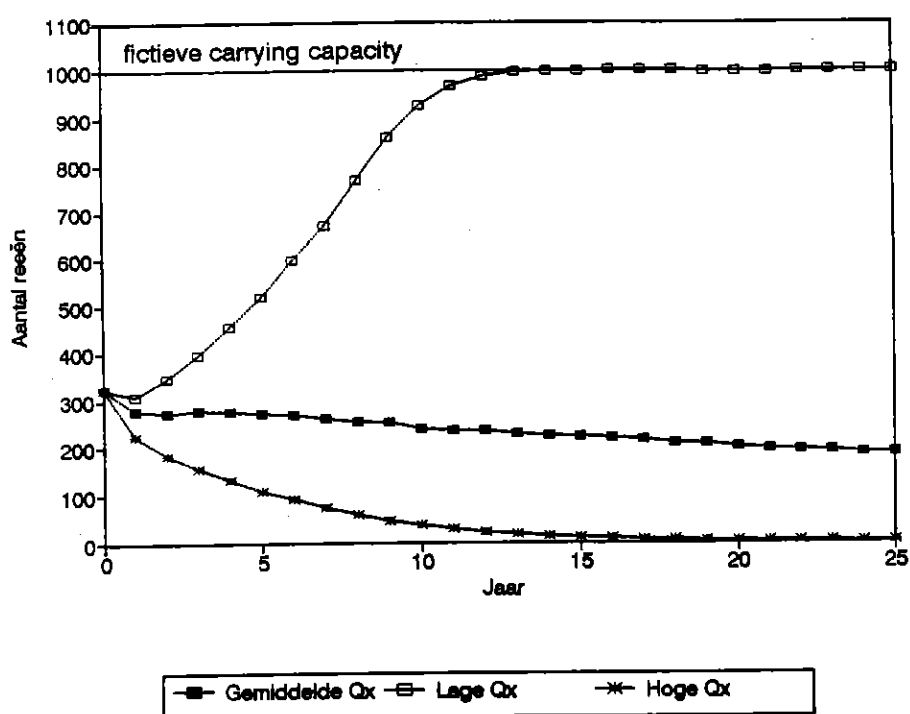
9.4. Simulatie-experimenten

Een reeks van scenario's is opgesteld om de mogelijke ontwikkeling van de reeënpopulatie in de AWD te bestuderen. Tabel 9 geeft een overzicht van de belangrijkste kenmerken van deze scenario's (zie pagina's 48 en 49). Alleen parameters die afwijken van de basiswaarden (zie appendix C) zijn in deze tabel opgenomen. Een samenvatting van de resultaten van ieder simulatie experiment is opgenomen in appendix D. Binnen de reeks scenario's zijn de volgende hoofdgroepen te onderscheiden: invloed mortaliteit (scenario's 1 t/m 3), invloed dichtheidsafhankelijke reproductie (scenario's 4 t/m 6), invloed verkeersslachtoffers (scenario's 7 en 8), invloed van catastrofes (scenario's 9 t/m 11) en genetische variatie (scenario's 12 en 13). Discussie van de resultaten is volgens deze hoofdgroepen georganiseerd. Een korte samenvatting van de resultaten is eveneens in tabel 9 opgenomen.

BELANGRIJK: RESULTATEN VAN SIMULATIE-EXPERIMENTEN, DIE WORDEN BESCHREVEN IN DIT HOOFDSTUK, WORDEN UITGEDRUKT IN EEN VERWACHT AANTAL REEËN PER JAAR AAN DERGELIJKE "EXACTE" WAARDEN MAG NIET ZONDER MEER EEN "EXACTE" VOORSPELLENDE WAARDE WORDEN TOEGEKEND. SIMULATIEMODELLEN WORDEN IN DE POPULATIEBIOLOGIE MET NAME TOEGEPAST OM EEN INZICHT TE VERKRIJGEN IN TRENDS DIE ZICH VOORDOEN IN DE ONTWIKKELING VAN EEN POPULATIE. DAARNAAST WORDEN DEZE MODELLEN TOEGEPAST OM INZICHT TE VERKRIJGEN IN (RELATIEVE) INVLOEDEN VAN AFZONDERLIJKE PROCESSEN (ZIE O.A. STARFIELD AND BLELOCH, 1991).

9.4.1. Invloed mortaliteit en reproductief succes

De verwachte populatieontwikkeling onder drie verschillende scenario's voor mortaliteit (scenario's 1-3) en constant reproductief succes is weergegeven in figuur 6. De populatiegrootte neemt af bij een mortaliteit die gebaseerd is op de gemiddelde waarden voor beheersjacht in de periode 1983-1993 (scenario 1). Deze simulatie geeft overigens géén informatie over het effect van beheersjacht. Een constant mortaliteitspatroon wordt verondersteld in dit scenario, terwijl de beheersjacht dichtheidsafhankelijk is: het afschot wordt bepaald op basis van de gewenste populatiegrootte en de werkelijke populatiegrootte. De extreme hoge en lage waarden voor geobserveerde mortaliteit ten gevolge van de beheersjacht hebben een enorme impact op de ontwikkeling van de populatie. De populatie groeit al snel tot de (fictieve) draagkracht van 1000 bij lage waarden voor mortaliteit (scenario 2). De populatie sterft uit bij een mortaliteitspatroon dat is gebaseerd op hoogst geobserveerde waarden uit de beheersjacht (scenario 3). De resultaten uit experiment 2 geven tevens de (potentieel) hoge reproductieve capaciteit van de populatie aan



Figuur 6. VORTEX simulatie: Invloed van mortaliteit op ontwikkeling van de reeënpopulatie in de Amsterdamse Waterleidingduinen. Mortaliteit is gebaseerd op gemiddelde waarden (1), lage waarden (2) en hoge waarden (3) uit de beheersjacht tussen 1983 en 1993.

9.4.2. Dichtheidsafhankelijke reproductie

Het effect van dichtheidsafhankelijke reproductie (zie 10.3) onder verschillende mortaliteitspatronen op de ontwikkeling van de reeënpopulatie is weergegeven in figuur 7. De populatie ontwikkelt zich tot een stabiele grootte van rond de 325 reeën onder een dichtheidsafhankelijke reproductie en een lage mortaliteit (scenario 4). Een geleidelijke afname treedt op bij een mortaliteit die is gebaseerd op gemiddelde waarden uit de beheersjacht (scenario 5). De populatie stabiliseert rond een populatiegrootte van 315 reeën bij een mortaliteit die is gebaseerd op 50 percent van de gemiddelden waarden uit de beheersjacht (scenario 6).

Tabel 9 VORTEX simulaties.

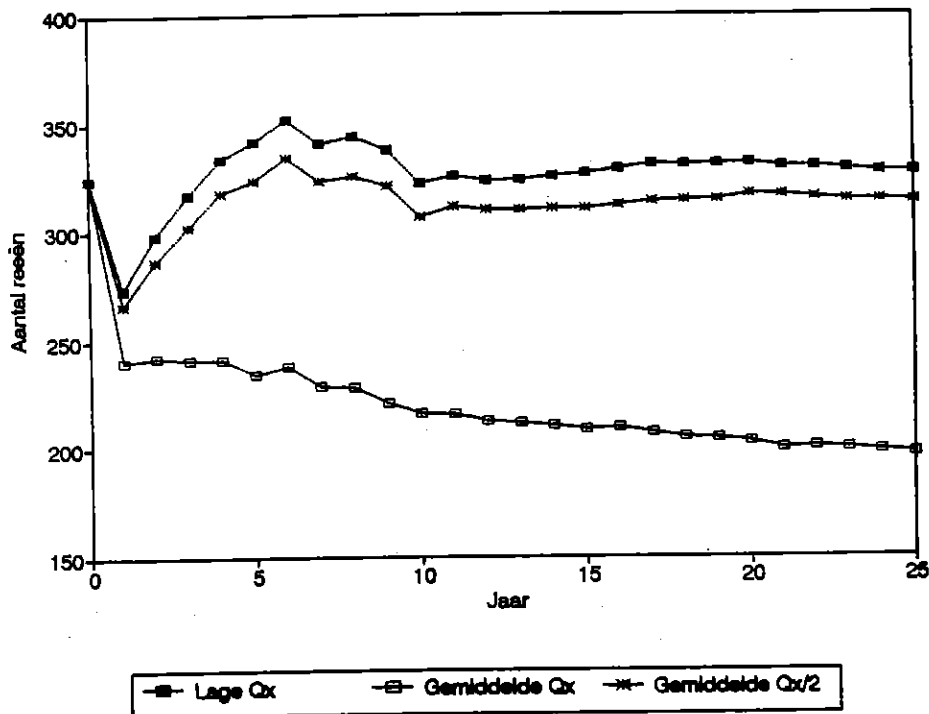
Scenario	Kenmerken	Samenvatting resultaten
INVLOED MORTALITEIT		
1	* Gemiddelde mortaliteit + std. dev. ^a	Langzame afname
2	* Lage mortaliteit ^a	Explosieve groei
3	* Hoge beheersjacht ^a	Populatie sterft uit
INVLOED DICHTHEIDSAFHANKELIJKE REPRODUKTIE		
4	* Dichtheidsafhankelijk reproductie	Populatie stabiliseert ongeveer op aanvangsniveau
	* Lage mortaliteit	
5	* Dichtheidsafhankelijk reproductie.	Populatie neemt geleidelijk in grootte af
	* Gemiddelde mortaliteit + std. dev	
6	* Dichtheidsafhankelijke reproductie	Populatie stabiliseert ongeveer op aanvangsniveau
	* Mortaliteit is helft gemiddelde	
INVLOED VERKEERSSLACHTOFFERS (EMIGRATIE)		
7	* Dichtheidsafhankelijke reproductie.	Populatie stabiliseert op 80 % aanvangsniveau
	* Mortaliteit is helft van gemiddelde beheersjacht	
	* 20 adulte verkeersslachtoffers per jaar, waarvan 10 bokken	
8	* Dichtheidsafhankelijke reproductie.	Populatie stabiliseert op 90% aanvangsniveau
	* Mortaliteit is helft gemiddelde	
	* 20 adulte verkeersslachtoffers per jaar, waarvan 15 bokken	

Tabel 9 VORTEX simulaties.

Scenario	Kenmerken	Samenvatting resultaten
Catastrofe		
9	<ul style="list-style-type: none"> * Dichtheidsafhankelijke reproductie * Mortaliteit is helft van gemiddelde beheersjacht * 20 adulte verkeersslachtoffers per jaar, waarvan 15 bokken * Catastrofe model: Kans 1 op de 20 jaar. In catastrofe jaar: 25% sterft, reproductie beperkt tot 50% overlevende reegeiten (model I) 	Kans op uitsterven binnen 25 jaar: 0,5%
10	<ul style="list-style-type: none"> * Zie scenario 9. Bij catastrofe sterft 50% en reproduceert 25% (model II) 	Kans op uitsterven binnen 25 jaar: 17%
11	<ul style="list-style-type: none"> * Zie scenario 9. Bij catastrofe sterft 75% en is er geen reproductie (model III) 	Kans op uitsterven binnen 25 jaar: 69%
GENETISCHE VARIATIE EN INTEELT		
12	<ul style="list-style-type: none"> * Founderpopulatie (12 reeën) * Mortaliteit is helft van gemiddelde beheersjacht * 20 adult verkeersslachtoffers per jaar (vanaf jaar 20), waarvan 15 bokken * Heterosis model (3,14 lethale equivalenten) * Aandeel reebokken in reproductie is 25 percent 	
13	<ul style="list-style-type: none"> * Zie scenario 12. Aandeel reebokken in reproductie is 10 percent 	
<p>* Mortaliteit is gebaseerd op hoge, lage en gemiddelde waarden in de beheersjacht tussen 1983-1993.</p>		

Een vergelijking van scenario's 2 en 4 geeft de kracht van een mechanisme als dichtheidsafhankelijke reproductief succes aan op de ontwikkeling van de reeënpopulatie in de AWD. Beide scenario's kennen een lage (sub-adulte) mortaliteit. Bij het ontbreken van dichtheidsafhankelijke reproductie groeit de populatie snel door tot een fictieve draagkracht van 1000 dieren (zie figuur 6). Onder de omstandigheden van scenario 4 ontwikkelt de populatie zich tot een stabiele grootte van 325 dieren.

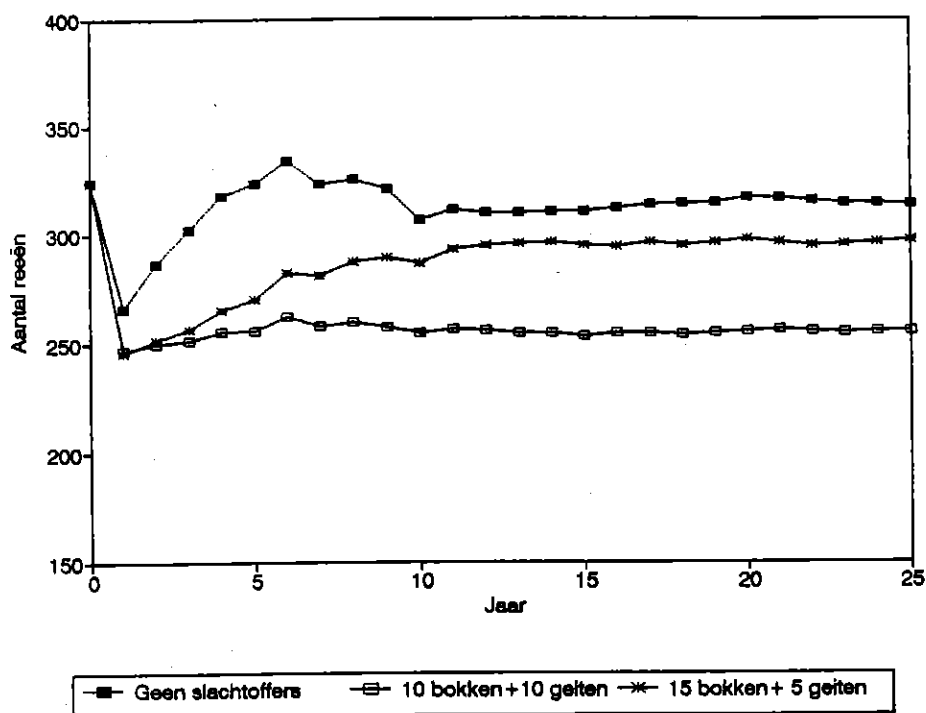
Een opmerking dient gemaakt te worden over de sterke afname in populatiegrootte die in het eerste jaar optreedt. Onder de omstandigheden van scenario's 4 en 6 herstelt de populatie zich. Deze afname is te verklaren doordat het model VORTEX reeën op de leeftijd van 10 jaar laat sterven. De reconstructie van de leeftijdsopbouw (figuur 3) laat zien dat een relatief groot aandeel reeën in leeftijdsklasse zien. Dit effect is tevens, maar in mindere mate, in figuur 6 zichtbaar. Onder dichtheidsafhankelijke reproductie wordt de afname versterkt ten gevolge van de hoge dichtheid bij aanvang (jaar 0). Gedurende opeenvolgende jaren stabiliseert de leeftijdsopbouw zich en daarmee de populatiegrootte.



Figuur 7. VORTEX simulatie: Invloed van dichtheidsafhankelijke reproductie op de ontwikkeling van de reeënpopulatie in de Amsterdamse Waterveldingduinen.

9.4.3. Verkeersslachtoffers

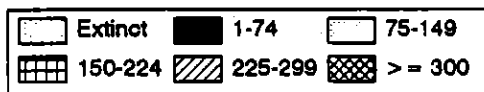
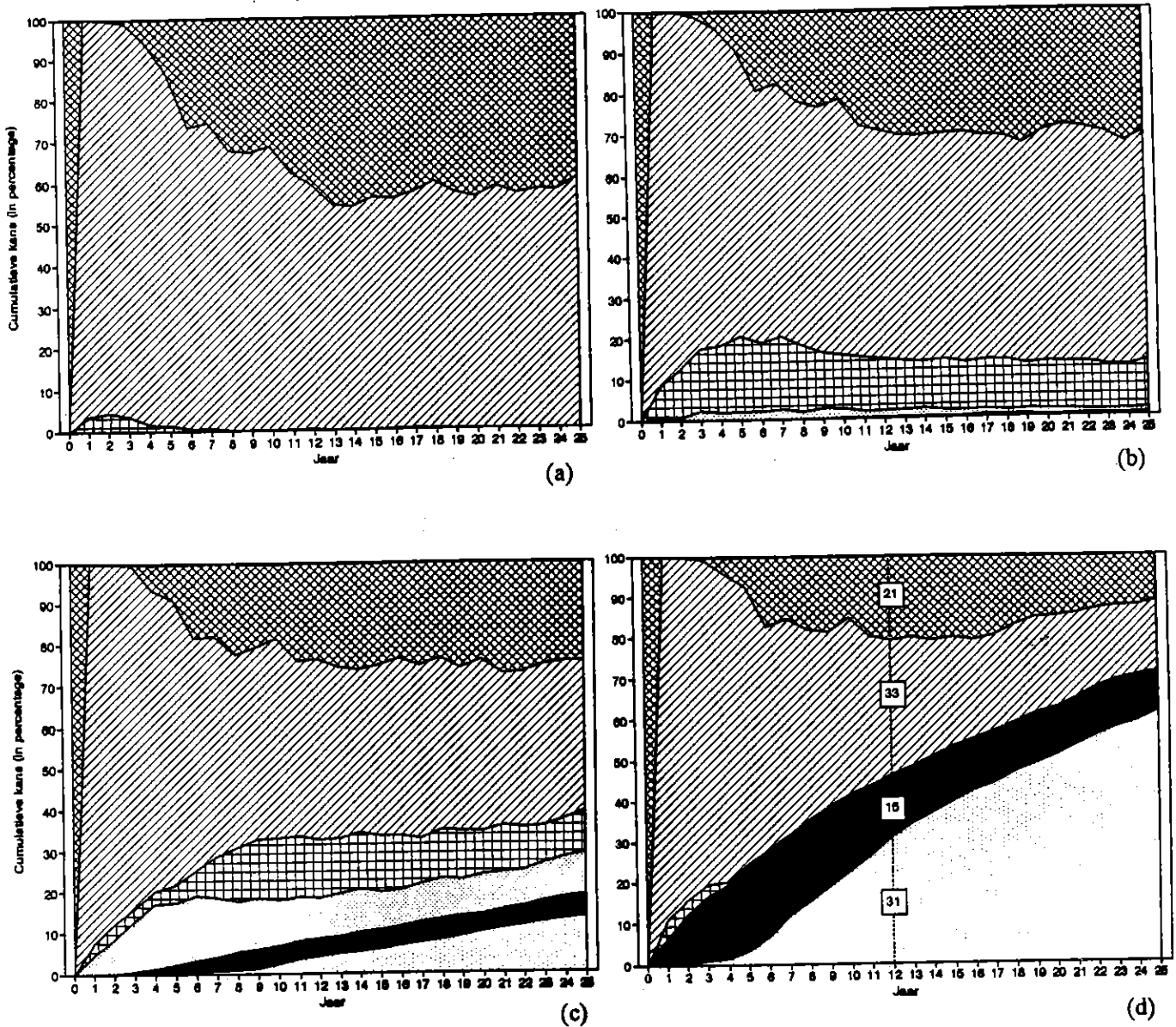
De invloed van verkeersslachtoffers (= emigranten) op de ontwikkeling van de reeënpopulatie (scenario's 7 en 8) is weergegeven in figuur 8. Ter vergelijking zijn de resultaten van scenario 6 mede in deze figuur opgenomen. De geslachtsverhouding binnen emigranten heeft een belangrijke invloed op de ontwikkeling van de populatie. Het geschatte aantal verkeersslachtoffers is 6 procent van de beginpopulatie (324 reeën). Een dergelijk verschil is na 25 jaar te constateren tussen een scenario zonder verkeersslachtoffers (scenario 6) en een scenario waarbij 75 procent van de verkeersslachtoffers (sub-)adulte bokken zijn (scenario 8). Echter bij een gelijke geslachtsverhouding (scenario 7) blijkt de populatiegrootte ongeveer 20 procent lager te zijn dan onder de omstandigheden van scenario 6.



Figuur 8. VORTEX simulatie: Invloed van verkeersslachtoffers op ontwikkeling van de reeënpopulatie in de Amsterdamse Waterleidingduinen.

9.4.4. Catastrofe

Invloeden van verschillende intensiteiten van catastrofes op de ontwikkeling van de reeënpopulatie in de AWD zijn weergegeven in zgn. cumulatieve 'area' diagrammen (figuren 9a t/m 9d). De breedte van iedere area in deze figuren geeft de kans aan dat de populatie binnen een bepaalde grootte-categorie (uitgedrukt in aantal reeën) valt. De categorie 'Extinct' geeft de kans aan dat de populatie in een bepaald jaar is uitgestorven.



Figuur 9. VORTEX simulatie: effect van catastrofes. De kansverdeling voor de verwachte populatiegrootte per jaar is voor verschillende "catastrofe" scenario's weergegeven. (a) geen catastrofe; (b) lichte catastrofe; (c) middelzware catastrofe; (d) zware catastrofe. (zie verder tekst). Voorbeeld: De kansverdeling voor de verwachte populatiegrootte na 12 jaar is aangegeven voor een zwaar catastrofe model (d). De kans dat de populatie na deze periode is uitgestorven is 31 %. De kans dat de populatie uit meer dan 300 reeën bestaat is 21%.

Figuur 9a geeft de verwachte populatieontwikkeling weer indien geen catastrofes optreden (scenario 8). De verwachte populatiegrootte na 25 jaar is minimaal 225 reeën. Hierbij is een kans van 40 procent dat de populatie groter is dan 300 reeën. Bij een 'lichte' catastrofe, zoals in scenario 9 opgenomen, neemt de kans op populaties die kleiner zijn dan 225 reeën toe (zie figuur 9b). Er is een kans van 12 procent dat de populatie na 25 jaar tussen 150 en 224 reeën ligt. Voorts is er een kleine kans (0,05 procent, niet zichtbaar in figuur 9b) dat de populatie na 25 jaar is uitgestorven. Catastrofes hebben zich in een dergelijke populatie herhaaldelijk voorgedaan.

Een catastrofe waarbij de helft van het aantal reeën sterft en 25 procent van de overlevende reeëiten reproduceert (scenario 10) geeft een kans van 17 procent op volledig uitsterven (zie figuur 9c). Bij een sterfte van 75 procent in een catastrofe jaar (scenario 11), is de kans tot uitsterven opgelopen tot 70 procent (zie figuur 9d).

9.4.5. Inteelt en genetische variatie

Uit het allozym onderzoek (zie §8.3 en Appendix B) is naar voren gekomen dat de genetische variatie in de reeënpopulatie in de AWD erg laag is vergeleken met populaties in Centraal Europa. Een lage genetische variatie werd verwacht voor deze populatie ten gevolge van de kleine foundergroep alsmede genetic drift (zie §8.2). VORTEX geeft in simulaties genetische processen zoals genetic drift en inteelt weer. Een reconstructie van deze genetisch processen, sinds de start van de populatie omstreeks 1952, is met behulp van dit simulatiemodel gemaakt.

Het percentage reebokken dat aan de voortplanting deelneemt bepaalt mede de effectieve populatiegrootte en daarmee het genetisch verlies (zie §8.2). Twee scenario's (12 en 13) waarbij respectievelijk 25 en 10 procent van de reebokken reproduceren zijn opgesteld. Het heterosis model in VORTEX is in dit scenario opgenomen. Hierbij is uitgegaan van de 'standaard' waarde van 3.14 lethale equivalenten. Verkeersslachtoffers (= emigratie) treedt pas op na 20 jaar. De overige parameters zijn overeenkomstig scenario 8.

VORTEX berekent de gemiddelde geobserveerde heterozygotie en de verwachte heterozygotie. De eerste waarde geeft de fractie heterozygote loci (genen) in de populatie aan. De gemiddelde inteeltcoëfficiënt in de populatie kan van deze waarde worden afgeleid: $(1 - \text{heterozygotie})$. De verwachte heterozygotie (= *gene diversity*) geeft de heterozygotiegraad aan die zou worden verwacht indien de populatie zich volgens het theoretisch Hardy-Weinberg model zou gedragen. Deze maat voor genetische variatie is gebaseerd op het aantal erfelijke varianten en de frequentie waarin deze varianten in de populatie voorkomen (Nei, 1987). Individuen die homozygoot zijn voor een erfelijke variant worden dus eveneens in berekening van 'gene diversity' opgenomen. Daarmee is deze maat een betere indicator voor de genetische variatie dan geobserveerde heterozygotie. Beide waarden worden door VORTEX als fracties ten opzichte van de waarden in de startpopulatie berekend. Hierbij wordt verondersteld dat alle founders van de reeënpopulatie onverwant zijn. De gene diversity in de groep van 12 founders is 96 procent van de oorspronkelijke oostelijke populatie (zie §8.2).

Resultaten

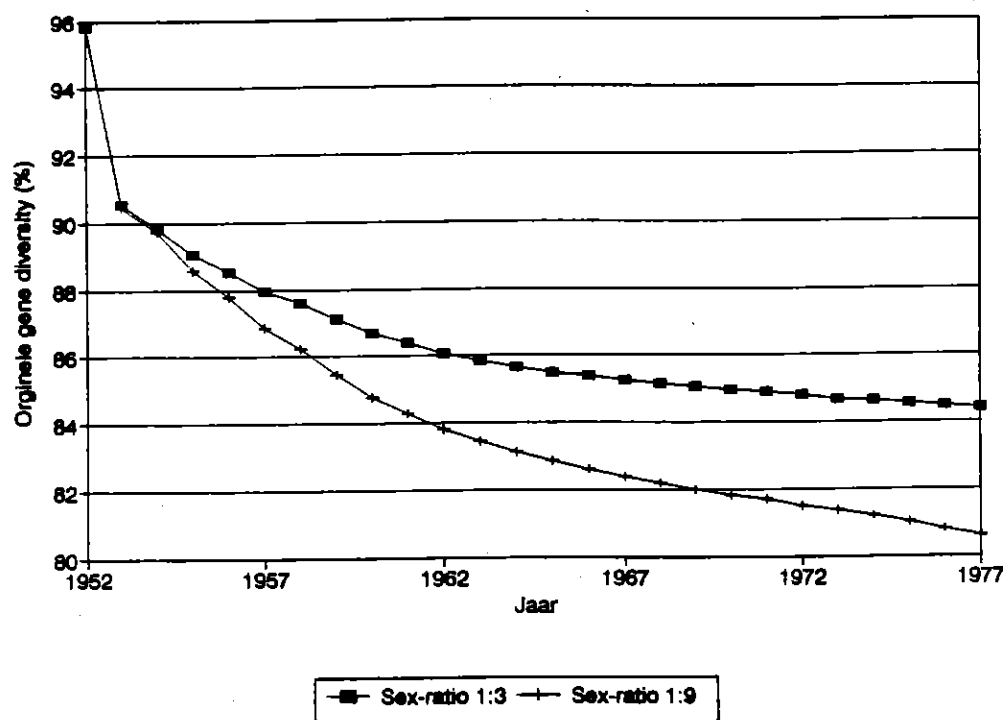
De resultaten van de VORTEX simulaties met scenario's 12 en 13 zijn weergegeven in tabel 10 (zie eveneens appendix D). De gemiddelde inteeltcoëfficiënt ligt, 25 jaar na introductie van de foundergroep, tussen 0,109 en 0,144 voor respectievelijk scenario's met 25 en 10 procent reproducerende reebokken. Ter vergelijking: een kruising tussen neef en nicht geeft een inteeltcoëfficiënt van 0,125). Het verlies in gene diversity ligt tussen 12 en 16 procent (respectievelijk scenario 12 en 13). De genetische variatie na 25 jaar ligt tussen 81 en 85 procent van de oorspronkelijke genetische variatie. Het genetisch verlies en de inteelt is feitelijk hoger dan uit deze simulaties naar voren komt. Het percentage reproducerende reeëiten is in werkelijkheid lager, - en dientengevolge de effectieve populatie -, dan in beide scenario's wordt verondersteld (zie §9.3).

Tabel 10. Invloed effectieve populatie grootte op genetische verlies en inteelt in de reeënpopulatie in de Amsterdamse Waterleidingduinen 25 jaar na introductie van de founders.

Percentage reproducerende bokken	Verlies in gene diversity (in %)	Gemiddelde inteeltcoëfficiënt	Percentage Gene diversity ^a
25 (scenario 12)	12,0	0,109	84,6
10 (scenario 13)	15,9	0,144	80,7

^a Berekend ten opzichte van oorspronkelijke populatie in oostelijk Nederland.

Het verloop van de genetische variatie (*gene diversity*) in de reeënpopulatie is voor beide scenario's weergegeven in figuur 10. Het verloop van de genetische variatie in de reeënpopulatie is een duidelijk voorbeeld van zogenaamde 'bottleneck effect' (Nei *et al.*, 1975). Het genetisch verlies is groot in de eerste jaren maar neemt bij een snel groeiende populatie snel af. Het verlies in de huidige populatie is afgenomen tot circa 3 procent per 25 jaar (zie Appendix D, scenario 8). Deze verliezen kunnen echter aanmerkelijk hoger liggen indien de reeënpopulatie ten gevolge van een catastrofe in grootte afneemt. Hierdoor ontstaat een nieuwe genetische *bottleneck*.



Figuur 10. VORTEXsimulatie: Invloed effectieve populatie op genetische variatie gedurende de eerste ontwikkelingsfase van de reeënpopulatie in de Amsterdamse Waterleidingduinen. Verschillen in effectieve populatie zijn in deze simulatie bepaald door het percentage reproducerende reebokken.

10. Discussie

Experimenten met het simulatiemodel VORTEX vormen de basis voor het opstellen van een prognose voor de ontwikkeling van de reeënpopulatie in de Amsterdamse Waterleidingduinen indien de beheersjacht wordt stilgezet. Resultaten uit één enkel simulatie-experiment zijn niet voldoende om een betrouwbare prognose op te stellen. Vergelijking van de resultaten uit de verschillende experimenten is daarvoor vereist. Hierbij dienen deze resultaten te worden geïnterpreteerd in combinatie met alle beschikbare (biologische) gegevens omtrent de AWD populatie.

Dichtheidsafhankelijk reproductief succes blijkt volgens simulatie-experimenten een vrij krachtig mechanisme dat, theoretisch gezien, de populatiedichtheid van reeën in de Amsterdamse Waterleidingduinen kan reguleren bij afwezigheid van beheersjacht. Verhoogde kalversterfte, in de eerste zes levensmaanden, ligt veeleer ten grondslag aan dit mechanisme dan een verminderde vruchtbaarheid van reeëiten. Een relatie tussen vruchtbaarheid (aantal embryo's) en dichtheid kon niet worden aangetoond voor de periode 1983-1993. Het valt niet uit te sluiten dat de vruchtbaarheid afneemt bij dichtheden die hoger zijn dan gedurende deze periode werden waargenomen.

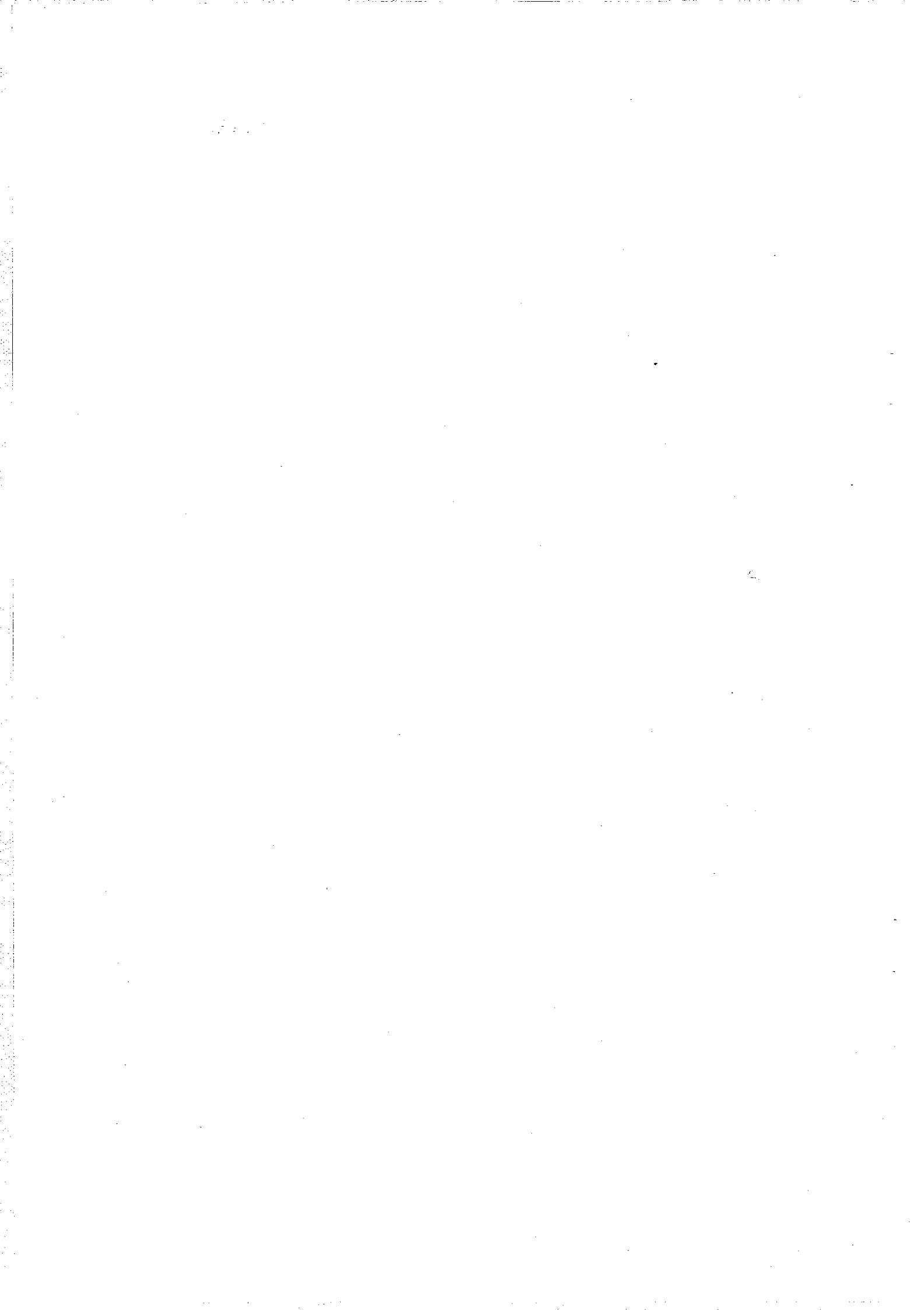
Verkeersslachtoffers hebben een duidelijke invloed op de populatiegrootte. Hierin speelt de geslachtsverhouding onder verkeersslachtoffers een belangrijke rol. Naarmate het aandeel van reeëiten toeneemt, neemt de populatiegrootte af. Verkeersslachtoffers zijn een duidelijke indicatie van (tijdelijke) emigratie uit de AWD. Gegevens over de werkelijke emigratie ontbreken echter. Zelfs het aantal verkeersslachtoffers is een conservatieve schatting daar niet alle aangereden reeën worden gemeld. Het valt te verwachten dat bij hogere populatiedichtheden de emigratie zal toenemen. Een exacte relatie tussen emigratie en populatiedichtheid is echter moeilijk aan te geven. De natuurlijke emigratie wordt beperkt door zowel het wildraster als 'verstedelijking' van gebieden rondom de AWD.

De resultaten uit de simulatie-experimenten laten niet toe om te concluderen dat de populatiegrootte volledig wordt gereguleerd door kalversterfte en, in mindere mate, door emigratie. Feitelijk wordt alleen de potentiële kracht van deze mechanismen, ten opzichte van lage mortaliteitspatronen onder (sub-)adulte reeën, door deze experimenten aangegeven. Een kanttekening dient geplaatst te worden bij het feit dat in de simulaties een (lineair) model is toegepast dat is gebaseerd op een correlatie tussen populatiegrootte en reproductief succes. VORTEX extrapoleert het reproductief succes voor populatiegrootten die buiten de geobserveerde waarden liggen. Het is echter de vraag of het toegepaste lineaire model geldigheid heeft bij extreme populatiegrootten. De aanwas in populaties boven 442 dieren is volgens het toegepaste model voor dichtheidsafhankelijke reproductie volledig afgenomen. Dit zou een massale kalversterfte impliceren. Indien de omstandigheden dusdanig zijn verslechterd dat alle kalveren sterven, zou men eveneens een toename in mortaliteit onder (sub-)adulte reeën verwachten. Volgens Kurt (1991) groeien reeënpopulaties in nieuwe gebieden, waar geen predatoren voorkomen door, totdat een algehele verslechtering in de conditie van individuele dieren optreedt (hij noemt dit de 'Kümmerphase'). De kans op het uitbreken van epidemieën in deze fase neemt dan sterk toe. Hier speelt de grote gevoeligheid van het ree voor parasitaire aandoeningen mede een belangrijke rol (zie §7.2). De snelle groei van de reeënpopulatie in de AWD gedurende de jaren zestig werd gevolgd door een periode met grote aantallen valwild. Het feit dat in die periode longworm in de reeën werd aangetoond is een aanwijzing voor een dergelijk 'regulerend' mechanisme in de AWD populatie. Binnen deze context lijkt verhoogde kalversterfte eerder een indicator voor de 'Kümmerphase' dan een zelfregulerend mechanisme op zich.

Een epidemie kan een abrupte afname in populatiegrootte tot gevolg hebben. Een sterke reductie in grootte brengt risico's ten aanzien van het voortbestaan van de reeënpopulatie in de Amsterdamse Waterleidingduinen met zich mee. Een kleine populatie kan door toevalsprocessen uitsterven (zie §9.1). De VORTEX simulaties met catastrofemodellen illustreren de risico's van een populatie 'crash'. Bijvoorbeeld een model waarbij de helft van de reeën in een catastrofe-jaar sterft geeft al een kans van twaalf procent dat de populatie na 25 jaar is uitgestorven. Hierbij dient te worden opgemerkt dat de kans dat een catastrofe optreedt eveneens in deze voorspelling is verwerkt (een kans van 1 op 20 per jaar). Dit betekent dat indien een catastrofe is opgetreden de kans op uitsterven vele malen hoger ligt.

In de door Kurt (1991) geschetste populatie-ontwikkeling lijkt het vrijwel onvermijdelijk dat een of meerdere epidemieën onder reeën in de AWD uitbreken. De aard en omvang is echter niet vooraf aan te geven. Hierbij dient opgemerkt te worden dat de lage genetische variatie in de AWD reeënpopulatie kan resulteren in een hogere gevoeligheid op zowel individueel als populatie niveau voor met name virusziekten (zie hoofdstuk 8). Een epidemie die tot gevolg heeft dat de populatie sterk in aantal afneemt creëert een nieuwe genetische *bottleneck*. Dit leidt tot een vicieuze cirkel (de *extinction vortex* genaamd) waarbij de genetische variatie afneemt en de gevoeligheid voor virusziekten toeneemt. Genetisch gezien kan dit proces alleen doorbroken worden indien onverwante

reeën zich, bijvoorbeeld na een *crash*, in de Amsterdamse Waterleidingduinen kunnen vestigen en deelnemen aan de reproductie. Het isolement van dit gebied laat een dergelijke immigratie, zonder menselijke assistentie, niet toe.



11. Conclusie en aanbevelingen

11.1. Conclusies

Het zal duidelijk zijn uit voorafgaande hoofdstukken dat voorspellingen omtrent ontwikkelingen van populaties met de nodige voorzichtigheid dienen te worden betracht. Alhoewel de beschikbare gegevens voor de reeënpopulatie in de Amsterdamse Waterleidingduinen zowel kwalitatief als kwantitatief vollediger zijn dan gegevens voor menig (reeën)populatie, is het toepassen van schattingen onvermijdelijk. Ondanks het feit dat de meer realistische simulatie-experimenten ontwikkelingen laten zien die binnen geobserveerde waarden vallen is het niet verantwoord om voorspellingen ten aanzien van de verwachte populatiegrootte te geven. Gelijktijdig geven zowel beschikbare (literatuur-)gegevens als simulatie-experimenten voldoende basis om verwachtingen ten aanzien van toekomstige trends in afwezigheid van beheersjacht te geven:

1. De populatie zal de eerste jaren in aantal toenemen. In eerste instantie is dit een logisch gevolg van het stilzetten van de beheersjacht. Immers (sub-)adulte reeën die uit de populatie zouden zijn verwijderd blijven in de populatie. Voorts wordt het aantal reproductieve reeëiten hiermee al in het eerste jaar uitgebreid.
2. De kalversterfte zal, zowel in relatieve als absolute zin, in de komende jaren toenemen. Deze sterfte hoeft niet beperkt te blijven tot de eerste zes levensmaanden (en daarmee veelal onopgemerkt te blijven) maar kan zich ook uiten in verzwakte reekalveren die in de winterperiode sterven (en als valwild worden opgemerkt).
3. Het aantal emigranten, en daarmee het aantal verkeersslachtoffers, zal tijdens de periode van populatiegroei toenemen. Emigratie is mede door het wildraaster lager dan in een niet-geïsoleerde populatie.
4. Het genetisch onderzoek heeft aangetoond dat de AWD populatie een zeer lage genetische variatie heeft in vergelijking tot populaties in Centraal Europa. Dit beperkt de overlevingskansen van de totale populatie bij veranderende omstandigheden.
5. Inteelt-effecten, ten gevolge van de expressie van schadelijke kenmerken, worden niet op grote schaal verwacht. Dergelijke kenmerken, voor zover deze in de founders aanwezig waren, zijn in de voorafgaande jaren (sinds 1952) door natuurlijke selectie op ingeteelde dieren grotendeels verdwenen.
6. Het is zeer waarschijnlijk dat epidemieën van met name parasitaire aandoeningen bij hoge dichtheden zullen uitbreken en daarmee de bestandsgrootte reduceren. Er zijn reële risico's dat de reeënpopulatie in de Amsterdamse Waterleidingduinen zich na een epidemie (of een catastrofe) niet kan herstellen en uiteindelijk zal uitsterven. De lage genetische variatie in de AWD populatie kan verhoogde gevoeligheid voor met name virusziekten met zich mee brengen.

11.2. Aanbevelingen

Parasitologisch onderzoek

Gezien de demografische risico's die zijn verbonden aan het uitbreken van epidemieën is het wenselijk om inzicht te verkrijgen in de parasitaire druk in de Amsterdamse Waterleidingduinen. Een dergelijke studie omvat een inventarisatie van de verscheidene parasitaire ziekten die in het gebied voorkomen. Afhankelijk van deze eerste inventarisatie kan bepaald worden in welke perioden (bijvoorbeeld vlak na het geboorteseizoen) het gebied jaarlijks bemonsterd wordt. Parasitologisch onderzoek kan geschieden via mestonderzoek en verse kadavers. Het verdient aanbeveling om regelmatig valwild op parasitaire aandoeningen te onderzoeken. Daarnaast kan onderzoek aan tussengastheren belangrijk zijn om een beter inzicht in de potentiële parasitaire druk te verkrijgen (predatoren, zoals vossen, kunnen bijvoorbeeld tussengastheer voor de lintworm zijn).

Monitoring

De reeënpopulatie in de Amsterdamse Waterleidingduinen kan gezien worden als een kleine populatie. Derhalve hebben verscheidene toevalsprocessen een relatief grote invloed op de ontwikkeling van deze populatie. Het monitoren van de populatie dient dan ook, onafhankelijk van het al dan niet toepassen van beheersjacht, te worden gecontinueerd. Het verdient aanbeveling om zowel censusgegevens als individuele gegevens over dode reeën (valwild en/of beheersjacht) in één systeem te automatiseren. Dit geeft de mogelijkheid om op eenvoudige manier verscheidene analyses, zoals in deze studie zijn toegepast, op de populatie uit te voeren.

Resultaten uit deze analyses kunnen worden gebruikt ten behoeve van het bepalen van de algehele 'conditie' van de reeënpopulatie. Belangrijke indicatoren zijn: (1) het percentage valwild op de totale populatiegrootte; (2) het jaarlijks reproductief succes van reegeiten, d.w.z. het gemiddeld aantal kalveren per reegeit en (3) het gemiddelde lichaamsgewicht in de populatie (uitgesplitst naar geslacht en leeftijd). Lichaamsgewichten in valwild zijn hiervoor niet bruikbaar.

Emigratie

Gezien de invloed van verkeersslachtoffers, en dus emigratie, op de populatieontwikkeling is een veldstudie naar de feitelijke emigratie van reeën uit de Amsterdamse Waterleidingduinen wenselijk.

Predatiegedrag van vossen

Een veldstudie naar het predatiegedrag van vossen in de Amsterdamse Waterleidingduinen met betrekking tot reekalveren kan wenselijk zijn. Vossen die prederen op gezonde reekalveren hebben invloed op de ontwikkeling van de populatie. Indien de vos zich gedraagt als aaseter of predeert op sterk verzwakte (stervende) reekalveren heeft deze soort geen direct effect op de populatiegrootte.

12. Literatuur

- Chepko-Sade, B. D. en Z. T. Halpin. 1987. Mammalian dispersal patterns: the effects of social structure on population genetics. Chicago: Chicago University Press.
- Frankel, O. H. en M. E. Soulé. 1981. Conservation and evolution. Cambridge, Cambridge University Press.
- Gemeentewaterleidingen Amsterdam. 1992. Nota Natuurbeheer in de Amsterdamse Waterleidingduinen 1990-2000. Gemeentebld 1994, bijlage L.
- Gemeentewaterleidingen Amsterdam. 1993. Onderzoeksplan ree. Afdeling Natuur- en Terreinbeheer Gemeentewaterleidingen Amsterdam.
- Krebs, C. J. 1985. Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance. Derde editie. New York: Harper & Row, Publishers.
- Kurt, F. 1991. Das Reh in der Kulturlandschaft: Sozialverhalten und Ökologie eines Anpassers. Hamburg: Verlag Paul Parey
- Lacy, R. C., Flesness, N. R., en U. S. Seal. 1989. Puerto Rican parrot population viability analysis. Apple Valley (MN): Captive Breeding Specialist Group, SSC, IUCN.
- Lacy, R. C. en T. J. Kreeger. 1992. VORTEX users manual for version 5.1. Apple Valley (MN): Captive Breeding Specialist Group, SSC, IUCN.
- Melchers, M. en Timmermans, G. 1991. Haring in het IJ, de verborgen dierenwereld van Amsterdam. Stadsdrukkerij Amsterdam.
- Mulder, J. L. 1988. De vos in het Noordhollands Duinreservaat. Deel 2: Het voedsel van de vos. PWN, Bloemendaal.
- Nei, M. 1987. Molecular evolutionary genetics. New York: Columbia University Press.
- Nei, M., Maruyama, T. en R. Chakraborty. 1975. The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution* 29: 1-10.
- O'Brien, S. J., Roelke, M. E., Marker, L., Newman, A., Winkler, C. W., Meltzer, D., Colly, L., Everman, J., Bush, M. en D.E. Wildt. A genetic basis for species vulnerability in the cheetah. *Science* 227: 1428-1434.
- Princée, F. P. G. 1988. Genetic variation in the zoo population of the red panda subspecies *Ailurus fulgens fulgens*. *Zoo Biology* 7: 219-231.
- Princée, F. P. G. 1992. Genetic and demographic analyses of Amur tigers. Pp: 39-58 in R. L. Tilson, T. J. Foose en F. P. G. Princée (eds.), Tiger Global Animal Survival Action Plan, review draft. Apple Valley (MN): Captive Breeding Specialist Group, SSC, IUCN.
- Princée, F. P. G. in press. Overcoming constraints of social structure and incomplete pedigree data through low intensity management. In: J. D. Ballou, M. Gilpin en T. J. Foose (eds.), Analytical methods and strategies in small population conservation. New York: Columbia University Press.

- Ralls, K. en J. D. Ballou. 1983. Extinction: Lessons from zoos. Pp:164-84 in C. Schonewald-Cox, S. M. Chambers, B. MacBride en W. L. Thomas (eds.), *Genetics and Conservation. A reference for managing wild animal and plant populations*. Menlo Park: The Benjamin/Cummings Publishing Company.
- Ratcliffe, P. R. en B. A. Mayle. 1992. *Forestry Commission Bulletin 105: Roe deer biology and management*. London: HMSO.
- Sokal, R.R. en F. J. Rohlf. 1981. *Biometrics*, tweede editie. New York: W.H. Freeman.
- Stadig, D. B. en M.J. Ph. A. Clerx. 1992. Notitie 269, 28-02-1992: "Reeënjacht in de Amsterdamse Waterleidingduinen beëindigen", *Gemeentebld Amsterdam afd 1*: 550-53.
- Starfield, A. M. en A. L. Bleloch. 1991. *Building models for conservation and wildlife management*, tweede editie. Edina (MN): Burgess International Group.
- Stubbe, C. 1990. *Rehwild*. Derde editie. Berlin: Deutscher Landwirtschaftsverlag.
- Templeton, A. R. en B. Read. 1983. The elimination of inbreeding depression in a captive herd of Speke's gazelle. Pp: 241-61 in C. Schonewald-Cox, S. M. Chambers, B. MacBride en W. L. Thomas (eds.), *Genetics and Conservation. A reference for managing wild animal and plant populations*. Menlo Park: The Benjamin/Cummings Publishing Company.
- Verdonk, H.J. 1973. Reewild in het duingebied. *Waterwereld* 26(1): 11-14. Gemeentewaterleidingen Amsterdam.
- Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16: 97-159.

Appendices

Appendix A. Reconstructie leeftijdsopbouw

De methode die is toegepast om een reconstructie van de leeftijdsopbouw alsmede een betere benadering van de populatiegrootte te geven wordt in deze appendix beschreven. Deze methode is gebaseerd op jaarlijkse tellingen, leeftijdsgegevens van dode dieren (beheersjacht of valwild). De groep reebokken in de Amsterdamse Waterleidingduinen tussen 1983 en 1988 dient als voorbeeld.

De populatie in april 1983 bestaat uit 28 kalveren (klasse 0) die zijn geboren in het voorafgaande jaar. Gegevens over de leeftijd van de 45 (sub-)adulte bokken ontbreken. Derhalve worden zij in de 'rest' klasse 1+ ondergebracht. Een jaar later (1984) vormt de groep kalveren, na aftrek van gestorven kalveren in de tussenliggende periode, de leeftijdsklasse 1 per april 1984. Klasse 1+ vormt, na aftrek van gestorven bokken van 1 jaar en ouder, de nieuwe klasse 2+ in het jaar 1984. Ieder volgend jaar kan een extra klasse accurater worden ingevuld en schuift de restgroep een klasse op. Alle bokken van 10 jaar en ouder worden in klasse 10+ ondergebracht.

Jaar	0	1	2	3	4	5	6
1983	28			45 (73)			
1984	27 (29)	16		29 (57)			
1985	13 (15)	11 (13)	14		16 (44)		
1986	8 (25)	6 (8)	10 (12)	13		3 (31)	
1987	22	-7 (10)	3 (5)	5 (7)	11	-12 (16)	
1988	21	3	-10 (0)	-2 (0)	-2 (0)	6	-16 (0)

De leeftijdsopbouw in 1988 geeft een negatief aantal voor bokken in de leeftijdsklasse 2. Er zijn meer bokken uit klasse 1 gestorven dan in april 1987 zijn waargenomen. Een eerste correctie is het op nul stellen van het aantal bokken in klasse 2 per april 1988. Vervolgens dient het aantal gestorven bokken te worden opgeteld bij klasse 1 voor het jaar 1987 (wat een groep van 10 oplevert). Het blijkt echter dat in de periode 1986 - 1987 een aantal van 15 bokken uit leeftijdsklasse 0 zijn gestorven terwijl er in april 1986 slechts 8 zijn waargenomen. Na optelling van het totaal aantal gestorven bokken blijkt dat er in april 1986 minimaal 25 bokken in de klasse 0 zijn geweest. Op eenzelfde manier worden correcties voor alle klassen doorgevoerd. Deze gecorrigeerde censusgegevens zijn in de tabel tussen haakjes weergegeven.

Indien de laatste census hoger uitvalt dan de totalen in de jaarklassen kan een extra correctie worden doorgevoerd. Het verschil wordt dan verdeeld tussen klasse 1 en de hoogste klasse (in het voorbeeld is dit klasse 6). Klasse 0 (kalveren) wordt in deze verdeling niet betrokken. Dit is immers de enige groep die specifiek in de censusgegevens is opgenomen. Een gelijkmatige verdeling verdient voorkeur bij kleine populaties, zeker indien tussenliggende klassen leeg zijn. De verschillen tussen census en leeftijdsopbouw zijn hier het gevolg van onnauwkeurigheden in de steekproef (d.w.z. observaties). Een verdeling die is gebaseerd op aandeel van een klasse in het totaal kan worden toegepast in grote populaties waarin de steekproef (d.w.z. observaties) representatief is voor de werkelijke leeftijdsopbouw.



**Appendix B. Allozyme variability in two populations of roe deer
from The Netherlands**

**ALLOZYME VARIABILITY IN TWO POPULATIONS OF
ROE DEER
FROM THE NETHERLANDS**

Arnd Schreiber and Peter Fakler

*Zoologisches Institut I, Universität Heidelberg, Im Neuenheimer Feld 230, D-
69120 Heidelberg, Deutschland*

Abstract

Based on an electrophoretic study of 25 genetically-encoded loci in 30 roe deer from two populations in the Netherlands, three two-allelic polymorphisms are described. Another two loci are polymorphic but not amenable to genotyping at the present stage of the analysis, and another three proteins are variable and possibly polymorphic. The proportion of polymorphic loci in both populations does not differ grossly from typical populations in Eastern Central Europe, though heterozygosity is lower. Two out of three genotyped polymorphisms are based on very rare alleles, which are easily lost by genetic drift. Without exchange with additional populations, these polymorphisms are likely to be lost in isolated stocks.

1. INTRODUCTION

Although roe deer is the largest and most widespread mammalian herbivore in many European wildlife habitats and subject to numerous management decisions, its population genetic structure is still insufficiently understood, although at least seven publications are available on this subject. The most comprehensive published investigations are by G. HARTL and coworkers (1988, 1991) on populations from Austria, Hungary and Switzerland, the other papers being more restricted in scope, concerning both the number of sampled individuals, and of genetic loci (MAUGHAN & WILLIAMS 1967, LAWTON & SUTTON 1981, 1982, BACCUS et al. 1983, GYLLENSTEN et al. 1983). The overall results emerging from these studies are as follows:

- Roe deer is a particularly polymorphic species, with approximately 30% of electrophoretic loci being polymorphic in Eastern Central Europe.
- A portion of some 10% of the species's total genetic variation is due to interdemographic differentiation, and the pattern of local allele frequencies suggest periodic bottlenecks and recolonization of local habitats.

Other evidence than electrophoretic work relevant to population differentiation, including socio-ecological studies, demographic analysis, etc. (review: KURT 1991) also suggest that *Capreolus* takes a position within the continuum connecting r- and k-strategists which lies towards the r-selected end of the spectrum, characterized by high population turnover, the potential of quick adaptation to local conditions, and marked colonizing abilities.

While the available population genetic evidence is in agreement of what can be deduced from the considerable ecological and behavioural knowledge on *Capreolus*, there are huge gaps in our knowledge concerning roe deer's population genetics. Multilocus-studies are essentially confined to Eastern Central Europe, which is particularly disturbing given the documented variability in roe deer social and demographic organization which ranges from populations built by philopatric, territorial specimens with different degrees of sociological stability to herd-formation in open habitats.

All genetic markers available from electrophoretic studies have been found in samples received from hunted specimens, with pedigrees remaining unknown. There appears never to have been attempts to verify the concluded codominant mode of inheritance of the alleles deduced from the electrophoretic phenotypes of the various proteins studied.

As a consequence, any study on roe deer cannot base on existing, well-documented genetic markers but has to begin literally at "point zero", i.e. studying as many proteins as possible, and to optimize the resolution any allozyme systems which

appear variable during the first pilot screens, so that genotyping becomes possible. Unfortunately, the group of researchers which published most data on roe deer genetics did not specify the methodic details of their electrophoretic analysis, and therefore subsequent workers cannot base on previous analytic experience. Equally problematic, there is little possibility to compare any alleles identified in subsequent investigations with what has been published before.

As a consequence, the point of departure for the present comparison of genetic variability between two populations of Dutch roe deer was the time- and resource-consuming necessity to optimize and develop electrophoretic systems for any allozyme suspected to be polymorphic during a first pilot screen of as many loci as possible.

2. ANALYSIS

A total of 30 roe deer, 14 from the populations managed by the Amsterdam Drinking Water Company (called "dune population" in the following), and 16 from Flevoland, were analyzed as to 25 loci (Tables 1., 2.) of protein-encoding genes. Kidney and liver isoenzymes were compared for each specimen of which both tissues were available. Thus, 750 genotypes were resolved for both populations, plus another 90 more for those enzymes in which liver and kidney displayed different isoenzyme patterns: SOD, PGM1, EST (substrate: methyl-umbelliferyl acetate). However, since we are unaware of possible non-genetic modifications of isoenzymes between different organs, which may pretend the existence of different gene products expressed variably between tissues, we did not include these tissue-specific enzymes as additional genotypes.

For each deer and each tissue, samples were homogenized in 50 mM Tris/HCl-buffer pH 7.5, and the lysates run on 1 mm thin horizontal agarose gels (Multiphor electrophoresis chambers, LKB Pharmacia). After electrophoresis, enzymes were specifically stained using the protocols described in detail elsewhere (SCHREIBER 1991, RIFFEL & SCHREIBER 1993).

Polymorphic systems, and those variable allozymes which we found difficult to resolve by agarose gel electrophoresis were analyzed additionally by isoelectric focusing. This technique is based on ultra-thin polycarylamide gels (0,3 mm) which contain ampholines, i.e. substances which behave as acids and as alkalines at the same time. During the electrophoresis, these ampholines migrate to their isoelectric points and rest there, thus creating a gradient of pH-values acrosss the gel. Any proteins migrating in this field rest at the position of their isoelectric point. This behaviour results in very sharp resolution. Details of the analytic methods, and the statistical procedures to compute parameters for the characterization of populations have been described previously (SCHREIBER 1991, RIFFEL & SCHREIBER 1993).

3. RESULTS

3.1 Descriptive genetics

Electrophoretic conditions were established for 17 allozyme system from *Capreolus* which represented 27 expressed genetic allozyme loci (Tables 1,2). Of these, 23 were sufficiently resolved and scorable. In addition, the non-enzymatic haemoglobin could be resolved from blood cells contained in the samples, increasing the number of screened loci to 25. Sixteen of the allozyme loci were identical (monomorphic) within and between populations: ACP (possibly two loci), ADH, GLUDH, GOT-1, GOT-2, GDH-1, GDH-2, DIA-1, DIA-2, MDH-1, MDH-2, ME-1, ICD-1 (ICD-2 not scorable), LDH-1, PGM-1. Both haemoglobin-forming protein chains, Hb alpha and Hb beta, were also monomorphic, bringing non-variable loci to sixteen.

Variability was encountered in the following seven proteins: MPI, SOD, LDH-2, AK, PGM-2, PEP-2, and EST (substrate: methyl-umbelliferyl acetate). Some care is required when interpreting variable systems as genetically determined polymorphisms in a species whose genetics has been studied as little as in roe deer, and we classify the variants into three groups: (i) allelic polymorphism, (ii) probable polymorphisms which cannot be genotyped in all cases, and (iii) protein variation probably due to non-genetically determined variability. The first group is useful for population analysis, the second group for calculation of percentages of polymorphic loci but not of heterozygosity, while the third group has to be omitted from further considerations until pedigreed families of *Capreolus* are available for tracing the inheritance of possible alleles.

3.1.1 Polymorphisms

Three allelic polymorphisms were encountered:

MPI: MPI produced a single-banded zymogram in all specimens with the exception of one individual which was a heterozygote containing a second allele, equally single-banded. The relative activity of each of the MPI-bands in the double-banded heterozygous pattern was reduced, as is expected in a codominantly expressed polymorphism.

SOD: Superoxide dismutase activity was observed in several gels stained for formazan appearance. However, best resolution was obtained in focusing gels with a narrow pH-gradient of 5-7. In this system, another allele, second to the main type encountered in the majority of deer, was seen in one individual.

LDH-2: The activity of the more cathodally-migrating locus of LDH was considerably weaker than of LDH-1 but still clear enough for population screening. Two patterns were evident on the gels, one obviously the heterozygous combination of

the major type with a second, rarer allele.

3.1.2. Polymorphisms which require further electrophoretic analysis.

In addition to the mentioned two-allele systems, the following proteins produced variable patterns but even when using different buffer systems, and applying isoelectric focusing both in the wide (pH 3,5-10) and narrow (pH 5-7) pH ranges, we failed to resolve this variation sufficiently for genotyping. Polymorphism of these proteins has been published (HARTL et al. 1991) but the publications lack the methodic details required for attempting their resolution conditions, as well as a description or illustration of the patterns. On the basis of our gels we prefer not to interpret these patterns as genotypes until either pedigree populations become available, or tissues with possibly less complex allozyme patterns (e.g., red blood cells) can be investigated. Unfortunately, it is AK and PGM which may constitute useful systems for comparing the two populations because both of them looked highly variable. Quite evidently, heterozygosity values would increase if these systems could be included.

AK: In agarose gel electrophoresis, AK migrated slowly, and the low molecular sieve effect of agarose gels did not contribute to increased resolution of those activity spots remaining close to the origin of sample application on the gel. Isoelectric focusing produced so many closely packed bands (>20) that any interpretation would be premature without a better knowledge of the formal genetics of this system in *Capreolus*. Presumably, two loci contributed to the AK patterns, both of which may be variable, and which overlap on the gel. Quite probably, more than two alleles are involved.

PGM: In focusing gels with narrow (pH 5-7) and wide (pH 3,5-10) pH-gradients, two PGM-isoenzymes appeared. One, named PGM-1, was monomorphic, while the other was variable. This variation in the focusing pattern was not as extensive as the PGM-polymorphism which we described previously from a bovid (Schreiber et al. 1993) but rather resembled the minor variants found when "subtyping" human PGM.

3.1.3. Further variation

Three more systems showed variation in electrophoretic pattern but we are not definitely certain as to the genetic determination.

ME: Malic enzyme produced variable zymograms. However, we believe that this variation has a non-genetic background, possibly biochemical modification of the

molecule after genetic expression. Again, pedigree material would be preferable. HARTL & REIMOSER (1988) interpreted this system as polymorphic but HARTL et al. (1991) omitted it from their more recent analysis for not being consistently scorable. Irrespective of this variation, the other of the two ME-isoenzymes was monomorphic.

Another two systems cannot be finally judged: One locus with esterase activity (substrate: methyl-umbelliferyl acetate) was variable and initially 13 roe deer could be allocated to either one of three patterns which resembled a two-allele polymorphism. However, the patterns were difficult to recognize in several samples, and the system was obviously sensitive to ageing of the tissues. Therefore, we prefer to omit this system from any interpretation, in the knowledge that we possible may lose information. The same conclusion was reached concerning PEP-2, since again this protein produced patterns which were difficult to reproduce.

3.2 Genetic variability in Dutch roe deer

In summary, the screening of unpedigreed 30 roe deer from two Dutch populations revealed three clearly interpretable two-allele systems, plus another two enzymes definitely subject to genetic variation (although we consider any genotyping doubtful at the present stage of the analysis), plus another three loci which may represent either polymorphism or rather be subject to non-genetic variation.

Omitting the doubtful variants, we have five genetic polymorphisms (three of which could be genotyped) from a locus sample of 25 protein-coding loci. This yields a proportion of genetic polymorphism (P) of 20,0 % which lies in the upper range of P-value among cervid species in general: P = 31,6% in white-tailed deer, 20,6% in red deer, 2,0% in fallow deer (review: HARTL et al. 1991). HARTL and coworkers (1988, 1991) found a mean P for their Eastern European populations of 15,8%, and if all studies on roe deer are combined, polymorphism has been found at 30% of the loci ever studied electrophoretically. The Dutch metapopulation thus ranges above the mean found in East Central Europe.

However, as will be evident from the preceding text, any direct comparison of the polymorphism encountered in the Dutch roe deer with the considerable data body from East Central Europe is premature because of differences between the analytic approaches chosen. This affects both the identity of loci studied, since the tendency to evolve polymorphism differs widely between loci, and the exact composition of the locus sample is of decisive importance for P-values. Differences between biochemical methods can also be expected, particularly the chemical composition of the electrophoresis buffers which have not been indicated in the numerically comprehensive study by HARTL and others. In addition, all our genotyped polymorphisms are based on rare alleles, as is evident from Table 3 which lists

allele frequencies: MPI polymorphism rests on a single heterozygous individual from the dune population, and SOD polymorphism on a single heterozygote from Flevoland. LDH-2 is exceptional in having two alleles in both populations. I.e. P for either the dune or the Flevoland populations are merely 17,4%, and thus closer to the single-population average found in Austria, Switzerland, and Hungary.

Heterozygosity (percentage of heterozygous genotypes related to all measured genotypes) is considerably lower in our sample than reported by HARTL and coworkers. They found a mean of 4.6% heterozygote loci patterns for single populations, and a derived 5.6% if the idealized metapopulation of all studied stocks has been considered. If we neglect those loci which were polymorphic but where we failed to differentiate all genotypes (i.e. 19 loci remaining), heterozygosity (H) in the dune population measured 1,1%, and in Flevoland roe deer 0,98%. However, all systems unambiguously phenotyped by us rest on rare alleles which contribute but little to overall heterozygosity, and AK and PGM with their putatively more balanced frequencies could not be interpreted on the basis of the present material.

Allele frequencies and genotypes encountered in both populations are listed in Table 3. Nei's standard genetic distance between both populations amounts to 0.0016 which is much lower than the mean value of 0.0064 found for the more heterozygous stocks from East Central Europe. Genetic identity (I) was 0.9998 (mean value for Austria: 0.9937). There are no obvious deviations in genotype frequencies from Hardy-Weinberg-relations which would suggest sub-structures within either populations.

The occurrence of rare alleles in small sample sizes is partly determined by chance alone. Therefore, any conclusions as to differences of polymorphism between both populations should be treated cautiously. Pairwise comparisons of allele frequencies did not reveal significant differences between populations. This means that the genetic distance derived may be distorted by sample size effects, although this possibility is not a necessity.

4. CONCLUSIONS

One may conclude that in principle the overall pattern found for other populations of roe deer also holds true for the two Dutch populations covered by the present study: a relatively high proportion of polymorphic loci, the presence of rare alleles and therefore a comparatively low heterozygosity (considering the number of polymorphisms). Quite evidently, stochastic factors of genetic drift play a prominent role in roe deer population genetics. This pattern is typical of a very polymorphic species with somewhat unstable demographic conditions, i.e. a colonizer. While bottlenecks may be a factor in the natural lifestyle of the species, continued isolation of small populations of *Capreolus* will see the loss of alleles at a faster rate than if allele frequencies were more balanced. Heterozygosity is lower in both Dutch populations than typical in Austria, Switzerland, and Hungary, although we have omitted two systems which may increase that value. While our results do show remaining genetic variation in both populations, the lower heterozygosity may indicate that a process of variability reduction is going on in the Dutch populations.

Bottle-necks and colonization events in man-dominated and fragmented habitats may be entirely compatible with the natural lifestyle of the species. However, a faster rate of genetic differentiation between isolated stocks can be postulated for *Capreolus* than for red deer (cf. HARTI et al. 1991), given the predominance of rare alleles, and if those rare alleles are to be preserved in isolated populations at the long-term, the imitation of natural patterns of gene flow should be considered.

5. OUTLOOK

Efforts to resolve AK and PGM variation described here to the level of individual alleles continue. After resolution, final values for heterozygosity can be quantified. Additional studies into genetic differentiation of roe deer in man-dominated landscapes which are strongly modified when compared to the species's natural habitats would be scientifically rewarding, and of interest of applied wildlife biology. The authors try to organize a follow-up study, including populations from Germany and France, and would welcome continued support from the Dutch colleagues to understand more efficiently the seemingly complex population structure of the commonest large mammal species remaining in most parts of Northwest Europe. Of particular importance for practice would be the comparison of roe deer demes subject to different ways of social organization.

REFERENCES

- BACCUS, R., RYMAN, N., SMITH, M.H., REUTERWALL, C., CAMERON, D. (1983). Genetic variability and differentiation of large grazing mammals. *J. Mamm.* 64: 109-120.
- GYLLENSTEN, U., REUTERWALL, C., RYMAN, N., STAHL, G. 1980. Geographical variation of transferrin allele frequencies in three deer species from Scandinavia. *Hereditas* 92: 237-241.
- HARTL, G.B., REIMOSER, F. 1988. Biochemical variation in roe deer (*Capreolus capreolus*): are r-strategists among deer genetically less variable than k-strategists? *Heredity* 60: 221-227.
- HARTL, G.B., REIMOSER, F., WILLING, R., KÖLLER, J. 1991. genetic variability and differentiation in roe deer (*Capreolus capreolus*) of Central Europe. *Genet. Sel. Evol.* 23: 281-299.
- KURT, F. 1991. Das Reh in der Kulturlandschaft. Sozialverhalten und Ökologie eines Anpassers. Hamburg, Parey.
- LAWTON, M.E., SUTTON, J.G. 1981. Species identification of deer blood by isoelectric focusing. *Deer* 5: 285-288.
- LAWTON, M.E., SUTTON, J.G. 1982. Species identification of deer blood by isoelectric focusing. *J Forensic Sci.* 22: 361-366.
- MAUGHAN, E., WILLIAMS, J.B. 1967. Haemoglobin types in deer. *Nature* 215: 404-450.
- RIFFEL, M., SCHREIBER, A. 1993. Genetische Inventarisierung fragmentierter Fischpopulationen als Basis für ihr Erhaltungsmanagement. Veröff. Projekt Angewandte Ökologie, Karlsruhe.
- SCHREIBER, A. 1991. Molekulare Individualität und Naturschutz. Populationsgenetische Beiträge zur Erhaltung bedrohter Arten. PhD Thesis, University of Heidelberg.
- SCHREIBER, A., NÖTZOLD, G., HELD, M. 1993. molecular and chromosomal evolution in anoa. *Ztschr. Zoolog. Syst. Evolutionsforschung* 31: 64-79.

Tab. 1. Proteins studied in Dutch roe deer. Systems marked with an asterisk did not reveal informative patterns.

<i>Protein</i>	<i>E.C. Number</i>
Acid phosphatase (ACP)	3.1.3.2
Adenylate kinase (AK)	3.5.4.4
*Alcaline phosphatase (ALP)	3.1.3.1
Alcohol dehydrogenase (ADH)	1.1.1.1
Carbonic anhydrase (CA)	4.2.1.1
Esterase (EST)	3.1.1.1
Glucose dehydrogenase (GDH)	1.1.1.47
* Glucose phosphate isomerase (GPI)	5.3.1.9
Glutamate dehydrogenase (GLUDH)	1.4.1.3
Glutamate oxalacetate transaminase (GOT)	2.6.1.1
Haemoglobin (Hb)	
Isocitrate dehydrogenase (ICD)	1.1.1.42
Lactate dehydrogenase (LDH)	1.1.1.27
Malate dehydrogenase (MDH)	1.1.1.37
Malic enzyme (ME)	1.1.1.40
Mannose phosphate isomerase (MPI)	5.3.1.8
NADH-Diaphorase (DIA)	1.6.2.2
Peptidase (PEP)	3.4.11
* Phosphogluconate dehydrogenase (PGD)	1.1.1.44
Phosphoglucomutase (PGM)	2.7.5.1
* Sorbitol dehydrogenase (SDH)	1.1.1.14
Superoxide dismutase (SOD)	1.15.1.1

Tab.2. Electrophoretic conditions chosen to study allozymes in roe deer.

AGE = agarose gel electrophoresis, IEF = isoelectric focusing, el. = electrode.

<i>Protein</i>	<i>Alleles</i>	<i>Technique</i>	<i>Buffer</i>
ACP	1	AGE	el.: 0.15M trisodium citrate/0.24M sodium dihydrogen phosphate, pH 8.0; gel: 1:40 dil. of el. buffer
ADH	1	AGE	el.: 0.47 M tris/citrate, pH 8.6 gel: 1:20 dil. of electrode buffer
ALP	?	AGE	el.: boric acid/NaOH, pH 8.0 gel: 0.076 M tris/0.007 M citric acid, pH 8.6
AK	?	IEF	
CA	1	AGE	el.: 1:14 dil. of 0.9M tris/0.5M boric acid/0.02M EDTA gel : 1: 40 dil. of the above stock solution
DIA-1,-2	1+1	AGE	el.: 1.3 M tris/0.07 M boric acid/0.003 M EDTA gel: 0.09M tris/ 0.05 M boric acid/ 0.002 M EDTA
EST	?	AGE	el.: 0.1 M tris/0.1 M maleic anhydride, pH 7.2 gel: 1: 10 dil. of el. buffer
GDH-1,-2	1+1	AGE	el.:0.687 M tris/0.157 M citric acid, pH 8.0 gel: 1:30 dil. of el. buffer
GLUDH	1	AGE	el.: 0.135 M tris/citrate pH 7.0 gel: 1:4 dil. of el. buffer
GOT-1,-2	1+1	AGE	el.:0.687 M tris/0.157 M citric acid, pH 8.0 gel: 1:30 dil. of el. buffer
GPI	?	AGE	el.: 0.25 M tris/ 0.057 M citric acid, pH 8.0 gel: 0.017 M tris/0.0023 M citric acid, pH 8.0
Hb	1+1	IEF	
ICD-1,-2	1+1	AGE	el.: 0.245 M NaH ₂ PO ₄ /0.15 M citric acid, pH 5.9 gel: 1:40 dil. of el. buffer
LDH-1	1	AGE	el.:0.687 M tris/0.157 M citric acid, pH 8.0 gel: 1:30 dil. of el. buffer
LDH-2	2	AGE	as LDH-1
MDH-1,-2	1+1	AGE	el.: 0.135 M tris/citrate pH 7.0 gel: 1:4 dil of el. buffer
ME-1	?	AGE	el.:0.687 M tris/0.157 M citric acid, pH 8.0 gel: 1:30 dil. of el. buffer
ME-2	1	AGE	as ME-1
MPI	2	AGE	el.: 0.05 M tris/0.05 M NaH ₂ PO ₄ , pH 8.3
PEP	?	AGE	el.: 0.1 M tris/0.1 M NaH ₂ PO ₄ , pH 7.4 gel: 1: 20 dil. of el. buffer
PGD	?	AGE	el.: 0.1 M phosphate, pH 7.0 gel: 1:10 dil. of el. buffer
PGM	?	IEF	

SDH	?	AGE	el.: 0.15 M Triethanolamine/HCl, pH 8.6 gel: 1:5 dil of el. buffer
SOD	2	AGE	el.: 0.1 M phosphate, pH 7.0 gel: 0.01 M phosphate, pH 7.0

Tab. 3. Allele frequencies and genotypes of polymorphic proteins from roe deer.

MPI

dunes
n = 14 roe deer

Flevoland
n = 16 roe deer

$p_{MPIa} = 0,96$
 $q_{MPIb} = 0,04$ (single heterozygote)

$P_{MPIa} = 1,00$

Genotype distribution:

	AA	AB	BB		AA	AB	BB
genotypes observed	13	1	0		16	0	0
genotypes expected	12,88	1,12	< 0,002		16	0	0

SOD

dunes
n = 14 roe deer

Flevoland
n = 16 roe deer

$p_{SODa} = 1,00$

$p_{SODa} = 0,97$
 $q_{SODb} = 0,03$ (single heterozygote)

Genotype distribution:

	AA	AB	BB		AA	AB	BB
genotypes obs.	14	0	0		15	1	0
genotypes exp.	14	0	0		15,05	0,93	< 0,0009

LDH-2

dunes
n = 14 roe deer

$P_{LDH-2a} = 0,89$
 $q_{LDH-2b} = 0,11$

Flevoland
n = 16 roe deer

$P_{LDH-2a} = 0,94$
 $q_{LDH-2b} = 0,06$

Genotype distribution:

	AA	AB	BB	AA	AB	BB
genotypes obs.	11	3	0	14	2	0
genotypes exp.	11,08	2,7	0,16	14,1	1,8	0,05



Appendix C. Basis parameters VORTEX simulatie

Simulation options	Settings
Number of simulations	250
Number of years	25
Number of populations	1
Migration rates	0
Inbreeding depression?	Simulation dependent
Heterosis or Recessive lethals	Heterosis
Lethal equivalents	3.14
EV(repro) correlated with EV(surv)?	Yes
Number of catastrophes	Simulation dependent
Breeding system	Polygynous
First age of breeding	2
Maximum life-span	10
Sex-ratio at birth	0.51
Maximum litter size	1
Density dependent breeding	$\% \text{Breeding} = -0.31N + 136.6$
Female fertility	
Group	no litter 1 SD (in %)
% of adult ♀♀	33.2 66.8 16.8
Mortality rates	Simulation dependent
Catastrophies	Severity on
Type	Risk(%) Reproduction Survival
1	Simulation dependent
2	0 0 0
All adult males in breeding pool	No
% of males in breeding pool (a)	25
% of adult males that sire kids (b)	
mean number of litters sired (c)	
Stable age distribution	No
Initial population size	see Figure 3

Simulation options	Settings				
Carrying capacity (K)	1000				
SD in K due to EV	0				
Trend in K?	No				
When will K change (years)?	0				
% annual increase or decrease?	0				
Harvest?	Simulation dependent (road kills)				
First year	Simulation dependent				
Last year	Simulation dependent				
Interval	1 year				
	Group	Juvenile	Adult		
	Females	0	Simulation dependent		
	Males	0	Simulation dependent		
Supplement?	No				
First year	0				
Last year	0				
Interval	0				
	Group	Age 1	Age 2	Age 3	Age 4
	Females	0	0	0	0
	Males	0	0	0	0

Appendix D. Samenvatting VORTEX resultaten

Een samenvatting van de resultaten zoals deze door VORTEX worden geproduceerd is in deze appendix opgenomen.

Scenario 1

Mean final population for successful cases was 187.38 (6.20 SE, 97.97 SD)

Age 1	Adults	Total	
24.62	70.86	95.49	Males
17.89	74.00	91.89	Females

Without harvest/supplementation, prior to carrying capacity truncation, mean growth rate (r) was -0.0210 (0.0019 SE, 0.1485 SD)

Final expected heterozygosity was	0.9684	(0.0013 SE, 0.0208 SD)
Final observed heterozygosity was	0.9806	(0.0010 SE, 0.0166 SD)
Final number of alleles was	65.57	(1.43 SE, 22.69 SD)

Scenario 2

Mean final population for successful cases was 1000.21 (0.83 SE, 13.11 SD)

Age 1	Adults	Total	
120.50	366.90	487.39	Males
100.26	412.56	512.82	Females

Without harvest/supplementation, prior to carrying capacity truncation, mean growth rate (r) was 0.1169 (0.0009 SE, 0.0694 SD)

Final expected heterozygosity was	0.9915	(0.0000 SE, 0.0006 SD)
Final observed heterozygosity was	0.9928	(0.0002 SE, 0.0027 SD)
Final number of alleles was	216.96	(0.62 SE, 9.87 SD)

Scenario 3

In 250 simulations of 25 years: 217 went extinct.

This gives a probability of extinction of 0.8680 (0.0214 SE).

Median time to first extinction was 20 years.

Of those going extinct,

mean time to first extinction was 19.77 years (0.18 SE, 2.72 SD).

Mean final population for successful cases was 3.85 (0.24 SE, 1.39 SD)

Age 1	Adults	Total	
0.42	1.64	2.06	Males
0.24	1.55	1.79	Females

Without harvest/supplementation, prior to carrying capacity truncation, mean growth rate (r) was -0.2434 (0.0030 SE, 0.2125 SD)

Final expected heterozygosity was	0.6770	(0.0173 SE, 0.0993 SD)
Final observed heterozygosity was	0.9045	(0.0301 SE, 0.1728 SD)
Final number of alleles was	4.09	(0.20 SE, 1.16 SD)

Scenario 4

Mean final population for successful cases was 327.30 (0.75 SE, 11.86 SD)

Age 1	Adults	Total	
26.51	129.58	156.09	Males
22.00	149.21	171.20	Females

Without harvest/supplementation, prior to carrying capacity truncation,
mean growth rate (r) was 0.0004 (0.0007 SE, 0.0528 SD)

Final expected heterozygosity was 0.9851 (0.0001 SE, 0.0015 SD)
Final observed heterozygosity was 0.9900 (0.0004 SE, 0.0059 SD)
Final number of alleles was 120.43 (0.39 SE, 6.24 SD)

Scenario 5

Mean final population for successful cases was 197.08 (2.82 SE, 44.61 SD)

Age 1	Adults	Total	
26.70	73.61	100.30	Males
19.41	77.36	96.78	Females

Without harvest/supplementation, prior to carrying capacity truncation,
mean growth rate (r) was -0.0210 (0.0019 SE, 0.1526 SD)

Final expected heterozygosity was 0.9705 (0.0004 SE, 0.0064 SD)
Final observed heterozygosity was 0.9790 (0.0007 SE, 0.0114 SD)
Final number of alleles was 62.77 (0.69 SE, 10.88 SD)

Scenario 6

Mean final population for successful cases was 313.83 (1.31 SE, 20.77 SD)

Age 1	Adults	Total	
23.50	124.28	147.78	Males
23.49	142.56	166.05	Females

Without harvest/supplementation, prior to carrying capacity truncation,
mean growth rate (r) was -0.0014 (0.0009 SE, 0.0692 SD)

Final expected heterozygosity was 0.9844 (0.0001 SE, 0.0016 SD)
Final observed heterozygosity was 0.9890 (0.0004 SE, 0.0056 SD)
Final number of alleles was 114.15 (0.48 SE, 7.60 SD)

Scenario 7

Mean final population for successful cases was 255.58 (1.87 SE, 29.52 SD)

Age 1	Adults	Total	
27.18	90.56	117.74	Males
26.22	111.61	137.84	Females

During years of harvest and/or supplementation
mean growth rate (r) was -0.0098 (0.0010 SE, 0.0773 SD)

Final expected heterozygosity was 0.9778 (0.0002 SE, 0.0032 SD)
Final observed heterozygosity was 0.9838 (0.0005 SE, 0.0076 SD)
Final number of alleles was 81.16 (0.52 SE, 8.19 SD)

Scenario 8

Mean final population for successful cases was 297.12 (1.39 SE, 21.95 SD)

Age 1	Adults	Total	
30.23	81.23	111.46	Males
29.34	156.32	185.66	Females

During years of harvest and/or supplementation
mean growth rate (r) was -0.0036 (0.0010 SE, 0.0796 SD)

Final expected heterozygosity was 0.9783 (0.0002 SE, 0.0026 SD)
Final observed heterozygosity was 0.9844 (0.0005 SE, 0.0074 SD)
Final number of alleles was 86.71 (0.39 SE, 6.11 SD)

Scenario 9

In 1000 simulations of 25 years of Population1: 5 went extinct.

This gives a probability of extinction of 0.0050 (0.0022 SE).

Of those going extinct,

mean time to first extinction was 14.60 years (2.79 SE, 6.23 SD).

Mean final population for successful cases was 274.24 (1.37 SE, 43.16 SD)

Age 1	Adults	Total	
29.38	70.86	100.24	Males
28.92	145.07	173.99	Females

During years of harvest and/or supplementation

mean growth rate (r) was -0.0077 (0.0008 SE, 0.1316 SD)

Note: 856 of 375000 harvests of males and 153 of 125000 harvests of females could not be completed because of insufficient animals.

Final expected heterozygosity was	0.9731	(0.0003 SE, 0.0082 SD)
Final observed heterozygosity was	0.9803	(0.0004 SE, 0.0115 SD)
Final number of alleles was	75.63	(0.39 SE, 12.26 SD)

Scenario 10

In 1000 simulations of 25 years of Population1: 171 went extinct.

This gives a probability of extinction of 0.1710 (0.0119 SE).

Of those going extinct,

mean time to first extinction was 14.81 years (0.48 SE, 6.33 SD).

Mean final population for successful cases was 251.73 (2.56 SE, 73.78 SD)

Age 1	Adults	Total	
28.22	62.63	90.85	Males
27.85	133.02	160.88	Females

During years of harvest and/or supplementation

mean growth rate (r) was -0.0304 (0.0016 SE, 0.2449 SD)

Note: 29278 of 375000 harvests of males and 6209 of 125000 harvests of females could not be completed because of insufficient animals.

Final expected heterozygosity was	0.9626	(0.0007 SE, 0.0198 SD)
Final observed heterozygosity was	0.9717	(0.0007 SE, 0.0200 SD)
Final number of alleles was	64.76	(0.67 SE, 19.19 SD)

Scenario 11

In 1000 simulations of 25 years: 689 went extinct.

This gives a probability of extinction of 0.6890 (0.0146 SE).

Median time to first extinction was 16 years.

Of those going extinct,

mean time to first extinction was 11.71 years (0.26 SE, 6.79 SD).

Mean final population for successful cases was 274.92 (3.93 SE, 69.27 SD)

Age 1	Adults	Total	
28.17	74.82	102.98	Males
27.52	144.41	171.93	Females

During years of harvest and/or supplementation

mean growth rate (r) was -0.1258 (0.0037 SE, 0.4713 SD)

Note: 146869 of 375000 harvests of males and 36877 of 125000 harvests of females could not be completed because of insufficient animals.

Final expected heterozygosity was	0.9750	(0.0008 SE, 0.0144 SD)
Final observed heterozygosity was	0.9830	(0.0007 SE, 0.0122 SD)
Final number of alleles was	82.92	(0.81 SE, 14.33 SD)

Scenario 12

In 1000 simulations of 25 years: 29 went.
This gives a probability of extinction of 0.0290 (0.0053 SE).
Of those going extinct,
mean time to first extinction was 22.24 years (0.63 SE, 3.42 SD).

Mean final population for successful cases was 223.99 (1.34 SE, 41.68 SD)

Age 1	Adults	Total	
26.06	57.28	83.35	Males
26.02	114.62	140.64	Females

During years of harvest and/or supplementation
mean growth rate (r) was -0.0027 (0.0010 SE, 0.0787 SD)

Without harvest/supplementation, prior to carrying capacity truncation,
mean growth rate (r) was 0.1501 (0.0006 SE, 0.0854 SD)

Note: 1257 of 90000 harvests of males and 141 of 30000 harvests of females
could not be completed because of insufficient animals.

Final expected heterozygosity was	0.8809	(0.0011 SE, 0.0335 SD)
Final observed heterozygosity was	0.8907	(0.0012 SE, 0.0384 SD)
Final number of alleles was	14.93	(0.09 SE, 2.67 SD)

Scenario 13

In 1000 simulations of 25 years: 58 went extinct.
This gives a probability of extinction of 0.0580 (0.0074 SE).
Of those going extinct,
mean time to first extinction was 23.02 years (0.35 SE, 2.66 SD).

Mean final population for successful cases was 202.62 (2.41 SE, 74.05 SD)

Age 1	Adults	Total	
23.36	49.70	73.07	Males
22.80	106.76	129.55	Females

During years of harvest and/or supplementation
mean growth rate (r) was -0.0243 (0.0025 SE, 0.1925 SD)

Without harvest/supplementation, prior to carrying capacity truncation,
mean growth rate (r) was 0.1461 (0.0008 SE, 0.1040 SD)

Note: 2240 of 90000 harvests of males and 204 of 30000 harvests of females
could not be completed because of insufficient animals.

Final expected heterozygosity was	0.8411	(0.0017 SE, 0.0519 SD)
Final observed heterozygosity was	0.8562	(0.0018 SE, 0.0555 SD)
Final number of alleles was	12.56	(0.08 SE, 2.32 SD)



