
Populatiodynamiek van voedselgelimiteerde reeën.

Een modelstudie

André Jellema

Juli 1997

H300-720 Afstudeervak Dieroecologie
F300-702 Afstudeervak Theoretische Productie ecologie

Vakgroep Theoretische Productie Ecologie
Vakgroep Terrestische Oecologie en Natuurbeheer
Landbouwuniversiteit Wageningen

Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek
Wageningen

Begeleiders

ir. I.T.M. Jorritsma
dr. W. v.d. Werf
dr. S. v. Wieren

Gegevens uitsluitend voor intern gebruik.
Overname is slechts toegestaan na overleg met de begeleiders.

Adressen:

André Jellema
Droevendaalsesteeg 99
6709 PS Wageningen
0317- 421808

Vakgroep Theoretische Produktie Ecologie
Bornsesteeg 47
6708 PD Wageningen
0317- 482141

Vakgroep Terrestische Oecologie en Natuurbeheer
Bornsesteeg 32a
6708 AZ Wageningen
0317- 48174

Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek
Bosrandweg 20
6704 PH Wageningen
03174- 477700

Bambi dacht na. Toen begon hij weer: 'Moeder, waarom waren die twee zo boos op elkaar?'

Moeder antwoordde: 'Ze hadden ruzie over eten.'

Bambi vroeg: 'Gaan wij dat ook doen, ruzie maken over eten?'

'Nee,' zei moeder.

Bambi vroeg: 'Waarom niet?'

'Omdat er genoeg is voor ons allen.....'

(Salten, 1987)

Voorwoord

In het begin van mijn studie had ik niet zo veel op met modellen. Modellen waren voor mij zulke vereenvoudigingen van de werkelijkheid, dat ik ze weinig waarde vond hebben. Naarmate mijn studie vorderde en ik meer modellen had gezien, begon ik ze steeds interessanter te vinden. Door het maken van een model kun je inzicht krijgen in de wereld om je heen. Je wordt gedwongen om de theorieën uit te werken voor specifieke situaties, waardoor consequenties van een bepaalde theorie duidelijk worden. Verder wordt er kennis samengevoegd, waardoor er een confrontatie ontstaat tussen theorieën die op een afzonderlijke manier gegenereerd zijn, maar wel met elkaar in overeenstemming zouden moeten zijn. Ook wordt het ontbreken van kennis duidelijk omdat alle theorieën en koppelingen tussen theorieën expliciet geformuleerd moeten worden. Daarom heb ik er uiteindelijk toch voor gekozen om als eerste afstudeervak iets met modelleren te doen. Het is me goed bevallen. De resultaten van mijn noeste arbeid zijn te lezen in dit verslag.

Ik wil Irma Jorritsma, Wopke van de Werf en Sip van Wieren, bedanken voor hun hulp. Bij hen kon ik altijd binnen wandelen met vragen. Verder wil ik Paulien Floor bedanken voor het geheel belangeloos beschikbaar stellen van haar PC. Ook Geert Groot Bruiderink wordt bedankt voor zijn hulp in de startfase. Als laatste wil ik mijn kamergenoten, Petra, Kees, Santi en Michael, bedanken voor de gezelligheid op het IBN.

Samenvatting

In deze studie is een populatiedynamisch model ontwikkeld voor reeën onder voedsel gelimiteerde omstandigheden. Dit model is ontwikkeld om, na koppeling met het bosbegrazingsmodel FORGRA van het IBN, het effect van herbivorie op de bosontwikkeling te kunnen bestuderen. Tevens wordt in deze studie gekeken welke kennis er over reeën onder voedselgelimiteerde omstandigheden ontbreekt.

Het voedselaanbod is in het model de belangrijkste populatieregulerende factor. De regulatie gebeurt op indirecte wijze. Het voedselaanbod bepaalt via de voedselopname de conditie van de reeën. De conditie van de reeën beïnvloedt vervolgens de sterftekans, de sexratio van de nakomelingen en het aantal nakomelingen. Om dit te kunnen realiseren, bestaat het model uit twee niveaus. Het eerste niveau betreft de energiehuishouding van de reeën. Het tweede niveau de dynamica de reepopulatie. Het voedsel wordt in het model uitgedrukt in termen van energie en de conditie van de reeën als de energie-inhoud per individu.

De modeluitkomsten zijn nog weinig realistisch. De modelpopulatie groeit ongelimiteerd totdat er voedsel tekort optreedt. Tijdens de voedsellimitatie sterven de meeste reproducerende reeën. Het model is dan ook nog niet geschikt om aan FORGRA gekoppeld te worden.

De gebrekkige resultaten zijn te wijten aan het ontbreken van belangrijke ecologische kennis over voedselgelimiteerde populaties. De modelresultaten geven wel inzicht over welke kennis er ontbreekt. Informatie ontbreekt over:

1. De sterftekans in relatie tot het gewicht.
2. De energieverdeling binnen het lichaam onder voedsellimiterende omstandigheden.
3. De energieverdeling tussen individuen van de populatie. Deze energieverdeling wordt bepaald door de fourageertijd, opnamesnelheid, verteringssnelheid en opnamecapaciteit in relatie tot de voedselopname en concurrentieverhoudingen tussen de verschillende jaarklassen.
4. Het effect van dichtheid onder niet-voedsellimiterende omstandigheden.

Als er over deze punten meer kennis komt, kan het model zoals het nu ontwikkeld is aangepast worden en zullen de modelresultaten aanzienlijk beter worden.

Abstract

In this study a population-dynamic model was developed for roe deer populations under food-restricted circumstances. The purpose of this model is to study the effect of herbivores on forest development after linking to FORGRA, the forest grazing model of the IBN. In addition a model was developed to give insight in the lack of knowledge about roe deer under food-restricted circumstances.

Food availability is the regulating factor in the model. This regulation takes place indirectly. The food availability influences the food intake and consequently the condition of the animals. The condition then determines natality and mortality. Because of this indirect regulation, the model consists of two levels. The first level is the level of the roe deers energy budget. The second level is the level of population dynamics. Food intake is expressed as energy and condition as energy content of the body. The population regulating factors; mortality, number of offspring and the sexratio of the offspring, are influenced by the energy content of the body.

The simulation results are not realistic yet. The growth of the model population is unlimited until food restriction takes place. During food restriction most of the reproductive roe deer females die. Therefore, the model is not yet suitable to be linked to FORGRA. The lack of realism in the results can be attributed to the lack of important ecological knowledge about food-restricted populations. However, the results do give insight into which knowledge is lacking. The following information is missing:

1. Mortality change in relation to body weight.
2. Food intake and competition in relation to feeding time, intake capacity, rate of food intake and rate of digestion.
3. The priority in distribution of energy among the different components of the energy budget under foodrestricted circumstances.
4. The effect of density under not foodlimited circumstances.

Great improvements in the model and its results can be made when this information comes available.

Inhoudsopgave

Voorwoord	4
Samenvatting	5
Abstract	6
Inhoudsopgave	7
1 Inleiding	9
1.1 Kader van het onderzoek	9
1.2 Doelstellingen	10
1.3 Methode	10
1.3.1 Literatuurstudie	10
1.3.2 Modelbouw	10
1.3.3 Toetsing van het model	10
1.4 Populatiegrootte en -dynamiek bij reeën	11
1.4.1 Nataliteit	11
1.4.2 Mortaliteit	12
1.4.3 Migratie	13
1.5 Het IBN-model FORGRA	14
2 Beschrijving van het model	16
2.1 Modelconcept	16
2.2 Modelling van de energiehuishouding	19
2.2.1 Verandering in de lichaamsenergie-inhoud	19
2.2.2 Energieopname	20
2.2.3 Basaalmetabolische energiebehoefte	21
2.2.4 Energiebehoefte voor groei	23
2.2.5 Zwangerschapsenergiebehoefte	27
2.2.6 Lactatie-energiebehoefte	29
2.2.7 Energie behoefte voor de overige energetisch posten	31
2.3 Modelling van de populatiedynamiek	33
2.3.1 Nataliteit	33
2.3.2 Mortaliteit	37

3	Modelresultaten	41
3.1	Populatiedynamiek zoals beschreven door het model	41
3.2	Energieopname van de reeën	46
3.3	Gevoeligheidsanalyse	49
3.3.1	Stabilisatie van de modelpopulatie	49
3.3.2	Lactatiereductie	53
4	Discussie	55
5	Conclusie en suggesties	59
	Litertuurlijst	61
Bijlage I	Groei	64
Bijlage II	Overige energiebehoeften	67
Bijlage III	Relatie tussen verteerbaarheid en het voedselaanbod	71
Bijlage IV	Berekening van de netto-reproductiefactor	72
Bijlage V	Gewichtsafhankelijke sterfte	73
Bijlage VI	Dichtheidsafhankelijkheid van de sexratio om het aantal geboorten en het gewicht	78
Bijlage VII	Lactatie-energiebehoefte	83
Bijlage VIII	Migratie	85
Bijlage IX	Koppeling aan het IBN-model FORGRA	86
Bijlage X	Technische beschrijving van het model	87
Bijlage XI	Lijst met variabele namen	114
Bijlage XII	Listing	116

1 Inleiding

1.1 Kader van het onderzoek

Het inzetten van grote grazers wordt steeds meer toegepast bij het beheer van bossen met als hoofdfunctie natuur. In deze bossen is het beheer erop gericht een zo compleet mogelijk ecosysteem te maken. De invloed van de mens wordt tot een minimum beperkt. Dit houdt in dat ook de herbivorenpopulaties niet meer door de mens gereguleerd worden. Omdat deze populaties lange tijd wel gereguleerd zijn geweest, zowel in Nederland als in vele andere delen van Europa, is er maar weinig bekend over de effecten van ongereguleerde herbivorenpopulaties op de bosontwikkeling. Deze effecten zijn echter wel relevant voor beheerders. Belangrijk is bijvoorbeeld de vraag of het bos bij grotere herbivorendichtheden nog wel in staat is zich te verjongen. Om hier beter inzicht in te krijgen heeft het Instituut voor Bos en Natuuronderzoek (IBN-DLO) een modelstudie gedaan naar het effect van herbivorie op de bosontwikkeling op de lange termijn. Het hiervoor ontwikkelde model heet FORGRA (Forest Grazing Model). Dit model kent een aantal beperkingen. Zo is het bijvoorbeeld niet mogelijk meerdere soorten herbivoren tegelijk te simuleren. Verder wordt in het model verondersteld, dat de dieren homogeen over het gesimuleerde bos verdeeld zijn. Een andere belangrijke beperking is, dat de herbivorenpopulatie constant verondersteld wordt. Hierdoor zijn er geen aantalsfluctuaties in de tijd mogelijk. Er bestaat dus geen terugkoppeling tussen het voedsel in het bos en het aantal dieren in de populatie.

In deze studie is getracht een herbivorenmodel te ontwikkelen, dat wel een beschrijving geeft van deze terugkoppeling van het voedsel op de dynamiek van de populatie. Belangrijk hierbij is dat het te ontwikkelen model aan het model FORGRA gekoppeld kan worden, zodat dit model gebruikt kan worden voor verdere studies over de bosontwikkeling.

1.2 Doelstellingen

1 Het ontwikkelen van een model dat een beschrijving geeft van de terugkoppeling van het voedsel op de dynamiek van een herbivorenpopulatie. Dit model moet gekoppeld kunnen worden aan het IBN-model FORGRA.

2 Het aangeven welke kennis er ontbreekt over herbivorenpopulaties onder voedselgelimiteerde omstandigheden .

Afbakening:

Het model wordt beperkt tot één soort herbivoor, het ree (*Capreolus capreolus*). Deze afbakening is gemaakt, omdat er niet voldoende tijd beschikbaar was om meerdere soorten te bestuderen. Er is gekozen voor het ree, omdat deze hertensoort overal in Nederland voorkomt en omdat er relatief veel over dit dier bekend is.

1.3 Methode

Deze studie valt in drie onderdelen uit één:

- Literatuurstudie
- Modelbouw
- Toetsing van het model

1.3.1 Literatuurstudie

De studie is begonnen met een uitgebreid literatuuronderzoek. Gekeken is wat de factoren zijn die de populatiedynamiek van reeën bepalen en of er kwantitatieve relaties bestaan, die deze invloeden beschrijven. Verder is er met behulp van literatuuronderzoek geprobeerd, het model te parametriseren.

Er is voor deze studie geen eigen onderzoek uitgevoerd in het veld. Alle informatie is met behulp van literatuurstudie verkregen. Er is gekozen voor deze opzet, omdat het noodzakelijk is om een langdurig onderzoek te doen naar de populatiedynamiek om voor dit model relevante informatie te verzamelen. Tevens is het voor het opzetten van een goed onderzoek noodzakelijk te weten wat er al in de literatuur bekend is. Dit is met behulp van deze studie geïnventariseerd.

1.3.2 Modelbouw

Met behulp van de in de literatuur gevonden beschrijvingen over reeën en reepopulaties is een modelconcept ontwikkeld. Dit modelconcept is vervolgens verder uitgewerkt in FORTRAN tot een werkend simulatieprogramma.

1.3.3 Toetsing van het model

Het ontwikkelde model is getoetst. Gekeken is naar het realisme van de modeluitkomsten. Bij gebrek aan toetsgegevens is dit gedaan door een kritische analyse van de modelgegevens. Hierbij wordt aangegeven wat er mis is met het model en hoe het model eventueel verbeterd kan worden.

1.4 Populatiegrootte en -dynamiek bij reeën

De maximale grootte van een populatie wordt bepaald door de draagkracht van een gebied. Deze draagkracht hangt af van de hoeveelheid en de kwaliteit van de resources in een gebied. Of en hoe een populatie deze maximale grootte zal bereiken is afhankelijk van drie processen, nataliteit, mortaliteit en migratie (v.d. Werf et al., 1995). In het nu volgende stuk worden de factoren die deze drie processen beïnvloeden besproken.

1.4.1 Nataliteit

De reproductie van een populatie hangt af van meerdere factoren. Van belang zijn: de leeftijd waarop reegeiten geslachtsrijp zijn, het aantal vrouwtjes dat deelneemt aan de voortplanting, het gemiddelde aantal nakomelingen per reegeit en de sexratio van het nageslacht.

De leeftijd waarop een reegeit geslachtsrijp is, hangt af van de ontwikkelingsnelheid van de reegeit. In sommige populaties ovuleren reegeiten al in hun eerste jaar. Indien er echter bevruchting plaatsvindt, is de kans op succesvolle reproductie zeer gering.

Als de reegeiten ouder dan een jaar zijn, kunnen zij echter wel succesvol aan de voortplanting deelnemen. Reeën zijn dus erg snel geslachtsrijp (Danilkin, 1996).

De kans dat een eerstejaars reegeit deelneemt aan de voortplanting is afhankelijk van het gewicht (Gaillard, 1992). Van de oudere vrouwtjes neemt bijna 100% deel aan de voortplanting. Dit is onafhankelijk van het gewicht of de leeftijd. Reegeiten kunnen zich ieder jaar voortplanten. Het is dus niet nodig, zoals bij andere hertensoorten dat tussen iedere succesvolle reproductie een jaar rust plaatsvindt.

Het aantal ovulaties dat plaatsvindt is afhankelijk van het gewicht en niet van de leeftijd. Wel geldt dat de reegeiten van een jaar oud meestal lichter zijn als oudere reegeiten, waardoor zij minder ovulaties hebben en ze dus minder nakomelingen kunnen krijgen (Loudon, 1987).

Het aantal nakomelingen per reegeit is op een leeftijd van 4 tot 5 jaar maximaal. Na deze leeftijd wordt de voortplanting moeizamer. Dit komt doordat er dan een verhoogde embryomortaliteit plaatsvindt. Het aantal nakomelingen varieert tussen de 1 en de 4, maar is meestal 2 (Danilkin, 1996).

De sexratio van het nakomelingschap heeft geen directe invloed op de reproductie, maar is wel belangrijk voor de populatiedynamiek. Ten eerste beïnvloedt de sexratio van de nakomelingen het aantal reegeiten in de populatie. Hierdoor wordt op de lange duur het aantal nakomelingen in de populatie beïnvloed. Ten tweede beïnvloedt de sexratio van de nakomelingen het aantal reebokken in de populatie. Omdat reebokken migreren en reegeiten normaal gesproken niet, kan dit een belangrijke invloed hebben op de populatiedynamiek. De sexratio van de nakomelingen is afhankelijk van het gewicht. Naarmate de reegeit zwaarder is, is de kans op een vrouwelijke nakomeling groter (Ellenberg, 1978, Hewison and Gaillard, 1996).

Onder optimale voedselomstandigheden kent een reepopulatie dus een grote reproductie en kan de populatie snel toenemen. De jonge reegeiten ontwikkelen zich snel en beginnen vroeg met de reproductie. Alle volwassen reegeiten doen mee aan de voortplanting en brengen gemiddeld twee jongen per jaar ter wereld, waarbij er naar verhouding meer vrouwelijke dan mannelijke nakomelingen worden geboren. Zijn de voedselomstandigheden echter minder ideaal, dan zal de reproductiesnelheid afnemen. Door de slechte voedselomstandigheden zal het gewicht van de reegeiten

kleiner zijn, waardoor het aantal nakomelingen zal dalen en er relatief steeds meer mannelijke nakomelingen worden geboren. Ook zal de ontwikkeling van de jongen vertragen, waardoor de eerstejaars reegeiten lichter zijn. Dit heeft tot gevolg, dat er minder van deze reegeiten aan de voortplanting zullen deelnemen. Er vindt dus een terugkoppeling plaats vanuit het voedselaanbod naar de reproductie, via de sexratio, het aantal nakomelingen en het aantal reproducerende reegeiten.

1.4.2 Mortaliteit

Sterfte onder reeën kent vele oorzaken.

Klimaatsfactoren zijn bij reeën een belangrijke doodsoorzaak voor zowel volwassen als onvolwassen reeën. Indien er regelmatig strenge winters in een gebied voorkomen kan dit een belangrijke mortaliteitsfactor zijn. Verder is de temperatuur en de regenval in de periode vlak na de geboorte een belangrijke oorzaak voor de postnatale sterfte van reekalveren.

De belangrijkste predatoren voor volwassen reeën zijn wolven en lynxen. Zij kunnen een regulerende invloed uitoefenen op de populatie. Ook verwilderde honden kunnen reeën doden. Reekalveren worden gegeten door de vos, de jakhals, de das, de wasbeer, de wilde kat, marterachtigen en arenden.

Reeën zijn vatbaar voor de meeste infecties en parasieten, die voorkomen bij wilde en gedomesticeerde hoefdieren. De rol die deze ziekten spelen binnen de populatiedynamiek is nog onduidelijk. Infecties vinden meestal plaats tijdens perioden met slechte voedselomstandigheden. Het voorkomen van parasieten in een populatie, is meestal proportioneel met de dichtheid. Het komt echter slechts zelden voor dat een parasiet direct verantwoordelijk is voor de dood van een ree. Parasieten doen hun werk vooral indirect door het verzwakken de gastheer, zodat deze in moeilijke omstandigheden niet kan overleven.

Ook de mens heeft invloed op mortaliteit binnen reepopulaties. In de meeste gebieden waar het ree voorkomt, wordt er op gejaagd. Dit jagen vindt plaats om habitats te beschermen tegen overbegrazing of om populaties te verkleinen, maar ook voor recreatie, geld en onderzoek. Verder veroorzaken ook verkeersongelukken en ongelukken met landbouwwerktuigen sterfte onder reeën.

Welke mortaliteitsoorzaken het belangrijkste zijn voor de populatieregulatie verschilt van gebied tot gebied (Danilkin, 1996).

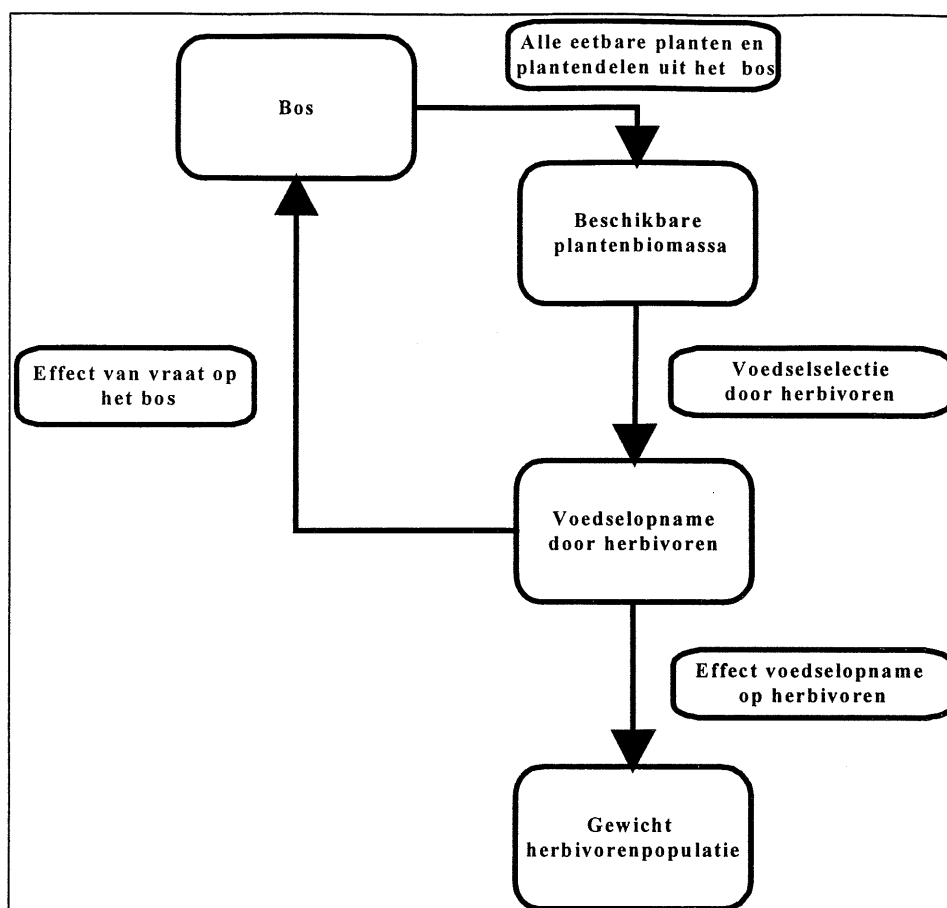
Voor reeën geldt, dat de sterftetekans met de leeftijd varieert. De postnatale sterfte is het hoogst. Naarmate een ree ouder en groter wordt neemt de sterftetekans af. Reeën tussen de twee en de zeven jaar hebben de laagste sterftetekans. Naarmate de reeën nog ouder worden neemt de sterftetekans weer toe, doordat de voedselopname moeizamer verloopt door slijtage aan het gebit. De sterftetekansen variëren van jaar tot jaar in relatie tot de weersomstandigheden. Voor kalveren en opgroeiende beesten geldt, dat de gemiddelde mortaliteit per gebied verschilt. Dit komt doordat de sterftetekans afhankelijk is van de grootte en dus van de ontwikkeling van een ree. Bij een laag voedselaanbod gaat de ontwikkeling langzaam en is de sterftetekans in een gebied hoog. Voor reegeiten tussen de twee en de zeven jaar geldt, dat de gemiddelde sterftetekans tussen de verschillende gebieden gelijk is. Voor oudere reeën is de sterftetekans per gebied wel weer verschillend.

(Gaillard et al., 1993).

1.4.3 Migratie

Migratie komt voornamelijk voor bij reebokken. Deze migratie hangt sterk samen met het territoriale gedrag van de reebokken. Iedere reebok probeert in de lente een territorium af te bakenen. In dit territorium worden geen andere bokken geduld. Indien er niet genoeg ruimte is voor alle bokken in een gebied, zal een deel van de bokken migreren. Oudere bokken worden eerder territoriaal dan jonge bokken. Ook worden ze agressiever. Dit heeft tot gevolg, dat ieder jaar dezelfde oude bokken een territorium bezetten en alle jonge bokken gedwongen worden te migreren. Deze migratie heeft een regulerend effect op de populatie (Strandgaard, 1972). Dit regulerende effect wordt versterkt door een variabele sexratio (Ellenberg, 1978). Toch is de mate van regulatie beperkt. Regulatie vindt namelijk alleen plaats als de immigratie vanuit nabij gelegen populaties kleiner is dan de emigratie vanuit de uitgangspopulatie. Is de immigratie groter dan of gelijk aan de emigratie, dan vervalt het regulerende effect. Het territoriale gedrag zorgt dan vooral voor een gelijkmatige verdeling van reeën over een gebied, zonder dat het aantal reeën in het totale gebied gereguleerd wordt (Danilkin, 1996). Bij hoge dichtheden, als er geen migratie plaats kan vinden, bevinden de jonge bokken zonder territorium zich tussen de territoria van de rivaliserende dominante bokken. Het is voor bokken dus mogelijk om zich zonder territorium te handhaven in een gebied (Ellenberg, 1978).

1.5 Het IBN-model FORGRA



Figuur 1- 1 Relatiediagram van het bosbegrazingsmodel FORGRA. In FORGRA beïnvloeden de herbivoren de samenstelling van het bos. Terugkoppeling van het bos op de herbivoren vindt plaats doordat de beschikbare plantenbiomassa afhankelijk is van de samenstelling van het bos. De verteerbaarheid van deze beschikbare plantenbiomassa bepaalt vervolgens de dieetkeuze en de voedselopname. Het gewicht van de herbivoren hangt af van de opgenomen hoeveelheid plantenbiomassa.

Het model FORGRA (forest grazing model) is een model dat de bosontwikkeling op de lange termijn simuleert onder invloed van herbivorie door hoefdieren. De bosontwikkeling wordt beschreven op basis van regeneratie, groei en mortaliteit van bomen en de onderliggende fysiologische processen. Bomen worden individueel gevolgd van zaailing tot aan de dood. Ook de aanwezige ondergroei wordt beschreven. De bomen en ondergroei vormen het beschikbare voedselaanbod voor de populatie. Uit dit voedselaanbod maken de dieren een selectie aan planten en plantendelen.

Welke planten en hoeveel biomassa er wordt opgegeten hangt af van de energiebehoefte van de herbivoren en de kwaliteit van het beschikbare plantenmateriaal. Bij de keuze van de voedselplanten zal een herbivoor in het model proberen, zijn energieopnamesnelheid te maximaliseren. Dit wordt gerealiseerd door te selecteren op dat voedsel, dat een hoge verteerbaarheid heeft en waarbij ook een hoge opnamesnelheid kan worden gerealiseerd. In het veld is gebleken is dat de herbivoren ook als er voldoende optimaal voedsel aanwezig is, nog voor een groot

deel suboptimaal voedsel eten. Daarom consumeren de herbivoren in het model in principe niet meer dan 75% optimaal voedsel en wordt het dieet met 25% suboptimaal voedsel aangevuld, tenzij er onvoldoende suboptimaal voedsel aanwezig is.

Op basis van de gemiddelde verteerbaarheid van het dieet wordt de voedselopname door de populatie bepaald. Indien de energieopname groter is dan de onderhoudsbehoefte van de populatie zal er toename in gewicht van de individuen uit een populatie plaatsvinden. Als de energieopname onvoldoende is dan zullen de dieren gewicht verliezen om toch aan hun onderhoudsenergiebehoefte te kunne voldoen.

Terugkoppeling tussen het bos en de herbivorenpopulatie vindt plaats, doordat de samenstelling van het bos verandert door selectieve vraat. Dit beïnvloedt de hoeveelheid en de kwaliteit van het beschikbare voedsel en dus de verteerbaarheid van het dieet. Omdat de voedselopname van de verteerbaarheid afhangt verandert ook de opname en daarmee het gewicht van de dieren (zie ook figuur 1-1).

In het model FORGRA is er sprake van een constant aantal dieren. De simulatie kan voortijdig stoppen als door energietekorten het gewicht van individuen beneden een bepaalde minimumwaarde komt.

Het model rekent met tijdstappen van één maand, waardoor rekening kan worden gehouden met de seizoensdynamiek in het voedselaanbod voor de hoefdieren. (Jorritsma et al., 1997)

2 Beschrijving van het model

2.1 Modelconcept.

De koppeling aan het IBN-model heeft in belangrijke mate het modelconcept bepaald. Om koppeling aan het model FORGRA mogelijk te maken, moeten er variabelen uit FORGRA in het reemodel worden opgenomen die invloed hebben op de populatiedynamiek. Omdat het model FORGRA na koppeling het voedselaanbod voor de reepopulatie zal beschrijven zullen, de in het model opgenomen variabelen, variabelen moeten zijn die te maken hebben met de voedselopname. Daarom is het voedselaanbod gekozen als sturende variabele in het model.

De regulatie van de populatiedynamiek door het voedselaanbod vindt op indirecte wijze plaats. Het voedselaanbod bepaalt via de voedselopname de conditie van de reeën. De conditie van de reeën beïnvloedt vervolgens de sterftkans en de mate van reproductie en dus de populatiedynamiek. Om dit te kunnen realiseren, bestaat het model uit twee niveaus. Het eerste niveau betreft de energiehuishouding van de reeën. Het tweede niveau betreft de dynamiek van de reepopulatie.

Het model dat in dit hoofdstuk wordt besproken simuleert alleen de dynamiek van de populatie, er vindt geen terugkoppeling plaats van de populatie op het voedselaanbod. Via koppeling aan FORGRA kan deze terugkoppeling worden gerealiseerd, maar deze koppeling zelf vormt geen onderdeel van het besproken model.

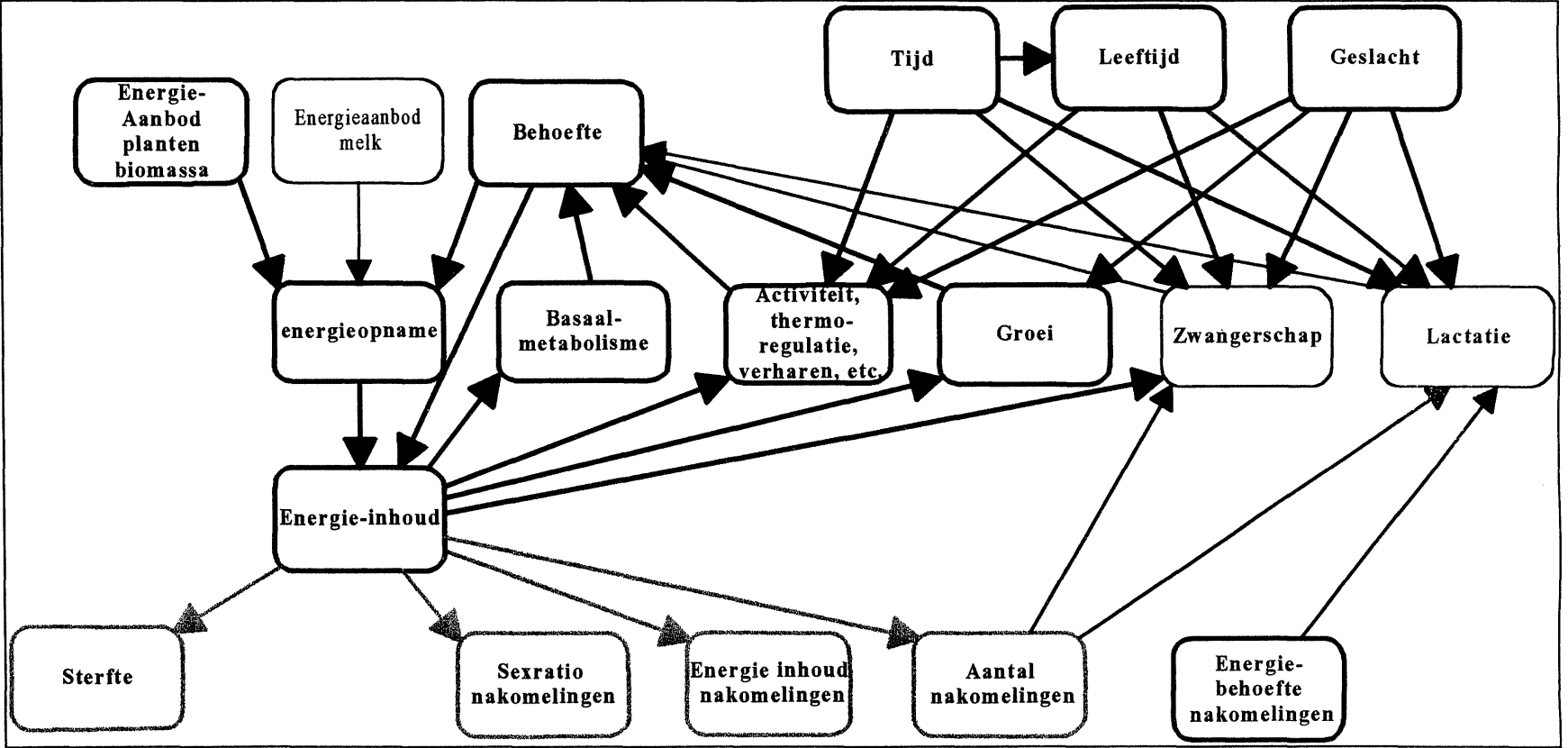
De beschrijving van het eerste niveau in het model, de energiehuishouding, gebeurt volledig op basis van energie. Het voedselaanbod in het model wordt dan ook uitgedrukt in verteerbare energie.

De energieopname van een ree wordt in de eerste plaats bepaald door de energiebehoefte. Deze energiebehoefte hangt af van de hoeveelheid energie die voor de verschillende posten van het energiebudget nodig is. In het model worden vijf energieposten onderscheiden, namelijk: basaalmetabolisme, groei, zwangerschap, lactatie en een post 'overige' energetische kosten. De post overige energetische kosten is een verzamelbak voor alle energetische kosten, die niet afzonderlijk berekend kunnen worden. De grootte van de verschillende energieposten is afhankelijk van het gewicht, de tijd van het jaar, de leeftijd, het geslacht en bij reegeiten van het aantal nakomelingen.

Verder is de energieopname afhankelijk van het energie-aanbod. Voor de reeën zijn er twee energiebronnen beschikbaar. De eerste bron is de verteerbare energie uit de beschikbare hoeveelheid plantenbiomassa, de tweede bron is alleen voor kalveren beschikbaar en bestaat uit de energie uit moedermelk.

Indien er voldoende energie beschikbaar is zal de energieopname even groot zijn als de energiebehoefte. Als de totale energievraag door de reeën in het model de hoeveelheid beschikbare energie te boven gaat, dan wordt voor alle reeën in de populatie de energieopname met hetzelfde percentage gekort, zodanig dat de totale opname door de populatie gelijk wordt aan het aanbod.

Figuur 2- 1 Relatie diagram reemodel. Zie voor meer informatie de tekst.



Aan de hand van het verschil tussen energieopname en energiebehoefte wordt de mate van verandering in energie-inhoud van een ree bepaald. De energie-inhoud is in het model een maat voor de conditie. Is de opname groot genoeg om in alle behoeften te voorzien, dan kan de maximale toename in energie-inhoud plaatsvinden. Indien de opname onvoldoende is om aan alle behoeften te voldoen, vindt er een kleinere toename in energie-inhoud plaats of zelfs een afname in energie-inhoud.

Op het tweede niveau vindt de koppeling tussen de energie-inhoud en de populatie plaats. Dit gebeurt doordat de sterfte, het aantal nakomelingen, de sexratio van de nakomelingen en de energie-inhoud van de nakomelingen bij de geboorte, afhankelijk zijn van de energie-inhoud van het lichaam. De relaties tussen de verschillende componenten van het model worden afgebeeld in figuur 2-1. Processen en relaties op het niveau van de energiehuishouding zijn zwart afgebeeld, processen en relaties op het niveau van de populatiedynamiek zijn grijs afgebeeld.

De modelpopulatie is op gesplitst in 15 jaarklassen. Binnen elke jaarklasse worden vier groepen onderscheiden: reebokken, reegeiten, mannelijke kalveren en vrouwelijke kalveren. Het model onderscheidt in het totaal dus 60 groepen. De kalveren worden per jaarklasse van de volwassen dieren onderscheiden, omdat ze het grootste deel van het eerste jaar direct afhankelijk zijn van de moeder (Ellenberg, 1978, Danilkin, 1996). Hiermee wordt een koppeling tussen de moedergroep en de kalverengroep mogelijk gemaakt. Per groep worden het aantal individuen, de gemiddelde energie-inhoud en het gemiddelde gewicht van een individu uit een groep beschreven.

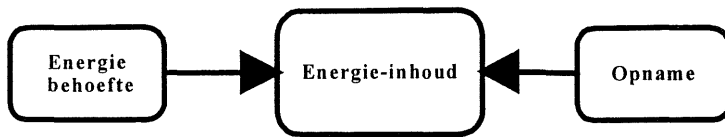
Uit de gemiddelde energie-inhoud wordt op basis van een allometrische relatie het gemiddelde gewicht afgeleid. Het gewicht is daarom in modeltechnische zin geen toestandsvariabele. Het gewicht van een ree is beter interpreteerbaar dan de energie-inhoud en functioneert als hulp en uitvoervariabele.

Onder het gewicht van een ree in het model wordt het gewicht verstaan van een intact lichaam inclusief de ingewanden. Bij zwangere reegeiten wordt het gewicht van de feuten niet tot het gewicht van de ree gerekend. Feuten hebben in het model geen energie-inhoud of gewicht. Een ree krijgt bij de geboorte een energie-inhoud toegekend.

De tijdstap in het reemodel is één dag. Dit correspondeert niet met de tijdstap in het model FORGRA. FORGRA heeft een tijdstap van één maand. Er is in eerste instantie geprobeerd een reemodel te ontwikkelen, dat ook een tijdstap heeft van een maand, maar omdat de veranderingen in energie-inhoud binnen het lichaam van een ree zo snel verlopen, is dit niet mogelijk.

2.2 Modelling van de energiehuishouding

2.2.1 Verandering in lichaamsenergie-inhoud



Figuur 2- 2 Relatiediagram energie-inhoudsverandering.

De verandering in energie-inhoud is afhankelijk van het verschil tussen de energiebehoefte en de opgenomen hoeveelheid energie. Als er meer energie is opgenomen dan er nodig is om aan de basisbehoefte te voldoen, dan vindt er groei plaats en neemt de energie-inhoud van het lichaam toe. Als er te weinig energie is opgenomen dan vindt er mobilisatie van energie plaats en neemt de energie-inhoud af. De basisbehoefte waaraan altijd moet worden voldaan bestaan uit basaalmetabolische behoefte, de zwangerschaps-behoefte, de lactatiebehoefte en de 'overige' energiebehoefte. De overige behoefte bestaat uit alle behoeften, die niet afzonderlijk in het model berekend worden (zie paragraaf 2.2.7). De maximale toename in energie-inhoud wordt bepaald door de groeibehoefte (zie paragraaf 2.2.4). Zowel bij de mobilisatie als bij de opslag van energie treedt er verlies op bij de omzetting van de energie.

Bij kalveren op een gemengd dieet van melk en plantenbiomassa is er aangenomen, dat de toename in energie-inhoud zoveel mogelijk op basis van de energie uit melk wordt verkregen, omdat de omzetting van energie uit melk efficiënter verloopt, dan de omzetting van energie uit plantenbiomassa.

Voor het gebruik van gemobiliseerde energie wordt aangenomen, dat deze energie met dezelfde efficiëntie wordt gebruikt als energie uit verteerbare energie uit plantenbiomassa. Dit verlies komt bovenop het verlies door de mobilisatie zelf

Bij mobilisatie van weefsels wordt aangenomen, dat het allometrische verband tussen energie-inhoud en gewicht blijft bestaan.

Parametrisatie

De efficiëntie waarmee verteerbare energie wordt omgezet in wefselenergie voldoet aan de vergelijking:

$$Y = 0.78 * X + 0.006 \quad (\text{Agricultural Research Council, 1980})$$

Y = opslagefficiëntie (kJ/kJ)

X = verteerbaarheid in % (kJ/kJ)

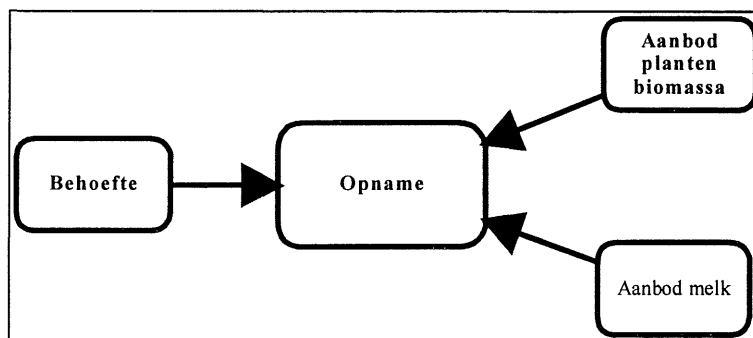
Deze relatie geldt voor schapen en koeien. In het model is aangenomen dat deze relatie ook voor reeën geldt en voor alle typen weefsel.

Ook bij de omzetting van melkenergie naar wefselenergie treedt verlies op. De efficiëntie bij zuigelingen is 70% (Agricultural Research Council, 1980).

De mobilisatie van vet levert 29.260 MJ/kg op (Ellenberg, 1978). De totale energetische waarde van vet is 39.300 MJ/kg (Agricultural Research Council, 1980). De beschikbare energie bij mobilisatie van vet is dus 75% van de totale energie. In het model is er van uitgegaan dat deze omzettingsefficiëntie voor mobilisatie van alle soorten weefsels geldt.

Er is aangenomen dat de efficiëntie waarmee de verschillende typen weefsels worden opgebouwd of worden afgebroken voor alle type weefsels gelijk is.

2.2.2 Energieopname



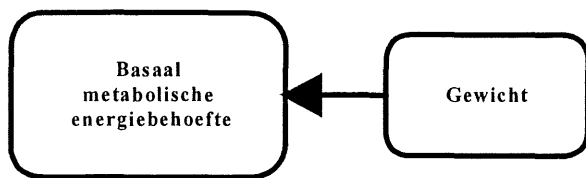
Figuur 2- 3 Relatiediagram energieopname

De energieopname in het model wordt door twee factoren bepaald. Enerzijds is de energiebehoefte van belang, anderzijds het energie-aanbod. Andere factoren spelen in het model geen rol.

Onder niet-limiterende omstandigheden is de energieopname in het model gelijk aan de energiebehoefte. Onder voedsellimiterende omstandigheden wordt het voedselaanbod naar rato van energiebehoefte verdeeld over de populatie. Er is dus in het model aangenomen, dat de concurrentiekracht en de mate waarin de dieren de schaarse energie kunnen opnemen alleen afhangt van de energiebehoefte. Deze aanname is gemaakt, omdat er geen gegevens over het concurrentievermogen en het vermogen tot energieopname beschikbaar zijn.

Omdat FORGRA een tijdstap van een maand heeft en het reemodel een tijdstap van een dag, moet er een aanname gemaakt worden over de verdeling van het voedselaanbod over de dagen van de maand. Aangenomen is, dat het maandelijks voedselaanbod evenredig verdeeld is over de dagen van de maand.

2.2.3 Basaalmetabolische energiebehoefte



Figuur 2- 4 Relatiediagramm basaalmetabolische behoefte..

De basaalmetabolische behoefte is de energie nodig is voor onderhoud van de cellen. Het basaalmetabolisme van dieren voldoet aan:

$$Y = a X^{.75} \quad (\text{Caughley and Sinclair, 1994})$$

Y = Hoeveelheid energie gebruikt voor basaalmetabolisme (kJ/dag)

X = gewicht (kg)

a = constante, hoeveelheid energie

die per kg metabolisch gewicht¹ verbruikt wordt (kJ/kg^{0.75})

Parametrisatie

Het basaalmetabolisme is niet direct te meten. Wat wel gemeten kan worden is het fasting-heat-metabolism. Het fasting-heat-metabolism is de hoeveelheid energie, dat een rustend dier verbruikt als het niet eet en wanneer er ook geen spijsverteringsprocessen plaatsvinden. Het fasting-heat-metabolism gemeten bij een temperatuur waarbij geen thermoregulatie nodig is, is ongeveer gelijk aan het basaalmetabolisme (Blaxter, 1962) (Moffett et al., 1993)

Voor reeën is gevonden, dat het fasting-heat-metabolisme gelijk is aan:

$$Y = 415 X^{.75} \quad (\text{Weiner, 1977})^2$$

Y = Hoeveelheid energie gebruikt voor fasting-heat-metabolisme (kJ/dag)

X = gewicht (kg)

Dit geldt zowel voor reegeiten als reebokken. Er zijn geen significante verschillen in fasting-heat-metabolisme en basaalmetabolisme tussen winter en zomer (Weiner, 1977).

¹ Het basaalmetabolischgewicht = het levendgewicht tot de macht 0.75.

² De waarde die Weiner voor het fasting-heat-metabolisme van het ree heeft gevonden ligt in de buurt van waarden, die in de literatuur worden gegeven voor het onderhoudsmetabolisme. Het onderhoudsmetabolisme = basaalmetabolisme + activiteit + thermoregulatie en is normaal ongeveer tweemaal het basaalmetabolisme (van Wieren, mondelinge med.). Weiner zelf beweert dat de gevonden waarde een benadering is voor het basaalmetabolisme. In het model maakt het niet uit of deze waarde te hoog is, omdat in parametrisering van de overige energetische kosten een eventuele afwijking van de juiste waarde gecorrigeerd wordt (zie paragraaf 2.2.7).

In het model is aangenomen dat het basaalmetabolisme gelijk is aan het fasting-heat-metabolisme en dat het basaalmetabolisme per kg metabolisch gewicht voor kalveren gelijk is aan dat van volwassen beesten.

De efficiëntie waarmee, door herkauwende herbivoren, de verteerbare energie door het spijsverteringsstelsel wordt opgenomen is 92%³, de overige 8% wordt verbruikt door de bacteriën die helpen bij de vertering van het plantenmateriaal. De efficiëntie waarmee door de herkauwer opgenomen verteerbare energie gebruikt kan worden voor de verschillende behoeften, is ook 92%, de overige 8% gaat verloren via de urine (Blaxter, 1962).

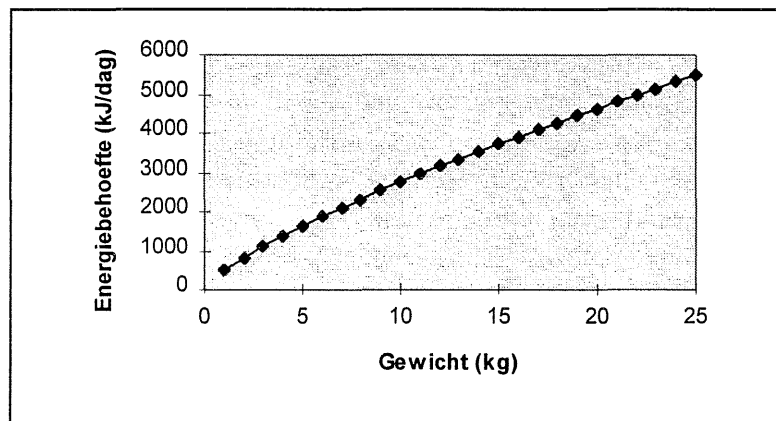
In het model is aangenomen, dat deze waarden ook voor reeën gelden en dat deze efficiëntie onafhankelijk is van het dieet.

Met behulp van het fasting-heat-metabolisme en bovenstaande omzettingsefficiënties wordt de basaalmetabolische behoefte berekend als (zie figuur 2-5):

$$Y = 490 X^{.75}$$

Y = basaal metabolische
energiebehoefte (kJ/d)

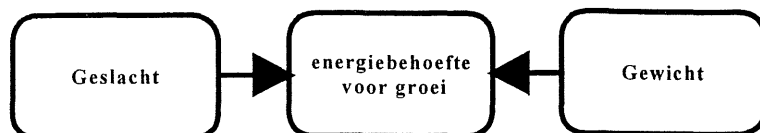
X = lichaamsgewicht (kg)



Figuur 2- 5 Basaal metabolische energiebehoefte in relatie tot het gewicht

³Dit is een verouderde waarde. Beter is om een efficiëntie van 82% aan te houden. (van Wieren, mondelinge med.)

2.2.4 Energiebehoefte voor groei

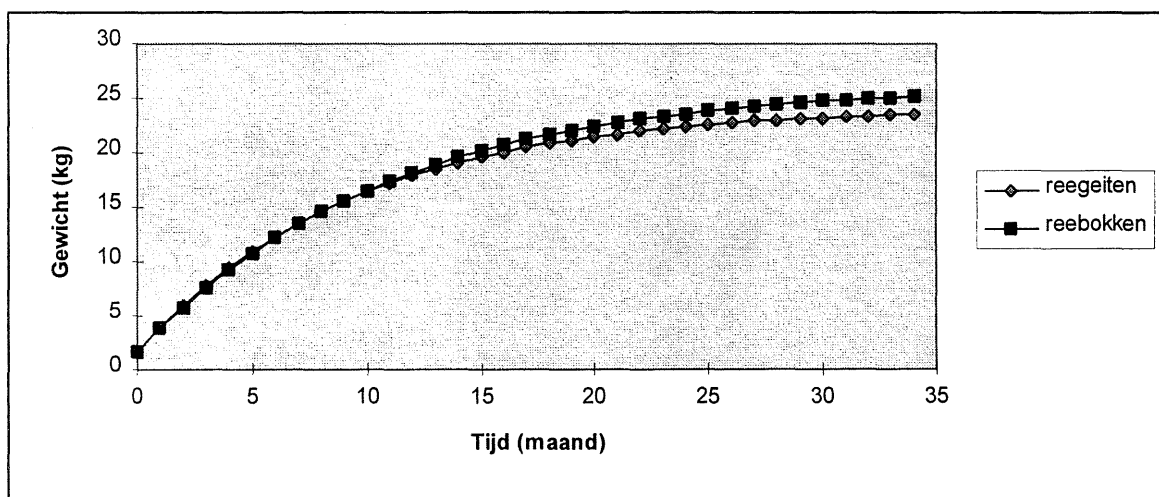


Figuur 2- 6 Relatie diagram groei behoefte.

In het model speelt de leeftijd geen rol bij de energiebehoefte voor groei. De groei-behoefte is alleen afhankelijk van het lichaamsgewicht en het geslacht. Dit houdt in dat in het model twee dieren van gelijk gewicht en geslacht maar ongelijke leeftijd even hard groeien. Hierdoor is er na een groeireductie door voedsellimitatie geen compensatorische groei mogelijk. De werkelijkheid is anders. Bij schapen is er bijvoorbeeld wel compensatorische groei mogelijk (Kamalzadeh, 1996). Ook zal een ouder dier, dat door voedsellimitatie op een laag gewicht is gekomen, in werkelijkheid sneller aankomen, dan een jong dier van gelijk gewicht dat groeit. Toch is er voor gekozen om de groei-behoefte alleen gewichtsafhankelijk te maken, omdat er geen gegevens zijn over de maximale snelheid waarmee vermagerde dieren aankomen. Deze snelheid moet wel in het model gedefinieerd worden. In dit model is de maximale herstelsnelheid door de gekozen benaderingswijze gelijk aan de maximale gewichtsafhankelijke groeisnelheid.

Parametrisatie

De gewichtsafhankelijke groei wordt afgeleid uit twee tijdsafhankelijke groeicurves gebaseerd op data van Ellenberg (1978) (zie bijlage I). Omdat de reeën in het model een geboortegewicht van maximaal 1.6 kg hebben (zie paragraaf 2.3.1), zijn de groeicurven voor het model zodanig aangepast dat bij een leeftijd van 0 maanden het maximale gemiddelde gewicht 1.6 kg bedraagt. Hierbij is het maximumgewicht gelijk gehouden aan de oorspronkelijke regressielijn en ook de constante in de e-macht is gelijk gehouden. (zie figuur 2-7).



Figuur 2- 7 Groeicurven van reeën. Deze curven zijn afgeleid uit veld data en aangepast voor het model.

Voor reegeiten geldt dan:

$$Y = 1.6 + 22.5262 * (1 - \exp(-.1071 * t))$$

Voor reebokken geldt:

$$Y = 1.6 + 24.4561 * (1 - \exp(-.09374 * t))$$

Y = gemiddelde gewicht (kg)

t = tijd (maand)

Deze groeicurven zijn leeftijdsafhankelijk gedefinieerd. Door van deze vergelijkingen de afgeleide te nemen en deze afgeleiden om te bouwen naar een functie van Y, ontstaat er een vergelijking, die de gewichtsafhankelijke groei weergeeft (zie figuur 2-8).

Voor reegeiten geldt:

$$Y = -.1071 * (-24.1262 + X)$$

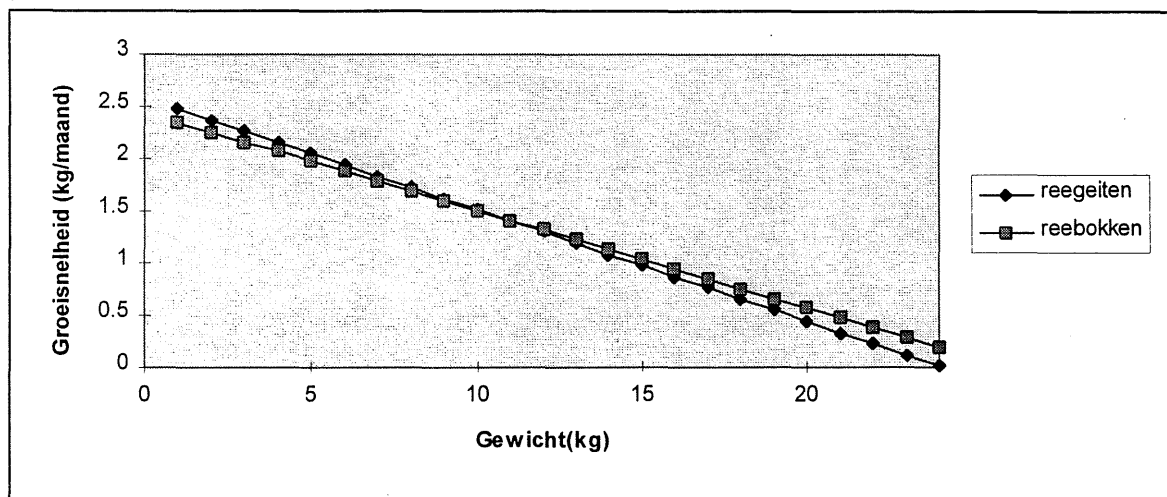
Voor reebokken geldt:

$$Y = -.09374 * (-26.0561 + X)$$

Y = Groei (kg/maand)

X = Gewicht (kg)

De dagelijkse groeisnelheid kan berekend worden uit de maandelijks groeisnelheid. Om de groei in kJ te kunnen uitdrukken, moet het verband tussen de energie-inhoud van een lichaam en het gewicht bekend zijn. In het algemeen is dit een allometrisch verband. Dergelijke allometrische curven zijn er voor koeien, schapen en witstaartherten gevonden (Agricultural Research Council, 1980) (Robbins, Moen and Reid, 1974). Er is aangenomen, dat er voor reeën ook een dergelijke curve bestaat.



Figuur 2- 8 Groeisnelheid van de reeën als functie van het gewicht

Bij de parametrisatie van de allometrische curve voor reeën is er gebruik gemaakt van een curve die voor witstaartherten (*Odocoileus virginianus*) is gevonden (Robbins, Moen and Reid, 1974).

$$\ln Y = -.5876 + 1.372 \ln X$$

Y = Energie-inhoud lichaam (Mcal)

X = Lichaamsgewicht zonder ingewanden (kg).

Witstaartherten zijn de naaste verwanten van het geslacht ree (*Capreolus*) en hebben dezelfde overlevingsstrategie. Het zijn evenals reeën browsers en ze krijgen net als reeën vaak tweelingen. Het gewicht van volwassen dieren varieert tussen de 22 en de 205 kg bij verschillende ondersoorten (van Wieren, mondelinge mede., Grzimek, 1975). In het model is aangenomen dat een volwassen ree dezelfde energie-inhoud per kg lichaamsgewicht heeft als een volwassen witstaarthert. Het maximale gewicht van een ree is op 30 kg gesteld, het maximale gewicht van een volgroeid witstaarthert, van de ondersoort waar de curve op is gebaseerd, is op 80 kg gesteld. Op grond van deze aannames is de allometrische curve verschaald. Dit is gebeurd met:

$$Y = 8/3 * X$$

Y = Gewicht van een witstaarthert (kg)

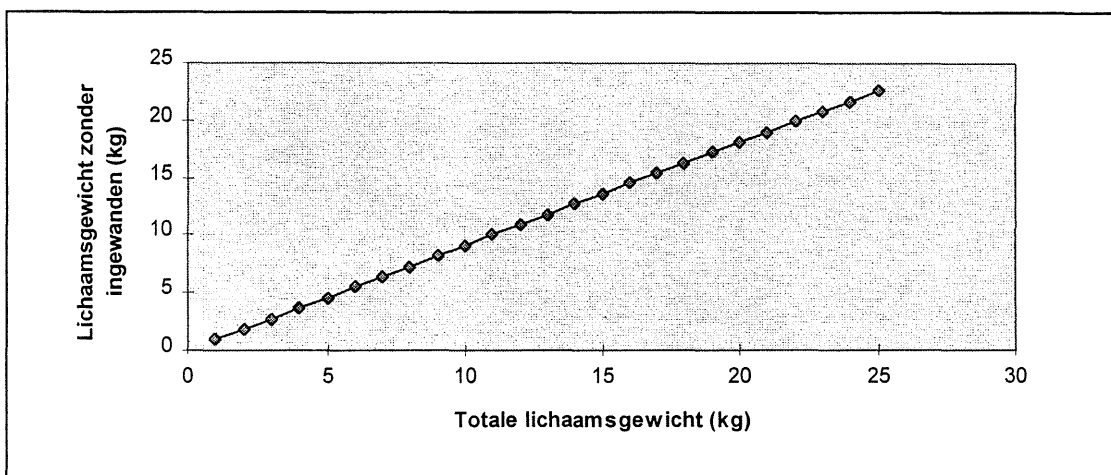
X = Gewicht van een ree (kg)

Verder geldt voor Witstaartherten de relatie (zie figuur 2-9):

$$\ln Y = -.0771 + .9928 \ln X \text{ (Robbins, Moen and Reid, 1974)}$$

Y = Gewicht zonder ingewanden (kg)

X = Gewicht (kg)



Figuur 2- 9 Gewicht zonder ingewanden als functie van het totale lichaamsgewicht.

In het model wordt deze vergelijking gebruikt om uit het gemiddeld gewicht van een ree, het gemiddeld gewicht zonder ingewanden te berekenen, onder de aanname dat deze gewichtsverdeling tussen ingewanden en de rest van het lichaam bij reeën en witstaartherten gelijk is.

Door bovengenoemde vergelijkingen te combineren kan voor reeën de volgende vergelijking tussen de energie-inhoud en het gewicht worden geformuleerd (zie figuur 2-10):

$$Y = 1000 * 4.184 \exp(-.3285 + 1.3621 * \ln X)$$

Y = Energie-inhoud van lichaam (kJ)

X = Gewicht (kg)

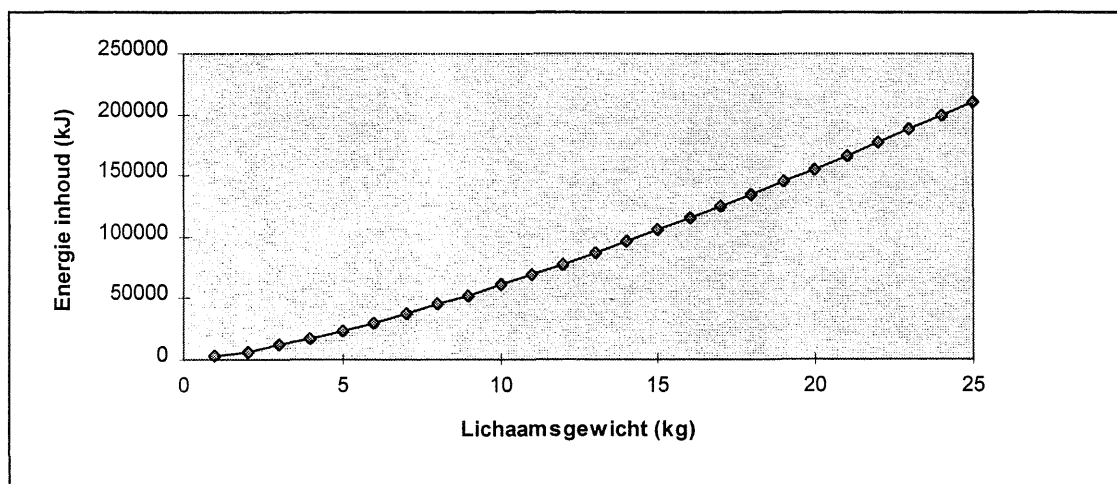
4.184 = Omrekeningsfactor van calorieën naar joules (J/cal)

1000 = Omrekeningsfactor van MJ naar kJ (kJ/MJ)

Er is aangenomen dat dit verband onder alle omstandigheden gehandhaafd blijft, zowel bij groei, bij weefselmobilisatie, als bij opslag van reserves. Met deze vergelijking is de energie-inhoud na maximale groei in kg te berekenen. Door hier de huidige energie-inhoud vanaf te trekken, kan de maximale hoeveelheid energie die per dag zou kunnen worden opgeslagen worden berekend

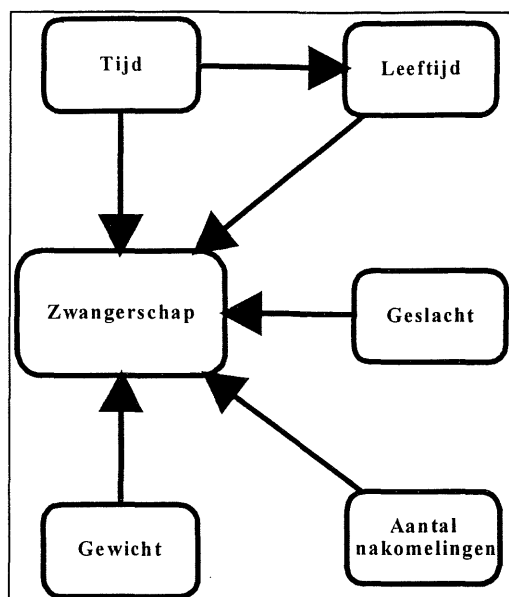
De energiebehoefte voor groei is groter. Dit komt omdat er energieverlies optreedt tijdens de omzetting van verteerbare energie in plantenbiomassa, naar opgeslagen energie in weefselenergie. Om de energiebehoefte voor groei wordt berekend door de maximale hoeveelheid energie die kan worden opgeslagen te delen door de efficiëntie waarmee dit gebeurt. De omzettingsefficiënties die worden gebruikt worden beschreven in paragraaf 2.2.1.

Er wordt vanuit gegaan, dat de groei bij kalveren die op een gemengd dieet van melk en plantaardig materiaal leven, de energie verkregen uit melk in eerste instantie voor groei gebruiken. Deze aanname is gemaakt, omdat groei op melk energie efficiënter verloopt dan groei op verteerbare energie uit plantenbiomassa (zie paragraaf 2.2.1).



Figuur 2- 10 Energie-inhoud als functie van het lichaamsgewicht.

2.2.5 Zwangerschapsenergiebehoefte



Figuur 2- 11 Relatiediagram zwangerschapsenergiebehoefte

De zwangerschap bij reeën wordt gekenmerkt door een verlate implantatie van de eicel. De bronstperiode vindt plaats in juli en augustus. Echter, indien de eicel wordt bevrucht vindt er nauwelijks ontwikkeling plaats. De ontwikkeling gaat niet verder dan het blastulastadium en de eicel hecht zich niet in de baarmoederwand. Pas eind december gaat de ontwikkeling verder (Short and Hay, 1965). In het model is aangenomen dat er in deze fase van de zwangerschap geen energetische kosten zijn voor de reeëit en dat de zwangerschap in energetisch opzicht pas begint in januari. De zwangerschap duurt dus 5 maanden.

De energetische kosten van de zwangerschap zijn te verdelen over 3 posten: Groei en onderhoud van de feut, groei en onderhoud van de uterus en groei en onderhoud van de melkklier. Er is aangenomen, dat de groei en ontwikkeling van de melkklier als energetische post te verwaarlozen is.

De energetische kosten voor groei en onderhoud van zowel de foetus als de uterus worden berekend, door voor elke tijdstap te berekenen hoeveel de uterus gravitans⁴ toeneemt in energie-inhoud. Vervolgens wordt deze toename gedeeld door de efficiëntie waarmee verteerbare energie kan worden opslagen in de uterus gravitans. Er wordt dus geen onderscheid gemaakt tussen energie besteed aan de feuten en energie besteed aan de uterus.

Parametrisatie

De energie-inhoud van de uterus gravitans kan geschat worden bepaald aan de hand van het gewicht van de nakomelingen bij de geboorte. Op het moment van de zwangerschap is dit gewicht echter onbekend. Daarom wordt er een schatting gemaakt van dit gewicht. De relatie tussen het moedergewicht na baring en het gewicht van het geboren kind wordt weergegeven door (zie ook paragraaf 2.3.1):

$$Y = X * .0990 -.74 \quad (\text{Ellenberg, 1978})$$

Y = Gewicht van het kalf na de geboorte (kg)

X = Gewicht van de reeëit na de geboorte (kg)

⁴ De uterus gravitans = de baarmoeder + de feuten

Er is aangenomen, dat op basis van deze relatie het geboortegewicht van het jong tijdens de zwangerschap geschat kan worden. Dit is mogelijk omdat bij het gewicht van een zwanger vrouwtje in het model, het gewicht van de uterus gravitans niet opgenomen is.

Een algemene formule voor de energie-inhoud in de uterus gravitans bij herkauwers gedurende de zwangerschap wordt gegeven door de vergelijking (zie figuur 2-12):

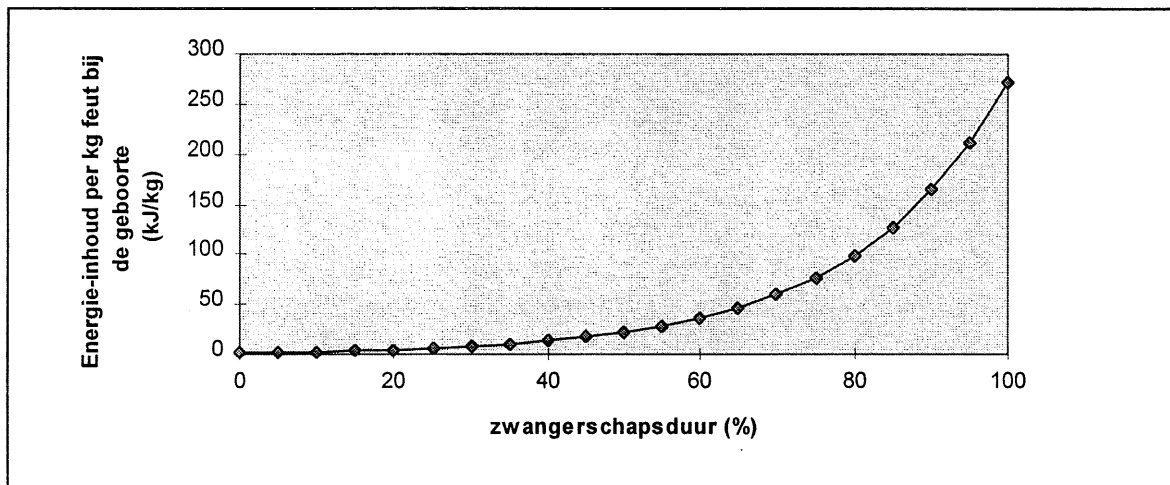
$$\ln Y = .5920 + .0501 * t \quad (\text{Robbins and Moens, 1975})$$

Y = Energie-inhoud van de uterus gravitans per kg feut gewicht bij de geboorte (kJ/kg)

t = Relatieve zwangerschapsduur (%).

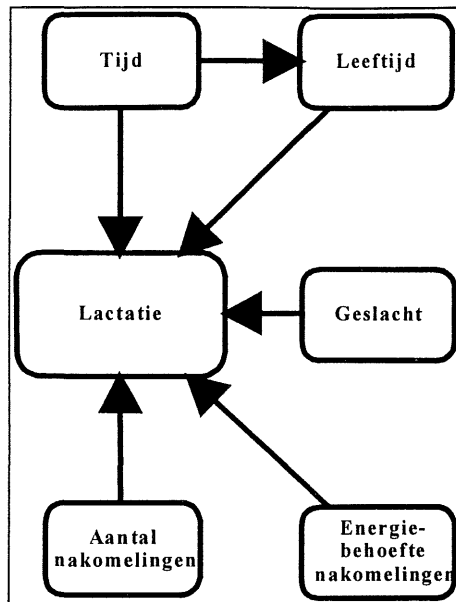
In het model is aangenomen, dat deze relatie ook bij reeën opgaat. De toename in energie-inhoud wordt berekend, door de huidige energie-inhoud van de uterus gravitans van de energie-inhoud van de uterus gravitans in de volgende tijdstap te berekenen.

De efficiëntie waarmee energie in de uterus gravitans wordt opgeslagen is 13.3% (Agricultural Research Council, 1980).



Figuur 2- 12 Energie-inhoud van de uterus gravitans per kg feut bij de geboorte

2.2.6 Lactatie-energiebehoefte



Figuur 2- 13 Relatiediagram lactatie-energiebehoefte

De lactatie-energiebehoefte hangt af van het aantal nakomelingen, de energiebehoefte van de nakomelingen, de tijd, de leeftijd. Alleen reegeten ouder dan een jaar kunnen nakomelingen krijgen.

De jongen zijn ongeveer de eerste twee maanden volledig afhankelijk van de melk, de lactatiegift in het model is dan gelijk aan de behoefte van de kalveren. Na deze periode beginnen de kalveren steeds meer plantaardige biomassa te eten (Ellenberg, 1978) en neemt de melkproductie af. De totale lactatietijd is 6 maanden (mondelijke med., Groot Bruinderink).

In het model is de energiebehoefte voor lactatie gelijk aan de hoeveelheid energie die wordt afgegeven, gedeeld door de efficiëntie waarmee uit verteerbare energie van plantenbiomassa melkenergie gemaakt kan worden.

Parametrisatie

De energiebehoefte wordt op dezelfde wijze berekend als de energiebehoefte van de volwassen dieren. De efficiëntie waarmee verteerbare energie uit plantenbiomassa wordt omgezet in lactatie-energie is 65 % (Hudson and White, 1980).

Na twee maanden neemt de melkgift af. Voor lacterende koeien geldt:

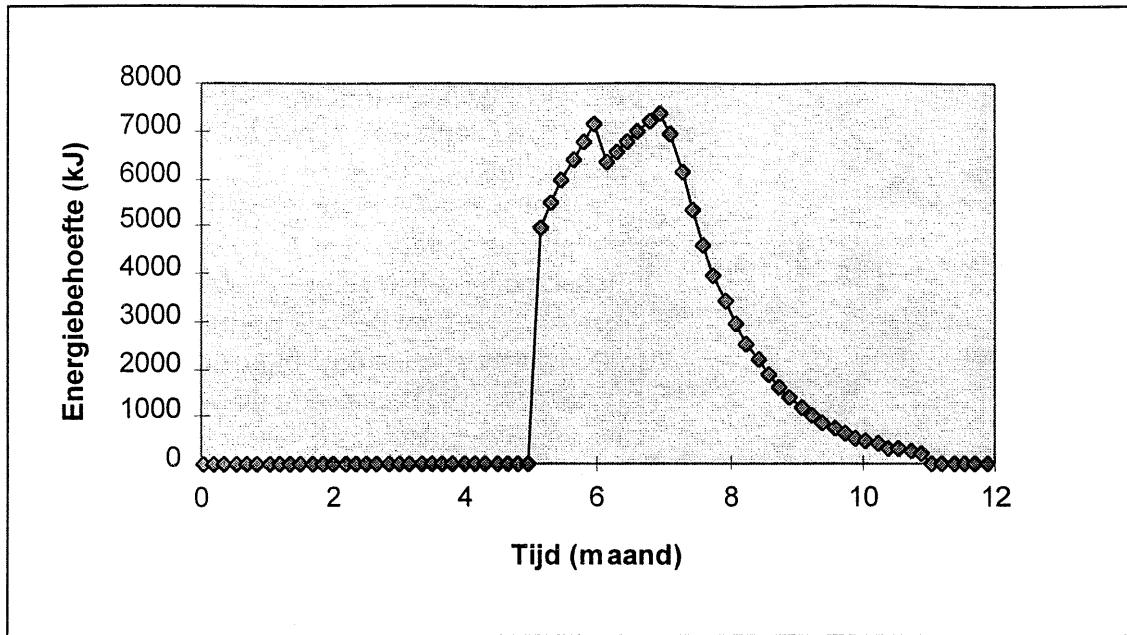
$$Y = a * t^b * e^{c*t} \quad (\text{Wood, 1976})$$

- Y = melkgift (kg/d)
- t = tijd (d)
- a = constante (kg/d^{b+1})
- b = constante (-)
- c = constante (1/d)

In het model neemt de lactatie volgens deze vergelijking af. De waarde voor constante a is gelijk aan de lactatie-energiebehoefte, die op het eind van de tweede maand van de lactatieperiode aan de kalveren werd afgegeven. De constanten a en b zijn zodanig gekozen, dat de lactatie na 6 maanden al 200kJ/dag is.

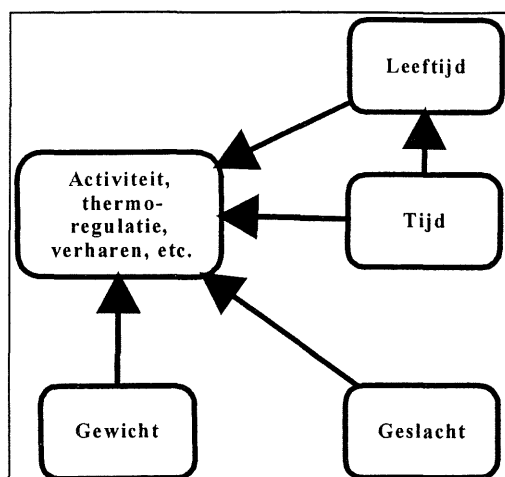
De lactatie-energiebehoefte curve wordt in figuur 2-14 weergegeven. In het begin van de tweede maand neemt de lactatie-energiebehoefte plotseling af. Dit komt omdat de overige energiebehoefte van de kalveren per maand is gedefinieerd. Deze behoefte neemt in de tweede lactatiemaand af, waardoor dus ook de lactatie-energiebehoefte afneemt omdat deze in de eerste twee maanden direct gekoppeld is aan de energiebehoefte van de reekalveren. De kalveren blijven groeien, waardoor de

energiebehoefte voor het basaalmetabolisme weer toeneemt en dus ook de lactatiebehoefte.



Figuur 2- 14 Lactatie-energiebehoefte als functie door het jaar heen van een reeget van 24 kg en met twee kalveren

2.2.7 Energiebehoefte voor de overige energetische posten



Figuur 2- 15 Relatiediagram overige energiebehoefte

Onder de post overige vallen alle energetische kosten die niet afzonderlijk in het model berekend worden, zoals thermoregulatie, activiteit, verharing, geweivorming en feces. Het is met de beschikbare gegevens onmogelijk deze energetische posten afzonderlijk te berekenen. De kosten van deze activiteiten worden in het model evenredig met het metabolisch lichaamsgewicht verondersteld. Verder zijn ze afhankelijk van de leeftijd, het geslacht en de tijd van het jaar.

Parametrisatie

De energiebehoefte voor overige energetische posten is geparametriseerd op basis van een energiebalans die is opgesteld voor data van Ellenberg (1978). Er is gesteld dat:

$$\text{totale energieopname} = \text{bekende energiebehoefte} + \text{overige energiebehoefte}$$

De totale energieopname is als volgt bepaald. Van de reeën uit de reefarm is de gemiddelde ad libitum voedselopname per dag per kg metabolisch lichaamsgewicht op een aantal momenten in het jaar bekend. Deze punten zijn geïnterpoleerd en op basis van deze interpolatie is de gemiddelde energieopname per maand geschat (zie bijlage II).

De bekende energiebehoefte bestaat uit de basaalmetabolische behoefte en de energiebehoefte voor groei. De grootte van de basaalmetabolische behoefte is bekend en staat in paragraaf 2.2.3. De groei-behoefte kan worden afgeleid uit de data van Ellenberg.

Van de reeën uit de reefarm is de gemiddelde gewichtsverandering per dag per kg metabolisch lichaamsgewicht op een aantal momenten in het jaar bekend. Hiervan is door middel van interpolatie van de punten, de gemiddelde gewichtsverandering per maand geschat. Deze gemiddelde gewichtsverandering is om te rekenen naar gemiddelde verandering in energie-inhoud en met behulp van de efficiëntie voor opslag en mobilisatie is de groei-behoefte van deze farmreeën te bepalen (zie paragraaf 2.2.1 en 2.2.4) (zie bijlage II).

Omdat de zowel de totale energiebehoefte, als de bekende energie behoefte uitgedrukt worden in $\text{kJ/kg}^{0.75}$, wordt ook de overige energiebehoefte uitgedrukt in $\text{kJ/kg}^{0.75}$.

De overige energiebehoeften zijn alleen te bepalen voor niet zwangere reegeten en reebokken. In het model is aangenomen, dat de overige energiebehoefte voor reegeten met 1 of 2 jongen gelijk is aan de overige energiebehoefte van reegeten zonder jongen. De energiebehoefte voor lactatie en zwangerschap worden in het model op een andere manier berekend (zie paragraaf 2.2.5 en 2.2.6).

Verder is er aangenomen, dat de overige energiebehoefte van reekalveren gelijk is aan de overige energiebehoefte van niet-zwangere reegeten. Over de overige energiebehoefte van reekalveren is geen informatie beschikbaar. De reekalveren zijn niet gelijk gesteld aan de reebokken, omdat zij een hoge overige energiebehoefte kennen. Dit komt door hun territoriale gedrag en actieve bronstgedrag.

Als laatste is aangenomen in het model dat de overige energiebehoeften in een reefarm gelijk zijn aan die van een natuurlijke situatie.

Tabel 2-1 Overige energetische behoefte per kg metabolisch gewicht per dag

	Jan	Feb.	Maart	April	Mei	Juni
Reebok	200	172	197	237	287	216
Reegeit	65	22	12	57	166	220
	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dec.
Reebok	230	398	343	224	208	210
Reegeit	71	-54 ⁵	267	372	279	160

⁵ Deze waarde voor de overige energetische behoeften is kleiner dan 0. Een negatieve energiebesteding kan niet. Dit betekent, dat de energieopname te klein is geweest om aan de groei en de basaalmetabolische behoefte te voldoen. De groei-behoefte is een gemeten waarde, de energie voor groei is dus daadwerkelijk besteed. Hieruit volgt, dat de het energieverbruik voor het basaalmetabolisme dus kennelijk lager is geweest, als was aangenomen in het model. Theoretisch kan het basaalmetabolisme niet verminderd worden, omdat het basaalmetabolisme gelijk is aan de minimale energiebesteding van een dier, noodzakelijk voor de onderhoud van de cellen. Waarschijnlijk is het dan toch zo, dat Weiner (1977) het onderhoudsmetabolisme heeft gemeten in plaats van het basaalmetabolisme. (Zie ook de voet noot in paragraaf 2.2.3). Voor de modeluitkomsten maakt deze negatieve waarde niet uit. Omdat de som van de overige energiebehoefte en de basaalmetabolische energiebehoefte gelijk blijft.

2.3 Modelling van de populatiedynamica

Om het model zo inzichtelijk mogelijk te houden vindt er geen migratie plaats. Dit model is dus alleen van toepassing op reepopulaties in gebieden waaruit geen migratie mogelijk is (niet ongebruikelijk in Nederland, bv. de Oostvaardersplassen, de Hoge Veluwe of de Amsterdamse waterleidingduinen), of op een reepopulatie, die omringd wordt door reepopulaties van gelijke grootte (bv. een deelpopulatie van een grotere populatie in een uniform bos), zodat immigratie en emigratie aan elkaar gelijk zijn.

Het was niet mogelijk alle relevante aspecten van de populatiedynamiek in het model te verwerken.

Verder worden de volgende aannamen gemaakt:

Er vindt bij reegeiten geen verhoging in de embryomortaliteit plaats naarmate de dieren ouder worden. Reden hiervoor is dat er in de literatuur geen bruikbare kwantitatieve gegevens gevonden konden worden voor dit verschijnsel.

Reegeiten jonger dan 1 jaar kunnen in het model niet zwanger worden. Een succesvolle zwangerschap op deze leeftijd komt zo zelden voor, dat dit geen effect zal hebben op de populatiedynamiek.

Alle reegeiten ouder dan 1 jaar nemen deel aan de voortplanting.

2.3.1 Nataliteit

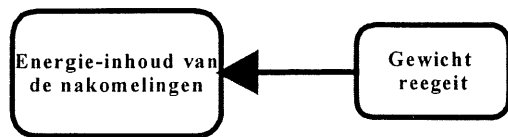
Voor reeën vormen de maanden juli en augustus de bronsttijd. De geboorten vinden ongeveer 10 maanden later plaats in de maanden april, mei of juni afhankelijk van het gebied waar de reeën voorkomen. In het model vinden alle geboorten plaats op 1 juni. Ook in het wild vinden de meeste geboorten bij reeën synchroon plaats, binnen een aantal dagen (Danilkin, 1996). 1 Juni is laat voor de Nederlandse situatie (mondeling mede., Groot Bruinderink), maar er is voor deze datum gekozen om de reeën synchroon te laten lopen met de reefarm van Ellenberg (1978), hetgeen noodzakelijk is om de energiebehoefte voor de overige energetische posten te kunnen parametriseren (zie paragraaf 2.2.7).

Bij de bevruchting wordt zowel het aantal als de sexratio van de jongen vastgelegd. Het aantal nakomelingen ligt bij reeën tussen de 1 en de 4 per reegeit. Zowel de sexratio als het aantal nakomelingen variëren met het gewicht van de reegeit (Danilkin, 1996, Ellenberg, 1978, Hewison and Gaillard, 1996, Loudon, 1987). Omdat de reegeiten een verlate implantatie kennen (zie paragraaf 2.2.5) en de vrucht zich pas begin januari begint te ontwikkelen zijn het aantal nakomelingen en de sexratio pas in deze periode te bestuderen. Hierdoor bestaan er dus geen relaties, die de reproductie op het moment van de bevruchting beschrijven. Het aantal jongen wordt door het model pas op 31 december bepaald en de sexratio van de nakomelingen op 1 februari. Dit heeft geen consequenties voor de energiehouding, omdat door de verlate implantatie de zwangerschap in de eerste vijf maanden geen energiekost (zie paragraaf 2.2.5)

De kalveren hebben tijdens de zwangerschap in het model geen energie-inhoud. Daarom wordt er op het moment van de geboorte een energie-inhoud aan de kalveren toegekend op basis van het gewicht van de moeder.

Parametrisatie

De geboorte-energie-inhoud



Figuur 2- 16 Relatiediagram geboorte-energie-inhoud

Het geboortegewicht van een reekalf kan op basis van de volgende relatie worden berekend (zie figuur 2-17).

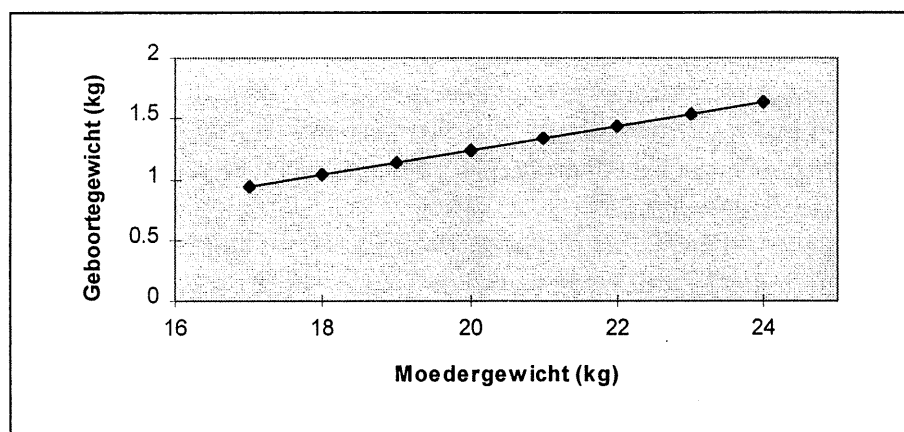
$$Y = 0.099 * X - 0.74 \text{ (Ellenberg, 1978)}$$

Y = gewicht kalf (kg)

X = gewicht moeder vlak na de geboorte (kg)

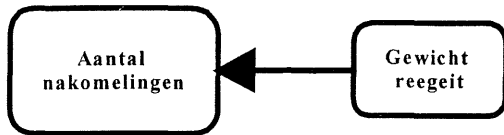
Deze relatie geldt voor tweelingen. In het model is aangenomen, dat het verband voor tweelingen ook voor eenlingen geldt.

Het berekende geboortegewicht kan, met behulp van de in paragraaf 2.2.4 beschreven allometrische relaties, worden omgerekend naar energie-inhoud.



Figuur 2- 17 Relatie tussen het moedergewicht en het geboortegewicht van de nakomelingen.

Het aantal nakomelingen per reegeit



Figuur 2- 18

Er is in de literatuur geen relatie gevonden die het aantal nakomelingen per reegeit beschrijft tijdens de zwangerschap. Wel is er een relatie gevonden die de kans beschrijft, dat er een tweede corpus luteum⁶ wordt aangetroffen in de eierstok (zie figuur 2-19).

$$P = 1 - \exp(-.1709 * (W - 10.7)) \quad (\text{Loudon, 1987})$$

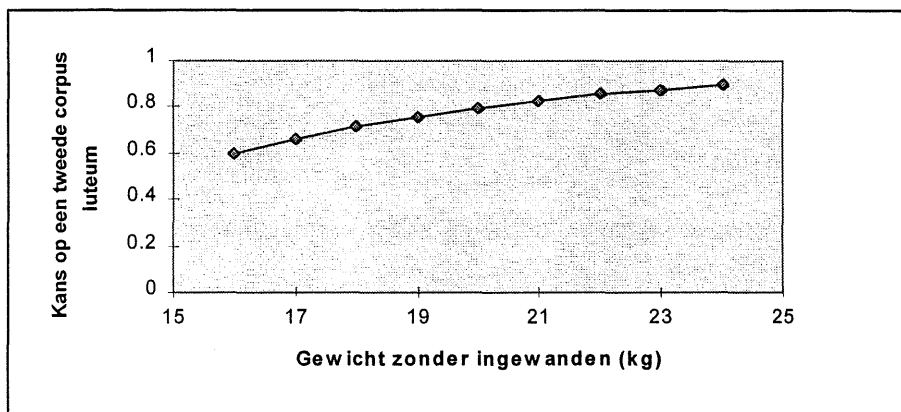
P = kans op een tweede corpus luteum

W = gewicht van de reegeit zonder ingewanden (kg)

Deze corpora lutea blijven alleen instand als de eicel bevrucht wordt. In het model is daarom aangenomen, dat het aantal feuten gelijk is aan het aantal corpora lutea in de baarmoeder. De gebruikte relatie geeft wat lage waarden. Daarom is de mortaliteit tijdens de implantatie niet meegenomen.

Over 9 studies is het gemiddelde aantal corpora lutea 2.02 per reegeit (Danilkin, 1996). Op basis van bovenstaande vergelijking hebben reegeiten van 24 kg, 1.85 nakomelingen per reegeit. De mortaliteit bij de implantatie varieert tussen de 1,5% (Wandeler, 1975) en de 8.3% (Strandgaard, 1972).

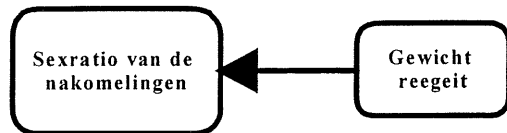
Het verband tussen het gewicht van een complete reegeit en het gewicht van een reegeit zonder ingewanden wordt beschreven door een allometrische relatie gegeven in paragraaf 2.2.4.



Figuur 2- 19 relatie tussen het aantal nakomelingen en het gewicht van de reegeit moeder

⁶ Corpus luteum = geel lichaam, het gele restant dat in de eierstok achterblijft na de eisprong.

De sexratio van de nakomelingen



Figuur 2- 20

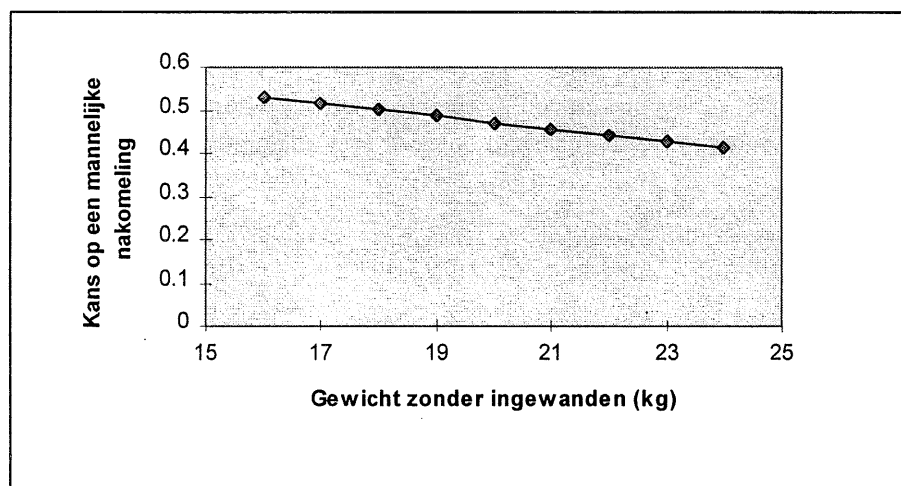
De sexratio in februari wordt beschreven door (zie figuur 2-21):

$$\ln(P/(P-1)) = 1.045 - .0579 * X \text{ (Hewison and Gaillard, 1996)}$$

P = de kans op een mannelijke nakomeling

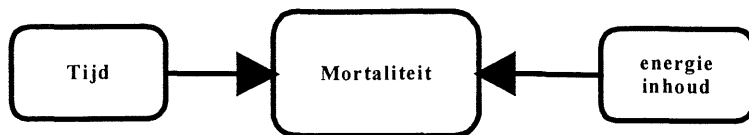
X = gewicht van reeget zonder ingewanden (kg)

Het verband tussen het gewicht van een complete reeget en het gewicht van een reeget zonder ingewanden wordt beschreven door een allometrische relatie gegeven in paragraaf 2.2.4.



Figuur 2- 21 Kans op een mannelijke nakomeling in relatie tot het gewicht zonder ingewanden.

2.3.2 Mortaliteit



Figuur 2- 22 Relatiediagram mortaliteit

De mortaliteit in het model bestaat uit twee componenten. De eerste component is een constante achtergrondsmortaliteit, de tweede een gewichtsafhankelijke sterfte. De achtergrondsmortaliteit is de mortaliteit, die als gevolg van predatie, klimaatomstandigheden, ongelukken en toeval plaatsvindt. De achtergrondsmortaliteit is constant gehouden om de modelsimulaties zo inzichtelijk mogelijk te houden. Bij uitbreiding van het model is het eventueel mogelijk om een random achtergrondsmortaliteit te modelleren.

Er is voor vier perioden uit het leven van een ree een aparte achtergrondsmortaliteit gedefinieerd. De eerste vijf maanden brengt een modelree door in de baarmoeder. Omdat het niet bekend is onder welke omstandigheden abortus plaatsvindt, is deze doodsoorzaak niet in het model opgenomen. Wel treedt er sterfte op als er in de bijbehorende jaarklasse van de ree sterfte optreedt. Abortus komt onder goede omstandigheden in het wild weinig voor. Het percentage abortussen ligt tussen de 1 en de 4%. Bij zieke reeën kan de mortaliteit als gevolg van abortus oplopen tot 22% (Danilkin, 1996) (Wandeler, 1975).

Na de geboorte volgt er een periode van verhoogde mortaliteit. De kalveren zijn kwetsbaar voor predatie en gevoelig voor slechte weersomstandigheden. Deze verhoogde mortaliteit duurt in het model tot eind december. Na deze periode volgt er een periode waarin de dieren een zeer lage mortaliteit hebben. Deze duurt totdat de reeën 6 ½ jaar oud zijn. Na 6 ½ jaar neemt de mortaliteit toe met de leeftijd.

De in het model gebruikte perioden komen globaal overeen met de velddata van Gaillard et al. (1993). Een belangrijk verschil met Gaillards data is dat de eerstejaars reeën in het model dezelfde mortaliteit kennen als volwassen reeën in de optimale leeftijd. Onder lage dichtheden is dit het geval, maar onder hogere dichtheden is de mortaliteit van eerstejaars reeën in werkelijkheid hoger. Er is aangenomen, dat deze extra mortaliteit onder hogere dichtheid wordt veroorzaakt door gewichtsafhankelijke mortaliteit, welke apart in het model is opgenomen. Dit wordt bevestigd, door het feit dat juist het gebied met lage groeisnelheid voor eerstejaars reeën de hoogste mortaliteit heeft onder de eerstejaars reeën. (Gaillard et al, 1993)

De gewichtsafhankelijke sterfte is in het model gedefinieerd als een absolute grens. Als een groep reeën een lagere energie-inhoud heeft dan de minimumwaarde sterft de groep in haar geheel uit. Er is gekozen voor een absolute grens, omdat er door een gebrek aan data geen fractionele gewichtsafhankelijke sterfte gedefinieerd kan worden die betrouwbaar genoeg is om in het model te gebruiken.

Parameterisatie

Tabel 2 - 1 Overlevingskans op jaarbasis per jaarklasse.

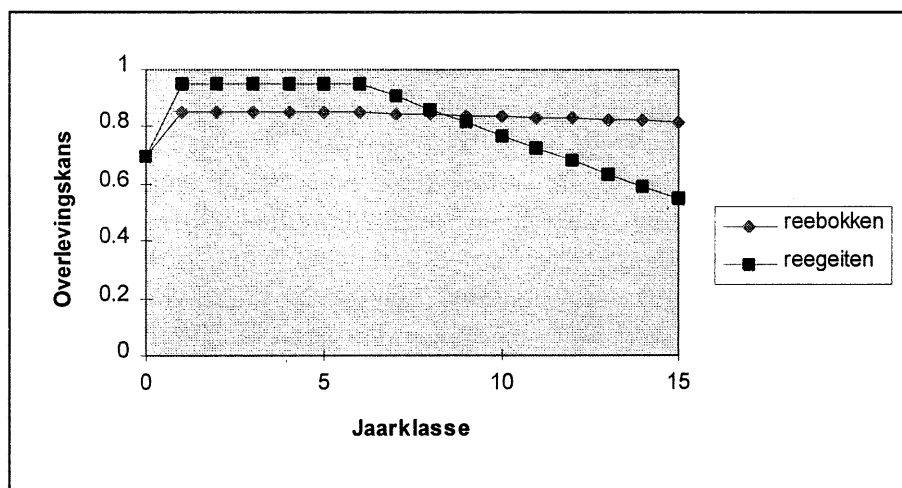
Jaarklasse	reebokken	reegeiten
0	0.7	0.7
1	0.85	0.95
2	0.85	0.95
3	0.85	0.95
4	0.85	0.95
5	0.85	0.95
6	0.85	0.95
7	0.8466	0.9052
8	0.8432	0.8604
9	0.8398	0.8156
10	0.8364	0.7708
11	0.833	0.726
12	0.8296	0.6812
13	0.8262	0.6364
14	0.8228	0.5916
15	0.8194	0.5468

Achtergrondsmortaliteit

De overleving op jaarbasis voor reeën van twee tot zeven jaar is bij reegeiten gelijk aan 95% en bij reebokken gelijk aan 85% (Gaillard, 1993). Deze waarden zijn in het model gebruikt voor reeën uit de eerste tot en met de zesde jaarklasse. Voor reeën van de zeven jaar en ouder is de overleving voor een populatie, waarin dichtheidafhankelijke verschijnselen voorkomen gemiddeld 72.6% voor reegeiten en 83.3% voor reebokken (Gaillard et al, 1993). In het model is gesteld dat deze waarden voor reeën uit de elfde jaarklasse gelden. De mortaliteit voor de overige jaarklassen wordt bepaald door een lineair verband tussen de overlevingskans en de jaarklassen te veronderstellen.

De postnatale sterfte voor de reekalveren 30% verondersteld. Waardes voor deze postnatale mortaliteit variëren in de literatuur tussen 16 en de 50% (zie tabel 2-2 en figuur 2-23)

Omdat de achtergrondsmortaliteit per tijdstap van 1 dag berekend moet worden, moet uit de jaarlijkse overleving, de dagelijkse overleving worden berekend. De dagelijkse overleving is gelijk aan de 365e machtswortel uit de jaarlijkse overleving. De dagelijkse sterfte is dan één min de dagelijkse overleving.



Figuur 2- 23

Gewichtsafhankelijke sterfte

De gewichtsafhankelijke sterfte in het model is een absolute grens. Als een groep reeën onder een bepaald minimumgewicht komt en dus onder een bepaalde minimum energie-inhoud, dan sterft het hele cohort uit.

Er is in het model aangenomen, dat het minimumgewicht van een ree op dezelfde wijze toeneemt als het gewicht van een ree als er geen limitatie optreedt. De groeicurve van ree onder niet limiterende omstandigheden voldoet aan (zie bijlage 1):

$$Y = a + b * (1 - \exp(c * t)) \text{ (zie figuur 2-24)}$$

Y = gemiddeld gewicht (kg)

t = tijd (maand)

a = constante, geboortegewicht (kg)

b = constante, maximumgewicht - geboortegewicht (kg)

c = constante, groeisnelheid (1/m)

Het minimumgewicht waarmee pasgeboren reekalveren kunnen overleven is ongeveer 1 kg (Ellenberg, 1978). Het minimumgewicht voor reegeten is 12 kg en voor reebokken 13 kg (Danilkin, 1996). Er is aangenomen, dat de 'relatieve groeisnelheid' van het minimumgewicht gelijk is aan de groeisnelheid onder niet-limiterende omstandigheden. De waarde voor c is dan 0.1071 voor reegeten en 0.09374 voor reebokken (zie bijlage I).

Het minimumgewicht in het model voldoet aan:

Voor reegeten

$$Y = 1 + 11 * (1 - \exp(-.1071 * t))$$

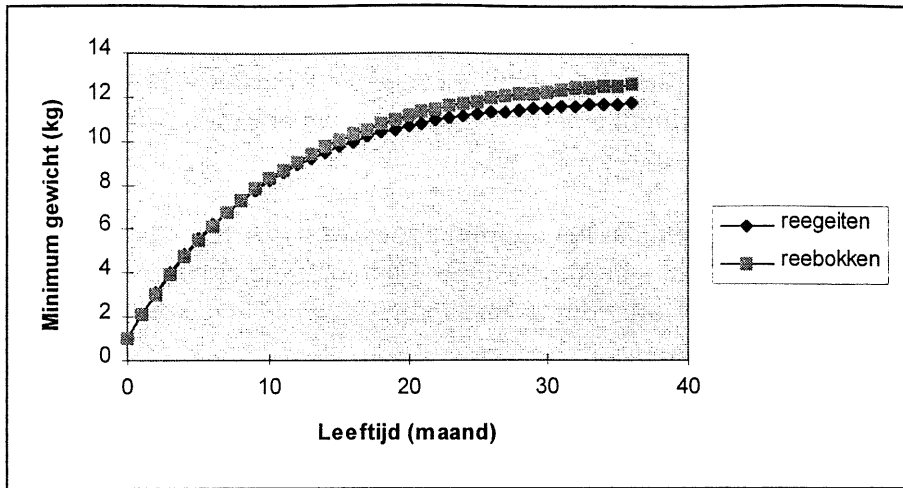
Voor reebokken

$$Y = 1 + 12 * (1 - \exp(-.09374 * t))$$

Y = minimumgewicht (kg)

t = leeftijd (maand)

Uit het minimumgewicht kan door middel van de allometrische vergelijkingen zoals beschreven in paragraaf 2.2.4 de minimale energie-inhoud wordt berekend.



Figuur 2- 24

3 Modelresultaten

Omdat het energie-aanbod na koppeling aan FORGRA door dit programma zal worden beschreven, is hieraan in dit model nauwelijks aandacht besteed. Om het model zonder koppeling te kunnen bestuderen zal dus eerst een beschrijving van het energie-aanbod moeten worden geformuleerd.

Er is voor gekozen om het model te testen met een opgelegd energie-aanbod. Dit energie-aanbod is ieder jaar hetzelfde, ongeacht de populatiegrootte of andere variabelen. De waarden voor het energie-aanbod zijn afgeleid op basis van de energiebehoefte van de reeën uit de reefarm van Ellenberg (1978). De gemiddelde energiebehoefte van een farmree van 24 kg is 217.000 kJ/maand. Als wordt aangenomen dat er 15 dieren per 100 hectare kunnen overleven is het energie-aanbod per 100 hectare ongeveer $3.3 * 10^6$ kJ/maand. Er is aangenomen dat het voedselaanbod per maand door het jaar heen constant is.

3.1 Populatiedynamiek zoals beschreven wordt door het model

De resultaten van een 30 jaar durende simulatie worden weergegeven in de figuren 3-1 t/m 3-9.

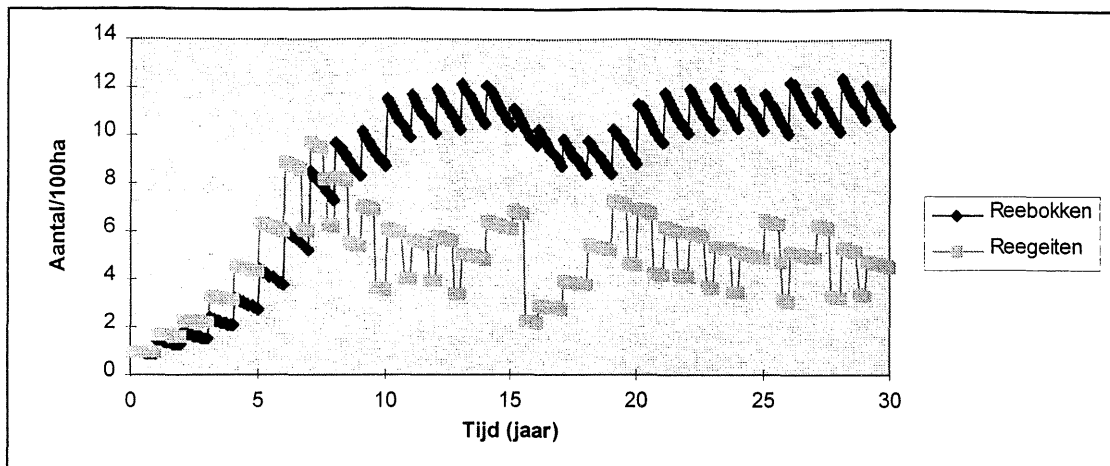
In de eerste zeven jaar is er sprake van exponentiële toename (zie figuur 3-1). In deze periode neemt gedurende het jaar het aantal reeën licht af door de achtergrondsterfte (zie hoofdstuk 2.3.2), maar op het eind van het jaar neemt het aantal reeën weer toe doordat de reeëiten zwanger worden, zodat er een netto toename in de populatie ontstaat. Na acht jaar neemt de populatiegroei af. Het aantal reeën is zo ver toegenomen, dat er energietekort optreedt. Energietekort begint in de maand april, omdat in deze maand de energiebehoefte van de populatie sterkt toeneemt. Dit komt omdat de zwangerschap meer energie begint te vragen. Na de geboorte neemt de energiebehoefte van de populatie nog verder toe door de lactatie en dus ook het energietekort. Omdat de reeën toch in hun basisenergiebehoefte moeten voorzien, zal er energie uit de eigen reserves worden gemobiliseerd. Hierdoor nemen de reeën in de populatie af in energieïnhoud en lichaamsgewicht, waardoor sommige groepen reeën onder hun minimumgewicht komen en sterven. Zo ontstaan er crashes in de populatie. Na een crash is het energietekort opgeheven en zullen de reeën uit de populatie zich herstellen.

Wat opvalt, is dat de crashes alleen plaatsvinden onder de reeëiten en niet onder de reebokken. De verklaring hiervoor is, dat het grootste energietekort in het model plaatsvindt in de maanden april t/m september. In deze periode zijn de reeëiten zwanger of lacteren ze, hetgeen betekent dat de reeëiten extra energetische kosten hebben en daardoor ook extra mobilisatie. Door de manier waarop lactatie en zwangerschap in het model gedefinieerd worden, moet deze energetische inspanning geleverd worden ten koste van de eigen energiereserves (zie hoofdstuk 2.2.5 en 2.2.6). Het zijn dan ook de lacterende geiten die sterven (zie figuur 2-3 t/m 2-6). Als de reeëiten in de maand juni of juli sterven, sterven de jongen ook omdat ze in deze periode afhankelijk zijn van de moedermelk. Als de reeëiten in de maand augustus of later in het jaar sterven, nemen de jongen ook energie uit plantenbiomassa tot zich en

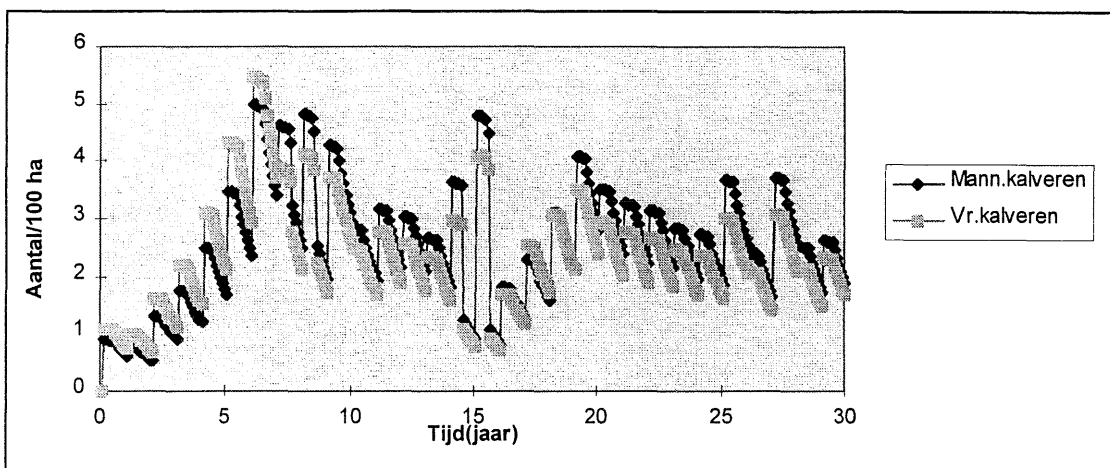
kunnen zij onafhankelijk van de moeder in leven blijven. Wel krijgen ze minder energie binnen en krijgen ze daardoor een groeireductie (zie figuur 3-7 en 3-8).

Een andere reden, waarom de reeëten dood gaan en de jongen niet, is een gevolg van de aanname dat het model het voedsel in het model naar rato van behoefte wordt verdeeld. Omdat de jongen klein zijn en de behoefte aan groei omgekeerd evenredig is met het gewicht, bestaat de energiebehoefte voor een groot deel uit groeibehoefte en een klein deel uit de basisenergiebehoefte. Onder limiterende omstandigheden heeft de basisenergiebehoefte prioriteit. De energie verkregen voor de groeibehoefte wordt dan aangewend voor de basisenergiebehoefte. Dit heeft als consequentie, dat de jongen in situaties van voedseltekort makkelijker aan hun basisenergiebehoefte kunnen voldoen dan de oudere reeën, doordat ze relatief meer energie krijgen toebedeeld door hun groeibehoefte, maar dit vervolgens voor hun basisenergiebehoefte zullen gebruiken (zie hoofdstuk 2.2.1 en 2.2.2). De behoefte aan groei functioneert op deze wijze als een vorm van 'reserve energie'.

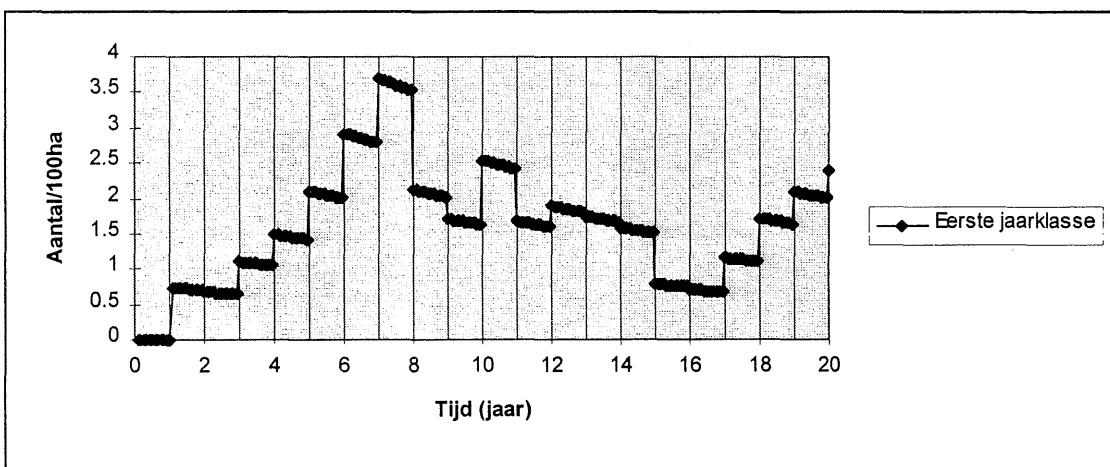
Verder geldt er dat oudere jaarklassen onder limiterende omstandigheden een grotere kans hebben om te sterven dan jonge jaarklassen tijdens een crash (zie figuur 3-3 t/m 3-6). Dit is te verklaren doordat het minimumgewicht van de reeën leeftijdsafhankelijk is gedefinieerd (zie hoofdstuk 3.3.2). Hierdoor is het minimumgewicht voor oudere reeën hoger dan voor jonge reeën, maar de oudere reeën hebben door voorgaande voedsellimitatieperioden ongeveer hetzelfde gewicht als jonge reeën (zie figuur 3-7, 3-8 en 3-9). Hierdoor hebben zij een hogere sterftekans.



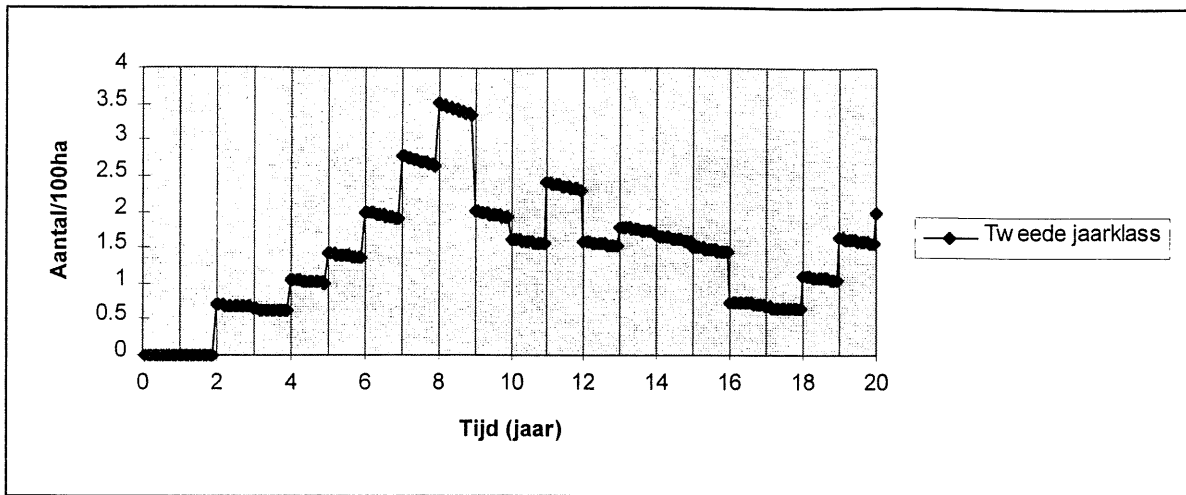
Figuur 3- 1 Populatie dynamiek van reeën ouder dan een halfjaar



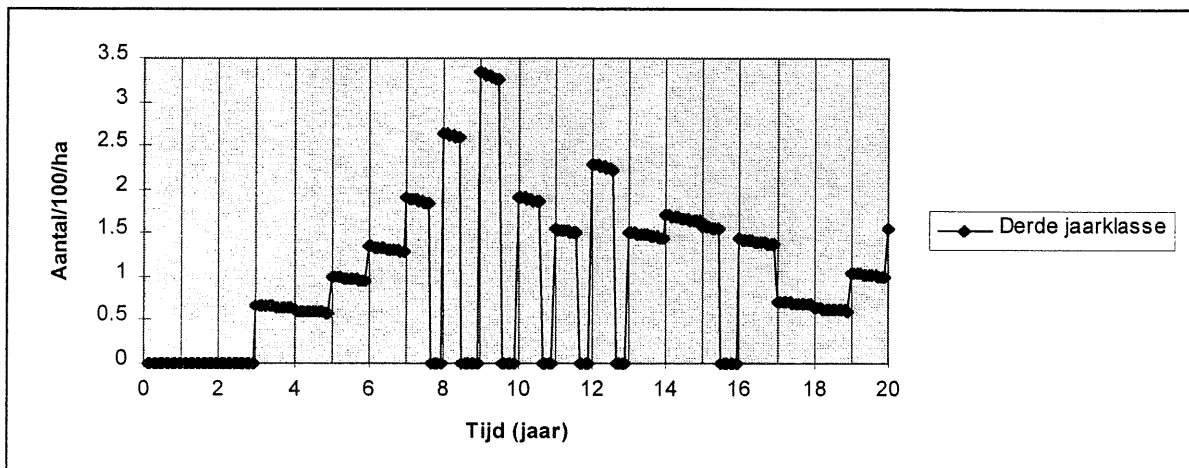
Figuur 3- 2 Populatie dynamiek van reekalveren jonger dan een half jaar



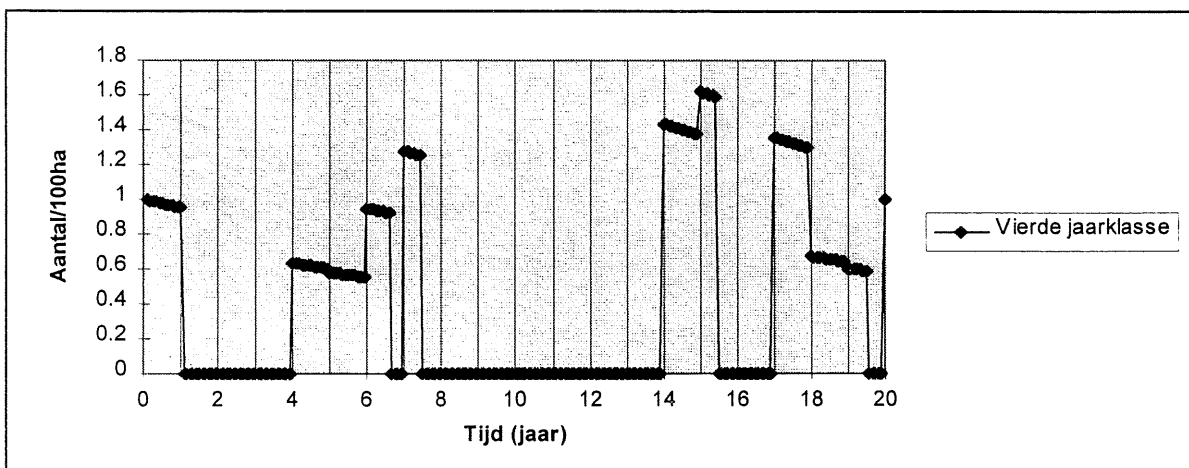
Figuur 3- 3 Fluctuaties in het aantal reegeiten in de eerste jaarklasse. Deze grafiek beschrijft zowel fluctuaties binnen jaren als tussen jaren



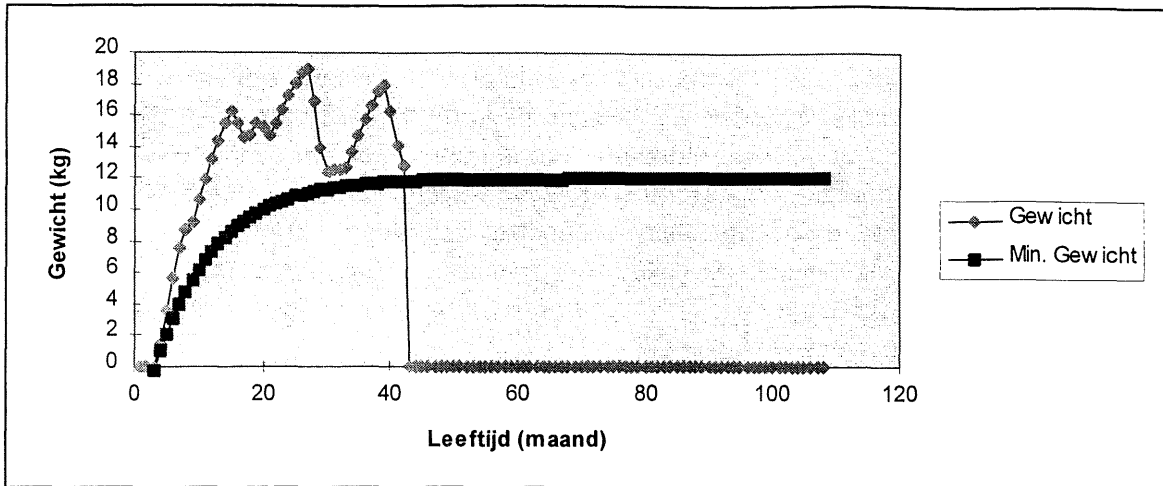
Figuur 3- 4 Fluctuatie in het aantal reegeten in de tweede jaarklasse. Deze grafiek beschrijft zowel fluctuaties binnen jaren als tussen jaren



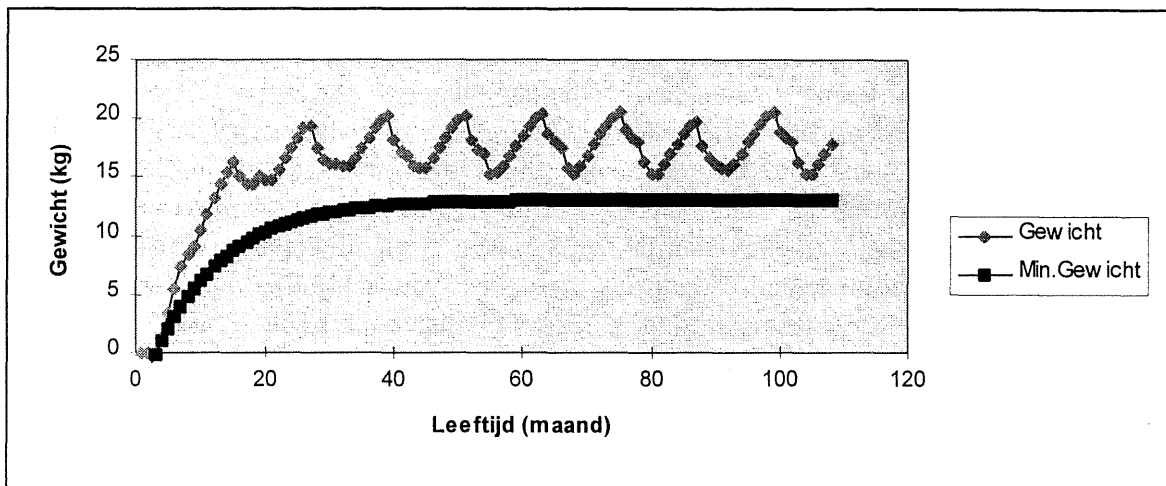
Figuur 3- 5 Fluctuatie in het aantal reegeten in de derde jaarklasse. Deze grafiek beschrijft zowel fluctuaties binnen jaren als tussen jaren



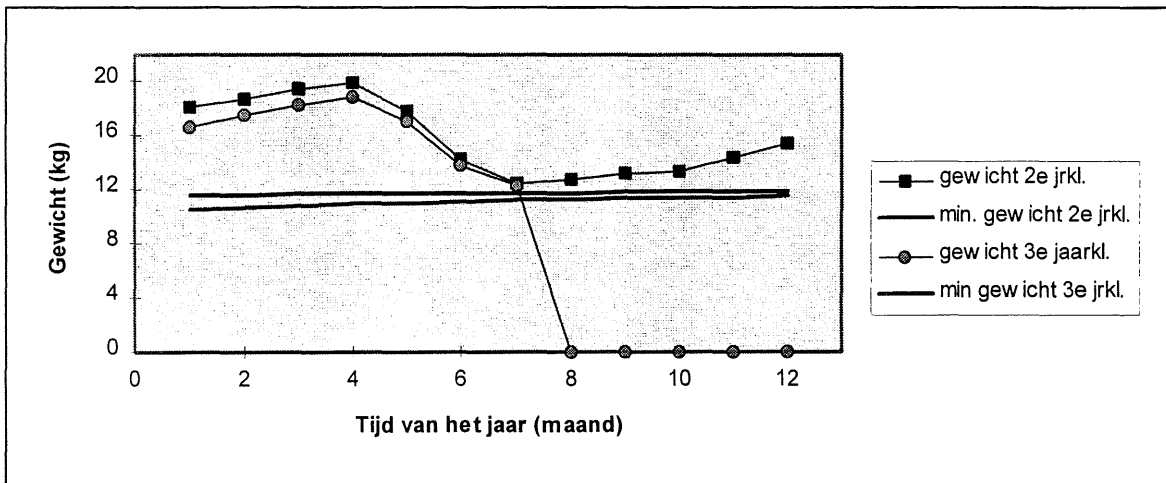
Figuur 3- 6 Fluctuatie in het aantal reegeten in de vierde jaarklasse. Deze grafiek beschrijft zowel fluctuaties binnen jaren als tussen jaren



Figuur 3- 7 Gewichtsonwikeling van een reeget



Figuur 3- 8 Gewichtsonwikeling van een reebok

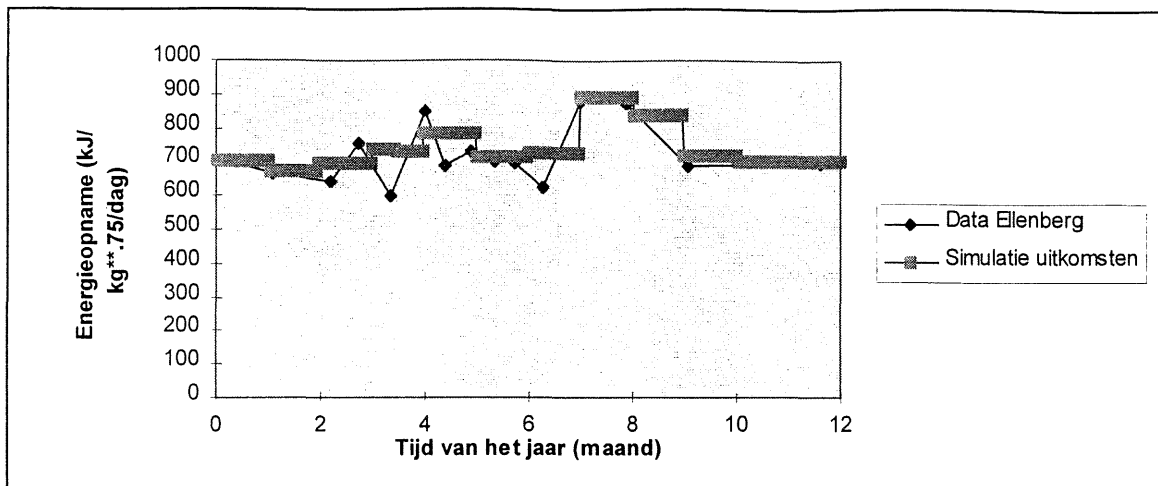


Figuur 3- 9 Gewichtsonwikeling door het jaar heen bij reegeten uit een verschillende jaarklasse

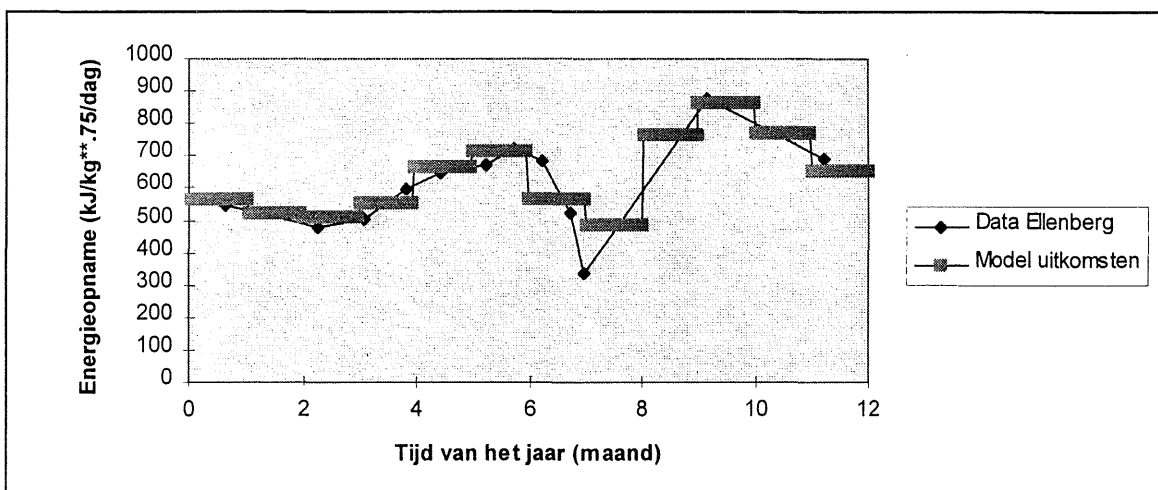
3.2 Energieopname van de reeën

De energieopname door de reeën zoals deze in het model plaatsvindt onder ongelimiteerde omstandigheden is afgebeeld in de figuren 3-10 t/m 3-15. Ook zijn in deze figuren data over de voedselopname van in gevangenschap gehouden reeën opgenomen (Ellenberg, 1978). Het trapsgewijze verloop van de energiebehoefte wordt veroorzaakt, doordat de overige energiebehoeften gedurende een maand constant zijn. Er wordt alleen gekeken naar de voedselopname onder ongelimiteerde omstandigheden, omdat er over de voedselopname bij limiterende omstandigheden geen vergelijkingsmateriaal bekend is.

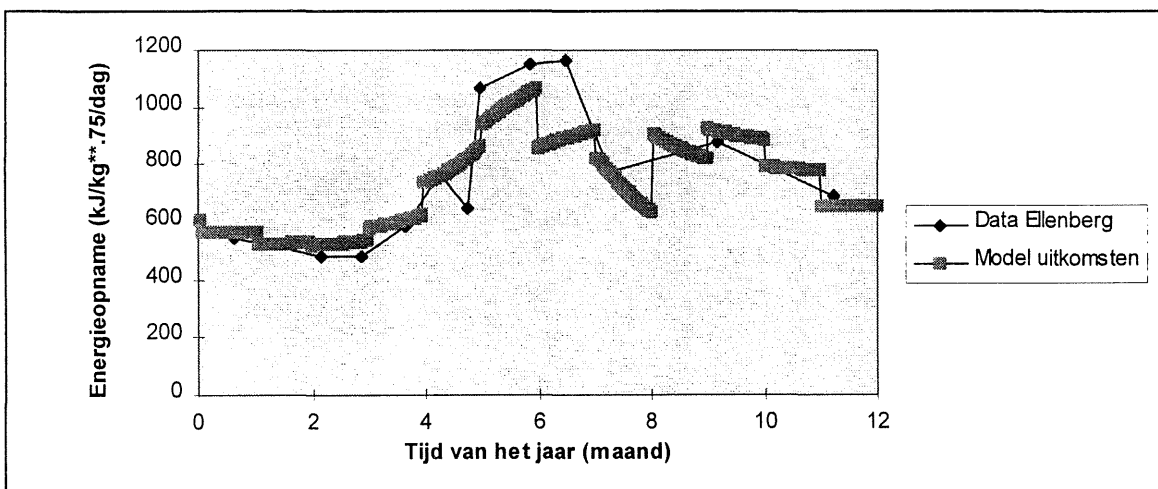
Voor reebokken en reegeiten die geen nakomelingen hebben, komt de energieopname in het model goed overeen met de gemeten waarden. Dit komt omdat op basis van deze data de overige energieopname is berekend (zie hoofdstuk 2.2.7 en bijlage 2). Interessanter is het om naar de voedselopname van de reegeiten met nakomelingen te kijken, omdat de energieopname van deze groepen niet is gebaseerd op de in de figuur uitgezette data. Van januari tot april en van augustus tot december komt de voedselopname goed overeen met de opname van echte reeën. In deze periode is de opname ook bijna even groot als de opname van reegeiten zonder jongen, echter zowel in het model als bij echte reeën is de energieopname van reeën met jongen net iets hoger, door de extra kosten als gevolg van zwangerschap en lactatie. Een belangrijk verschil tussen de modelresultaten en de data is, dat de energieopname aan het eind van de zwangerschap voor de reeën in de reefarm afneemt, terwijl de opname in het model blijft toenemen. Verklaring hiervoor is waarschijnlijk, dat de zwangere reeëit door de zwangerschap minder kunnen of willen eten. In het model is de voedselopname gelijk aan de behoefte en wordt er met dit soort factoren geen rekening gehouden. Ook de energieopname in het model tijdens de lactatieperiode is niet helemaal in overeenstemming met de waargenomen opname. Dit komt omdat de lactatie-energiebehoefte gekoppeld is aan de energiebehoefte van de kalveren. De energiebehoefte van de kalveren is waarschijnlijk te laag in het model.



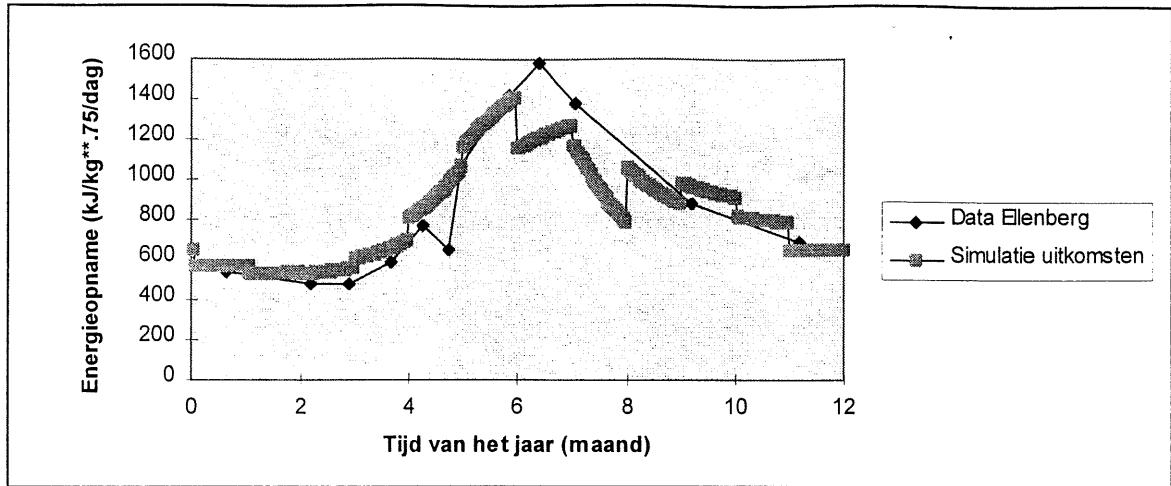
Figuur 3- 10 Ad libitum energieopname per kilogram metabolisch gewicht bij reebokken



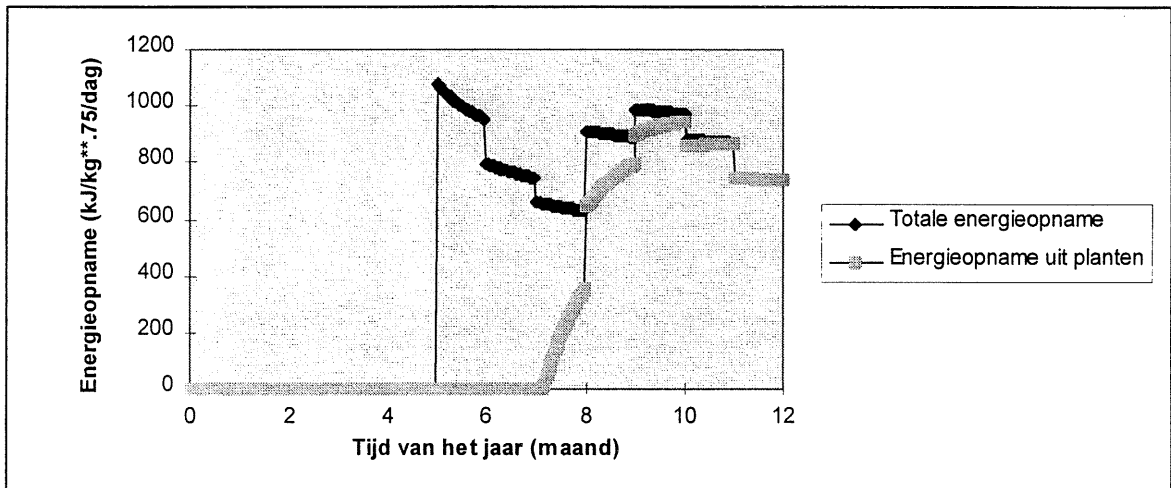
Figuur 3- 11 Ad libitum energieopname per kilogram metabolisch gewicht bij reegeten zonder nakomelingen



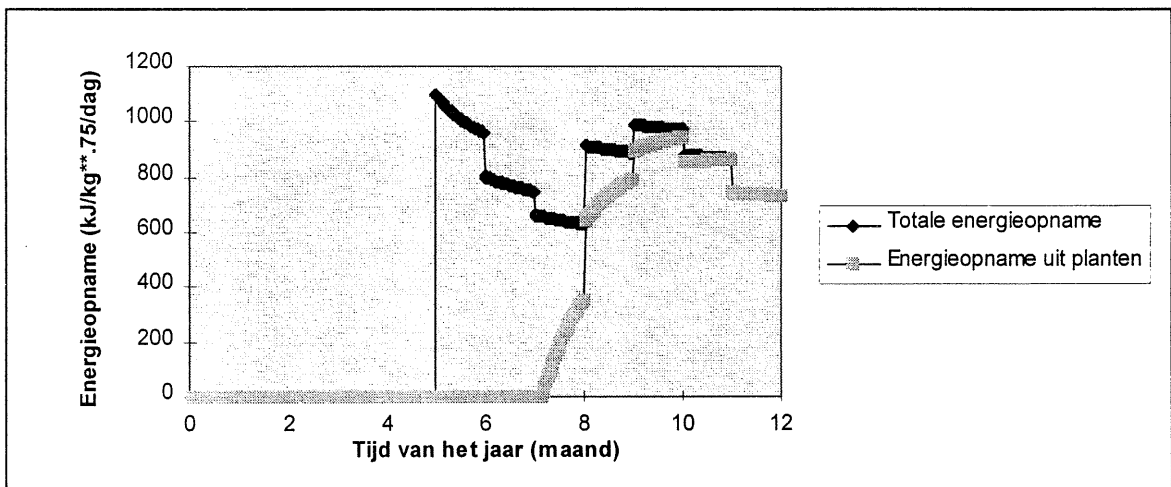
Figuur 3- 12 Ad libitum energieopname per kilogram metabolisch gewicht bij reegeten met nakomeling



Figuur 3- 13 Ad libitum energieopname per kilogram metabolisch gewicht van een reeget met twee nakomelingen



Figuur 3- 14 Ad libitum energieopname per kilogram metabolisch gewicht van mannelijke kalveren



Figuur 3- 15 Ad libitum energieopname per kilogram metabolisch gewicht van vrouwelijke kalveren

3.3 Gevoeligheidsanalyse

Er worden in de literatuur verschillende mechanismen beschreven, waardoor reepopulaties gestabiliseerd kunnen worden (zie paragraaf 1.5). Er wordt echter nergens duidelijk aangetoond, dat deze mechanismen krachtig genoeg zijn om een populatie daadwerkelijk te stabiliseren. In het nu volgende stuk zal gekeken worden wat voor veranderingen er in het model noodzakelijk zijn om de populatie te stabiliseren.

Een van de belangrijke aannamen in het model is de aanname over de verdeling van energie onder limiterende omstandigheden. Het is onduidelijk aan welke energiebehoeften altijd voldaan moet worden en welke energiebehoeften kunnen worden geminimaliseerd. Daarom is er verderop in dit stuk gekeken wat het effect is van een reductie in de lactatie-energiebehoefte onder voedsellimiterende omstandigheden.

3.3.1 Stabilisatie van de modelpopulatie

In het model zijn drie mechanismen verwerkt die de populatiedynamiek bepalen, namelijk gewichtsafhankelijk nakomelingschap, gewichtsafhankelijke sexratio en gewichtsafhankelijke sterfte. Deze mechanismen kunnen op twee manieren worden aangepast om de populatie te stabiliseren. Door de manier waarop de populatiedynamische processen zijn gemodelleerd te veranderen of door de parameterwaarden in het model te veranderen. Eerst wordt er gekeken of er door een verandering in parameterwaarden de populatie gestabiliseerd kan worden.

De sexratio in het model varieert tussen de 1.30: 1 (vrouwelijke kalveren: mannelijke kalveren) voor reegeten met een maximaal gewicht en de 0.79: 1 voor reegeten met nog net levensvatbare jongen. Pas bij een sexratio van 0.15: 1 stabiliseert de populatie, indien de overige parameters gelijk blijven (zie figuur 3-16).

Het aantal nakomelingen is voor reegeten met een maximaal gewicht 1.85 per reeget en voor reegeten met nog net levensvatbare jongen 1.58 per reeget. De populatie stabiliseert pas bij een aantal van 0.3 nakomelingen per reeget per jaar (zie figuur 3-17 en 3-18), als alle andere parameters gelijk blijven. De veranderingen in parameterwaarden, die nodig zijn om met behulp van een van beide mechanismen de populatie te stabiliseren zijn erg groot en onrealistisch, maar het is wel mogelijk met behulp van deze processen de populatie te stabiliseren.

Ook als beide variabelen aangepast worden vindt er pas bij onrealistische waarden stabilisatie plaats. Om de populatie te stabiliseren, moet de nettoreproductiefactor kleiner als 1 kunnen worden. Bij de huidige parameterisatie heeft de nettoreproductiefactor een minimumwaarde van 1.09 (zie bijlage 4). Ook hieruit blijkt, dat de populatieregulerende mechanismen niet krachtig genoeg zijn om de populatie te stabiliseren. Om een nettoreproductiefactor van 1 te krijgen moet het aantal vrouwelijke nakomelingen gelijk zijn dan 0.185 (zie bijlage 4). Om de populatie te kunnen stabiliseren moet het produkt van de sexratio en het aantal nakomelingen kleiner kunnen worden dan deze waarde. In de literatuur is het kleinste aantal nakomelingen per reeget 0.93 (Vincent et al., 1995) en de sexratio wordt maximaal .33:1 geschat (vrouwelijke nakomelingen: mannelijke nakomelingen) (Ellenberg, 1978). Het aantal vrouwelijke nakomelingen per reeget is dan 0.23. Dit is

niet voldoende om tot een stabilisatie te komen. Belangrijk hierbij is dat de manier waarop de nettoreproductiefactor is bepaald een onderschatting maakt van de werkelijke groeisnelheid van de populatie (v.d. Werf, 1995) en dat het werkelijke aantal vrouwelijke nakomelingen per reeëit voor een stabiele populatie nog lager zal moeten zijn.

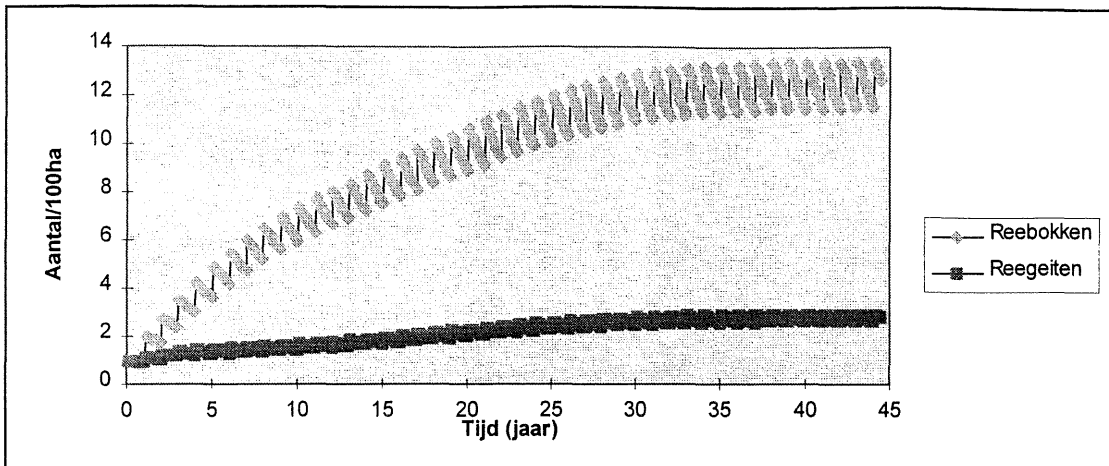
Verandering in de parameterwaarden van de gewichtsafhankelijke sterfte zal niet voor stabilisatie zorgen. Gewichtsafhankelijke mortaliteit draagt, op de manier waarop het in het model is verwerkt, helemaal niet bij tot stabilisatie. Dit komt omdat gewichtsafhankelijke sterfte in het model wordt beschouwd als een absolute grens. Beneden een minimumgewicht sterft een groep reeën en boven deze grens overleven zij allemaal. In werkelijkheid is er geen sprake van een absolute grens, maar is er bij ieder gewicht sprake van een bepaalde sterftkans. Naarmate het gewicht van een groep afneemt, neemt de sterftkans toe. Deze sterftkans zou kunnen worden vertaald naar de fractie reeën dat er per tijdstap binnen een groep dood gaat. Dit zou een sterk stabiliserend effect kunnen hebben. Er zijn echter nauwelijks data over gewichtsafhankelijke sterftkansen bij reeën beschikbaar. De enige gevonden relatie is op basis van data van Ellenberg (1978) afgeleid (zie bijlage 5). Deze relatie geldt alleen voor eerste jaars reeën en is niet zomaar te extrapoleren naar andere jaarklassen, omdat de reeën in de eerste jaarklasse nog groeien en dus veel kleiner zijn dan de overige jaarklassen. Om toch het effect van fractionele gewichtsafhankelijke mortaliteit te demonstreren is de volgende relatie gebruikt:

$$S = (W - W_{\min}) / (W_{\max} - W_{\min})$$

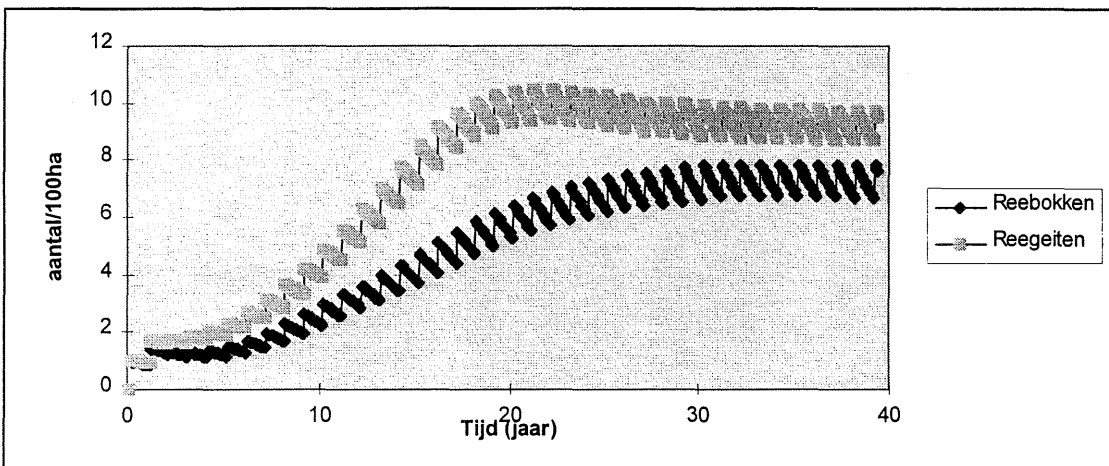
S = fractie overleving op jaarbasis

W = gewicht (kg)

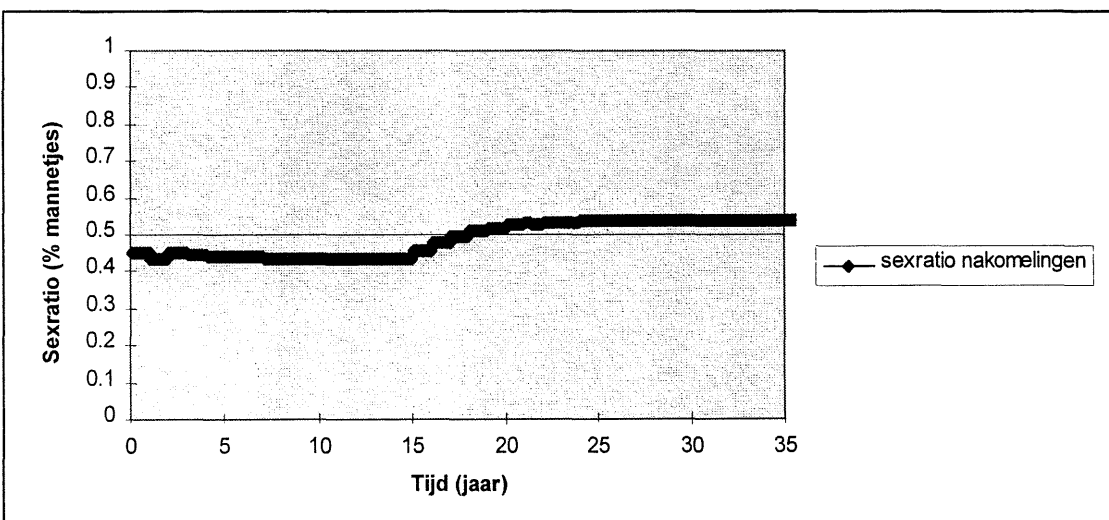
In de figuren 3-19 en 3-20 wordt de in het model gebruikte mortaliteit vergeleken met de mortaliteit, zoals voor de eerstejaars reeën is gevonden. De in het model gebruikte sterfte is minder zwaar dan de werkelijke mortaliteit. Dit wordt deels gecompenseerd, doordat de reekalveren in het model na 6 maanden gemiddeld 2 kg lichter zijn dan de reeën waarop de regressielijn is gebaseerd. De jaarlijkse mortaliteit is vertaald naar een dagelijkse mortaliteit door de 365e machtswortel te trekken uit de jaarlijkse mortaliteit. Zoals in figuur 3-21 blijkt gestabiliseerd de populatie door deze gewichtsafhankelijke mortaliteit.



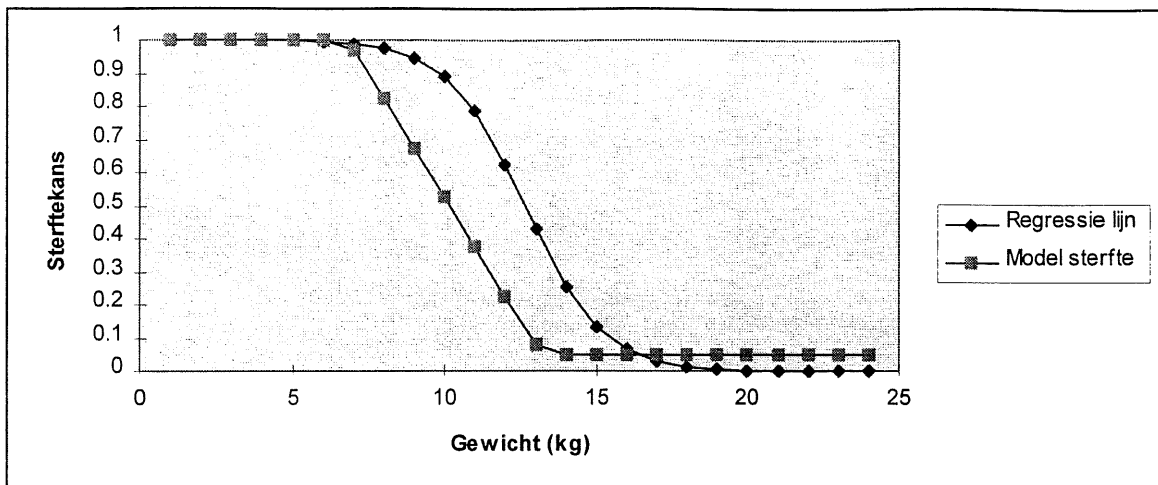
Figuur 3- 16 Populatie-dynamiek van reeën ouder als een halfjaar bij een vaste sexratio van 0.15: 1, vrouwelijke nakomelingen : mannelijke nakomelingen.



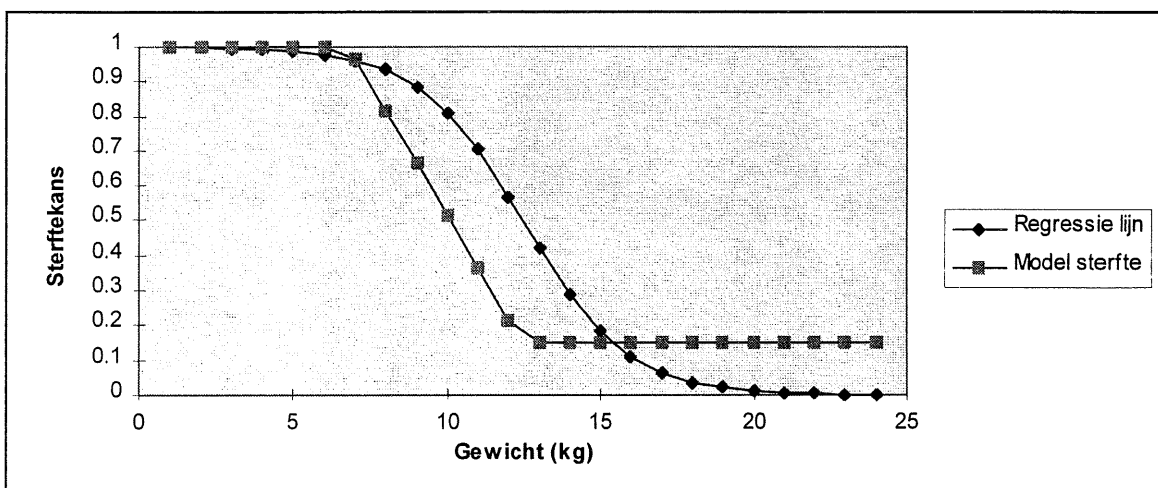
Figuur 3- 17 Populatie-dynamiek van reeën ouder als een half jaar bij een vast aantal nakomelingen van 0.3 per reeget



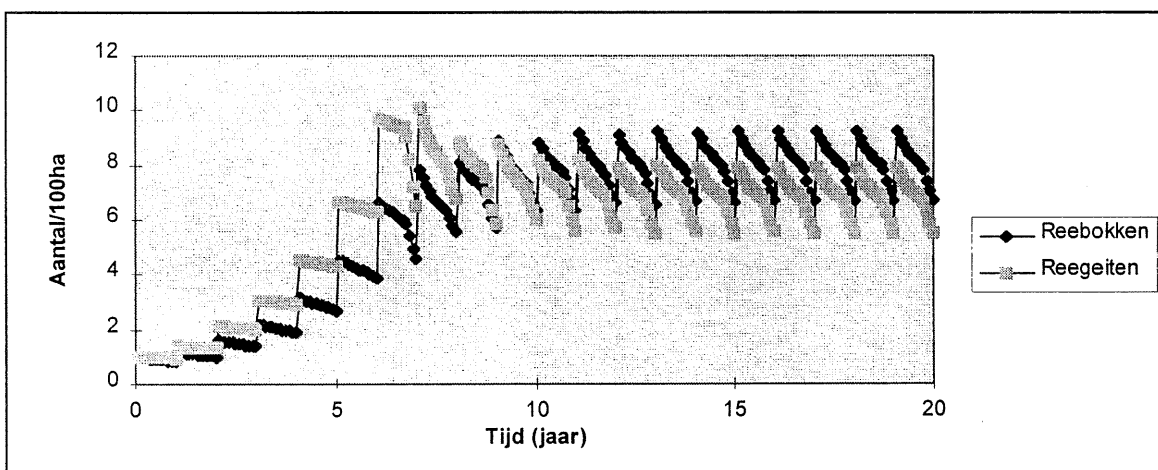
Figuur 3- 18 Sexratio verschuiving van de nakomelingen bij een vast aantal nakomelingen per reeget van 0.3



Figuur 3- 19 Gewichtsafhankelijke mortaliteit bij reegeiten van een halfjaar oud



Figuur 3- 20 Gewichtsafhankelijke sterfte bij reebokken van een halfjaar oud



Figuur 3- 21 Populatiedynamiek van reeën ouder als een halfjaar bij fractionele gewichtsafhankelijke mortaliteit

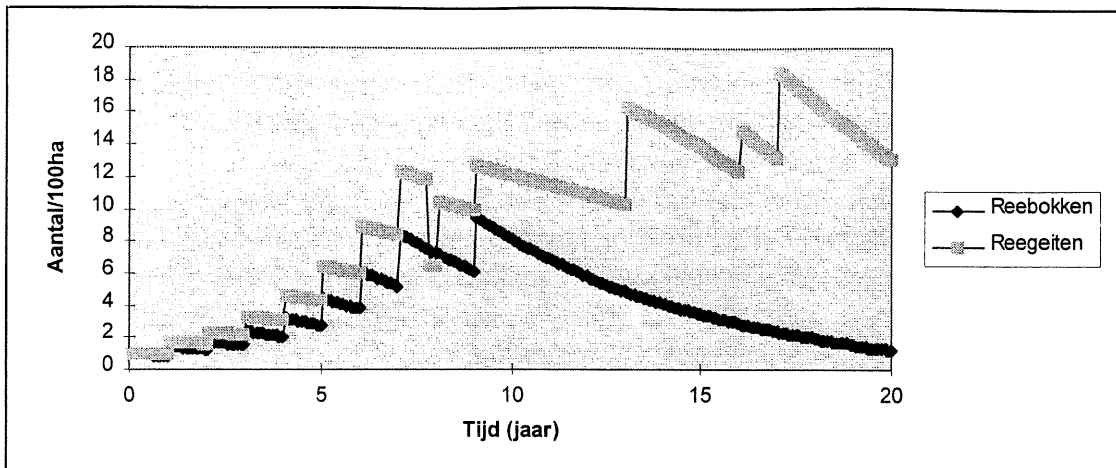
3.3.2 Lactatiereductie

In het model wordt de populatie gereguleerd door sterfte onder reegeiten. Ze moeten aan de lactatie-energiebehoefte voldoen ten koste van de eigen energiereserves. Waarschijnlijker is het, dat onder limiterende omstandigheden, de melkgift gereduceerd wordt, zodat er minder energie gemobiliseerd hoeft te worden. De nakomelingen zouden dan eerder een energietekort hebben, waarmee hun overlevingskans afneemt. Echter om dit realistisch in een model te kunnen brengen, is het noodzakelijk gegevens te hebben over de mate van melkgiftreductie. Deze zijn niet in de literatuur gevonden. Om het effect van een melkreductie te kunnen demonstreren is er een simulatie gedaan, waarbij de volgende aannames worden gemaakt:

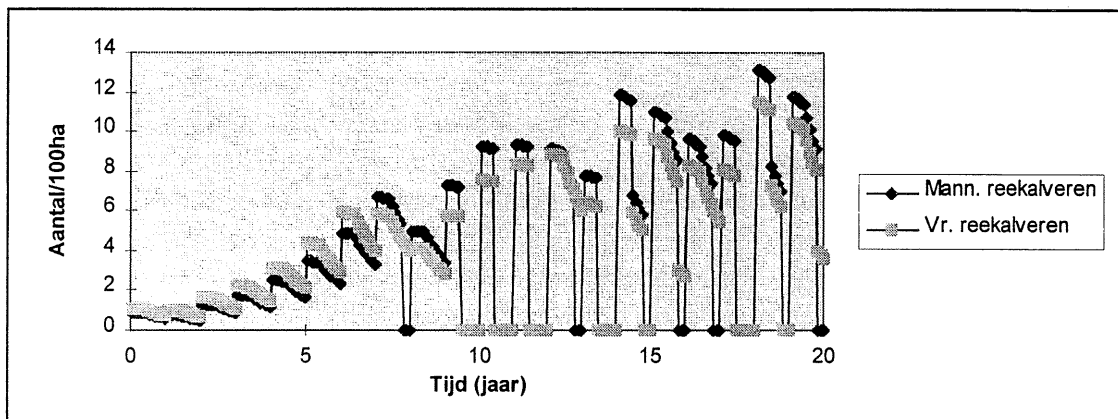
Bij energietekort binnen het lichaam wordt eerst de behoefte aan groei gereduceerd. Als dit onvoldoende is, wordt de lactatiebehoefte gereduceerd om het tekort op te heffen. Hierbij is het mogelijk, dat de lactatiebehoefte tot 0 wordt gereduceerd en er dus geen melkgift plaatsvindt.

Als er na volledige lactatiereductie nog steeds sprake is van een energietekort, wordt het overige energietekort opgeheven, door energie uit de weefsels te mobiliseren.

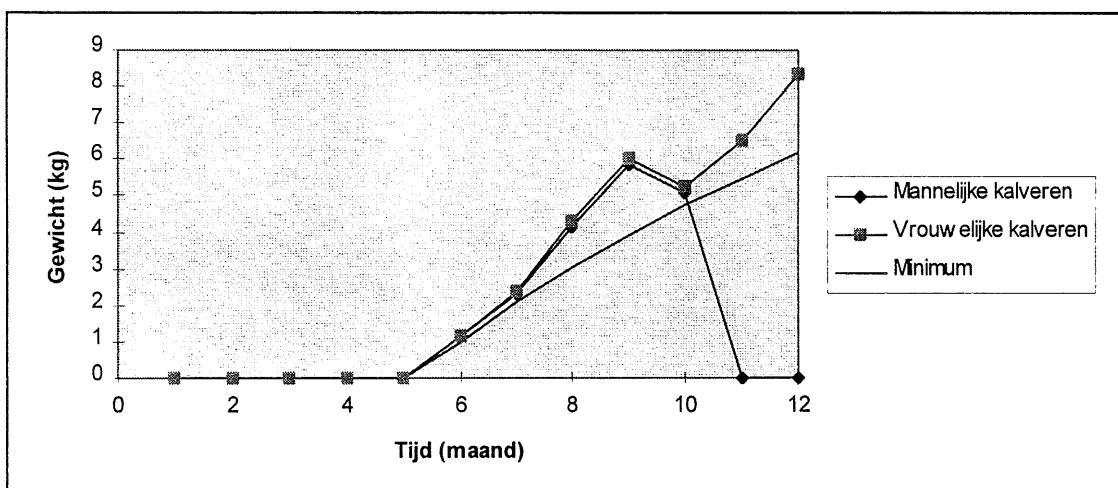
De populatie wordt nu voornamelijk gereguleerd, door sterfte onder de jongen (zie figuur 3-22 en 3-23). Wat opvalt is dat de lactatiereductie vooral ten koste gaat van de mannelijke kalveren. Onder limiterende omstandigheden worden geen van de mannelijke kalveren groepen ouder dan een jaar. Dit terwijl het verschil tussen de mannelijke en vrouwelijke kalveren minimaal is. De vrouwelijke kalveren zijn iets zwaarder en groeien in het model iets harder dan de mannelijke kalveren, hierdoor is hun energiereserve net iets groter. Het geringe verschil dat er is, wordt versterkt doordat mannelijke reekalveren net onder hun minimumgewicht komen en de vrouwelijke reegeiten net niet. Nadat de mannelijke kalveren zijn gestorven, is het energietekort opgeheven en kunnen de vrouwelijke kalveren zich herstellen (zie figuur 3-24).



Figuur 3- 22 Populatiedynamiek van reeën ouder dan een half jaar in een model waarin de lactatie gereduceerd kan worden.



Figuur 3- 23 Populatiedynamiek van reekalveren in een model waarin de lactatie gereduceerd kan worden.



Figuur 3- 24 De gewichtontwikkeling van kalveren als gevolg van lactatiereductie.

4 Discussie

Een belangrijk probleem bij het ontwikkelen van dit reemodel is, dat er in de literatuur geen goede beschrijving is gevonden van een voedselgelimiteerde reepopulatie. Er is dus geen duidelijk beeld over hoe de populatiedynamiek van een voedselgelimiteerde populatie er uit zou moeten zien.

Theoretisch gezien zijn er twee extreme vormen van populatiedynamiek mogelijk. Bij de eerste vorm groeit de populatie ongeremd, zolang er voedsel aanwezig is. Wordt het voedsel schaars, dan treedt massale sterfte op. Op deze wijze ontstaan er sterke fluctuaties in het aantal dieren in de populatie. Bij de tweede vorm neemt de groeisnelheid van de populatie af naarmate de hoeveelheid voedsel mindert, waardoor de populatie op een bepaalde dichtheid stabiliseert. Tussen deze twee extreme vormen zijn allerlei intermediaire vormen mogelijk.

De beschrijving van de populatiedynamiek door het model voldoet het meest aan de eerste vorm van populatiedynamiek. Er vindt regulatie door voedsellimitatie plaats, doordat in perioden van voedselgebrek de meeste lacterende reegeten sterven, waardoor er voor de rest van de populatie meer voedsel beschikbaar komt. In de gevoeligheidsanalyse is gebleken dat het ook goed mogelijk is om een stabiele populatie te krijgen door de gewichtsafhankelijke mortaliteit aan te passen. De parametrisatie van deze aanpassing is arbitrair geweest, maar het toont wel aan dat het mogelijk is met behulp van dit mechanisme de populatie te stabiliseren. Daarom kan de vraag wat de populatiedynamiek van reeën onder voedselgelimiteerde omstandigheden is, niet in deze studie worden beantwoord. Om deze vraag te kunnen beantwoorden is meer inzicht nodig in de gewichtsafhankelijke sterfte. Dit is de belangrijkste onzekere factor in het model.

Behalve de gewichtsafhankelijke mortaliteit is er nog een ander aspect dat de door het model beschreven populatiedynamiek in belangrijke mate beïnvloed. Dit is de aanname dat er altijd aan alle energiebehoeften moet worden voldaan, behalve aan de groei-behoefte. Deze aanname is gemaakt, omdat er over de verdeling van de energie over de verschillende posten van het lichaam niets bekend is. Het gevolg van deze aanname is echter dat ook onder voedsellimiterende omstandigheden de zwangerschap en de lactatie optimaal verloopt, ten koste van de energiereserves van de reegeten. Hierdoor sterven juist de reegeten onder limiterende omstandigheden in plaats van andere groepen. Dit is erg onwaarschijnlijk. Vincent et al. (1995) hebben juist een sterfte onder de jongen geconstateerd bij toenemende dichtheid. In deze populatie namen juist de reebokken en de kalveren in gewicht af en niet de reegeten (Er was echter in dit artikel geen sprake van voedsellimiterende omstandigheden.). Ook de gevoeligheidsanalyse toont aan dat deze aanname in sterke mate bepaalt, welke groepen er sterven onder limiterende omstandigheden.

Welke reeën het eerst zullen sterven wordt naast de verdeling van de opgenomen energie binnen het lichaam in mindere mate ook bepaald door de verdeling van de hoeveelheid voedsel tussen groepen reeën. In het model is aangenomen, dat de energie onder limiterende omstandigheden naar rato van behoefte wordt verdeeld. Als de reegeten onder limiterende omstandigheden, meer energie zouden opnemen dan de andere reeën, dan kunnen de reegeten ook zonder lactiereductie overleven. Dit zou kunnen doordat reegeten bijvoorbeeld efficiënter fourageren dan de andere reeën. De

fourageefficiëntie hangt af van verschillende factoren. De snelheid, waarmee de dieren voedsel kunnen opnemen en verwerken, de zoek efficiëntie en ook de tijd die de dieren besteden aan voedselopname zijn van belang.

Deze factoren zijn niet alleen belangrijk onder limiterende omstandigheden, maar ook onder niet-limiterende omstandigheden. Bij echte reeën is de energieopname onder niet-limiterende omstandigheden niet altijd gelijk aan de behoefte. Dit is af te leiden uit de gewichtsonwikkeling van wilde reeën. Voor reeën in een gematigd klimaat blijft het gewicht gedurende de herfst en de winter constant, maar neemt in de lente en de zomer als gevolg van de inspanningen voor de reproductie af (Hewinson et al., 1996). De dieren nemen kennelijk in deze periode onvoldoende energie op en vallen door mobilisatie af. In het begin van de herfst wordt dit verlies weer aangevuld. De reebokken zijn in de periode van april t/m oktober zo druk met de reproductie en territoriaal gedrag, dat ze te weinig tijd overhouden om te fourageren. Bij reegeiten neemt het gewicht af in de periode april t/m augustus, omdat de energetische kosten van de lactatie en de zwangerschap zo hoog zijn, dat er onvoldoende energie kan worden opgenomen om aan deze behoefte te voldoen. Hier zijn de maagcapaciteit, de verteringssnelheid en verteerbaarheid van het geconsumeerde plantenmateriaal beperkend. Ook bij de farmreeën neemt het eind van de zwangerschap de energieopname af (Ellenberg, 1978). Reden hiervoor zou kunnen zijn, dat de opnamecapaciteit beperkt is door het volume dat de nakomelingen in nemen of dat de reegeit minder tijd neemt om aan fourageren te besteden.

Een andere consequentie van de aannames rond de energieopname is dat er een behoefte aan groei geformuleerd moet worden, omdat er anders geen groei kan plaatsvinden. Omdat in het model ook de aanname is gemaakt, dat het voedsel naar rato van behoefte wordt verdeeld, krijgen reeën met een grote groei behoefte relatief veel energie toebedeeld ten opzichte van de onderhoudsbehoefte. Omdat onder limiterende omstandigheden de onderhoudsbehoefte prioriteit heeft, wordt de voor de groei behoefte verkregen energie aangewend voor onderhoud. Hierdoor kunnen kleine reeën in situaties van voedseltekort makkelijker aan hun onderhoudsbehoefte voldoen dan de grotere reeën. Zij krijgen relatief veel 'extra' energie toebedeeld, dat ze kunnen gebruiken om hun onderhoudsenergie tekort op te heffen. De behoefte aan groei functioneert op deze wijze als een vorm van reserve energie. Dit is niet logisch. Het is beter om onder limiterende omstandigheden eerst de groei behoefte van de dieren te reduceren en vervolgens de energie te gaan verdelen naar rato van onderhoudsenergie behoefte.

De energiehuishouding onder niet-limiterende omstandigheden is redelijk goed gemodelleerd. De energieopname en dus de energie behoefte van de model reeën onder niet-limiterende omstandigheden wijken alleen af in de zwangerschaps- en lactatieperiode (Zie figuur 3-10 t/m 3-13.). De reden voor afwijking in de zwangerschapsperiode is reeds genoemd. De afwijking in de lactatieperiode heeft te maken met de energie behoefte van de nakomelingen. In de lactatieperiode is de lactatie in de eerste twee maanden gelijk aan de behoefte van de kalveren. Dat de energie behoefte in de lactatieperiode te laag is, betekent dus eigenlijk dat de energie behoefte te laag is. Dit kan meerdere oorzaken hebben. De kalveren kunnen een hoger basaalmetabolisme hebben dan de volwassen dieren. De overige

energiebehoefen kunnen hoger zijn, bijvoorbeeld door meer thermoregulatie. Wat in ieder geval te laag is, is de groei-behoefte. Dit komt omdat de groei-behoefte gebaseerd is op jaarlijkse metingen in de winter. Door de curve wordt de groei die nodig is om deze wintergewichten te bereiken wordt, verdeeld over het hele jaar. In werkelijkheid echter, staat de groei gedurende de winter stil (Ellenberg, 1978). De energiebehoefte vlak na de geboorte wordt hierdoor onderschat. Deze onderschatting wordt nog groter, doordat de curve voor het eerste wintergewicht onder het werkelijke wintergewicht ligt (zie bijlage I).

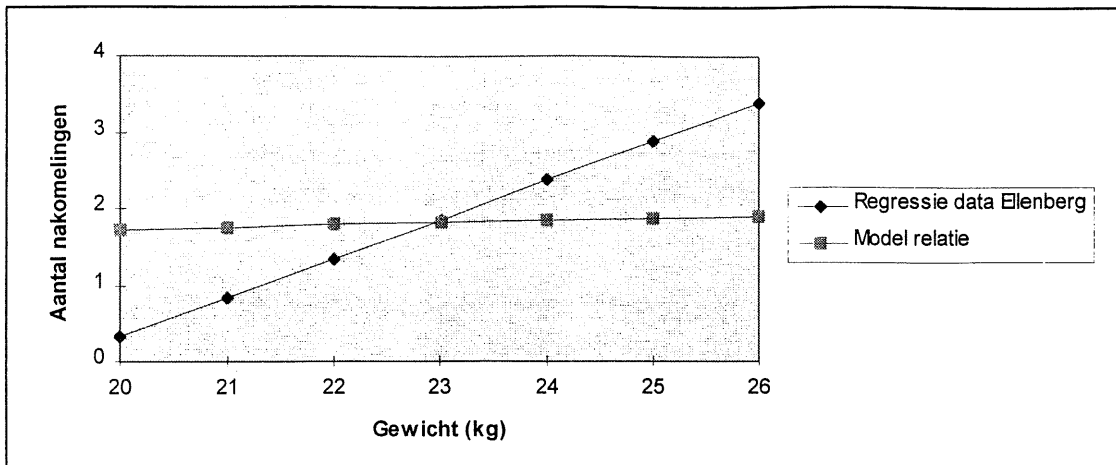
Een laatste kanttekening bij het model is, dat er tijdens de ontwikkeling van het reemodel vanuit gegaan is, dat een reepopulatie alleen door voedsellimitatie dichtheidsgereguleerd wordt. Er zijn tijdens de bestudering van de literatuur ook aanwijzingen gevonden, dat reepopulaties dichtheidsgereguleerd zijn zonder dat er sprake is van voedsellimitatie.

In een van de gevonden artikelen wordt een reepopulatie besproken, die na een periode van bejaging onbeheerd blijft. De dichtheid van deze populatie neemt toe van 5 naar 25 dieren per 100 ha. Ook bij deze hoge dichtheid is er voldoende voedsel aanwezig. Toch neemt de populatiegroei af. Het aantal jongen per reeget neemt af en ook het gemiddelde gewicht van de reekalveren en de reebokken neemt af. Als mogelijke oorzaak wordt stress aangewezen (Vincent et al., 1994).

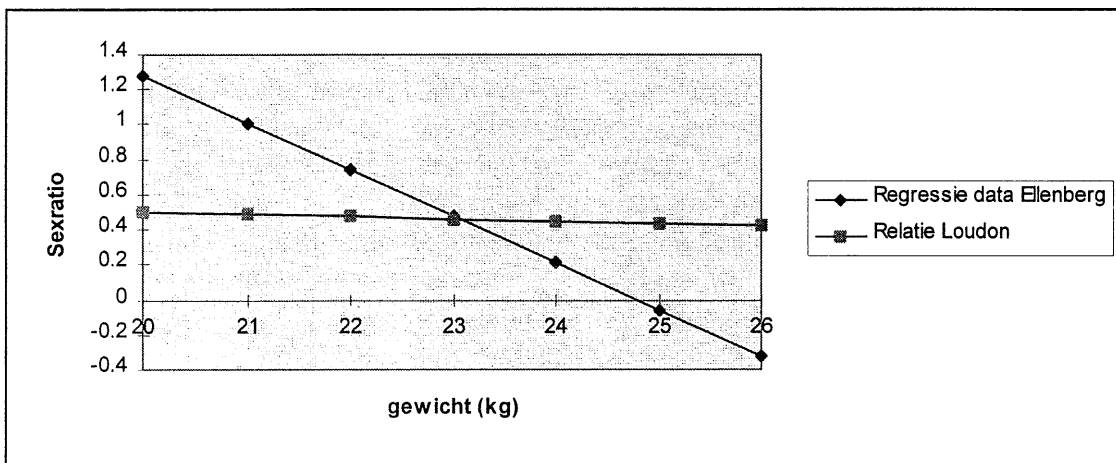
Bij het nader bestuderen van data van Ellenberg (1978) lijkt er sprake van dichtheidsafhankelijkheid in de sexratio, het aantal nakomelingen zonder dat hier direct sprake is van voedsellimitatie. Het gaat hier om een populatie die binnen een omrasterd gebied wordt gehouden en wordt bijgevoerd, terwijl de jaarlijkse dichtheid toeneemt. Omdat de populatie werd bijgevoerd, kan er slechts in beperkte mate sprake zijn geweest van voedsellimitatie. Het gewicht van de reeën is dan ook niet gecorreleerd met de dichtheid (zie bijlage 6).

Voor reegeten ouder dan twee jaar geldt, dat het aantal geboorten per reeget en de sexratio gecorreleerd is met zowel het gemiddelde gewicht als met de populatiegrootte. Dit is merkwaardig, omdat het gewicht niet gecorreleerd is met de populatiegrootte. De spreiding van het gemiddelde het gewicht van de reegeten is echter zeer klein, kleiner dan 1 kg. De correlaties tussen gewicht en nakomelingen en gewicht en sexratio kunnen dus ook berusten op toeval. In ieder geval zijn de verbanden die beschreven worden door een lineaire regressie onrealistisch veel sterker dan de verbanden zoals die in de literatuur zijn gevonden (Hewinson en Gaillard, 1996 Loudon, 1987) (zie figuur 4 -1 en 4 -2). Dit alles lijkt te wijzen op een andere dichtheidsafhankelijke regulatie dan door voedsellimitatie.

Voor reegeten van twee jaar is het aantal nakomelingen wel gecorreleerd met de populatiegrootte, maar niet met het gewicht. Voor de sexratio geldt dat er geen verband is met het gewicht, maar ook niet met de populatiegrootte. Voor het aantal nakomelingen is de niet-voedselgelimiteerde dichtheidsafhankelijk duidelijk, maar voor de sexratio niet. Er is met andere vormen van dichtheidsafhankelijke regulatie op geen enkele manier rekening gehouden in het model. Als deze regulatie belangrijk is voor een reepopulatie, dan is dit ook een belangrijke missende component.



Figuur 4 - 1 Aantal nakomelingen in relatie tot het gewicht van de reeget.



Figuur 4 - 2 Sexratio in relatie tot het gewicht van de reeget.

5 Conclusie en suggesties

Aan het reemodel kan nog veel verbeterd worden. De simulatieresultaten zijn nog niet zodanig, dat het model in combinatie met FORGRA gebruikt kan worden om de bosontwikkeling te bestuderen onder invloed van een onbeheerde dynamische reepopulatie. Wel is er een goede inventarisatie gemaakt van alle beschikbare kennis die nodig is om een dergelijk model te realiseren. Een deel van deze kennis is verwerkt in het huidige model, maar ook een deel van deze kennis ontbreekt en moet nog beter worden onderzocht. Om het bestaande reemodel te verbeteren is er kennis nodig over:

- *Gewichtsafhankelijke sterfte.*

Hierover is maar weinig in de literatuur bekend. Voor reeën van een half jaar oud zijn de sterftetekansen in deze studie bepaald (zie bijlage 5). Er zijn echter meer gegevens nodig om voor de overige jaarklassen een reële sterfte te kunnen formuleren. Een van de methoden om deze sterftetekansen te formuleren is het doen van veldwaarnemingen, maar gewichtsafhankelijke sterfte zal in het wild echter zeer moeilijk te meten zijn. Niet alleen het gewicht van alle reeën in een populatie moet bekend zijn, tevens moet van al die reeën bekend zijn wanneer ze zijn gestorven. Verder zal de populatie onder voedselgelimiteerde omstandigheden moeten leven, iets wat niet iedereen ethisch verantwoord vindt. Het onbeheerd laten van de grote grazer populaties in de Oostvaardersplassen brengt bijvoorbeeld ook de nodige commotie met zich mee.

Een andere manier om fractionele gewichtsafhankelijke sterfte in het model te brengen is door de aanname te maken dat het gewicht binnen een groep normaal verdeeld is. Het gemiddelde gewicht komt dan overeen met de verwachtingswaarde. Als het gemiddelde gewicht afneemt, zal een steeds grotere fractie van de groep onder het minimumgewicht komen en sterven. Het probleem bij deze methode is, dat nadat er sterfte heeft plaatsgevonden er sprake is van een afgeknotte normale verdeling. Hierdoor verandert het gemiddelde gewicht, waardoor deze niet meer overeenkomt met de top van de verdeling. Dit maakt de verdere berekening van de sterfte complex. Dit komt omdat nadat er een verschuiving in het gemiddelde gewicht de nieuwe top van de verdeling berekend moet worden. Dit is te doen als de top van de verdeling op een vaste afstand blijft van het gemiddelde gewicht. Dit is echter niet het geval, omdat ook de variantie zal veranderen bij een toe- of afnemend gewicht. Kleine dieren zullen een kleinere variantie hebben als grote dieren

- *prioriteiten in energieverdeling tussen de verschillende posten binnen het lichaam onder voedsellimiterende omstandigheden.*

- *energieopname.*

Gegevens als energieopnamesnelheid, verteringssnelheid in relatie tot de verteerbaarheid van het voedsel, opslagcapaciteit van de maag, fourageertijd

en zoekefficiëntie zijn van belang. Niet alleen om de concurrentieverhoudingen tussen de individuen te kunnen bepalen en dus de energieverdeling tussen de reeën, maar ook om seizoensafhankelijke variatie in het gewicht te krijgen. Dit laatste is belangrijk omdat het aantal nakomelingen en de sexratio gewichtsafhankelijk zijn.

De energieopname zou anders moeten worden gemodelleerd. Het is beter om de opname in het model af te laten hangen van wat het ree fysiek kan eten, zolang dit niet de behoefte overschrijdt. Groei wordt op deze manier een functie van het verschil tussen de opname die fysiek mogelijk is en de basisenergiebehoefte. Er hoeft dus geen behoefte aan groei meer geformuleerd te worden. Ook de lactatie moet dan anders worden gedefinieerd. Deze is dan niet automatisch gelijk aan de energiebehoefte van de jongen. Dit kan gedaan worden door uit te gaan van de lactatie, die door een reeget fysiek mogelijk is. Hoe deze lactatie kan worden geparаметriseerd staat in bijlage VIII beschreven.

Het probleem bij het op deze wijze modelleren is, dat er slechts weinig bekend is over de factoren die de energieopname bepalen, om deze factoren goed te kunnen parametriseren. Enige informatie over de opnamesnelheid, de verteringssnelheid en opname-efficiëntie is te vinden in het werk van Illius (1990, 1991, 1992) en Gordon (1994). De relatie tussen de verteerbaarheid en de voedselopname, zoals die in FORGRA is gebruikt, is voor een gedetailleerd model zoals in dit verslag beschreven staat niet te gebruiken (zie bijlage III).

- dichtheidsafhankelijke regulatie die niet afhankelijk is van het voedselaanbod.

Hier is in dit model geen aandacht aan besteed. Het is echter wel goed mogelijk, dat deze regulatie bij hogere dichtheden een zekere rol speelt.

Als er meer kennis over bovengenoemde punten beschikbaar komt en deze kennis aan het model wordt toegevoegd zullen de modelresultaten aanzienlijk verbeteren. Deze kennis is niet alleen nodig voor het model, deze kennis is ook noodzakelijk om het algemene inzicht in voedselgelimiteerde populaties te verbeteren.

Literatuurlijst

- Agricultural Research Council**, The nutrient requirements of ruminant livestock. Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, England, 1980. (351p)
- Blaxter K.L.**, Energy metabolism of ruminants. Hutchinson & Co, London, 1962. (329p)
- Caughley G. and Sinclair A.RE.**, Wildlive ecology and management. Blackwell, Cambridge. (334p)
- Danilkin A.**, Behavioral ecology of Siberian and European roe deer. Chapman and Hall, London, 1996 (277p)
- Ellenberg H.**, Zur populationsokologie des Rehes (*Capreolus capreolus* L., *Cervidea*) in Mitteleuropa. Spixiana, Zeitschrift für Zoologie. Suppl. 2, 1-211, 1978.
- Gaillard J.M., Delorme D., Boutin J.M. Leare G., Boisaubert B., Pradel R.**, Roe deer survival patterns: a comparative analysis of contrasting populations. J. of Anim. Ecol. 62, 778-791, 1993
- Gaillard J.M., Sempéré A., Boutin J.M., Laere G., Boisaubert B.**, Effects of age and bodyweight on the proprtion of females breeding in a population of roe deer (*Capreaolus capreolus*). Can. J. Zool. 70 , 1541-1545, 1992
- Geiger C. en Krämer A.**, Rangordnung von Rehwild (*Capreolus capreolus* L.) an der Winterfütterung in einem schweizerischen Jagdrevier. Z. Jagdwiss., 20, 53-56, 19974
- Gordon I.J., Illius A.W.**, The functional significance of the browser-grazer dichotomy in African ruminants. Oecologia 98, 167-175, 1994
- Grzimek B.**, Het leven der dieren. DeelXII, Zoogdieren. Het Spectrum, Utrecht/antwerpen, 1975. (625p)
- Hewinson A.J.M. and Gaillard J.M.**, Birth-sex ratios and local resource competition in roe deer, *Capreolus capreolus*. Behav. Ecol. ,7,4, 461-464., 1996
- Hewinson A.J.M., Angibault J.M., Boutin J., Bideau E., Vincent J.P., Sempéré A.**, Annual variation in body composition of roe deer (*Capreolus Capreolus*) in moderate environmental conditions. Can. J. Zool. 74, 245-253, 1996
- Hudson R.J. and White R.G.**, Bioenergetics of wild herbivores. CRC Press, Florida, 1985. (314p)
- Illius A.W., Gordon I.J.**, Modelling the nutritional ecology of ungulate herbivores: evolution of body size and competitive interactions. Oecologia 89, 428-434, 1992
- Illius A.W., Gordon I.J.**, Prediction of intake and digestion in ruminants by a model of rumen kinetics integrating animal size and plant characteristics. J. Agri. Sc. 116, 145-157, 1991
- Illius A.W., Gordon I.J.**, Variation in foraging behavior in red deer and the consequences for population demogrphy. J. Anim. Ecol. 59, 89-101, 1990
- Jorritsma I.T.M., Mohren G.M.J., Wieren v. S.E., Hees v. A.M., Bartelink H.H., G.J. Nabuurs, P.A. Slim**, Bosontwikkeling in aanwezigheid van hoefdieren: een model benadering. In: Hoefdieren in het bos-heidelandschap, Wieren v. S.E., Groot Bruinderink G.W.T.A., Jorritsma I.T.M., Kuiters (red.). Bakhuis, , 1997
- Jorritsma I.T.M., Wieren v. S. E.**, Moddeling diet selection of large herbivores (in prep)
- Kamalzadeh A.**, Prospects of compensatory growth for sheep production systems. Grafisch service centrum, Wageningen, 1996. (211p)

-
- Loudon A.S.I.**, The influence of forest habitat structure on growth, bodysize and reproduction in roe deer (*Capreolus capreolus* L.). In: Biology and management of the cervidea, Wemmer C.M. Smithsonian Institution, Washington, 1987. (p 559-577)
- Moffet D., Moffet S. Schauf C.**, Human physiology. Mosby, St.Louis/Baltimore/Boston/Chicago/London/Philadelphia/Sydney/Toronto, 1993 (851p)
- Robbins T.C., Moen A. N., Reid J.T.**, Body composition of white-tailed deer. J. of Anim. Sc. 38, 4, 871-876, 1974
- Robbins T.C., Moen N.A.**, Uterine composition and growth in pregnant white-tailed deer. J. Wildl. Manage. 39, 4, 684-691, 1975
- Salten F.**, Bambi, bambi's kinderen, Perri, Vijftien hazen. Kadmos, Houten, 1987. (444p)
- Short R.V., Hay M.F.**, Delayed implantation in the roe deer, *Capreolus capreolus*. J. Rep. Fert. 9, 372-374, 1965
- Strandgaard H.**, The roe deer (*Capreolus capreolus*) population at Kalø and the factors regulating its size. Danish Rev. Game Biol. 7, 1-205, 1972
- Vincent J.P., Bideau E., Hewison A.J.M., Angibault J.M.**, The influence of increasing density on the body weight, kid production, home range and winter grouping in roe deer (*Capreolus capreolus*). J. Zool 236, 371-382, 1995
- Wandeler A. I.**, Die fortpflanzungsleistung des Rehes (*Capreolus capreolus*) im Berner mittelland. Jahrb. Naturhist. Museum Bern 5, 245-301, 1974
- Weiner J.**, Energy metabolism of the roe deer. Acta Theriolo., 22, 1: 3-24, 1977
- Werf v.d. W., Hoekstra R.F., Vet L.E.M.**, Populatie-ecologie. Centrum voor Oecologie, Wageningen, 1995.
- Wood P.D.P.**, The biometry of lactation. J. agric. Sci., 88, 333-339, 1977

Bijlage I Groei

In deze bijlage wordt uitgelegd hoe de groeicurven voor de reeen zijn bepaald. Deze curven zijn bepaald om de behoefte aan groei te kunnen berekenen. Tevens is het minimumgewicht op de vorm van deze curves gebaseerd.

Tabel 1 (Ellenberg, 1978)

Leeftijd (Maand)	Gemiddelde gewicht reegeiten (kg)	Gemiddelde gewicht reebokken (kg)
0	1.6	1.6
7	13.757	14.26
19	20.827	21.938
31	23.655	24.968
43	23.352	26.18
55	24.16	25.675
67	24.766	25.776
79	24.16	25.776
91	24.564	26.382
103	23.453	25.77

Het gewicht bij 0 maanden komt overeen met de in het model gebruikte geboortegewicht voor reeen die een moeder hebben van 23.2 kg lichaamsgewicht. De overige waarden bestaan uit gemeten waarden aan half wilde reeen (Ellenberg, 1978)

Door gebruik te maken van niet-lineaire regressie analyse zijn met behulp van deze data groeicurves te bepalen. Er is gebruik gemaakt van het volgende model:

$$Y = A + B * (1 - \text{EXP}(- C * X))$$

Y = gewicht (kg)

X = leeftijd (maand)

A,B,C = constanten (kg), (kg), (1/maand)

De gebruikte SAS file is:

```
DATA A;
INFILE 'a:/FEMGR.DAT';
INPUT X Y;
RUN;
PROC PRINT;
RUN;
PROC PLOT; PLOT Y * X;
RUN;
PROC NLIN METHOD = DUD;
PARMS A = 2.
      B = 24.
      C = .06;
MODEL Y = A + B * (1 - EXP(- C * X));
RUN;
```


Resultaten

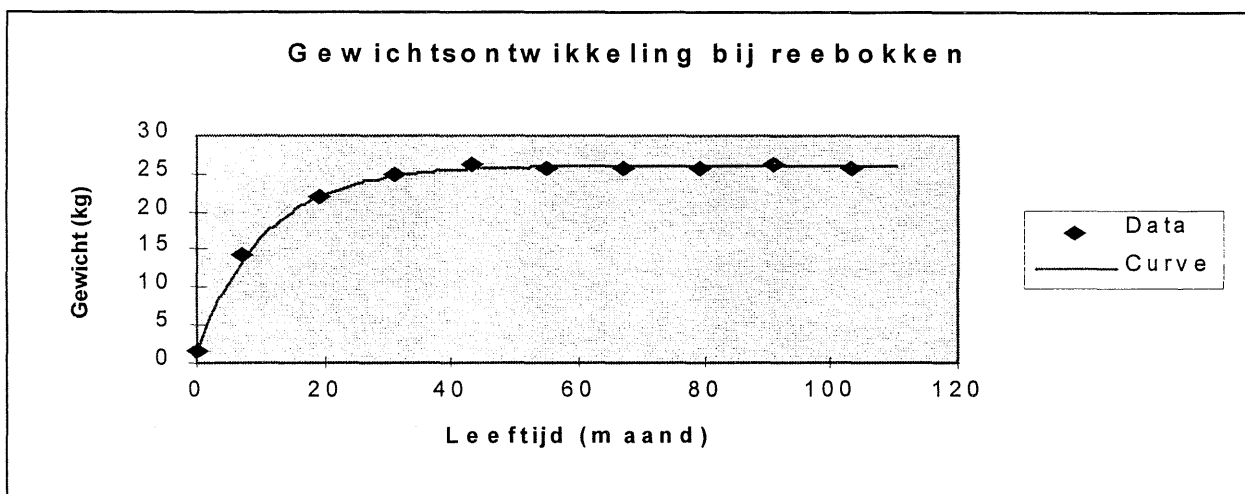
Voor reebokken:

Non-Linear Least Squares Summary Statistics			Dependent Variable Y	
Source	DF	Sum of Squares	Mean Square	
Regression	3	5343.2903752	1781.0967917	
Residual	7	0.7992938	0.1141848	
Uncorrected Total	10	5344.0896690		
(Corrected Total)	9	577.5091065		

Parameter	Estimate	Asymptotic Std. Error	Asymptotic 95% Confidence Interval	
			Lower	Upper
A	1.52580544	0.33160350388	0.741681459	2.309929423
B	24.53027051	0.35040155235	23.701695847	25.358845167
C	0.09374485	0.00327853581	0.085992287	0.101497422

Asymptotic Correlation Matrix

Corr	A	B	C
A	1	-0.916303892	-0.39199167
B	-0.916303892	1	0.1721658047
C	-0.39199167	0.1721658047	1



Figuur I - I

Voor reegeiten

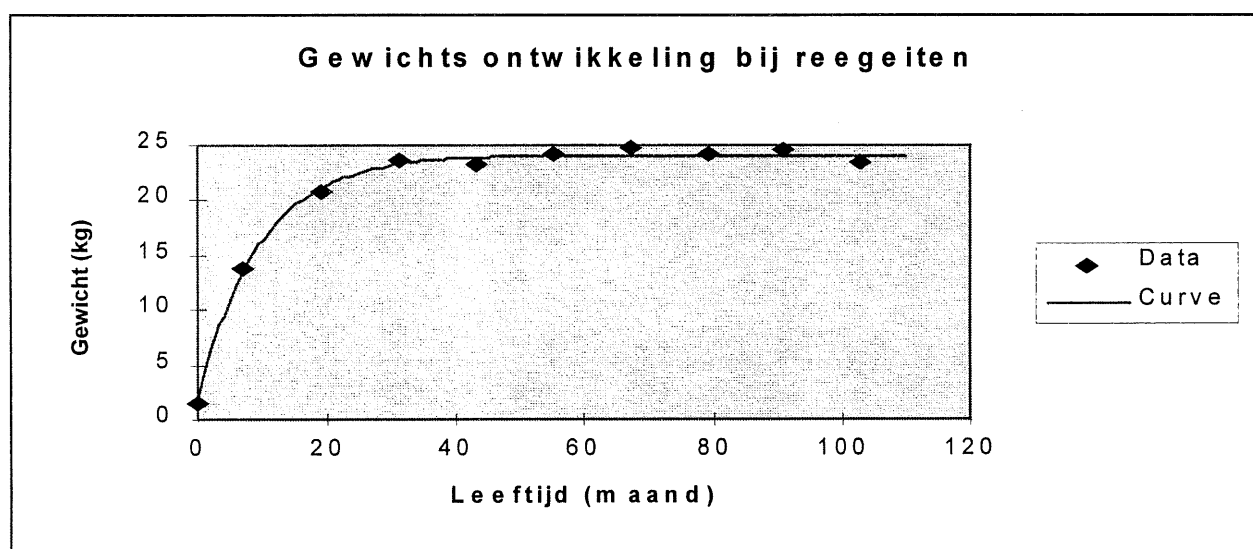
Non-Linear Least Squares Summary Statistics Dependent Variable Y

Source	DF	Sum of Squares	Mean Square
Regression	3	4662.9541650	1554.3180550
Residual	7	1.6990030	0.2427147
Uncorrected Total	10	4664.6531680	
(Corrected Total)	9	491.0493244	

Parameter	Estimate	Asymptotic Std. Error	Asymptotic 95 % Confidence Interval	
			Lower	Upper
A	1.66858291	0.48391474129	0.524297190	2.812868628
B	22.47764339	0.50961120074	21.272594716	23.682692072
C	0.10705347	0.00621904032	0.092347658	0.121759281

Asymptotic Correlation Matrix

Corr	A	B	C
A	1	-0.922188908	-0.38651785
B	-0.922188908	1	0.1882974199
C	-0.38651785	0.1882974199	1



Figuur I - II

Bijlage II Overige energiebehoeften

De energiebehoefte voor overige energetische posten is geparametriseerd op basis van een energiebalans die is opgesteld voor data van Ellenberg (1978). Er is gesteld dat:

$$\text{totale energieopname} = \text{bekende energiebehoefte} + \text{overige energiebehoefte}$$

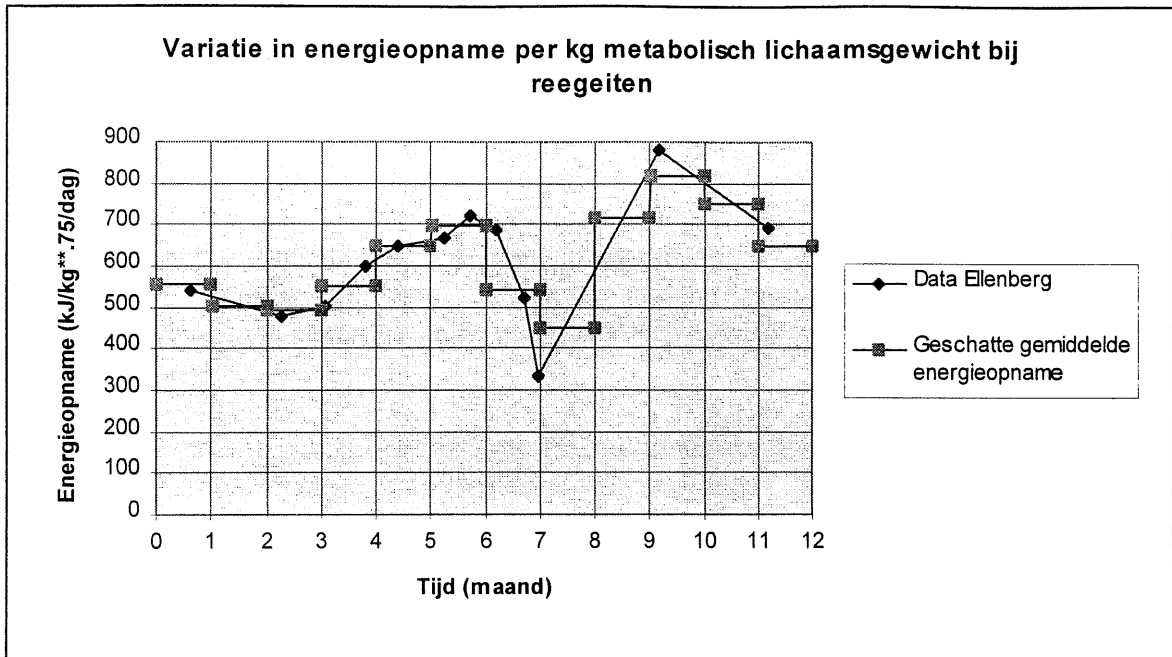
De totale energieopname is als volgt bepaald. Van de reeën uit de reefarm is de gemiddelde ad libitum voedselopname per dag per kg metabolisch lichaamsgewicht op een aantal momenten perioden in het jaar bekend. Deze punten zijn geïnterpoleerd en op basis van deze interpolatie is de gemiddelde energieopname per maand geschat (zie figuur II-I en II-III).

De bekende energiebehoefte bestaat uit de basaalmetabolische behoefte en de energiebehoefte voor groei. De grootte van de basaalmetabolische behoefte is bekend en staat in paragraaf 2.2.3. De groei-behoefte kan worden afgeleid uit de data van Ellenberg.

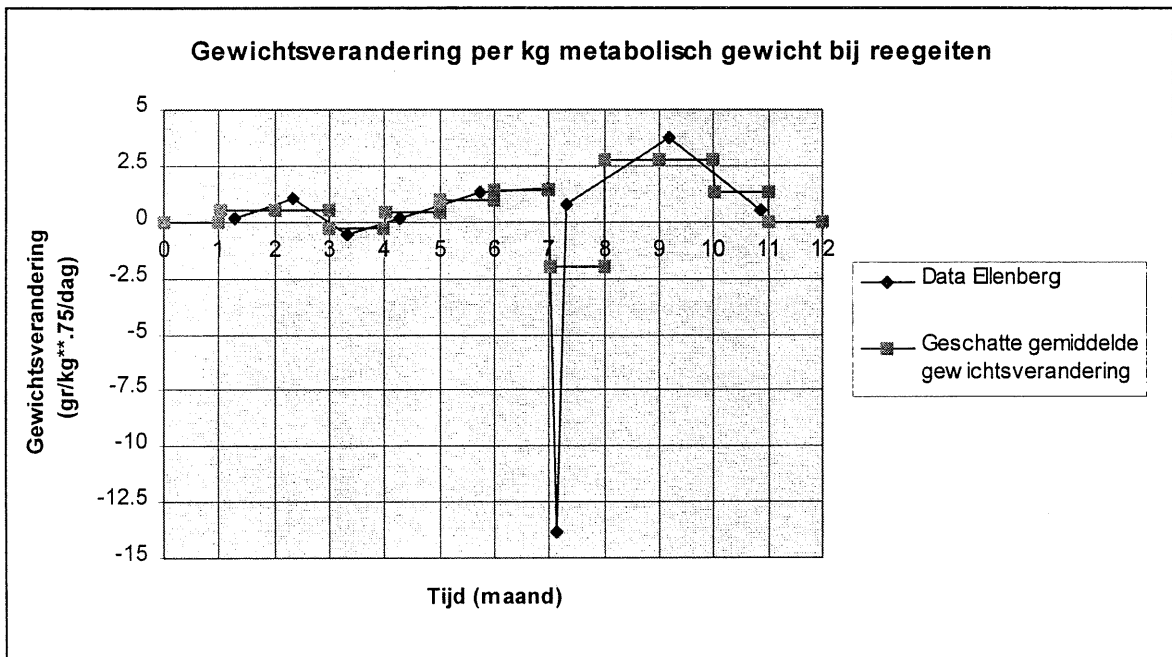
Van de reeën uit de reefarm is de gemiddelde gewichtsverandering per dag per kg metabolisch lichaamsgewicht op een aantal momenten in het jaar bekend. Hiervan is door middel van interpolatie van de punten, de gemiddelde gewichtsverandering per maand geschat. Deze gemiddelde gewichtsverandering is om te rekenen naar gemiddelde verandering in energie-inhoud en met behulp van de efficiëntie voor opslag en mobilisatie is de groei-behoefte van deze farmreeën te bepalen (zie paragraaf 2.2.1 en 2.2.4) (figuur II-II en II-IV).

Omdat de zowel de totale energiebehoefte, als de bekende energie behoefte uitgedrukt worden in $\text{kJ/kg}^{0.75}$, wordt ook de overige energiebehoefte uitgedrukt in $\text{kJ/kg}^{0.75}$.

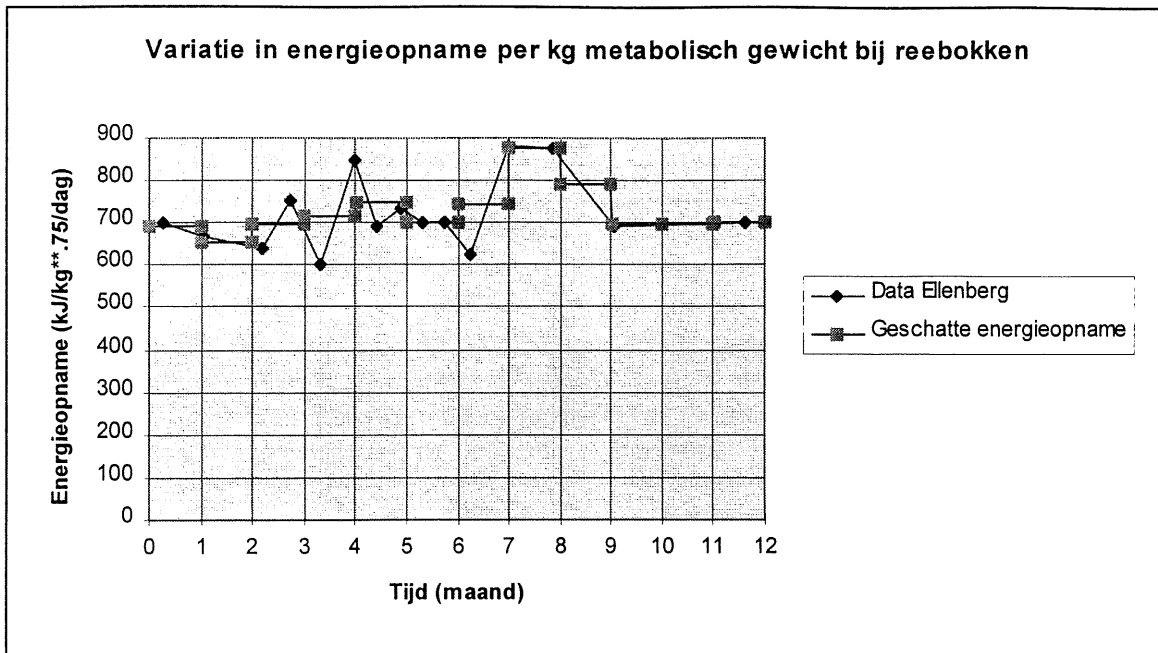
De uitkomsten van de berekening staan in tabel II-I en II-II



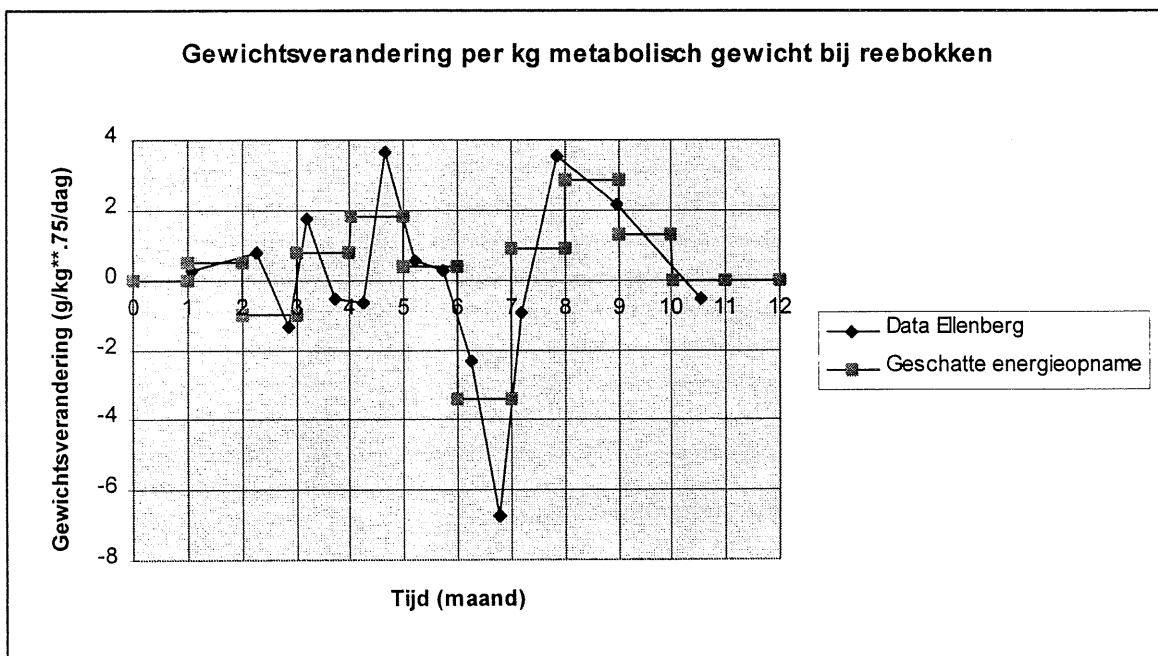
Figuur II - I



Figuur II - II



Figuur II - III



Figuur II - IV

Tabel II-I Berekening van de overige energiebehoefte van een reeget zonder jongen

Maand	Geschatte gemiddelde energieopname (kJ/kg**.75/dag)	Geschatte gemiddelde gewichtsverandering (gr/kg**.75/dag)	Gemiddelde energie-inhouds-verandering (kJ/kg**.75/dag)	Gemiddelde groeibehoefte (kJ/kg**.75/dag)	Gemiddelde overige energiebehoefte (kJ/kg**.75/dag)
1	555	0	0	0	65
2	505	0.5	4.7761	7.676149	22.67615
3	495	0.5	4.7761	7.676149	12.67615
4	550	-0.3	-2.86566	-2.14925	57.85076
5	650	0.4	3.82088	6.140919	166.1409
6	695	1	9.5522	15.3523	220.3523
7	540	1.4	13.37308	21.49322	71.49322
8	450	-2	-19.1044	-14.3283	-54.3283
9	715	2.8	26.74616	42.98644	267.9864
10	820	2.8	26.74616	42.98644	372.9864
11	750	1.3	12.41786	19.95799	279.958
12	650	0	0	0	160

De basaalmetabolische behoefte is 490 kJ/kg^{0.75}

Tabel II-I Berekening van de overige energiebehoefte van een reebok

Maand	Gemiddelde energieopname (kJ/kg**.75/dag)	Gemiddelde gewichtsverandering (gr/kg**.75/dag)	Gemiddelde energie-inhouds-verandering (kJ/kg**.75/dag)	Gemiddelde groeibehoefte (kJ/kg**.75/dag)	Gemiddelde overige energiebehoefte (kJ/kg**.75/dag)
1	690	0	0	0	200
2	655	0.5	4.7761	7.676149	172.6761
3	695	-1	-9.5522	-7.16415	197.8359
4	715	0.8	7.64176	12.28184	237.2818
5	750	1.8	17.19396	27.63414	287.6341
6	700	0.4	3.82088	6.140919	216.1409
7	745	-3.4	-32.47748	-24.35811	230.6419
8	875	0.9	8.59698	13.81707	398.8171
9	790	2.85	27.22377	43.75405	343.7541
10	695	1.3	12.41786	19.95799	224.958
11	698	0	0	0	208
12	700	0	0	0	210

De basaalmetabolische behoefte is 490 kJ/kg^{0.75}

Bijlage III Relatie tussen verteerbaarheid en voedselopname

Het is niet mogelijk het in FORGRA gebruikte verband tussen energieopname en verteerbaarheid te gebruiken. In het model FORGRA wordt het volgende verband gebruikt:

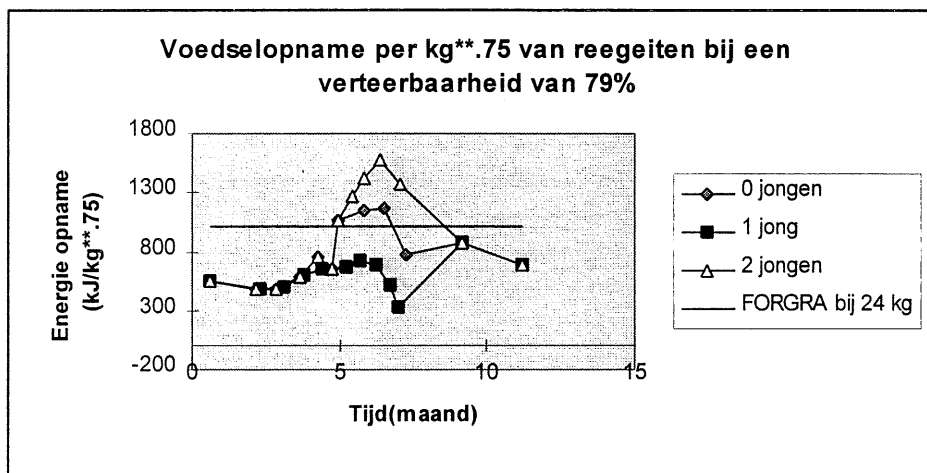
$$Y = -17.0 + .5 * X \quad (\text{Jorritsma en van Wieren, in prep.})$$

Y = opname verteerbare droge stof per kg lichaamsgewicht (gr/d*kg)

X = verteerbaarheid in % (kJ/kJ)

De opname kent een minimum van 4 en een maximum van 26 gr per kg per dag. 1 gr plantaardig materiaal bevat gemiddeld 20 kJ aan energie.

Deze relatie geeft voor reeën een grote overschatting in de gemiddelde voedselopname. Verder is deze relatie niet flexibel. De relatie geeft voor alle dieren dezelfde voedselopname per kg lichaamsgewicht onafhankelijk van het geslacht of tijd van het jaar. Dit is niet realistisch, zie figuur II-I. En daarom niet bruikbaar in een gedetailleerd model als het reemodel



Figuur 7- 1 (Ellenberg, 1978)

Bijlage IV Berekening van de netto-reproductiefactor

De netto reproductie factor (labda) van een populatie kan met behulp van de volgende vergelijkingen worden berekend.

$$\text{Labda} = \exp(\ln(\text{Ro})) / T$$

Labda = netto-reproductie factor
 Ro = het totaal aantal dochters per moeder
 T = generatieduur.

$$T = \sum x * lx * mx / \text{Ro}$$

$$\text{Ro} = \sum lx * mx$$

x = tijd
 lx = de fractie overlevenden tot het tijdstip x
 mx = het aantal vrouwelijke nakomelingen per reegeeit op het tijdstip x

(v. d. Werf et al, 1995)

Jaarklasse	overlevings- kans	lx	Berekening van de minimale netto-reproductie factor in het model			Berekening van het maximale aantal vrouwelijke nakomelingen per reegeeit dat mogelijk is bij een stabiele populatie		
			mx	lx*mx	x*lx*mx	mx	lx*mx	x*lx*mx
0	1	1						
1	0.7	0.7	0	0	0	0	0	0
2	0.95	0.665	0.695	0.462175	0.92435	0.185	0.123025	0.24605
3	0.95	0.63175	0.695	0.439066	1.317199	0.185	0.116874	0.350621
4	0.95	0.600163	0.695	0.417113	1.668452	0.185	0.11103	0.44412
5	0.95	0.570154	0.695	0.396257	1.981286	0.185	0.105479	0.527393
6	0.95	0.541647	0.695	0.376444	2.258667	0.185	0.100205	0.601228
7	0.95	0.514564	0.695	0.357622	2.503355	0.185	0.095194	0.666361
8	0.91	0.468254	0.695	0.325436	2.60349	0.185	0.086627	0.693015
9	0.86	0.402698	0.695	0.279875	2.518876	0.185	0.074499	0.670492
10	0.81	0.326185	0.695	0.226699	2.266989	0.185	0.060344	0.603443
11	0.77	0.251163	0.695	0.174558	1.920139	0.185	0.046465	0.511116
12	0.73	0.183349	0.695	0.127427	1.529129	0.185	0.03392	0.407034
13	0.68	0.124677	0.695	0.086651	1.126458	0.185	0.023065	0.299849
14	0.64	0.079793	0.695	0.055456	0.77639	0.185	0.014762	0.206665
15	0.59	0.047078	0.695	0.032719	0.490789	0.185	0.008709	0.130642
			Ro	3.7575	23.88557	Ro	1.000198	6.358029
				T	6.356771		T	6.356771
				labda	1.094655		labda	1.000014

Bijlage V Gewichtsafhankelijke sterfte

Gewichtsafhankelijke sterfte kan worden berekend aan de hand van data van Ellenberg (1978). Zie tabel V-I en V-II. In deze tabellen staat per jaar het wintergewicht van een ree vermeldt. Aan de aan- of afwezigheid van een ree in het volgende jaar is de sterfte af te leiden.

Er is sprake van een onafhankelijke variabele met een ratio schaal (gewicht) en een afhankelijke variabele die twee waarden kan aannemen (wel of geen sterfte). Daarom moet er logistische regressie-analyse worden toegepast en wordt er uitgegaan van een binomiale verdeling. Dit is gedaan in SAS. Omdat de sterfte tussen kans 1 is voor hele lage gewichten en 0 voor hele hoge gewichten is er gebruik gemaakt van de logit. Hiermee wordt een S vormige verband verondersteld. Alleen voor de eerste twee jaarklassen zijn er significante relatiegevonden.

Het gebruikte model is:

$$\ln(1-p/p) = a + b * x$$

- P = sterfte kans (-)
- x = wintergewicht (kg)
- a = constante (-)
- b = constante (1/kg)

De gebruikte SAS file is:

```
DATA ree;
  INFILE 'C:\data\jellema\pop.prn' FIRSTOBS=2;
  INPUT Nummer $ GebJaar Jaar JaarKlas Gewicht Dood;
  N=1;
PROC SORT DATA=ree;
  BY JaarKlas Nummer;
PROC PRINT DATA=ree;
PROC GENMOD DATA=ree;
  MODEL Dood / N = Gewicht / LINK=LOGIT DIST=BINOMIAL;
  BY JaarKlas;
RUN;
```


Resultaten

Voor reegeten

The SAS System 11:56 Wednesday, October 2, 1996 5

----- JAARKLAS=0 -----

The GENMOD Procedure

Model Information

Description	Value
Data Set	WORK.REE
Distribution	BINOMIAL
Link Function	LOGIT
Dependent Variable	DOOD
Dependent Variable	N
Observations Used	65
Number Of Events	22
Number Of Trials	65

Criteria For Assessing Goodness Of Fit

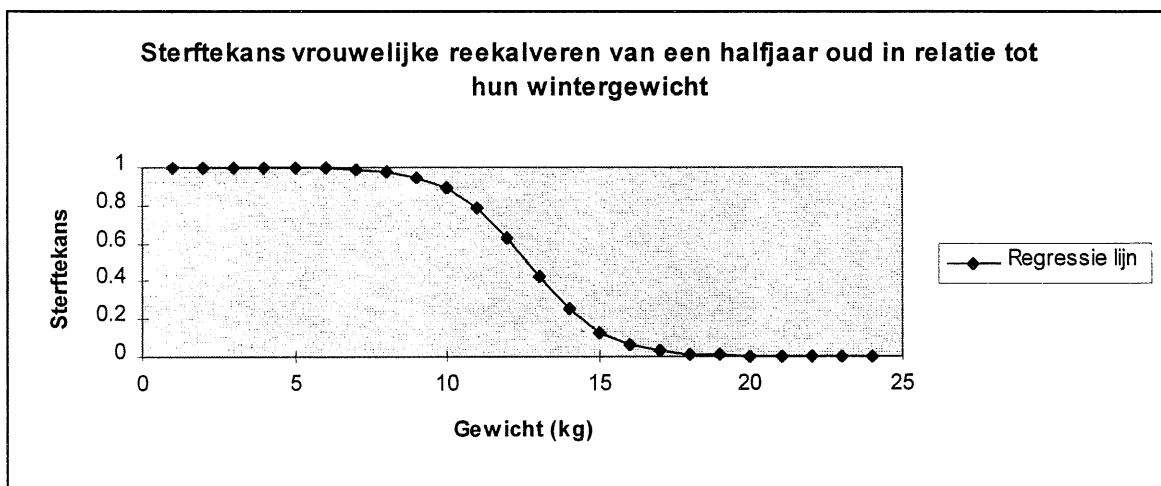
Criterion	DF	Value	Value/DF
Deviance	63	64.3503	1.0214
Scaled Deviance	63	64.3503	1.0214
Pearson Chi-Square	63	61.3237	0.9734
Scaled Pearson X2	63	61.3237	0.9734
Log Likelihood	.	-32.1752	.

Analysis Of Parameter Estimates

Parameter	DF	Estimate	Std Err	ChiSquare	Pr>Chi
INTERCEPT	1	10.1071	2.9027	12.1242	0.0005
GEWICHT	1	-0.7996	0.2183	13.4206	0.0002
SCALE	0	1.0000	0.0000	.	.

NOTE: The scale parameter was held fixed.

Voor de overige jaarklassen zijn er geen significante relaties gevonden



Figuur V - I

----- JAARKLAS=0 -----

The GENMOD Procedure

Model Information

Description	Value
Data Set	WORK.REE
Distribution	BINOMIAL
Link Function	LOGIT
Dependent Variable	DOOD
Dependent Variable	N
Observations Used	47
Number Of Events	13
Number Of Trials	47
Invalid Response Values	2

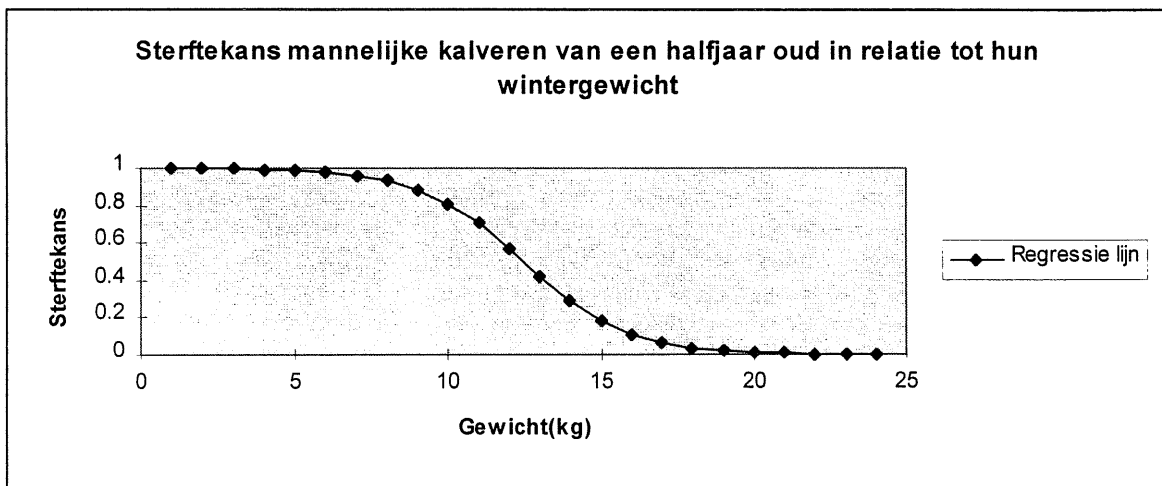
Criteria For Assessing Goodness Of Fit

Criterion	DF	Value	Value/DF
Deviance	45	45.7737	1.0172
Scaled Deviance	45	45.7737	1.0172
Pearson Chi-Square	45	49.6450	1.1032
Scaled Pearson X2	45	49.6450	1.1032
Log Likelihood	.	-22.8868	.

Analysis Of Parameter Estimates

Parameter	DF	Estimate	Std Err	ChiSquare	Pr>Chi
INTERCEPT	1	7.3877	3.0848	5.7353	0.0166
GEWICHT	1	-0.5926	0.2228	7.0749	0.0078
SCALE	0	1.0000	0.0000	.	.

NOTE: The scale parameter was held fixed.



Figuur V - II

Bijlage VI Dichtheidsafhankelijkheid van de sexratio, het aantal geboorten en het gewicht.

Er is gekeken in deze bijlage of er sprake is van dichtheidsafhankelijkheid in de reepopulatie, die niet gepaard gaat met voedsellimitatie. Er is gebruik gemaakt van het levenstabel, wat in bijlage I afgebeeld staat. Hieruit is de populatiegrootte, de sexratio en het gemiddelde gewicht in de winter bepaald. Het aantal geboorten overgenomen van andere data van Ellenberg (Ellenberg, 1978).

Tabel VI - I Gewicht en reproductie van reegeiten 2 ½ jaar oude reegeiten

Jaar	Populatie grootte #	Gewicht (kg)	Sexratio (m%)	Geboorte (#/reegeit)
1971	32	22.21429	0.47	2
1972	37	22.95	0.38	1.85
1973	55	24.225	0.40	1.3
1974	65	23.38571	0.55	1.06
1975	61	22.3	0.58	0.92
1976	80	22.84286		1.5

Tabel VI-II gewicht en reproductie van oudere reegeiten

Jaar	Populatie grootte #	Gewicht (kg)	Sexratio (m%)	Geboorte (#/geit)
1971	32	23.42	0.27	2.13
1972	37	23.43	0.25	2.09
1973	55	22.88	0.54	1.85
1974	65	22.72	0.54	1.86
1975	61	23.13	0.55	1.79
1976	80	23.63	0.68	1.81

Tabel VI-III gewicht van reebokken en reekalveren

Jaar	Populatiegrootte #	Gewicht reebok (kg)	Gewicht Vr. kalf (kg)	Gewicht Mann. kalf (kg)
1971	32	26.63	13.75	14.44
1972	37	26.50	13.83	14.60
1973	55	26.33	14.07	13.95
1974	65	26.22	13.49	13.71
1975	61	24.83	13.87	15.34
1976	80	26.33	15.83	15.14

De dichtheidsafhankelijkheid in gewicht, sexratio en aantal nakomelingen is onderzocht door middel van lineaire regressie-analyse. Dit is gedaan in Exel. De data van het jaar 1976 is buiten beschouwing gelaten. In dit jaar zijn er verschillende voerstations uitgebreid. Er zijn voerbakken naast de oude voerbakken geplaatst en sommige voerbakken hebben ook extra openingen gekregen, zodat meerdere dieren tegelijkertijd konden fourageren. Dit had een direct effect op de populatie. Niet zozeer omdat er meer voedsel ter beschikking kwam van de populatie, maar veel meer doordat het effect van rangorde tijdens het eten werd verminderd. Er konden nu minimaal twee reeën te gelijk op een voerstation eten. De bokken zijn dominant over reegeiten bij het voerstation. Verder zijn mannelijke kalveren dominant over de vrouwelijke kalf met als gevolg dat de vrouwelijke kalveren het jaar erop beter groeiden dan voor de aanpassing., zie tabel.V-III. (Ellenberg, 1978) (Geiger en Kramer, 1974).

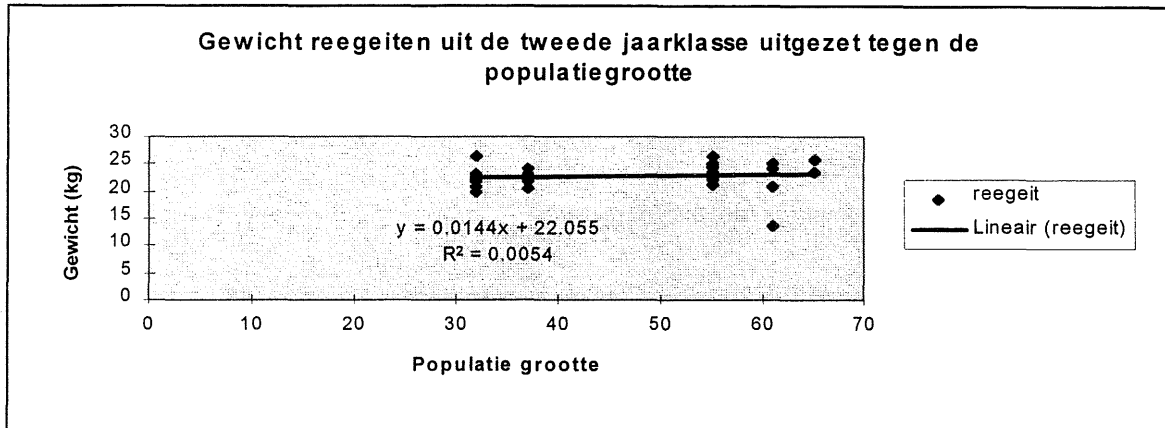
Gevonden is, dat gewicht van de reeën niet gecorreleerd is met de dichtheid. Dit lijkt er op te wijzen dat er inderdaad bij hogere dichtheden geen sprake is van voedsellimitatie.

Voor reegeiten ouder dan twee jaar geldt, dat het aantal geboorten per reegeit en de sexratio gecorreleerd is met zowel het gemiddelde gewicht als met de populatiegrootte. Dit is merkwaardig,

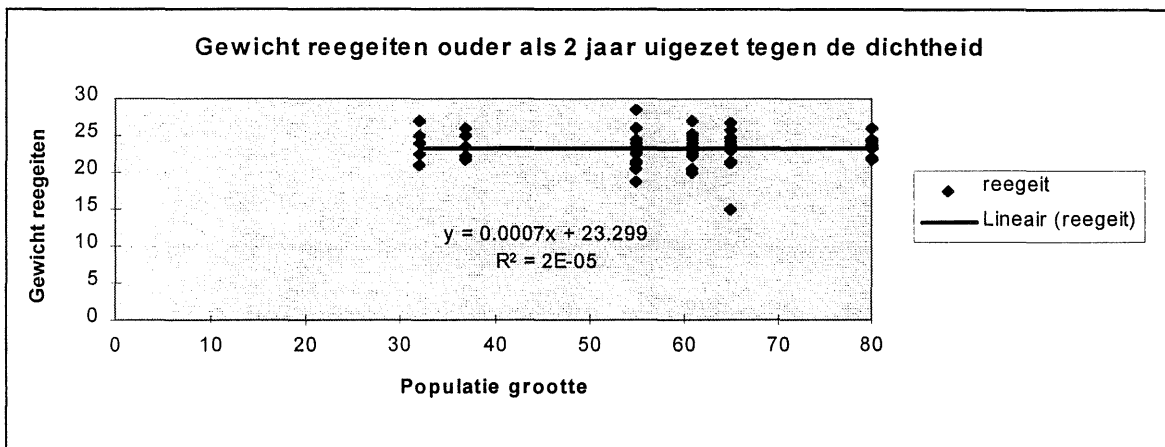
omdat het gewicht niet gecorreleerd is met de populatiegrootte. De spreiding van het gemiddelde het gewicht van de reegeiten is echter zeer klein, kleiner dan 1 kg. De correlaties tussen gewicht en nakomelingen en gewicht en sexratio kunnen dus ook berusten op toeval. Voor reegeiten van twee jaar is het aantal nakomelingen wel gecorreleerd met de populatiegrootte, maar niet met het gewicht. Voor de sexratio geldt dat er geen verband is met het gewicht, maar ook niet met de populatiegrootte. Het lijkt er dus op dat er sprake is van dichtheidsafhankelijke regulatie, zonder dat er sprake is van voedsellimitatie.

Resultaten

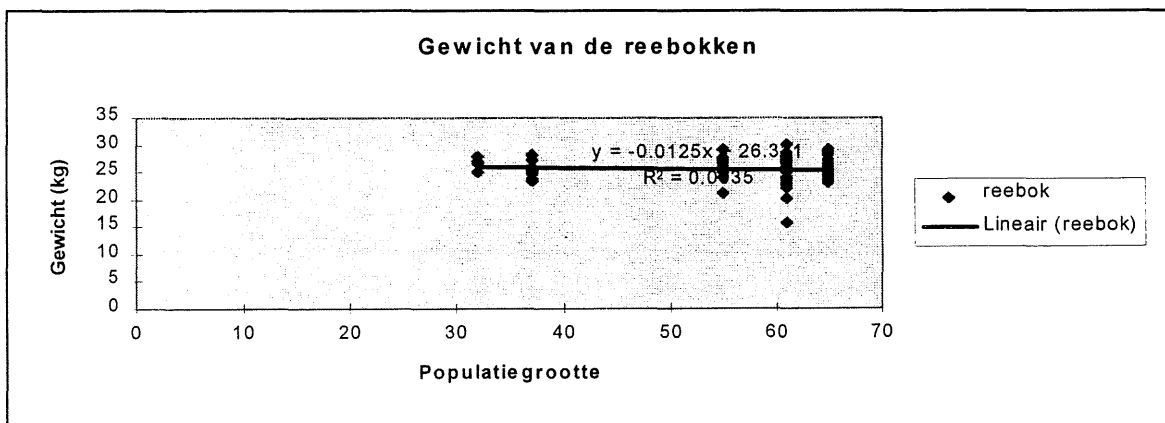
Dichtheidsafhankelijkheid van het gewicht



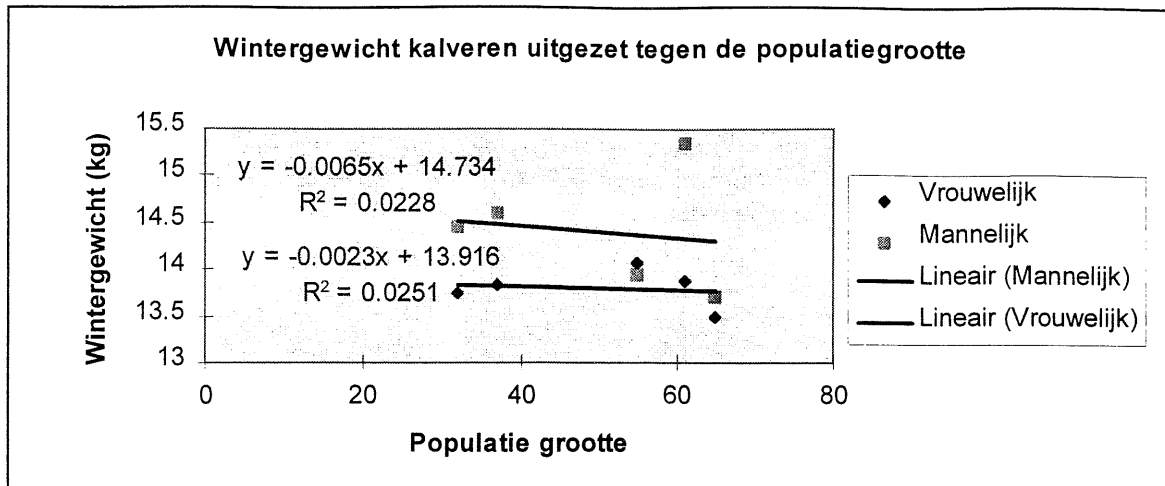
Figuur VI - I



Figuur VI - II

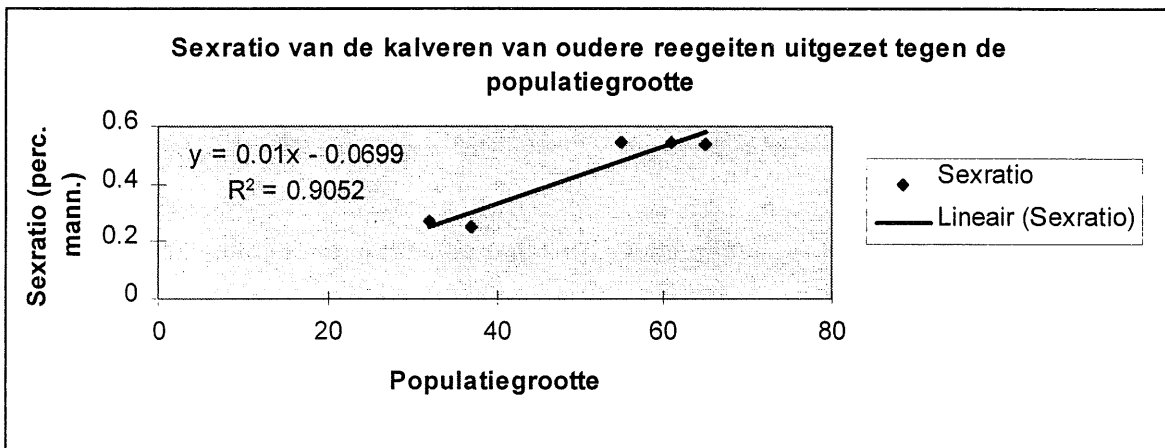


Figuur VI - III

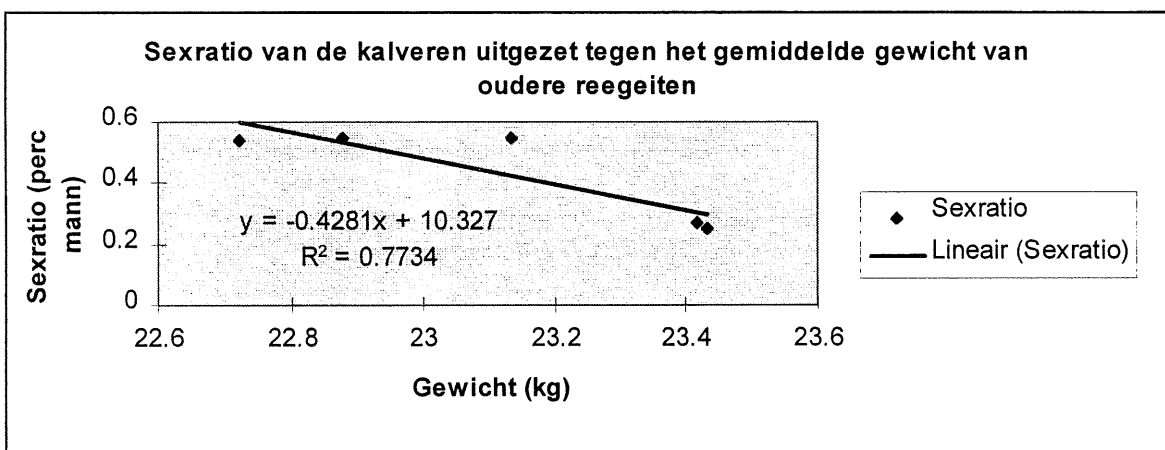


Figuur VI - IV

Sexratio van de nakomelingen bij oudere reegeiten

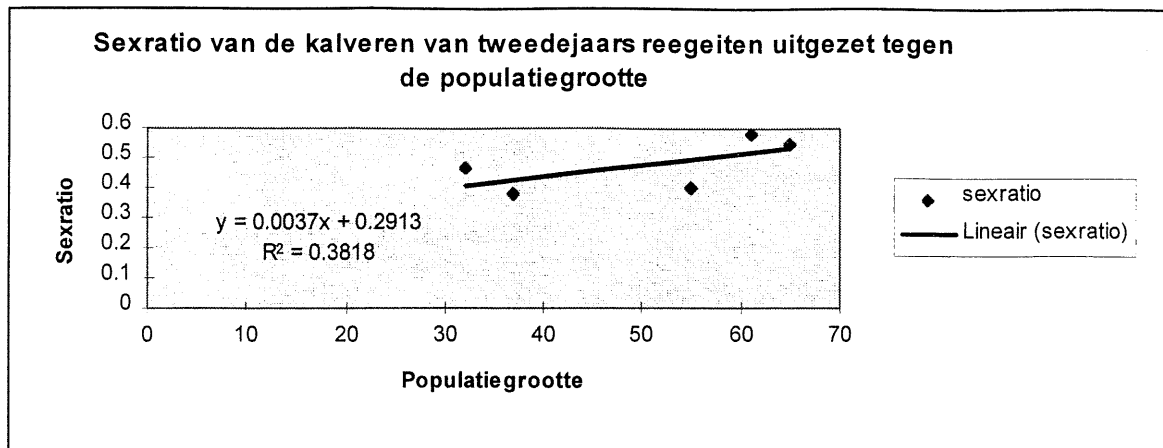


Figuur VI - V

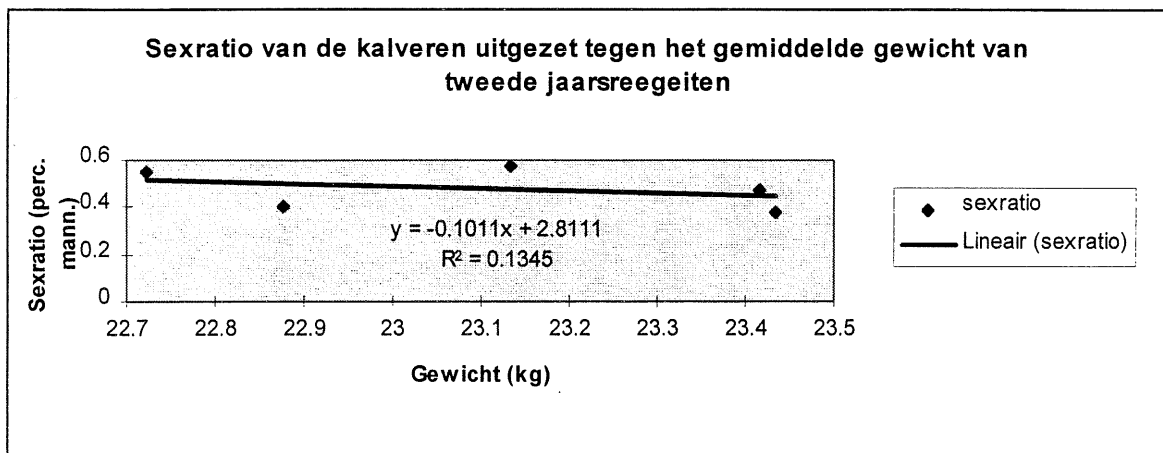


Figuur VI - VI

Sexratio van de nakomelingen bij tweede jaarsreegeiten

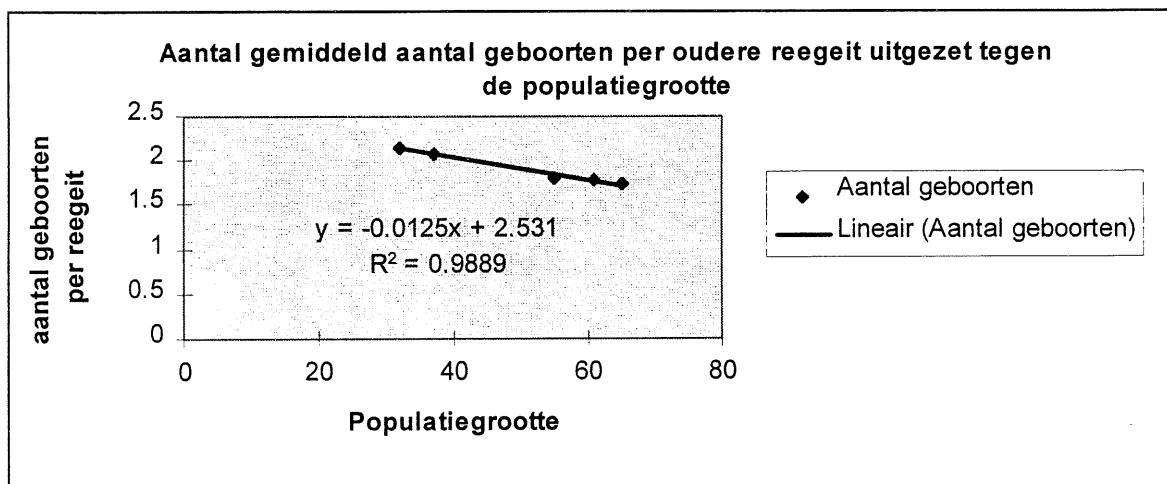


Figuur VI - VII

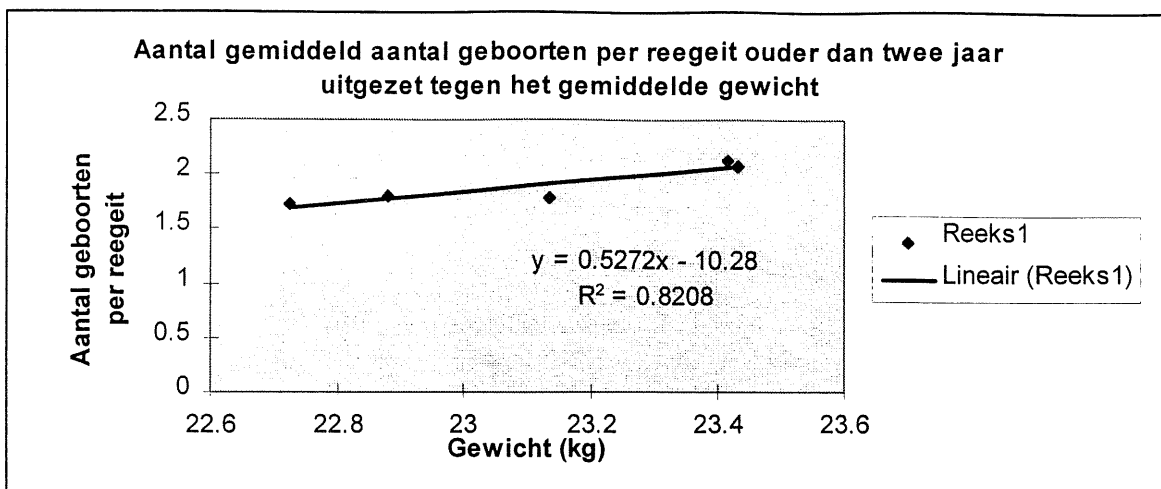


Figuur VI - VIII

Het aantal nakomelingen bij oudere reegeiten

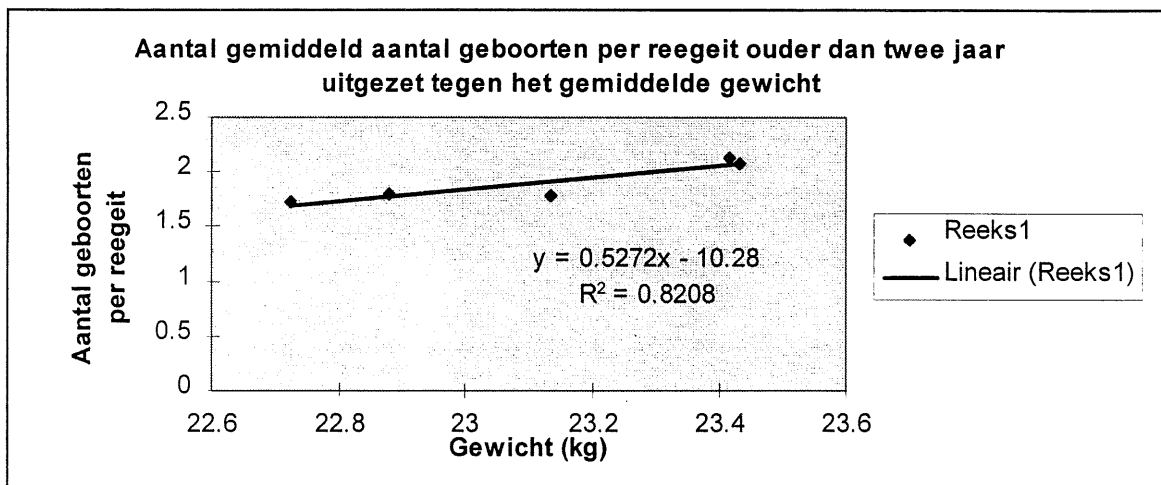


Figuur VI - IX

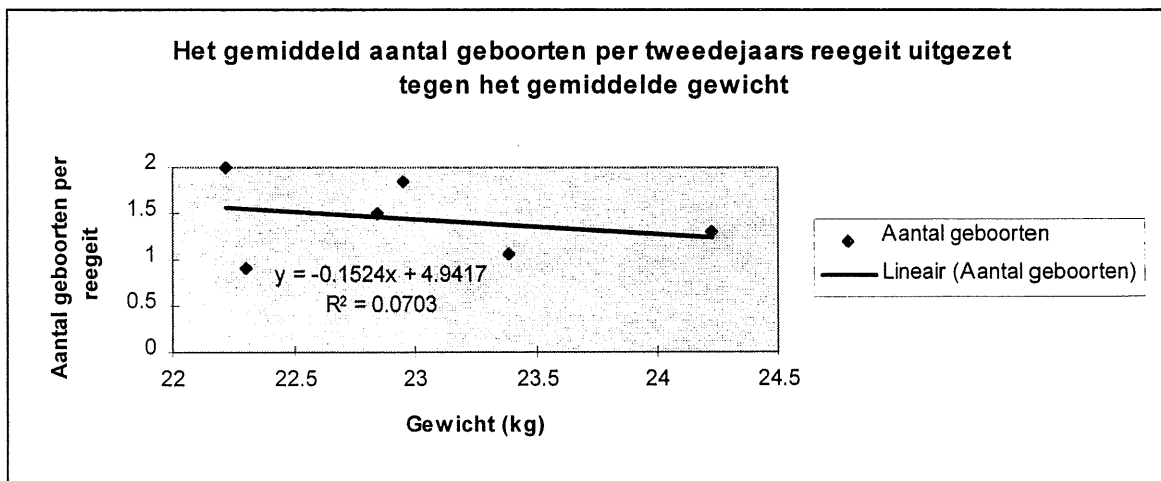


Figuur VI - X

Het aantal nakomelingen bij tweedejaars reeiteiten



Figuur VI - XI



Figuur VI - XII

Bijlage VII Lactatie-energiebehoefte

De lactatie-energiebehoefte van de reeen kan ook anders in het model worden gebracht.

Voor lacterende koeien geldt, dat:

$$Y = a * t^b * e^{-c*t} \quad (\text{Wood, 1977})$$

Y = melkgift (kg)

t = tijd (d)

a,b,c = soort en gewichts afhankelijke constanten

Deze curve kan ook voor reeen worden geparametriseerd.

Dit is al eens gedaan voor edelherten (Hudson and White, 1985) waarbij:

$$a = .027 * X^{.75}$$

$$b = .4556$$

$$c = -.02424$$

X = lichaams gewicht in kg.

Bij edelherten is niet alleen het volume aan de melk is variabel in de tijd, maar ook de energie inhoud van de melk.

$$Y = 4327 t^{.096} \quad (\text{Hudson and White, 1985})$$

Y = energie inhoud van melk (kJ/kg)

t = tijd (d)

De hoeveelheid energie die per dag via de melk wordt afgegeven heeft een maximum. In het algemeen geldt er voor herbivoren met 1 jong dat:

$$Y = 435 * X^{.7} \quad (\text{Hudson en White, 1985})$$

Y = Maximale energie die per dag in de melk kan worden afgegeven. (kJ/d)

X = Gewicht (kg)

Als er wordt aangenomen, dat de waarde van de constanten b en c uit lactatiecurve voor reeen gelijk zijn aan de waarden voor edelherten en er wordt aangenomen dat de maximale energie die per dag via de melk wordt afgegeven niet afwijkt van de algemene relatie voor herbivoren, kan de volgende vergelijking worden opgesteld.

$$Y = 116.8 * X^{.75} * t^{.5516} * e^{-.02424*t}$$

Y = Energie inhoud van de melk per dag

X = Gewicht (kg)

t = tijd (d)

De totale hoeveelheid energie, die door een moeder van één jong in de vorm van melk wordt afgegeven tijdens de lactatie periode voldoet bij herbivoren in het algemeen aan:

$$Y = 25.06 X^{.81} \text{ (Hudson and White, 1985)}$$

Y = Totale hoeveelheid energie afgegeven in de vorm van melk gedurende de lactatie periode. (MJ)

X = Gewicht (kg)

Volgens deze algemene formule is de totale hoeveelheid afgegeven melk energie voor reeen van 20 en 25 kg met een enkel jong gelijk aan 283 en 340 MJ. De totale hoeveelheid energie volgens de lactatiecurve zoals die hierboven is geformuleerd is bij deze gewichten 305 en 359 MJ. De lactatie curve in het model geeft dus overschattingen van 7.5 en 5.6% ten opzichte van de algemene formule vergelijking. Dit komt redelijk overeen.

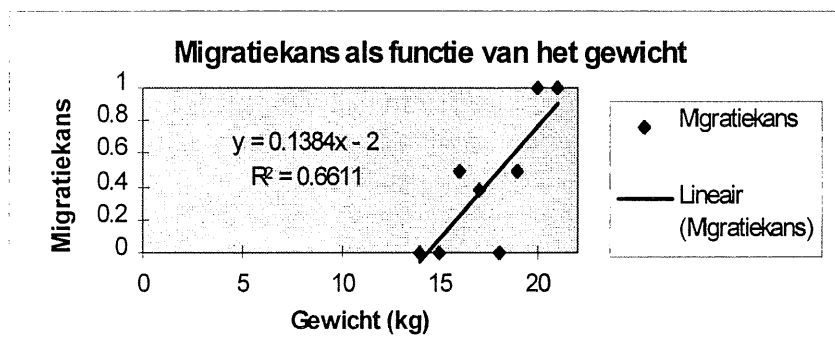
Voor reeen geldt, dat de melkgift proportioneel is met de vraag. De melkgift voor een reegit met twee jongen, is dus ongeveer twee keer zo groot als de melkgift van een reegit met een jong (Ellenberg, 1978)

Bijlage VIII Migratie

Migratie is als populatiedynamisch proces eenvoudig aan het model toe te voegen. Bij reeen zijn het vooral de jonge bokken die migreren. Dit hangt samen met het territoriale gedrag van de bokken. Als de lente begint worden de bokken agressief en weren alle andere bokken uit hun territorium. Omdat de oude bokken eerder agressief worden en agressiever zijn, zullen het altijd de oude bokken zijn die een territorium bezetten. De mate waarin een jonge bok agressie ondervindt van oudere bokken hangt af van de ontwikkeling van de jonge bok. Sommige jaarlingen zijn zo klein en onontwikkeld, dat ze nog nauwelijks agressie opwekken en worden in het territorium getolereerd. Deze jaarlingen zullen dus ook niet migreren. De overige grote jaarlingen doen dit wel, tenzij er een oude bok in de populatie is gestorven en dan kunnen zij dit gat opvullen. De jaarlingen, die klein genoeg waren om te blijven, zullen in hun tweede jaar moeten migreren of een leeg territorium moeten bezetten. Hierbij hebben deze tweedejaars bokken meer kans om een leeg territorium te bezetten, dan de nieuwe jaarlingen.

Migratie is overigens niet noodzakelijk, als er geen migratie kan plaatsvinden, dan bevinden de bokken zonder territorium in de grensgebieden tussen twee territoria.

Parametrisatie



Figuur XI- 1

Het aantal territoria in een gebied hangt af van de dichtheid van de populatie. Een relatie hiervoor is afgeleid door middel van regressie-analyse op basis van data Loudon (1987). Indien er meer bokken als territoria aanwezig zijn in een gebied, zullen alle bokken zonder territorium en ouder als een jaar moeten migreren. Hoeveel jaarlingen er migreren hangt af van het gewicht van de jaarlingen. Een relatie tussen het gewicht en de migratiekans wordt afgeleid op basis van data van Strandgaard (1972) (zie figuur XI-I). Deze relatie is nu afgeleid, door de populatie in klassen van 1 kg in te delen en per klasse de fractie migranten te bepalen. Beter is om logistische regressie toe te passen, omdat er sprake is van een migratiekans.

Bijlage IX koppeling aan het IBN-model FORGRA

De koppeling van het reemodel aan FORGRA kan eenvoudig gerealiseerd worden. Om dit duidelijk te maken wordt eerst in het kort uitgelegd, hoe de dieetkeuze, de voedselopname en groei in FORGRA plaatsvinden.

In FORGRA wordt eerst de aanwezige hoeveelheid voedsel per voedselitem berekend in de subroutine QUANTI. Deze voedselitems worden aan de hand van de verteerbaarheid in gedeeld in 5 verteerbaarheidsklassen in de subroutine QUALIT. Vervolgens wordt de verteerbaarheid van het dieet berekend in de subroutine DIET. Op basis van deze verteerbaarheid wordt de voedselopname van de dieren bepaald in de subroutine CONSUM. In het model wordt er dan nagegaan of de voedselopname het aanbod overschrijdt. Is dit het geval, dan volgt er een iteratief proces, waarbij er wordt net zolang met de dieetkeuze geschoven totdat opname en aanbod met elkaar in overeenstemming zijn. Dit proces is iteratief, omdat de voedselopname afhankelijk is van het dieet. Als het dieet wijzigt, verandert ook de verteerbaarheid en dus de voedselopname. Ook dit gebeurt in de subroutine DIET.

Door nu de subroutine CONSUM te vervangen door het reemodel als subroutine kunnen beide modellen worden gekoppeld. De energieopname zal nu in het reemodel worden berekend. Maar omdat het reemodel met een kleiner tijdstap rekend ontstaat hier een modeltechnisch probleem. Per keer dat het reemodel wordt doorlopen, wordt er een tijdstap van een dag genomen. Omdat de voedselopname per maand moet worden berekend, betekent dit dat het reemodel 30 keer doorlopen moet worden en er dus integratie moet plaatsvinden midden in het model. Dit is niet netjes, maar is niet op te lossen omdat het reemodel niet met een grotere tijdstap functioneert omdat de processen binnen de reepopulatie te snel verlopen.

Bij de omzetting van kg plantaardig materiaal naar kJ kan er aangenomen worden, dat 1kg plantaardig materiaal ongeveer 20 MJ is (van Wieren, mon. med.)

Bijlage X Technische beschrijving van het reemodel

X.I Weergave van een reepopulatie door het model

De populatie in het model is opgebouwd uit 15 jaarklassen, elke jaarklasse wordt opgesplitst in vier groepen. Per jaarklassen worden onderscheiden: reebokken, reegeiten, mannelijke kalveren, vrouwelijke kalveren. Het model onderscheidt in het totaal dus 60 klassen. De kalveren worden per jaarklasse van de volwassen dieren onderscheiden, omdat ze het grootste deel van het eerste jaar direct afhankelijk zijn van de moeder (Ellenberg, 1978) (Danilkin, 1996). Door middel van het jaarklassenummer worden de kalveren aan de bijbehorende reegeitgroep gekoppeld.

Van een groep wordt het aantal individuen en de conditie van een gemiddeld individu uit de groep beschreven. De conditie van een gemiddeld individu uit een populatie wordt weergegeven door de energie-inhoud. Feuten hebben in het model geen energie-inhoud. Een ree krijgt pas bij de geboorte een energie-inhoud toegekend.

De toestandsvariabelen in het model zijn, het aantal individuen in een klasse en de gemiddelde energie-inhoud van de individuen in een klasse. Het gewicht wordt afgeleid uit de energie-inhoud en is geen toestandsvariabele.

De tijdstap in het model is een dag. De duur van de simulatie in jaren kan van te voren worden ingesteld. Een simulatie start op 1 januari en eindigt op 31 december.

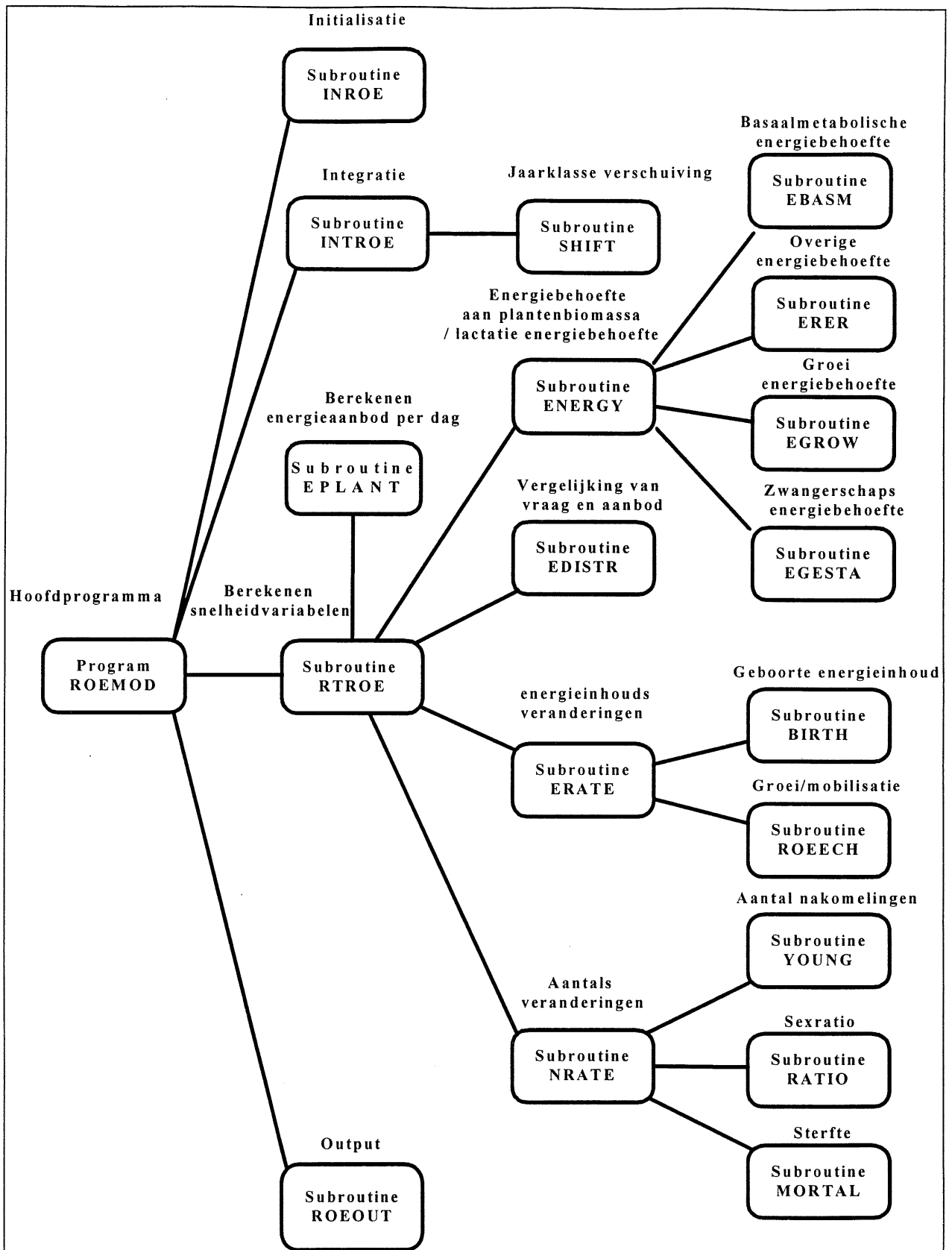
X-II Globale beschrijving van de modelstructuur

Het model bestaat uit een hoofdprogramma (ROEMOD) en 19 subroutines (zie ook figuur X-1).

Het hoofdprogramma bevat de tijdslus en verzorgt de besturing van het model.

Een simulatie begint met de initialisatie van alle variabelen en constanten. Dit gebeurt door middel van het aanroepen van de subroutine INROE door het hoofdprogramma. De overige programmaonderdelen vallen binnen de tijdslus en worden dus cyclisch herhaald. De tijdslus bestaat uit drie DO-loops, een jaarloop, een maandloop en een dagloop. Binnen de tijdslus vindt de integratie, het berekenen van de hulp en snelheidsvariabelen en het wegschrijven van de output in verschillende subroutines plaats.

De integratie vindt plaats in de subroutine INTROE. Aan het begin van ieder nieuw jaar worden de reeën in een hogere jaarklasse geplaatst. Dit gebeurt in de subroutine SHIFT die van uit INTROE wordt aangeroepen. Het opschuiven van de reeën naar een hogere jaarklasse is nodig om de verandering in leeftijd weer te geven.



Figuur X - I Overzicht modelstructuur

Het bereken van de snelheidsvariabelen wordt begonnen vanuit het hoofdprogramma aanroepen van de subroutine RTROE. Dit is ook een besturingssubroutine. Eerst wordt het energie-aanbod per dag berekend door het aanroepen van subroutine EPLANT.

Vervolgens wordt de energiebehoefte aan plantenbiomassa berekend. Dit wordt gedaan door de subroutines ENERGY, EBASM, RER, EGROW en EGESTA aan te roepen. De routines EBASM, RER, EGROW, EGESTA, bereken de energiebehoefte voor de verschillende posten van het energiebudget. Subroutine ENERGY sommeert al deze posten voor de verschillende klassen. Tevens wordt hier de behoefte aan lactatie-energie berekend. Nadat de totale energiebehoefte aan plantenbiomassa berekend is, wordt deze vergeleken met de totale hoeveelheid energie die voor de populatie beschikbaar is. Op basis van deze vergelijking wordt de hoeveelheid energie berekend die per individu uit een groep wordt opgenomen. Dit vindt plaats in de subroutine EDISTR.

De uiteindelijke veranderingssnelheden worden door het aanroepen de besturingssubroutines ERATE en NRATE uitgerekend.

De energie-inhoudsverandering wordt berekend door het aanroepen van de de subroutine ERATE. Deze besturingssubroutine roept vervolgens de routines BIRTH en ROEECH aan. De energie-inhoudsverandering bij de geboorte wordt berekend in de subroutine BIRTH. De energiehoudsverandering als gevolg van verschil tussen energiebehoefte en energieopname wordt berekend in subroutine ROEECH.

De verandering in het aantal reeën in een groep wordt berekend door het aanroepen van subroutine NRATE. Deze subroutine roept de routines YOUNG, RATIO en MORTAL aan. Het aantal feuten wordt berekend in subroutine YOUNG. De sexratio van deze feutussen wordt berekend in subroutine RATIO. De mortaliteit wordt berekend in subroutine MORTAL.

De tijdslus eindigt met het wegschrijven van outputvariabelen naar een file. Hiervoor wordt de subroutine OUTROE aangeropen. Dit gebeurt een keer per maand.

X.III Beschrijving modelstructuur per routine

X.III.I Program ROEMOD (roemodel)

Dit is het hoofdprogramma.

Functie: Besturen van het model

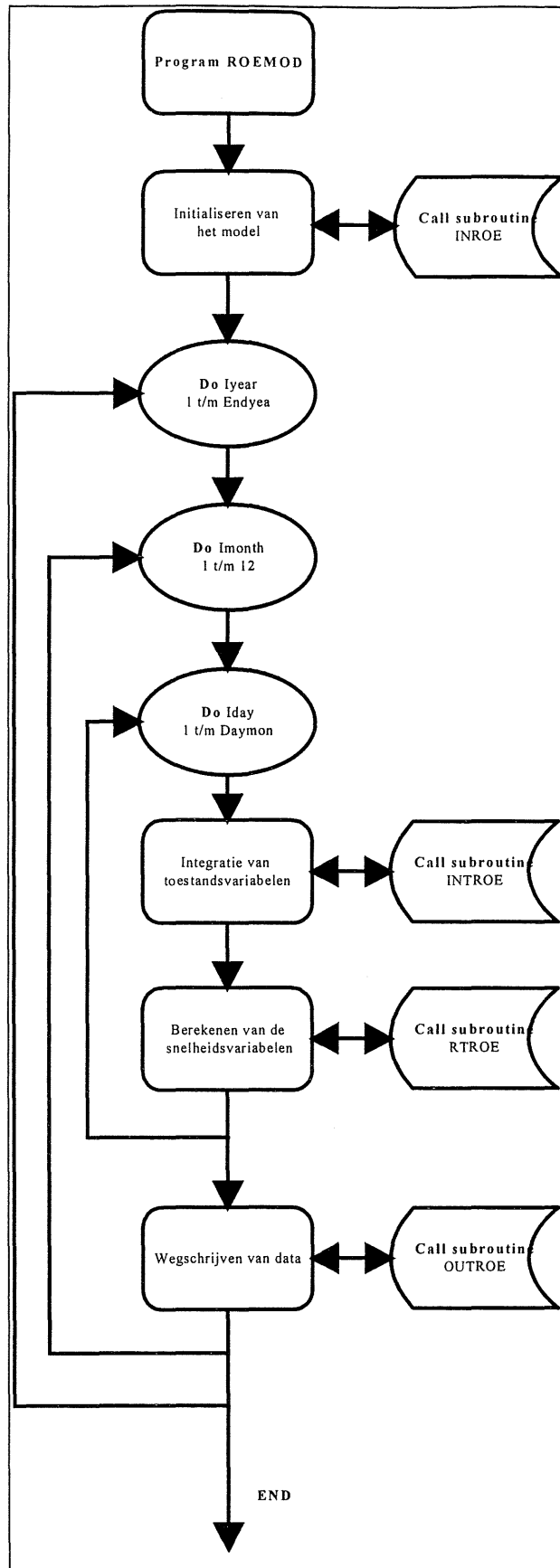
Het hoofdprogramma begint met de initialisatie van het model. De overige programma onderdelen vallen binnen een tijdslus en worden cyclisch herhaalt. De tijdslus bestaat uit drie DO-loops, een jaar, een maandloop en een dagloop. Binnen de tijdslus vindt eerst de integratie plaats. Vervolgens worden de nieuwe snelheidsvariabelen berekend. Als laatste wordt de output weggeschreven. Dit gebeurt een keer per maand (zie ook figuur X-II).

Subroutines die van uit het hoofdprogramma worden aangeroepen zijn:

ROEIN functie: initialisatie
INTROE functie: integratie
RTROE functie: het berekenen van de toestands variabelen
OUTROE functie: het geven van output

Gebruikte variabelen:

Inputvariabelen	Ouput variabelen	Lokale variabelen
ENDYEA DAYMON	IYEAR IMONTH IDAY	geen



Figuur X - II Relatiediagram ROEMOD

X.III.II Subroutine INTROE (integrate roemodel)

Deze subroutine wordt aangeroepen door het hoofdprogramma.

Functie: het integreren van de toestandsvariabelen.
 het berekenen van het gemiddelde lichaamsgewicht van een reegroep
 het aanroepen van subroutine SHIFT, zodat aan het begin van een nieuw
 jaar dereegroepen in een nieuwe jaarklasse geplaatst worden.

Structuur:

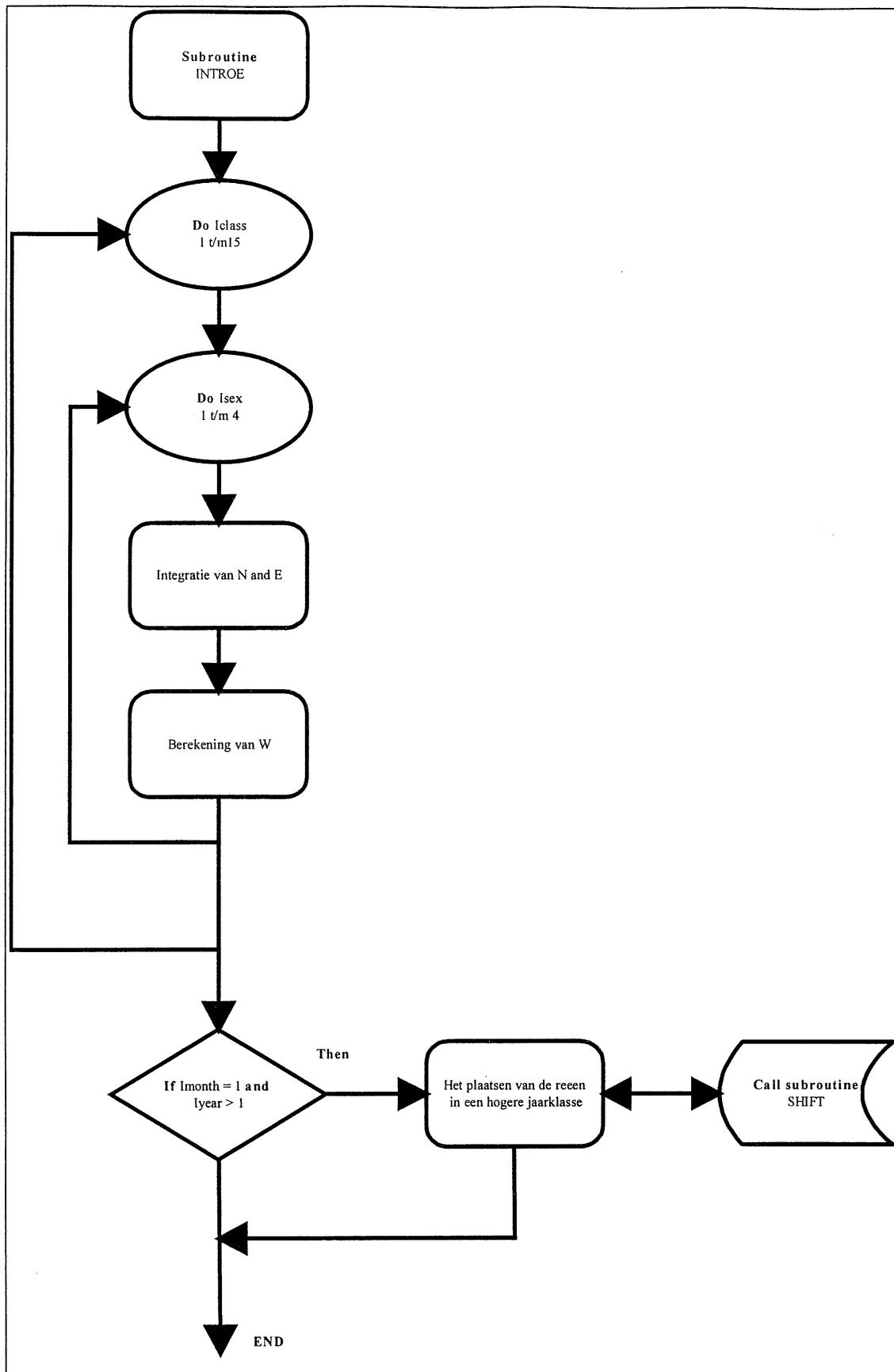
De subroutine INTROE begint met twee do-loops. Binnen deze do-loops worden de toestandsvariabelen van de reegroepen geïntegreerd. De toestandsvariabelen in het model zijn het aantal reën in een klasse en de gemiddelde energie-inhoud van ree uit een klasse. Ook wordt er binnen deze do-loops uit de gemiddelde energie-inhoud het gemiddelde gewicht van een ree uit een klasse berekend.

Indien er sprake is van een nieuw jaar wordt er vanuit deze subroutine de subroutine SHIFT aangeroepen, zodat de verschillende groepen reën in een nieuwe jaarklasse worden geplaatst (zie ook figuur X-III).

Subroutines die worden aangeroepen zijn:

Subroutine SHIFT functie: het plaatsen van de verschillende reegroepen in een nieuwe klasse.

Inputvariabelen	Ouput variabelen	Lokale variabelen
N	N	ICLASS
E	E	ISEX
RN	W	
RE		
IYEAR		
IMONTH		
IDAY		
C		
WC1		
WC2		
WC3		
WC4		



Figuur X - III Stroomschema subroutine INTROE

X.III.III Subroutine SHIFT

Deze subroutine wordt aangeroepen door subroutine INTROE.

Functie: het in een nieuwe klasse plaatsen van alle toestandvariabelen en de
variabele gewicht van de verschillende ree groepen.
 het resetten van de kalverengroepen.

Eerst worden alle volwassen dieren in een hogere jaarklasse geplaatst. Vervolgens wordt het aantal oude kalveren en het gezamenlijke gewicht van deze kalveren berekend. Tevens worden de kalveren groepen met nieuwe kalveren (feuten) gevuld. Deze aantallen zijn al eerder berekend in de subroutine YOUNG. Alle kalveren worden in de mannelijke jaarklasse geplaatst, omdat de sexratio pas in februari berekend kan worden. De subroutine eindigt met het berekenen van het gemiddelde gewicht van de oude kalveren en het in de eerste jaarklasse plaatsen van deze oude kalveren

Subroutines die worden aangeroepen
geen

Inputvariabelen	Outputvariabelen	Lokale variabelen
N	N	ICLASS
E	E	ISEX
W	W	ICLOLD
FETUS		

X.III.IV Subroutine INROE (roemodel input)

Deze subroutine wordt aangeroepen vanuit het hoofdprogramma.

De functie is het initialiseren van het model.

Alle gebruikte constanten worden geïnitieerd, de aanvangs populatie wordt ingelezen en opgegeven kan worden hoelang een simulatie kan moet duren.

Aangeropen subroutines

geen

Input-variabelen	Outputvariabelen			
geen	N	GWC1	SEXRC2	ENDDFT
	E	GWC2	BWC1	
	W	GWC3	BWC2	
	RN	GWC4	WMIN0	
	RE	BECC1	WMIN11	
	ENDDFT	BECC2	WMIN21	
	DAYMON	WC1	WMIN12	
	TOTPE	WC2	WMIN22	
	DIG	GRC13	MELOS	
	RERKG	GRC23	MABORT	
	BM1	GRC14	DRC1	
	BM2	GRC24	DRC2	
	MWAIST	MGRC1	DRC3	
	UWAIST	MGRC2	DRC4	
	ECUC1	MGRC3	DRC5	
	ECUC2	FGRC1	DRC6	
	C	FGRC2	DRC7	
	TTIMEG	FGRC3	SM	
	GETSW	EGRM1	SF	
	LACC1	EGRM2	SM1	
	LACC2	IFWC1	SF1	
	LACC3	IFWC2	SK	
	LWAIST	OC1	PMALE	
	ELR1	OC2	PFEMAL	
	ELR2	SEXRC1		

X.III.V Subroutine RTROE (roemodel rates)

Deze subroutine wordt aangeroepen door het hoofdprogramma.

De functie is het in de juiste volgorde aanroepen van subroutines, zodat de snelheidsvariabelen worden berekend.

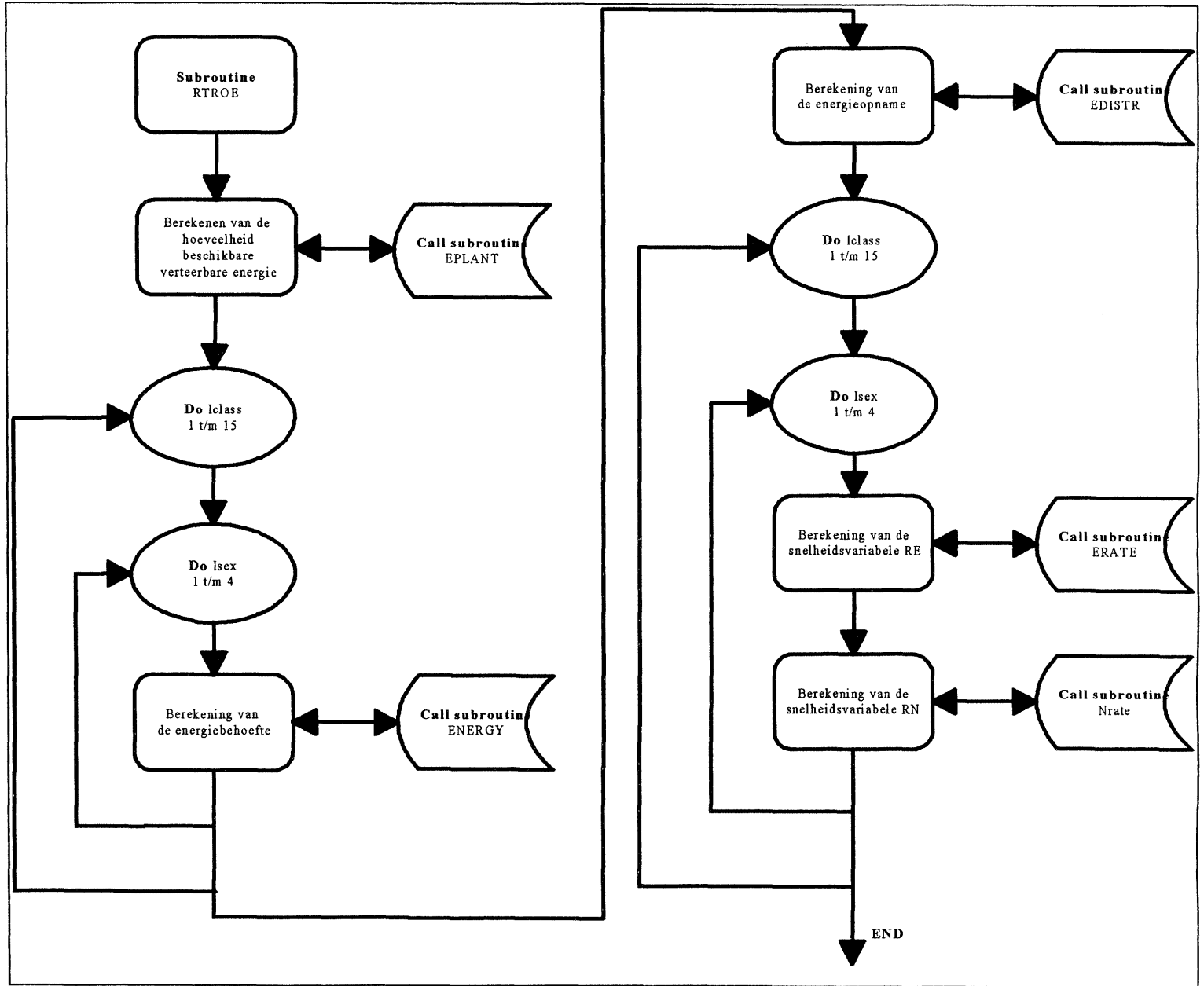
De subroutine begint met het aanroepen van subroutine EPLANT. Binnen deze subroutine wordt het energie-aanbod per dag berekend. Vervolgens wordt voor elke groep in het model subroutine ENERGY aangeroepen. Binnen deze subroutine wordt per klasse de behoefte aan verteerbare energie uit plantenbiomassa berekend. Al zowel het aanbod als de behoefte bekend zijn kan de subroutine EDISTR aangeroepen. Binnen deze subroutine wordt er gekeken of er voldoende verteerbare energie aan plantenbiomassa aanwezig is om aan de behoefte van de populatie te voldoen en wordt de beschikbare energie over de verschillende klassen verdeeld. De eigelijke berekening van de snelheidsvariabelen wordt gedaan door het voor de verschillende klassen aanroepen van de subroutines ERATE en NRATE (zie ook figuur X-IV).

Subroutines die worden aangeroepen

EPLANT	functie: het bereken van het energie-aanbod
ENERGY	functie: het berekenen van de energiebehoefte van een klasse.
EDISTR	functie: het verdelen van de beschikbare energie
ERATE	functie: het berekenen van de snelheidsvariabele E
NRATE	functie: het berekenen van de snelheidsvariabele N

Inputvariabelen	Outputvariabelen	Lokale variabelen
geen	ICLASS ISEX	geen

Figuur X - IV Stroomdiagram subroutine RTROE



X.III.VI Subroutine EPLANT

Deze subroutine wordt aangeroepen vanuit de subroutine RTROE

De functie is het berekenen van het dagelijkse energie-aanbod

Dit wordt gedaan door het maandelijks energie-aanbod te delen door het aantal dagen in de maand.

Subroutines die worden aangeroepen
geen

Inputvariabelen	Outputvariabelen	Lokale variabelen
IMONTH TOTPE DAYMON	ETOT	geen

X.III.VII Subroutine ENERGY

Deze subroutine wordt aangeroepen vanuit de subroutine RTROE

Functie het berekenen van de behoefte aan verteerbare energie uit
 plantenbiomassa voor een gemiddeld individu uit een klasse.
 het berekenen van de lactatie-energiebehoefte
 het berekenen van de groei op melkenergie

Om dit te kunnen berekenen worden eerst de totale behoefte aan energie voor de posten van het energiebudget berekend. Dit wordt gedaan door het aanroepen van de subroutines; EBASM, RGROW, EGESTA, RER. Deze energieposten worden gesommeerd. Voor niet zogende en niet lacterende reeën is deze som gelijk aan de behoefte aan verteerbare energie uit plantenbiomassa. Voor lacterende reeën wordt er nog een lactatie-energiebehoefte berekend. Dit gebeurt tijdens de berekening van het energiebehoefte van de kalveren. In maand 6 en 7 is de lactatie-energiebehoefte gelijk aan de energiebehoefte van de jongen gedeelt door de lactatieefficiëntie. In de maanden 8 t/m 11 neemt de lactatiebehoefte af met de tijd. De lactatiebehoefte wordt na de berekening van de energiebehoefte van de vrouwelijke nakomeling bij de energiebehoefte van de reeëit opgeteld.

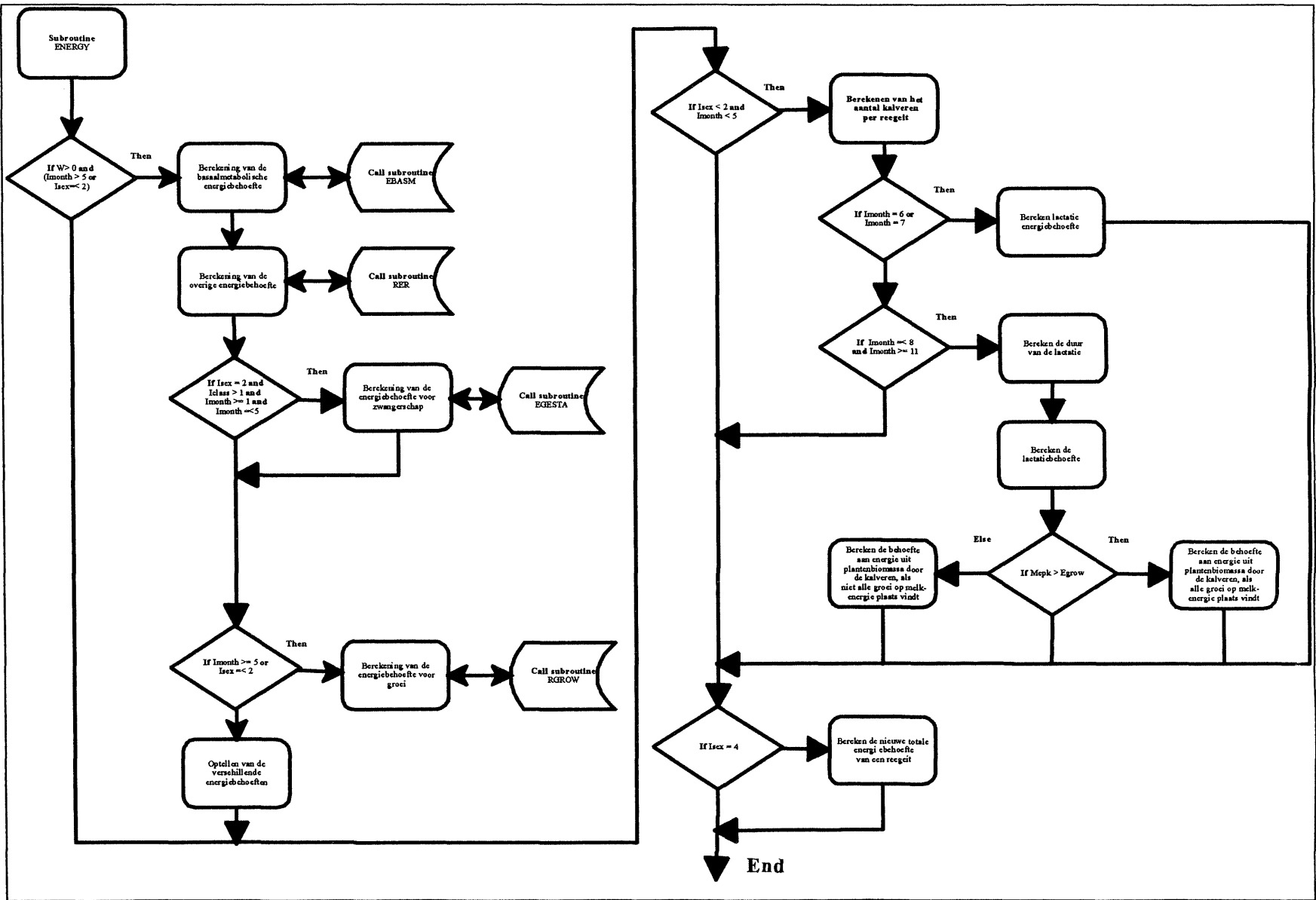
Voor de zogende kalveren wordt berekend in hoeverre ze in hun energiebehoefte kunnen voorzien via de melk kunnen. De behoefte aan groei heeft hierbij prioriteit, omdat de kalveren efficiënter groeien op melkenergie als op energie uit plantenbiomassa. De opgenomen melkenergie wordt van de behoefte aan verteerbare energie uit plantenbiomassa afgetrokken (zie ook figuur V).

Subroutines die worden aangeroepen

EBASM functie: het berekenen van de basaal metabolische
 behoefte
RGROW functie: het berekenen van de energiebehoefte voor groei
EGEST functie: het berekenen van de energiebehoefte voor
 zwangerschap
RER functie: het berekenen van de overige energetische
 behoeften

Inputvariabelen		Outputvariabelen	Lokale variabelen
IMONTH	ERER	EROE	LTIME
IDAY	DIG	EL	KPF
ICLASS	GWC2	MEPK	GWAIST
ISEX	GWC3	MGROW	ELMAX
EBM	GWC4		ILTC
EGROW	LWAIST		MILK
EGST			

Figuur X - V Stroomdiagram subroutine ENERGY



X.III.VIII Subroutine EBASM (energy for basalmetabolism)

Deze subroutine wordt aangeroepen uit subroutine ENERGY

Functie het berekenen van de energiebehoefte aan energie voor het
 basaalmetabolisme.

Dit wordt gedaan door eerst de kosten van het basaalmetabolisme uit te rekenen en deze te delen door de efficiëntie van de opname.

Subroutines die worden aangeroepen
geen

Inputvariabelen	Outputvariabelen	Lokale variabelen
ICLASS ISEX W BM1 BM2 UWAIST MWAIST	EBM	geen

X.III.IX Subroutine RER (remaining energy requirements)

Deze subroutine wordt aangeroepen door subroutine ENERGY

Functie het berekenen van de overige energiebehoefte

Onder overige behoeften vallen alle behoeften, die niet afzonderlijk berekend kunnen worden, zoals thermoregulatie, activiteit, verharding, geweivorming en faces.

De overige energiebehoefte wordt in het model rechtevenredig berekend met het metabolische gewicht.

Subroutines die worden aangeroepen
geen

Inputvariabelen	Outputvariabelen	Lokale variabelen
IMONTH ICLASS ISEX W BM2 RERKG	ERER	geen

X.III.X Subroutine RGROW (roedeer growth)

Deze subroutine wordt aangeroepen vanuit de subroutine ENERGY

Functie het berekenen van de behoefte aan verteerbare energie uit plantenbiomassa voor groei.

Dit wordt gedaan door eerst de maximale toename in gewicht te berekenen. Vervolgens wordt de maximale toename bij het huidige gewicht opgeteld, waardoor het maximale gewicht aan het eind van de dag bekend is. Vervolgens wordt hieruit berekend, wat de maximale energie-inhoud aan het eind van de dag is. Door hier de huidige energie-inhoud vanaf te trekken wordt de maximale toename in energie-inhoud per dag berekend. De energiebehoefte is gelijk aan de maximale toename gedeeld door de opslagefficiëntie. Voor kalveren wordt er uitgegaan van groei op melkenergie en voor oudere dieren van groei op plantenbiomassa.

Subroutines die worden aangeroepen
geen

Inputvariabelen	Inputvariabelen	Outputvariabelen	Lokale variabelen
IMONTH	BM2	EGROW	GWAIST
ICLASS	MGRC1		AGE
ISEX	MGRC2		RW
W	MGRC3		RWD
DIG	FGRC1		POTE
GWC2	FGRC2		POTRE
GWC3	FGRC3		
GWC4	C		
DAYMON	BECC2		
GRC13	BECC1		
GRC14	BECC3		
GRC23	BECC4		
GRC24			

X.III.XI Subroutine EGEST (energy for gestation)

Deze subroutine wordt aangeroepen door subroutine ENERGY

Functie: Berekenen van de energie voor zwangerschap.

Er wordt berekend wat de energie-inhoud van de gravid uterus per kg feut bij de geboorte is. Door deze energie-inhoud van de vorige energie-inhoud af te trekken is de toename in energie-inhoud per kg feut bij de geboorte bekend. Door dit te vermenigvuldigen met het geschatte gewicht van de feuten bij de geboorte en het aantal feuten per reeget is de totale toename in energie-inhoud bekend. De behoefte aan zwangerschapsenergie is gelijk aan de toename in energie-inhoud maal het verlies dat optreedt bij deze opslag.

Subroutines die worden aangeroepen

Geen

Inputvariabelen	Outputvariabelen	Lokale variabelen
IMONTH	EGST	TEGST
IDAY		IGTC
N		RTIMEG
W		AECU
DAYMON		PECU
TTIMEG		EGU
C		KPF
ECUC1		TBW
ECUC2		
ECUC3		
BWC1		
BWC2		

X.III.XII Subroutine EDISTR (energy distribution)

Deze subroutine wordt aangeroepen door subroutine RTROE

Functie: Het berekenen van de energieopname per gemiddeld individu uit een groep.

In deze subroutine wordt eerst de totale energiebehoefte van de populatie gesommeerd. Vervolgens wordt gekeken of er de energiebehoefte groter is als het energie-aanbod. Is dit niet het geval, dan is de voedselopname gelijk aan de behoefte, anders wordt het energie-aanbod naaar rato van behoefte verdeeld.

Subroutines die worden aangeroepen
geen

Inputvariabelen	Outputvariabelen	Lokale variabelen
ICLASS ISEX N EROE ETOT	INTAKE	TOT

X.III.XIII Subroutine ERATE (Energy rate)

Deze subroutine wordt aangeroepen door de subroutine RTROE

Functie: het op het juiste moment aanroepen van subroutines voor het berekenen van de snelheidsvariabele RE. De verandering in energie-inhoud

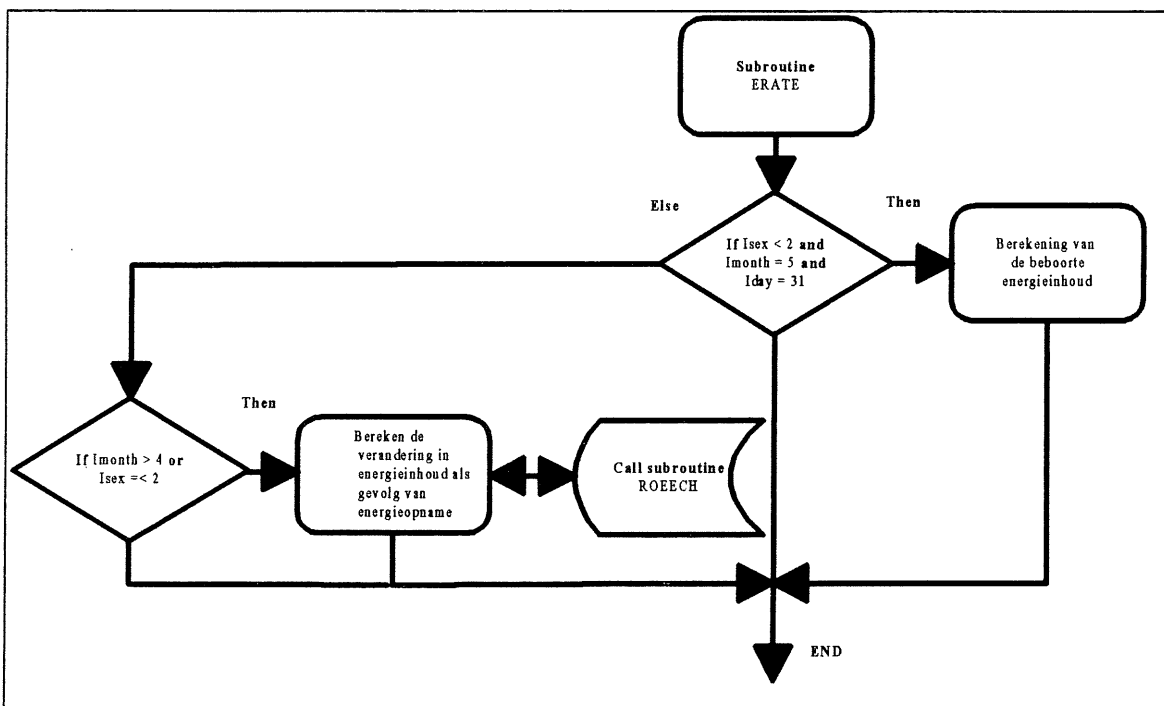
De kalveren krijgen op het moment van geboorte een energie-inhoud toegekend. Dit wordt gedaan door het aanroepen van subroutine BIRTH op 31 mei. De verandering in energie-inhoud als gevolg van energieopname wordt berekend in de subroutine ROEECH. Deze subroutine wordt alleen aangeroepen voor reeën die langer als 5 maanden in de populatie voorkomen (zie ook figuur X-VI).

Subroutines die worden aangeroepen

BIRTH Functie: het berekenen van de energie-inhouds verandering bij de geboorte.

ROEECH Functie: het berekenen van de verandering in energie-inhoud als gevolg van het verschil tussen energieopname en energiebehoefte.

Inputvariabelen	Outputvariabelen	Lokale variabelen
IMONTH IDAY ISEX	geen	geen



Figuur X - VI Stroomdiagram subroutine ERATE

X.III.IV Subroutine BIRTH

Deze subroutine wordt aangeroepen van uit de subroutine ERATE.

Functie: Het berekenen van de energie-inhoudsverandering bij de geboorte.

Dit wordt gedaan door het gewicht bij de geboorte te berekenen. Vervolgens wordt dit geboortegewicht omgerekend naar energie-inhoud. Omdat de feuten geen energie-inhoud in het model hebben, is deze energie-inhoud gelijk aan de energie-inhoudsverandering bij de geboorte.

Subroutines die worden aangeroepen
geen

Inputvariabelen	Outputvariabelen	Lokale variabelen
ICLASS ISEX W BWC1 BWC2 C BECC1 BECC2 BECC3 BECC4	RE	BW

X.III.XV subroutine ROEECH (roedeer energy change)

Deze subroutine wordt aangeroepen vanuit de subroutine ERATE

Functie: het berekenen van de verandering in energie-inhoud als gevolg van het verschil in energieopname en energiebehoefte.

In deze subroutine wordt eerst een energiebalans opgemaakt. Gekeken wordt of de energieopname voldoende is om aan de energiebehoefte te voldoen. Indien er voldoende energie opgenomen is, is de verandering in energie-inhoud gelijk aan de maximale groei. Is de energiebalans negatief, dan wordt de behoefte aan energie voor groei gereduceerd. Als de behoefte aan groei niet tot nul gereduceerd wordt, vindt er beperkte groei plaats. Bij een groei-behoeftereductie van zogende kalveren, vindt er eerst een reductie in groei-behoefte op plantenbiomassa en pas dan een reductie in groei op melkenergie. De nettogroei die plaatsvindt, is gelijk aan de hoeveelheid opgenomen energie die voor groei beschikbaar is maal de efficiëntie, waarmee de energie kan worden opgeslagen.

Als er na totale groei-reductie de energiebalans nog steeds negatief is, zal de energie-inhoud van het ree afnemen. De afname in energie-inhoud is gelijk aan de energiebalans gedeeld door de efficiëntie, waarmee weefsels kunnen worden gemobiliseerd.

Subroutines die worden aangeroepen

Geen

Inputvariabelen	Outputvariabelen	Lokale variabelen
IMONTH ICLASS ISEX INTAKE EROE EGROW MEPK MGROW DIG GWC1 GWC2 GWC3 GWC4	RE	EBAL GWAIST

X.III.VI Subroutine NRATE (number rate)

Deze subroutine wordt aangeroepen door de subroutine RTROE

Functie: het op het juiste moment aanroepen van subroutine waardoor veranderingen in aantal kunnen worden berekend

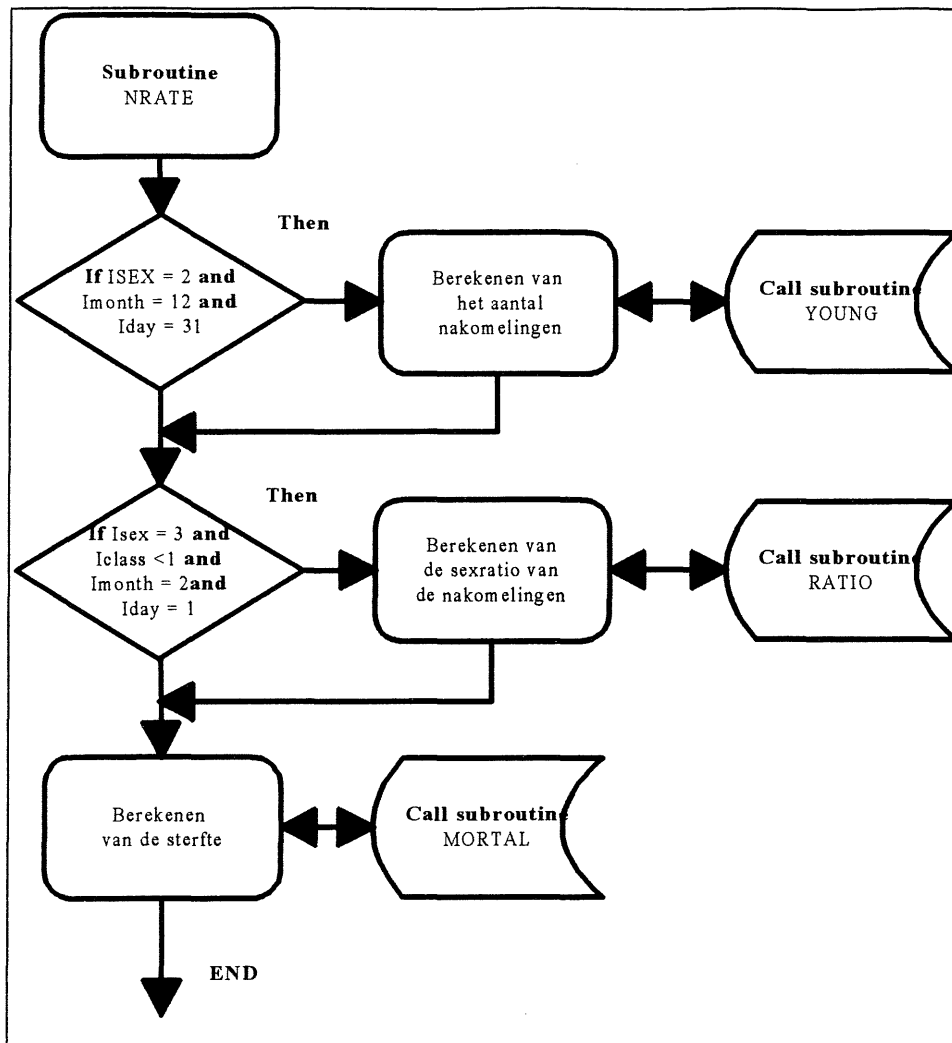
Het aantal geboorten wordt berekend door het aanroepen van de subroutine YOUNG op 31 december. De sexratio van de nakomelingen wordt berekend door het aanroepen van de subroutine RATIO op 1 februari. De sterfte wordt berekend door het aanroepen van de subroutine MORTAL. Deze subroutine wordt iedere dag aangeroepen (zie ook figuur X-VII).

Gebruikte vergelijkingen
geen

Subroutines die worden aangeroepen

Young functie: berekenen van het aantal nakomelingen
Ratio functie: berekenen van de sexratio van de nakomelingen
Mortal functie: berekenen van de sterfte onder de reeën

Inputvariabelen	Outputvariabelen	Lokale variabelen
IDAY IMONTH ICLASS ISEX	geen	geen



Figuur X - VII Stroomdiagram NRATE

X.III.VII Subroutine YOUNG

Deze subroutine wordt aangeroepen vanuit de subroutine NRATE

Functie: het berekenen van het aantal nakomelingen

Het aantal nakomelingen wordt berekend als een functie van het gewicht van de reegit moeder zonder ingewanden. Het aantal nakomelingen wordt niet via RN aan de populatie toegevoegd, omdat eerst integratie plaatsvindt in de subroutine INTROE en dan pas een verschuiving in de jaarklassen. Daarom is er een extra variabele FETUS in het model. Met behulp van deze variabele worden de nieuwe kalveren, na het verplaatsen van de groepen in de subroutine SHIFT, in de kalverengroepen geplaatst.

Subroutines die worden aangeroepen
geen

Inputvariabelen	Outputvariabelen	Lokale variabelen
ICLASS N W IFWC1 IFWC2 IFWC3 IFWC4 OC1 OC2 OC3 OC4	FETUS	IFW

X.III.XVIII Subroutine **RATIO**

Deze subroutine wordt aangeroepen vanuit de subroutine **NRATE**

Functie: het berekenen van de sexratio van de nakomelingen en het herverdelen van de kalveren over de twee sexen.

De sexratio wordt uitgerekend als functie van het gewicht van de reeget moeder zonder ingewanden. Binnen deze subroutine worden de kalveren gelijk herverdeeld over beide sexen.

Subroutines die worden aangeroepen
geen

Inputvariabelen	Outputvariabelen	Lokale variabelen
ICLASS N W IFWC1 IFWC2 IFWC3 IFWC4 SEXRC1 SEXRC2 SEXRC3	N	IFW SRATIO

X.III.IX Subroutine MORTAL (mortality)

Deze subroutine wordt aangeroepen vanuit subroutine NRATE

Functie: Het berekenen van de sterfte onder de reeën

Eerst wordt de achtergrondsmortaliteit berekend, vervolgens wordt bepaald of er gewichtsaafhankelijke sterfte moet plaatsvinden. Om dit te kunnen bepalen wordt eerst de leeftijd berekend. Aan de hand van de leeftijd kan het minimumgewicht worden berekend. Aan de hand van dit minimumgewicht wordt de minimale energie-inhoud berekend. Wordt deze minimale energie-inhoud overschreden, dan vindt er gewichtsaafhankelijke sterfte plaats en sterft de hele groep. Is de minimale energie-inhoud niet overschreden, dan vindt er alleen achtergrondsterfte plaats. Voor de reekalveren die afhankelijk zijn van de reeëiten, wordt ook de mortaliteit als gevolg van sterfte onder de reeëiten berekend.

Subroutines die worden aangeroepen
geen

Inputvariabelen	Outputvariabelen	Lokale variabelen
IMONTH	RN	S
IDAY	RE	AGE
ICLASS		WMIN
ISEX		EMIN
DAYMON		D
WMIN0		KPF
WMIN11		
WMIN21		
WMIN12		
WMIN22		
SM		
SM1		
SF		
SF1		
SK		
BECC1		
BECC2		
BECC3		
BECC4		

Bijlage XI Lijst met variabele namen

AECU	= Actual energy content of the uterus. (kJ)
AGE	= Age (month)
BECC1	= Body energy content constant. (-)
BECC2	= Body energy content constant. (-)
BECC3	= Body energy content constant. (cal)
BECC4	= Body energy content constant (1/kg)
BM1	= Basal metabolic constant (kJ/kg ⁷⁵ day)
BM2	= Basaal metabolic constant (-)
BW	= Birthweight, (kg)
BWC1	= Birtweight constant (-)
BWC2	= Birtweight constant (kg)
C	= Calorie (kJ/cal)
D	= Death, sterftekans (1/day)
DAYMON(1:12)	= Days in a month (day/month)
DIG	= Digestability of the diet (kg/kg)
E(1:15,1:4)	= Average energy content of the body (kJ)
EBAL	= Energy balance, differenc between energy demand and intake (kJ/day)
EBM(1:15,1:4)	= Basalmatabolic demand (kJ/day)
ECUC1	= Energy content of the uterus constant (-)
ECUC2	= Energy content of the uterus constant (-)
ECUC3	= Energy content of the uterus constant (cal /day)
EGROW(1:15,1:4)	= Energy demand for growth (kJ/day)
EGST(1:15,1:4)	= Energy demand for gestation (kJ/day)
EGU	= Energy gain of the uterus (kJ/day)
ELMEM	= Memory for the lactation demand (kJ/day)
EMIN	= Minimum energy content (kJ)
ENDDFT	= Default value for the simulation end (year)
ENDYEA	= Last year of the simulation (year)
ELR1	= Lactaton energy reduction constant (1/day)
ELR2	= Lactaton energy reduction constant (-).
ERER(1:15,1:4)	= Energy deman for remaining energy requirements (kJ./day)
EROE(1:15,1:4)	= Total deman for digestable energy from plant biomass of a roedeer(kJ/day)
ETOT	= Total available amount of energy. (kJ/dag)
FETUS(1:15)	= Number of new kids of a femal roedeergroup (roedeer)
FGRC1	= Female growth constant (kg)
FGRC2	= Female growth constant (kg)
FGRC3	= Female growth constant(1/maand)
GESTW	= Inefficiency of the storage of energy in the gravid uterus. (kJ/kJ)
GWAIST	= Efficiency of the storage of energy (kJ/kJ)
GWC1	= Inefficiency of tissue mobilisation (kJ/kJ)
GWC2	= Growth efficientcy constant (kJ/kJ)
GWC3	= Growth efficientcy constant(kJ/kJ)
GWC4	= Efficiency of the storage of milk energy (kJ/kJ)
ICLASS	= Yearclass(year)
ICLOLD	= previous yearclass (yearr)
IDAY	= day of the month (day)
IFW	= Ingesta-freebodyweight (kg)
IFWC1	= Ingesta- freebodyweight constant (-)
IFWC2	= Ingesta- freebodyweight constant (-)
IFWC3	= Ingesta- freebodyweight constant (kg)
IFWC4	= Ingesta- freebodyweight constant (1/kg)
IGTC	= Gestation time counter (month)
ILTC	= Lactation time counter (month)
IMONTH	= Month of the year (month)
INTAKE(1:15,1:4)	= Intake of digestable energy from plat biomass (kJ/dag)
ISEX	= Gender
IYEAR	= Year of simulation (year)
KPF	= Kids per female (roedeer/roedeer)
LTIME	= Lactation time (day)
LWAIST	= Ineffientie of lactation (kJ/kJ)
MEPK(1:15,1:4)	= Milk energy intake per kid (kJ/dag)

MGRC1	= Male growth constant (kg)
MGRC2	= Male growth constant (kg)
MGRC3	= Male growth constant (1/month)
MGROW(1:15,3:4)	= Growth on milk energy (kJ/day)
MILK(1:15,3:4)	= Milkenergie (kJ./day)
MWAIST	= digestability inefficiency through bacteria in the rumen (kJ/kJ)
N(1:15,1:4)	= Number of deer in a group (roedeer)
OC1	= Ovulation constant (1/kg)
OC2	= Ovulation constant (kg)
OC3	= Ovulation constant (roedeer/roedeer)
PECU(1:15)	= Previous energy content of the uterus (kJ)
POTE	= Potential energy content (kJ)
POTRE	= Potentiele change in energie content (kJ/day)
RE(1:15,1:4)	= Mean change in energy content of a groep(kg/day)
RERKG(1:3,1:12)	= Remaining energie requirement per kg metabolic weight (kJ/month)
RN(1:15,1:4)	= Mean change of the number of a group (roedeer/month)
RTIMEG	= Relatif time of gestation (%)
RW	= Maximum weight change (kg/month)
RWD	= Maximum weight change (kg/dag)
S	= Survival propability (1/day)
SEXRC1	= Sexratioconstant (1/kg)
SEXRC2	= Sexratioconstant(-)
SEXRC3	= Sexratioconstant(roedeer/roedeer)
SF	= Survivel propability of roedeer between ½ and 6 ½ years old (1/year)
SF1	= Survivel propability constant (1/year)
SFEMAL	= Sum of the femal roedeer (roedeer)
SFKID	= Sum of al femal roedeerkids (roedeer)
SK	= Survival propability of roedeer les the a ½ year old (1 / year)
SM	= Survival propability of roedeer betwee½ and 6 ½ years old (1/year)
SM1	= Survival propability constant (1/year)
SMALE	= Sum of all roebucks (roedeer)
SMKID	= Sum of all male kid (roedeer)
SRATIO	= Sexratio of the kid, male devided bij the total amont of kids (roedeer/roedeer)
TBW	= Total birth weight (kg)
TEGST	= Time of gestation (day)
TIME	= Time of the simulation (month)
TOT	= Total demand for digestable energy from plant biomass (kJ/dag)
TOTPE	= Total available amount of energy (kJ/month)
TTIMEG	= Total time of gestation (month)
UWAIST	= Inefficiency because of the los of energy through urnin (kJ/kJ)
W(1:15,1:4)	= Mean weight of an roedeer group (kg)
WC1	= Weight constant (-)
WC2	= Weight constant(-)
WC3	= Weight constant(1/cal)
WC4	= Weight constant(kg)
WMIN	= Minimum weight (kg)
WMIN0	= Minimum weight constant (kg)
WMIN11	= Minimum weight constant(kg)
WMIN12	= Minimum weight constant(kg)
WMIN21	= Minimum weight constant(1/month)
WMIN22	= Minimum weight constant(1/month)

Bijlage XII Listing

Subroutines in alphabetical order

PROGRAM ROEMOD

```
*      Function: the simulation of the roedeer populationdynamics under
*      foodrestricted circumstances. The population is regulated by
*      availability of energy.

*      The availability of energy for the population determens
*      the condition of the animals. The condition then determens the mortality
*      of the roedeer and the sexratio, the number and the birthweight of
*      the offspring. The indictor for the condition in the model is
*      energy content and weight.

*      The model constists of two integration steps.
*      One for change in number of individuals in the population
*      and one for energy and weight change of the individuals.

*      The main programs controls de timeloops and manages the program.

$      DECLARE

$      INCLUDE:'TIME.INC'
$      INCLUDE:'POP.INC'
$      INCLUDE:'ENER.INC'
$      INCLUDE:'ROEDAT.INC'

      INTEGER IYEAR, ENDYEA

*      INITIAL PART

*      initialize roemod

      CALL INROE(ENDYEA)

*      DYNAMIC PART

*      yearloop control

      DO 1000 IYEAR = 1, ENDYEA

*          monthloop control

          DO 2000 IMONTH = 1, 12

*              dayloop control

                  DO 3000 IDAY = 1, DAYMON(IMONTH)

*                      integration of the state variables

                          CALL INTROE(IYEAR)

*                      calculation of the rate variables

                          CALL RTROE

3000          CONTINUE

*          writing variable values to file

          CALL OUTROE(IYEAR, ENDYEA)

2000      CONTINUE

1000      CONTINUE

*      TERMINAL PART

      END
```

SUBROUTINE BIRTH

```
*      Function: this subroutine calculates the average energycontent of kid
*      at the act of birth.

$      DECLARE

$      INCLUDE:'GROUP.INC'
$      INCLUDE:'POP.INC'
$      INCLUDE:'ROEDAT.INC'

      REAL BW

      IF (W(ICLASS,2) .GT. 0) THEN
*          calculation of the weight of the kid at the act of birth
          BW = BWC1 * (W(ICLASS,2)) + BWC2
*          calculation of the energy content of the kid at the act of birth
          RE(ICLASS,ISEX) = 1000*C*BECC3*EXP(BECC2 + BECC1 * LOG(BW*BECC4))
      ELSE
          RE(ICLASS,ISEX) = 0

      ENDIF

      END
```

SUBROUTINE EBASM

```
*      Function: this program calculates the energy demand
*      of the basalmetabolism of a roedeer.

$      DECLARE

$      INCLUDE:'POP.INC'
$      INCLUDE:'GROUP.INC'
$      INCLUDE:'ROEDAT.INC'
$      INCLUDE:'ENER.INC'

*      calculation of daily basal metabolism cost
      EBM(ICLASS,ISEX) = BM1 * W(ICLASS,ISEX) ** BM2

*      calculation of basal metabolism demand
      EBM(ICLASS,ISEX) = EBM(ICLASS,ISEX) * MWAIST * UWAIST

      END
```

SUBROUTINE EDISTR

```
*      Function: distribution of the available energy among the groups
*      of the population.

$      DECLARE

$      INCLUDE:'TIME.INC'
$      INCLUDE:'POP.INC'
$      INCLUDE:'ROEDAT.INC'
$      INCLUDE:'ENER.INC'

*      ....locals....
      INTEGER ICLASS, ISEX

*      calculating the total energy use of the roedeer population

      TOT = 0

      DO 1000 ICLASS = 1, 15
        DO 2000 ISEX = 1, 4

          TOT = TOT + EROE(ICLASS,ISEX) * N(ICLASS,ISEX)

2000      CONTINUE
1000      CONTINUE

*      distribution of the available energy

      DO 3000 ICLASS = 1, 15

        DO 4000 ISEX = 1, 4

          IF (TOT .LE. ETOT) THEN

*              no limitation, intake equals need

              INTAKE(ICLASS,ISEX) = EROE(ICLASS,ISEX)

          ELSE

*              limitation, intake in proportion to the energy need

              INTAKE(ICLASS,ISEX) = ETOT * EROE(ICLASS,ISEX) / TOT

          ENDIF

4000      CONTINUE

3000      CONTINUE

      END
```

SUBROUTINE EGESTA

```
* This program calculates the energy demand of gestation
* for female roedeer.

$ DECLARE

$ INCLUDE:'TIME.INC'
$ INCLUDE:'GROUP.INC'
$ INCLUDE:'POP.INC'
$ INCLUDE:'ENER.INC'
$ INCLUDE:'ROEDAT.INC'

INTEGER I, IGTC
REAL PECU(1:15), RTIMEG, AECU, EGU, KPF, TBW, TGEST

SAVE PECU
DATA (PECU(I), I = 1,15) /
: 0 , 0 , 0 , 0 , 0 , 0 , 0 , 0 , 0 , 0 , 0 , 0 , 0 , 0 , 0 /

* calculation of relative gestation time

TGEST = 0

IF (IMONTH .GT. 1) THEN
    DO 1000 IGTC = 1, (IMONTH-1)
        TGEST = TGEST + DAYMON(IGTC)
1000 CONTINUE

ENDIF

TGEST = TGEST + IDAY

RTIMEG = TGEST/TIMEG * 100

* calculation of energy content of the gravid uterus
* per kg fetus at time of birth

AECU = C * ECUC3 * EXP(ECUC1 + ECUC2 * RTIMEG)

* calculation of energy gain of the gravid uterus
* per kg fetus at time of birth

EGU = AECU - PECU(ICLASS)
PECU(ICLASS) = AECU

* calculating the expected number of kids and birth weight

IF (N(ICLASS,2) .GT. 0) THEN
    KPF = (N(ICLASS,3) + N(ICLASS,4)) / N(ICLASS,2)
ENDIF

TBW = KPF * (BWC1* W(ICLASS,2) + BWC2)

* calculating the energy expenditure of the gravid uterus

EGST(ICLASS,ISEX) = TBW * EGU * GESTW

* resetting PECU

IF (IMONTH .EQ. 5 .AND. IDAY .EQ. 31) THEN
    PECU(ICLASS) = 0

ENDIF

END
```

SUBROUTINE ENERGY

```
*      Function: this subroutine calculates energy demand of a roedeer group.
*      calculates the amount of milkenergy and the growth on milkenergy.

$      DECLARE

$      INCLUDE:'TIME.INC'
$      INCLUDE:'GROUP.INC'
$      INCLUDE:'POP.INC'
$      INCLUDE:'ENER.INC'
$      INCLUDE:'ROEDAT.INC'

      REAL GWAIST, LTIME, MILK, KPF
      INTEGER ILTC

*      resetting all energy variables

      EBM(ICLASS,ISEX) = 0
      ERER(ICLASS,ISEX) = 0
      EGST(ICLASS,ISEX) = 0
      EL(ICLASS,ISEX) = 0
      EGROW(ICLASS,ISEX) = 0
      EROE(ICLASS,ISEX) = 0

      IF (ISEX .GT. 2) THEN

          MEPK(ICLASS,ISEX) = 0
          MGROW(ICLASS,ISEX) = 0

      ENDIF

*      determination of the waistfactor for green matter energy-bodymass
*      conversion

      GWAIST = GWC2*DIG/100 + GWC3

*      calculation of the different energy demands

      IF (W(ICLASS,ISEX) .GT. 0) THEN

          IF (IMONTH .GT. 5 .OR. ISEX .LE. 2) THEN

*              calculation of the basalmetabolism energy demand

              CALL EBASM

*              calculation of the remaining energy demand

              CALL RER

*              calculation of pregnancy energy expenditure

              IF (ISEX .EQ. 2 .AND. ICLASS .GT. 1) THEN

                  IF (IMONTH .GE. 1 .AND. IMONTH .LE. 5) THEN

                      CALL EGESTA

                  ENDIF

              ENDIF

*              calculation of the growth energy expenditure

              CALL RGROW

*              summation energy demand of an individual in a group

              EROE(ICLASS,ISEX) = EBM(ICLASS,ISEX) + ERER(ICLASS,ISEX) +
:              EGST(ICLASS,ISEX) + EGROW(ICLASS,ISEX)

          ENDIF

      ENDIF

*      calculation of the lactation energy demand

      IF (ISEX .GT. 2 .AND. IMONTH .GT. 5) THEN
```



```

*      calculation of the number of kids of one sex per female
      IF (N(ICLASS,2) .GT. 0) THEN
          KPF = N(ICLASS,ISEX)/N(ICLASS,2)
      ELSE
          KPF = 0
      ENDIF
*      calculation of the lactation energy demand in the first stage
*      of lactation
      IF (IMONTH .EQ. 6 .OR. IMONTH .EQ. 7) THEN
*          total energy demand equals the milkintake of the offspring
          MEPK(ICLASS,ISEX) = EROE(ICLASS,ISEX)
          ELMAX(ICLASS,ISEX) = MEPK(ICLASS,ISEX) * LWAIST
          MGROW(ICLASS,ISEX) = EGROW(ICLASS,ISEX)
*          no demand for digestable energy from vegetation
          EGROW(ICLASS,ISEX) = 0
          EROE(ICLASS,ISEX) = 0
*          calculation of the lactation energy demand
          EL(ICLASS,2) = EL(ICLASS,2) + ELMAX(ICLASS,ISEX) * KPF
*          calculation of the lactation energie demand in stage 2
*          of the lactation period
*          calculation the duration of the lactation
      ELSE IF (IMONTH .GE. 8 .AND. IMONTH .LE. 11) THEN
          LTIME = IDAY
          DO 1000 ILTC = 8, IMONTH - 1
              LTIME = LTIME + DAYMON(ILTC)
1000      CONTINUE
*          actual calculation of the lactation energy demand
          MILK = ELMAX(ICLASS,ISEX)*EXP(LTIME*ELR1)*LTIME**ELR2
          EL(ICLASS,2) = EL(ICLASS,2) + MILK * KPF
*          calculation of lactation energy intake by the offspring
          MEPK(ICLASS,ISEX) = MILK/LWAIST
*          reservation of milkenergy for growth
          IF (MEPK(ICLASS,ISEX) .GT. EGROW(ICLASS,ISEX)) THEN
*              only growth on milkenergy
              MGROW(ICLASS,ISEX) = EGROW(ICLASS,ISEX)
              EGROW(ICLASS,ISEX) = 0
*              reducing the need for digestable energy from plantbiomass
              EROE(ICLASS,ISEX) = EROE(ICLASS,ISEX)
              :                               - MEPK(ICLASS,ISEX)
          ELSE
*              growth on both digestable energy from plantbiomass and milkenergy
              EROE(ICLASS,ISEX) = EROE(ICLASS,ISEX)-
              :                               EGROW(ICLASS,ISEX)
*              all milk energy is spended on growth
              MGROW(ICLASS,ISEX) = MEPK(ICLASS,ISEX)

```

```

*          calculation the remaining demand for
*          digestable energy from plantbiomass
          EGROW(ICLASS,ISEX) = (EGROW(ICLASS,ISEX) -
:                               MEPK(ICLASS,ISEX)) * GWC4/GWAIST
*          resetting total energy demand
          EROE(ICLASS,ISEX) = EROE(ICLASS,ISEX) +
:                               EGROW(ICLASS,ISEX)
          ENDIF
        ENDIF
*          resetting total energy demand of the females
          IF (ISEX .EQ. 4) THEN
            EROE(ICLASS,2) = EROE(ICLASS,2) + EL(ICLASS,2)
          ENDIF
        ENDIF
      END
    END

```

SUBROUTINE ERATE

```

*          Function: Manages the calculation of the rate variable RW
$          DECLARE
$          INCLUDE:'TIME.INC'
$          INCLUDE:'GROUP.INC'

          IF (ISEX .GT. 2 .AND. IMONTH .EQ. 4 .AND. IDAY .EQ. 30) THEN
            CALL BIRTH
          ELSE IF (IMONTH .GT. 4.OR. ISEX .LE. 2) THEN
            CALL ROEECH
          ENDIF
        END
      END

```

SUBROUTINE EPLANT

```

*          Function: calculation of the daily available amount of
*          digestable energy for the population
$          DECLARE
$          INCLUDE:'TIME.INC'
$          INCLUDE:'ROEDAT.INC'

          ETOT = TOTPE(IMONTH)/DAYMON(IMONTH)
        END
      END

```

SUBROUTINE INROE(ENDYEA)

* Function: initializes the model

\$ DECLARE

\$ INCLUDE:'POP.INC'

\$ INCLUDE:'ROEDAT.INC'

INTEGER ENDYEA, ENDDFT

OPEN(25,FILE='FILE.DAT',STATUS='NEW')

CALL RDINIT(20,25,'POP.DAT')
CALL RDAREA('N',N,60,60)
CALL RDAREA('W',W,60,60)
CALL RDAREA('E',E,60,60)
CALL RDAREA('RN',RN,60,60)
CALL RDAREA('RE',RE,60,60)
CALL RDSINT('ENDDFT',ENDDFT)
CALL RDAREA('DAYMON',DAYMON,12,12)
CLOSE (20,STATUS='DELETE')

CALL RDINIT(20,25,'ENER.DAT')
CALL RDAREA('TOTPE',TOTPE,12,12)
CALL RDSREA('DIG',DIG)
CALL RDAREA('RERKG',RERKG,36,36)
CALL RDSREA('BM1',BM1)
CALL RDSREA('BM2',BM2)
CALL RDSREA('MWAIST',MWAIST)
CALL RDSREA('UWAIST',UWAIST)
CALL RDSREA('ECUC1',ECUC1)
CALL RDSREA('ECUC2',ECUC2)
CALL RDSREA('ECUC3',ECUC3)
CALL RDSREA('C',C)
CALL RDSREA('TTIMEG',TTIMEG)
CALL RDSREA('GESTW',GESTW)
CALL RDSREA('LWAIST',LWAIST)
CALL RDSREA('ELR1',ELR1)
CALL RDSREA('ELR2',ELR2)
CLOSE (20,STATUS='DELETE')

CALL RDINIT(20,25,'GROW.DAT')
CALL RDSREA('GWC1',GWC1)
CALL RDSREA('GWC2',GWC2)
CALL RDSREA('GWC3',GWC3)
CALL RDSREA('GWC4',GWC4)
CALL RDSREA('BECC1',BECC1)
CALL RDSREA('BECC2',BECC2)
CALL RDSREA('BECC3',BECC3)
CALL RDSREA('BECC4',BECC4)
CALL RDSREA('WC1',WC1)
CALL RDSREA('WC2',WC2)
CALL RDSREA('WC3',WC3)
CALL RDSREA('WC4',WC4)
CALL RDSREA('MGRC1',MGRC1)
CALL RDSREA('MGRC2',MGRC2)
CALL RDSREA('MGRC3',MGRC3)
CALL RDSREA('FGRC1',FGRC1)
CALL RDSREA('FGRC2',FGRC2)
CALL RDSREA('FGRC3',FGRC3)

CLOSE (20,STATUS='DELETE')

CALL RDINIT(20,25,'QUAN.DAT')
CALL RDSREA('IFWC1',IFWC1)
CALL RDSREA('IFWC2',IFWC2)
CALL RDSREA('IFWC3',IFWC3)
CALL RDSREA('IFWC4',IFWC4)
CALL RDSREA('OC1',OC1)
CALL RDSREA('OC2',OC2)
CALL RDSREA('OC3',OC3)
CALL RDSREA('SEXRC1',SEXRC1)
CALL RDSREA('SEXRC2',SEXRC2)
CALL RDSREA('SEXRC3',SEXRC3)
CALL RDSREA('BWC1',BWC1)
CALL RDSREA('BWC2',BWC2)
CALL RDSREA('WMIN0',WMIN0)
CALL RDSREA('WMIN11',WMIN11)
CALL RDSREA('WMIN21',WMIN21)
CALL RDSREA('WMIN12',WMIN12)

```
CALL RDSREA('WMIN22',WMIN22)
CLOSE (20,STATUS='DELETE')
```

```
CALL RDINIT(20,25,'MORT.DAT')
CALL RDSREA('SM',SM)
CALL RDSREA('SF',SF)
CALL RDSREA('SM1',SM1)
CALL RDSREA('SF1',SF1)
CALL RDSREA('SK',SK)
CLOSE (20,STATUS='DELETE')
```

```
CLOSE (25,STATUS='DELETE')
```

```
* initialize end of the simulation
```

```
CALL ENTDIN('Simulation ends afther ... year?',ENDDFT,ENDYEA)
```

```
END
```

SUBROUTINE INTROE (IYEAR)

```
* Function: integration of the state variables N and E
* and calculation of the variable W
```

```
$ INCLUDE:'TIME.INC'
$ INCLUDE:'POP.INC'
$ INCLUDE:'ROEDAT.INC'
```

```
* locals
```

```
INTEGER IYEAR, ICLASS, ISEX
```

```
DO 3000 ICLASS = 1, 15
```

```
    DO 4000 ISEX = 1, 4
```

```
* integration
```

```
    N(ICLASS,ISEX) = N(ICLASS,ISEX) + RN(ICLASS,ISEX)
    E(ICLASS,ISEX) = E(ICLASS,ISEX) + RE(ICLASS,ISEX)
    RN(ICLASS,ISEX) = 0
    RE(ICLASS,ISEX) = 0
```

```
* calculation of the pseudo state variable weight
```

```
    IF (E(ICLASS,ISEX) .GT. 0) THEN
```

```
        W(ICLASS,ISEX)=WC3 * EXP(WC1+WC2*LOG(WC4*E(ICLASS,ISEX)/(1000*C)))
```

```
    ELSE
```

```
        W(ICLASS,ISEX)=0
```

```
    ENDIF
```

```
4000    CONTINUE
```

```
3000    CONTINUE
```

```
* ageclass replacement at the end of the year
```

```
IF (IMONTH .EQ. 1 .AND. IYEAR .GT. 1 .AND. IDAY .EQ. 1) THEN
```

```
    CALL SHIFT
```

```
ENDIF
```

```
END
```

SUBROUTINE MORTAL

```
*      this subroutine calculates mortality
$      DECLARE
$      INCLUDE:'CONTR.INC'
$      INCLUDE:'TIME.INC'
$      INCLUDE:'GROUP.INC'
$      INCLUDE:'POP.INC'
$      INCLUDE:'ROEDAT.INC'
$      INCLUDE:'MORT.INC'
*      locals
      REAL AGE, WMIN, EMIN, KPF, S, D
*      resetting the death rate
      D = 0
*      calculation of the average survival
*      for males
      IF (ISEX .EQ. 1) THEN
          IF (ICLASS .LT. 7) THEN
              S = SM**(1/365.)
          ELSE
              S = (SM - ((SM - SM1)/5)*(ICLASS-6))
              S = S ** (1/365.)
          ENDIF
*      for females
      ELSE IF (ISEX .EQ. 2) THEN
          IF (ICLASS .LT. 7) THEN
              S = SF**(1/365.)
          ELSE
              S = (SF - ((SF - SF1)/5)*(ICLASS-6))
              S = S ** (1/365.)
          ENDIF
      ELSE
*      for kids
          IF (IMONTH .LE. 5 ) THEN
              S = 1
          ELSE
              S = SK**(1/365.)
          ENDIF
      ENDIF
*      calculation of the age dependent minimum energy content.
*      calculation of the age
      AGE = 0
      IF (ISEX .LE. 2) THEN
```

```

AGE = 12 * REAL(ICLASS)
ENDIF
AGE = AGE + REAL(IMONTH) - 6 + ((IDAY-1)/DAYMON(IMONTH))
* calculation of the age dependent minimum weight
IF (ISEX .EQ. 1 .OR. ISEX .EQ. 3) THEN
    WMIN = WMIN0 + WMIN11 * ( 1 - EXP(WMIN21 * AGE))
ELSE
    WMIN = WMIN0 + WMIN12 * ( 1 - EXP(WMIN22 * AGE))
ENDIF
* calculation of the minimum energy content
IF (AGE .LT. 0) THEN
    EMIN = 0
ELSE
    EMIN = 1000 * C * BECC3 EXP(BECC2 + BECC1 * LOG(WMIN*BECC4))
ENDIF
* calculation of the deathrate
IF (ISEX .LE. 2 .OR. IMONTH .GT. 4) THEN
    IF (E(ICLASS,ISEX) .LT. EMIN .AND. E(ICLASS,ISEX).GT.0)THEN
* death through too small weight
        D = 1
    ELSE
* death trough background mortality
        D = 1 - S
    ENDIF
ENDIF
RN(ICLASS,ISEX) = - N(ICLASS,ISEX)* D
* death trough loss mother
IF (IMONTH.LE.7 .AND. ISEX.GT.2 .AND. N(ICLASS,2).GT.0) THEN
    KPF = (N(ICLASS, ISEX)+RN(ICLASS,ISEX))/N(ICLASS,2)
    RN(ICLASS,ISEX) = RN(ICLASS,ISEX)+ RN(ICLASS,2) * KPF
ENDIF
* resetting energy content of empty classes
IF (N(ICLASS,ISEX) + RN(ICLASS,ISEX) .EQ. 0) THEN
    RE(ICLASS,ISEX) = - E(ICLASS,ISEX)
ENDIF
END
END

```

SUBROUTINE NRATE

```
*      Function: Manages the calculation of RN, FETUS and RATIO
$      DECLARE
$      INCLUDE:'TIME.INC'
$      INCLUDE:'GROUP.INC'
*      calculation of the natality
*      calculation of the number of offspring
      IF (ISEX .EQ. 2) THEN
          IF (IMONTH .EQ. 12 .AND. IDAY .EQ. 31) THEN
              CALL YOUNG
          ENDIF
      ENDIF
*      calculation of the sexratio of the offspring
      IF (ISEX .EQ. 3 .AND. ICLASS .GT. 1) THEN
          IF (IMONTH .EQ. 2 .AND. IDAY .EQ. 1) THEN
              CALL RATIO
          ENDIF
      ENDIF
*      calculation of the mortality
      CALL MORTAL
      END
```

SUBROUTINE OUTROE(IYEAR, ENDYEA)

```
*      Function: produces output of the model
$      DECLARE
$      INCLUDE:'TIME.INC'
$      INCLUDE:'POP.INC'
$      INCLUDE:'ENER.INC'
$      INCLUDE:'ROEDAT.INC'
$      INCLUDE:'GROUP.INC'
      INTEGER IYEAR, ENDYEA
*      this program produces the output of program roe
*      ....locals....
      REAL TIME, SFKID, SMKID, SFEMAL, SMALE
      IF (IYEAR .EQ. 1 .AND. IMONTH .EQ. 1) THEN
          OPEN (10, FILE='OUTROE.DAT', STATUS='NEW')
          CALL OUTDAT (1, 10, 'TIME', 0.0)
      ENDIF
```

TIME = REAL(MONTH) + (REAL(IYEAR) - 1) * 12

CALL OUTDAT (2,10,'TIME',TIME)

CALL OUTDAT (2,10, 'N(1,1)',N(1,1))
CALL OUTDAT (2,10, 'W(1,1)',W(1,1))
CALL OUTDAT (2,10, 'N(2,1)',N(2,1))
CALL OUTDAT (2,10, 'W(2,1)',W(2,1))
CALL OUTDAT (2,10, 'N(3,1)',N(3,1))
CALL OUTDAT (2,10, 'W(3,1)',W(3,1))
CALL OUTDAT (2,10, 'N(4,1)',N(4,1))
CALL OUTDAT (2,10, 'N(5,1)',N(5,1))
CALL OUTDAT (2,10, 'W(5,1)',W(5,1))
CALL OUTDAT (2,10, 'W(4,1)',W(4,1))
CALL OUTDAT (2,10, 'N(6,1)',N(6,1))
CALL OUTDAT (2,10, 'W(6,1)',W(6,1))
CALL OUTDAT (2,10, 'N(7,1)',N(7,1))
CALL OUTDAT (2,10, 'W(7,1)',W(7,1))
CALL OUTDAT (2,10, 'N(8,1)',N(8,1))
CALL OUTDAT (2,10, 'W(8,1)',W(8,1))
CALL OUTDAT (2,10, 'N(10,1)',N(10,1))
CALL OUTDAT (2,10, 'W(10,1)',W(10,1))
CALL OUTDAT (2,10, 'N(12,1)',N(12,1))
CALL OUTDAT (2,10, 'W(12,1)',W(12,1))
CALL OUTDAT (2,10, 'N(14,1)',N(14,1))
CALL OUTDAT (2,10, 'W(14,1)',W(14,1))
CALL OUTDAT (2,10, 'N(1,2)',N(1,2))
CALL OUTDAT (2,10, 'W(1,2)',W(1,2))
CALL OUTDAT (2,10, 'N(2,2)',N(2,2))
CALL OUTDAT (2,10, 'W(2,2)',W(2,2))
CALL OUTDAT (2,10, 'N(3,2)',N(3,2))
CALL OUTDAT (2,10, 'W(3,2)',W(3,2))
CALL OUTDAT (2,10, 'N(4,2)',N(4,2))
CALL OUTDAT (2,10, 'N(5,2)',N(5,2))
CALL OUTDAT (2,10, 'W(5,2)',W(5,2))
CALL OUTDAT (2,10, 'W(4,2)',W(4,2))
CALL OUTDAT (2,10, 'N(6,2)',N(6,2))
CALL OUTDAT (2,10, 'W(6,2)',W(6,2))
CALL OUTDAT (2,10, 'N(8,2)',N(8,2))
CALL OUTDAT (2,10, 'W(8,2)',W(8,2))
CALL OUTDAT (2,10, 'N(10,2)',N(10,2))
CALL OUTDAT (2,10, 'W(10,2)',W(10,2))
CALL OUTDAT (2,10, 'N(12,2)',N(12,2))
CALL OUTDAT (2,10, 'W(12,2)',W(12,2))
CALL OUTDAT (2,10, 'N(14,2)',N(14,2))
CALL OUTDAT (2,10, 'W(14,2)',W(14,2))
CALL OUTDAT (2,10, 'N(2,3)',N(2,3))
CALL OUTDAT (2,10, 'W(2,3)',W(2,3))
CALL OUTDAT (2,10, 'N(4,3)',N(4,3))
CALL OUTDAT (2,10, 'W(4,3)',W(4,3))
CALL OUTDAT (2,10, 'N(6,3)',N(6,3))
CALL OUTDAT (2,10, 'W(6,3)',W(6,3))
CALL OUTDAT (2,10, 'N(8,3)',N(8,3))
CALL OUTDAT (2,10, 'W(8,3)',W(8,3))
CALL OUTDAT (2,10, 'N(10,3)',N(10,3))
CALL OUTDAT (2,10, 'W(10,3)',W(10,3))
CALL OUTDAT (2,10, 'N(12,3)',N(12,3))
CALL OUTDAT (2,10, 'W(12,3)',W(12,3))
CALL OUTDAT (2,10, 'N(14,3)',N(14,3))
CALL OUTDAT (2,10, 'W(14,3)',W(14,3))
CALL OUTDAT (2,10, 'N(2,4)',N(2,4))
CALL OUTDAT (2,10, 'W(2,4)',W(2,4))
CALL OUTDAT (2,10, 'N(4,4)',N(4,4))
CALL OUTDAT (2,10, 'W(4,4)',W(4,4))
CALL OUTDAT (2,10, 'N(6,4)',N(6,4))
CALL OUTDAT (2,10, 'W(6,4)',W(6,4))
CALL OUTDAT (2,10, 'N(8,4)',N(8,4))
CALL OUTDAT (2,10, 'W(8,4)',W(8,4))
CALL OUTDAT (2,10, 'N(10,4)',N(10,4))
CALL OUTDAT (2,10, 'W(10,4)',W(10,4))
CALL OUTDAT (2,10, 'N(12,4)',N(12,4))
CALL OUTDAT (2,10, 'W(12,4)',W(12,4))
CALL OUTDAT (2,10, 'N(14,4)',N(14,4))
CALL OUTDAT (2,10, 'W(14,4)',W(14,4))

SMALE = 0
SFEMAL = 0
SMKID = 0
SFKID = 0


```

DO 1000 ICLASS = 1,15

SMALE = SMALE + N(ICLASS,1)
SFEMAL = SFEMAL + N(ICLASS,2)
SMKID = SMKID + N(ICLASS,3)
SFKID = SFKID + N(ICLASS,4)

1000 CONTINUE

CALL OUTDAT (2,10, 'SMALE',SMALE)
CALL OUTDAT (2,10, 'SFEMAL',SFEMAL)
CALL OUTDAT (2,10, 'SMKID',SMKID)
CALL OUTDAT (2,10, 'SFKID',SFKID)
CALL OUTDAT (2,10, 'ETOT',ETOT/1E+05)
CALL OUTDAT (2,10, 'TOT',TOT/1E+05)

IF (IYEAR .EQ. ENDYEA .AND. IMONTH .EQ. 12) THEN

    CALL OUTDAT(4,10,'POP TABEL',0.0)
    CLOSE (10)

ENDIF

END

```

SUBROUTINE RATIO

```

*   Function: This subroutine calculates the sexratio of the offspring belonging
*   to the females of an yearclass
$   DECLARE

$   INCLUDE:'GROUP.INC'
$   INCLUDE:'POP.INC'
$   INCLUDE:'ROEDAT.INC'

REAL IFW, SRATIO

*   calculation of the sexratio

IF (W(ICLASS,2) .GT. 0) THEN

*   calculation of the ingesta-free bodyweight

IFW = IFWC3 * EXP(IFWC1 + IFWC2 * LOG(W(ICLASS,2)* IFWC4))

*   calculation of het sexratio

SRATIO = 1 / (1 + SEXRC3 * EXP(SEXRC1 + IFW * SEXRC2))

*   redistribution of the kids between the two sexes

N(ICLASS,4) = (1 - SRATIO) * N(ICLASS,3)
N(ICLASS,3) = SRATIO * N(ICLASS,3)

ENDIF

END

```

SUBROUTINE RER

```
* Function: this subroutine calculates the remaining energy demand
* like activity, thermoregulation and hairchange.
$ DECLARE
$ INCLUDE:'TIME.INC'
$ INCLUDE:'POP.INC'
$ INCLUDE:'GROUP.INC'
$ INCLUDE:'ENER.INC'
$ INCLUDE:'ROEDAT.INC'
IF (ISEX .EQ. 1) THEN
    ERER(ICLASS,ISEX) = RERKG(IMONTH,1) * W(ICLASS,ISEX) ** BM2
ELSEIF (ISEX .EQ. 2) THEN
    ERER(ICLASS,ISEX) = RERKG(IMONTH,2) * W(ICLASS,ISEX) ** BM2
ELSE
    ERER(ICLASS,ISEX) = RERKG(IMONTH,3) * W(ICLASS,ISEX) ** BM2
ENDIF
END
```

SUBROUTINE RGROW

```
*      Function: calculation of the energy demand for potential growth
$      DECLARE

$      INCLUDE:'TIME.INC'
$      INCLUDE:'GROUP.INC'
$      INCLUDE:'POP.INC'
$      INCLUDE:'ROEDAT.INC'
$      INCLUDE:'ENER.INC'

      REAL GWAIST, POTE, POTRE, RW, RWD

*      determination of the waistfactor for green matter energy-bodymass
*      conversion

      GWAIST = GWC2*DIG/100 + GWC3

*      calculation of the potential growth in weight per month

      IF (W(ICLASS,ISEX) .GT. 0) THEN

        IF (ISEX .EQ. 3 .OR. ISEX .EQ. 1) THEN

          RW = MGRC3 * ( -1 * (MGRC2 + MGRC1) + W(ICLASS,ISEX) )

        ELSE

          RW = FGRC3 * ( -1 * (FGRC2 + FGRC1) + W(ICLASS,ISEX) )

        ENDIF

*      calculation of the growth in weight per day

      RWD = RW / DAYMON(IMONTH)

*      calculation of the potential energy content after growth

      POTE = 1000*C*BECC3*EXP(BECC2+BECC1*LOG(BECC4*(W(ICLASS,ISEX)+RWD)))

*      calculating the change in energy content

      POTRE = (POTE - E(ICLASS,ISEX))

*      calculating the demand for growth

      IF (ISEX .LE. 2) THEN

*      for adults

        EGROW(ICLASS,ISEX) = POTRE / GWAIST

      ELSE

*      for kids

        EGROW(ICLASS,ISEX) = POTRE / GWC4

      ENDIF

    ENDIF

  END
```

SUBROUTINE ROEECH

```
*      Function: the calculation of actual change in energy content
*      of the body.

$      DECLARE

$      INCLUDE:'TIME.INC'
$      INCLUDE:'GROUP.INC'
$      INCLUDE:'POP.INC'
$      INCLUDE:'ENER.INC'
$      INCLUDE:'ROEDAT.INC'

      REAL  GWAIST, EBAL

*      determination of the waistfactor for green matter energy-bodymass
*      conversion

      GWAIST = GWC2*DIG/100 + GWC3

*      calculation of the energy left for growth and reproduction

      EBAL = INTAKE(ICLASS,ISEX) - EROE(ICLASS,ISEX)

      IF (W(ICLASS,ISEX) .GT. 0) THEN

*      calculation of the realised growth of young

          IF (ISEX .GT. 2) THEN

*          summation of EBAL and milk energy not reserved for growth
          EBAL = EBAL + MEPK(ICLASS,ISEX) - MGROW(ICLASS,ISEX)

*          is it nessesary to redistribute energy reserved for growth ?
          IF (EBAL .LT. 0) THEN

*              is it nessesary to redistribute al reserved growth energy
*              derived from greenmatter ?

              IF (EBAL + EGROW(ICLASS,ISEX) .LT. 0) THEN
                  EBAL = EBAL + EGROW(ICLASS,ISEX)

*              is it nessesary to redistribute al reserved growth
*              energy derived from milk ?

              IF (EBAL + MGROW(ICLASS,ISEX) .LT. 0) THEN
                  EBAL = EBAL + MGROW(ICLASS,ISEX)

*              tissue mobilisation

                  RE(ICLASS,ISEX) = EBAL * GWC1

              ELSE

*              limited growth only on milk energy

                  RE(ICLASS,ISEX) = (MGROW(ICLASS,ISEX)+EBAL) * GWC4

              ENDIF

          ELSE

*          growth on milk energy and on a part of energy derived from
*          greenmatter

              RE(ICLASS,ISEX) = (EGROW(ICLASS,ISEX)+EBAL) * GWAIST +
:                  MGROW(ICLASS,ISEX) * GWC4
              ENDIF

          ELSE

*          maximum growth

:              RE(ICLASS,ISEX) = EGROW(ICLASS,ISEX) * GWAIST +
                  MGROW(ICLASS,ISEX) * GWC4

              ENDIF

*      calculation of the realized growth of an adult female
```

```

ELSEIF (ISEX .EQ. 2) THEN
*       is it nessessary to redistribute energy reserved for
*       growth ?
      IF (EBAL .LT. 0) THEN
*
*       is it also nessassary to redistribute all energy reserved for
*       growth?
      IF (EBAL + EGROW(ICLASS,ISEX) .LT. 0) THEN
          EBAL = EBAL + EGROW(ICLASS,ISEX)
*
*       tissue mobilisation
          RE(ICLASS,ISEX) = EBAL * GWC1
      ELSE
*
*       limited growth
          RE(ICLASS,ISEX) = (EBAL + EGROW(ICLASS,ISEX))*GWAIST
      ENDIF
      ELSE
*
*       maximum growth
          RE(ICLASS,ISEX) = EGROW(ICLASS,ISEX) * GWAIST
      ENDIF
ELSE IF (ISEX .EQ. 1) THEN
*
*       calculation of the realized growth of an adult male
      IF (EBAL .LT. 0) THEN
*
*       is it nessessary to redistribute energy reserved for growth?
      IF (EBAL + EGROW(ICLASS,ISEX) .LT. 0) THEN
          EBAL = EBAL + EGROW(ICLASS,ISEX)
*
*       tissue mobilisation
          RE(ICLASS,ISEX) = EBAL * GWC1
      ELSE
*
*       limited growth
          RE(ICLASS,ISEX) = (EBAL+EGROW(ICLASS,ISEX))*GWAIST
      ENDIF
      ELSE
*
*       maximum growth
          RE(ICLASS,ISEX) = EGROW(ICLASS,ISEX) * GWAIST
      ENDIF
      ENDIF
      ENDIF
      ENDIF
      END

```

SUBROUTINE RTROE

```
*      Function: manages the calculation of the rate variables RN and RE
*                by calling subroutines in the right order.

$      DECLARE

$      INCLUDE:'POP.INC'
$      INCLUDE:'GROUP.INC'

*      calculation of the daily available amount of energy
      CALL EPLANT

*      calculation of the energy demand of the population
      DO 1000 ICLASS = 1, 15
          DO 2000 ISEX = 1, 4
              CALL ENERGY
2000      CONTINUE
1000      CONTINUE

*      checking whether the energy demand exceeds the energy supply
*      and calculation of the energy uptake per individual of a group.
      CALL EDISTR

*      calculation of the rate variables RN and RW
      DO 3000 ICLASS = 1, 15
          DO 4000 ISEX = 1, 4

*      calculation of the change in energycontent
          CALL ERATE

*      calculation of the change in number of individuals
          CALL NRATE

4000      CONTINUE
3000      CONTINUE
      END
```

SUBROUTINE SHIFT

```
*      Function: Replacing of the adult roedeer in an higher
*      ageclasse at the end of the year. Placing the young roedeer in the kidgroeps
$      DECLARE
$      INCLUDE:'TIME.INC'
$      INCLUDE:'POP.INC'

*      locals
      INTEGER ISEX, ICLASS, ICLOLD

*      placing adults in a higher yearclass
      DO 1000 ISEX = 1, 2

          DO 2000 ICLASS = 15 , 2 , -1

              ICLOLD = ICLASS - 1
              E(ICLASS, ISEX) = E(ICLOLD, ISEX)
              W(ICLASS, ISEX) = W(ICLOLD, ISEX)
              N(ICLASS, ISEX) = N(ICLOLD, ISEX)

2000          CONTINUE

1000      CONTINUE

*      resetting the first yearclass

      N(1,1) = 0
      N(1,2) = 0
      W(1,1) = 0
      W(1,2) = 0
      E(1,1) = 0
      E(1,2) = 0

      DO 3000 ICLASS = 2,15

*      calculation of the sum of the numbers and weights of the kids,
*      seperately for the two sexes.

          N(1,1) = N(1,1) + N(ICLASS,3)
          W(1,1) = W(1,1) + W(ICLASS,3) * N(ICLASS,3)
          E(1,1) = E(1,1) + E(ICLASS,3) * N(ICLASS,3)

*      resetting the new kids

          N(ICLASS,3) = FETUS(ICLASS - 1)
          W(ICLASS,3) = 0
          E(ICLASS,3) = 0

          N(1,2) = N(1,2) + N(ICLASS,4)
          W(1,2) = W(1,2) + W(ICLASS,4) * N(ICLASS,4)
          E(1,2) = E(1,2) + E(ICLASS,4) * N(ICLASS,4)
          N(ICLASS,4) = 0
          W(ICLASS,4) = 0
          E(ICLASS,4) = 0

*      resetting variable fetus

          FETUS(ICLASS - 1) = 0

3000      CONTINUE

*      calculating the average weighth and energy content of the first yearclass

      DO 4000 ISEX = 1, 2

          IF (N(1,ISEX) .GT. 0) THEN

              W(1,ISEX) = W(1,ISEX) / N(1,ISEX)
              E(1,ISEX) = E(1,ISEX) / N(1,ISEX)

          ELSE
```

```

        W(1,ISEX) = 0
        E(1,ISEX) = 0
    ENDIF
4000 CONTINUE
    END

```

SUBROUTINE YOUNG

```

*   Function: this subroutine calculates the number of offspring belonging to the
*   females in an yearclass.
$   DECLARE
$   INCLUDE:'GROUP.INC'
$   INCLUDE:'POP.INC'
$   INCLUDE:'ROEDAT.INC'
*   lokals
    REAL IFW
*   calculation of the total number of fetuses per female
    IF (W(ICLASS,2) .GT. 0) THEN
*       calculation of the ingesta-free bodyweight
        IFW = IFWC3 * EXP(IFWC1 + IFWC2*LOG(W(ICLASS,2)* IFWC4))
*       calculation of the number of new kids
        FETUS(ICLASS) = (2 - OC3*EXP(OC1*(IFW + OC2))) * N(ICLASS,2)
    ELSE
        FETUS(ICLASS) = 0
    ENDIF
END

```


Hulpfiles

Include files:

ENER.INC

```
REAL EBM(1:15,1:4), ERER(1:15,1:4), EGST(1:15,1:4)
REAL EL(1:15,1:4), EGROW(1:15,1:4), EROE(1:15,1:4)
REAL INTAKE(1:15,1:4), MEPK(1:15,3:4), MGROW(1:15,3:4), TOT
REAL ELMEM(1:15,3:4)
COMMON /ENER/ EBM, ERER, EGST, EL, EGROW, EROE, INTAKE,
:      MEPK, MGROW, TOT, ELMEM
```

GROUP.INC

```
INTEGER ICLASS, ISEX
COMMON /GROUP/ ICLASS, ISEX
```

POP.INC

```
REAL N(1:15,1:4), E(1:15,1:4), W(1:15,1:4)
REAL FETUS(1:15)
REAL RN(1:15,1:4), RE(1:15,1:4)
COMMON /RATE/ RN, RE
COMMON /POP/ N, E, W, FETUS
```

ROEDAT.INC

```
REAL IFWC1, IFWC2, IFWC3, IFWC4, OC1, OC2, OC3, SEXRC1,
: SEXRC2, SEXRC3, BWC1, BWC2, BWC3, BWC4, EMAX,
: WMIN0, WMIN11, WMIN21, WMIN12, WMIN22,
: DAYMON(1:12)

REAL SM, SF, SM1, SF1, SK

REAL GWC1, GWC2, GWC3, GWC4, BECC1, BECC2, BECC3, BECC4,
: WC1, WC2, WC3, WC4, MGRC1, MGRC2, MGRC3, FGRC1, FGRC2, FGRC3

REAL TOTPE(1:12), DIG, RERKG(1:12,1:3), BM1, BM2, MWAIST,
: UWAIST, ECUC1, ECUC2, ECUC3, C, TTIMEG, GESTW,
: LWAIST, ETOT, ELR1, ELR2

COMMON /DAT1/ IFWC1, IFWC2, IFWC3, IFWC4, OC1, OC2, OC3, SEXRC1,
: SEXRC2, SEXRC3, BWC1, BWC2, BWC3, BWC4,
: EMAX, WMIN0, WMIN11, WMIN21, WMIN12, WMIN22, DAYMON

COMMON /DAT2/ SM, SF, SM1, SF1, SK

COMMON /DAT3/ GWC1, GWC2, GWC3, GWC4, BECC1, BECC2, BECC3, BECC4,
: WC1, WC2, WC3, WC4,
: MGRC1, MGRC2, MGRC3, FGRC1, FGRC2, FGRC3

COMMON /DAT4/ TOTPE, DIG, RERKG, BM1, BM2, MWAIST, UWAIST, ECUC1,
: ECUC2, ECUC3, C, TTIMEG, GESTW, LWAIST, ETOT, ELR1, ELR2
```

TIME.INC

```
INTEGER IMONTH, IDAY
COMMON /TIME/ IMONTH, IDAY
```

Data files

ENER.DAT

TOTPE = 12.33E06
DIG = 8
RERKGG = 200., 172., 197., 237., 287., 216.,
230., 398., 343., 224., 208., 210.,
65., 22., 12., 57., 166., 220.,
71., -12., 267., 372., 279., 160.,
65., 22., 12., 57., 166., 220.,
71., -12., 267., 372., 279., 160.
BM1 = 415.
BM2 = .75
MWAIST = 1.087
UWAIST = 1.087
ECUC1 = 2.1548
ECUC2 = .0501
ECUC3 = 1.
C = 4.184
TTIMEG = 151.
GESTW = 7.519
LWAIST = 1.538
DIGC1 = -17.
DIGC2 = .5
ELR1 = -.03
ELR2 = .04

GROW.DAT

GWC1 = 1.33
GWC2 = .78
GWC3 = .006
GWC4 = .7
BECC1 = 1.3621
BECC2 = -.3285
BECC3 = 1.
BECC4 = 1.
WC1 = .2412
WC2 = .7342
WC3 = 1.
WC4 = 1.
MGR1 = 1.688
MGR2 = 24.3676
MGR3 = -.09374
FGR1 = 1.688
FGR2 = 22.4377
FGR3 = -.1071

MORT.DAT

SM = .85
SF = .95
SM1 = .833
SF1 = .726
SK = .544

POP.DAT

N = 3 * 0., 1., 11*0., 3*0., 1., 11*0.,3*0., 2., 11*0., 15*0.
W = 60 * 0.
E = 3 * 0., 237050., 11*0., 3*0., 219695., 11*0.
15 * 0., 15 * 0.
RN = 45 * 0.
RE = 45 * 0.
ENDDFT = 2
DAYMON = 31., 28., 31., 30., 31., 30., 31., 31., 30., 31., 30., 31.

QUAN . DAT

IFWC1 = -.0771
IFWC2 = .9928
IFWC3 = 1.
IFWC4 = 1.
OC1 = -.1709
OC2 = -10.7
OC3 = 1.
SEXRC3 = 1.
SEXRC2 = .0579
SEXRC1 = -1.045
EWC1 = .099
EWC2 = -.74
EWC3 = 1.
EWC4 = 1.
WMIN0 = 1.
WMIN11 = 12.
WMIN21 = -.09374
WMIN12 = 11.
WMIN22 = -.1071

