

SEALS: EEN SIMULATIE PROGRAMMA
EEN STUDIE VAN DE POPULATIE-DYNAMICA VAN DE GEWONE ZEEHOND
PHOCA VITULINA IN HET NEDERLANDSE DEEL VAN DE WADDENZEE

Jaap van der Toorn

R.U. Groningen
doctoraalverslag
Vakgroep Zoölogie
Prof.dr. R.H. Drent

Rijksinstituut voor
Natuurbeheer
Texel
afd. Zoölogie
projectleider
Dr. P.J.H. Reijnders

1984

196917

RIJKSINSTITUUT VOOR NATUURBEHEER
VESTIGING TEXEL
Postbus 59, 1790 AB Den Burg, Texel
tel. 02226 - 343

Overneming van gegevens is alleen
toegestaan na overleg met de projectleider

Rijksinstituut voor Natuurbeheer
Texel

I N H O U D S O P G A V E

Hoofdstuk	Pagina
1	INLEIDING 1
2	POPULATIE DYNAMICA VAN DE ZEEHOND 2
2.1	MORTALITEIT 2
2.2	JUVENIELE MORTALITEIT 2
2.3	GESLACHTSRIJPE LEEFTIJD 2
2.4	FERTILITEIT 2
2.5	DISPERSIE 3
3	POPULATIE DYNAMICA VAN DE WADDENZEEHOND 4
3.1	AANTALSVERLOOP IN HET NEDERLANDSE DEEL 4
3.2	MORTALITEIT 4
3.3	FERTILITEIT 4
3.4	DISPERSIE 5
4	HET MODEL 6
5	SIMULATIES EN DISCUSSIE 7
5.1	AFNAME VAN DE POPULATIE: PERIODE 1950-1960 7
5.2	TOENAME IN PERIODE 1960-1965 7
5.3	OPNIEUW EEN AFNAME: PERIODE 1965-1975 8
5.4	STABILISATIE: PERIODE 1975 - HEDEN 8
6	SLOTDISCUSSIE 10
7	SAMENVATTING 13
8	LITERATUUR 14
	AFLEIDING SAMENSTELLING STABIELE POPULATIE 16

<u>Hoofdstuk</u>	<u>Pagina</u>
BEREKENINGEN IN HET MODEL	19
STATUS LIJST	20
INDELING VAN HET PROGRAMMA	21
PROGRAMMA LISTING	22
FIGUREN	30

INLEIDING

1 INLEIDING

In de periode vanaf 1950 tot heden is de omvang van de populatie van de gewone zeehond (*Phoca vitulina*) afgenomen van 2500 exemplaren tot ongeveer 600 (REIJNDERS, 1976, 1981). Hiervoor zijn enkele oorzaken genoemd, waaronder met name de intensieve jacht in de 50-er jaren en de vervuiling. PCB's (poly-chloor-biphenylen) worden hierbij verantwoordelijk geacht voor de afname van de vruchtbaarheid van de vrouwelijke zeehond (REIJNDERS & WOLFF, 1981). Wat de populatie-dynamica betreft is er relatief weinig onderzoek gedaan aan deze populatie. De huidige situatie in Schleswich-Holstein, een stabiele populatie, is vervat in een life-table (REIJNDERS, 1978). Om wat meer inzicht te verwerven in de factoren die hier een rol gespeeld kunnen hebben is het idee ontstaan om een populatie-dynamisch model op te stellen voor de nederlandse populatie.

Dergelijke modellen zijn er voor de gewone zeehond niet. Er is daarentegen wel veel gedaan op dit gebied aan de zadelrob (*Phoca groenlandica*), getuige bij voorbeeld het werk van SERGEANT (1971). Deze modellen zijn echter, met het oog op de jacht, vooral bedoeld om projecties van de populatie-grootte naar de toekomst te maken. Hierbij wordt gebruik gemaakt van vangst-statistieken. Er zijn geen vangst-statistieken voorhanden, waar gebruik van gemaakt kan worden om populatie groottes te schatten, omdat de jacht in Nederland in 1963 gestaakt is. Hierdoor zijn deze modellen niet geschikt voor de analyse van de nederlandse populatie.

In het volgende zal eerst een overzicht gegeven worden van de populatie-dynamische parameters van de zeehond in het algemeen. Daarna zal dieper ingegaan worden op de populatie in het nederlandse deel van de Waddenzee. Op basis van die gegevens is een model opgesteld en zijn daarmee simulaties uitgevoerd.

2 POPULATIE DYNAMICA VAN DE ZEEHOND

2.1 MORTALITEIT

Een aantal auteurs gaan ervan uit, dat de mortaliteit van adulte en subadulte dieren leeftijdsonafhankelijk is (REIJNDERS, 1978 voor *Phoca vitulina vitulina*, BOULVA, 1974 voor *Phoca vitulina concolor*). In het algemeen wordt aangenomen dat de mortaliteiten voor mannetjes en vrouwtjes verschillend zijn, hetgeen tot uitdrukking komt in een geslachtsverhouding, anders dan 1:1 (WIPPER, 1974, REIJNDERS, 1978 voor *P.v. vitulina*, BOULVA & McLAREN, 1979 voor *P.v. concolor*). DRESCHER (1979b) geeft voor *Phoca vit. vitulina* 2 mortaliteiten op, één waarde voor subadulten, 0.18, en één voor adulten, 0.09. REIJNDERS (1978) komt tot een gemiddelde waarde van 0.13, terwijl BIGG (1969) voor *Phoca vit. richardi* tot een gemiddelde komt van 0.20. Dit splitst hij als volgt uit: mannetjes van 1 t/m 5 jaar 0.21, mannetjes ouder dan 5 jaar 0.29, vrouwtjes van 1 t/m 5 jaar 0.20, vrouwtjes ouder dan 5 jaar 0.15. Ter vergelijking een waarde voor *Phoca groenlandica* van WINTERS (1978): 0.10.

2.2 JUVENIELE MORTALITEIT

Met betrekking tot de jeugdsterfte vinden we vaak sterk uiteenlopende getallen. Dit hangt waarschijnlijk samen met de omgeving waarin de populatie leeft. BIGG (1969) komt tot een waarde van 0.21 voor *P.v. richardi*, een waarde die in de buurt komt van de schatting van VAN BEMMEL (1956) voor de nederlandse populatie. BOULVA & McLAREN (1979) vinden een waarde van 0.30 voor *P.v. concolor*. WIPPER (1974) komt daar ook in de buurt met zijn schatting van 0.30-0.40 voor *P.v. vitulina*. Vaak ook worden veel hogere waarden gevonden, namelijk rond de 0.60. Dit geldt voor de gewone zeehond *P.v. vitulina* (REIJNDERS, 1978, DRESCHER, 1979b), voor de grijze zeehond *Halichoerus grypus* (HEWER, 1964) en voor de zeebeer (*Pribilof fur seal*) *Callorhinus ursinus* (CHAPMAN, 1961).

2.3 GESLACHTSRIJPE LEEFTIJD

Over deze leeftijd lopen de meningen niet zo sterk uiteen. BOULVA & McLAREN (1979) komen tot 3 à 4 jaar en REIJNDERS (1978) tot 3 jaar. BIGG (1969) is wat nauwkeuriger en geeft het percentage dat op een bepaalde leeftijd geslachtsrijp wordt: 20% met 2 jaar, 38% met 3 jaar, 34% met 4 jaar en 8% met 5 jaar. Dit alles geldt voor vrouwtjes. Mannetjes worden in het algemeen op een latere leeftijd geslachtsrijp.

2.4 FERTILITEIT

De fertiliteit wordt gedefinieerd als het aantal jongen dat er jaarlijks geboren wordt per vruchtbaar vrouwtje. Waarden voor deze parameter liggen niet zo ver uiteen. BIGG (1969) komt op een gemiddelde van 0.88 voor *P.v. richardi*. REIJNDERS (1978) berekende voor *P.v. vitulina* een fertiliteit van 0.87, gebaseerd op gegevens van BOULVA (1974). BOULVA komt in zijn studie zelf uit op een waarde van 0.85 (voor *P.v. concolor*). Voor *Phoca groenlandica* zijn waarden van 0.92

POPULATIE DYNAMICA VAN DE ZEEHOND

(SERGEANT, 1969) en 0.85 (SERGEANT, 1973) gevonden.

2.5 DISPERSIE

Van zeezoogdieren is bekend dat vooral de jonge dieren dispersie vertonen (WADA, 1969, JOHNSON, 1978). WIPPER (1974) en DRESCHER (1979a) vonden dat 30 à 40% van de jonge zeehonden (*P.v. vitulina*) in de Waddenzee uit hun geboortegebied weg trekken.

3 POPULATIE DYNAMICA VAN DE WADDENZEEHOND

3.1 AANTALSVERLOOP IN HET NEDERLANDSE DEEL

Het aantal zeehonden in Nederland voor de tweede wereldoorlog werd door HAVINGA (1933) geschat op 2700 en door BROUWER (1928) op 1500. Dit laatste getal is te laag. Deze schatting is gebaseerd op tellingen vanaf een boot, en bij dergelijke tellingen worden altijd een aantal dieren gemist (VAN BEMMEL, 1956). MOHR (1952) schatte het aantal dieren in 1950 op 2600, terwijl VAN BEMMEL (1956) op 1200 kwam voor 1953-1955, maar die schatting is duidelijk te laag. REIJNDERS (1976) komt, op basis van berekeningen op 2500 zeehonden voor 1950. Als gevolg van een intensieve jacht op pups nam dit aantal in 10 jaar af tot ongeveer 1000. Nadat de jacht in 1962 volledig verboden werd nam de populatie gedurende 5 jaar weer toe, tot ongeveer 1300 exemplaren, om vervolgens af te nemen tot minder dan 600 dieren REIJNDERS, 1976). In 1981 waren 584 dieren aanwezig (REIJNDERS & WOLFF, 1981).

3.2 MORTALITEIT

REIJNDERS (1978) schatte de gemiddelde mortaliteit voor subadulten en adulten op 0.13. Daarbij nam hij aan dat de geslachtsverhouding ongeveer gelijk zou zijn aan die, gevonden door BOULVA (1974). Berekeningen aan de op deze aanname opgestelde life-table leverden mij een mortaliteit voor mannetjes op van 0.16 en voor vrouwtjes van 0.11. De jeugdsterfte is ongeveer 0.60, mogelijk zelfs iets hoger (REIJNDERS, 1978).

3.3 FERTILITEIT

Uit de data van BOULVA (1974) berekende REIJNDERS (1978) dat de fertiliteit van de gewone zeehond 0.87 moest bedragen. Dit is echter niet in overeenstemming met z'n aannames voor de life-table. Gebruik je al die aannames, dan kom je op een fertiliteit van 0.82 en zou je populatie niet stabiel zijn. Bereken je de gemiddelde fertiliteit uit de life-table, waarbij je de aanname betreffende de leeftijdsafhankelijke fertiliteit niet meeneemt, dan kom je inderdaad uit op 0.87. Baseer je je echter op de berekende mortaliteiten voor mannetjes en vrouwtjes, dan kom je uit op een fertiliteit van 0.78.

Verdere literatuurgegevens over de fertiliteit betreffen het percentage pups. Dit wordt als volgt gedefinieerd: het percentage pups is het totaal aantal pups dat geboren is, gedeeld door het totaal aantal adulte en subadulte dieren. Voor een stabiele populatie kom je dan uit op 33%. WIPPER (1974) vond 27% voor Niedersachsen. DRESCHER (1979b) vond voor Schleswich-Holstein 25.5%. Dit getal is echter gebaseerd op het maximum aantal levende pups dat geteld is. REIJNDERS & WOLFF (1981) rekenden dit getal om naar totaal aantal geboren pups met het model voor de schatting van jeugdmortaliteit en nataliteit van FRANZ & REIJNDERS (1978). Zo komen ze dan op 32%, wat dicht ligt bij het aantal voor een stabiele populatie. Voor het nederlandse deel vermeldt REIJNDERS (1976) voor 1974 11% en voor 1975 16%. Sinds 1975 is de reproductie toegenomen van 12% tot 16% (REIJNDERS, 1983).

3.4 DISPERSIE

Uit de gegevens van WIPPER (1975) valt af te leiden, dat, afhankelijk van de plaats van de populatie in de Waddenzee, 15% van de jonge dieren in noordelijke, danwel oostelijke richting en 15% in zuidelijke, danwel westelijke richting trekt. Het gaat om al gespeende jongen, die de eerste grote sterfte golf (in de eerste weken na de geboorte) overleefd hebben. Dit betekent, dat 15% van de overlevende jongen uit Nedersachsen naar het nederlandse deel toe komt. Uitgaande van een populatie van ongeveer 1400 dieren aldaar (REIJNDERS & WOLFF, 1981) en een percentage pups van 33% (stabiele populatie), betekent dat dat er jaarlijks zo'n 460 pups geboren worden. Hiervan overleeft 60% het eerste jaar niet (met het belangrijkste deel van die sterfte geconcentreerd in de eerste weken na de geboorte), waardoor er dus zo'n 275 overblijven. Hiervan komt 15% naar Nederland toe. Dit betekent een influx van ongeveer 40 dieren per jaar. Uit REIJNDERS & WOLFF (1981) blijkt dat het percentage pups in Nedersachsen lager is dan 33%, te weten 25 à 27%. Dit duidt dan op een influx van zo'n 32 dieren per jaar. Er trekken echter ook dieren uit het nederlandse deel weg, jaarlijks 5 tot 10 stuks. Daar staat tegenover dat er ook een aantal pups uit Sleeswijk-Holstein in het nederlandse deel terecht komen, namelijk ongeveer 3% van de overlevende pups uit dat gebied (REIJNDERS, 1983). Dit betekent een extra influx van ongeveer 8 dieren per jaar. Er kan dus een netto influx verwacht worden van 30 tot 40 dieren per jaar.

4 HET MODEL

De hoofddoelstelling bij het opstellen van het model was een beter inzicht te verkrijgen in de importantie van de diverse populatie-dynamische parameters en een duidelijker beeld te krijgen van hetgeen zich sinds 1950 heeft afgespeeld in de Waddenzee. De berekeningen worden zodanig uitgevoerd dat de berekende populatie-groottes op eenvoudige wijze vergeleken kunnen worden met tellingen in de zomer: in die periode worden de pups geboren en zijn waarschijnlijk ook alle volwassen dieren in de Waddenzee aanwezig. Deze veronderstelling is gebaseerd op het feit dat dan de maximale aantallen, over het jaar gezien, geteld worden. De berekeningen zijn gebaseerd op deze maximale aantallen vlak na de geboorteperiode. Het in- en uitvoer gedeelte neemt het grootste deel van het programma voor zijn rekening. Dit komt omdat de in- en uitvoer verloopt via een vraag en antwoord spel; het programma is dus zo gebruikers vriendelijk mogelijk gemaakt. Om het mogelijk te maken berekeningen te starten vanuit een niet stabiele beginsituatie is er een uitgebreide mogelijkheid voor opslag van resultaten ingebouwd. De resultaten kunnen ook opgeslagen worden op een file die direct gebruikt kan worden als input-file voor een plot-programma.

De werking van het programma kan in grote lijnen aldus beschreven worden:

- 1) invoer van parameters
- 2) uitrekenen van startsituatie
- 3) rekenen
- 4) veranderen van parameters
- 5) opslag en terughalen van gegevens

De volgorde van deze acties kan gewijzigd worden. Voor details over de rekenmethode wordt u verwezen naar appendices 1 en 2. Meer over het programma vindt u in de gebruikers handleiding die bij dit verslag gevoegd is.

5 SIMULATIES EN DISCUSSIE

Voor de resultaten van de simulaties wordt u verwezen naar de figuren. Alle getallen over populatie omvang komen uit REIJNDERS (1976). Omdat simulaties van fasen uit het verloop van de populatie niet uitvoerbaar zijn, zonder dat de voorliggende goed doorgrond zijn, is gekozen voor een fase gewijze bespreking van de resultaten. In deze bespreking zal naast de resultaten ook een stuk discussie zijn opgenomen. Het geheel zal worden afgesloten met een slotdiscussie.

5.1 AFNAME VAN DE POPULATIE: PERIODE 1950-1960

De afname van de populatie vond plaats in ongeveer 10 jaar tijd. De populatie-grootte daalde van 2500 naar 1000 dieren. REIJNDERS (1976) leidt uit jachtstatistieken af, dat in een aantal jaren van die periode alle pups gedood werden. Vandaar dat eerst een serie simulaties is uitgevoerd met een pup mortaliteit van 1.0 (zie fig. 1). In deze simulaties zijn verschillende waarden voor mannelijke en vrouwelijke mortaliteit gebruikt. Uit deze simulaties valt af te leiden dat de daling in hoge mate bepaald wordt door de vrouwelijke mortaliteit. Variaties in mannelijke mortaliteit geven veel geringere wijzigingen van het populatie verloop. In fig. 1c en d zijn alleen de uiterste waarden voor deze parameter aangegeven, omdat de grafieken anders te dicht op elkaar zouden komen te liggen. Al deze simulaties lieten een te sterke daling van de populatie zien, waaruit blijkt dat de pup sterfte lager is geweest dan 1.0. Bij de verdere simulaties is uitgegaan van mortaliteiten voor mannetjes en vrouwtjes van 0.16 resp. 0.11, de waarden die afgeleid zijn uit de life-table van REIJNDERS (1978). Verder wordt een fertiliteit van 0.78 verondersteld, wat inhoudt dat de populatie stabiel is bij een jeugd sterfte van 0.60. In de periode voor 1950 was de natuurlijke jeugd sterfte waarschijnlijk lager, maar er werd toen in geringe mate op pups gejaagd. De totale pup mortaliteit kan daardoor toch rond de 0.60 gelegen hebben. Na 1950, na afschaffing van het premie stelsel, concentreerde de jacht zich volledig op de pups. Om te kijken bij welke totale pup sterfte de curve de waargenomen afname vertoont, zijn simulaties uitgevoerd met waarden voor de juvenile mortaliteit van 0.70 tot 1.0 (zie fig. 2a). De curve die behoort bij een pup sterfte van 0.90 vertoont ongeveer de gewenste steilte: de populatie neemt dan af van 2500 tot 1010. De gevonden 0.90 is een realistisch getal: het geeft aan dat de jacht zeer intensief was.

5.2 TOENAME IN PERIODE 1960-1965

In deze periode nam de populatie weer toe, als gevolg van het stoppen van de jacht in 1962, van 1000 naar 1300 exemplaren. In 1960 stond de jacht al op een heel laag pitje, zodat voor de simulaties uitgegaan kan worden voor deze periode van een pup sterfte die gelijk is aan de natuurlijke sterfte. Aangezien er geen duidelijke aanwijzing is dat de andere populatie parameters veranderd zouden zijn, zijn deze gelijk gehouden aan de waarden die in het voorgaande gehanteerd zijn. Uit de snelheid van de toename kan dan de natuurlijke pup mortaliteit afgeleid worden. Hiertoe is gekeken naar het herstel van de populatie na 10 jaar intensieve jacht bij verschillende waarden voor die jeugd sterfte (zie fig. 2b). De waarde die het best bij het waargenomen beeld past is 0.50. Bij deze waarde stijgt het aantal dieren van 1010

SIMULATIES EN DISCUSSIE

naar 1288.

5.3 OPNIEUW EEN AFNAME: PERIODE 1965-1975

In deze periode zakte de populatie plotseling weer in: het aantal dieren nam af van 1300 naar minder dan 600. Over deze periode zijn wat meer concrete gegevens bekend. De adulte mortaliteit is gemiddeld 0.13, wat overeen komt met de aangehouden waarden van 0.16 en 0.11. In z'n berekeningen voor de life-table gaat REIJNDERS (1978) er van uit dat de jeugd sterfte op 0.60 ligt, maar hij merkt hierbij op dat deze parameter in Nederland best wel eens iets hoger zou kunnen zijn. Daarom is voor deze periode een jeugd mortaliteit van 0.65 aangehouden. Verder is bekend dat het percentage pups erg laag was: zo'n 12 à 13%. Dit duidt er op dat de fertiliteit drastisch is verminderd (REIJNDERS, 1983). Daarom zijn simulaties gedaan met verschillende waarden voor de fertiliteit (zie fig. 2c). Het beste resultaat geeft een fertiliteit van 0.25: dit resulteert in een daling van 1288 naar 589 dieren. Er zijn een aantal argumenten aan te voeren die pleiten voor een dergelijk lage waarde. Als een populatie zo snel in omvang afneemt, dan betekent dat, dat er één of meer parameters drastisch veranderd zijn. Die verandering kan zitten in de mortaliteiten of in de fertiliteit. Er zijn geen aanwijzingen dat er zich grote veranderingen in de mortaliteit van de adulte dieren voltrokken hebben. De mortaliteit van de pups is aanzienlijk omhoog gegaan: van 0.50 naar 0.65. De pup-sterfte laat zich met de methode van FRANSZ & REIJNDERS (1978) vrij nauwkeurig bepalen. Voor 1974 en 1975 is die bepaald op 0.60. Het lijkt niet aannemelijk dat die in de rest van deze periode veel hoger geweest is. De rest van die afname moet dus verklaard worden met een daling van de fertiliteit. Dat die gedaald is blijkt wel uit het verschil van het percentage pups van deze populatie (12%) met die van Schleswich-Holstein (32%) (REIJNDERS, 1978). Een vergelijking van het percentage pups uit de simulaties met die gesuggereerd door REIJNDERS (1978) brengt mij tot de overtuiging dat de gevonden waarde van 0.25 aannemelijk is. Het programma geeft namelijk op dat er bij deze populatie van 589 dieren 85 pups geboren worden. Dit levert een percentage pups op van 14%, hetgeen dicht in de buurt ligt van de gemeten 12-13%. Het is hoofdzakelijk de fertiliteit die dit percentage bepaald. Het feit dat de simulatie met een fertiliteit van 0.25 én de juiste daling oplevert én het juiste percentage pups brengt mij ertoe deze waarde te accepteren.

5.4 STABILISATIE: PERIODE 1975 - HEDEN

Vanaf 1975 zien we dat de populatie stabiel blijft op een aantal van rond de 600. (De belangrijkste bron voor de volgende gegevens is REIJNDERS (1983)) In 1971 is de jacht op zeehonden gestopt in Niedersachsen. In 1973 gebeurde hetzelfde in Schleswich-Holstein. Dit betekent, dat er nu in die streken meer pups over blijven dan voordien. Dit betekent tevens, dat het aantal pups dat weg kan trekken ook hoger is. Uit WIPPER (1974) en DRESCHER (1979a) valt af te leiden dat 15-20% van de jonge dieren in iedere richting weg trekken. Gezien de topografie van het biotoop, kunnen de dieren twee kanten op. WIPPER (1975) meldt dat 15% noord- of oostwaarts trekt en 15% zuid- of westwaarts (afhankelijke van de ligging van hun geboortegrond). Dit zijn jonge dieren, die de eerste weken na de geboorte, waarin zich het belangrijkste deel van de pup sterfte voltrekt, overleefd hebben. In het vorige hoofdstuk is becijferd dat er jaarlijks zo'n 30 tot 40 dieren vanuit Duitsland het nederlandse deel van de Waddenzee binnen komen,

SIMULATIES EN DISCUSSIE

er vanuit gaand dat de beide duitse populaties stabiel zijn. Dit is echter niet het geval. Dit betekent, dat het percentage pups in die populaties mogelijk afwijkt van de in de berekening van de influx gehanteerde waarden.

In deze periode is ook het percentage pups toegenomen tot 16%. Dit duidt er op dat de fertiliteit weer toegenomen is. Voor de simulaties (waarbij de jeugd mortaliteit weer op 0.60 gesteld is) is een fertiliteit gekozen van 0.40. Bij deze waarde is het percentage pups 17%. In fig. 2d is het effect te zien van verschillende waarden voor de dispersie. Bij de gegeven populatie parameters en een populatiegrootte van 600 blijkt een influx van 35 dieren per jaar nodig te zijn om de populatie in stand te houden. Deze waarde ligt in de range van waarden die voor de influx berekend was.

6 SLOTDISCUSSIE

Hier wil ik nog even iets dieper ingaan op de consequenties en de achtergronden van de berekeningen in chronologische volgorde. Er is uitgegaan van een stabiele populatie van 2500 dieren. In de periode voor 1949 was de jacht hoofdzakelijk gericht op volwassen dieren, dit in verband met de uitbetaalde premies. Het aandeel van de pups in het afschot was gering. Vermoedelijk was toen de natuurlijke pup sterfte lager dan die nu is. Een totale jeugd sterfte van 0.60 lijkt dan ook niet onaannemelijk voor deze periode. De jacht op volwassen dieren zal in de periode vlak voor 1950 ook niet zo intensief geweest zijn, gezien de sterk gedaalde vraag naar traanolie (MEYER, 1964). Een instelling van de populatie op een mortaliteit voor mannetjes van 0.16 en vrouwtjes van 0.11 (bij een pup sterfte van 0.60) is dan ook een reële aanname. Toen in 1949 het premie stelsel werd afgeschaft was er geen reden meer om op oudere dieren te jagen en dus werd de aandacht verlegd naar de pups. Deze jacht moet zeer intensief geweest zijn (REIJNDERS, 1976). Uit de simulaties wordt voor die periode dan ook een totale jeugd mortaliteit afgeleid van 0.90. Het aantal pups dat in die tijd jaarlijks geboren werd daalde van 815 in 1950 tot 464 in 1960 (gesimuleerde cijfers). Bij vergelijking van deze cijfers met de afschot data van MEYER (1964) blijkt dat inderdaad ongeveer 90% van de pups moet zijn afgeschoten.

In 1962 is de jacht op zeehonden verboden. Vanaf die tijd zie je dan ook een toename van het aantal zeehonden. Dit gedurende zo'n 5 jaar. Uit de simulaties is afgeleid dat de pup-mortaliteit ongeveer 0.50 bedroeg. Voor de periode van voor 1950 werd een totale sterfte, waarin een stuk jachtdruk opgesloten zit, gesteld op 0.60. In vergelijking hiermee lijkt deze 0.50 een goede waarde.

Vanaf 1965 begint de populatie ineens drastisch kleiner te worden. Dit wordt toegeschreven aan een sterke daling van de vruchtbaarheid en een mogelijke toename van de jeugd sterfte (REIJNDERS, 1978). In deze periode bedraagt het percentage pups slechts 12%, terwijl het 33% zou moeten zijn. Wat kan de oorzaak zijn van deze verandering? Keiharde bewijzen zijn er niet voor geleverd, maar REIJNDERS (1980) stelt PCB's (poly-chloor-biphenylen) hiervoor verantwoordelijk kunnen zijn. Deze PCB's kunnen van invloed zijn op het steroid metabolisme en dus op de vruchtbaarheid. Bovendien kunnen ze inwerken op het immuun-systeem, wat een hogere jeugd sterfte zou kunnen verklaren. Ook een toenemende onrust in het gebied, met dus een hogere mate van verstoring kan zeer nadelig zijn voor de pups. Afgezien nog van een tekort aan rust en voedsel (melk), kan verstoring kort na de geboorte ontstekingen veroorzaken aan de navelstreek (REIJNDERS & WOLFF, 1981). Dit alles kan er toe bijgedragen hebben, dat de jeugd mortaliteit toenam van 0.50 naar 0.65.

Opvallend is dat de schatting van de fertiliteit van 0.25 veel lager is dan de schatting van REIJNDERS (1978) van 0.74. Deze laatste schatting is echter gebaseerd op gegevens van onder andere BOULVA (1974) betreffende de fertiliteit en de samenstelling van de populatie, die helemaal niet hoeft te gelden voor de Waddenzee populatie. BOULVA & McLAREN (1979) geven voor de door BOULVA (1974) bestudeerde ondersoort *Phoca vitulina concolor* een jeugd mortaliteit op van 0.30. Deze is in Nederland veel hoger. Bijgevolg kunnen ook de populatie samenstelling en andere populatie-dynamische parameters verschillen.

SLOTDISCUSSIE

In de periode na 1975 zien we plotseling een stabilisatie van het aantal zeehonden in het nederlandse deel van de Waddenzee. De belangrijkste reden hiervoor is het stoppen van de jacht in de duitse deelgebieden (in 1971 en 1973) (REIJNDERS, 1983). Wat we tegelijk op zien treden is een toename van het percentage pups, hetgeen we moeten verklaren door een toename van de fertiliteit. Waar komt deze toename vandaan? Mogelijk heeft het wat te maken met de toename van de dispersie. Er komen nu veel meer dieren vanuit Duitsland naar het nederlandse deel. Als inderdaad de PCB's verantwoordelijk zijn voor de afname van de fertiliteit, dan kan de stijging van die fertiliteit als volgt verklaard worden. REIJNDERS (1980) geeft aan dat het gehalte aan PCB's in zeehonden uit het nederlandse deel van de Waddenzee 10x zo hoog is als in zeehonden uit Duitsland. PCB's kunnen door de moeder op de pups overgedragen worden via de placenta en via de melk. Transplacentale overdracht is aangetoond bij de bruinvis (*Phocoena phocoena*) (DUINKER & HILLEBRAND, 1979). Overdracht via de melk is onderzocht en aangetoond bij de grijze zeehond (*Halichoerus grypus*) (ADDISON & BRODIE, 1977). Het is aannemelijk dat dezelfde processen zich ook bij de gewone zeehond kunnen voltrekken. Dit betekent dat pups die in Nederland geboren zijn al direct een hoger gehalte aan PCB's hebben als pups uit Duitsland. (Dit verschil zal als gevolg van het constante aanbod van PCB's via het voedsel verdwijnen.) Dit zou kunnen betekenen, dat de effecten op de vruchtbaarheid sterker zijn bij de nederlandse dieren, doordat hoge PCB gehalten al eerder in de ontwikkeling gerealiseerd worden. Dat wil dan zeggen dat in Duitsland geboren dieren een hogere fertiliteit hebben. Als deze dan in de nederlandse populatie terecht komen, betekent dat, dat de gemiddelde fertiliteit stijgt. REIJNDERS (1983) berekende dat 40% van de nederlandse populatie van buiten Nederland afkomstig is. De invloed van de influx op de fertiliteit kan dus aanzienlijk zijn. Als de bovenstaande redenering opgaat, dan wil dat zeggen, dat 60% van de dieren een fertiliteit heeft van 0.25 en 40% een hogere fertiliteit, zodanig dat de gemiddelde fertiliteit 0.40 is. Het is dan uit te rekenen dat de dieren die van buiten af komen een gemiddelde fertiliteit van 0.625 moeten hebben. Dit is niet eens zo erg veel lager als de fertiliteit voor een stabiele populatie (0.78). Dat zou er op kunnen wijzen, dat de toxiciteit van de PCB's vooral op jonge leeftijd, mogelijk al voor de geboorte z'n invloed doet gelden en in mindere mate op latere leeftijd. Het zou erg interessant zijn om dat eens na te gaan. Als dit zo blijkt te zijn, dan zou een onderzoek, zoals dat nu op het R.I.N. op Texel uit gevoerd wordt, waarbij gekeken wordt naar verschillen in vruchtbaarheid bij verschillen in PCB gehalte van het voedsel, wel eens een marginaal verschil tussen die groepen opleveren. Deze verschillen zou je dan pas in de tweede generatie zeehonden terug vinden.

Een zaak is hier nog niet aan de orde geweest, die toch niet ongenoemd mag blijven. Dat is het verschijnsel van regulering van een populatie. Hierbij wordt verondersteld, dat één of meerdere populatie parameters dichtheidafhankelijk zijn. Het is aannemelijk, dat iets dergelijks ook bij de gewone zeehond voorkomt. Alleen zijn er tot nu toe geen aanwijzingen voor gevonden. Het is dan ook niet aan te geven welke parameters daar bij betrokken zouden zijn. Om die reden is een dergelijke regulering ook niet in het model ingebouwd. Mogelijk dat de dispersie één van die parameters is, gezien de toename hiervan, na het stoppen van de jacht in Duitsland. Er is in dat opzicht wel onderzoek gedaan aan de zadelrob, *Phoca groenlandica* (BOWEN et al, 1981). Hieruit kwamen aanwijzingen dat de fertiliteit en de leeftijd, waarop een dier geslachtsrijp wordt dichtheidafhankelijk zouden zijn. Zeker is dat echter niet, omdat ze bij hun berekeningen gebruik gemaakt

SLOTDISCUSSIE

hebben van cijfers over de hogere populatie dichtheden, die twijfelachtig zijn. Mocht de regulatie bij de gewone zeehond via de vruchtbaarheid lopen, dan zal dat bij de nederlandse populatie niet te merken zijn, omdat de fertiliteit door een uitwendige factor, de vervuiling, laag gehouden wordt.

SAMENVATTING

7 SAMENVATTING

In dit verslag wordt een model beschreven, waarmee het verloop van de populatie-grootte van de gewone zeehond in het nederlandse deel van de Waddenzee werd gesimuleerd. Hiermee is getracht een beter inzicht te krijgen in de factoren die dit verloop bepaald hebben. De belangrijkste oorzaken van de teruggang zijn de intensieve jacht in de 50-er jaren, gevolgd door een verlaagde vruchtbaarheid, waarschijnlijk veroorzaakt door PCB's. berekeningen geven aan dat de fertiliteit is terug gelopen van 0.78 naar 0.25. De populatie is na 1975 gestabiliseerd door een toename van de immigratie van zeehonden vanuit Duitsland. Tegelijkertijd nam, volgens de simulaties, de fertiliteit toe tot 0.40.

8 LITERATUUR

- ADDISON, R.F.; BRODIE, P.F. (1977): Organochlorine residues in maternal blubber, milk and pup blubber from grey seals (*Halichoerus grypus*) from Sable Island, Nova Scotia. *J. Fish. Res. Bd. Can.* **34**: 937-941
- BEMMEL, A.C.V. van (1956): Planning a census of the harbour seal (*Phoca vitulina* L.) on the coast of the Netherlands. *Beaufortia* **5** (54): 121-132
- BIGG, M.A. (1969): The harbour seal in British Columbia. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.* **172**: 33pp.
- BOULVA, J. (1974): The harbour seal (*Phoca vitulina concolor*) in eastern Canada. Thesis, Dalhousie Univ., National Library Ottawa, Canada: 1-134
- BOULVA, J.; McLAREN, I.A. (1979): Biology of the harbour seal, *Phoca vitulina*, in eastern Canada. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.* **200**: 1-24
- BOWEN, W.D.; CAPSTICK, Ch.K.; SERGEANT, D.E. (1981): Temporal changes in the reproductive potential of the female harp seals (*Pagoophilus groenlandicus*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **38**: 495-503
- BROUWER, G.A. (1928): De levensomstandigheden van den Zeehond (*Phoca vitulina* L.) in Nederland, I-IV. *Levende Nat.* **33**: 115-119, 149-153, 185-191, 213-218
- CHAPMAN, D.G. (1961): Population dynamics of the Alaska fur seal herd. *Trans. 26th N. Amer. Wildlife Conf.*: 356-369
- DRESCHER, H.E. (1979a): Present status of the harbour seal, *Phoca vitulina*, in the German Bight (North Sea). *Meeresforschung* **27**: 27-34
- DRESCHER, H.E. (1979b): Biologie, Ökologie und Schutz der Seehunden im Schleswigholsteinischen Wattenmeer. *Beitr. Wildbiol., Meldorf* **1**: 73pp.
- DUINKER, J.C.; HILLEBRAND, M.Th.J. (1979): Mobilization of organochlorines from female lipid tissue and transplacental transfer to fetus on a harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) in a contaminated area. *Bull. Environm. Contam. Toxicol.* **23**: 728-732
- FRANSZ, H.G.; REIJNDERS, P.J.H. (1978): Estimation of birth rate and juvenile mortality from observed numbers of juveniles in a seal population with normally dispersed reproduction. *I.C.E.S., C.M.* 1978/N:7, 10pp.
- HAVINGA, B. (1933): Der Seehund in den holländischen Gewässern. *Tijds. Ned. Dierk. Vereen.* **3**: 79-111
- HEWER, H.R. (1964): The determination of age, sexual maturity, longevity and life-table in the grey seal (*Halichoerus grypus*). *Proc. Zool. Soc. London* **132**: 641-645
- JOHNSON, A.M. (1975): The status of the northern fur seal populations. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **169**: 263-266
- MEYER, F.W. (1964): De zeehond aan onze kust. *Ned. Jager* **69** (22): 626-627
- MOHR, E. (1952): Die Robben der Europäischen Gewässer. P. Schöpps, Frankfurt/Main
- REIJNDERS, P.J.H. (1976): The harbour seal (*Phoca vitulina*) population in the Dutch Wadden Sea: size and composition. *Neth. J. Sea Res.* **10** (2): 223-235
- REIJNDERS, P.J.H. (1978): Recruitment in the harbour seal (*Phoca vitulina*) population in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* **12** (2): 164-179
- REIJNDERS, P.J.H. (1980): Organochlorine and heavy metal residues in the harbour seals from the Wadden Sea and their possible effect on reproduction. *Neth. J. Sea Res.* **14** (1): 30-65

LITERATUUR

- REIJNDERS, P.J.H. (1981): Management and conservation of the harbour seal, *Phoca vitulina*, population in the international Wadden Sea area. *Biol. Cons.* **19**: 213-221
- REIJNDERS, P.J.H. (1983): The effect of seal hunting in Germany on the further existence of a harbour seal population in the Dutch Wadden Sea. *Zeitschr. Säugetierk.* **48** (1): 50-54
- REIJNDERS, P.J.H.; WOLFF, W.J. (eds.) (1981): Marine mammals of the Wadden Sea. Balkema, Rotterdam: 64pp.
- SERGEANT, D.E. (1969): Reproductive rates of harp seals, *Pagophilus groenlandicus* (Erxleben). *J. Fish. Res. Bd. Can.* **23**: 757-766
- SERGEANT, D.E. (1971): Calculation of production of harp seals in the Western North Atlantic. ICNAF Redbook, part III: 157-184
- WADA, K. (1969): Sanriku-oki no ottosei no kaiynu ni tsuite. Tokai-su Suisan Kenkyunsho Kenkyo Hokoku **58**: 19-82 (Migration of northern fur seal along the coast of Sanriku. *Fish. Res. Bd. Can. Transl. Ser. no. 1682*)
- WINTERS, G.H. (1978): Production, mortality and sustainable yield of the North Atlantic harp seals, *Pagophilus groenlandicus*. *J. Fish. Res. Bd. Can.* **35**: 1249-1261
- WIPPER, E. (1974): Die ökologischen und pathologischen Probleme beim Europäischen Seehund (*Phoca vitulina* Linné 1758) an der niedersächsischen Nordseeküste. Thesis, Ludwig-Maximilians Univ., München.
- WIPPER, E. (1975): Jahreszeitlichen Wanderungen bei Seehunden. *Natur Mus.* **105**: 346-350, 375-380 DISABLE,N-LIT;

AFLEIDING SAMENSTELLING STABIELE POPULATIE

Opmerking vooraf: de namen van de variabelen zijn dezelfde als degenen die in het programma SEALS gebruikt worden.

Bij het bestuderen van populaties wordt vaak gebruik gemaakt van zogenaamde life-tables. Er zijn twee soorten life-tables. De ene soort geeft het lot aan in de tijd van een groep dieren die tegelijk geboren zijn. Dit is een cohort- of leeftijd-specifieke life-table. De andere soort, de tijd-specifieke of statische life-table, geeft een overzicht van de aantallen dieren in de diverse leeftijdsklassen op een bepaald tijdstip. Als een populatie stabiel is, dus als omvang en samenstelling gedurende langere tijd niet veranderen, dan zijn voor die populatie de beide soorten life-tables aan elkaar gelijk. De populatie vertoont dan een stabiele leeftijdsverdeling. Bij de nu volgende berekeningen wordt uitgegaan van zo'n stabiele leeftijdsverdeling. De populatiesamenstelling kan dan afgeleid worden van het lot in de tijd van één cohort dieren.

Het aantal jonge dieren waaruit dit cohort bestaat wordt PUPS genoemd. Dit cohort bestaat uit $0.5 \cdot \text{PUPS}$ mannetjes en $0.5 \cdot \text{PUPS}$ vrouwtjes. De sterfte in het eerste jaar, de jeugdmortaliteit, is MJ. De overlevingskans is dan $\text{SJ} = 1 - \text{MJ}$. Na het eerste jaar zijn de mortaliteiten voor de mannetjes en de vrouwtjes leeftijdsafhankelijk en bedragen MM resp. MF (en de bijbehorende overlevingskansen SM resp. SF). Deze leeftijdsafhankelijkheid maakt het mogelijk om zonder veel moeite het totale aantal mannetjes resp. vrouwtjes te berekenen.

In het volgende wordt uitgegaan van de vrouwtjes. De berekeningen voor de mannetjes verlopen analoog. Stel dat het aantal dieren in leeftijdsklasse 1 N dieren bedraagt. Het aantal dieren dat overleeft en in klasse 2 terecht komt is $\text{SF} \cdot \text{N}$. Zo zitten in klasse 3 nog $\text{SF} \cdot \text{SF} \cdot \text{N} = \text{N} \cdot \text{SF}^2$ dieren etc.. In klasse n zitten dus nog $\text{N} \cdot \text{SF}^{n-1}$ dieren. Het totaal aantal vrouwtjes is de som van de aantallen in alle jaar-klassen:

$$\text{TFEM} = \text{N} \cdot (1 + \text{SF} + \text{SF}^2 + \dots + \text{SF}^{n-1})$$

Wiskundig valt af te leiden, dat:

$$\begin{aligned} \text{TFEM} &= \text{N} \cdot (1 - \text{SF}^n) / (1 - \text{SF}) \\ &= \text{N} \cdot (1 - \text{SF}^n) / \text{MF} \end{aligned}$$

Omdat $\text{SF} < 1$ geldt voor grote waarden van n bij benadering:

$$\text{TFEM} = \text{N} / \text{MF}$$

Analoog vinden we voor het totaal aantal mannetjes:

$$\text{MALE} = \text{N} / \text{MM}$$

De totale populatiegrootte POP is nu:

$$\begin{aligned} \text{POP} &= \text{TFEM} + \text{MALE} \\ &= (\text{N} / \text{MF}) + (\text{N} / \text{MM}) \\ &= \text{N} \cdot ((1 / \text{MF}) + (1 / \text{MM})) \end{aligned}$$

Het percentage vrouwtjes PCF is nu:

APPENDIX 1

$$\begin{aligned} \text{PCF} &= \text{TFEM}/\text{POP} \\ &= (\text{N}/\text{MF})/(\text{N}*((1/\text{MF})+(1/\text{MM}))) \\ &= \text{MM}/(\text{MM}+\text{MF}) \end{aligned}$$

Om het percentage vrouwtjes in een stabiele populatie te bepalen hebben we dus alleen de mortaliteiten van de mannetjes en de vrouwtjes nodig.

Stellen we nu de leeftijd waarop een vrouwtje haar eerste jong kan krijgen op NAGE, dan is het aantal vrouwtjes dat een bijdrage levert aan de reproductie:

$$\text{FFEM} = \text{N} * (\text{SF}^{\text{NAGE}-1} + \text{SF}^{\text{NAGE}} + \dots + \text{SF}^n)$$

Dit kunnen we weer vereenvoudigen tot:

$$\text{FFEM} = \text{N} * \text{SF}^{\text{NAGE}-1} / \text{MF}$$

Hoe groot is nu N? Als er geen dispersie optreedt, dan is $\text{N} = 0.5 * \text{PUPS} * \text{SJ}$. Treedt er wel dispersie op dan wordt het iets ingewikkelder. We noemen het aantal dieren dat het gebied binnen komt FLUX. Hierbij worden de volgende aannames gemaakt:

- alleen dieren jonger dan 1 jaar vertonen dispersie
- de dieren die dispersie vertonen hebben de eerste grote sterftegolf van de eerste weken na de geboorte overleefd. De pupmortaliteit werkt op hun niet meer in.
- de geslachtsverhouding van die dieren is 1:1.

Onder deze aannames wordt jaarklasse 1 dus aangevuld met $0.5 * \text{FLUX}$ dieren, dus:

$$\begin{aligned} \text{N} &= 0.5 * \text{PUPS} * \text{SJ} + 0.5 * \text{FLUX} \\ &= 0.5 * (\text{PUPS} * \text{SJ} + \text{FLUX}) \end{aligned}$$

Er geldt dus:

$$\begin{aligned} \text{POP} &= \text{N} * ((1/\text{MM}) + (1/\text{MF})) \\ &= ((1/\text{MM}) + (1/\text{MF})) * 0.5 * (\text{PUPS} * \text{SJ} + \text{FLUX}) \end{aligned}$$

Als de populatie stabiel is, is het aantal pups dat jaarlijks geboren wordt gelijk, dus er geldt:

$$\text{PUPS} = \text{FERT} * \text{FFEM}$$

waarin FERT de fertiliteit is.

$$\text{FFEM} = \text{SF}^{\text{NAGE}-1} * (\text{PUPS} * \text{SJ} + \text{FLUX}) / (2 * \text{MF})$$

dus:

$$\text{PUPS} = \text{FERT} * \text{SF}^{\text{NAGE}-1} * (\text{PUPS} * \text{SJ} + \text{FLUX}) / (2 * \text{MF})$$

Stellen we nu even:

$$\text{K} = \text{FERT} * \text{SF}^{\text{NAGE}-1} / (2 * \text{MF})$$

en:

$$\text{M} = (1/\text{MM}) + (1/\text{MF})$$

dan geldt:

APPENDIX 1

$$\begin{aligned}
 & \text{PUPS} = K * (\text{PUPS} * \text{SJ} + \text{FLUX}) \\
 \text{dus:} & \\
 & \text{PUPS} = K * \text{FLUX} / (1 - K * \text{SJ}) \\
 \text{en:} & \\
 & \text{POP} = 0.5 * M * (\text{PUPS} * \text{SJ} + \text{FLUX}) \\
 & \text{POP} = 0.5 * M * (\text{FLUX} + (K * \text{FLUX} * \text{SJ}) / (1 - K * \text{SJ})) \\
 \text{dan:} & \\
 & 2 * (1 - K * \text{SJ}) * \text{POP} = M * (K * \text{FLUX} * \text{SJ} + (1 - K * \text{SJ}) * \text{FLUX}) \\
 & \quad = M * \text{FLUX} \\
 & 1 - K * \text{SJ} = M * \text{FLUX} / (2 * \text{POP}) \\
 \text{dus:} & \\
 & K = (1 / \text{SJ}) - (M * \text{FLUX}) / (2 * \text{SJ} * \text{POP}) \\
 \text{FERT} * \text{SF}^{\text{NAGE}-1} / (2 * \text{MF}) = (1 / \text{SJ}) - (M * \text{FLUX}) / (2 * \text{SJ} * \text{POP})
 \end{aligned}$$

Omgewerkt levert dit op:

$$\text{FERT} = (2 * \text{MF}) / (\text{SJ} * \text{SF}^{\text{NAGE}-1}) - \frac{(\text{MF} * \text{FLUX} * ((1 / \text{MF}) + (1 / \text{MM})))}{(\text{SJ} * \text{SF}^{\text{NAGE}-1} * \text{POP})}$$

Dus om de fertliteit van een stabiele populatie te kunnen berekenen zijn de volgende parameters nodig: mortaliteit van de vrouwtjes en de pups en de leeftijd waarop een vrouwtje haar eerste jong kan krijgen. Is er sprake van immigratie van dieren van buiten af, dan moeten verder bekend zijn: de omvang van die influx, de grootte van de populatie en de mortaliteit van de mannetjes.

BEREKENINGEN IN HET MODEL

Het verloop van de populatie in de tijd wordt als volgt berekend. Voor de betekenis van de parameters wordt u verwezen naar de status lijst, appendix 3.

```
FEM(I)= FEM(I-1)*SF
FEM(1)= 0.5*PUPS*SJ+0.5*FLUX
FFEM= FFEM*SF+FEM(NAGE)
MALE= MALE*SM+FEM(1)
PUPS= FERT*FFEM
TFEM= FEM(1)+ ..... +FEM(NAGE-1)+FFEM
POP= TFEM+MALE
```

Het komt misschien wat vreemd over dat het aantal vrouwtjes van 1 jaar bij de mannetjes opgeteld wordt. Dat zit zo: het verschil in mortaliteit tussen de geslachten wordt pas merkbaar in het eerste jaar. De grootte van de leeftijdsklasse van 1 jaar, dus de dieren die het eerste jaar (klasse 0) hebben overleefd plus het aantal immigrerende dieren (waarvoor een sex ratio van 1:1 werd aangenomen) is voor beide sexen even groot. Het is simpeler die waarde gewoon over te nemen dan hem twee keer uit te rekenen.

Het aantal pups dat er geboren wordt, wordt berekend na de inwerking van de mortaliteit, want zwangere vrouwtjes die dood gaan tijdens de zwangerschap leveren geen jongen op.

STATUS LIJST

FEM(I) : aantal vrouwtjes van I jaar oud
FERT : fertiliteit, het aantal jongen dat er jaarlijks per
vrouwtje geboren wordt
FFEM : aantal vruchtbare vrouwtjes
FLUX : aantal dieren dat jaarlijks van buiten af de populatie
binnen komt
ISW : stuurvariabele: als ISW=1 en KOUT=1 dan wordt de plot-file
opnieuw gestart
ITY : jaar waarin de simulatie gestopt moet worden
IYR : nummer van het lopende jaar
KOUT : stuurvariabele: als de plot-file gebruikt wordt dan is KOUT=1
LEN : lengte van de run in jaren
MALE : aantal mannetjes
MF : mortaliteit van de vrouwtjes
MJ : mortaliteit van de pups
MM : mortaliteit van de mannetjes
NAGE : leeftijd waarop een vrouwtje haar eerste jong kan krijgen
POP : totale populatie-grootte (zonder de pups)
PUPS : aantal pups dat er geboren wordt
SF : overlevingskans van de vrouwtjes
SJ : overlevingskans van de pups
SM : overlevingskans van de mannetjes
TFEM : totaal aantal vrouwtjes

Van een aantal parameters bestaan ook integer versies (afgerond op gehele getallen). Deze hebben dezelfde naam, voorafgegaan door een I.

INDELING VAN HET PROGRAMMA

Het hoofdprogramma, dat voor de sturing van de berekeningen zorgt, heet SEALS. Verder zijn er de volgende subroutines:

- INIT: deze subroutine zorgt voor het opstarten van de berekeningen, door alle gegevens van de populatie op tijdstip 0 te verzamelen.
- CALC: deze subroutine voert de berekeningen uit.
- CHANGE: deze subroutine regelt het tussentijds veranderen van populatie parameters.
- DUMP: deze subroutine regelt de opslag van gegevens en het weer beschikbaar maken van opgeslagen gegevens.

PROGRAMMA LISTING

```

PROGRAM SEALS
COMMON/FACT/ MM,MF,MJ,SM,SF,SJ,FERT
COMMON/RNUM/ MALE,FFEM,FEM(8),TFEM,POP,PUPS
COMMON/INUM/ IMALE,IFFEM,IFEM(8),ITFEM,IPOP,IPUPS,FLUX,NAGE,IYR
COMMON/DIR/ KOUT,ITY,ISW
COMMON/STORE/ RDUMP(20),JDUMP(16)
REAL MM,MF,MJ,MALE
INTEGER FLUX
CHARACTER*1 KS
ITY=0
IYR=0
KOUT=0
PRINT 10
10  FORMAT(///1X,'SEALS WAS DESIGNED TO STUDY THE POPULATION
X DYNAMICS'/1X,'OF THE SEAL POPULATION IN THE DUTCH PART OF
X THE WADDEN SEA.'/1X,'ALL POPULATION DYNAMIC PARAMETERS ARE
X ASKED FOR BY THE PROGRAM.'/1X,'INTERMEDIATE RESULTS CAN BE
X STORED ON DISC-FILES'/1X,'AND RETRIEVED AT A LATER STAGE.')
```

```

PRINT 15
15  FORMAT(1X,'THE RESULTS CAN BE STORED ON A DATA FILE, WHICH
X CAN BE USED AS'/1X,'AN INPUT FILE FOR THE PLOT PROGRAM
X (P-L)GRAFIEK.'/1X,'IN THIS PROGRAM DISPERSAL IS SUPPOSED
X TO OCCUR AMONG JUVENILES ONLY.'/1X,'INITIAL CALCULATIONS
X ARE CARRIED OUT ASSUMING A STABILE POPULATION.'//)
```

```

20  CALL INIT
IF(KOUT.NE.0) GOTO 40
PRINT 30
30  FORMAT(1X,'DO YOU WANT TO STORE RESULTS ON PLOT-FILE?'/
X1X,'(1=YES, 2=NO)'/1X,1H>,2X)
READ *,KL
IF(KL.NE.1) GOTO 40
OPEN(UNIT=5,FILE='SEAL-PLOT:SYMB',ACCESS='RW')
KOUT=1
40  CONTINUE
50  PRINT 60
60  FORMAT(1X,'WHAT IS LENGTH OF RUN (IN YEARS)?'/1X,1H>,2X)
READ *,LEN
IF(LEN.LE.0) GOTO 50
70  PRINT 80
80  FORMAT(1X,'DO YOU WANT TO 1-CALCULATE, 2-CHANGE RUN LENGTH,'/
X1X,'3-CHANGE PARAMETERS, 4-STORE/BACKTRACK, 5-RESTART, 6-STOP'/
X1X,1H>,2X)
READ 90,N
90  FORMAT(I1)
IF((N.LT.1).OR.(N.GT.6)) GOTO 70
GOTO (100,50,140,150,20,160) N
100 PRINT 110
110 FORMAT(1X,'YEAR',2X,'TOTAL',2X,'FEMALES',1X,'FER.FEM',2X,
X'MALES',4X,'PUPS')
```

```

IF(KOUT.EQ.0) GOTO 130
IF(ISW.NE.0) GOTO 130
WRITE (5,120)
120 FORMAT('C?S-I-D=6,1=YR 2=TOT 3=FEM 4=FFEM 5=MALE 6=PUPS')
ISW=1
```

APPENDIX 5

```
130  ITY=IYR+LEN
      CALL CALC
      GOTO 70
140  CALL CHANGE
      GOTO 70
150  CALL DUMP
      GOTO 70
160  IF(ISW.EQ.0) GOTO 180
      WRITE(5,170)
170  FORMAT('C?E-O-G')
180  PRINT 190
190  FORMAT(1X, 'IF YOU WANT TO SAVE THE PLOT FILE THEN RENAME IT ON
X EXIT.'/1X, 'OTHERWISE IT WILL BE OVERWRITTEN DURING THE NEXT RUN.'
X/1X, 'THIS CAN BE DONE AS FOLLOWS: '/
X1X, '@RENAME-FILE SEAL-PLOT:SYMB,NEW-NAME:SYMB'/
X1X, 'SUBSTITUTE "NEW-NAME" BY THE NEW FILE NAME')
      CLOSE(UNIT=-1)
      STOP
      END
```

APPENDIX 5

```

SUBROUTINE INIT
REAL MM,MF,MJ,MALE
INTEGER FLUX
COMMON/FACT/ MM,MF,MJ,SM,SF,SJ,FERT
COMMON/RNUM/ MALE,FFEM,FEM(8),TFEM,POP,PUPS
COMMON/INUM/ IMALE,IFFEM,IFEM(8),ITFEM,IPOP,IPUPS,FLUX,NAGE,IYR
COMMON/DIR/ KOUT,ITY,ISW
COMMON/STORE/ RDUMP(20),JDUMP(16)
CHARACTER*1 K
IF(KOUT.EQ.0) GOTO 4
IF(ISW.EQ.0) GOTO 5
WRITE (5,3)
3  FORMAT('C?E-0-G')
4  ISW=0
   PRINT 7
7  FORMAT(1X,'MORTALITY RATES HAVE VALUES BETWEEN 0 AND 1')
5  PRINT 10
10 FORMAT(1X,'ENTER MALE MORTALITY RATE'/1X,1H>,2X)
   READ *,MM
   IF((MM.LT.0.).OR.(MM.GT.1.)) GOTO 5
   SM=1.-MM
11  PRINT 12
12  FORMAT(1X,'ENTER FEMALE MORTALITY RATE'/1X,1H>,2X)
   READ *,MF
   IF((MF.LT.0.).OR.(MF.GT.1.)) GOTO 11
   SF=1.-MF
13  PRINT 14
14  FORMAT(1X,'ENTER JUVENILE MORTALITY RATE'/1X,1H>,2X)
   READ *,MJ
   IF((MJ.LT.0.).OR.(MJ.GT.1.)) GOTO 13
   SJ=1.-MJ
30  PRINT 40
40  FORMAT(1X,'AT WHAT AGE (IN YEARS) CAN A FEMALE HAVE HER FIRST'/
X1X,'PUP? (AGE BETWEEN 1 AND 8 YEARS)'/1X,1H>,2X)
   READ *,NAGE
   IF((NAGE.LT.1).OR.(NAGE.GT.8)) GOTO 30
50  PRINT 60
60  FORMAT(1X,'HOW MANY JUVENILES DISPERSE INTO THE AREA YEARLY?'/
X1X,'(NET YEARLY INFLUX). IF NO DISPERSION OCCURS ENTER 0.'/
X1X,1H>,2X)
   READ *,FLUX
   IF(FLUX.LT.0) THEN
   PRINT 70
70  FORMAT(1X,'THE INFLUX SHOULD BE A POSITIVE INTEGER'/
X1X,'IF JUVENILES DISPERSE OUT OF THE AREA, THEN THIS SHOULD'/
X1X,'BE INCORPORATED IN THE JUVENILE MORTALITY RATE')
   GOTO 50
   ELSE
   CONTINUE
   ENDIF
80  PRINT 90
90  FORMAT(1X,'WHAT IS INITIAL POPULATION SIZE, EXCL. PUPS?'/
X1X,1H>,2X)
   READ *,POP
   IF(POP.LT.0.) GOTO 80
   IPOP=IFIX(POP+0.5)
100 PRINT 110,NAGE
110 FORMAT(1X,'THE FERTILITY RATE IS THE CHANCE THAT A FEMALE OF'/
X2X,I1,1X,'YEARS OR OLDER HAS A PUP IN A CERTAIN YEAR.'/

```

APPENDIX 5

```

X1X, 'THIS FACTOR, A VALUE BETWEEN 0 AND 1, CAN BE TYPED IN, OR'/
X1X, 'IT CAN BE CALCULATED BY THE PROGRAM, ASSUMING A STABLE
XPOPULATION'/1X, 'DO YOU WANT TO ENTER IT YOURSELF? (1=YES, 2=NO)'
X/1X, 1H>, 2X)
  READ *,LYN
  IF(LYN.EQ.1) THEN
120  PRINT 130
130  FORMAT(1X, 'ENTER FERTILITY RATE'/1X, 1H>, 2X)
  READ *,FERT
  IF((FERT.LT.0.).OR.(FERT.GT.1.)) GOTO 120
  ELSE
  F1=MF/(SJ*(SF**(NAGE-1)))
  F2=F1*FLUX*(1/MM+1/MF)/POP
  FERT=2*F1-F2
  IF((FERT.LE.1).AND.(FERT.GE.0.)) GOTO 145
  PRINT 140
140  FORMAT(1X, 'NO STABLE POPULATION WITH THESE PARAMETERS')
  FERT=1.
145  PRINT 150,FERT
150  FORMAT(1X, 'THE FERTILITY RATE IS:',F6.3)
  ENDIF
  PCF=MM/(MM+MF)
  TFEM=PCF*IPOP
  ITFEM=IFIX(TFEM+0.5)
  IMALE=IPOP-ITFEM
  MALE=FLOAT(IMALE)
  FEM(1)=TFEM*MF
  IFEM(1)=IFIX(FEM(1)+0.5)
  DO 160 I=2,8
  FEM(I)=FEM(I-1)*SF
160  IFEM(I)=IFIX(FEM(I)+0.5)
  FFEM=TFEM*(SF**(NAGE-1))
  IFFEM=IFIX(FFEM+0.5)
  PUPS=FERT*IFFEM
  IPUPS=IFIX(PUPS+0.5)
  IYR=0
  RETURN
  END

```

APPENDIX 5

```

SUBROUTINE CALC
REAL MM,MF,MJ,MALE
INTEGER FLUX
COMMON/FACT/ MM,MF,MJ,SM,SF,SJ,FERT
COMMON/RNUM/ MALE,FFEM,FEM(8),TFEM,POP,PUPS
COMMON/INUM/ IMALE,IFFEM,IFEM(8),ITFEM,IPOP,IPUPS,FLUX,NAGE,IYR
COMMON/DIR/ KOUT,ITY,ISW
COMMON/STORE/ RDUMP(20),JDUMP(16)
1  PRINT 2,IYR,IPOP,ITFEM,IFFEM,IMALE,IPUPS
2  FORMAT(2X,I2,5(3X,I5))
   IF(KOUT.EQ.0) GOTO 5
   WRITE(5,3) IYR,IPOP,ITFEM,IFFEM,IMALE,IPUPS
3  FORMAT(I2,5(1H,,I5))
5  IYR=IYR+1
   IF(IYR.GT.ITY) GOTO 70
   DO 10 I=8,2,-1
10  FEM(I)=IFEM(I-1)*SF
   FEM(1)=0.5*IPUPS*SJ+0.5*FLUX
   DO 20 I=1,8
20  IFEM(I)=IFIX(FEM(I)+0.5)
   FFEM=IFFEM*SF+FEM(NAGE)
   IFFEM=IFIX(FFEM+0.5)
   MALE=IMALE*SM+FEM(1)
   IMALE=IFIX(MALE+0.5)
   PUPS=FERT*IFFEM
   IPUPS=IFIX(PUPS+0.5)
   KIF=0
   JJ=NAGE-1
   DO 30 I=1,JJ
30  ITFEM=KIF+IFEM(I)
   KIF=ITFEM
   ITFEM=ITFEM+IFFEM
   IPOP=ITFEM+IMALE
60  GOTO 1
70  IYR=ITY
   RETURN
END

```

APPENDIX 5

```

SUBROUTINE CHANGE
REAL MM,MF,MJ,MALE
INTEGER FLUX
COMMON/FACT/ MM,MF,MJ,SM,SF,SJ,FERT
COMMON/RNUM/ MALE,FFEM,FEM(8),TFEM,POP,PUPS
COMMON/INUM/ IMALE,IFFEM,IFEM(8),ITFEM,IPOP,IPUPS,FLUX,NAGE,IYR
COMMON/DIR/ KOUT,ITY,ISW
COMMON/STORE/ RDUMP(20),JDUMP(16)
10 PRINT 20
20 FORMAT(1X,'DO YOU WANT TO CHANGE 1-MALE MORTALITY, 2-FEMALE
X MORTALITY,'/1X,'3-PUP MORTALITY, 4-FERTILITY, 5-DISPERSAL,
X 6-AGE OF FIRST PUPPING,'/1X,'7-NONE'/1X,1H>,2X)
READ *,N
GOTO (30,50,70,90,110,130,150) N
30 PRINT 40,MM
40 FORMAT(1X,'MALE MORTALITY RATE, CURRENTLY:',F6.3/1X,1H>,2X)
READ *,HMM
IF((HMM.LT.0.).OR.(HMM.GT.1.)) GOTO 30
MM=HMM
SM=1.-MM
GOTO 10
50 PRINT 60,MF
60 FORMAT(1X,'FEMALE MORTALITY RATE, CURRENTLY:',F6.3/1X,1H>,2X)
READ *,HMF
IF((HMF.LT.0.).OR.(HMF.GT.1.)) GOTO 50
MF=HMF
SF=1.-MF
GOTO 10
70 PRINT 80,MJ
80 FORMAT(1X,'JUVENILE MORTALITY RATE, CURRENTLY:',F6.3/1X,1H>,2X)
READ *,HMJ
IF((HMJ.LT.0.).OR.(HMJ.GT.1.)) GOTO 70
MJ=HMJ
SJ=1.-MJ
GOTO 10
90 PRINT 100,FERT
100 FORMAT(1X,'FERTILITY RATE, CURRENTLY:',F6.3/1X,1H>,2X)
READ *,HFE
IF((HFE.LT.0.).OR.(HFE.GT.1.)) GOTO 90
FERT=HFE
GOTO 10
110 PRINT 120,FLUX
120 FORMAT(1X,'NUMBER OF JUVENILES ENTERING AREA, CURRENTLY:',I5/
X1X,1H>,2X)
READ *,IFL
IF(IFL.LT.0) GOTO 110
FLUX=IFL
GOTO 10
130 PRINT 140,NAGE
140 FORMAT(1X,'AGE OF FIRST PUPPING, CURRENTLY:',I2/1X,1H>,2X)
READ *,INA
IF((INA.LT.1).OR.(INA.GT.8)) GOTO 130
NAGE=INA
GOTO 10
150 RETURN
END

```

APPENDIX 5

```

SUBROUTINE DUMP
REAL MM,MF,MJ,MALE
COMMON/FACT/ MM,MF,MJ,SM,SF,SJ,FERT
COMMON/RNUM/ MALE,FFEM,FEM(8),TFEM,POP,PUPS
COMMON/INUM/ IMALE,IFFEM,IFEM(8),ITFEM,IPOP,IPUPS,FLUX,NAGE,IYR
COMMON/DIR/ KOUT,ITY,ISW
COMMON/STORE/ RDUMP(20),JDUMP(16)
CHARACTER*1 N
DIMENSION SDUMP(7),TDUMP(13),KDUMP(16)
EQUIVALENCE (SDUMP(1),MM),(TDUMP(1),MALE)
EQUIVALENCE (KDUMP(1),IMALE)
PRINT 10
10  FORMAT(1X,'DO YOU WANT TO: 1- STORE PRESENT STATE'/
X1X,'2-BACKTRACK TO STORED STATE'/1X,1H>,2X)
READ *,K
IF(K.EQ.1) THEN
DO 20 I=1,7
20  RDUMP(I)=SDUMP(I)
DO 30 I=1,13
30  RDUMP(7+I)=TDUMP(I)
DO 40 I=1,16
40  JDUMP(I)=KDUMP(I)
PRINT 50
50  FORMAT(1X,'DO YOU WANT TO STORE ON DISC-FILE? (1=YES, 2=NO)'/
X1X,1H>,2X)
READ *,NOY
IF(NOY.NE.1) GOTO 65
OPEN(UNIT=3,FILE='SEAL-REAL:DATA',ACCESS='RW')
OPEN(UNIT=4,FILE='SEAL-INT:DATA',ACCESS='RW')
WRITE (3,*) RDUMP
WRITE (4,*) JDUMP
CLOSE(UNIT=3)
CLOSE(UNIT=4)
PRINT 60
60  FORMAT(//1X,'STORED ON DISC-FILES'//)
GOTO 75
65  PRINT 70
70  FORMAT(//1X,'STORED INTERNALLY'//)
75  RETURN
ELSE
IF(KOUT.EQ.0) GOTO 78
IF(ISW.EQ.0) GOTO 79
WRITE (5,77)
77  FORMAT('C?E-O-G')
78  ISW=0
79  PRINT 80
80  FORMAT(1X,'ARE DATA STORED: 1-INTERNALLY 2-ON DISC-FILES?'/
X1X,1H>,2X)
READ *,K
IF(K.EQ.1) GOTO 90
OPEN(UNIT=3,FILE='SEAL-REAL:DATA',ACCESS='RW')
OPEN(UNIT=4,FILE='SEAL-INT:DATA',ACCESS='RW')
REWIND 3
REWIND 4
READ (3,*) RDUMP
READ (4,*) JDUMP
CLOSE (UNIT=3)
CLOSE (UNIT=4)
90  DO 100 I=1,7

```

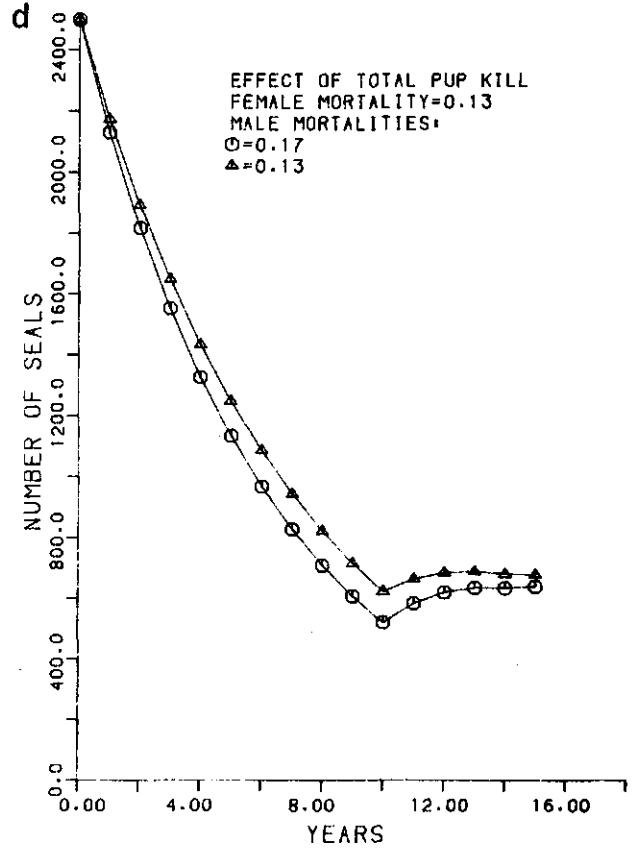
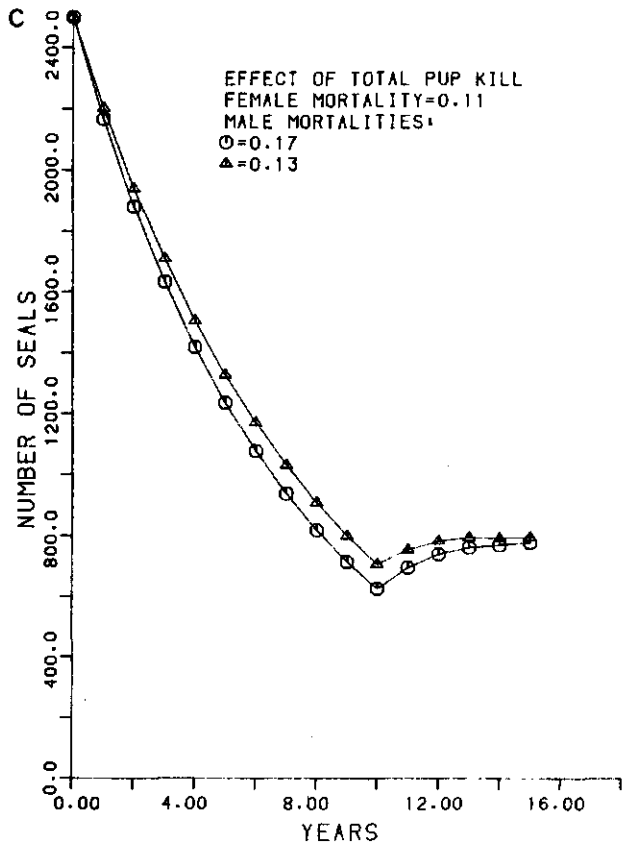
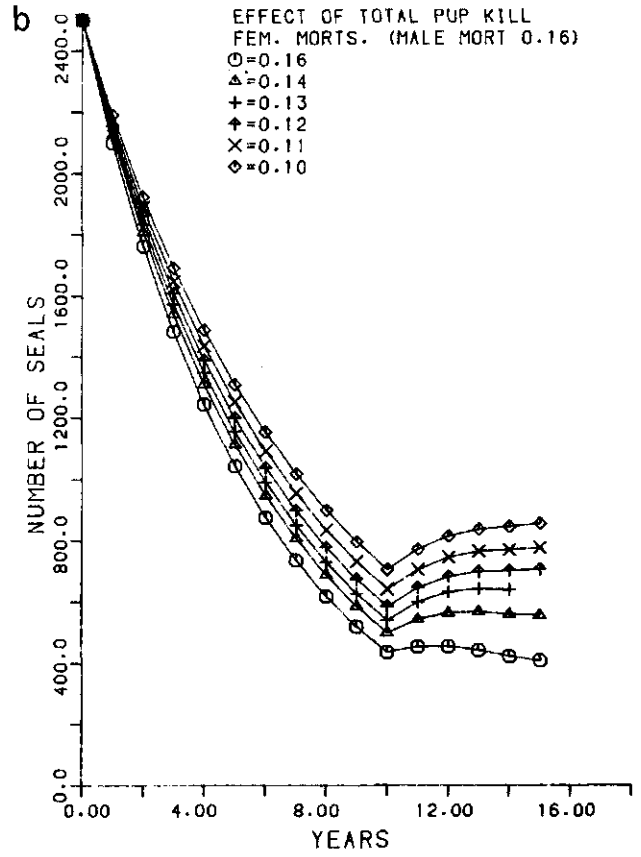
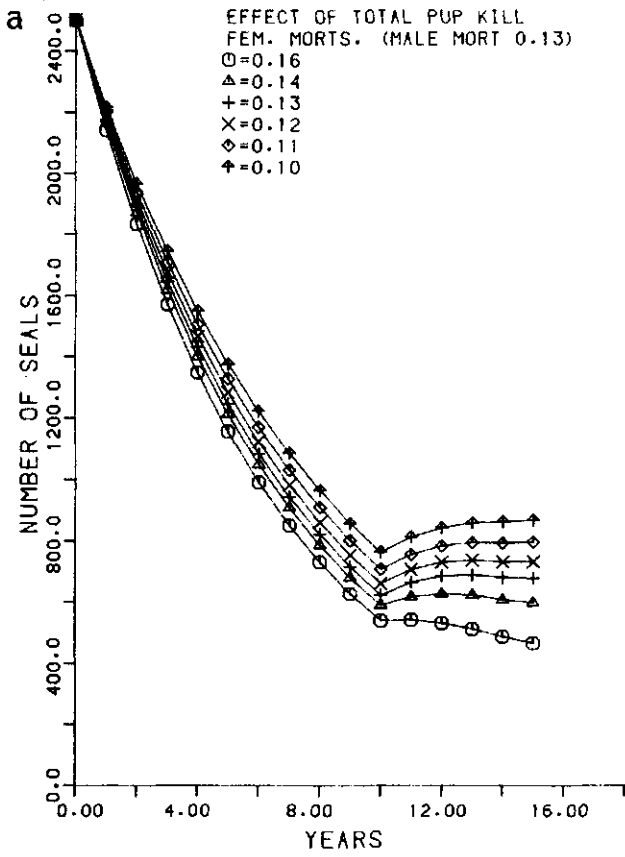
APPENDIX 5

```
100  SDUMP(I)=RDUMP(I)
      DO 110 I=1,13
110  TDUMP(I)=RDUMP(7+I)
      DO 120 I=1,16
120  KDUMP(I)=JDUMP(I)
      PRINT 130
130  FORMAT(//1X, 'BACKTRACK TO LAST STORED STATE'//)
      ENDIF
      RETURN
      END
```

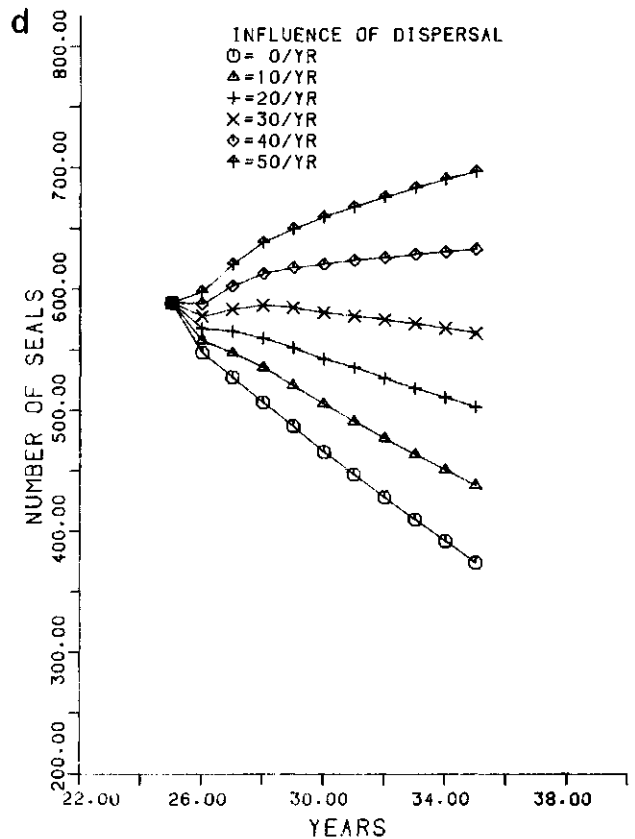
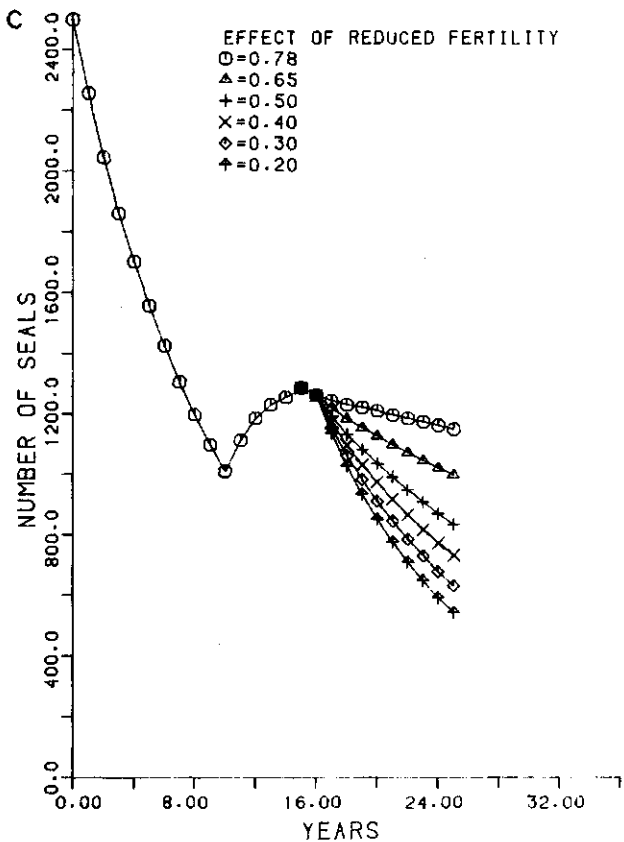
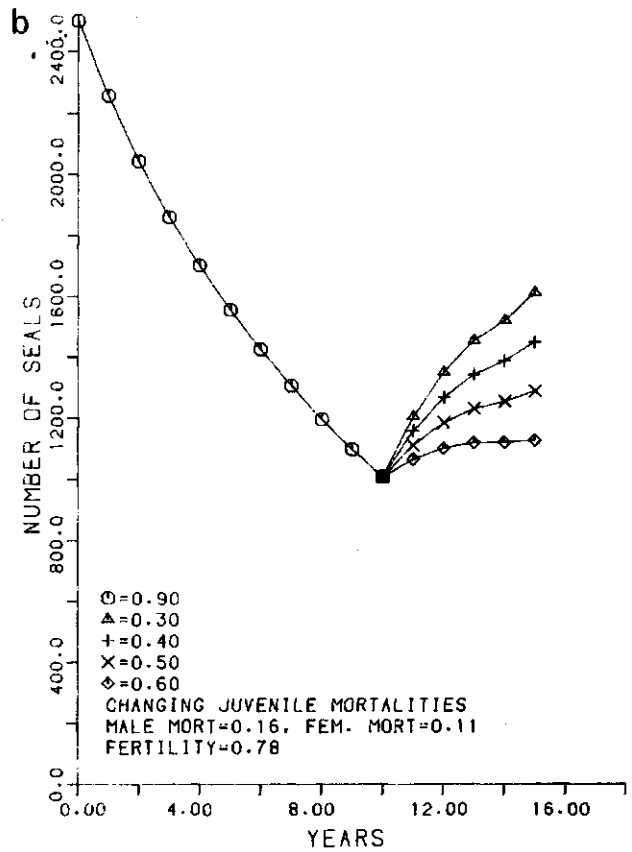
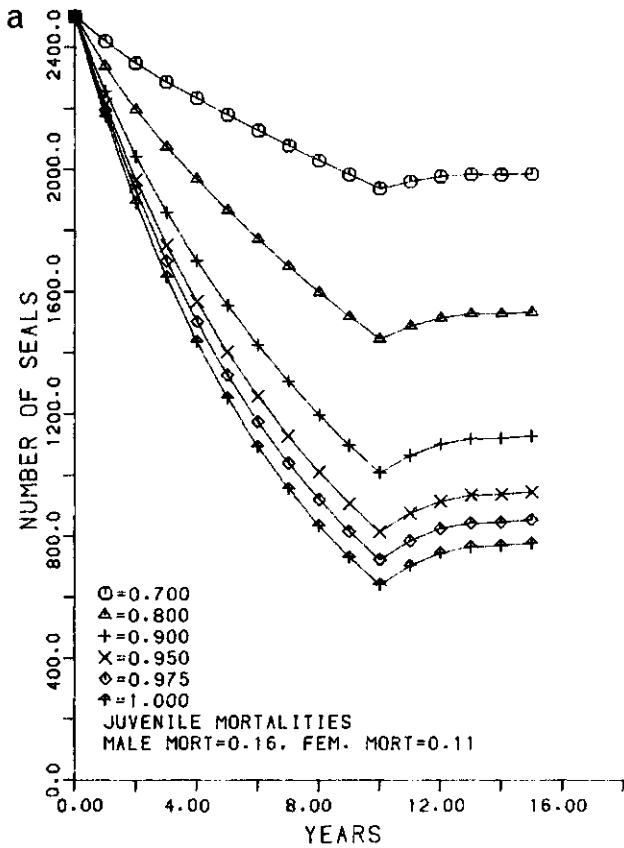

FIGUREN

- 1) In deze figuur wordt de invloed gedemonstreerd van de mortaliteiten van mannetjes en vrouwtjes op de steilte van de curve bij een jeugdmortaliteit van 1. 1a en b laten het effect van diverse mortaliteiten van de vrouwtjes zien bij gelijk blijvende mannelijke mortaliteiten. 1c en d laten het effect zien van diverse mortaliteiten van de mannetjes bij gelijk blijvende vrouwelijke mortaliteit.
- 2) Deze figuren zijn studies, om de waarde van bepaalde parameters te vast te stellen in diverse delen van de te simuleren curve.
 - 2a is gebruikt om vast te stellen hoe sterk de jacht druk in de periode 1950-1960 geweest is.
 - 2b laat de invloed van verschillende waarden van de (natuurlijke) jeugdsterfte zijn op het herstel van de populatie na stopzetting van de jacht.
 - 2c laat zien hoe snel de populatie in omvang afneemt bij verschillende waarden voor de fertiliteit. De mortaliteiten waren voor mannetjes, vrouwtjes en pups resp. 0.16, 0.11 en 0.60.
 - 2d laat zien hoe het verloop van de populatie verandert als er dieren van buiten af in de populatie terecht komen. De mortaliteiten waren dezelfde als voor 2c, de fertiliteit was hier 0.40.
- 3) Het verloop van de populatie-grootte zoals die waargenomen is gesimuleerd!

Figuur 1



Figur 2



Figuur 3

