

Variatie in sociaal gedrag en terreingebruik bij reeën

Luc Wauters

Het sociale leven van reeën is tamelijk ingewikkeld. In de zomer leven de volwassen dieren in een eigen leefgebied. Maar 's winters sluiten ze zich aaneen tot groepen en vallen de grenzen weg. Daarnaast gedragen bokken en geiten zich verschillend.



Van oktober tot april leven reeën in groepjes.

Foto Theo Jacobs

Reeën *Capreolus capreolus* zijn plaatsrouw. Eénmaal als volwassen dier in een gebied gevestigd, zullen ze er de rest van hun leven doorbrengen. Het gebied dat door een ree wordt gebruikt, waarin het voedsel zoekt en slaap- en rustplaatsen heeft, noemt men de "home range". Home ranges van buren kunnen elkaar overlappen, dat wil zeggen dat delen van het gebied door verschillende exemplaren worden gebruikt. Een andere moge-

lijkheid is dat een gebied exclusief toebehoort aan één individu, de grenzen markeert en ze indien nodig verdedigt tegen soortgenoten. In dat geval spreken we van een territorium. De theorie zegt dat territoriaal gedrag zal optreden wanneer de baten van het exclusieve bezit van een territorium hoger zijn dan de kosten van het verdedigen (Brown, 1964). Dit lijkt ingewikkeld maar is in feite een eenvoudige economische regel. Het verdedigen van een territorium zal enkel optreden wanneer dit de eigenaar winst oplevert, door bijvoorbeeld te kunnen beschikken over belangrijke voedselbronnen.

Biotoopvoorkeur

De ree kwam oorspronkelijk alleen voor in voldoende uitgestrekte bossen. De laatste tientallen jaren echter worden in Centraal- en Oost-Europa, en meer recent ook in Frankrijk en Nederland, zogenaamde veldreeën waargenomen, dit zijn reepopulaties die in open terreinen met een minimum aan dekking (houtkanten, bossen, ruigten) leven. Voedselaanbod en dekking zijn voor veldreeën dus totaal anders dan voor bosreeën, hetgeen een sterke invloed zal hebben op de sociale organisatie en het ruimtegebruik. In dit artikel bekijk ik hoe de ree leeft in bosgebieden.

Variatie in sociale organisatie

Vanaf oktober tot ongeveer half april merken we bij het observeren van reeën dat ze meestal in groepjes leven. Het leven in een groep biedt verschillende voordelen: een verhoogde veiligheid tegen roofdieren, meer tijd voor voedsel zoeken en het verminde-

ren van concurrentie om goede voedsel- en rustplaatsen. De samenstelling van deze groepen en de groeps-grootte blijkt sterk afhankelijk te zijn van het biotoop, de geslachtsverhouding en de populatiedichtheid (Strandgaard, 1972; Stubbe & Passarge, 1979; Poutsma, 1987). Zo werden groepen gevonden van 2-4 reeën in uitgestrekte wouden met veel dekking en een lage dichtheid; 5-7 reeën in gebieden met hogere dichtheid en verspreide schuilplaatsen en voedselbronnen; 3-14 stuks (gemiddeld 8) bij zeer hoge dichtheid (Strandgaard, 1972; Stubbe & Passarge, 1979).

In de regel wordt de basis van een familiegroep gevormd door een volwassen dominante reeëit met haar jong(en) van de voorbije zomer en eventueel een 1 jaar oude dochter (Kurt, 1968). De dominante geit is de leider van de groep die aangeeft waar voedsel wordt gezocht, waar wordt geslapen en vaak ook wanneer de groep op de vlucht slaat. Meestal voegt één volwassen bok, soms samen met een jaarling (een jonge bok in zijn tweede winter), zich bij zo'n groep. De samenstelling van groepen is in populaties met een beperkte dichtheid vrij stabiel. Waar reeën bij hoge dichtheden leven werd aangetoond dat vooral bokken en jaarlingen zeer vaak wisselen tussen groepen. In zijn vrijwel volledig gemerkte populatie vond Strandgaard (1972) dat een bepaalde groep, die een duidelijk begreind gebied bewoonde, schommelde in groeps-grootte van 3 tot 14 stuks. In de loop van de winter werden niet minder dan 21 verschillende dieren in deze groep waargenomen. Verschillende leden van de groep waren verwant (moeder-dochter relaties) en hoewel verwante reekalveren meestal samen in de groep vertoefden met hun moeder, was toch regelmatig één der verwante dieren afwezig. In een Nederlandse studie in een bosgebied van 67 hectare werd een gemiddelde groeps-grootte van 2,7 dieren gevonden (Poutsma, 1987). Deze groepen bestonden steeds uit een dominante reeëit, haar jong(en) en soms een één jaar oude geit. De dominante bokken wisselden tussen de groepen. Hun aantal is afhankelijk van het aantal

groepen dat tijdens de winter in hun home range verbleef. Voor zijn 3 territoriale bokken vond Poutsma (1987) dat er gemiddeld 2,8 groepen per territorium aanwezig waren, en dat de bokken ongeveer 60% van hun tijd doorbrachten in de groep met de meest dominante geit, 30% in een groep met een jongere reeëit als leider en 10% in andere groepen (die meestal buiten zijn territorium foeraerden) of alleen. Hij concludeerde hieruit dat volwassen mannetjes een voorkeur hadden voor een bepaalde dominante geit en zich bij voorkeur bij haar groep voegden. Het voordeel voor het mannetje lijkt duidelijk: door de dominante reeëit met zich vertrouwd te maken, vergroot hij waarschijnlijk de kans om de volgende zomer met haar te kunnen paren. Wanneer we ervan uitgaan dat de meest dominante geit de beste voedselplaatsen gaat opeisen en verdedigen, dan maakt zij een grotere kans haar jongen veilig groot te brengen dan ondergeschikte reeën. Door met een dominante geit te paren verhoogt de bok dus ook zijn eigen voortplantingssucces (Poutsma, 1987). De bokken blijven echter steeds meerdere reeëiten bezoeken, waarschijnlijk om hun kansen op polygame relaties gaaf te houden.

Veranderingen in de lente

Rond eind maart, begin april vallen de familiegroepen uiteen. De volwassen bokken zijn de eersten om de groep te verlaten. Hun gewei is nu immers vol-groeid en tijdens het vegen komt de produktie van manlijke hormonen op gang. Hierdoor worden de bokken meer agressief en begint de strijd tussen de volwassen bokken om de beste territoria (Strandgaard, 1972; Stubbe & Passarge, 1979). Ook de nu ongeveer één jaar oude bokkalveren verlaten de familiegroep, meestal spontaan. Zij zullen emigreren of rond-trekken. Moeder en dochter blijven



Het merken van territoria met geurstoffen.

Foto Pieter Elbers

Voor bokken komt het erop aan met zoveel mogelijk geiten te paren.
Foto Theo Jacobs



het langst bij elkaar. Wanneer de dracht van de volwassen reegeit op zijn einde loopt, wordt ze agressiever tegen haar dochter en maakt haar duidelijk, met dreighoudingen of door haar te verjagen, dat ze moet emigreren. Strandgaard (1972) besluit hieruit dat het sociale conflict tussen moeder en dochter de voornaamste oorzaak is van emigratie bij jaarlinggeiten. De dominante reegeiten nu ook elk een territorium innemen waarin ze hun jongen zullen werpen en grootbrengen.

Territoriaal gedrag

Het gedragspatroon behorend bij het verdedigen of opeisen van een territorium vertoont verschillende elementen waarvan het gewei vegen, markeren en agressie de meest belangrijke zijn. De toename van agressie is te wijten aan het verwijderen van de bast van het gewei (vegen), dat bij oudere bokken vroeger in het jaar gebeurt dan bij jongere bokken. Daardoor kunnen oudere bokken de beste territoria innemen. Uit de meeste studies blijkt dat een hogere leeftijd tot een hogere mate van agressie leidt en een hogere dominantiepositie, onafhankelijk van het gewicht of de geweigrootte van de bokken. Reebokburen kennen elkaar en de met geur gemarkeerde territoriumgrenzen worden meestal gerespecteerd. In de zeldzame gevallen dat het toch tot territoriale conflicten komt, zal de intensi-

teit van het conflict afhankelijk zijn van het verschil in sociale rang tussen beide concurrenten. Voor een oude dominante bok zal het volstaan impo- neergedrag en dreighoudingen aan te nemen om jonge, ondergeschikte in- dringers te verjagen. Wanneer echter twee bokken van gelijke ouderdom en rang tegenover elkaar staan kan het tot gevechten en spectaculaire achter- volgingen komen, die meestal wel van korte duur zijn (Stubbe & Passarge, 1979). Zoals bij de meeste territoriale soorten is de dominantie-verhouding sterk plaatsgebonden, de territoriu- meigenaar is alleen in zijn territorium de meest dominante reebok.

Volwassen reegeiten vertonen geen opvallend territoriaal gedrag, maar le- ven wel solitair in gedeeltelijk over- lappende home ranges (Strandgaard, 1972; Stubbe & Passarge, 1979; Vin- cent et al, 1983). Tijdens de periode dat ze moeten werpen verdedigen ze een klein territorium dat intens ge- markeerd wordt en waaruit alle an- dere reegeiten worden verjaagd (Stubbe & Passarge, 1979). Zowel de home ranges van geiten als de territo- ria van bokken worden dus veelvuldig gemarkeerd, zodat de burens geïnfor- meerd worden over de identiteit van de eigenaar en, indien een geiter haar oestrus-cyclus. Het is dus duidelijk dat territoriaal gedrag bij reeën in de eerste plaats te maken heeft met het voortplantings- gedrag. Voor reebok- ken komt het erop aan een zo groot mogelijk territorium te verdedigen te- gen indringers en te paren met zoveel mogelijk geiten. Voor reegeiten is het bezit van een gebied met veilige schuilplaatsen belangrijk om de over- levingskansen van haar jongen tijdens de eerste weken te verhogen.

Territorium bij reebok

Een goed territorium moet aan be- paalde eisen voldoen met betrekking tot de grootte, het terreingebruik, de kwaliteit en de eventuele overlap met de home ranges van geiten. In deze ei- gen- schappen zal variatie bestaan ten aanzien van het voedselaanbod, de dichtheid en de sex ratio van de popu- latie en de geografische ligging van het gebied. Ook binnen één populatie zal individuele variatie optreden af-



Soms ontstaan spectaculaire gevechten tussen bokken bij het verdedigen van een territorium.

Foto Theo Jacobs

hankelijk van de ouderdom (en dus dominantie-positie) en eventueel de conditie (gewicht) van de bokken (Strandgaard, 1972; Stubbe & Passarge, 1979; Bideau et al, 1983, 1985; Chappuis, 1985; König, 1987). De geografische ligging en de aard van het biotoop zijn van groot belang. Ree-bokken in geschikte loofbosbiotopen in Zuid-Engeland hebben territoria van 7,4 hectare (Chapman, 1977), terwijl in het harde bergklimaat van de Karpaten de territoria zich kunnen uitstrekken over 400 à 500 hectare (Stubbe & Passarge, 1979). Dit zijn uiteraard zeer extreme verschillen die we niet aantreffen als we West-Europese populaties vergelijken. Uit gegevens uit Engeland, Frankrijk, Duitsland en Zwitserland heb ik de relatie onderzocht tussen dichtheid en territoriumgrootte van de bokken (tabel 1). Deze cijfers wijzen op een afname van de territoriumgrootte bij een toenemende dichtheid (Wauters, 1989). De vraag blijft nu wat het gevolg is van wat. Neemt de dichtheid toe in goede biotopen waar bokken kleine territoria bewonen, of worden de bokken gedwongen hun territorium te verkleinen bij toenemende dichtheid door de hogere mate van concurrentie.

Het gebruik van het territorium is afhankelijk van de structuur van het bosgebied. In uitgestrekte bossen met een homogene vegetatie is ook het

terreingebruik vrij homogeen (Bideau et al, 1983; Chappuis, 1985; König, 1987). In gebieden met lage dichtheid en grote territoria (Bideau et al, 1983) zijn de territoria niet volledig exclusief, maar gaan de randen overlappen. Daarbij wordt het territorium niet homogeen gebruikt maar zal de bok zich gedurende het grootste deel van het voortplantingsseizoen ophouden in één of twee deelgebieden die zeer intens gebruikt worden (core areas) terwijl hij slechts sporadisch in de grensgebieden opduikt om te markeren. In gebieden zoals te Kalo in Denemarken (Strandgaard, 1972) waar bossen afgewisseld worden door akkers en weiland strekken de meeste territoria zich uit over de verschillende vegetatietypes. Het territoriumgebruik is hier sterk gebonden aan de bewerking van de akkers, het voedsel en dekking die de verschillende gewassen bieden.

Het territoriaal gedrag van oudere bokken heeft de wegtrek van jongere mannetjes tot gevolg. Strandgaard (1972) vond in een gebied met 11 territoriale bokken van drie jaar of ouder, dat slechts één van de vijf twee jaar oude bokken zich kon handhaven, doch zonder een territorium te verdedigen. Van de 19 jaarlingen emigreerden er 9, de overige 10 bleven in het gebied zonder een territorium te bezitten. Deze jaarlingen hielden zich meestal op langs de randen van de territoria van volwassen bokken, waar ze zich zo onopvallend mogelijk gedroef-

gen om aan de aandacht van de territoriumeigenaar te ontsnappen (Strandgaard, 1972; Stubbe & Passarge, 1979). Het lijkt er dus op dat territoriaal gedrag in onbejaagde reeën-populaties de ruimtelijke verdeling van de bokken, en dus gedeeltelijk ook de dichtheid, bepaalt.

Home range bij reegeit

Ook bij geiten hebben verschillende factoren een invloed op grootte en gebruik van de home range. Er werd geen statistisch verband gevonden tussen home range-grootte in de vroege zomer en de dichtheid, hoewel er een tendens bestaat tot afname in de grootte van de home ranges bij toenemende dichtheid (tabel 1). In de regel zijn de leefgebieden van geiten iets kleiner dan die van bokken in hetzelfde gebied (tabel 1). De jaarling-geiten emigreren of beginnen rond te zwerven in de lente. Verschillende jonge geiten vestigen zich aan de rand van hun moeder's home range, waar ze in zekere mate worden getolereerd door de drachtige geiten zolang ze ver genoeg van het centrale deel van hun home range wegblijven (Strandgaard, 1972; Stubbe & Passarge, 1979).

Het home range-gebruik van volwassen reegeiten is terug te voeren op twee factoren: het beschikken over een exclusief gebied met veel dekking om de jongen te werpen en ze te verbergen, en het foerageren in gebieden met veel en energierijk voedsel tijdens de zoogperiode.

Zowel reebokken als reegeiten vertonen in bosgebieden dus een omschakeling van territoriaal gedrag in de voortplantingsperiode naar het vormen van, veelal familiale, groepen in de winter. Het leven in een groep is enerzijds een vorm van verlengde ouderzorg van moederdieren waardoor reekalfjes beter beschermd zijn tegen predatoren en gemakkelijker toegang krijgen tot bospercelen met een goed voedselaanbod, anderzijds verspillen de dieren minder energie aan onderlinge interacties, en hoeven ze minder alert te zijn op mogelijk gevaar. 

Literatuur

- Bideau, E., J.P. Vincent, J.P. Quere, & J.M. Angilbault, 1983.
Occupation de l'espace chez le chevreuil *Capreolus capreolus*:
I. Cas des males. *Acta Oecologica, Oecol. Applicata* 4(2):163-184.

dichtheid (aantal per 100 ha)	territoriumgrootte (in hectare)	
	bokken	geiten
60	5	2
34	10	-
25	7,4	7,1
20	14	7
17	18	15
16	19	19,3
10	23	16,3
8	29	21
5	70	51

Tabel 1. Territoriumgrootte van bokken en geiten in relatie tot de dichtheid.

- Bideau, E., J.P. Vincent, & M.L. Maublanc, 1985. Organisation spatiale et sociale d'une population de chevreuils en faible densité. *Proc. Congress IUGB* 17:223-230.
Brown, J.L. 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. *The Wilson Bulletin* 76:160-169.
Chapman, D.I. 1977. Roe deer. In Corbet, G.B. & Southern, H.N. (eds.) *Handbook of British Mammals*. Blackwell, Oxford.
Chappuis, F. 1985. Comportement alimentaire du Chevreuil dans le Jura suisse déterminé au moyen de la télémétrie. *Proc. Congress IUGB* 17:431-438.
Konig, K.P. 1987. Raum-Zeit-Verhalten von Rehwild in geschlossenen Waldrevieren. *Z. Jagdwiss.* 33:168-175.
Kurt, F. 1968. *Das Sozialverhalten des Rehes*. Paul Parey, Berlin.
Poutsma, J. 1987. Social preferences by roebucks when joining family groups in winter. *Deer* 7(2):73-76.
Strandgaard, H. 1972. The Roe deer population at Kalo and the factors regulating its size. *Danish Rev. Game Biology* 7(1):1-205.
Stubbe, C. & H. Passarge, 1979. *Rehwild*. Verlag J. Neumann, Neudamm.
Vincent, J.P., Bideau, E., Quere, J.P. & Angilbault, J.M. 1983.
Occupation de l'espace chez le Chevreuil (*Capreolus capreolus*):
II. Cas des femelles. *Acta Oecologica, Oecol. Applicata* 4(4):379-389.
Wauters, L. 1989. Het sociaal gedrag van het reewild: Deel I, Territoriaal gedrag van reeën in bosrijke gebieden. *Wild, Jacht en Natuur*, 80 (4):34-36 en (5):34-36.

Luc Wauters, Universitaire Instelling Antwerpen, departement Biologie, Groep Dierecologie, Universiteitsplein 1, B-2610 Antwerpen.