

Interacties tussen runderen, edelherten en wilde zwijnen op de Zuidoost Veluwe

Opgedragen aan:

**Wijert van den Born, Beheerder van de kudde Schotse
Hooglandrunderen op Veluwezoom**

Onderzoek in opdracht van Vereniging Natuurmonumenten

Interacties tussen runderen, edelherten en wilde zwijnen op de Zuidoost Veluwe

G.W.T.A. Groot Bruinderink

D.R. Lammertsma

A.T. Kuiters

Alterra-rapport 150

Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte, Wageningen, 2000

REFERAAT

G.W.T.A. Groot Bruinderink, D.R. Lammertsma en A.T. Kuiters, 2000. *Interacties tussen runderen, edelherten en wilde zwijnen op de Zuidoost Veluwe*. Wageningen, Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte. Alterra-rapport 150. 52 blz. 19 fig.; 4 tab.; 46 ref.

In opdracht van de Vereniging Natuurmonumenten werd in de periode 1997-2000 door Alterra onderzoek gedaan naar mogelijke interacties tussen runderen, edelherten en wilde zwijnen op grasland. Runderbegrazing differentieerde de gewashoogte, waardoor keuzemogelijkheden onstonden voor edelhert en wild zwijn. Naast deze facilitatie van edelhert en wild zwijn door rund en mogelijk lokaal van wild zwijn door edelhert, trad 's winters competitie op tussen rund en edelhert. Directe confrontaties werden niet waargenomen. De groei van de kudde runderen en uitbreiding van het begrazingsgebied leidde niet tot belangrijke verschuivingen in de verspreiding van edelherten op de Zuidoost Veluwe.

Trefwoorden: edelhert, wild zwijn, rund, competitie, facilitatie

ISSN 1566-7197

Dit rapport kunt u bestellen door NLG 40,00 over te maken op banknummer 36 70 54 612 ten name van Alterra, Wageningen, onder vermelding van Alterra-rapport 150. Dit bedrag is inclusief BTW en verzendkosten.

© 2000 Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte,
Postbus 47, NL-6700 AA Wageningen.
Tel.: (0317) 474700; fax: (0317) 419000; e-mail: postkamer@alterra.wag-ur.nl

Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Alterra.

Alterra aanvaardt geen aansprakelijkheid voor eventuele schade voortvloeiend uit het gebruik van de resultaten van dit onderzoek of de toepassing van de adviezen.

Alterra is de fusie tussen het Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN) en het Staring Centrum, Instituut voor Onderzoek van het Landelijk Gebied (SC). De fusie is ingegaan op 1 januari 2000.

Inhoud

Samenvatting	7
1 Inleiding	9
2 Werkwijze	13
2.1 Mestdichtheid als maat voor presentie	13
2.2 De onderzoekslocaties	13
2.2.1 Groenendaal	14
2.2.2 De wildweiden	16
2.3 De inventarisaties van de Vereniging Wildbeheer Veluwe	17
3 Resultaten	19
3.1 Mestdichtheid, gewashoogte en standing crop op Groenendaal	19
3.2 De directe waarnemingen op Groenendaal	26
3.3 Samenvatting Groenendaal	27
3.4 Mestdichtheid en gewashoogte op de wildweiden	28
3.5 Samenvatting wildweiden	30
3.6 De inventarisaties van de Vereniging Wildbeheer Veluwe	31
3.7 Samenvatting inventarisaties	31
4 Discussie	33
5 Conclusies en aanbevelingen	37
5.1 Aanbevelingen voor het beheer	38
6 Dankwoord	41
Literatuur	43
Bijlage 1 De vegetatiesamenstelling op Groenendaal in 1998 en 2000	47

Samenvatting

In 1982 werden door de Vereniging Natuurmonumenten in het Nationaal Park Veluwezoom Schotse Hooglandrunderen uitgezet. Vanaf het einde van de jaren tachtig ontwikkelde de kudde zich zeer voorspoedig. Over de relaties tussen de runderen en de reeds aanwezige hoefdiersoorten tastte men echter in het duister. De verwerving van de 60 ha grote, voormalige landbouwenclave Groenendaal, betekende een mogelijkheid om onderzoek te doen naar mogelijke interacties tussen runderen en edelherten. In 1997 verzocht Natuurmonumenten Alterra dit onderzoek ter hand te nemen.

Behalve op Groenendaal werden ook gegevens verzameld op enkele, meer centraal in het bosgebied gelegen wildweiden. Het onderzoek werd tevens uitgebreid met het wilde zwijn. De resultaten van de jaarlijkse bestandsinventarisaties van edelherten door de Vereniging Wildbeheer Veluwe werden nader geanalyseerd om te bezien of zich in de afgelopen jaren verschuivingen hadden voorgedaan in aantallen edelherten in de regio.

Het bezoek van edelherten en wilde zwijnen aan de wildweiden verliep volgens hetzelfde patroon als aan Groenendaal; de aanwezigheid van runderen had hierop geen effect. Door het plaatsen van een raster was in het eerste jaar van het onderzoek slechts de helft van Groenendaal toegankelijk voor de runderen, terwijl edelhert en wild zwijn het gehele gebied konden bezoeken. De terreingedeelten waren vergelijkbaar wat betreft de samenstelling van de vegetatie. Het bleek dat de runderen in staat waren om relatief hoog, moeilijk verteerbaar gras te consumeren. Zij creëerden daardoor de mogelijkheid voor edelhert en wild zwijn om het gewas selectief te begrazen. Zowel edelhert als wild zwijn legden een duidelijke voorkeur aan de dag voor het door de runderen begraasde gedeelte. De relatie tussen de presentie van edelherten en wilde zwijnen met de gewashoogte verliep volgens een optimumkromme, waarbij het optimum van het edelhert ongeveer 7 cm hoger was gelegen dan dat van het wilde zwijn. Dit betekent dat begrazing door het edelhert ook kon resulteren in een aantrekkelijker gewas voor wilde zwijnen. Er trad dus facilitatie op van edelhert en wild zwijn door het rund en mogelijk lokaal van wild zwijn door edelhert. Ingeval van rund en edelhert kon facilitatie omslaan in competitie wanneer, als gevolg van bijvoeding, de dichtheden aan runderen 's winters lokaal erg opliepen.

Op Groenendaal konden de drie soorten gelijktijdig naast elkaar voorkomen, zonder dat zich daarbij directe interacties voordeden.

Uit de analyse van de inventarisaties van de Vereniging Wildbeheer Veluwe bleek, dat zich in de afgelopen tien jaren geen belangrijke verschuivingen voordeden in de aantallen edelherten op de Zuidoost Veluwe.

1 Inleiding

In het bos en natuurgebied van de Zuidoost Veluwe, met onder andere het Nationaal Park Veluwezoom en de Loenermark, bevinden zich populaties edelherten, wilde zwijnen, damherten en reeën. Naast deze soorten werden in 1982 Schotse Hooglandrunderen in het gebied geïntroduceerd met als voornaamste doel het terugdringen van de vergrassing. Aanvankelijk verbleven ze in een klein raster, later werd hun leefgebied vergroot en kon de kudde zich uitbreiden (Fig. 1).

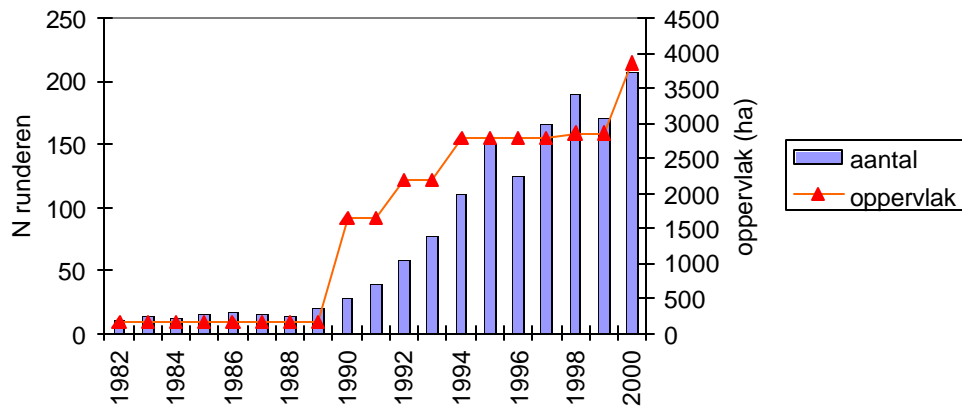


Fig. 1. Aantal Schotse Hooglandrunderen en de oppervlakte van hun leefgebied in het NP Veluwezoom (bron: W. van den Born, Natuurmonumenten).

Het natuurlijk voedsel van hoefdieren als edelhert, damhert, ree en wild zwijn bestaat in belangrijke mate uit eikels of beukennoten. Daarnaast delen ze met de runderen een voorkeur voor het blad en de knoppen van gevestigde jonge boompjes. Grote dichtheden aan hoefdiersoorten kunnen dan ook de verjonging van met name loofboomsoorten belangrijk vertragen (Jorritsma *et al.* 1997).

Eigenaren van bosgebieden grenzend aan het ca 5000 ha grote Nationaal Park Veluwezoom, eigendom van de Vereniging Natuurmonumenten, berichten over een toename van het aantal edelherten in hun gebied met een daarmee samenhangende, verhoogde graasdruk op de bosverjonging. Dit verschijnsel wordt door hen in verband gebracht met de toename van de aantallen Schotse Hooglanders in de Imbos en de Loenermark, waardoor edelherten deze laatste twee gebieden zouden gaan mijden.

In 1997 verzocht de Vereniging Natuurmonumenten daarom het IBN-DLO, thans Alterra, om een onderzoek te starten naar mogelijke interacties tussen Schotse Hooglanders en edelherten.

Onderscheid tussen grazers

Dat enkele soorten grote, herbivore zoogdieren naast elkaar hetzelfde gebied bevolken is meer regel dan uitzondering. Voor een deel berust dit verschijnsel op differentiatie tussen hoefdiersoorten in spijsverteringsfysiologie (Hofmann 1989). Een belangrijke bouwsteen van planten is cellulose, veruit het meest voorkomende koolhydraat, dat dient ter versteviging van de celwand en de belangrijkste energiebron vormt voor herbivoren. Voor de benutting van cellulose is de herbivoor aangewezen op micro-organismen die het afbreken tot stoffen die door de gastheer kunnen worden benut.

In dit onderzoek staan centraal de herkauwers rund en edelhert en de niet-herkauwer, het wilde zwijn. Herkauwers beschikken over een relatief grote maag die uit vier samenhangende delen bestaat: pens, netmaag, boekmaag en lebmaag. De wanden van de maag zijn bezet met papillen die zorgen voor een belangrijke oppervlaktevergroting, waardoor absorptie van bijvoorbeeld vrije vetzuren goed mogelijk wordt (Hofmann 1989). De dieren kunnen de doorstromingsnelheid van het voedsel van de pens-netmaag naar de boekmaag reguleren. Binnen de groep herkauwers wordt onderscheid gemaakt in drie hoofdstrategieën (Hofmann 1989):

- 'browsers': Soorten die tot deze groep behoren zijn slechts beperkt in staat om cellulose te verteren en eten dan ook bij voorkeur cellulose-arm voedsel zoals bladeren van bomen en struiken en kruiden. De pens is naar verhouding klein en de doorstromingsnelheid van het voedsel hoog. Voorbeelden zijn ree, eland en witstaarthert.
- 'grazers': De soorten binnen deze groep kunnen naar verhouding meer voedsel opnemen en dit langer onderwerpen aan de invloed van microben, waardoor het cellulose beter verteerd wordt; ze zijn dus bij uitstek aangepast aan het eten van grassen. Voorbeelden zijn rund, schaap, buffel en bison.
- 'intermediate feeders': De strategie binnen deze groep houdt het midden tussen die van beide genoemde groepen: de soorten uit deze groep kunnen zich aanpassen aan celluloserijk en aan cellulosearm voedsel, een flexibele strategie dus, met alle voordelen van dien. Tot de intermediate feeders behoren bijvoorbeeld het edelhert en het damhert.

Van het eenmagige (monogastrische) wilde zwijn weten we dat het goed in staat is om vezelrijk materiaal zoals grassen te verteren: in mastarme jaren is breedbladig gras een goed vervangend voedsel, waarop de dieren in goede conditie blijven (Groot Bruinderink *et al.* 1994).

Interacties

Waar meerdere soorten grote grazers naast elkaar voorkomen, zijn menukeus, terreingebruik en aantalontwikkeling onder meer afhankelijk van interacties tussen die soorten. In het algemeen zijn tussen herbivoren drie typen interacties mogelijk: mutualisme en commensalisme (positief) en competitie (negatief). Bij mutualisme is er sprake van wederzijds profijt terwijl bij commensalisme een van de soorten profiteert van de aanwezigheid van de andere soort (ook wel facilitatie genoemd). Bij competitie is er sprake van benadeling van de ene soort door de andere, of van wederzijdse benadeling van soorten (Dodds 1997). De meest optredende vormen van interactie tussen soorten herbivoren zijn competitie en facilitatie.

Competitie

Er zijn twee vormen van competitie te onderscheiden: symmetrische- of directe competitie (Engels: resource competition) en asymmetrische competitie of 'amensalisme' (Engels: interference competition; Wiens 1989; Putman 1996; Prins 1998). Voorwaarde voor de eerste vorm van competitie is, dat de populaties beperkte hulpbronnen moeten delen, waarbij de gezamenlijke exploitatie ervan een negatief effect heeft op één dan wel beide soorten en daardoor ook gevolgen voor hun populatie(s). Symmetrische competitie tussen kangaroes en schapen in Australië werd gevonden door Edwards *et al.* (1996). Prins (1996) vond dat het verdwijnen van olifanten uit het Lake Manyara National Park (Tanzania) door stroperij, een positief effect had op de aantallen Afrikaanse buffels. Asymmetrische competitie houdt in dat soort A negatief wordt beïnvloed door soort B, terwijl B daar geen aantoonbaar voordeel bij heeft. Een voorbeeld is het Noord Amerikaans muilnierhart, dat zijn favoriete habitat minder gaat gebruiken indien daar runderen aanwezig zijn (Loft *et al.* 1991). Eenzelfde scheiding van habitat trad op tussen gemzen en geïntroduceerde schapen (Rebollo *et al.* 1993). Een ander voorbeeld is het negatief effect van toenemende aantallen megaherbivoren als olifant of neushoorn op het voorkomen van lichtere soorten als giraffe, koedoe, gerenuk en rietbok (Owen-Smith 1988).

Facilitatie

Facilitatie is een interactie tussen soorten, waarbij de ene soort geen nadeel ondervindt van de interactie met de andere, terwijl omgekeerd die andere er baat bij heeft. Voorbeelden van facilitatie komen voornamelijk uit open graslandssystemen zoals de Serengeti in Oost Afrika (Vesey-Fitzgerald 1960; Sinclair & Norton-Griffith 1982). Bekend is het voorbeeld van interactie tussen zebra, topi, gnoe en Thomson gazelle, die in de tijd na elkaar de grasvlakten in de Serengeti afgrazen ("grazing succession"), waarbij de soort die eerder komt een kwalitatief beter gras achterlaat voor de soort die daarna komt (Gwyne & Bell 1968). Hoe complex deze interacties kunnen zijn blijkt uit een studie van De Boer & Prins (1990), waarin geen facilitatie tussen grotere soorten als buffel, olifant, Burchell's zebra en gnoe kon worden vastgesteld.

Onderliggende mechanismen of implicaties van sympatrie worden vrijwel nergens in de literatuur geanalyseerd. Dit geldt zowel voor studies in savanneachtige, open landschappen in aride gebieden waar een groot aantal soorten hoefdieren naast elkaar voorkomt, als in de gematigde en arctische streken (Putman 1996). In geen enkel geval wordt duidelijk welke rol competitie of facilitatie speelt bij de totstandkoming van de ecologische scheiding tussen soorten. Putmans' uitputtende analyses van populatiedynamica van hoefdiersoorten die het New Forest bevolkten over de afgelopen 40 jaar leveren geen indicatie op omtrent competitie. Ook Jedrzejska *et al.* (1996), die beschikten over gegevens van aantallen edelherten, reeën, wisenten, elanden en damherten in Bialowieza (Polen) over een tijdvak van meer dan 100 jaar, vonden geen aanwijzingen voor onderlinge effecten op elkaars aanwezigheid. Er zijn andere voorbeelden van coëxisterende paarden, runderen, muilnierherten, edelherten, elanden en witstaartherten, waartussen geen competitie kon worden vastgesteld (Salter & Hudson 1980).

2 Werkwijze

2.1 Mestdichtheid als maat voor presentie

Als maat voor presentie van hoefdieren is gekozen voor de mestdichtheid: het aantal mesthopen per standaardoppervlakte (Neff 1968). De mestdichtheid werd bepaald volgens de plot-clearance methode (Putman 1990; Mayle *et al.* 1999), waarbij de uitwerpselen steeds bij ieder veldbezoek van de transecten worden verwijderd, teneinde dubbeltellingen bij een volgend bezoek te voorkomen. Nadeel van deze methode kan zijn dat bij een lage populatiedichtheid de dataset teveel nulwaarden en een grote mate van variatie in aantallen uitwerpselen tussen de transecten vertoont, waardoor statistische interpretatie bemoeilijkt wordt. Een transecttelling werd zoveel mogelijk door dezelfde twee waarnemers uitgevoerd om de menselijke fout te standaardiseren (Neff 1968). Bij het onderzoek werden geen damherten en reeën betrokken, omdat hun uitwerpselen niet gemakkelijk zijn te vinden.

Mest van edelhert, wild zwijn en rund ziet er over het algemeen heel verschillend uit. Onder een mesthoop (Eng. pellet group) verstaan we: het totaal aan uitwerpselen waarvan met een hoge mate van consensus tussen de waarnemers kan worden aangenomen dat ze tot een en dezelfde mestlozing van het dier behoorden. Dat wil lang niet altijd zeggen dat de samenstellende delen van een mesthoop altijd mooi bijeen liggen. Zelfs onder het lopen en rennen wordt gemest, zodat onderdelen van de lozing in een langgerekte rij komen te liggen. Het tempo waarin de mest verdwijnt, de afbraaksnelheid, is onder meer afhankelijk van samenstelling en weersomstandigheden. Om te voorkomen dat hierdoor mesthopen werden gemist moest maandelijks worden gecontroleerd. Het aantal en de lengte van de strata (transecten) moest tevens voldoende zijn om per maand een representatief aantal mesthopen te verzamelen.

2.2 De onderzoekslocaties

Het onderzoek werd uitgevoerd binnen twee begroeiingstypen: voormalige cultuurgrond en wildweide. Uit eerdere studies was bekend dat runderen een grote voorkeur voor het vegetatietype voormalige cultuurgrond en wildweide hebben (Groot Bruinderink 1996). Voor het ontdekken van mesthopen, het doen van metingen aan het gewas en voor het verrichten van aanvullende, directe observaties zijn voormalige cultuurgrond en wildweide het gemakkelijkste terreintype. Centraal binnen het onderzoek stond de voormalige landbouwenclave Groenendaal, die recentelijk door Natuurmonumenten was verworven. Daarnaast werden waarnemingen verricht op enkele wildweiden in het bosgebied van de Imbos en de Loenermark. Om mogelijk veranderingen in het gebruik van de Zuidoost Veluwe door edelherten te ontdekken, zijn over een periode van 10 jaar de telresultaten van de Vereniging Wildbeheer Veluwe geanalyseerd.

2.2.1 Groenendaal

Groenendaal bestaat uit ongeveer 60 ha cultuurgrond. In het seizoen 1996-97 is hier voor het laatst landbouw (een wisselteelt van rogge, tarwe, gerst) gepleegd. Tot 1998 konden alleen edelherten, damherten en reeën van het gebied gebruik maken; runderen en wilde zwijnen werden middels een raster buitengesloten. In juni 1998 werd het raster om Groenendaal verwijderd en werd het gebied d.m.v. een 5 draads runderraster opgesplitst in twee deelgebieden waarvan er slechts één voor runderen toegankelijk was (deelgebied 1 in onderstaand overzicht); edelherten, reeën en wilde zwijnen hadden toegang tot beide deelgebieden. In juni 1999 werd het raster tussen deelgebied 1 en 2 verwijderd, waarmee de hele Groenendaal voor alle diersoorten toegankelijk werd.

Onderzoeksituatie Groenendaal:

	Deelgebied 1			Deelgebied 2		
	rund	edelhert	wild zwijn	rund	edelhert	wild zwijn
Periode 1: 01/05/98- 31/05/99	+	+	+	-	+	+
Periode 2: 01/06/99- 31/04/00	+	+	+	+	+	+

In beide deelgebieden werden 8 transecten uitgezet met een lengte van 150 m en een breedte van 2 m, waarop maandelijks van 28 mei 1998 t/m 3 april 2000 de mestdichtheid van rund, edelhert en wild zwijn alsmede de gewashoogte werd bepaald. Tevens werd elk seizoen het voedselaanbod bepaald, in de vorm van de standing crop (sc) aan levend materiaal. De vegetatiehoogte werd bepaald met behulp van een meetschijf. De standing crop werd op ieder transect in duplo bepaald door het knippen van 40*40 cm². De levende biomassa in deze monsters werd gedroogd gedurende 24 uur bij 70 °C en vervolgens gewogen.

Op 19 mei 1998 en 26 mei 2000 werd van vier transecten de vegetatiesamenstelling bepaald, twee aan de noordzijde en twee aan de zuidzijde van het tussenraster. Van iedere soort werd een gemiddelde abundantie geschat volgens de schaal van Tansley ((1: zeldzaam (rare); 2 hier en daar (occasional); 3 talrijk (abundant); 4 co-dominant; 5 dominant)). In 1998 was het seizoen ten tijde van de opname voor diverse plantensoorten (m.n. grassen, enkele kruisbloemigen en composieten) nog te vroeg om de soorten tot op soortniveau te kunnen determineren. Het jaar 2000 kende een vroeg groeiseizoen en de meeste soorten konden op naam worden gebracht. De naamgeving is volgens de 22e druk van de Flora (Van der Meijden, 1996).

In 1998 werden in totaal 44 plantensoorten aangetroffen (Bijlage 1). De vegetatie was kenmerkend voor een recent uit cultuur genomen graanakker met een dominantie van Kweek en diverse soorten die kenmerkend zijn voor voormalige roggeakkers zoals Voederwikke, Eenjarige hardbloem, Gewone hennepnetel en Windhalm. In 2000 werden in totaal 86 plantensoorten aangetroffen (Bijlage 1). Vermeldenswaardig is het voorkomen van vijf Rode Lijstsoorten (volgens Van der Meijden *et al.* 2000),

t.w. Valse kamille, Dwergviltkruid, Bosdroogbloem, Glad biggekruid en Blauw walstro. De vegetatie was overwegend grazig van karakter met akkeronkruiden en diverse ruderaal soorten. Er was een duidelijke 'patchy' structuur met een afwisseling van kort afgegraste en nagenoeg onbegraaste plekken. Kweek was nog steeds dominant. Een aantal andere soorten, in 1998 nog algemeen, was qua abundantie afgenomen, zoals Gewoon herderstasje, Vogelmuur, Akkerdistel, Voederwikke en Knopherik. Voor de twee laatst genoemde soorten was deze afname het sterkst in het langst begraaste deel. Rogge, Rode klaver, Kleine veldkers en Vlasbekje werden niet meer aangetroffen. Witte klaver, in 1998 reeds een algemene soort, was verder toegenomen, het meest in het langst begraaste deel.

Een aantal soorten dat in 1998 nog minder algemeen voorkwam (abundantie <3), was in 2000 algemeen (abundantie >3). Voorbeelden hiervan waren Canadese fijnstraal, Veldereprijs, Valse kamille, Akkervergeet-mij-nietje, Jacobskruiskruid, allemaal typische akkeronkruiden. Tegelijkertijd is een aantal grassen verschenen of qua abundantie toegenomen dat duidt op een verschraling van de bodem, zoals Zachte dravik, Gewoon struisgras, Gestreepte witbol, Schapegras en Zilverhaver. Dit indiceert een geleidelijke overgang naar een schraler graslandtype waarbij voornoemde grassoorten in betekenis zullen toenemen en Kweek geleidelijk minder dominant zal worden. Slechts hier en daar werden exemplaren aangetroffen van houtige soorten zoals van Zachte berk, Braam, Grauwe wilg en Amerikaanse vogelkers. Deze individuen waren zonder uitzondering sterk begraasd.

Op basis van de inventarisatie van de vegetatie kon in 1998 worden geconcludeerd dat op het moment dat het tijdelijk raster werd geplaatst de vegetatiesamenstelling aan beide zijden van het raster grotendeels overeenkomstig was. Ook in 2000 waren er geen aantoonbare verschillen in de vegetatiesamenstelling tussen de zuid- en noordzijde van Groenendaal, respectievelijk het deel dat in 1998 (deelgebied 1) en in 1999 (deelgebied 2) in runderbegrazing werd genomen.

Het onderzoek leverde een groot aantal gegevens op aangaande het verloop van de gewashoogte, de standing crop en de mestdichtheid. Het verschil in gevonden waarden tussen de deelgebieden 1 en 2 werd getoetst middels (two-tail) Student's t-testen met een significantieniveau van $P \leq 0,05$.

Daarnaast is getoetst of er verband bestond tussen de aanwezigheid van een diersoort enerzijds en de gewashoogte of de aanwezigheid van een andere diersoort anderzijds¹. Naast gewashoogte als verklarende variabele voor de presentie van een soort, is tevens gekeken naar het effect van het kwadraat van de gewashoogte en van de presentie van een andere diersoort. Deze termen werden in wisselende volgorde in de regressie opgenomen en hun bijdrage werd als significant beschouwd indien $P \leq 0,05$. De presentie van een hoefdiersoort werd berekend als log (aantal

¹ Om het verband te onderzoeken tussen de presentie 'Y' van een diersoort en de gewashoogte of de presentie van een andere diersoort 'X', is gebruik gemaakt van een gegeneraliseerd lineair model met een Poisson verdeling (McCullagh & Nelder 1989; Oude Voshaar 1994):

$$\log [E(Y_i)] = \text{const} + \sum_i \beta_j x_{ij}$$

mesthopen + 1). Er werd in deze analyse onderscheid gemaakt tussen twee seizoenen, namelijk het productieve seizoen dat liep van 1 mei t/m 31 augustus en het niet-productieve seizoen dat liep van 1 september t/m 30 april. In totaal werd over een periode van 22 maanden waargenomen.

Hypothese

Uit de mestdichtheid zou moeten blijken of de edelherten en wilde zwijnen beide deelgebieden in dezelfde mate benutten. De nulhypothese H_0 die wordt getoetst luidt:

de presentie van runderen heeft geen effect op de presentie van edelherten en wilde zwijnen.

De alternatieve hypothese H_1 luidt:

de presentie van runderen heeft wel effect op de presentie van edelherten en wilde zwijnen.

De directe waarnemingen op Groenendaal

Uit het tellen van mesthopen op Groenendaal kon worden opgemaakt of dit gebied zowel door runderen als door edelherten en wilde zwijnen werd benut. Omdat niet kon worden uitgesloten dat de soorten elkaar in de tijd zouden mijden, zijn aanvullend directe observaties verricht vanuit een schuilhut middenin het gebied. Er werd daarbij gebruik gemaakt van diverse typen verrekijkers, waaronder infraroodkijkers en restlichtversterkers.

Genoteerd werden: de datum, de naam van de waarnemer, het tijdstip, de diersoort, het geslacht, de leeftijd, een maat voor de onderlinge menging van de dieren, het soort van interacties tussen de soorten en de onderlinge afstandsverandering die het gevolg was.

2.2.2 De wildweiden

Op iedere wildweide werden 4 transecten uitgezet. Het verzamelen van de gegevens omtrent gewashoogte en mestdichtheid verliep analoog aan de op Groenendaal gevolgde methode. Binnen het runderbegrazingsgebied werd het gebruik van twee wildweides (Noordhoek en VIP) door edelherten, wilde zwijnen en runderen gemeten. Daarnaast werden twee wildweiden (Steinhul en Totel) bij het onderzoek betrokken in de Loenermark, in een gebied waar geen runderen voorkwamen. Hieruit moest blijken of de edelherten en wilde zwijnen beide type wildweiden in dezelfde mate benutten (of de nulhypothese kon worden gehandhaafd). Een mogelijk nadeel hierbij was, dat de wildweides onderling niet goed vergelijkbaar waren, bijvoorbeeld wat betreft aanwezigheid van recreanten of andere verstoringbronnen, beheer etc.

2.3 De inventarisaties van de Vereniging Wildbeheer Veluwe

Jaarlijks worden in het voorjaar op een groot aantal plaatsen op de Veluwe de aantallen edelherten geïnventariseerd. Analyse van die telgegevens kan licht werpen op de vraag of op de Zuidoost Veluwe inderdaad sprake is geweest van verschuivingen in aantallen edelherten zoals aangegeven door beheerders in aangrenzende terreinen van de Vereniging Natuurmonumenten.

3 Resultaten

3.1 Mestdichtheid, gewashoogte en standing crop op Groenendaal

Presentie runderen

De presentie van runderen op Groenendaal piekte in voorjaar en zomer en nam af in de loop van de herfst en de winter (Fig. 2). Alhoewel de runderen vrijwel direct na openstelling deelgebied 1 en 2 in gebruik namen, bleef deelgebied 1 in de loop van het onderzoek het drukst bezocht. Het verschil was significant in oktober en november 1999 ($P = 0,01$) en in februari 2000 ($P = 0,005$). Pas aan het einde van de onderzoekperiode nam dit verschil af.

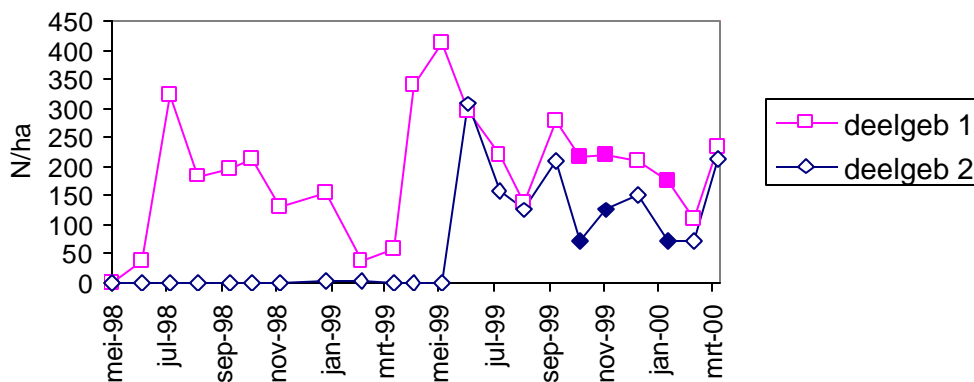


Fig. 2. Het gemiddeld aantal mesthopen van runderen per ha in deelgebied 1 en 2. Gesloten symbolen duiden op een significant verschil tussen deelgebied 1 en 2.

Presentie edelherten

Piekwaarden in het bezoek van edelherten waren het duidelijkst in het eerste jaar van onderzoek en gelegen in de winterperiode (Fig. 3). Edelherten hadden een voorkeur voor deelgebied 1 in november 1998, januari, april 1999 ($P < 0,001$), mei 1999 ($P = 0,003$), juli 1999 ($P < 0,001$), augustus 1999 ($P = 0,04$) en december 1999 ($P = 0,004$). In de overige maanden was het verschil niet significant ($P > 0,05$).

Presentie wilde zwijnen

Wilde zwijnen bezochten het gebied met name in de zomer, de nawinter en het vroege voorjaar (Fig. 4). Wilde zwijnen hadden een voorkeur voor deelgebied 1 in augustus 1998 ($P = 0,03$), februari 1999 ($P = 0,02$), maart ($P = 0,02$), juni 1999 ($P = 0,006$), juli 1999 ($P = 0,01$), augustus 1999 en december 1999 ($P = 0,02$), januari 2000 ($P = 0,001$) en april 2000 ($P = 0,03$). In de overige maanden was het verschil niet significant ($P > 0,05$).

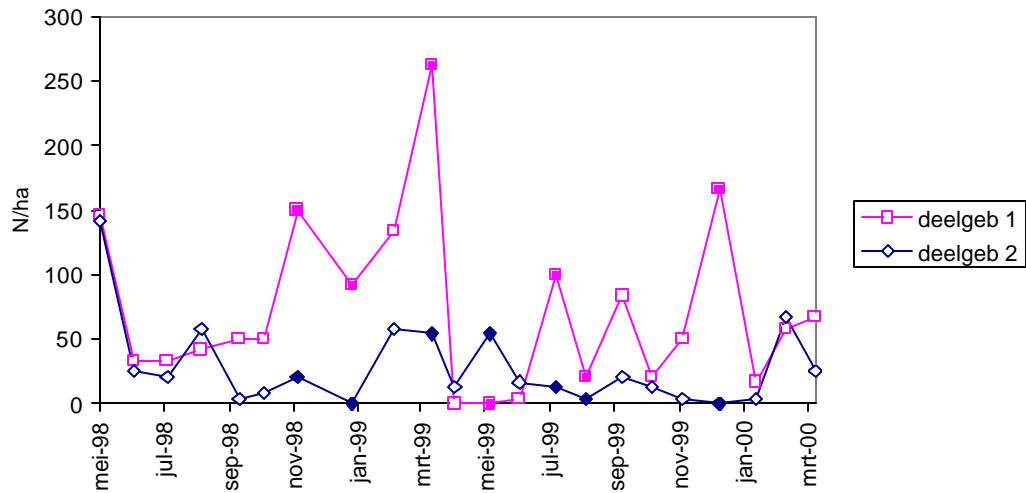


Fig. 3. Het gemiddeld aantal mesthopen van edelherten per ha in deelgebied 1 en 2. Gesloten symbolen duiden op een significant verschil tussen deelgebied 1 en 2.

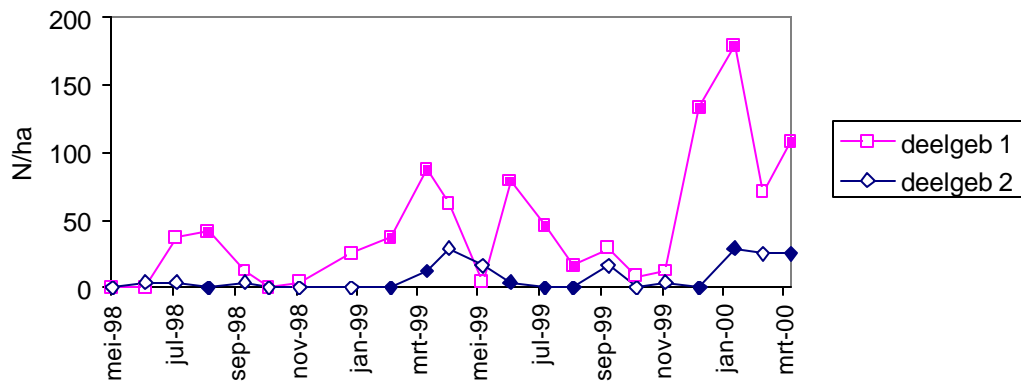


Fig. 4. Het gemiddeld aantal mesthopen van wilde zwijnen per ha in deelgebied 1 en 2. Gesloten symbolen duiden op een significant verschil tussen deelgebied 1 en 2.

Gewashoogte

De gewashoogte piekte in beide jaren in de zomer en bereikte de laagste waarden in de winter (Fig. 5). Met uitzondering van de maand juni 1998 ($P = 0,15$) was de gewashoogte in deelgebied 1 altijd lager dan in deelgebied 2 (in mei 1998, $P = 0,03$, overige maanden $P < 0,001$). Het niveau van de maximum en minimumhoogte lag in het tweede jaar van onderzoek lager dan in het eerste jaar. Het verschil in gewashoogte tussen deelgebied 1 en 2 nam af van ongeveer 10 cm in periode 1 naar ongeveer 5 cm in periode 2.

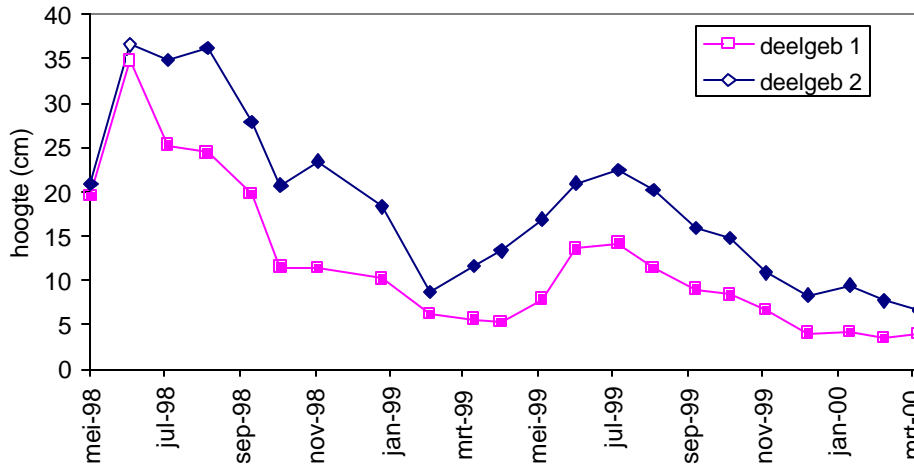


Fig. 5. Het verloop van de gewashoogte in deelgebied 1 en 2. Gesloten symbolen duiden op een significant verschil tussen deelgebied 1 en 2.

Als gevolg van de begrazing door de runderen was de variatiecoëfficiënt van de gewashoogte in deelgebied 1 groter dan in deelgebied 2 (Fig. 6). Pas aan het einde van de onderzoeksperiode werd dat verschil geringer.

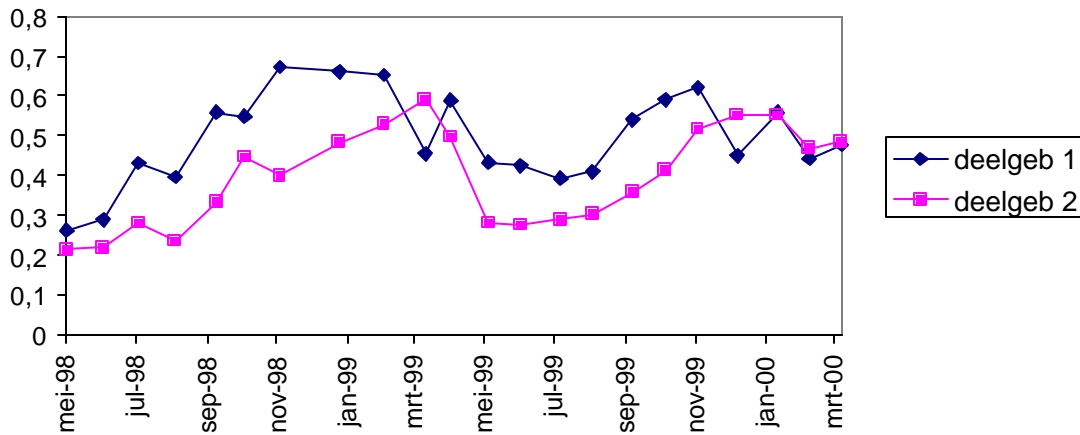


Fig. 6. Het verloop van de variatiecoëfficiënt van de gewashoogte in deelgebied 1 en 2.

Standing crop

De standing crop piekte in juni-juli, eveneens op een lager niveau in het tweede jaar van onderzoek (Fig. 7). Het productieniveau nam dus in twee jaar tijd af. De dalwaarden werden in de winter bereikt.

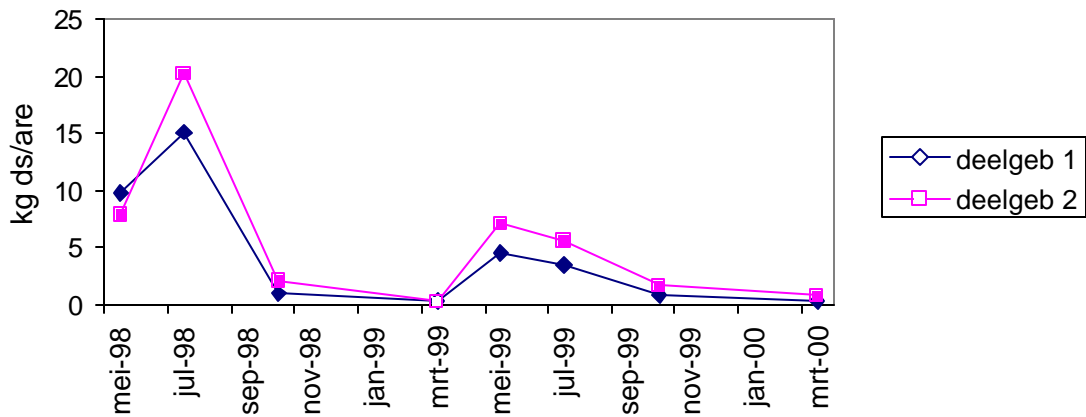


Fig. 7. Het verloop van de standing crop in deelgebied 1 en 2. Gesloten symbolen duiden op een significant verschil tussen deelgebied 1 en 2.

Bij de aanvang van het experiment in mei 1998 was er nauwelijks verschil in standing crop tussen deelgebied 1 en 2 (3,1 kg ds/100 m²; P = 0,04). In juli 1998, was er al sprake van een duidelijk verschil: in deelgebied 2 stond gemiddeld 8,2 kg ds/100 m² meer dan in deelgebied 1 (P = 0,003). In oktober 1998 was het verschil gering, ongeveer 0,9 kg ds/100 m² (P = 0,024). In maart 1999 was er geen verschil in sc. In juni en augustus 1999 stond er in deelgebied 2 ongeveer 4 kg ds/100 m² meer dan in deelgebied 1 (P = 0,004 en P = 0,022). In de loop van de herfst en winter verdween het verschil weer, respectievelijk 1,4 en 0,7 kg ds/100 m² meer in deelgebied 2 (P = 0,0024 en P = 0,010).

Introductie van runderbegrazing had geen duidelijk effect op de variatiecoëfficiënt van de standing crop (Fig. 8).

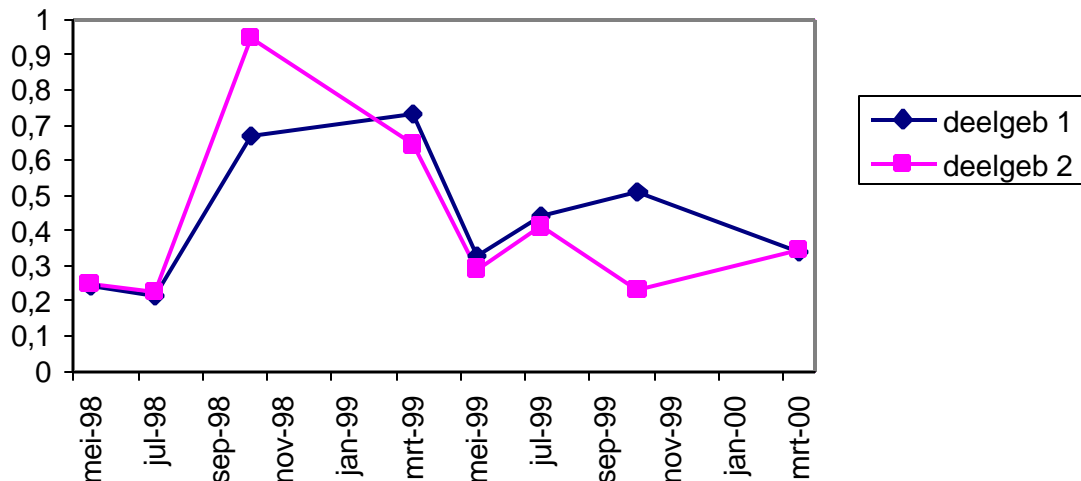


Fig. 8. Het verloop van de variatiecoëfficiënt van de standing crop in deelgebied 1 en 2.

De relatie tussen gewashoogte en standing crop

Onderzocht werd het exponentiële verband tussen standing crop 'Y' en gewashoogte 'X': $Y = A + B \cdot R^X$ voor deelgebied 1 en 2. De uitkomst was als volgt (Fig. 9):

deelgebied 1: $Y = -32,2 + 29,0 \cdot 1,0245^{**}X$; $R^2 = 72,6$; $P < 0,001$

deelgebied 2: $Y = -0,66 + 1,33 \cdot 1,0946^{**}X$; $R^2 = 75,4$; $P < 0,001$

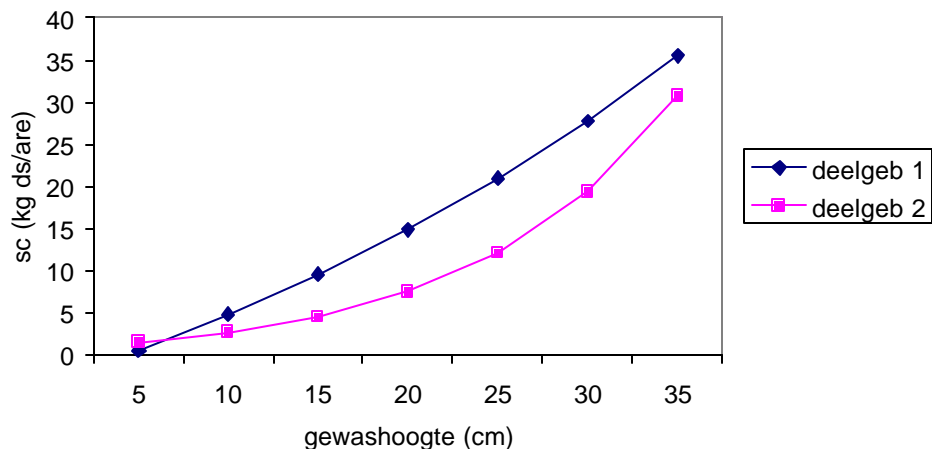


Fig. 9. Het verband tussen de standing crop en de gewashoogte in deelgebied 1 en 2.

Bij gelijke gewashoogte was de standing crop in deelgebied 2 lager dan mocht worden verwacht op basis van het resultaat in deelgebied 1.

Relatie hoefdieren-vegetatie

Omdat het effect van seizoen altijd significant was ($P < 0,001$), werd de regressie voor zomers (0105-3108) en winters (0109-3004) apart gedaan. De uitkomst van de regressieanalyse is vermeld in Tabel 1. Interacties van termen waren nooit significant

Tabel 1. Uitkomst regressieanalyse van het verband tussen de presentie van een hoefdier-soort, altijd berekend als $\log(\text{aantal mesthopen} + 1)$ en de gewashoogte dan wel de presentie van andere hoefdier-soorten in de zomer (0105-3108) en de winter (0109-3004). Term: verklarende term in het model. Meanh en meanh²: respectievelijk gemiddelde gewashoogte en het kwadraat daarvan. pres-ru: presentie runderen in $\log(\text{aantal rundermesthopen} + 1)$ etc. n.s.: niet significant.

term	meanh	meanh ²	pres-ru	pres-eh	pres-wz
zomer					
pres-ru	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.
pres-eh	P < 0,001 optimum	P < 0,001 optimum	n.s.	*	n.s.
pres-wz	P = 0,02 optimum	P = 0,02 optimum	P = 0,01 positief	n.s.	*
winter					
pres-ru	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.
pres-eh	n.s.	n.s.	P = 0,02 negatief	*	n.s.
pres-wz	P < 0,001 negatief	n.s.	n.s.	n.s.	*

Rund zomer

Er bestond geen verband tussen de aanwezigheid van runderen en de gemiddelde gewashoogte of de aanwezigheid van edelherten en wilde zwijnen. Wel was er sprake van een omslagpunt bij 30 cm (Fig. 10).

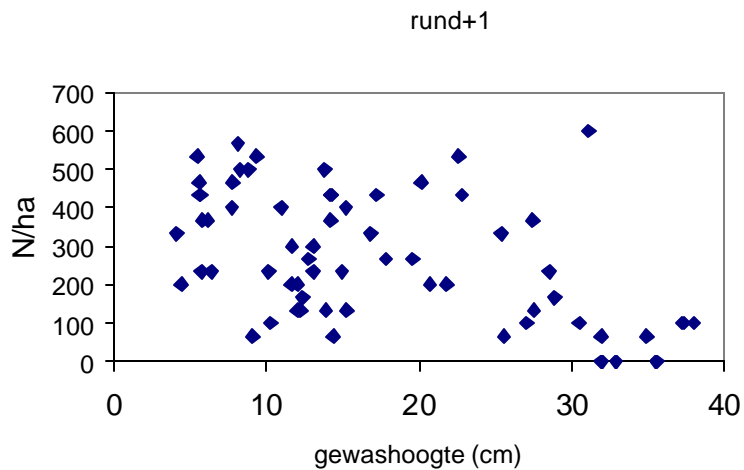


Fig. 10. Het verband tussen de gewashoogte en de presentie van runderen in de zomer in deelgebied 1.

Beneden een gewashoogte van ± 30 cm bestond geen voorkeur voor een bepaalde gewashoogte: noch meanh , de lineaire term, noch meanh^2 , de kwadratische term, bleken dan significant. Een model met alleen een constante erin was het beste, dus onafhankelijk van de gewashoogte:

$$\text{rund} + 1 = e^{2.10} = 8,2$$

Boven een gewashoogte van 30 cm luidde de beste voorspelling:

$$\text{rund} + 1 = e^0 = 1.$$

Rund winter

's Winters was er geen sprake van enig verband tussen het aantal rundermesthopen en de corresponderende gewashoogte of de presentie van edelherten en wilde zwijnen.

Edelhert zomer

Het aantal edelhertmesthopen vertoonde geen verband met het aantal mesthopen van rund en wild zwijn. Wel was sprake van een sterk verband tussen het aantal mesthopen van het edelhert en de corresponderende hoogte van het gewas ($P < 0,001$). Dit verband verliep volgens een optimumkromme met een optimum bij ongeveer 22 cm ($P < 0,001$; $R^2 = 0,25$; Fig. 11).

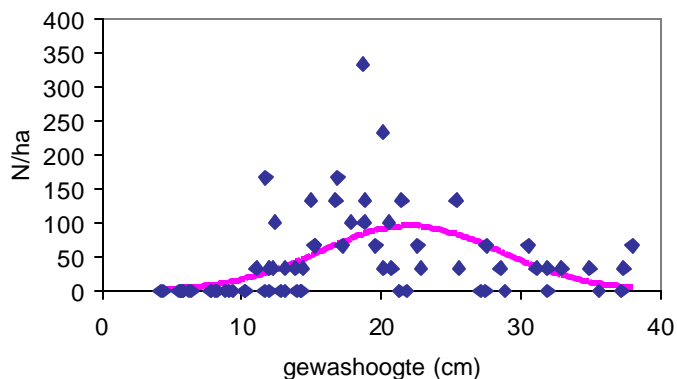


Fig. 11. De relatie tussen de gewashoogte en de mestdichtheid van edelherten in de zomer in deelgebied 1.

Edelhert winter

's Winters bleek er geen verband te bestaan tussen de mestdichtheid van edelherten en de corresponderende gewashoogte en de aanwezigheid van wilde zwijnen. Wel was er een zwak negatief verband met de mestdichtheid van runderen ($P = 0,02$).

Wild zwijn zomer

Er was sprake van een sterk verband tussen de mestdichtheid van wilde zwijnen en corresponderende gewashoogte ($P = 0,02$). De mestdichtheid van runderen beïnvloedde de aanwezigheid van wilde zwijnen in positieve zin ($P = 0,01$). Er werd geen verband gevonden tussen de mestdichtheid van wilde zwijnen en die van edelherten.

Alhoewel niet geheel correct, immers de aanwezigheid van runderen bepaalde mede de aanwezigheid van wilde zwijnen, is geheel analoog aan het edelhert de relatie met de gewashoogte weergegeven (Fig. 12). De figuur stelt een optimumcurve voor, met een optimum bij ongeveer 15 cm ($P < 0,003$; $R^2 = 0,28$).

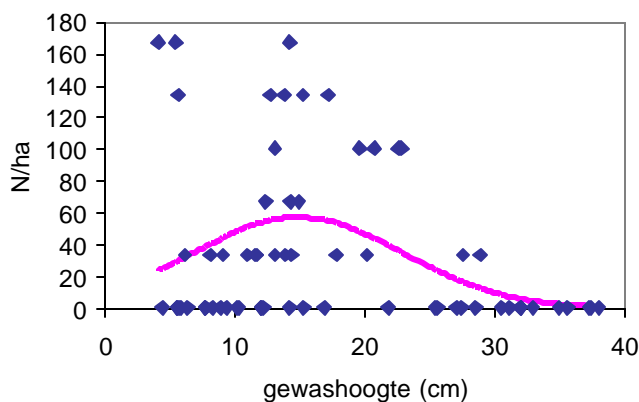


Fig. 12. De relatie tussen de gewashoogte en de mestdichtheid van wilde zwijnen in de zomer in deelgebied 1.

Wild zwijn winter

's Winters bestond er geen significant verband tussen de aanwezigheid van wilde zwijnen en de aanwezigheid van runderen en edelherten. Het verband met de

gewashoogte was sterk negatief ($P < 0,001$). Boven een hoogte van ca. 6 cm werd het gewas snel minder aantrekkelijk (Fig. 13).

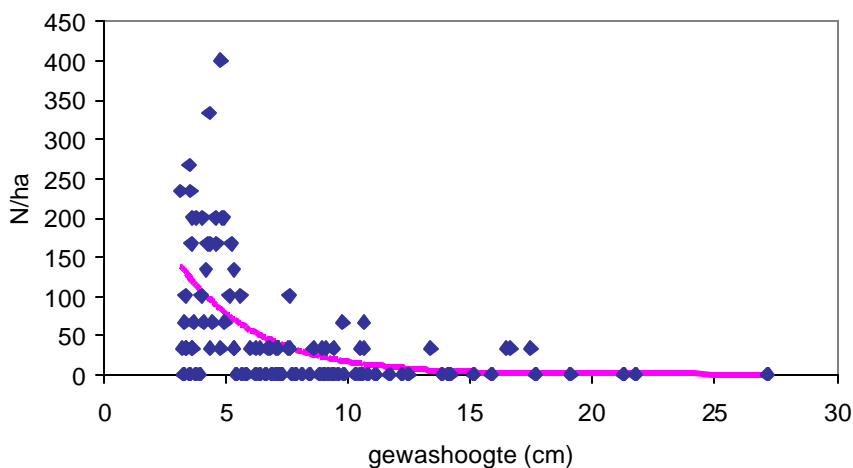


Fig. 13. De relatie tussen de gewashoogte en de presentie van wilde zwijnen in de winter in deelgebied 1.

3.2 De directe waarnemingen op Groenendaal

In de periode 9 oktober 1998 - 29 mei 2000 werd in totaal, verspreid over 26 dagen 76 uur waargenomen met een gemiddelde waarnemingsduur van 2,9 ($\pm 0,7$) uur per keer. De waarnemingen vonden plaats 's avonds, 's nachts, in de vroege ochtend en een enkele keer overdag. De waarnemingen waren regelmatig verspreid over de kalenderseizoenen (Tabel 2).

Tabel 2. Verdeling van het aantal uren dat werd waargenomen op Groenendaal, het aantal waargenomen dieren per soort en de daaruit afgeleide waarnemingsefficiëntie (aantal waarnemingen per uur), over de kalenderseizoenen.

seizoen	aantal uren waargenomen	waargenomen aantal			waarnemings-efficiëntie		
		ru	eh	wz	ru	eh	wz
voorjaar	10,75	42	36	30	3,9	3,3	2,8
zomer	14,5	44	19	12	3,0	1,3	0,8
herfst	23,75	38	6	16	1,6	0,3	0,7
winter	27,5	7	35	24	0,3	1,3	0,9

De kans om runderen te zien bleek het grootst in het vroege voorjaar en de zomer en nam af met het intreden van de herfst en de winter. De kans op edelherten was het grootst in het voorjaar en nam in de zomer al sterk af. Hetzelfde gold voor de kans op wilde zwijnen.

Tabel 3. Resultaat van de rechtstreekse waarnemingen op Groenendaal. Observatieduur: over de totale waarnemingstijd waren gedurende 18 uur alleen runderen aanwezig etc.; interactie: a@b: gericht door soort a tegen soort b.

diersoort	observatieduur (uren)	% totale observatietijd	interacties
alleen runderen ru	18	23,9	
alleen edelherten eh	1,8	2,3	
alleen wilde zwijnen wz	10,5	14,0	
ru+eh	8,5	11,3	
ru+wz	3,0	4,0	
ru+eh+wz	10,0	13,3	wz→eh (1*)
totaal 1	51,8	68,8	
geen	24,1	31,2	
totaal 2	75,9	100	

Soms waren in het geheel geen hoefdieren aanwezig, maar tijdens ca 70% van de waarnemingstijd werden een of meerdere soorten gezien (Tabel 3). Meestal betrof dit runderen, veelal alleen en soms in gezelschap van edelhert, wild zwijn of allebei. Edelherten afzonderlijk werden hoogstzelden gezien; ze waren meestal in het gezelschap van rund of wild zwijn of van allebei.

Runderen en edelherten of runderen en wilde zwijnen foerageerden nu eens zeer dicht tot op enkele meters, dan weer op grote afstand van elkaar. Waargenomen werd dat de wilde zwijnen soms mengden met de runderen en zelfs hun jongen zoogden nabij en tussen de Hooglanders. Een afstand van 10-25 m tussen de diverse hoefdiersoorten werd regelmatig vastgesteld. Er was met andere woorden sprake van een hoge mate van tolerantie tussen de soorten. Slechts eenmaal werd vastgesteld dat wilde zwijnen een groepje edelherten een stukje opjaagden.

3.3 Samenvatting Groenendaal

Gedurende het onderzoek was de vegetatie op Groenendaal overwegend grazig van karakter, met Kweek als dominante soort, zonder aantoonbare verschillen tussen deelgebied 1 en 2. Veranderingen in samenstelling van de vegetatie en afname van de productie en de gewashoogte, duiden op een verschraling in de periode 1998-2000.

De piekwaarden in mestdichtheid van runderen (mei, juli), edelherten (april, december) en wilde zwijnen (januari, maart), overlaptten elkaar nauwelijks. Hetzelfde gold voor de dalwaarden: respectievelijk maart, juni en oktober. De runderen bleven deelgebied 1 ook in het tweede jaar het meest frequent bezoeken. Als gevolg van de begrazing door runderen nam de hoogte van het gewas af en nam de variatie in hoogte toe. Door runderbegrazing nam de standing crop af, zonder een effect op de variatie in sc. De edelherten en de wilde zwijnen bezochten in het algemeen deelgebied 1 frequenter dan deelgebied 2.

's Zomers en 's winters bestond er geen duidelijke voorkeur van runderen voor het gewas over een breed traject van de gemiddelde hoogte, maar bij hoogtes boven 30 cm werd het snel minder aantrekkelijk.

De relatie tussen de aanwezigheid van edelherten in de zomer en de gemiddelde gewashoogte verliep via een optimumkromme met een maximum van 22 cm. 's Winters bleek er geen enkel verband met gewashoogte, maar was er een zwak negatief verband met de aanwezigheid van runderen.

De relatie tussen de aanwezigheid van wilde zwijnen in de zomer en de gewashoogte verliep eveneens via een optimumkromme, maar nu met een maximum van 15 cm. Hierin verstrengeld zat een effect van de aanwezigheid van runderen: hoe meer rundermesthopen, des te meer keutels van wilde zwijnen. 's Winters bleek er sprake van een negatief verband tussen de aanwezigheid van wilde zwijnen en de gewashoogte.

De kans om op Groenendaal runderen te zien was het grootst in het voorjaar en de zomer en geringer in de herfst en de winter. De kans op edelherten en wilde zwijnen was het grootst in het voorjaar en geringer gedurende de rest van het jaar. De kans om op Groenendaal afzonderlijke soorten hoefdieren te zien nam af in de volgorde rund, wild zwijn en edelhert. De kans om alleen edelherten te zien was uitzonderlijk klein; ze werden vaker gezien in het gezelschap van runderen of wilde zwijnen. De combinatie rund met wild zwijn was ook betrekkelijk zeldzaam en kleiner dan de kans om de drie soorten gelijktijdig aan te treffen. Gelijktijdige aanwezigheid betekende soms dat soorten zeer dicht naast elkaar foerageerden, maar leidde vrijwel nooit tot enige zichtbare interactie.

3.4 Mestdichtheid en gewashoogte op de wildweiden

Als gevolg van uiteenlopende beheermaatregelen en intensief wroeten door wilde zwijnen moesten twee wildweiden voor het onderzoek als verloren worden beschouwd (de Totel en de Noordhoek). Wat resteerde was één wildweide die door runderen werd bezocht (de VIP: ru⁺) en één zonder runderbegrazing (Steinhul: ru⁻).

Presentie rund

De mestdichtheid van runderen op de wildweide ru⁺ piekte in voorjaar en zomer en nam af in de loop van de herfst en de winter (Fig. 14).

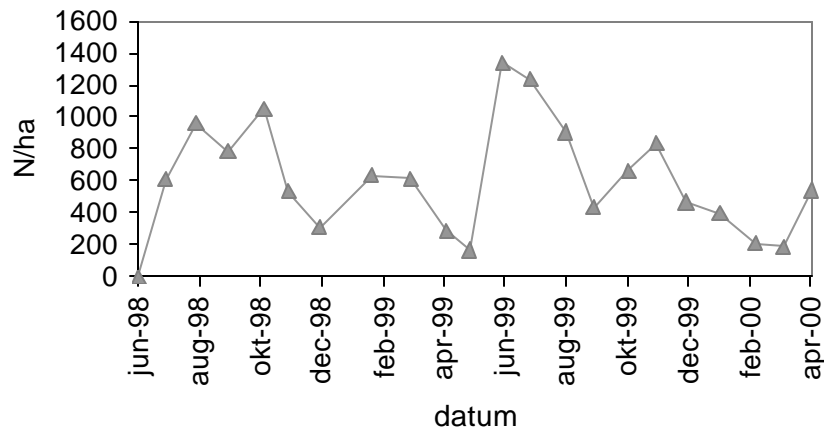


Fig. 14. Het gemiddeld aantal mesthopen van runderen per ha op wildweide ru+.

Presentie edelhert

De mestdichtheid van edelherten op de wildweiden ru⁺ en ru⁻ vertoonde een piek in de winterperiode (Fig. 15). In de zomer was de mestdichtheid relatief laag. Opvallend was dat op wildweide ru⁻ het bezoek later in de winter piekte, namelijk niet in november-december, maar in maart-april.

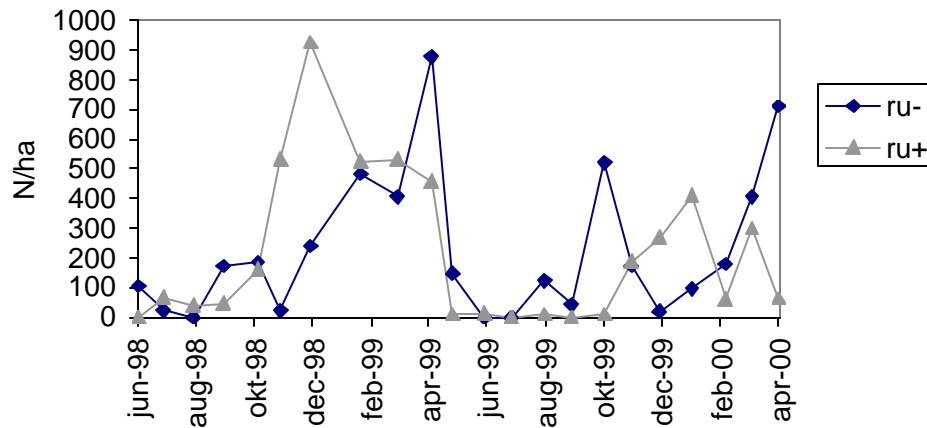


Fig. 15. Het gemiddeld aantal mesthopen van edelherten per ha op wildweiden ru+ en ru-.

Presentie wild zwijn

In maart-april werden de wildweiden interessant voor wilde zwijnen, waarbij de hoogste waarden van de mestdichtheid werden gehaald op de ru⁺ wildweide (Fig. 16).

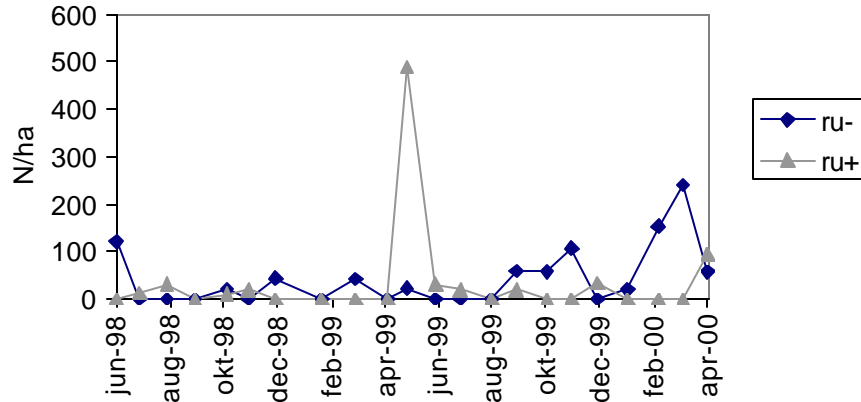


Fig. 16. Het gemiddeld aantal mesthopen van wilde zwijnen per ha op wildweiden ru⁺ en ru-.

Gewashoogte

De gewashoogte op de wildweide ru⁺ was, mede als gevolg van begrazing door runderen altijd zeer laag. Op de wildweide ru⁻ piekte de gewashoogte in de zomer en zakte in in de winter (Fig. 17).

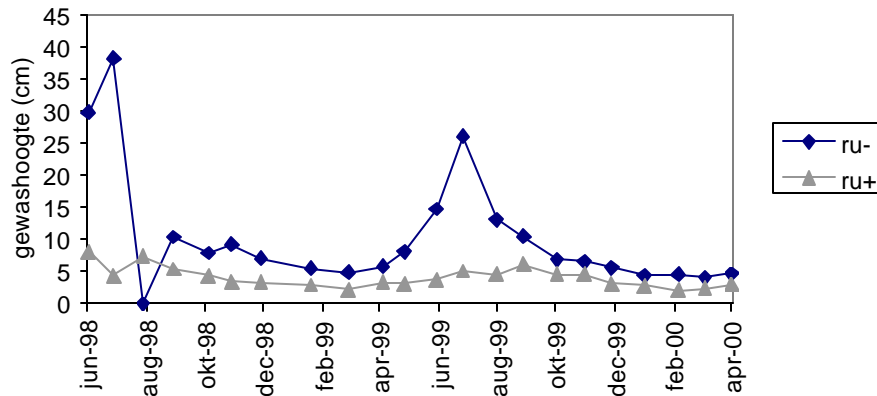


Fig. 17. De gewashoogte op de wildweiden ru⁺ en ru-.

3.5 Samenvatting wildweiden

Pieken in het bezoek van runderen, edelherten en wilde zwijnen overlaptten elkaar niet in de tijd. Opvallend was het verschil in piekperiode van edelherten op de wel en niet door runderen begraaide wildweide, namelijk in beide gevallen in de winter maar in het laatste geval ongeveer 3 à 4 maanden later.

3.6 De inventarisaties van de Vereniging Wildbeheer Veluwe

Al geruime tijd worden de aantallen edelherten op de Zuidoost Veluwe op een tiental plaatsen geïnventariseerd in het voorjaar (Tabel 4).

Tabel 4. De procentuele verdeling en het totaal aantal edelherten zoals waargenomen in het voorjaar in 10 deelgebieden op de Zuidoost Veluwe in de periode 1989-1999. Gebied 1: 't Schalter; 2: Loenermark en Ramenberg; 3: Eerbeekseveld; 4: Laag Soeren, Schaddeveld en Hupkesbos; 5: Onzalige Bossen; 6: Middachten en Hof te Dieren; 7: Imbos; 8: Rozendaal; 9: Deelerwoud; 10: Terlet, Arnhemse en Koningsheide. Bron: Vereniging Wildbeheer Veluwe.

deelgebied	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	totaal
1989	6,8	7,2	3,8	3,8	10,1	0,0	46,0	0,8	21,5	0,0	237
1990	7,1	8,8	5,0	1,7	12,1	2,5	37,9	2,5	22,5	0,0	240
1991	7,7	12,4	5,0	7,7	12,0	5,0	31,3	1,5	15,8	1,5	259
1992	7,4	14,7	4,3	13,0	3,9	4,3	34,2	3,5	14,7	0,0	231
1993	9,2	11,3	3,1	14,0	16,0	0,0	30,4	0,0	16,0	0,0	293
1994	7,1	15,4	7,5	10,0	9,2	0,0	22,5	0,8	25,8	1,7	240
1995	9,6	8,2	7,1	8,6	8,6	6,8	21,1	0,0	30,0	0,0	280
1996	9,8	11,4	5,9	7,2	7,8	7,5	24,5	2,6	19,6	3,6	306
1997	11,2	4,7	5,0	7,5	11,5	4,7	31,4	0,3	20,8	3,1	322
1998	9,9	9,5	4,6	7,0	16,2	0,7	29,6	1,4	19,7	1,4	284
1999	14,9	10,9	3,6	9,4	10,3	2,7	20,7	4,3	18,5	4,6	329

Wat opvalt zijn de verschillen tussen de deelgebieden en de variatie tussen de jaren binnen de deelgebieden. Gevolg hiervan is, dat bij toetsing de veranderingen in geen enkel leefgebied significant zijn en ook niet voor de gehele Zuidoost Veluwe.

3.7 Samenvatting inventarisaties

In de periode 1989-1999 is een lichte afname te bespeuren in het voorkomen van edelherten in de Imbos, en een min of meer gelijktijdige toename in 't Schalter en op Terlet, Arnhemse en Koningsheide. In de overige gebieden namen de aantallen soms lichtelijk toe, maar hun relatieve aandeel in het totaal bleef gelijk.

4 Discussie

De mate waarin de hoefdiersoorten Groenendaal bezochten, zoals vastgesteld aan de hand van keuteltellingen, kwam in grote lijnen overeen met het resultaat van de rechtstreekse observaties. Dit is een aanwijzing dat de aantallen keutels een betrouwbare maat vormden voor de presentie van de hoefdieren.

Aspectbepalend in de vegetatie van Groenendaal waren 'grassen'. De waargenomen pieken en dalen in het aantal uitwerpselen van runderen, edelherten en wilde zwijnen in het proefgebied, corresponderen met de pieken en dalen in het aandeel 'grassen' in hun dieet (Fig. 18). Dit vormt een tweede belangrijke aanwijzing dat de aantallen keutels een betrouwbare maat voor de presentie waren.

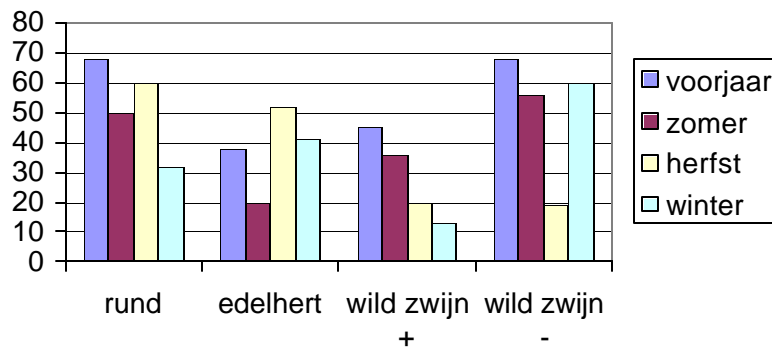


Fig. 18. Aandeel grassen (bochtige smele + andere grassen in volumepercentages) in het dieet van runderen, edelherten en wilde zwijnen op de Veluwe (uit: Groot Bruinderink et al. 1997). Wild zwijn + en - respectievelijk in rijke en arme mastjaren.

Voor grazige vegetaties geldt, dat bij toenemende hoogte en ouderdom van het gewas, het vezelgehalte (crude fibre cf) toeneemt en het eiwitgehalte (crude protein cp) en de verteerbaarheid afnemen (Groot Bruinderink 1987; Gordon 1989a; Fig. 19).

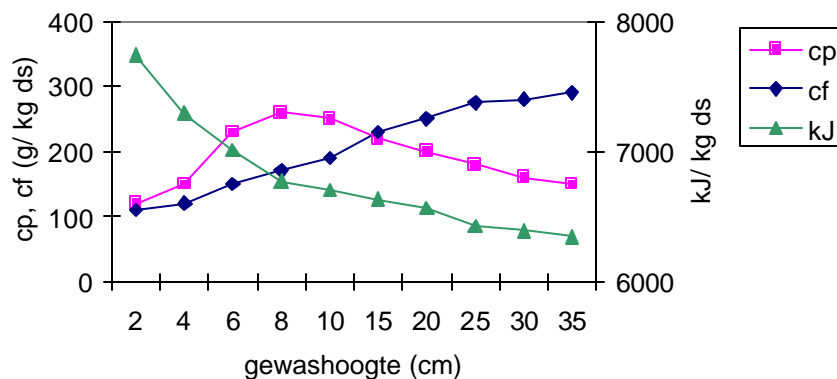


Fig. 19. Het gehalte ruw eiwit (cp in g/kg ds), ruwe celstof (cf in g/kg ds) en de verteerbaarheid of het energiegehalte (in kJ/kg ds). De relaties zijn ontleend aan *Lolium perenne* grasland (naar: Groot Bruinderink 1987).

Uit stalproeven van Van Wieren (1996) bleek dat:

- de verteerbaarheid van grassen in de vorm van hooi en stro voor runderen, edelherten en wilde zwijnen afnam bij stijgend NDF-gehalte (Neutral Detergent Fibre, een maat voor vezelgehalte cf);
- het vermogen om dit voedsel te verteren afnam in de volgorde rund, edelhert en wild zwijn.

Dat grote herbivoren voedsel van slechte kwaliteit beter kunnen verteren dan kleinere dieren, heeft te maken met het feit dat de energiebehoefte (allometrisch) verband houdt met het metabolisch lichaamsgewicht $W^{0.75}$, en het pens en darmvolume (isometrisch) met het lichaamsgewicht W (Demment & van Soest 1985). Runderen zijn relatief grote dieren met een grote energiebehoefte. Ze moeten dagelijks veel voedsel opnemen en kunnen daarbij, mede door hun grote bek, niet erg selectief tewerk gaan (Grant *et al.* 1985 in Gordon 1989c; Illius & Gordon 1987). Ofschoon ze dus 'gaan' voor biomassa (Short 1985; Spalinger & Hobbs 1992), foerageren ze wel selectief in gezelschappen met de hoogste verhouding levend:dood materiaal (Gordon 1989b). Dit verklaart waarom de runderen in het tweede jaar een voorkeur hielden voor deelgebied 1 boven deelgebied 2.

De runderen, grazers in Hofmann's (1989) indeling, troffen bij inscharing in deelgebied 1 in 1998 een relatief eenvormig, kwalitatief inferieur gewas aan, van ongeveer 20 cm hoog. Dit gewas boette in hoog tempo aan kwaliteit in, als gevolg van een toename in hoogte van 20 naar 35 cm in de eerste maand (Fig. 5; 19).

De runderen waren dus bij uitstek de aangewezen soort om het hoge gewas als eerste aan te pakken. In hun spoor volgden de edelherten en wilde zwijnen, die, dankzij de begrazing door runderen, konden selecteren op kwaliteit. Hun voorkeur voor gewashoogte verliep in het groeiseizoen volgens een optimumcurve. De absolute waarde van de optima is daarbij minder relevant dan het feit dat die, geheel in lijn met de verwachting (van Wieren 1996), bij zwijnen lager lag dan bij edelherten. Wanneer die voorkeur echter uitsluitend zou zijn gebaseerd op kwaliteit, zou geen optimumcurve maar een negatieve correlatie zijn gevonden, juist zoals bij wilde zwijnen 's winters het geval was.

Behalve door de kwaliteit van het voedsel wordt de opname ook bepaald door de 'cropping efficiency': in hoeverre is het dier in staat ook werkelijk het voedsel te bemachtigen. Hierbij speelt de bouw van de bek van het dier en de daarmee samenhangende hapgrootte, onder andere bepaald door de breedte van de snijtandenrij, een belangrijke rol. Het gebruik van de tong die om het gewas kan worden geslagen, bijvoorbeeld bij rund en edelhert, is een effectief middel om de hapgrootte te vergroten (Illius & Gordon 1987). Bij wilde zwijnen werkt dit niet of minder, vanwege de relatief korte tong.

Aannemende dat hapgrootte en voedselopname verband houden met de breedte van de snijtandenrij en met lichaamsgewicht $W^{0.33}$, toonden Clutton-Brock & Harvey (1983) aan, dat bij lage gewashoogtes grote dieren niet langer en kleine dieren nog wel voldoende voedsel konden opnemen in grazige vegetaties. Dergelijke

allometrische relaties hebben mogelijk de ecologische scheiding of niche differentiatie tussen grazende herkauwers bewerkstelligd (Illius & Gordon 1987; Gordon & Illius 1996). Met behulp van de snijtandenhypothese kon bijvoorbeeld het verschil in keuze van habitat en voedsel tussen mannelijke en vrouwelijke edelherten worden verklaard (Clutton-Brock *et al.* 1987). De hypothese maakt aannemelijk waarom grotere grazers hogere gewashoogtes moeten selecteren, die meestal van een slechtere kwaliteit zijn. Begrazing resulteert dan in facilitatie vanwege het beschikbaar komen van kleinere voedselpartikels en hergroei, waaraan die grote grazer, in ons geval het rund, technisch minder goed is aangepast dan de kleinere grazer, in ons geval edelhert en wild zwijn (Prins & Olff 1998).

Dit kán verstrekkinge gevolgen hebben zoals aangetoond door Gordon (1988) op het Schotse eiland Rhum. Hij vond dat juist in het voorjaar hinde de voorkeur gaven aan het door runderen begraasde deel van de *Molinia caerulea* weide. Ten opzichte van hinde elders op Rhum, verkeerden deze dieren in een relatief goede conditie en kregen ze dan ook een relatief groot aantal kalveren per hinde.

Bekend is, dat op de Veluwe runderen, edelherten en wilde zwijnen een voorkeur aan de dag leggen voor grazige vegetaties (Groot Bruinderink 1996; Worm 1998). Het seizoen kan hierbij een rol spelen en ook de hoeveelheid mast. In mastarme jaren zijn wilde zwijnen voor hun voortplantingssucces zelfs geheel afhankelijk van breedbladige grassen (Groot Bruinderink *et al.* 1994).

Uit voorliggend onderzoek blijkt dat de runderen jaarrond een positief effect hadden op de beschikbaarheid en kwaliteit van het voedsel voor edelherten en wilde zwijnen op grazige vegetaties. De impact van deze facilitatie op gebiedsschaal wordt bepaald door de dichtheid aan runderen en het areaal aan grazige vegetaties, inclusief verregaand verschaalde vegetaties (1988; 1989a).

De conclusie van Illius & Gordon (1987) dat uiteindelijk, bij scramble competition, de grotere soorten zouden verdwijnen en de kleinere zouden overblijven, mag gelden voor hun combinatie van rund-edelhert-schaap-geit op graslanden, maar niet vanzelfsprekend voor andere combinaties op graslanden. Ook zal het eindresultaat worden beïnvloed door het gegeven dat soorten kunnen uitwijken van het grasland naar een ander ecotoop met bijvoorbeeld struiken. Niet alleen facilitatie maar ook competitie speelt dan een rol. Zo kwam in de combinatie rund-paard-edelhert-ree in de Oostvaardersplassen, juist het ree in de problemen (Groot Bruinderink *et al.* 1999b). En op de Veluwe weten we dat de wilde zwijnen de gevolgen van competitie om mast en in mastarme jaren om 'breedbladig gras' aan den lijve kunnen ondervinden (Groot Bruinderink *et al.* 1999a).

Het faciliterende effect van runderen op wilde zwijnen in de zomer dat niet via het gewas verliep, kan te maken hebben gehad met het voorkomen van regenwormen en insecten(larven) in en onder de rundervlaaien. Dit zou ook verklaren waarom dit effect er 's winters niet was.

Het negatieve effect van de aanwezigheid van runderen op de aanwezigheid van edelherten in de winter duidt op directe of symmetrische competitie, ontstaan doordat het weinige gras van goede kwaliteit moest worden gedeeld (Edwards *et al.* 1996; Prins 1996). Het omslaan van facilitatie in competitie kan optreden wanneer een van de betrokken soorten sterk in aantal toeneemt (Hobbs *et al.* 1996). Een verklaring hier zou kunnen zijn een toename van het aantal runderen als gevolg van de bijvoeding met hooi, welke 's winters op Groenendaal plaatsvond. Asymmetrische competitie, waarbij enkel door de aanwezigheid van runderen of hun uitwerpselen het habitat 's winters onaantrekkelijker zou worden voor edelherten (Loft *et al.* 1991), is namelijk niet waarschijnlijk. Naar verwachting zou een dergelijk effect immers ook 's zomers zijn opgetreden.

Wanneer de huidige, veelal sterk verarmde hoefdierfauna in de gematigde zone wordt uitgebreid met landbouwhuisdieren als het rund, is het de vraag of effecten van competitie en facilitatie zo groot zullen zijn dat soorten ecologisch worden gescheiden en vormen van sympatrie zullen ontstaan (De Bie 1991). Bij het ontbreken van migratiemogelijkheden kan competitie een constante, belangrijke factor worden (De Boer & Prins 1990). We weten niet hoe het uiteindelijk zal uitpakken voor rund, edelhert en wild zwijn. We weten inmiddels wel, mede door voorliggend onderzoek, dat beide mechanismen, facilitatie en competitie, aan het werk zijn. Voor een natuurlijke ontwikkeling is van belang, dat aan deze mechanismen ruimte wordt gegeven in plaats en tijd.

5 Conclusies en aanbevelingen

Pieken in het bezoek van runderen aan Groenendaal vonden plaats in mei en juli, van edelherten in april en december en van wilde zwijnen in januari en maart. Dalwaarden voor rund traden op in maart, voor edelhert in mei en juni en voor het wilde zwijn in oktober. Ofschoon die piek en dalwaarden in het bezoek van de soorten dus niet samenvielen, bleek:

- uit de keutelellingen dat ze vaak in dezelfde maand aanwezig waren,
- uit de rechtstreekse waarnemingen dat ze daarbij vaker in elkaars gezelschap vertoefden dan dat ze het gebied alleen bezochten.

Bovendien bleek

- uit het onderzoek op de twee wildweiden in het bos dat de aanwezigheid van runderen dit patroon bij edelhert en wild zwijn niet beïnvloedde.

Conclusie 1

Noch in tijd noch in ruimte sloten de drie soorten elkaars aanwezigheid uit.

Het onderzoek toonde aan dat runderen tot een hoogte van 30 cm geen bepaalde voorkeur voor een gewashoogte aan de dag legden en door hun vraat zorgden voor

- een lagere standing crop van levend materiaal,
- een lagere gewashoogte met een grotere variatie daarin.

Het verschil in standing crop bij gelijke gewashoogte tussen deelgebied 1 en 2 kan worden verklaard uit de aanwezigheid van een scherm aan dood materiaal in deelgebied 2, dat in het eerste jaar ontstond als gevolg van het ontbreken van begrazing door runderen en nog aanwezig was in het tweede jaar. Begrazing door runderen zorgde dus bovendien voor

- het ontbreken van een scherm van dood materiaal.

Conclusie 2

Als gevolg van runderbegrazing nam de hoogte en de hoeveelheid van de levende biomassa af, nam de variatie in hoogte toe en werd het ontstaan van een scherm van dood materiaal voorkomen.

De samenstelling van de vegetatie van deelgebied 1 en 2 was nagenoeg identiek en begrazing door runderen leidde niet tot veranderingen in die samenstelling. Wel werd duidelijk dat:

- edelherten en wilde zwijnen 's zomers en 's winters een voorkeur aan de dag legden voor het door runderen begraasde deelgebied;
- edelherten 's zomers bij voorkeur graasden bij een gewashoogte van 22 cm en wilde zwijnen bij een gewashoogte van 15 cm;
- dat wilde zwijnen 's winters bij voorkeur graasden bij een gewashoogte lager dan 6 cm.

Conclusie 3

Runderbegrazing leidde tot een aantrekkelijker voedselaanbod voor edelherten en wilde zwijnen doordat het de standing crop verlaagde en selectie op gewashoogte mogelijk maakte.

Bovendien bleek dat de aanwezigheid van runderen, niet via een effect op de gewashoogte:

- 's zomers een positief effect had op de aanwezigheid van wilde zwijnen;
- 's winters een negatief effect had op de aanwezigheid van edelherten.

Conclusie 4

De aanwezigheid van runderen had gevolgen voor de aanwezigheid van edelherten (zwak negatief) en wilde zwijnen (sterk positief), die niet werden veroorzaakt door het effect op de hoogte van de vegetatie.

Algemene conclusie

Schotse Hooglandrunderen verbeterden als gevolg van begrazing de kwaliteit van het voedsel voor edelhert en wild zwijn op de grazige vegetatie van Groenendaal. Daarnaast kan lokaal begrazing door het edelhert hebben geleid tot een verbeterd voedselaanbod voor het wilde zwijn. Aangetoond werd derhalve facilitatie van edelhert en wild zwijn door het rund en mogelijk van wild zwijn door edelhert. De facilitatie had als effect een verhoogde aanwezigheid van edelherten en wilde zwijnen in het door runderen begraasde deelgebied.

De conclusie luidt dan ook dat de getoetste hypothese (H_0): de presentie van runderen heeft geen effect op de presentie van edelherten en wilde zwijnen, moet worden verworpen en dat de alternatieve hypothese (H_1): de presentie van runderen heeft wel effect op de presentie van edelherten en wilde zwijnen, wordt aanvaard.

Hierbij moet de kanttekening worden gemaakt dat het bijvoeren van de runderen kan leiden tot lokaal sterk toegenomen dichtheden. Dergelijke hoge dichtheden kunnen leiden tot competitie met edelherten om het schaars aanwezige gras.

Het resultaat van voorliggend onderzoek geeft geen aanleiding te veronderstellen, dat de aanwezigheid van runderen de edelherten of wilde zwijnen noopt uit te wijken naar elders.

5.1 Aanbevelingen voor het beheer

Voor het beheer levert het onderzoek een viertal belangrijke aanbevelingen op.

1. Continuering onderzoek

Groenendaal biedt een vrij unieke kans om onderzoek naar interacties te doen. Het ligt in de verwachting dat verschillen in vegetatiehoogte en standing crop tussen de twee deelgebieden langzaam zullen verdwijnen. Hetzelfde geldt voor de mestdichtheid zowel voor rund als voor edelhert en wild zwijn. Voorgesteld wordt om dit in 2001 te onderzoeken.

2. Toepassing van simulatiemodellen

Ecologisch beschouwd was de keuze om runderen toe te voegen aan het spectrum van grazers op Veluwezoom een juiste. Gezien het resultaat van voorliggend onderzoek, is het voor de edelherten en wilde zwijnen zelfs zaak om de runderen op de voet te volgen. Voorspellingen op lange termijn omtrent de fluctuaties in aantallen herbivoren, inclusief damhert en ree, en de gevolgen voor de vegetatie vergen gebruikmaking van simulatiemodellen (Groot Bruinderink *et al.* 1999b). Toepassing van een simulatiemodel dat rekening houdt met de dynamische interacties tussen de soorten herbivoren en de vegetatie kan inzichtelijk maken of, hoe en wanneer een beheerder in moet grijpen in de ontwikkelingen.

3. Verspreiding van edelherten en wilde zwijnen

De veronderstelde verschuivingen van aantallen edelherten vanuit het door runderen begraasde gebied naar elders, blijken niet uit de jaarlijkse tellingen.

Dit zegt niet zoveel, omdat die tellingen slechts een momentopname laten zien in het voorjaar. Gedurende de rest van het jaar kan die verspreiding best anders zijn. Het verdient aanbeveling dit terreingebruik uitvoeriger in beeld te brengen, bijvoorbeeld door elk seizoen een telling te houden. Omdat ook wilde zwijnen een belangrijk effect op de spontane verjonging van bos kunnen hebben, zouden zij in dit onderzoek moeten worden meegenomen.

4. Andere factoren dan runderen

De wijze waarop in dit geval edelherten en wilde zwijnen hun leefgebied benutten, hangt af van een scala aan factoren, die veelal met elkaar samenhangen. Het is van belang te weten in hoeverre menselijk handelen deze patronen bepalen. Pas dan kan worden gezien in hoeverre dit wenselijk wordt geacht, mede gelet op de door de beheerder gestelde doelen.

6 Dankwoord

Belangrijke statistische ondersteuning werd verzorgd door L.M.W. Akkermans van Plant Research International PR1. P.A. Slim van Alterra was behulpzaam bij de opnames van de vegetatie in 2000.

G.J. Spek van de Vereniging Wildbeheer Veluwe VVV verstrekte de gegevens omtrent aantallen edelherten en W. van den Born, werkzaam bij de Vereniging Natuurmonumenten, omtrent de aantallen en dichtheden Schotse Hooglandrunderen. J. Driehuis, stagiaire IAHS Larenstijn, assisteerde bij het keutelrapen.

R. Boks, W. van den Born, A. Dost, A. Heekelaar, P. Horstman, H. Kleijer, A. Kleinsmit, P.L. Kool, E. Lamberts, P.F. Leenart, J. Potkamp, E. Strikkeling en P.B. Worm, allen medewerkers of andere relaties van Natuurmonumenten, verrichten gezamenlijk de directe waarnemingen op Groenendaal.

Literatuur

- Clutton-Brock, T.H. & P.H. Harvey 1983. The functional significance of variation in body size among mammals. Special Publication of the American Society of Mammologists 7: 632-63.
- Clutton-Brock, T.H., G.R. Iason & F.E. Guinness 1987. Sexual segregation and density related changes in habitat use in male and female red deer. J. of Zool., Lond. 211: 275-289.
- De Bie, S. 1991. Wildlife resources of the West African Savanna. Proefschrift Landbouwniversiteit, Wageningen.
- De Boer, W.F. & H.H.T. Prins 1990. Large herbivores that strive mightily but eat & drink as friends. Oecologia, 82, 264-74.
- Demment, M.W. & P.J. van Soest 1985. A nutritional explanation for body size patterns of ruminant and non ruminant herbivores. Am. Nat. 125: 641-672.
- Dodds, W.K. 1997. Interspecific interactions: constructing a general neutral model for interaction type. Oikos 78: 377-383.
- Edwards, G.P., D.B. Croft & T.J. Dawson. 1996. Competition between red kangaroo (*Macropus rufus*) & sheep (*Ovis aries*) in the arid rangelands of Australia. Austr. J. Ecol. 21: 165-172.
- Gordon, I.J. 1988. Facilitation of red deer grazing by cattle & its impact on red deer performance. J. Appl. Ecol. 25, 1-10.
- Gordon, I.J. 1989a. Vegetation community selection by ungulates on the isle of Rhum. 1. Food supply. J. Appl. Ecol. 26: 35-51.
- Gordon, I.J. 1989b. Vegetation community selection by ungulates on the isle of Rhum. 2. Vegetation community selection. J. Appl. Ecol. 26: 53-64.
- Gordon, I.J. 1989c. Vegetation community selection by ungulates on the isle of Rhum. I2. Determinants of vegetation selection. J. Appl. Ecol. 26: 65-79.
- Gordon, I.J. & A.W. Illius 1996. The nutritional ecology of African ruminants: a reinterpretation. J. Anim. Ecol. 65: 18-28.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A., Hazebroek, E. & H. Van der Voet (1994). Diet and condition of wild boar, *Sus scrofa scrofa*, without supplementary feeding. J. Zool., Lond. 233: 631-648.

Groot Bruinderink, G.W.T.A. 1996. Terreingebruik door pony's, reeën en wilde zwijnen in enkele Veluwe bos- en heidegebieden van de Vereniging Natuurmonumenten. IBN-rapport 252, Wageningen.

Groot Bruinderink, G.W.T.A., S.E. van Wieren, E. Hazebroek, M.H. den Boer, F.1.M. Maaskamp, W. Lamers, P.A. Slim en C.B. De Jong 1997. De ecologie van hoefdieren, pp. 31-69, in: S.E. van Wieren *et al.* (red.), Hoefdieren in het Boslandschap. Backhuys Publishers, Leiden.

Groot Bruinderink, G.W.T.A., D.R. Lammertsma, H. Baveco, R.M.A. Wegman, A.J. Griffioen & G.J. Spek 1999a. Aantallen wilde zwijnen in het Veluws bos/heidegebied op basis van het natuurlijk voedselaanbod. IBN-rapport 420.

Groot Bruinderink, G.W.T.A., D.R. Lammertsma, K. Kramer, J.M. Baveco, A.T. Kuiters, S.M.J. Wijdeven, P. Cornelissen, J.T. Vulink, H.H.T. Prins, S.E. van Wieren, F. de Roder & V. Wigbels 1999b. Dynamische interacties tussen hoefdieren en vegetatie in de Oostvaardersplassen. IBN-rapport 436.

Gwyne, M.D. & R.H.V. Bell 1968. Selection of vegetation components by grazing ungulates in the Serengeti National Park. *Nature* 220: 390-393.

Hobbs, N.T., D.L. Baker, G.D. Bear & D.C. Bowden 1996. Ungulate grazing in sagebrush grassland: mechanisms of resource competition. *Ecol. Appl.* 6: 200-217.

Hofmann, R.R. 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia* 78: 443-457.

Illius, A.W. & I.J. Gordon 1987. The allometry of food intake in grazing ruminants. *J. Anim. Ecol.* 56: 989-999.

Jedrzejewska, B., W. Jedrzejewski, A.N. Bunevich, L. Milkowski & Z.A. Krasinski, 1996. Ungulates in Bialowieza primeval forest (Poland & Belarus)-200 years of population dynamics. Springer Verlag.

Jorritsma, I.T.M., G.M.J. Mohren, S.E. van Wieren, A.F.M. van Hees, H.H. Bartelink, G.J. Nabuurs & P.A. Slim 1997. Bosontwikkeling in aanwezigheid van hoefdieren: een modelbenadering. In: S.E. van Wieren *et al.* (red.), Hoefdieren in het Boslandschap. Backhuys Publishers, Leiden.

Loft, E.R., J.W. Menke & J.G. Kie 1991. Habitat shifts by mule deer: the influence of cattle grazing. *J. Wildl. Manage.* 55: 16-26.

Mayle, B.A., Peace, A.J. & R.M.A. Gill 1999. How many deer? A Field Guide to Estimating Deer Population Size. Field Book 18, Forestry Commission, Edinburgh.

- McCullagh, P. & J.A. Nelder 1998. Generalized linear models, 2nd edition. Chapman and Hall, London.
- Meijden, R. van der 1996. Heukels' Flora van Nederland. 22e druk. Wolters, Groningen. 678 p.
- Meijden, R. van der, B. Odé, C.L.G. Groen, J.-P.M. Witte & D. Bal (2000). Bedreigde en kwetsbare vaatplanten in Nederland; basisrapport met voorstel voor de Rode Lijst. *Gorteria* 26: 85-208.
- Neff, D.J. 1968. The pellet-group count technique for big game trend, census and distribution: a review. *J. Wildl. Manage.* 32: 597-614.
- Oude Voshaar, J.H. 1994. Statistiek voor onderzoekers. Wageningen Pers.
- Owen-Smith, R.N. 1988. Megaherbivores: the influence of very large body size on ecology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Prins, H.H.T. 1996. Ecology and behaviour of the African buffalo.: social inequality and decision making. Chapman & Hall, London.
- Prins, H.H.T. 1998. Competition between wildlife and livestock in Africa. In: H.H.T. Prins & J.G. Grootenhuis (eds): Costs and benefits of wildlife utilisation. Kluwer Academic, Boston.
- Prins, H.H.T & H. Olf 1998. Species-richness of African grazer assemblages: towards a functional explanation. In: D.M. Newberry, H.H.T. Prins & N.D. Brown (eds), Dynamics of tropical communities. Blackwell Science, p. 449-490.
- Putman, R.J. 1996. Competition & resource partitioning in temperate ungulate assemblies. Chapman & Hall, London.
- Putman, R.J. 1990. Patterns of habitat use: an analysis of the available methods. In: G.W.T.A. Groot Bruinderink & S.E. van Wieren (eds): Methods for the study of large mammals in forest ecosystems. Proceedings, RIN Arnhem.
- Rebollo, S., L. Robles & A. Gomez-Sal 1993. The influence of livestock management on land use competition between domestic and wild ungulates: sheep & chamois *Rupicapra pyrenaica parva Cabrera* in the Cantabrian Range. *Pirineos* 141-142: 47-62.
- Salter, R.E. & R.J. Hudson 1980. Range relationships of feral horses with wild ungulates and cattle in western Alberta. *J. Range. Manage.* 33: 266-271.
- Short, J. 1985. The functional response of kangaroos, sheep and rabbits in an arid grazing system. *J. Appl. Ecol.* 22: 435-447.

Sinclair, A.R.E. & M. Norton-Griffith 1982. Does competition or facilitation regulate migrant ungulate populations in the Serengeti? A test of hypothesis. *Oecologia* 53: 364-369.

Spalinger, D.E. & N.T. Hobbs 1992. Mechanisms of foraging in mammalian herbivores: new models of functional responses. *Am. Nat.* 140: 325-348.

Van Wieren, S.E. 1996. Digestive strategies in ruminants and nonruminants. Ph.D. Thesis, Wageningen University.

Vesey-Fitzgerald, D.F. 1960. Grazing succession among East African game animals. *J. Mammal.* 41: 161-72.

Wiens, J.A. 1989. The ecology of bird communities. Vol. 2 Processes & variations. Cambridge University Press, Cambridge.

Worm, P.B. 1998. Terreingebruik van hoefdieren in het Nationaal Park Veluwezoom. IBN-rapport 344.

Bijlage 1 De vegetatiesamenstelling op Groenendaal in 1998 en 2000

TRANSECTEN 1998		TRANSECTEN 2000									
Soortnaam	Wetenschappelijke naam	nr. 2	nr. 6	nr. 11	nr. 15	Ranking	nr. 2	nr. 6	nr. 11	nr. 15	Ranking
Kweek	<i>Elytrigia repens</i>	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	4,0	5,0	4,8
Canadese fijnstraal	<i>Comyza canadensis</i>	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0	3,0	4,0	3,0	3,0	3,3
Witte klaver	<i>Trifolium repens</i>	2,5	2,5	3,0	2,0	2,5	2,0	2,0	4,0	4,0	3,0
Veldereprijs	<i>Veronica arvensis</i>	2,0	1,0	2,0	2,0	1,8	3,0	2,5	3,0	3,0	2,9
Akkerviooltje	<i>Viola arvensis</i>	3,0	2,0	2,0	3,0	2,5	3,0	2,5	3,0	2,0	2,6
Valse kamille	<i>Anthemis arvensis</i>	1,0	3,0	2,0	2,0	2,0	1,0	4,0	3,0	2,0	2,5
Zachte dravik	<i>Bromus hordeaceus</i>	2,0			2,0	1,0	2,5	2,0	3,0	2,5	2,5
Gewone hoornbloem	<i>Cerastium fontanum</i>	2,0	2,0			1,0	3,0	2,0	3,0	2,0	2,5
Akkervergeet-mij-nietje	<i>Myosotis arvensis</i>	1,0	2,0	1,0	1,5	1,4	2,0	4,0	2,0	2,0	2,5
Jacobskruid	<i>Senecio jacobaea</i>	1,5		1,0		0,6	2,0	2,5	3,0	2,5	2,5
Gewoon herderstasje	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	3,0	3,0	3,5	3,0	3,1	2,0	2,0	3,0	2,0	2,3
Straatgras	<i>Poa annua</i>					0,0	2,0	2,0	3,0	2,0	2,3
Schapezuring	<i>Rumex acetosella</i>	3,0	2,0	2,0	2,0	2,3	3,0	3,0	1,0	2,0	2,3
Vogelmuur	<i>Stellaria media</i>	3,0	2,0	3,0	3,0	2,8	2,5	2,0	2,0	2,0	2,1
Akkerkool	<i>Lapsana communis</i>					0,0	2,0	2,5	2,0	1,5	2,0
Ruw beemdgras	<i>Poa trivialis</i>					0,0	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0
Gewone hennipnetel	<i>Galeopsis tetrahit</i>			1,0		0,3	1,0	2,5	2,0	2,0	1,9
Speerdistel	<i>Cirsium vulgare</i>	1,0		1,0		0,5	2,0	2,0	1,0	1,5	1,6
Paardebloem	<i>Taraxacum spec.</i>	2,0	1,0	1,0	1,5	1,4	2,0		2,5	2,0	1,6
Voederwikke	<i>Vicia sativa</i>	3,0	3,0	3,0	2,5	2,9	2,0	2,5	1,0	1,0	1,6
Gewoon struisgras	<i>Agrostis capillaris</i>					0,0	1,0	1,0	2,0	2,0	1,5
Zandraket	<i>Arabidopsis thaliana</i>					0,0	2,0	3,0		1,0	1,5
Basterdwederik	<i>Epilobium spec.</i>					0,0	2,0	1,0	2,0	1,0	1,5
Ringelwikke	<i>Vicia hirsuta</i>					0,0	2,0	4,0			1,5
Zwaluw tong	<i>Fallopia convolvulus</i>					(+)	1,0	1,0	2,0	1,0	1,3
Gewoon varkensgras	<i>Polygonum aviculare</i>		1,0			0,3	1,0	2,0	2,0		1,3
Akkermelkdistel	<i>Sonchus arvensis</i>	1,0	1,0	1,0	2,0	1,3	2,0	1,0	1,0	1,0	1,3
Knopherik	<i>Raphanus raphanistrum</i>	2,5	2,0	2,0	2,0	2,1	1,5	2,0	1,0		1,1

TRANSECTEN 1998		TRANSECTEN 2000									
Soortnaam	Wetenschappelijke naam	nr. 2	nr. 6	nr. 11	nr. 15	Ranking	nr. 2	nr. 6	nr. 11	nr. 15	Ranking
Fioringras	<i>Agrostis stolonifera</i>					0,0			2,0	2,0	1,0
Grote windhalm	<i>Apera spica-venti</i>					(+)			2,0	2,0	1,0
Akkerdistel	<i>Cirsium arvense</i>	2,0	2,0	2,0	1,0	1,8			2,0	2,0	1,0
Streepzaad	<i>Crepis spec.</i>					0,0		2,0		2,0	1,0
Kleine ooievaarsbek	<i>Geranium pusillum</i>					0,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
Wikke	<i>Vicia spec.</i>					0,0			2,0	2,0	1,0
Melganzevoet	<i>Chenopodium album</i>					0,0	1,5	1,0	1,0		0,9
Kluwenhoornbloem	<i>Cerastium glomeratum</i>					0,0			1,0	2,0	0,8
Bleke klaproos	<i>Papaver dubium</i>	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0		1,0	1,0	1,0	0,8
Grote weegbree	<i>Plantago major</i>					(+)		1,0	1,0	1,0	0,8
Eenjarige hardbloem	<i>Scleranthus annuus</i>					(+)		1,0	2,0		0,8
Klein kruiskruid	<i>Senecio vulgaris</i>	2,0			1,5	0,9			2,0	1,0	0,8
Mannetjesereprijs	<i>Veronica officinalis</i>					0,0	1,0		1,0	1,0	0,8
Tijmeprijs	<i>Veronica serpyllifolia</i>					0,0	1,0		1,0	1,0	0,8
Klein streepzaad	<i>Crepis capillaris</i>					0,0			2,5		0,6
Zilverhaver	<i>Aira caryophylla</i>					0,0			2,0		0,5
Amsinckia	<i>Amsinckia menziesii</i>					0,0		1,0	1,0		0,5
Zandhoornbloem	<i>Cerastium semidecandrum</i>					0,0				2,0	0,5
Vingerhoedskruid	<i>Digitalis purpurea</i>					0,0	1,0		1,0		0,5
Schapegras	<i>Festuca ovina</i>					0,0	1,0			1,0	0,5
Gewoon biggekruid	<i>Hypochaeris radicata</i>					0,0			(+)	2,0	0,5
Middelste teunisbloem	<i>Oenothera biennis</i>		2,5		1,0	0,9		2,0			0,5
Boskruiskruid	<i>Senecio sylvaticus</i>					(+)	2,0				0,5
Gewoon duizendblad	<i>Achillea millefolium</i>					0,0		1,0			0,3
Zachte berk	<i>Betula pubescens</i>					0,0		1,0			0,3
Pilzegge	<i>Carex pilulifera</i>					0,0				1,0	0,3
Gele ganzenbloem	<i>Chrysanthemum segetum</i>					0,0		1,0			0,3
Kropaar	<i>Dactylis glomerata</i>					0,0			1,0		0,3
Gewone reigersbek	<i>Erodium cicutarium</i>		2,0	1,0		0,8		1,0	(+)		0,3

TRANSECTEN 1998		TRANSECTEN 2000									
Soortnaam	Wetenschappelijke naam	nr. 2	nr. 6	nr. 11	nr. 15	Ranking	nr. 2	nr. 6	nr. 11	nr. 15	Ranking
Kleefkruid	<i>Galium aparine</i>					0,0			1,0		0,3
Slipbladige ooievaarsbek	<i>Geranium dissectum</i>					0,0				1,0	0,3
Zachte ooievaarsbek	<i>Geranium molle</i>				1,0	0,3			(+)	1,0	0,3
Bosdroogbloem	<i>Gnaphalium sylvaticum</i>					0,0	1,0	(+)			0,3
Moerasdroogbloem	<i>Gnaphalium uliginosum</i>					0,0			1,0		0,3
Gestreepte witbol	<i>Holcus lanatus</i>					0,0				1,0	0,3
St.-Janskruid	<i>Hypericum perforatum</i>					0,0			1,0		0,3
Glad biggekruid	<i>Hypochaeris glabra</i>					0,0			1,0		0,3
Greppelrus	<i>Juncus bufonius</i>					0,0		1,0			0,3
Tengere rus	<i>Juncus tenuis</i>					0,0		1,0			0,3
Paarse dovenetel	<i>Lamium purpureum</i>					0,0				1,0	0,3
Akkermunt	<i>Mentha arvensis</i>					0,0			1,0		0,3
Waterpeper	<i>Persicaria hydropiper</i>					0,0			1,0		0,3
Veldbeemdgras	<i>Poa pratensis</i>	2,0	2,0	3,0	2,0	2,3	1,0				0,3
Amerikaanse vogelkers	<i>Prunus serotina</i>					0,0				1,0	0,3
Braam	<i>Rubus spec.</i>					0,0	1,0				0,3
Grauwe wilg	<i>Salix cinerea</i>					0,0		1,0			0,3
Blauw walstro	<i>Sherardia arvensis</i>					0,0		1,0			0,3
Gekroesde melkdistel	<i>Sonchus asper</i>					0,0			1,0		0,3
Gewone spurrie	<i>Spergula arvensis</i>					0,0			1,0		0,3
Rode schijnspurrie	<i>Spergularia rubra</i>					(+)		1,0			0,3
Grote brandnetel	<i>Urtica dioica</i>	1,0			1,0	0,5	1,0			(+)	0,3
Grote ereprijs	<i>Veronica persica</i>					0,0			1,0		0,3
Gewone zandmuur	<i>Arenaria serpyllifolia</i>					(+)					0,0
Spiesmelde	<i>Atriplex prostrata</i>					(+)					0,0
Kleine veldkers	<i>Cardamine hirsuta</i>		2,0			0,5					0,0
Viltige basterdwederik	<i>Epilobium parviflorum</i>					0,0	(+)				0,0
Dwergviltkruid	<i>Filago minima</i>					0,0			(+)		0,0
Muizenoor	<i>Hieracium pilosella</i>					(+)					0,0

TRANSECTEN 1998		TRANSECTEN 2000									
Soortnaam	Wetenschappelijke naam	nr. 2	nr. 6	nr. 11	nr. 15	Ranking	nr. 2	nr. 6	nr. 11	nr. 15	Ranking
Biezenknoppen	<i>Juncus conglomeratus</i>					0,0			(+)		0,0
Hoenderbeet	<i>Lamium amplexicaule</i>					0,0				(+)	0,0
Vlasbekje	<i>Linaria vulgaris</i>		1,0			0,3					0,0
Boterbloem	<i>Ranunculus spec.</i>					(+)					0,0
Veldzuring	<i>Rumex acetosa</i>			1,0		0,3					0,0
Rogge	<i>Secale cereale</i>	1,0	3,5	3,0	1,5	2,3					0,0
Muurpeper	<i>Sedum acre</i>					0,0				(+)	0,0
Avondkoekoeksbloem	<i>Silene latifolia subsp. alba</i>	1,0	1,0		1,0	0,8			(+)		0,0
Rode klaver	<i>Trifolium pratense</i>	1,0	1,0	2,0	1,0	1,3					0,0
Gewoon langbaardgras	<i>Vulpia myuros</i>					0,0			(+)		0,0
	aantal soorten	26	26	24	25		40	45	60	49	

(+): aangetroffen buiten de transecten