

**Terreingebruik en gedrag van runderen, pony's, edelherten,
reeën en wilde zwijnen in het Nationaal Park Veluwezoom van
de Vereniging Natuurmonumenten**

**G.W.T.A. Groot Bruinderink
D.R. Lammertsma**

Alterra-rapport 343

Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte, Wageningen, 2001

REFERAAT

Groot Bruinderink, G.W.T.A. en D.R. Lammertsma, 2001. *Terreingebruik en gedrag van runderen, pony's, edelherten, reeën en wilde zwijnen in het Nationaal Park Veluwezoom van de Vereniging Natuurmonumenten*. Wageningen, Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte. Alterra-rapport 343. 46 blz. 4 fig.; 36 tab.; 37 ref.

Van 1991 tot 2000 bestudeerden medewerkers van de Vereniging Natuurmonumenten het ruimtegebruik en de schuwheid van runderen, pony's, edelherten, wilde zwijnen en reeën in het Nationaal Park Veluwezoom op de Veluwe.

Runderen gaven de voorkeur aan grasland en voormalige cultuurgrond en pony's met name aan voormalige cultuurgrond. Edelherten zochten duidelijk de kapvlakten op en, in mindere mate, eikenbos. Reeën gaven de voorkeur aan eikenbos, grasland en grove dennenbos en wilde zwijnen hadden een voorkeur voor beuk en kapvlakte.

Zowel bij edelhert als ree werden in de Imbos meer mannelijke dan vrouwelijke dieren waargenomen, terwijl dit bij de zuidelijker gelegen transecten van Hagenau en Onzalige bossen juist andersom was.

Bij edelherten en reeën nam de afstand waarbij dieren een vluchtreactie vertoonden, in de loop van de onderzoeksperiode af.

Trefwoorden: Veluwe, Schots Hooglandrund, pony, edelhert, ree, wild zwijn, ruimtegebruik, schuwheid

ISSN 1566-7197

Dit rapport kunt u bestellen door NLG 30,00 (€14) over te maken op banknummer 36 70 54 612 ten name van Alterra, Wageningen, onder vermelding van Alterra-rapport 343. Dit bedrag is inclusief BTW en verzendkosten.

© 2001 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
1.1 Wijzigingen in het beheer	10
1.2 Geschiedenis van de runderbegrazing	11
1.3 Vraagstelling	13
2 Methode	15
2.1 Runderen	15
2.2 Pony's	15
2.3 Wilde hoefdieren	16
2.4 Analyse	17
2.5 De onderzoeklocaties	18
3 Resultaten	21
3.1 Runderen	21
3.2 Pony's	24
3.3 Wilde hoefdieren	27
3.3.1 Groepssamenstelling	28
3.3.2 Vluchtgedrag	32
4 Discussie, conclusies en aanbevelingen	37
4.1 Runderen	37
4.2 Pony's	38
4.3 Wilde hoefdieren	40
4.4 Algemeen	43
Literatuur	45

Samenvatting

In de afgelopen twintig jaren heeft de Vereniging Natuurmonumenten ervaring opgedaan met de inzet van runderen en pony's in natuurgebieden. Medewerkers van de vereniging verzamelden gedurende een aantal jaren gegevens met betrekking tot terreingebruik en gedrag van deze grote grazers bij daglicht in het Nationaal Park Veluwezoom. Ook terreingebruik en schuwheid van edelhert, ree en wild zwijn, eveneens gedurende de daglichtperiode, werden in dit onderzoek betrokken.

Gedurende de onderzoeksperiode van 1991-2000 nam de gemiddelde groepsgrootte van de Schotse Hooglandrunderen af van ca. 30 naar ca. 20 dieren, terwijl de stand toenam van ca. 100 naar 200 stuks. Gedurende de onderzoeksperiode traden geen veranderingen op in activiteitspatroon en bleef grazen de overheersende activiteit. Runderen hadden een voorkeur voor grasland en voormalige cultuurgrond en bevonden zich weinig in de overige ecotopen grove den, overig naald, beuk, eik en kapvlakte.

De waarnemingen aan de IJslandse pony's werden gedaan van 1997-1999. De pony's hadden de grootste groepsgrootte in de zomer. Het aantal groepen bedroeg gemiddeld 4,9. Ze hadden een sterke voorkeur voor voormalige cultuurgrond en bevonden zich weinig in het bos en op de heide.

Waarnemingen aan wilde hoefdieren werden gedaan volgens de lijn-transectmethode in de periode 1995-2000. De transecten waren gelegen in de Imbos, Hagenau en de Onzalige Bossen. Bij edelherten en reeën nam de afstand waarbij dieren een vluchtreactie vertoonden in de loop van de onderzoeksperiode af. Dit was met name het geval wanneer met de auto werd waargenomen en in mindere mate bij het waarnemen te voet. Jaarrond hadden edelherten een voorkeur voor kapvlakten en, in mindere mate, voor eikenbos. 'Overig naaldbos' en heide werden weinig bezocht. Dit laatste gold ook voor de reeën, die een voorkeur hadden voor eikenbos, grasland en grove dennenbos. Wilde zwijnen hadden een voorkeur voor beuk en kapvlakte en werden weinig aangetroffen op de heide en in overig naaldbos. De uitkomst van de analyse van selectie van ecotopen door wilde hoefdieren was niet consistent, waarbij de langere rijroutes betrouwbaarder bleken dan de korte looproutes. Zowel bij edelhert als ree werden in de Imbos meer mannelijke dieren dan vrouwelijke dieren waargenomen terwijl bij de zuidelijker gelegen transecten van Hagenau en Onzalige bossen dit juist andersom was.

1 Inleiding

Voorliggend rapport bevat twee hoofdthema's. Allereerst betreft dit de uitkomsten van een studie naar het gedrag en ruimtegebruik door Schotse Hooglandrunderen en IJslandse pony's in het Nationaal Park Veluwezoom, eigendom van de Vereniging Natuurmonumenten. Op de tweede plaats wordt gerapporteerd over mogelijke gevolgen van nieuwe maatregelen op het gebied van inrichting en beheer op het gedrag van edelherten, wilde zwijnen en reeën, eveneens in het Nationaal Park Veluwezoom.

Het inzetten van schapen, geiten, runderen en paarden als sturende maatregel tegen ongewenste ontwikkelingen in natuurgebieden, vormt inmiddels op veel plaatsen een reguliere beheersmaatregel. Aan de gedomesticeerde soorten worden dan gerefereerd als 'grote grazers'. De doelstellingen bij deze introducties lopen uiteen van het open en kort houden van de vegetatie ten behoeve van overwinterende watervogels tot het vergroten van soortenrijkdom en vegetatiestructuur. Ook het behoud van belangrijk geachte natuur- of cultuurwaarden door voortzetting van traditioneel beheer kan een motief zijn, bijvoorbeeld begrazing van heideterreinen door schapen. Het betreft in de meeste gevallen seizoensbegrazing, waarbij de grote grazers in de wintermaanden worden opgesteld.

Soms gaat de doelstelling bij introductie verder en is de achterliggende gedachte veeleer het herstel van een systeem dat ophield te bestaan met het uitsterven van de wilde voorvaders van de grote grazers: oerrund en wild paard. Het geïntroduceerde proces van begrazing, betreding en bemesting heeft hier een permanent, jaarrond karakter en ook naar de dieren wordt anders gekeken. Zij vormen een onlosmakelijk onderdeel van het ecosysteem, zijn in hoge mate zelfredzaam en bevinden zich in een proces dat wordt aangeduid als 'dedomesticatie': het geleidelijk opnieuw 'wild' worden door aanpassing aan condities welke heersen in de natuur. De kudde Schotse Hooglanders van Natuurmonumenten in de Imbos, onderdeel van het Nationaal Park Veluwezoom, vormt een aansprekend voorbeeld. Met uitzondering van een aanvullend rantsoen hooi dat, indien noodzakelijk, in de winter wordt verstrekt, leven de dieren uitsluitend op het in het natuurgebied aanwezige voedsel. Vanwege de positieve ervaringen met hun effect op bodem en vegetatie, maar ook vanwege het getoonde grote aanpassingsvermogen van de dieren aan dit soort omstandigheden, werd de oppervlakte leefgebied van de kudde in de afgelopen jaren regelmatig uitgebreid.

Ook bij het beheer van edelherten, wilde zwijnen en reeën wordt geprobeerd de dieren zoveel mogelijk ruimte te geven. Ruimte in letterlijke zin van terreintypen en oppervlakte, maar ook in de zin van ruimte voor een zo natuurlijk mogelijke levenswijze. Bij maatregelen zoals gedoog- en beheerovereenkomsten, voorzieningen, afschothandelingen en het verplaatsen van rasters is dit voortdurend het uitgangspunt. Dit leidde bijvoorbeeld in de Imbos in de afgelopen jaren tot verlaging van de padendichtheid, uitbreiding van het leefgebied, vermindering van het aantal

bosvakken en daarmee vergroting van de gemiddelde oppervlakte daarvan. Tevens werd de bijvoeding gestaakt. Wat nog rest aan bijvoeding is het zogenaamde 'lokvoeren' van wild zwijnen: het aanleggen van tijdelijke voerplaatsen ten behoeve van tellingen en het realiseren van het gewenste afschot. Op die manier wordt getracht een natuurlijker levenswijze te bevorderen en de schuwheid te verminderen. Door dit laatste moet bezoekers een grotere kans worden geboden om wild waar te nemen.

De Vereniging Natuurmonumenten nam zelf het onderzoek naar het gedrag en het terreingebruik van de Schotse Hooglanders, de IJslandse pony's en wilde hoefdieren in het Nationaal Park Veluwezoom ter hand. Het Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek analyseerde in 1996, in opdracht van de vereniging, de beschikbare gegevens en besteedde op uitdrukkelijk verzoek ruim aandacht aan mogelijkheden tot verbetering van de gehanteerde waarnemingsmethoden (Groot Bruinderink, 1996). Voorliggend rapport vormt de weerslag van waarnemingen aan runderen van 1991 – 2000, aan wilde hoefdieren van 1995 – 2000 en aan IJslandse pony's van 1997 – 1999 (Ten Hoedt, 2001).

De gegevens welke in dit rapport worden gepresenteerd zijn verzameld door medewerkers van de Vereniging Natuurmonumenten. De runderen werden gevolgd door Gerard Slagter, Berry Lamberts, Jan Potkamp en Edgar Strikkeling. De pony's door Berry Lamberts en Edgar Strikkeling. Ton Heekelaar, Herman Marinus, Jan Potkamp, Peter Horstman en Hans van Dijk deden de waarnemingen aan wilde hoefdieren. Connie Vermeer, secretariaatsmedewerkster bij Alterra en René Quinten, stagiair van Wageningen Universiteit, voerden alle waarnemingen vanaf 1996 in met behulp van een ORACLE-applicatie van Joost Leijzer, medewerker van Alterra. De kaarten werden vervaardigd door Arjan Griffioen en Ruut Wegman, beiden verbonden aan Alterra. Fako Dzigal van de Stichting Het Geldersch Landschap, verstreekte de bos- en vegetatiegegevens van de Loenermark.

1.1 Wijzigingen in het beheer

Van 1988 tot 1995 was er in een groot gedeelte van het Nationaal Park Veluwezoom sprake van omvormingsbeheer waarbij onder meer niet-inheemse boomsoorten werden verwijderd. Hierdoor ontstonden kapvlakten die niet werden ingeplant. Na 1995 wordt in het betrokken bosgebied geen bosbeheer meer uitgevoerd. Van 1988 tot 1998 werd ca. 160 ha landbouwgrond aan het leefgebied van de wilde hoefdieren toegevoegd. Mede hierom werd de bijvoeding in 1990 gestopt.

In diezelfde periode nam de rust in het gebied toe. Er werd naar schatting 40 km aan bospaden opgeheven en de Worthrheder Heide werd in zijn geheel rustgebied. Vanaf 1988/89 is de Eerbeekse weg 's nachts afgesloten en vanaf 1992 de Burgemeester Bloemersweg, tezamen ruim 10 km openbare weg. Tussen 1989 en 1991 verdwenen veel zogenaamde binnenrasters: rasters die bosverjonging bevorderden doordat het wild buiten werd gehouden.

Vanaf 1989 wordt geen jacht meer gemaakt op reeën. De jacht op edelherten en wilde zwijnen is in principe beperkt tot de periode eind juli/begin augustus tot 31 oktober en wordt sedert 1990 geheel in eigen beheer uitgevoerd. Vanaf 2001 bestaan er jachtvrije zones, maar eerder al werd geen jacht op edelherten gemaakt ten zuiden van de Beekhuizenseweg.

1.2 Geschiedenis van de runderbegrazing

Van 1982 tot 1987 liep een eerste proef met begrazing door Schotse Hooglanders op ca. 173 ha in de Imbos.

Op 5 december 1989 wordt dit begrazingsgebied uitgebreid met 1477 ha Imbos en Terletse Heide.

Op 1 april 1992 komt er 540 ha van de Loenermark bij.

Op 5 april 1998 worden de Rheder en Worthrheder Heide en het Worthrheder Zand met 610 ha, aan het leefgebied van de runderen toegevoegd. Hetzelfde geldt voor nog eens 60 ha Loenermark.

Op 1 juni 1998 wordt 30 ha voormalige cultuurgrond van Groenendaal toegevoegd en in juni 1999 nog eens 30 ha Groenendaal.

Op 30 juni 2000 komt het 1000 ha grote Deelerwoud erbij. In het Deelerwoud zijn geen waarnemingen aan runderen gedaan, reden waarom het gebied niet bij voorliggend onderzoek wordt betrokken.

Vanaf 1990 kon ook de kudde groeien en inmiddels leven ca. 200 stuks runderen in het gebied.

Bijvoeding van de runderen vond plaats in de nawinter. Het moment waarop daarmee wordt begonnen is sterk afhankelijk van de weersomstandigheden en van de beoordeling van de uitwendige conditie van de dieren. De ligging en de oppervlakte van het door runderen begraasde gebied alsmede de aantallen runderen varieerden derhalve in de loop van de tijd (Fig. 1 en 2).

Titel:

Gemaakt door:

ArcView Version 3.0

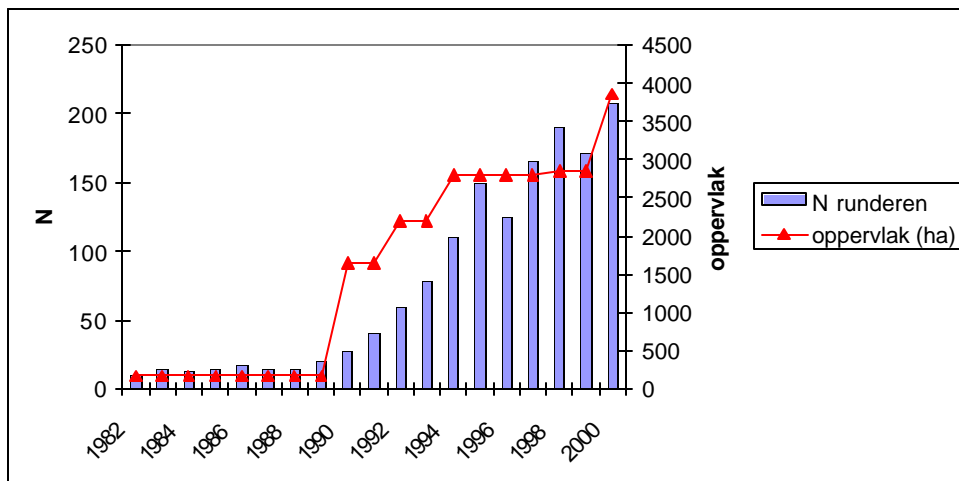
Voorbeeld:

Deze EPS-figuur is niet opgeslagen met een ingesloten voorbeeld.

Commentaar:

Dit EPS-bestand kan worden afgedrukt op een PostScript-printer, maar niet op een ander type printer.

Figuur 1. Begrenzing van het huidige leefgebied van de Schotse Hooglandrunderen (lijn) en IJslandse pony's (stippellijn) in het Nationaal Park Veluwezoom.



Figuur 2. Oppervlakte van het leefgebied (ha) en aantalontwikkeling van de Schotse Hooglandrunderen in het Nationaal Park Veluwezoom

1.3 Vraagstelling

De belangrijkste vraag die in het onderzoek aan runderen en pony's werd gesteld is: waar bevinden zich de dieren en wat doen ze daar? Dit onderzoek is dan ook een combinatie van een verspreidingsonderzoek en een onderzoek naar het gedragspatroon, met als doel op termijn uitspraken te kunnen doen omtrent de effecten van het graasgedrag op vegetatie en landschap.

Het onderzoek aan edelherten, wilde zwijnen en reeën behelst het monitoren van het terreingebruik en het vluchtgedrag en mogelijke veranderingen daarin ten gevolge van gewijzigd beheer.

2 Methode

2.1 Runderen

De waarnemingen vonden plaats eens in de veertien dagen gedurende twee dagen; 's zomers wat langer dan 's winters, maar telkens per waarneming van twee dagen ongeveer gedurende acht uur, de eerste dag 's ochtends, de tweede dag 's middags. In de periode augustus 1991 tot en met juli 1996 zijn de waarnemingen zoveel mogelijk steeds aan hetzelfde rund gedaan. In de tweede helft van de onderzoeksperiode, van augustus 1996 tot en met december 2000, werd dit idee verlaten. Op voorhand werd nu geloot langs welke van een zestal routes men het gebied zou binnengaan om vervolgens de waarnemingen te verrichten aan het eerste rund dat werd ontmoet.

Van het 'waarnemingsrund' werd, telkens voor een heel uur, elke 10 minuten de plaats en activiteit genoteerd. Onderscheid werd gemaakt tussen grazen, snoeien, lopen, staan, liggen, drinken, zogen en 'overig'. Bij de activiteit 'snoeien' en 'grazen' werd tevens genoteerd welke voedselsoort het betrof. Snoeien kon geschieden aan eik, beuk, berk, grove den, struikheide, blauwe bosbes, rode bosbes, braam, wilde lijsterbes, vuilboom, jeneverbes, overige naaldbomen, overige loofbomen en struiken. Grazen kon geschieden aan bochtige smele, pijpenstrootje, grassen/kruiden op paden, grassen/kruiden op wildweiden of voormalige cultuurgronden. Per uur ontstond op die wijze een overzicht van het aantal minuten per activiteit. Van de runderen in de buurt werd genoteerd plaats, aantal en omvang van de groepjes. Tevens werd het overheersende weerbeeld van die twee dagen omschreven in termen van bewolking, temperatuur, windsterkte en - richting en neerslag.

Voorliggend rapport vormt de weerslag van waarnemingen aan runderen van 1991 – 2000.

2.2 Pony's

In september 1997 is gestart met een onderzoek naar het terreingebruik van IJslandse pony's in een deel van hun leefgebied op Veluwezoom (Fig. 2; Ten Hoedt 2001). De gevolgde methode was analoog aan de methode welke werd gebruikt bij het waarnemen van de Schotse Hooglandrunderen. De waarnemingen ten behoeve van het verspreidingsonderzoek werden eens in de maand op vrijdagochtend gedaan. Hierbij werden de alleen lopende pony's en de ponygroepen op een kaartje ingetekend. Van de ponygroepen werd de groepsgrootte genoteerd. Het totale aantal pony's in het begrazingsgebied bedroeg 32 tot 47 dieren.

De waarnemingen ten behoeve van het onderzoek naar het gedragspatroon zijn telkens gedaan aan een andere pony, zodat een gemiddeld beeld van het gedragspatroon van de gehele kudde verkregen wordt.

Voorliggend rapport vormt de weerslag van waarnemingen aan IJslandse pony's van 1997 – 1999.

2.3 Wilde hoefdieren

De basis voor dit onderzoek vormde de zg. lijn-transect-methode, waarbij tijdstip van onderzoek (ten opzichte van zonsopkomst of -ondergang), gevolgde route (transect) en wijze van verplaatsen (te voet, auto) altijd hetzelfde waren. Alleen de waarnemers en de rij- en loopricting waren niet steeds dezelfde (Fig. 3).

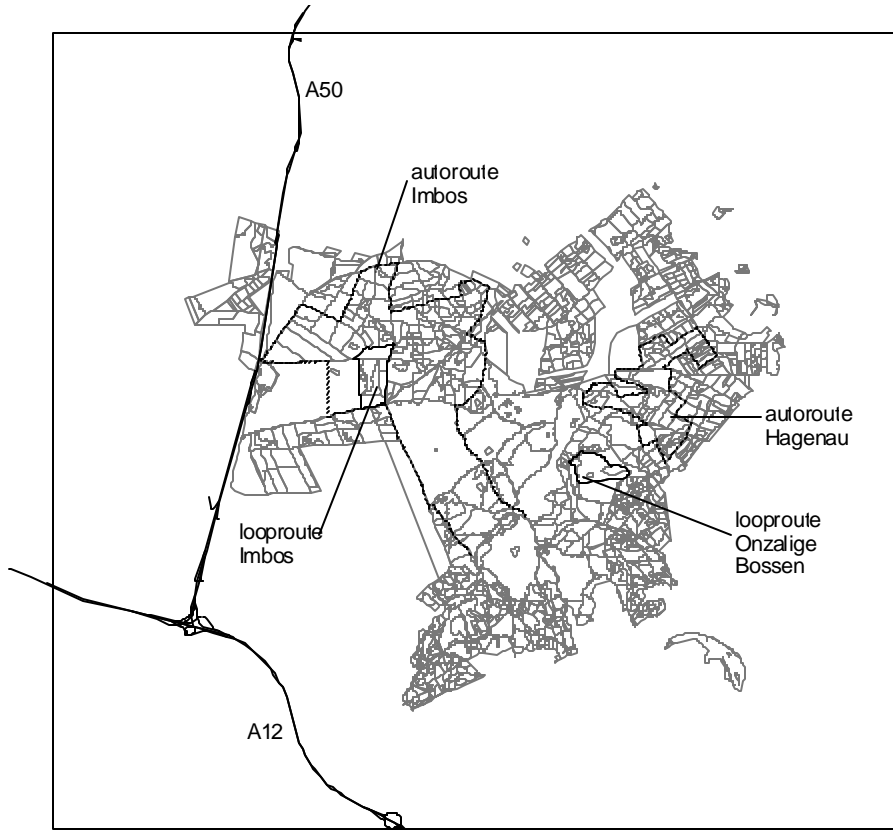


Fig. 3 Auto- en looproutes gebruikt voor het waarnemen van wilde hoefdieren

Genoteerd werd, naast de weersomstandigheden, de plaats, de tijd, de diersoort, het aantal (onderverdeeld in volwassen mannelijke dieren en volwassen vrouwelijke dieren met juvenielen), de (kleinste) afstand tot de waarnemer en het gedrag (vluchten of 'anders'). Voorliggend rapport vormt de weerslag van waarnemingen aan wilde hoefdieren van 1995 – 2000.

2.4 Analyse

Perioden

De onderzoeksperiode 1991 – 2000 wordt opgesplitst in twee delen:

periode 1: augustus 1991 – juli 1996.

Van augustus 1991 - april 1992 besloeg het rundergebied de Imbos met Terletse Heide. Van april 1992 – juli 1996 betrof dit de Imbos, Terletse Heide en de Loenermark (m.u.v. vak 1218)

periode 2: augustus 1996 – december 2000.

Van augustus 1996 - april 1998 besloeg het rundergebied de Imbos (m.u.v. Groenendaal), de Terletse Heide en de Loenermark (m.u.v. vak 1218). Van april 1998 tot heden is dit de Imbos, Terletse Heide, Loenermark, Rheder en Worthrheder Heide, Worthrheder Zand en 60 ha Loenermark. Op 1 juni 1998 komt hier 30 ha voormalige cultuurgrond bij (Groenendaal) en in juni 1999 nog eens 30 ha (rest Groenendaal).

Over periode 1 werd reeds eerder gerapporteerd (Groot Bruinderink, 1996). Mogelijke veranderingen in terreingebruik of gedrag in de loop van de totale onderzoeksperiode 1991 – 2000 worden bestudeerd door vergelijking van de bevindingen in periode 1 en 2. De statistiek in dit rapport is van beschrijvende aard. Indien daar echter aanleiding toe is worden de bevindingen van jaar tot jaar geanalyseerd. Rekening houdend met effecten van seizoen en ecotoop op het terreingebruik kan dan worden onderzocht of er verschillen tussen de jaren zijn. Hierbij werd gebruik gemaakt van de (regressie) methode RSCREEN uit het statistisch pakket GENSTAT (1993).

Seizoenen

Bij de analyse werd een jaarindeling van vijf fenologische perioden gehanteerd, gebaseerd op aspecten die te maken hebben met verschuivingen in het voedselaanbod of met de seizoensritmiek (voortplanting, verzorgen van de jongen, aanleggen vetvoorraden) van de dieren.

Seizoen 1: 16/4-31/7; 2: 1/8-30/9; 3: 1/10-31/10; 4: 1/11-31/12; 5: 1/1-15/4

Ecotopen

Alle gebieden werden ingedeeld naar (oppervlakte van een bepaald) ecotoop. Er werden 8 verschillende ecotopen onderscheiden:

1: heide; 2: grasland (wildweide of ander cultuurgrasland); 3: voormalige cultuurgronden; 4: grove den; 5: overig naaldbos; 6: beuk; 7: eik; 8: kapvlakte

Ingeval van *gemengd bos* werd het ecotoop geduid naar de hoofdboomsoort in de kroonlaag.

Terreingebruik

Analoog aan Jacobs (1974) en Gordon (1989) werd de ecotoopvoorkeur weergegeven als de selectie-index E:

$$E = (U_i - A_i) / \{(U_i + A_i) - [2 * (U_i * A_i)]\}$$

waarin:

U_i : relatieve graastijd in ecotoop 'i' (in %)

A_i : relatieve oppervlak van ecotoop 'i' (in %)

E varieert tussen -1 en +1. Als $E = 0$ dan is er geen voorkeur; de relatieve graastijd is gelijk aan het relatieve oppervlak. Deze situatie doet zich voor wanneer alle dieren gelijk zijn verdeeld over het oppervlak van het totale natuurgebied. Als $E < 0$ dan is er sprake van een negatieve voorkeur: de relatieve graastijd is kleiner dan het relatieve oppervlak, de soort mijdt dit ecotoop actief. Als $E > 0$ dan is er sprake van een positieve selectie van een ecotoop.

Graasdruk

Onder de graasdruk op een bepaald type ecotoop werd verstaan het feitelijk aantal minuten grazen genoteerd in dat ecotoop.

2.5 De onderzoeklocaties

De Imbos met Rheder en Worthheder Heide, Terletse Heide en Loenermark

De Imbos, inclusief voornoemde gebieden, beslaat in totaal ca. 2300 ha waarvan 530 ha rustgebied. Het ecotoop "grasland" beslaat 94 ha en "voormalige cultuurgrond" ca. 70 ha (Tabel 1). Behalve de kudde Hooglanders, bevinden zich in de Imbos naar schatting 85 edelherten, 125 wilde zwijnen en een onbekend aantal damherten en reeën. De autoroute in de Imbos is 20.017 meter lang, de looproute 3.608 meter.

Hagenau en Onzalige Bossen

In deze natuurgebieden werd, evenals bij de routes in de Imbos, het leefgebied van wilde hoefdieren gedefinieerd als de som van de oppervlakten van alle bosvakken waardoor of waarlangs een transect liep; dit geldt voor zowel de loop- als voor de autoroutes.

In Hagenau en de Onzalige Bossen bevinden zich naar schatting 45 edelherten, 100 wilde zwijnen en opnieuw een onbekend aantal reeën. De oppervlakte rustgebied beslaat ruim 200 ha. De autoroute in Hagenau is 12.446 meter lang, de looproute in de Onzalige Bossen 2.925 meter.

Herikhuizer Veld en Beekhuizen

Het begrazingsgebied van de IJslandse pony's in het Nationaal Park Veluwezoom omvat in totaal 538 ha. Het begrazingsgebied is verdeeld in twee afzonderlijke delen: het 'Herikhuizerveld-oost' (78 ha, waarop een hengst en een aantal merries) het 'Herikhuizerveld-west en Beekhuizen' (460 ha).

Het onderzoek aan de IJslandse pony's vond plaats in het gebied 'Herikhuizerveld-west en Beekhuizen' (Tabel 1).

Tabel 1. Oppervlaktesamenstelling van de onderzoeklocaties naar ecotopen in ha (%) per ecotoop.

Diersoort	pony	rund	wilde hoefdieren	wilde hoefdieren	wilde hoefdieren	wilde hoefdieren
Gebied	Beekhuizen + Herikhuizer Veld	Imbos + Loenermark + Rheder en Worthrheder Heide + Terletse heide	Imbos auto (IMrij)	Imbos loop (IMlo)	Hagenau auto (HARij)	Onzalige loop (ONlo)
Ecotoop						
heide	176(38,3)	893(39,9)	714(44,1)	234(57,8)	0	0
grasland		94(4,2)	79(4,9)	2(0,5)	5(0,9)	0
voorm. c.	27(5,9)	70(3,0)	2(0,1)	0	0	1(0,6)
grove den		1008(43,8)	683(42,2)	128(31,6)	343(60,2)	41(26,6)
ov. naald		53,7(2,3)	19(1,2)	15(3,6)	68(11,9)	0
beuk		16,1(0,7)	6(0,4)	0	125(21,9)	1(0,6)
eik		141,1((6,1)	84(5,2)	25(6,1)	17(3,0)	107(69,5)
'bos'	257(55,9)	1219(52,8)	794(49,0)	168(41,6)	553(97,0)	112(72,7)
kapvlakte		32,2(1,4)	32(2,0)	1(0,4)	12(2,1)	4(2,6)
Totaal	460	2308	1619	404	570	154

3 Resultaten

3.1 Runderen

Ofschoon de spreiding rond het gemiddelde altijd betrekkelijk groot is, neemt in de loop van de jaren, met uitzondering van de nawinter, de gemiddelde groeps grootte af van ca. 30 tot ca. 20 dieren per groep (Tabel 2). In periode 1 was de groeps grootte relatief klein in het winterhalfjaar, in periode 2 is dit in het zomerhalfjaar het geval.

Tabel 2. Gemiddelde groeps grootte (N/groep) en aantal waargenomen groepen met standaardafwijking (SD) van runderen per periode en seizoen. Nobs: aantal waarnemingen. Seizoen 1: 16/4-31/7; 2: 1/8-30/9; 3: 1/10-31/10; 4: 1/11-31/12; 5: 1/1-15/4. Periode 1: augustus 1991 – juli 1996; periode 2: augustus 1996 – december 2000.

	periode 1			periode 2		
	N /groep	SD	Nobs	N/ groep	SD	Nobs
seizoen 1	36,3	15,0	80	17,5	15,4	58
seizoen 2	31,9	15,3	41	17,2	13,2	37
seizoen 3	21,7	8,7	19	17,2	11,2	25
seizoen 4	29,5	15,9	44	18,3	15,2	40
seizoen 5	24,2	11,7	71	25,5	14,4	49
gem	28,7	5,3	255	19,1	3,2	209

In de loop van de jaren verandert er weinig aan het activiteitspatroon van de dieren (Tabel 3). Grazen blijft de overheersende activiteit. De dieren gaan niet meer of minder lopen, staan, liggen, drinken of herkauwen. Het verschil in zoogtijd wordt wellicht veroorzaakt doordat in periode 1 slechts naar een koe werd gekeken en in periode 2 ook naar stieren.

Tabel 3. Tijdsbesteding van runderen per periode en seizoen. Per activiteit is weergegeven het percentage van de totale waarnemingstijd, de gemiddelde waarde hiervan en de bijbehorende standaardafwijking. Seizoen 1: 16/4-31/7; 2: 1/8-30/9; 3: 1/10-31/10; 4: 1/11-31/12; 5: 1/1-15/4. Herst en herli respectievelijk staand en liggend herkauwen. Periode 1: augustus 1991 – juli 1996; periode 2: augustus 1996 – december 2000.

periode	seizoen	grazen	snoeien	lopen	staan	liggen	drinken	zogen	herst	herli
1	1	51,7	0,7	4,4	11,7	6,3	0,4	2,6	12,4	9,7
	2	47,0	1,5	5,5	13,8	6,8	0,4	2,7	12,3	10,2
	3	50,8	1,4	5,5	12,1	7,3	0,3	2,8	9,1	10,7
	4	60,7	1,2	5,7	11,0	4,1	0,3	2,1	8,5	6,4
	5	51,2	4,6	7,0	13,2	6,8	0,3	2,4	6,2	8,2
	gem	52,3	1,9	5,6	12,4	6,3	0,3	2,5	9,7	9,0
	sd	5,1	1,6	0,9	1,1	1,3	0,1	0,3	2,7	1,7
2	1	49,6	0,6	3,7	12,1	6,4	0,5	0,7	12,7	13,7
	2	49,3	0,6	4,7	11,3	7,3	0,4	1,7	9,7	15,1
	3	63,8	0,4	6,0	9,1	2,7	0,3	1,6	8,0	8,0
	4	63,3	1,0	5,0	11,5	4,1	0,4	0,5	5,4	8,8
	5	48,9	1,5	6,5	19,3	7,1	0,7	0,3	5,7	10,0
	gem	55,0	0,8	5,2	12,7	5,5	0,5	0,9	8,3	11,1
	sd	7,8	0,4	1,1	3,9	2,0	0,1	0,6	3,0	3,1

De tijd besteed aan grazen pijpenstrootje en grassen/kruiden is in beide perioden nagenoeg identiek (Tabel 4). Wel besteedde de koe uit periode 1 meer tijd aan het begrazen van bochtige smele.

Tabel 4. De relatieve graastijd (%) van runderen per voedselsoort (bochtige smele, pijpenstrootje en grassen/kruiden) per periode en seizoen. Seizoen 1: 16/4-31/7; 2: 1/8-30/9; 3: 1/10-31/10; 4: 1/11-31/12; 5: 1/1-15/4. Periode 1: augustus 1991 – juli 1996; periode 2: augustus 1996 – december 2000.

periode	seizoen	bochtige smele	pijpenstrootje	grassen/kruiden
1	1	30,4	1,7	67,9
	2	52,0	8,9	39,1
	3	33,2	0	66,8
	4	59,7	0	40,3
	5	42,3	0,1	57,6
	gem	43,5	2,1	54,3
	sd	12,4	3,4	12,5
2	1	41,9	4,5	53,6
	2	42,6	10,4	46,9
	3	45,1	0,1	54,7
	4	36,9	1,4	61,8
	5	30,1	0,0	69,9
	gem	39,3	3,3	57,4
	sd	5,3	3,9	7,8

Met betrekking tot de snoeitijd is de spreiding rond de gemiddelden erg groot (Tabel 5). Bedacht moet worden dat e.e.a. op deze wijze erg wordt opgeblazen: snoeien was immers geen belangrijke activiteit gelet op de tijd die eraan besteed werd. In dit opzicht kan slechts worden geconcludeerd dat de koe uit periode 1 representatief is geweest voor het gemiddelde rund.

Tabel 5. De relatieve snoeitijd (%) van runderen per voedselsoort (braam, struikheide, bosbes, beuk, eik, berk, Amerikaanse vogelkers 'kers', grove den) per periode en seizoen. Seizoen 1: 16/4-31/7; 2: 1/8-30/9; 3: 1/10-31/10; 4: 1/11-31/12; 5: 1/1-15/4. Periode 1: augustus 1991 – juli 1996; periode 2: augustus 1996 – december 2000.

periode	seizoen	braam	struikheide	bosbes	beuk	eik	berk	kers	grove den
1	1	5,3	21,1	25,7	5,7	33,6	7,9	0,8	0,0
	2	4,8	13,9	15,5	11,1	17,1	3,6	33,9	0,0
	3	4,5	48,3	0,0	0,0	20,2	0,0	27,0	0,0
	4	0,0	47,6	21,1	0,7	0,0	8,2	19,0	3,4
	5	0,0	57,3	30,7	3,3	3,4	3,3	0,0	2,0
	gem	2,9	37,6	18,6	4,2	14,9	4,6	16,1	1,1
	sd	2,4	16,9	10,6	4,0	12,1	3,1	13,7	1,4
2	1	0,0	28,9	39,8	11,7	11,7	7,8	0,0	0,0
	2	0,0	27,3	0,0	6,1	36,4	30,3	0,0	0,0
	3	0,0	9,5	9,5	81,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	4	0,0	6,3	42,5	2,5	47,5	0,0	0,0	1,3
	5	0,0	50,6	47,3	0,0	0,0	0,0	0,0	2,1
	gem	0,0	24,5	27,8	20,3	19,1	7,6	0,0	0,7
	sd		15,9	19,2	30,6	19,4	11,7		0,9

Dit beeld wordt bevestigd wanneer de selectie op de onderscheiden ecotopen wordt berekend voor beide perioden (Tabel 6 en Tabel 7). Het meest in trek blijven, wat betreft de graas- en snoeitijd, grasland en voormalige cultuurgronden. In de periode augustus – oktober in periode 2 zijn de voormalige cultuurgronden wat betreft de activiteit ‘grazen’ minder in trek dan in periode 2. Dit wordt niet gecompenseerd door verschuivingen van grazen in andere ecotopen. Absoluut niet in trek waren in beide perioden de ecotopen grove den, overig naald, beuk, eik, kapvlakte en overig loofbos. In periode 2 raakte, wat betreft de activiteit ‘snoeien’ het ecotoop eik iets meer in trek.

Tabel 6. Selectie-index E volgens Jacobs (1974) van runderen voor de ecotopen per periode en seizoen wat betreft de graastijd. --: absoluut niet in trek (-0.5 tot -1.00); -: niet in trek (-0.1 tot -0.49); 0: neutraal (0.09 tot -0.09); + : zwakke selectie (0.1 tot 0.49); ++: sterke selectie (0.5 tot 1.00). Seizoen 1: 16/4-31/7; 2: 1/8-30/9; 3: 1/10-31/10; 4: 1/11-31/12; 5: 1/1-15/4. Periode 1: augustus 1991 – juli 1996; periode 2: augustus 1996 – december 2000.

periode 1	periode 2									
	1	2	3	4	5					
seizoen	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
heide	-	+	-	+	0	-	+	0	+	0
grasland	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
v. cult.	++	++	++	0	++	++	-	--	++	+
grove den	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
ov. naald.	--	--	--	--	--	--	--	--	-	--
beuk	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
eik	--	--	--	--	--	-	--	--	--	-
kapvlakte	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
ov. loof	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--

Tabel 7. Selectie-index E volgens Jacobs (1974) van runderen voor de ecotopen per periode en seizoen wat betreft de snoeitijd. --: absoluut niet in trek (-0.5 tot -1.00); -: niet in trek (-0.1 tot -0.49); 0: neutraal (0.09 tot -0.09); + : zwakke selectie (0.1 tot 0.49); ++: sterke selectie (0.5 tot 1.00). Seizoen 1: 16/4-31/7; 2: 1/8-30/9; 3: 1/10-31/10; 4: 1/11-31/12; 5: 1/1-15/4. Periode 1: augustus 1991 – juli 1996; periode 2: augustus 1996 – december 2000.

periode 1	periode 2									
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
seizoen	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
ecotoop										
Heide	+	-	+	+	+	+	0	++	+	+
grasland	++	++	++	--	-	++	+	++	++	+
v. cult.	--	++	++	++	++	--	++	--	++	+
grove den	-	--	--	-	--	-	-	--	--	--
ov. naald.	-	--	0	--	--	--	--	--	--	--
beuk	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-
eik	--	--	--	--	--	-	++	--	+	++
kapvlakte	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
ov. loof	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--

De ecotoopvoorkeur van runderen komt dan ook naar voren in het terreingebruik. Het graasgedrag beperkt zich tot een aantal vakken (Tabel 8) waarin voormalige cultuurgrond en wildweides liggen zoals bijvoorbeeld Groenendaal en het Land van Daan. Daarnaast worden veel waarnemingen gedaan op grote oppervlakten heide. In 11 afdelingen wordt 92% van de optelsom van de duur van alle waarnemingen

gedaan, terwijl in de overige 25 vakken slechts 8% van de totale waarnemingstijd wordt waargenomen.

Tabel 8. Terreingebruik van runderen op de Imbos (IM) en Loenermark (LO) gedurende de onderzoeksperiode per vak in percentage van de totale waarnemingstijd.

	Vak	Naam	%
IM	1219	Zwarte Berg	1
IM	1212	Plantsoen	1
IM	1303	Beerenberg	2
LO	6	Kouwerik	2
IM	1217	Nieuwe Aanleg	2
LO	1	Bij van Ark	3
IM	1211	Varkensbosje	7
IM	1214	Bij ter Velde	13
IM	1218	Braak	16
IM	1305	Bouwland Terlet	20
IM	1304	Terletse heide	25
	rest		8

3.2 Pony's

Het aantal groepen IJslandse pony's dat tijdens de waarnemingen werd aangetroffen varieerde van 2 tot 9 (Fig. 4).

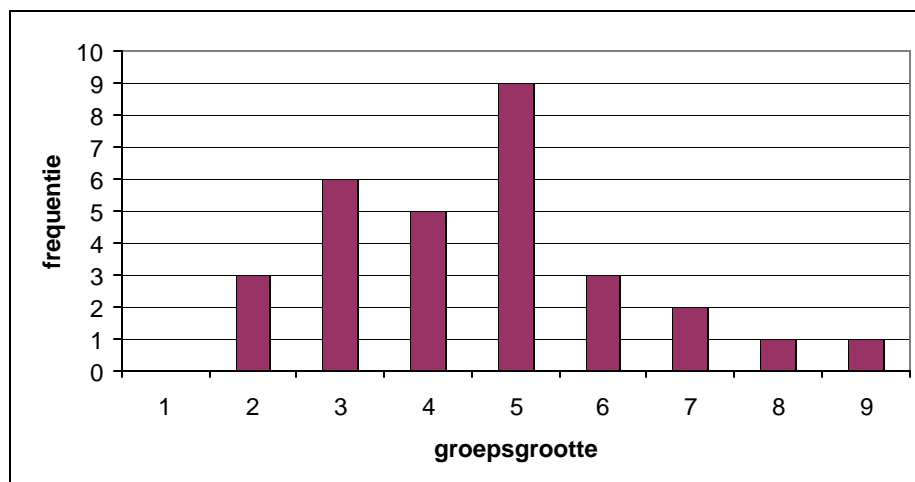


Fig. 4. Frequentieverdeling van het aantal waargenomen groepen IJslandse pony's gedurende de gehele onderzoeksperiode.

Het gemiddeld aantal waargenomen groepen over de gehele periode bedroeg 4,9 (Tabel 9). Over de seizoenen varieerde dit gemiddelde van 3,4 in de zomer tot 6,7 in de herfst. Het gemiddelde aantal dieren per groep over de gehele periode bedroeg 8,6 stuks. Over de seizoenen varieerde dit gemiddelde van 6,4 in de herfst tot 11,1 in de zomer.

Tabel 9. Gemiddelde groeps grootte en aantal waargenomen groepen van IJslandse pony's per seizoen.

	N ponys/groep	sd	N groepen pony's	sd	Nobs
Seizoen 1	11,1	5,1	3,4	1,3	8
Seizoen 2	8,5	6,3	4,8	2,4	6
Seizoen 3	6,4	2,1	6,7	1,5	3
Seizoen 4	9,2	4,9	4,4	1,4	7
Seizoen 5	8,0	3,4	5,3	1,0	6
Gem	8,6	1,5	4,9	1,1	6,0

Uit de selectie-index E (Tabel 10) blijkt dat bij de IJslandse pony's in het begrazingsgebied op Veluwezoom een sterke ecotoopvoorkeur uitgaat naar 'voormalige cultuurgrond' en absoluut geen belangstelling hebben voor de ecotopen 'bos' en 'heide'.

Tabel 10 . Selectie-index E volgens Jacobs (1974) voor IJslandse pony's op basis van waargenomen aantal ponygroepen en pony's gedurende de totale onderzoeksperiode. --: absoluut niet in trek (-0.5 tot -1.00); -: niet in trek (-0.1 tot -0.49); 0: neutraal (0.09 tot -0.09); + : zwakke selectie (0.1 tot 0.49); ++: sterke selectie (0.5 tot 1.00).

Ecotoop	aantal ponygroepen	E	aantal pony's	E
Bos	38 (27,5%)	--	218 (18,0%)	--
Heide	24 (17,4%)	-	198 (16,4%)	--
Voormalige cultuurgrond	76 (55,1%)	++	793 (65,6%)	++
Totaal	138 (100,0%)		1209 (100,0%)	

Ook als we kijken naar de ecotoop-voorkeur van de IJslandse pony's per seizoen zien we een zelfde beeld (Tabel 11). In geen enkel seizoen treed een voorkeur op voor de biotopen 'bos' en 'heide', maar wel in hoge mate voor 'voormalige cultuurgrond'.

Tabel 11. Selectie-index E volgens Jacobs (1974)) van IJslandse pony's op basis van waargenomen aantal ponygroepen en pony's per seizoen en gedurende de gehele onderzoeksperiode. --: absoluut niet in trek (-0.5 tot -1.00); -: niet in trek (-0.1 tot -0.49); 0: neutraal (0.09 tot -0.09); + : zwakke selectie (0.1 tot 0.49); ++: sterke selectie (0.5 tot 1.00).

aantal ponygroepen	aantal pony's				
	1	2	3	4	5
Seizoen					
Ecotoop					
Heide	-	--	--	--	--
v. cult.	++	++	++	++	++
Bos	--	-	-	--	--

Tabel 12. Presentie en presentiepercentage pony's en ponygroepen per vak gedurende de gehele onderzoeksperiode.

Vak	aantal waargenomen ponygroepen	aantal waargenomen pony's
0102	2 (1.4%)	18 (1.5%)
0103	2 (1.4%)	11 (0.9%)
0104	6 (4.3%)	76 (6.3%)
0108	69 (50.0%)	657 (54.3%)
0109	24 (17.4%)	173 (14.3%)
0110	7 (5.1%)	36 (3.0%)
0201	1 (0.7%)	7 (0.6%)
0202	3 (2.2%)	27 (2.2%)
0204	9 (6.5%)	85 (7.0%)
0205	15 (10.9%)	119 (9.8%)
Totaal	138 (100.0%)	1209 (100.0%)

Op Veluwezoom is de spreiding van de pony's over het gebied anders uitgerekend dan bij de runderen, op basis van het aantal groepen en het aantal pony's per gebiedsdeel. Ook voor de pony's geldt dat slechts enkele gedeelten in het gebied, waarin voormalige cultuurgrond is gelegen, intensief worden benut (Tabel 12).

Tijdsbesteding

Bij de IJslandse pony's vormde grazen gedurende het gehele jaar de belangrijkste activiteit, gevolgd door staan (Tabel 13). Er werd relatief weinig gesnoeid.

Tabel 13. Tijdsbesteding van IJslandse pony's per seizoen en gedurende de gehele onderzoeksperiode; per activiteit is weergegeven het percentage van de totale waarnemingstijd. overig: wortels, mast Nobs: aantal observaties.

	grazen	snoeien	overig	lopen	staan	liggen	drinken	zogen	overig	Nobs
Seizoen 1	61,3	1,6	0,0	3,6	25,3	3,5	0,2	1,0	3,5	16
Seizoen 2	64,0	1,9	0,0	3,3	19,3	6,5	0,3	1,8	2,9	10
Seizoen 3	62,4	1,3	1,9	5,4	24,0	0,0	0,5	0,5	4,2	6
Seizoen 4	65,6	0,8	5,3	3,0	17,4	3,2	0,3	0,6	3,9	12
Seizoen 5	74,2	3,1	0,4	4,2	12,2	1,2	0,3	0,0	4,4	12
Totaal	65,6	1,8	1,4	3,7	19,6	3,1	0,3	0,8	3,7	56

De voorkeur van de pony's bij het grazen bleek op Veluwezoom (Tabel 14) duidelijk uit te gaan naar grassen en kruiden op de voormalige cultuurgronden. Ook bochtige smele stond sterk in de belangstelling, in tegenstelling tot pijpenstrootje.

Tabel 14. De relatieve graastijd (%) van IJslandse pony's per voedselsoort per seizoen.

Voedsel	bochtige smele	pijpenstrootje	grassen/kruiden
Seizoen			
1	22,0	0	78,0
2	17,5	1,0	81,5
3	26,4	0	73,6
4	39,3	0,6	60,1
5	43,1	0	56,9
Gem	29,7(9,9)	0,3(0,4)	69,9(9,9)

Zoals gezegd trad snoeien nauwelijks op, maar was dit wel het geval dan betrof het veelal snoeien aan beuk en eik (Tabel 15).

Tabel 15. De relatieve snoeitijd (%) van pony's per voedselsoort per seizoen.

Voedsel	braam	struikheide	bosbes	beuk	eik	berk	naaldbomen	overig loof
Seizoen								
1	3,3	1,7	1,7	45,0	35,0	0	0	13,3
2	19,6	0	0	26,1	52,2	0	0	2,1
3	0	0	0	10,5	68,4	0	0	21,1
4	8,7	39,1	21,7	8,7	8,7	0	0	13,1
5	3,3	13,3	5,6	31,1	14,4	7,8	1,1	23,4
Gem	7,0	10,8	5,8	24,3	35,7	1,6	0,2	14,6
(sd)	(6,9)	(15,0)	(8,2)	(13,5)	(22,5)	(3,1)	(0,4)	(7,5)

3.3 Wilde hoefdieren

De inspanning om waarnemingen te doen en dus ook het aantal waarnemingen neemt sterk af in de loop van de onderzoeksperiode, met name in het laatste 'jaar', terwijl juist hier sprake is van een drie maanden langere waarneemtijd (Tabel 16).

Tabel 16 . Aantal waarnemingen aan wilde hoefdieren per jaar en seizoen voor het gebied Imbos, Onzalige Bossen en Hagenau tezamen. Jaar 1: 1-sep-1995/ 1-sep-1996; jaar 2 : 2-sep-1996/ 1-sep-1997; jaar 3: 2-sep-1997/ 1-sep-1998; jaar 4: 2-sep-1998/ 1-sep-1999; jaar 5: 2-sep-1999/31-dec-2000. Seizoen 1: 16/4-31/7; 2: 1/8-30/9; 3: 1/10-31/10; 4: 1/11-31/12; 5: 1/1-15/4.

jaar/seizoen	1	2	3	4	5	totaal
1	256	142	21	23	32	474
2	364	87	35	84	197	767
3	120	28	2	20	71	241
4	89	28	12	29	12	170
5	0	12	6	7	0	25
Totaal	829	297	76	164	312	1677

In de Imbos (gebied 1) werden te voet en vanuit de auto waarnemingen gedaan. In alle seizoenen was te voet waarnemen duidelijk efficiënter, gemeten in het aantal waarnemingen per afgelegde 100 m, dan het gebruik van de auto (Tabel 17). Dit verschil was minder duidelijk en seizoen 4 en 5 zelfs andersom, tussen het rijden in Hagenau (gebied 2) en het lopen in de Onzalige Bossen (gebied 3). De meeste waarnemingen werden, ongeacht methode, gedaan in het voorjaar.

Tabel 17. Aantal waarnemingen van wilde hoefdieren per hectometer gedaan te voet (l/100m) en vanuit de auto (r/100m) per seizoen en gebied. Gebied 1: Imbos, 2: Hagenau, 3: Onzalige Bossen. Seizoen 1: 16/4-31/7; 2: 1/8-30/9; 3: 1/10-31/10; 4: 1/11-31/12; 5: 1/1-15/4.

seizoen	gebied	l/100m	r/100m
1	1	1,83	0,55
	2	n.v.t.	1,88
	3	1,78	n.v.t.
2	1	0,80	0,14
	2	n.v.t.	0,41
	3	0,44	n.v.t.
3	1	0,28	0,06
	2	n.v.t.	0,04
	3	0,00	n.v.t.
4	1	0,64	0,10
	2	n.v.t.	0,44
	3	0,24	n.v.t.
5	1	0,58	0,23
	2	n.v.t.	0,84
	3	0,31	n.v.t.

Het aantal dieren per waarneming verschilde per soort, seizoen en werkwijze (Tabel 18). Wilde zwijnen en damherten werden relatief weinig waargenomen.

Tabel 18. Aantal observaties (Nobs) met het gemiddeld aantal dieren en tussen haakjes de sd per observatie per seizoen, werkwijze (Lopen en Rijden) en diersoort. Seizoen 1:16/4-31/7; 2: 1/8-30/9; 3: 1/10-31/10; 4: 1/11-31/12; 5: 1/1-15/4.

seizoen		edelhert	Nobs	ree	Nobs	wild zwijn	Nobs	damhert	Nobs
1	L	3,5 (5,0)	182	1,2 (0,4)	111	4,1 (4,3)	33	3,4(2,1)	12
	R	3,5 (3,0)	182	1,2 (0,6)	246	4,2 (3,9)	41	2,7 (2,1)	12
2	L	1,5 (1,2)	45	1,5 (0,9)	69	2,2 (1,6)	12	2,5 (2,1)	2
	R	2,1 (1,3)	46	1,3 (0,7)	101	2,5 (1,8)	14	6,0	3
3	L	2,5 (2,1)	21	1,2 (0,4)	17	*	1	1,0	1
	R	2,3 (1,5)	25	1,6 (0,5)	11	*		*	
4	L	2,0 (0,6)	21	1,8 (1,2)	32	5,3 (2,5)	12	2,0	2
	R	2,7 (1,8)	35	1,5 (0,8)	53	1,0 (0,0)	3	1,5 (0,7)	4
5	L	3,0 (1,3)	46	1,5 (0,7)	50	2,0 (0,0)	4	*	2
	R	4,3 (3,8)	63	2,0 (2,6)	128	1,8 (1,6)	15	*	2

3.3.1 Groepssamenstelling

Wat bepaalt de groeps grootte en samenstelling

Bij de waarnemingen werd het totaal aantal dieren genoteerd, zo mogelijk opgesplitst in mannelijke dieren en vrouwelijke dieren met juvenielen. Dit soort gegevens over groepsamenstelling zegt bij uitstek iets over het sociale gedrag van de dieren. Deze gegevens zijn per diersoort (loglineair met behulp van de GENSTAT-procedure RSCREEN) gemodelleerd met als verklarende factoren het jaar, het seizoen en het gebied waarin werd waargenomen. Factoren werden slechts significant geacht wanneer ze zowel marginaal (in het meest eenvoudige model) als conditioneel (in het meest complexe model) significant bleken bij te dragen aan de verklaring van de

totale variantie (P=0.01). Vanwege het geringe aantal waarnemingen ontbreekt een dergelijke analyse voor wild zwijn en damhert.

Edelhert

Ingeval van edelherten werden in alle jaargetijden groepen gezien die òf alleen uit mannelijke dieren bestonden, òf alleen uit vrouwelijke dieren òf groepen waarin zowel volwassen mannelijke als vrouwelijke dieren met hun kroost vertegenwoordigd waren: gemengde groepen (Tabel 19). Van begin januari tot aan juli sloten de volwassen mannelijke dieren zich het meest aaneen. Vanaf augustus werden die hertenroedels kleiner en tijdens de bronst in september – oktober vielen ze bijna geheel uiteen. In grote lijnen gold dit ook voor de roedels met volwassen hinden met hun kroost, inclusief overjarig kroost (kaalwildroedels). De grootste verbanden zien we vanaf aanvang januari tot juni om vervolgens af te nemen tot in de bronst. Ook de groepen waarin beide geslachten naast elkaar voorkomen vertonen dit beeld: het grootst van januari tot juni en een afname van augustus tot in oktober.

Tabel 19. Groeps-grootte van edelherten gemiddeld over de drie gebieden en twee methoden van waarnemen per seizoen. Man: grootte van de groep wanneer die bestond uit alleen volwassen mannelijke dieren. Vrjuv: idem voor een groep die slechts uit vrouwelijke dieren bestond. Gemengd: samenstelling naar geslacht van groepen met zowel mannelijke als vrouwelijke dieren. Sei: seizoen 1:16/4-31/7; 2: 1/8-30/9; 3: 1/10-31/10; 4: 1/11-31/12; 5: 1/1-15/4. T: over alle seizoenen. man: gemiddeld aantal volwassen mannelijke dieren met SD; med: mediane waarde. Nobs: aantal waarnemingen; vrjuv: gemiddeld aantal volwassen hinds met kalveren en jongen van het jaar daarvoor (spitsers, smaldieren) met SD; gemengd: idem voor gemengde groepen. Onderzoekperiode: 1-sep-1995 tot en met 31-dec-2000.

sei	man			vrjuv			gemengd				
	man (SD)	med	Nobs	vrjuv (SD)	med	Nobs	man (SD)	med	vrjuv (SD)	med	Nobs
1	4,2(4,2)	3	156	3,0(2,9)	2	154	2,6(1,8)	2	3,6(2,3)	3	19
2	1,6(1,0)	1	33	2,3(2,4)	2	27	1,4(0,5)	1	2,6(0,5)	3	7
3	1,3(0,8)	1	7	2,1(0,7)	2	14	1,1(0,3)	1	2,4(1,4)	2	11
4	2,1(1,3)	2	24	3,5(3,4)	2	15	1,5(0,9)	1	3,0(1,3)	3	11
5	4,1(4,4)	3	54	4,3(3,6)	4	48	3,0(2,9)	2	3,8(1,8)	4	5
T	3,6(3,9)	2,0	274	3,1(3,0)	2,0	258	1,9(1,6)	1,0	3,1(1,8)	3,0	53

Het gemiddeld en mediane aantal edelherten per waarneming hing niet samen met het gebied of het jaar, maar wel met het seizoen (P < 0,001; Tabel 20).

Tabel 20. Het gemiddeld (gem) en mediaan (med) aantal edelherten (gem) per waarneming per seizoen, met standaarddeviatie SD en aantal waarnemingen Nobs. Seizoen 1: 16/4-31/7; 2: 1/8-30/9; 3: 1/10-31/10; 4: 1/11-31/12; 5: 1/1-15/4.

seizoen	gem	SD	med	Nobs
1	3,68	3,66	3,0	337
2	2,12	1,82	1,5	68
3	2,38	1,36	2,0	32
4	3,04	2,24	2,0	53
5	4,31	3,92	3,5	110
gem	3,11	0,81	2,0	600

Edelherten bleken in het voortplantingsseizoen ('bronst') van augustus tot en met oktober in kleiner groepsverband te leven dan gedurende de rest van het jaar. Het aantal mannelijke dieren dat per waarneming werd gezien bleek sterk afhankelijk van

het gebied ($P < 0,001$; Tabel 21). Opvallend is het geringe aantal waarnemingen van edelherten dat in de Onzalige Bossen kon worden gedaan.

Tabel 21. Het gemiddeld (*gem*) en mediaan (*med*) aantal mannelijke edelherten per waarneming per gebied, met standaarddeviatie *SD* en aantal waarnemingen *Nobs*. Gebied 1: Imbos; gebied 2: Hagenau; gebied 3: Onzalige Bossen

gebied	gem	SD	med	Nobs
1	2,08	3,54	1,0	442
2	1,44	1,77	1,0	114
3	0,21	0,41	0,0	29
gem	1,24	0,78	1,0	585

Per waarneming werden in de Imbos meer mannelijke dieren geteld dan in Hagenau en de Onzalige Bossen. De analyse toonde voorts aan dat met name in de Onzalige Bossen per waarneming veel vrouwelijke edelherten met jonge dieren werden gezien (Tabel 22). In venatorische terminologie: de Imbos blijkt een geweidragers of hertengebied en de Onzalige Bossen een kaalwildgebied.

Tabel 22. Het gemiddeld (*gem*) en mediaan (*med*) aantal vrouwelijk edelherten met juvenielen per waarneming per gebied, met standaarddeviatie *SD* en aantal waarnemingen *Nobs*. *Med*: mediane waarde van groepsgrootte. Gebied 1: Imbos; gebied 2: Hagenau; gebied 3: Onzalige Bossen.

Gebied	gem	SD	med	Nobs
1	1,59	2,39	1,0	442
2	1,51	2,11	1,0	114
3	3,38	5,45	2,0	29
gem	2,16	0,86	1,0	585

Ree

Het gehele jaar door gold dat een volwassen bok niet samen werd gezien met een andere volwassen bok terwijl volwassen geiten gemiddeld gesproken altijd gezelschap hadden van hun kroost (Tabel 23). Ook voor de gemengde groepen gold dit: er was altijd maar 1 volwassen bok en als regel 1 à 2 volwassen geiten met kroost. Gemengde groepen bestonden dan ook als regel uit 2 à 3 dieren.

Tabel 23. Groepsgrootte van reeën gemiddeld over de drie gebieden en twee methoden van waarnemen per seizoen. *Man*: grootte van de groep wanneer die bestond uit alleen mannelijke dieren. *Vrjuv*: idem voor een groep die slechts uit vrouwelijke dieren bestond. *Gemengd*: samenstelling naar geslacht van groepen met zowel mannelijke als vrouwelijke dieren. *Man*: volwassen mannelijke dieren; *vrjuv*: volwassen geiten met kalveren en jongen van het jaar daarvoor (*spitsers*, *smalreeën*); *gemengd*: idem voor gemengde groepen. Seizoen 1: 16/4-31/7; 2: 1/8-30/9; 3: 1/10-31/10; 4: 1/11-31/12; 5: 1/1-15/4. *T*: over alle seizoenen. Onderzoekperiode: 1-sep-1995 tot en met 31-dec-2000.

Sei	man			vrjuv			gemengd				
	(SD)	med	Nobs	(SD)	med	Nobs	man (SD)	med	vrjuv (SD)	med	Nobs
1	1,0(0,1)	1,0	141	1,2(0,6)	1,0	161	1,0(0,0)	1,0	1,1(0,2)	1,0	20
2	1,0(0,0)	1,0	46	1,2(0,6)	1,0	73	1,0(0,0)	1,0	1,9(1,0)	2,0	11
3	1,0(0,0)	1,0	7	1,5(0,5)	1,0	13	1,0(*)	1,0	1,0(*)	*	1
4	1,0(0,0)	1,0	25	1,7(1,0)	1,0	44	1,0(0,0)	1,0	1,3(0,5)	1,0	9
5	1,0(0,3)	1,0	42	1,6(2,1)	1,0	78	1,0(0,2)	1,0	1,7(2,7)	1,0	46
T	1,0(0,2)	1,0	261	1,4(1,1)	1,0	369	1,0(0,2)	1,0	1,5(2,0)	1,0	77

Analyse van het gemiddeld aantal reeën per waarneming wees op een interactieeffect van jaar en seizoen ($P < 0,05$). Er bleek echter geen sprake van een eenduidige trend,

noch over de seizoenen noch over de jaren. Wel bleek het gebied een significant effect te hebben op de aantallen mannelijke reeën per waarneming na correctie voor effecten van seizoen en jaar ($P < 0,001$; Tabel 24).

Tabel 24. Het gemiddeld (gem) aantal mannelijke reeën per waarneming per gebied, met standaarddeviatie SD en aantal waarnemingen Nobs. Gebied 1: Imbos; gebied 2: Hagenau; gebied 3: Onzalige Bossen.

gebied	gem	SD	Nobs
1	0,57	0,53	385
2	0,42	0,51	305
3	0,36	0,49	28
gem	0,45	0,09	718

Wat voor edelherten gold geldt ook voor reeën: gelet op het aandeel mannelijke dieren per waarneming is de Imbos een echt bokkengebied. Bij analyse van de aantallen vrouwelijke dieren met juvenielen bleek sprake van zowel een effect van gebied ($P < 0,001$) als van het seizoen ($0,001 < P < 0,01$; Tabel 25 en 26).

Tabel 25. Het gemiddeld (gem) aantal vrouwelijk reeën met juvenielen per waarneming per gebied, met standaarddeviatie SD en aantal waarnemingen Nobs. Gebied 1: Imbos; gebied 2: Hagenau; gebied 3: Onzalige Bossen.

gebied	gem	SD	Nobs
1	0,71	0,75	385
2	1,12	1,72	305
3	1,00	0,77	28
gem	0,94	0,17	718

Geheel analoog aan de edelherten werden in de Imbos gemiddeld per waarneming de minste vrouwelijke dieren met jongen gezien.

Tabel 26. Het gemiddeld (gem) aantal vrouwelijk reeën met juvenielen per waarneming per seizoen, met standaarddeviatie SD en aantal waarnemingen Nobs. Seizoen 1: 16/4-31/7; 2: 1/8-30/9; 3: 1/10-31/10; 4: 1/11-31/12; 5: 1/1-15/4.

seizoen	gem	SD	Nobs
1	0,68	0,74	322
2	0,86	0,84	130
3	0,95	0,81	21
4	1,09	1,09	79
5	1,24	2,12	166
gem	0,96	0,19	718

Algemeen geldt, na correctie voor effecten van het gebied waarin werd waargenomen, dat de groeps grootte van reeën in de loop van winter en nawinter toeneemt om in het voorjaar geleidelijk lagere waarden aan te nemen. De mediane waarde bedraagt in alle gevallen 1 stuks.

3.3.2 Vluchtgedrag

Edelhert

Analyse van de afstand waarop edelherten werden waargenomen wees uit dat deze significant werd beïnvloed door een interactie tussen werkwijze en seizoen (Tabel 27). Het aantal waarnemingen 'Lopend' in seizoen 3 was te gering voor een vergelijking, maar voor de overige seizoenen gold dat de afstand waarop edelherten vanuit de auto werden waargenomen kleiner was dan wanneer de waarnemer te voet was. Dit verschil was opvallend groot in de periode november - december.

Tabel 27. Afstand (afgerond op hele m) waarop edelherten werden waargenomen per seizoen en werkwijze, met standaarddeviatie SD en aantal waarnemingen Nobs. Het effect van de interactie seizoen*werkwijze is significant ($0,01 < P < 0,05$). Seizoen 1: 16/4-31/7; 2: 1/8-30/9; 3: 1/10-31/10; 4: 1/11-31/12; 5: 1/1-15/4.

Seizoen	1	2	3	4	5
Lopend					
afstand	128	140	111	154	130
SD	101	85	96	91	66
Nobs	161	32	9	18	46
rijdend					
afstand	111	116	188	90	105
SD	88	71	149	61	68
Nobs	175	36	23	35	63

Opvallend waren de verschillen tussen de jaren (Tabel 28). In het vijfde en laatste jaar werden te weinig waarnemingen gedaan (zie ook de hoge waarde van de SD), maar in de twee jaren daarvoor nam de afstand waarop dieren werden gezien af in vergelijking met de eerste twee onderzoekjaren.

Tabel 28. Afstand (afgerond op hele m) waarop ieder jaar edelherten werden waargenomen, gecorrigeerd voor effecten van seizoen en waarnemingsmethode, met standaarddeviatie SD en aantal waarnemingen Nobs. Het verschil tussen de jaren is significant ($P \leq 0,001$). Jaar 1: 1-sep-1995/ 1-sep-1996; jaar 2 : 2-sep-1996/ 1-sep-1997; jaar 3: 2-sep-1997/ 1-sep-1998; jaar 4: 2-sep-1998/ 1-sep-1999; jaar 5: 2-sep-1999/31-dec-2000.

jaar	afstand	SD	Nobs
1	110	80	109
2	135	100	354
3	94	56	74
4	94	57	53
5	100	114	9
gem	107	15	599

Ree

Een analoge analyse van de afstand waarop reeën werden waargenomen leverde een significant verschil op tussen de jaren (Tabel 29). Met uitzondering van het laatste jaar waarin onvoldoende waarnemingen werden gedaan (let op de hoge waarde van de SD), neemt de afstand geleidelijk af. Ongeacht de werkwijze kon de waarnemer er dus dichterbij komen.

Tabel 29. Afstand (afgerond op hele m) waarop ieder jaar reeën werden waargenomen, gecorrigeerd voor effecten van seizoenen en waarnemingsmethode, met standaarddeviatie SD en aantal waarnemingen Nobs. Het verschil tussen de jaren is significant ($0,01 < P \leq 0,05$). Jaar 1: 1-sep-1995/ 1-sep-1996; jaar 2 : 2-sep-1996/ 1-sep-1997; jaar 3: 2-sep-1997/ 1-sep-1998; jaar 4: 2-sep-1998/ 1-sep-1999; jaar 5: 2-sep-1999/31-dec-2000.

jaar	afstand	SD	Nobs
1	72	58	164
2	80	64	332
3	64	47	141
4	58	41	94
5	71	66	11
gem	69	8	742

Het verschil tussen de seizoenen was significant (Tabel 30). De afstand bleek het grootst in de periode augustus - oktober.

Tabel 30. Afstand (afgerond op hele m) waarop reeën werden waargenomen per seizoen, met standaarddeviatie SD en aantal waarnemingen Nobs. Het verschil tussen de seizoenen is significant ($0,01 < P \leq 0,05$). Seizoen 1: 16/4-31/7; 2: 1/8-30/9; 3: 1/10-31/10; 4: 1/11-31/12; 5: 1/1-15/4.

seizoen	1	2	3	4	5
afstand	66	85	83	66	74
SD	57	63	68	49	54
Nobs	326	135	23	82	176

De dieren vluchtten niet altijd voor de waarnemer. Opvallend is dat voor alle diersoorten geldt dat het aantal keren waarin dat wel gebeurde (significant) afnam in de loop van de waarnemingsperiode (Tabel 31). De dataset voor het wilde zwijn blijft zwak.

Tabel 31. Percentage van de waarnemingen waarbij niet wordt gevluht per jaar en diersoort. Nobs is het aantal waarnemingen; jaar 1: 1-sep-1995/ 1-sep-1996; jaar2 : 2-sep-1996/ 1-sep-1997; jaar 3: 2-sep-1997/ 1-sep-1998; jaar 4: 2-sep-1998/ 1-sep-1999; jaar 5: 2-sep-1999/31-dec-2000.

jaar	1	Nobs	2	Nobs	3	Nobs	4	Nobs	5	Nobs
edelhert	59,6	109	61,6	354	79,7	74	71,7	53	77,8	9
ree	72,6	164	71,7	332	85,8	141	87,2	94	100,0	11
wild zwijn	32,3	31	72,9	59	61,1	18	75,0	12	*	0

De vraag komt daarbij op bij welke afstand dieren aanleiding zien om te vluchten en welke factoren daarbij een rol spelen. Om die vraag te beantwoorden is voor edelhert en ree apart de dataset opgesplitst in een deel waarbij een gedeelte of het totale aantal waargenomen dieren zijn gevluht, en een deel waarbij in het geheel geen vlucht optrad. De afstand waarop ze zich van de waarnemer bevonden is (loglineair met behulp van de GENSTAT-procedure RSCREEN) gemodelleerd met als mogelijk verklarende factoren de gebruikte werkwijze (Lopen of Rijden), het seizoen en het jaar.

Edelhert

In het geval waarin edelherten konden worden waargenomen *zonder dat er vlucht optrad*, bleek de afstand waarop de dieren zich bevonden afhankelijk van seizoen en jaar van waarnemen: $0,001 < P \leq 0,01$ (Tabel 32).

Tabel 32. Effecten van jaar en seizoen op de afstand (afgerond op hele m) waarop edelherten bij waarneming niet wegvluchtten, met standaarddeviatie SD en aantal waarnemingen Nobs. Jaar 1: 1-sep-1995/ 1-sep-1996; jaar2 : 2-sep-1996/ 1-sep-1997; jaar 3: 2-sep-1997/ 1-sep-1998; jaar 4: 2-sep-1998/ 1-sep-1999; jaar 5: 2-sep-1999/31-dec-2000. Seizoen 1: 16/4-31/7; 2: 1/8-30/9; 3: 1/10-31/10; 4: 1/11-31/12; 5: 1/1-15/4.

jaar	afstand	SD	Nobs
1	117	92	65
2	144	106	218
3	87	51	59
4	90	47	38
5	111	129	7
seizoen	afstand	SD	Nobs
1	126	99	210
2	127	78	42
3	189	148	23
4	112	83	35
5	109	72	77

Ook nu is er sprake van een afname van de afstand in de loop der jaren. Over het algemeen is de afstand het kleinst gedurende de periode november – april.

Dezelfde analyse, maar nu voor de gevallen waarin de edelherten *wel wegvluchtten*, maakte duidelijk dat er daarbij geen sprake was van enige invloed van seizoen, jaar of werkwijze.

Ree

In het geval waarin reeën konden worden waargenomen *zonder dat er vlucht optrad*, bleek de afstand waarop de dieren zich bevonden afhankelijk van een interactie tussen jaar en seizoen van waarnemen: $0,01 < P \leq 0,05$ (Tabel 33). De werkwijze bleek er in het geheel niet toe te doen. Seizoen 3 en jaar 5 vallen af vanwege het gering aantal waarnemingen. Wat resteert is een duidelijk beeld van een afname van de afstand, met name in de periode augustus – september.

Tabel 33. Effecten van jaar en seizoen op de afstand (afgerond op hele m) waarop reeën bij waarneming niet wegvluchtten, (met standaarddeviatie SD). Jaar 1: 1-sep-1995/ 1-sep-1996; jaar2 : 2-sep-1996/ 1-sep-1997; jaar 3: 2-sep-1997/ 1-sep-1998; jaar 4: 2-sep-1998/ 1-sep-1999; jaar 5: 2-sep-1999/31-dec-2000. Seizoen 1: 16/4-31/7; 2: 1/8-30/9; 3: 1/10-31/10; 4: 1/11-31/12; 5: 1/1-15/4. *: geen waarnemingen.

jaar/seizoen	1	2	3	4	5
1	63(53)	110(65)	*	100(61)	56(26)
2	76(69)	97(56)	163(70)	78(69)	84(56)
3	68(52)	53(27)	100(*)	59(50)	67(48)
4	63(55)	50(23)	64(40)	60(28)	61(33)
5	*	110(123)	49(35)	64(34)	*

Dezelfde analyse, maar nu voor de gevallen waarin de reeën *wel wegvluchtten*, maakte duidelijk dat er daarbij geen sprake was van enige invloed van seizoen, jaar of werkwijze.

Het aantal waarnemingen voor damhert en wild zwijn was te gering voor een dergelijke analyse.

Hoe maken de wilde hoefdieren gebruik van de ruimte om hen heen?

Jaarrond vertoonden *edelherten* een voorkeur voor kapvlakten en in minder mate voor eikenbossen en werden ze opvallend weinig waargenomen op de heide en in overig naaldbos (Tabel 34). Dit laatste gold ook voor reeën, die een voorkeur toonden voor eikenbossen, grasland en grove dennenbossen. *Wilde zwijnen* hebben niets met heide en overige naaldbos en volgens de rijroutes wel met beuk en kapvlakte.

Tabel 34. Selectie-index *E* volgens Jacobs (1974) van edelhert (eh), ree en wild zwijn (wz) per periode en seizoen voor de onderscheiden ecotopen op basis van het percentage van het totaal aantal waarnemingen. --: sterk vermijdingsgedrag (-0.5 tot -1.00); -: zwak vermijdingsgedrag (-0.1 tot - 0.49); 0: neutraal (0.09 tot -0.09); + : zwakke selectie (0.1 tot 0.49); ++: sterke selectie (0.5 tot 1.00); *: niet in onderzoekgebied aanwezig. Seizoen 1: 16/4-31/7; 2: 1/8-30/9; 3: 1/10-31/10; 4: 1/11-31/12; 5: 1/1-15/4. Periode 1: augustus 1991 – juli 1996; periode 2: augustus 1996 – december 2000.

	IMrij	IMlo	HArij	ONlo
ecotoop	eh	eh	eh	eh
heide	-	--	*	*
grasland	0	++	+	*
v. cult.	--	*	*	++
grove den	-	++	+	-
ov. naald.	--	0	--	*
beuk	++	*	-	--
eik	++	0	0	0
kapvlakte	++	+	++	+
Nobs	159	286	106	28
	IMrij	IMlo	HArij	ONlo
ecotoop	ree	ree	ree	ree
heide	--	--	*	*
grasland	+	++	-	*
v. cult.	--	*	*	--
grove den	+	++	+	0
ov. naald.	--	+	--	*
beuk	++	*	-	--
eik	++	++	-	+
kapvlakte	+	--	+	--
Nobs	220	250	301	29
	IMrij	IMlo	HArij	ONlo
ecotoop	Wz	Wz	Wz	wz
heide	--	--	*	*
grasland	+	++	--	*
v. cult.	--	*	*	++
grove den	+	++	-	--
ov. naald.	--	--	-	*
beuk	++	*	+	--
eik	++	+	--	+
kapvlakte	++	--	++	--
Nobs	47	37	23	24

4 Discussie, conclusies en aanbevelingen

4.1 Runderen

Bij wilde runderen zijn drie sociale eenheden te herkennen (Hall & Moore 1986; Prins 1987; Daycard 1990): 'nursery herds': adulte koeien met juvenielen en subadulte dieren van beide seksen, 'bachelor herds' (stiergroepen) en 'solitary adult males'.

In de Oostvaardersplassen konden bij de Heckrunderen dezelfde groepen worden onderscheiden (Hoekstra & Vulink 1994). De stiergroepen en de solitaire mannetjes beperken zich in hun bewegingen tot een kleiner deel van het natuurgebied en tot de wat minder goede vegetatietypes dan de kudde. Op het moment dat de kudde zich in de home range van een stier(groep) bevindt, wordt de stier(groep) opgenomen in de kudde. Trekt de kudde verder dan blijven de stiergroepen dan wel de stieren weer achter (Hoekstra & Vulink 1994).

In de Imbos nam het totaal aantal runderen in het onderzoekgebied toe van ca. 100 tot ca. 200 stuks. In diezelfde periode nam, met uitzondering van de nawinter, de gemiddelde groeps grootte af van ca. 30 naar ca. 20 dieren. Over eventuele veranderingen in de groepssamenstelling is uit dit onderzoek niets bekend. Recent onderzoek van Koene (2001) laat echter zien dat de groepssamenstelling van de Schotse Hooglandrunderen welhaast voortdurend wisselt en dat er geen sprake is van hechte groepen. Duidelijke territoriale stiergroepen komen pas de laatste jaren voor. Hall & Moore (1986) en Prins (1987) geven aan dat de groeps grootte sterk kan wisselen met omgevingsfactoren.

Een eenduidige verklaring voor het feit dat in periode 1 in het winterhalfjaar de groepen runderen erg klein zijn en in periode 2 in dat seizoen juist relatief groot, ontbreekt. Hoekstra & Vulink (1994) vonden bij stieren dat de lengte van de graasbouts afnam, met de grootte van de groep, maar ook zij waarschuwen tegelijk voor grote individuele verschillen. Het aantal runderen nam in de tussentijd toe, er kwam meer voormalige cultuurgrond tot hun beschikking en er werd in de nawinter van periode 2 meer bijgevoerd dan in periode 1.

In voorliggende studie had de verandering van groeps grootte in elk geval geen duidelijk waarneembaar effect op de tijdsbesteding. In de loop van de jaren blijft grazen de overheersende activiteit. De dieren gaan niet meer of minder snoeien, lopen, staan, liggen, drinken of herkauwen. Koene (2001) wijst op grote individuele verschillen in gedrag van runderen. Het verschil in zoogtijd bij dit onderzoek tussen periode 1 en 2 wordt wellicht veroorzaakt doordat in periode 1 slechts naar een koe werd gekeken, maar m.b.t. het overig gedrag lijkt de koe uit periode 1 representatief voor het gemiddelde rund op de Imbos. Dit beeld wordt bevestigd door de selectie op de onderscheiden ecotopen. Het meest in trek voor het grazen blijven grasland en voormalige cultuurgronden. Absoluut niet in trek waren in periode 1 en 2 de ecotopen grove den, overig naald, beuk, eik, kapvlakte en overig loofbos.

Geconstateerd werd dat, wat betreft de activiteit 'grazen', in periode 2 van augustus tot oktober de voormalige cultuurgronden minder in trek waren dan in periode 1. Ook nam in periode 2 wat betreft het 'snoeien' de belangstelling voor het ecotoop eik toe. Hiervoor bestaat geen eenduidige verklaring.

4.2 Pony's

In het wild levende paarden leven in groepen van stabiele omvang, meestal bestaand uit 1 adulte (dominante) hengst met zijn harem. Daarnaast komen vrijgezelle hengsten voor zonder harem (Berger 1986). Iets dergelijks werd ook gevonden bij zebra (Klingel 1967; Joubert (1972), Przewalski paard (Groves 1974) en ezel (McCort 1980). Typisch voor de Oostvaardersplassen is de geringe omvang van de harem en het voorkomen van meerdere adulte hengsten daarin (Nieuwdorp 1998).

Dat de gemiddelde groepsgrootte in de zomermaanden het hoogst is, kwam ook naar voren bij het onderzoek aan de New Forest pony's op Planken Wambuis (Groot Bruinderink 1996). Hier varieerde echter het aantal pony's dat gemiddeld per waarneming werd gezien van 36 tot 38 en het betrof dan slechts 1 à 2 groepen. Een duidelijk verschil dus met Veluwezoom.

Groot Bruinderink (1996) vond dat de terreinvoorkeur bij grazen duidelijk uitging naar grasland en niet naar voormalige cultuurgronden; in de meeste seizoenen werden deze laatste duidelijk minder bezocht. Toch kan men zich echter afvragen of er een wezenlijk verschil aanwezig is tussen de uitkomsten van begrazingsonderzoek op Planken Wambuis en Veluwezoom ten aanzien van dit aspect. De vegetatie-samenstelling van de 'voormalige cultuurgrond' op Veluwezoom zouden wel eens sterk overeen kunnen komen met het 'grasland' van Planken Wambuis.

Uit het onderzoek blijkt dat snoeien betrekkelijk weinig plaatsvond. De ervaring leert echter dat alle beuken en lijsterbessen door de pony's worden aangepakt. Zo werd buiten de waarneemtijd geconstateerd dat de IJslandse pony's in het voorjaar bij een hoge productie van eiwitrijk gras, plaatselijk vrijwel alle beuken in de directe omgeving van de voormalige cultuurgronden tot een hoogte van circa 2m schilden (Hendriks 1998). Dit wijst in de richting dat de waarnemingsduur te kort was en wellicht dat de waarnemingen zich zouden moeten uitstrekken tot in de nachtelijke uren. Ook kan het zoeken van mast in de herfst een belangrijke activiteit vormen, iets wat niet blijkt uit het onderzoekresultaat.

In de onderzoeksperiode vertoefden 32 tot 47 IJslandse pony's in het onderzoeksgebied op Veluwezoom. Daarbij traden meer en kleinere groepen op dan het geval was bij het onderzoek op Planken Wambuis (Groot Bruinderink 1996). Op Planken Wambuis graasden de pony's het gehele jaar door bij voorkeur op de kruiden- en grasrijke vegetaties van paden en voormalige cultuurgronden. De belangstelling voor bochtige smele en pijpenstrootje was in beide gebieden gering (Groot Bruinderink 1996). Misschien is dit verschil mede te verklaren uit het geconstateerde verschil in verspreiding van de pony's over het begrazingsgebied.

Menukeuzeonderzoek aan de hand van epidermisfragmenten in de mest van pony's (Koniks) bij Kootwijk liet zien dat grassen en andere monocotylen het gehele jaar door het merendeel van het dieet vormden. Ook hier vormde bochtige smele een wezenlijk aandeel in het menu (tot > 60% in de maand november), hoewel gewoon struisgras – deze groeide voornamelijk langs bosspaden – de voorkeur genoot. Bochtige smele haalden de pony's bij voorkeur uit het loofbos en in mindere mate uit het naaldbos (Groot Bruinderink et al 1997).

Ook voor wat betreft het snoeien vertoont Veluwezoom een duidelijk ander beeld dan Planken Wambuis. Op de eerste plaats werd er meer tijd aan deze activiteit besteed, daarnaast richtten ze zich ook op meer soorten. Dit is eigenlijk dezelfde conclusie die Groot Bruinderink (1996) trok ten aanzien van de runderen op de Imbos. Mogelijk hebben de geconstateerde verschillen dan ook veeleer te maken met verschillen in samenstelling van het begrazingsgebied dan met wezenlijke verschillen in gedrag.

Verschillen tussen hoefdieren

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 de herbivore zoogdieren. Voor de benutting van cellulose is de herbivoor aangewezen op micro-organismen die het afbreken tot stoffen die wel door de gastheer kunnen worden benut. 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 doorstroomsnelheid van het voedsel van de pens-netmaag naar de boekmaag reguleren. Binnen de groep herkauwers wordt nog eens 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 doorstroomsnelheid van het voedsel hoog. Voorbeelden zijn ree en eland.

'*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 en wisent.

'*intermediate feeders*'. De strategie binnen deze groep houdt het midden tussen die van beide genoemde groepen: in een aantal opzichten kunnen de soorten uit deze groep zich aanpassen aan celluloserijk en aan cellulosearm voedsel, een flexibele strategie dus, met alle voordelen vandien. Tot de intermediate feeders behoort bijvoorbeeld het edelhert.

Het paard en het wilde zwijn behoren niet tot de herkauwers. Kenmerkend voor deze soorten is een relatief kleine maag en een goed ontwikkelde blinde en dikke darm waarin het voedsel een beperkte tijd kan worden vastgehouden. Het zwaartepunt van de vertering bevindt zich aan het einde van het maagdarmkanaal met als gevolg een sub-optimale absorptie van verteringsproducten.

De naar verhouding lange tong van edelhert, ree en rund kan behulpzaam zijn bij het vergaren van voedsel. Beweeglijke lippen bij paard en wild zwijn, in combinatie met de snijtanden van zowel boven- als onderkaak, vormen in dit opzicht een andere aanpassing. Bij rund, edelhert en ree ontbreken de snijtanden in de bovenkaak met daarvoor in de plaats een hard, verhoord gehemelte.

In de mondholte bevinden zich speekselklieren die bij browsers relatief gezien groter zijn dan bij grazers, hetgeen wijst op de grotere fermentatieactiviteit bij browsers. Bij herkauwers buffert het geproduceerde speeksel de pensvloeistof en ook is recentelijk ontdekt, dat bij browsers het speeksel stoffen bevat die polyfenolen (anti-vraatstoffen genoemd) kunnen binden. Dit laatste kan van belang zijn voor soorten die veel houtachtigen eten, omdat die vaak veel anti-vraatstoffen bevatten.

Een groot lichaam vraagt in absolute zin om meer voedsel dan een klein lichaam. Die grotere hoeveelheid voedsel blijft naar verhouding lang in het spijsverteringskanaal en kan dus beter worden verteerd. Grotere dieren kunnen daardoor meer met kwalitatief slecht voedsel dan kleinere dieren en hoeven dan ook niet zo kieskeurig te zijn. Dit voordeel verdwijnt echter bij het schaarser worden van het voedsel.

Runderen zijn als herkauwer bijvoorbeeld beter in staat om giftige planten te eten dan paarden, omdat ze in hun pens de antivraatstoffen zoals tannine en blauwzuurverbindingen afbreken. Paarden eten om die reden geen kruipwilg en vlier, runderen wel. Paarden kunnen wel meer plantmateriaal met een hoog ruw celstofgehalte aan, omdat hij veel sneller verteert, de doorstroomsnelheid is veel groter.

Bij zowel rund als pony was in voorliggend onderzoek grazen de belangrijkste activiteit, gemiddeld werd 52 en 66% van de tijd hieraan besteed. Aan snoeien werd slechts 5 en 2% van de tijd besteed. Je zou enerzijds verwachten dat pony's meer zouden snoeien dan runderen, omdat gesnoeid materiaal veelal een hoog ruw celstofgehalte bevat. Anderzijds zijn runderen echter beter in staat om antivraatstoffen in houtige gewassen te detoxificeren. Opvallend is hoe weinig tijd pony's besteedden aan het begrazen van bochtige smele en hoe veel aan grassen/kruiden ten opzichte van de runderen. Dit kan echter een aanbodskwestie zijn.

4.3 Wilde hoefdieren

Veranderingen in spreiding en zichtbaarheid in de loop van de jaren

De opgesomde veranderingen in het beheer leidden volgens Worm (1994) en Worm & van Wieren (1996) tot een gelijkmatiger spreiding van edelherten over het Nationaal Park Veluwezoom e.o. Ook Groot Bruinderink et al. (2000) komen tot de conclusie dat de spreiding van edelherten over een gebied dat wordt bestreken door het Nationaal Park Veluwezoom en wijde omgeving homogener is geworden. Juist in de Imbos echter bleef het aantal edelherten vrij stabiel (Groot Bruinderink et al., aangeboden).

Rijdend met de auto door de Imbos in 1994 worden per afgelegde 100 m afhankelijk van het seizoen 0,02 à 0,04 stuks edelherten waargenomen (Worm 1994). In 1996-

1997 bedraagt dit aantal 0,02 à 0,08 stuks (Worm 1998) en in voorliggend onderzoek, waarin nagenoeg dezelfde route werd gereden, bedraagt dit aantal 0,06 à 0,55 stuks, opnieuw afhankelijk van het seizoen. Er is dus sprake van een positieve tendens, ondanks het gegeven dat het totaal aantal dieren in de afgelopen 10 jaar praktisch gelijk bleef.

Worm (1999) vond, waarnemend te voet in 1994, dat bij een ontmoeting met een edelhert, ree en wild zwijn in respectievelijk 66, 75 en 50% van de gevallen vlucht van de dieren tot gevolg had. Waarnemend vanuit een auto in 1999 bedroegen deze percentages respectievelijk 30, 23 en 29%. Gemiddeld over beide methoden maakt voorliggend onderzoek duidelijk dat dit percentage tussen 1995 en 2000 afnam van 40 naar 20% bij edelhert en van 30 naar 10% bij ree.

Worm (1999) kon noch bij edelhert noch bij ree een duidelijke vluchtdrempel vaststellen. Zelfs op een afstand van meer dan 200m trad bij beide soorten nog vlucht op. Voorliggend onderzoek maakt duidelijk dat in de loop der jaren de afstand waarop edelherten en reeën werden gezien afnam en dat bij ontmoetingen tussen de waarnemer en wild steeds minder een vluchtreactie van het wild optrad. Dit was met name het geval wanneer vanuit de auto werd waargenomen. In voorliggend onderzoek neemt in de loop der jaren de drempel bij edelherten en reeën af van ver boven de 100m tot ver daaronder. Bij edelherten is over het algemeen de afstand het kleinst, kun je er dus het dichtst bijkomen, gedurende de periode november – april. Bij reeën is dit met name in de periode augustus – september het geval.

Al deze resultaten wijzen op een vergrote zichtbaarheid van de wilde hoefdieren, wanneer aangenomen wordt dat er geen gewenning optrad aan standaard gereden of gelopen routes, waarnemers en bijvoorbeeld gebruik van het zelfde voertuig. Dit onderzoek toont tevens aan dat het rendement bij 's zomers waarnemen, berekend per afgelegde 100m, het hoogst was.

Groepsgrootte

De meest voorkomende sociale eenheid bij edelherten bestaat uit een hinde met haar smaldier/spitser en kalf. Meerdere van dit soort eenheden trekken vaak gezamenlijk op en vormen tijdens de bronst in september – oktober groepen met een adult mannelijk dier (Clutton-Brock et al 1982). Buiten de bronstperiode vormen grote groepen hinden, smaldieren/spitsers en kalveren, met daarnaast en gescheiden daarvan grote groepen mannelijk dieren, een normaal verschijnsel.

Volgens Worm & van Wieren (1996) nam de gemiddelde groepsgrootte bij edelherten af van 7,9 in 1986 naar 1,9 in 1994. De mediane waarde nam in diezelfde periode af van 5 naar 1. Vanwege de grote overeenkomst in werkwijze is een vergelijk met Worm (1999) goed mogelijk. Er bestaat een grote mate van overeenkomst, met uitzondering van de gemengde groepen: die zijn in voorliggend onderzoek groter van omvang dan in de tijd van Worm (1999; Tabel 35). Belangrijk is dat de gegevens van Worm (1999) niet in onze analyse zijn verwerkt.

Tabel 35. Gemiddelde groeps-grootte bij edelherten bij Worm (1999) en in voorliggend onderzoek. Seizoen 1: 16/4-31/7; 2: 1/8-30/9; 3: 1/10-31/10; 4: 1/11-31/12; 5: 1/1-15/4.

Seizoen	1	2	3	4	5
Worm 1999:					
man	4,4	1,8	1,7	2,9	4,6
vrjuv	2,8	2,9	2,2	4,4	4,1
gemengd	2,8	2,9	2,2	4,4	4,1
Dit werk:					
man	4,2	1,6	1,3	2,1	4,1
vrjuv	3,0	2,3	2,1	3,5	4,3
gemengd	6,2	4,0	3,5	4,5	6,8

Gemiddeld varieert thans de groeps-grootte met de seizoenen van ca. 2,1 in augustus – september tot ca. 4,3 in januari – april; gemiddeld op jaarbasis 3,1 stuks. Eijgenraam (1962) onderzocht de groeps-grootte op de Zuidoost Veluwe aan het einde van de jaren vijftig. In totaal deed hij 140 waarnemingen te weten 46 waarnemingen waarin het roedel bestond uit 2 stuks, 38 uit 3, 37 uit 4 en 19 uit 5 stuks. Gemiddeld was de groeps-grootte derhalve 3,2 stuks hetgeen niet afwijkt van de huidige situatie.

Uit voorliggend onderzoek blijkt dat het gehele jaar door gemengde groepen konden worden gezien van gemiddeld 1 – 3 volwassen mannelijke dieren met 2 – 4 hinds en hun kroost. In andere studies blijkt dit zeer uitzonderlijk. De frequentie waarmee door Clutton-Brock (1982) mannelijke dieren werden gezien in gezelschap van hinds, was in de reeks van jaarling, twee jaar oud, drie jaar oud en volwassen 90, 60, 20 en 10-20%. Het blijkt dus dat deze scheiding der seksen kan verschillen tussen populaties. In het algemeen wordt deze scheiding minder wanneer er sprake is van uitzonderlijk rijke foerageerplekken zoals het geval is bij dieren die worden bijgevoerd.

De groeps-grootte van reeën nam in de loop van winter en nawinter toe om in het voorjaar geleidelijk lagere waarden aan te nemen. We kennen dit verschijnsel uit een uitgebreide literatuur (Ijsseling & Scheygrond 1961; Kurt 1967; 1974; Von Raesfeld 1970; Tufto et al. 1996). 's Zomers bestaat een groep veelal uit een 'moedergroep': een geit met haar kalf of kalveren. Na de paartijd in juli - augustus voegt zich mogelijk een bok daarbij. In de winter vormen een aantal van dergelijke groepen (sprongen) grotere verbanden. Dit duurt tot in het voorjaar. Dan zondert de volwassen bok, die inmiddels ook gaat verharen, zich af en blijft tot paartijd alleen of in gezelschap van een smalree (geit in tweede levensjaar). In mei verlaten drachtige geiten de sprongen en zonderen zich af om hun kalf te zetten. Opvallend is wel dat het patroon van dit sociaal gedrag uit de groeps-grootte naar voren komt, maar dat de groepen zo klein blijven. Ook hier dringt zich de vergelijking met Worm (1999) op en opnieuw vinden we geen wezenlijke verschillen (Tabel 36).

Tabel 36. Gemiddelde groeps-grootte bij reeën bij Worm (1999) en in voorliggend onderzoek. Seizoen 1: 16/4-31/7; 2: 1/8-30/9; 3: 1/10-31/10; 4: 1/11-31/12; 5: 1/1-15/4.

Seizoen	1	2	3	4	5
Worm 1999:					
man	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
vrjuv	1,2	1,2	1,0	1,0	1,1
gemengd	2,2	3,0	*	2,0	2,1
Dit werk:					
man	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
vrjuv	1,2	1,2	1,5	1,7	1,6
gemengd	2,1	2,9	*	2,3	2,7

Bij edelhert en ree bleek de Imbos op jaarbasis een mannengebied en bleken de Onzalige Bossen en Hagenau rijker aan vrouwelijke dieren. De verklaring hiervoor ontbreekt. Bij de momentopname van de jaarlijkse hertentellingen blijkt de Imbos juist een vrouwegebied (data Vereniging Wildbeheer Veluwe). Een mogelijke verklaring kan zijn dat door het afschot gedragsveranderingen optreden bij hinds. Mogelijk vluchten ze hierdoor eerder dan herten waardoor hinden minder worden waargenomen. Een andere mogelijke verklaring zou het begrip 'resource partitioning' kunnen zijn: de vrouwelijke dieren bezetten over het algemeen de beste terreingedeelten waar ze een kwalitatief beter dieet vinden. Echter, eerder onderzoek toonde aan dat op de Veluwe de hinds geen andere dieetsamenstelling hebben dan de mannelijke dieren (Groot Bruinderink & Hazebroek 1995). Dit kan echter in een ver verleden anders zijn geweest en het verschijnsel dat de mannelijke dieren de meest noordelijke terreingedeelten bezetten kan een relict zijn uit de tijd dat de hinds nog de uiterwaarden van de IJssel konden benutten. Nader onderzoek over de gehele Veluwe zou in dit verband de moeite waard zijn.

Terreingebruik

De uitkomst van de analyse van selectie van ecotopen door wilde hoefdieren in de verschillende gebieden die bij dit onderzoek waren betrokken is niet consistent. De oppervlakten bedroegen respectievelijk 1619 ha voor IMrij, 404 ha voor IMlo, 570 ha voor HARij en 154 ha voor ONlo. Niet alle routes bestreken alle voorkomende ecotooptypen. Echter hoe meer ecotooptypen in een gebied aanwezig zijn, des te meer keuzemogelijkheden de dieren hebben en des te betrouwbaarder de uitkomst van de Jacobsanalyse. De 'rijroutes' leveren in dit opzicht betrouwbaarder informatie dan de 'looproutes'. Uit dien hoofde behoeven we ons niet te verbazen over de inconsistentie van de uitkomsten voor de verschillende gebieden. Daar komt nog bij dat er veelal sprake is van toevallige observaties, bijvoorbeeld aan trekkende dieren die daar helemaal niet stonden om te foerageren o.i.d. Ook verschilt de doorzichtbaarheid per ecotooptype. De meest relevante route in dit opzicht is IMrij: de rijroute door de Imbos. Voor alle soorten geldt, het sterkst bij het wilde zwijn, dat het aantal observaties te gering is om een analyse per seizoen uit te voeren.

4.4 Algemeen

In het geval van de waarnemingen aan wilde hoefdieren is geen sprake van een experiment in de juiste zin van het woord. Een experiment vereist dat de resultaten

van gewijzigd beheer worden getoetst. Dit kan alleen maar indien de uitgangssituatie goed is vastgelegd en men over controles beschikt waar het beheer niet werd gewijzigd. Een dergelijk ontwerp staat ook wel bekend als het BACI-ontwerp: Before-After-Control-Impact (Van der Voet & Van Wingerden 1996). In dit geval is sprake van monitoren, maar de eventueel gevonden veranderingen in gedrag kunnen niet eenduidig worden herleid tot een enkele oorzaak. Daarvoor zijn er teveel variabelen. Bijvoorbeeld het gering aantal waarnemingen aan wilde hoefdieren in de laatste 1,5 jaar van onderzoek. Ook kan het nog steeds zo zijn dat de wilde hoefdieren wennen aan standaard gereden en/of gelopen routes, of bijvoorbeeld aan dezelfde auto. Ook al is de uitslag van het monitoren positief, waardoor het komt zal nooit duidelijk worden. Het is echter de vraag of dit nodig is: een volwaardig BACI-experiment opzetten waarin een veranderend beheer wordt getoetst is welhaast onmogelijk. De gevolgde trial and error methode is meer voor de hand liggend en stemt tot tevredenheid.

Bij de runderbegrazing stuiten we op een ander probleem: de vergelijking tussen periode 1 en 2 kan in feite niet worden gemaakt. Het lijkt dan ook tijd hier definitief mee te stoppen en de aandacht te verleggen naar mogelijk effecten van begrazing. Hetzelfde geldt feitelijk nu al voor het onderzoek aan de pony's. Door de geringe omvang van het aantal verzamelde gegevens omtrent het gedrag van de pony's moet nog voorzichtiger dan bij de runderen omgegaan worden met het formuleren van conclusies. Beantwoording van de primaire vragen waar de pony's zich in het onderzoeksgebied bevinden en welk gedrag zij daar vertonen kunnen via het uitgevoerde onderzoek uitstekend beantwoord worden, met als extra toevoeging: tijdens de onderzoekstijden. Zo heeft bijvoorbeeld het verspreidingsonderzoek telkens vrijdagsochtends plaatsgevonden. De vraag waar de dieren zich de rest van de tijd en met name de rest van de dag en nacht ophielden is hiermee dus niet beantwoord. Dit geldt natuurlijk ook voor de waarnemingen aan de runderen, edelherten en reeën. Ook het gedragspatroon buiten de waarnemingstijden ('s ochtends en 's middags) is feitelijk onbekend.

Voor uitspraken over de effecten van het graasgedrag op vegetatie en landschap is het uitgevoerde onderzoek nauwelijks geëigend (Groot Bruinderink 1996). Veranderingen in en effecten op de vegetatie komen in het onderzoek niet of nauwelijks tot uiting. Interpretatie van luchtfoto's, vegetatie- en overige karteringen, monitoring en fotografisch volgen van PQ's en landschapsfotografie bieden hier meer perspectief (Van den Anker 1984; Paanakker 1994; Hendriks 1998).

Literatuur

- Berger, J. 1986. Wild horses of the Great Basin: social competition and population size. The University of Chicago Press.
- Clutton-Brock, T.H., F.E. Guinness & S.D. Albon 1982. Red deer. Behavior and ecology of two sexes. Edinburgh University Press, Edinburgh.
- Daycard, L. 1990. Structure sociale de la population de bovins sauvages de l'île Amsterdam, sud de l'ocean Indien. Rev.Ecol. (Terre Vie) 45: 35-53.
- Eijgenraam, J.A. 1962. Leeftijdsopbouw en reproductie van een Nederlandse hertenpopulatie. Lutra 4: 1-16.
- Feije, R., 1997. Gedrag van runderen en pony's op de Imbosch en het Planken Wambuis. Hogeschool van Amsterdam, Amsterdam/Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO), Wageningen.
- GENSTAT 5 Committee 1993. Genstat 5 Reference Manual. Clarendon Press, Oxford.
- Gordon, I.J. 1989. Vegetation community selection by ungulates on the isle of Rhum. II. Vegetation community selection. Journal of Applied Ecology 26: 53-64.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A. & Hazebroek, E. (1995). Ingestion and diet of red deer (*Cervus elaphus* L.) in the Netherlands from 1954-1993. Mammalia 9(2): 187-195.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A. 1996. Terreingebruik door pony's, runderen, edelherten, reeën en wilde zwijnen in enkele Veluwe bos- en heidegebieden van de Vereniging Natuurmonumenten. IBN-rapport 252, Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A., D.R. Lammertsma & A.T. Kuiters 2000. Interacties tussen runderen, edelherten en wilde zwijnen op de Zuidoost Veluwe. Alterra-rapport 150, Wageningen.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A., D.R. Lammertsma & A.T. Kuiters. Interference between cattle grazing and the presence of red deer and wild boar on former arable land. J. of Appl. Ecol. (aangeboden).
- Groot Bruinderink, G.W.T.A., S.E. van Wieren, E. Hazebroek, M.H. den Boer, F.I.M. Maaskamp, W. Lamers, P.A. Slim & C.B. de Jong 1997. De ecologie van hoefdieren. In: S.E. van Wieren, G.W.T.A. Groot Bruinderink, I.T.M. Jorritsma & A.T. Kuiters (red.). Hoefdieren in het boslandschap. Backhuys Publishers, Leiden.
- Groves, C.P. 1974. Horses, asses and zebras in the wild. Hollywood, Fla.: Curtis Books.
- Hall, S.J.G. & G.F. Moore 1986. Feral cattle of Swona, Orkney Islands. Mammal Rev. 16: 89-96.
- Hendriks, A. 1998. Jaarverslag 1998. Beheer Evaluatie Programma (B.E.P.) Nationaal Park Veluwezoom.
- Hoekstra, A. & J.T. Vulink 1994. De sociale organisatie van een kudde Heckrunderen; het ontstaan van stiergroepen. Flevobericht 353.
- Hofmann, R.R. 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. Oecologia 78: 443-457.

- Jacobs, J. 1974. Quantitative measurement of food selection. A modification of the forage ratio and Ivlev's selectivity index. *Oecologia* 14: 413-417.
- Joubert, E. 1972. The social organization and associated behaviour in the Hartmann zebra *Equus zebra hartmannae*. *Madoqua* 8: 49-53.
- Klingel, H. 1967. Soziale Organisation und Verhalten freilebender Steppenzebras (*Equus quagga*). *Z. Tierpsychol.* 24: 580-624.
- Koene, P. 2001. Ethologie en grote grazers: wat wil de mens? *Vakblad Natuurbeheer* 4: 76-78.
- Kurt, F. 1967. Das Sozialverhalten des Rehes (*Capreolus capreolus* L.). Inaugural-Dissertation, Univ. Zürich.
- Kurt, F. 1974. Das Rehwild. BLV Jagdbiologie.
- McCort, W.D. 1980. The behavior and social organization of feral asses (*Equus asinus*) on Ossabow Island, Georgia. Ph.D. diss., Pennsylvania State, University Park.
- Nieuwdorp, E. 1998. Koniks in de Oostvaardersplassen: sociale structuur en veulensterfte. Stageverslag Hogeschool Delft.
- Paanakker, I. 1994. Begrazingsbeheer op de Posbank; Een evaluatie. Afstudeerverslag Rijkshogeschool IJsselland, Deventer.
- Prins, H.H.T. 1987. The buffalo of Manyara. Ph.D. Thesis, University of Groningen.
- Ten Hoedt, A.J.M. 2001. Verslag begrazingsonderzoek IJsselandse pony's Nationaal Park Veluwezoom 1997-1999. Vereniging Natuurmonumenten, 's-Graveland.
- Tufto, J., R. Andersen & J. Linnel 1996. Habitat use and ecological correlates of home range size in a small cervid: the roe deer. *Journal of Animal Ecology* 65: 715-724.
- Van den Ancker, J.A.M. 1984. Een landschapsecologisch onderzoek aan het land van de Zuidoost Veluwe en het aangrenzende deel van de IJsselvallei tussen Rheden en Eerbeek. Doc. verslag Univ. van Amsterdam, subfac. Fysische Geografie en Bodemkunde.
- Van der Voet, H. & W.K.R.E. van Wingerden 1996. Begrazingsexperimenten: hoe wel, hoe niet? *Bosbouwvoorlichting* 7: 103-105.
- Von Raesfeld, F. 1970. Das Rehwild. Paul Parey, Hamburg und Berlin.
- Worm, P.B. 1994. Terreingebruik en verspreiding van het edelhert (*Cervus elaphus*) op de Zuid-oost Veluwe, in het bijzonder op de Imbosch. LU-Wageningen/Vereniging Natuurmonumenten.
- Worm, P.B. 1998. Terreingebruik van hoefdieren op de Imbosch in het Nationaal Park Veluwezoom. IBN-rapport 344, Wageningen.
- Worm, P.B. & S.E. van Wieren 1996. Reactie van edelherten op veranderend beheer van de Vereniging Natuurmonumenten. *De Levende Natuur* 97: 27-32.
- Worm, P.B. 1999. Gedrag van hoefdieren op de Imbosch, Nationaal Park Veluwezoom. IBN-DLO, Intern rapport, Wageningen.
- IJsseling, M.A. & A. Scheygrond 1961. Onze zoogdieren. Thieme & cie. Zutphen.