

Bosverjonging onder invloed van wilde hoefdieren in het Staatsdomein bij Het Loo

Bosverjonging onder invloed van wilde hoefdieren in het Staatsdomein bij Het Loo

Resultaten van 10 jaar onderzoek aan exclosures

**A.T. Kuiters
P.A. Slim**

Alterra rapport 165

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

REFERAAT

A.T. Kuiters en P.A. Slim, 2000. *Bosverjonging onder invloed van wilde hoefdieren in het Staatsdomein bij Het Loo; Resultaten van 10 jaar onderzoek aan exclosures*. Wageningen, Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte. Alterra rapport 165. 58 blz. 22 fig.; 15 tab.; 39 ref.

Op tal van plaatsen op de Veluwe worden naaldbossen door middel van aangepast beheer omgevormd tot gemengde loofbossen die een grotere natuurwaarde vertegenwoordigen en vanuit recreatief oogpunt aantrekkelijker zijn. Aanwezige wilde hoefdiersoorten als edelhert, ree en wild zwijn, oefenen een belangrijke invloed uit op dit proces van omvorming. In dit rapport wordt verslag gedaan van een tienjarig onderzoek naar de invloed van wilde hoefdiersoorten op de verjonging van struik- en boomsoorten in het Staatsdomein bij Het Loo. Daarbij is gebruik gemaakt van exclosures. Deze zijn in 1988 op diverse locaties in het terrein geplaatst, zowel op de open heide als in grove dennenbos, eikenbos, beukenbos, douglasbos, kapvlakten en gaten onder gesloten kronendak. Gedurende een periode van 10 jaar is de verjonging in de omrasterde proefvlakken gevolgd en vergeleken met de verjonging in aangrenzende, niet-omrasterde proefvlakken. Bij de thans gehanteerde voorjaarstanden van de hoefdieren van 10-18 dieren per km², krijgt vooral de verjonging van grove den, beuk en douglas een kans en komt de verjonging van zomereik en wintereik nauwelijks van de grond. Op basis van de onderzoeksresultaten worden aanbevelingen gedaan ten aanzien van het beheer van hoefdieren tijdens de omvormingsfase van het Veluwse naaldbos naar gemengde loofbostypen.

Trefwoorden: bosverjonging, begrazing, heide, edelhert, ree, wild zwijn

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 165. 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

Woord vooraf	7
Samenvatting	9
1 Inleiding	13
1.1 Begrazing en bosverjonging	13
1.2 Doelstelling	13
2 Methode van onderzoek	15
2.1 Onderzoekgebied	15
2.2 Aanleg omrasterde en niet-omrasterde proefvlakken	17
2.3 Waarnemingen aan de bosverjonging	18
2.4 Dataverwerking	18
3 Bosverjonging onder invloed van hoefdieren	19
3.1 Assortiment aan soorten in de verjonging	19
3.2 Verjonging loofboom- versus naaldboomsoorten	20
3.3 Bosopslag op de heide	22
3.4 Verjonging onder grove den	25
3.5 Verjonging onder eik	27
3.6 Verjonging onder beuk	29
3.6.1 Verjonging onder gesloten kronendak	29
3.6.2 Verjonging in stormgaten	31
3.7 Verjonging onder douglas	33
3.8 Verjonging op kapvlakten en in open gaten	35
3.8.1 Kaalkapterrein	35
3.8.2 Kapvlakte van beperkte omvang	37
3.8.3 Gat in het kronendak	38
3.9 Verjonging van eik	41
3.9.1 Verjonging op de heide	41
3.9.2 Verjonging in open plekken	42
3.9.3 Verjonging in bos	43
4 Begrazing en verbraming	45
5 Conclusies en discussie	47
5.1 Begrazing en bosverjonging	47
5.2 Aanbevelingen voor verder onderzoek	50
6 Relevantie voor het beheer	53
7 Literatuur	55

Woord vooraf

Op tal van plaatsen op de Veluwe wordt een beheer nagestreefd, waarbij aan inheemse boomsoorten en aan natuurlijke processen meer ruimte wordt geboden, teneinde de recreatieve functie en natuurwaarde van het bos te vergroten. De op grote schaal aangeplante, veelal homogene naaldbossen worden daarbij door middel van omvormingsbeheer omgevormd in gemengde opstanden met inheemse loofboomsoorten als ruwe berk, zomereik, wintereik en beuk. Deze omvorming wordt sterk vertraagd en soms geheel verhinderd door aanwezige wilde hoefdiersoorten als edelhert, ree en wild zwijn. Vanuit het beheer is er sterk behoefte aan goed onderbouwde adviezen ten aanzien van het beheer van hoefdierpopulaties.

In dit rapport wordt verslag gedaan van een tienjarig onderzoek naar de effecten van wilde hoefdieren op de ontwikkeling van bos en heide in het Staatsdomein bij Het Loo op de Veluwe. Doel van het onderzoek was de invloed van wilde hoefdieren op de verjonging van struik- en boomsoorten vast te stellen in verschillende begroeiingstypen van het bos-/heidelandschap, te weten heide, grove dennenbos, eikenbos, beukenbos, douglasbos, kapvlakten en gaten onder gesloten kronendak. Op basis van de onderzoeksresultaten worden aanbevelingen gedaan ten aanzien van het beheer van hoefdieren tijdens de omvormingsfase van het Veluwse naaldbos naar gemengde loofbossen. Het onderzoek vond plaats in het kader van het Nationaal bosbegrazingsonderzoek, waarvan de belangrijkste resultaten reeds eerder zijn gepubliceerd (Van Wieren *et al.* 1997).

Het onderzoek aan de exclosures is in 1987 opgezet onder leiding van Geert Groot Bruinderink en Henk Koop. Het veldwerk is uitgevoerd door Pieter Slim en Loek Kuiters, waarbij assistentie werd verleend door Bert van Os en Dennis Lammertsma.

Een woord van dank tenslotte voor de Koninklijke Houtvesterij Het Loo, dat de mogelijkheid heeft geboden om het onderzoek in het Staatsdomein uit te voeren en dat heeft geholpen bij het oprichten en onderhouden van de exclosures.

Samenvatting

Het effect van begrazing door een combinatie van edelhert, ree en wild zwijn op de verjonging in bos- en heidebegroeiingen op de arme zandgronden is onderzocht in het Staatsdomein bij Het Loo op de Veluwe (1250 ha). In 1988 is er een vijftigtal proefvlakken aangelegd (40 x 40 m), waarvan de helft werd omrasterd (exclosures). De proefvlakken werden verdeeld over de meest voorkomende open (heide, kapvlakten) en gesloten begroeiingstypen (grove dennenbos, eikenbos, beukenbos en douglasbos). De uitgangssituatie in de proefvlakken werd in 1988 vastgelegd aan de hand van waarnemingen aan de verjonging van struik- en boomsoorten. Daarbij werden per soort de aantallen per hoogteklaas bepaald. Deze metingen werden iedere drie tot vier jaar herhaald (1991, 1994 en 1998). Aan de hand van deze gegevens kon worden afgeleid wat het effect is van de wilde hoefdieren op de bosverjonging. In de periode voorafgaand aan dit onderzoek was de graasdruk in het gebied, uitgedrukt in herbivorenbiomassa, verlaagd met meer dan 80% door verwijdering van moeflons (ca. 80 dieren) en damherten (ca. 100 dieren) en een reductie van de aantallen edelherten (van ca. 120 naar 60 dieren) en wilde zwijnen (van ca. 400 naar 30 dieren). Door de ontwikkelingen in de niet-begraasde proefvlakken te vergelijken met de uitgangssituatie in 1988 kon ook het effect van de vermindering in graasdruk worden vastgesteld.

De hoefdieren hadden een grote invloed op de omvang, groeisnelheid en soortensamenstelling van de bosverjonging in het terrein. Deze invloed verschilde per begroeiingstype.

Op de heide was de invloed van de hoefdieren marginaal. De massale verjonging met grove den in dat deel van de heide waar het actieve beheer in 1988 was gestaakt, trad zowel in aan- als afwezigheid van hoefdieren op. Bij uitsluiting van de hoefdieren trad er 10-15% menging op met ruwe en zachte berk en zomereik. In aanwezigheid van hoefdieren werden deze loofboomsoorten selectief weggevreten en bestond de verjonging nagenoeg volledig uit grove den.

In grove dennenbossen, in leeftijd variërend van 56-95 jaar, hadden de hoefdieren invloed op de successie naar loofbos. De verjonging van zomereik (en wilde lijsterbes) werd volledig onderdrukt. Alleen grove den en beuk zagen kans zich bij de huidige graasdruk te verjongen. Bij afwezigheid van de hoefdieren trad een gemengde verjonging op van grove den en loofboomsoorten waaronder ruwe berk, zomereik, wintereik en beuk.

In eikenbos, in leeftijd variërend van 61-78 jaar, kwam in aanwezigheid van hoefdieren alleen verjonging van beuk van de grond. Bij afwezigheid van de hoefdieren kwam naast beuk ook verjonging van wilde lijsterbes, ruwe berk en eik voor.

In beukenbos van 150-190 jaar oud, kwam onder een gesloten kronendak in aanwezigheid van de hoefdieren geen verjonging van de grond. Het uitsluiten van de hoefdieren had tot gevolg dat er verjonging van in hoofdzaak beuk optrad. In het beukenbos, waar in 1990 als gevolg van storm gaten in het kronendak waren ontstaan, trad in de daaropvolgende jaren massaal verjonging op van in hoofdzaak beuk (en een enkele grove den). De aanwezigheid van hoefdieren had tot gevolg dat het aantal beukjes slechts een fractie bedroeg van het aantal in de exclusie (6.500 versus 140.000 ind.ha⁻¹) en dat de hoogtegroeï van de beukjes zeer traag verliep. De gemiddelde hoogte van deze cohort bedroeg na 8 jaar slechts 30 cm, terwijl deze in de exclusie toen 1,4 m bedroeg.

In opstanden van douglas met een leeftijd van 45-60 jaar, kwam hoofdzakelijk verjonging van douglas voor. Verjonging van beuk bedroeg minder dan 1%. De aanwezigheid van hoefdieren had vooral invloed op de groeisnelheid van douglas, doordat de jonge boompjes in lichte mate werden begrasd.

Het type bos dat zich op kapvlakten en in gaten onder een kronendak ontwikkelde bleek sterk afhankelijk van nog aanwezige zaadvoorraden in de bodem, van zaadbomen in de omgeving, van de lokale graasdruk én van de omvang van de open plek. Zowel een eenvormig, dicht grove dennenbos als een gemengd eiken-beukenbos behoorden in dit gebied tot de mogelijkheden. Een ontwikkeling naar een dicht, homogeen grove dennenbos bleek waarschijnlijker naarmate de kapvlakte groter was. Een kaalkapterrein van 2,5 ha liep in enkele jaren geheel vol met grove den. De aanwezigheid van hoefdieren had hierop nauwelijks invloed. Op kleinere kapvlakten ter grootte van 0,8 ha of kleiner, trad een meer gevarieerde verjonging op met naast grove den diverse loofboomsoorten als ruwe berk, wilde lijsterbes, eik en beuk. In aanwezigheid van de hoefdieren bleken alleen grove den, ruwe berk en beuk enige hoogtegroeï te vertonen.

Onder een gat in het kronendak ter grootte van ca. 0,3 ha, bleek een hoge graasdruk op te treden. Deze was dermate hoog dat zelfs de verjonging van grove den volledig werd onderdrukt. Er kwam in het geheel geen bosverjonging van de grond. Bij afwezigheid van hoefdieren groeide het gat snel dicht met een verjonging van voornamelijk beuk en grove den met enige menging van ruwe berk en wintereik.

Bij de thans op de Veluwe gehanteerde voorjaarsstanden van wilde hoefdiersoorten van maximaal 10-18 dieren per 100 ha (3-5 edelherten, 5-10 reeën en 2-3 wilde zwijnen), lijkt de verjonging van zomereik (en wintereik) niet of nauwelijks van de grond te komen. Bij de successie van grove dennenbos naar gemengd loofbos krijgt de spontane verjonging van de eik nauwelijks een kans. Beuk als meer vraatresistente soort gaat de verjonging al snel domineren. Het lijkt derhalve waarschijnlijk dat de thans veelal homogene dennenbossen op termijn veranderen in homogene opstanden van beuk. Vanuit het oogpunt van behoud en ontwikkeling van biodiversiteit is dit geen wenselijk perspectief.

De hegemonie van de beuk kan worden doorbroken door open plekken (stormgaten) of oudere opstanden van grove den, waar gaten ontstaan in de kroonlaag, tijdelijk uit

te rasteren. Dit schept kansen voor de verjonging van vraatgevoelige soorten als wilde lijsterbes, ruwe berk, zachte berk, zomereik en wintereik om zich succesvol te verjongen.

Vanuit het streven naar een natuurlijker beheer met meer ruimte voor natuurlijke processen is dit echter geen wenselijke maatregel. Een betere manier om de graasdruk op de verjonging te verminderen is te streven naar een meer heterogeen terreingebruik van de wilde hoefdiersoorten. Dit kan worden bereikt door leefgebieden te vergroten tot tenminste enkele duizenden en zo mogelijk tienduizenden ha, zodat de hoefdieren de mogelijkheid wordt geboden om voorkeursgebieden te kiezen, waar de graasdruk hoog is. Hier kan bos op den duur over een langere periode verdwijnen, aangezien de verjonging weinig kans krijgt tot ontwikkeling te komen. Tegelijkertijd ontstaan er terreindelen waar de dieren over een langere periode minder vaak komen en dus een relatief lage graasdruk gaat heersen. Op dit soort plekken kunnen rijk gevarieerde en gemengde loofbossen tot ontwikkeling komen. Alleen op deze wijze kan een mozaïeklandschap ontstaan bestaande uit een afwisseling van gesloten bosgroepen met halfopen en open begroeiingstypen. De inschakeling van echte grazers in de vorm van rund of paard lijkt daarbij overigens onontbeerlijk aangezien zowel edelhert, ree als het wild zwijn te weinig specifiek grazer zijn om een grazige vegetatie over een langere tijdspanne in stand te kunnen houden.

1 Inleiding

1.1 Begrazing en bosverjonging

In het boslandschap beïnvloeden wilde hoefdiersoorten als edelhert (*Cervus elaphus*), ree (*Capreolus capreolus*) en het omnivore wilde zwijn (*Sus scrofa*) met hun graas-, tred- en wroetactiviteiten structuur, soortensamenstelling en ontwikkeling van het bos. Deze effecten zijn afhankelijk van de ontwikkelingsfase. In jong bos is doorgaans een overvloed aan voedsel aanwezig voor herbivoren. In de stakenfase neemt het voedselaanbod af vanwege de afnemende hoeveelheid licht die tot kruid- en struiklaag doordringt. Naarmate het bos ouder wordt, sterven er geleidelijk bomen af en ontstaan er gaten in het kronendak waardoor de productiviteit van de kruidlaag toeneemt en daarmee het voedselaanbod. Hoefdieren kunnen hier een grazige vegetatie over een langere periode in stand houden, waarbij de spontane opslag van struik- en boomsoorten wordt tegengehouden. Door samensmelting van meerdere open plekken in het aftakelende bos kan op deze wijze op den duur een open landschap ontstaan. Daarna begint de bosontwikkeling weer opnieuw doordat de herbivoren over een langere tijdspanne de vegetatie uiteindelijk niet open kunnen houden (Olf *et al.* 1999).

Boomsoorten worden in ongelijke mate begraasd, hetgeen gevolgen heeft voor de verjonging. Hoefdieren als edelhert en ree hebben voorkeur voor bepaalde loofboomsoorten. Soorten als zomereik (*Quercus robur*), wintereik (*Quercus petraea*), beuk (*Fagus sylvatica*), gewone esdoorn (*Acer pseudoplatanus*), wilg (*Salix* spp.) en ratelpopulier (*Populus tremula*) zijn het meest geliefd (Gill 1992; Kuiters *et al.* 2000). Zelfs binnen soorten bestaan verschillen in aantrekkelijkheid voor herbivoren, samenhangend met een genetisch bepaald verschil in het gehalte aan vraatwerende stoffen als mono- en diterpenen of tanninen (Danell *et al.* 1990; Bryant *et al.* 1992). Bij afwezigheid van loofboomsoorten en 's winters, worden tevens naaldboomsoorten begraasd (Gill 1992). Als gevolg van voedselpreferentie kunnen minder favoriete soorten als grove den (*Pinus sylvestris*) in het boslandschap worden bevoordeeld.

De aanwezigheid van hoefdieren kan de spontane verjonging van struik- en boomsoorten ook in gunstige zin beïnvloeden doordat de kruidlaag als gevolg van begrazing lager en opener wordt en de bodem door betreding pleksgewijs wordt opengetrapt. Wroeten door wilde zwijnen heeft een vergelijkbaar effect. Hierdoor nemen de kieming- en vestigingskansen voor veel struik- en boomsoorten toe, zoals bijvoorbeeld voor grove den en ruwe berk (Miles & Kinnaird 1979; Kuper 1994).

1.2 Doelstelling

Eind jaren 80 is een uitgebreid bosbegrazingsonderzoek gestart op de hogere zandgronden. Doel van dit onderzoek was meer inzicht te krijgen in de rol van

begrazing door wilde hoefdieren en gedomesticeerde grote grazers als rund en paard bij het ontwikkelen van meer complete en natuurlijke bosesystemen op de hogere zandgronden. Op tal van plaatsen op de Veluwe, vindt omvormingsbeheer plaats, waarbij homogene, veelal grootschalig aangeplante naaldbosopstanden worden omgevormd tot gemengd loofbos met een hogere recreatieve en natuurwaarde. Ook in ons omringende landen is dit aan de orde (zie bijvoorbeeld Mosandl & Kleinert 1998). Hoefdieren oefenen een cruciale invloed uit op dit proces van omvorming, en een van de vragen was bij welke dichtheden de vestiging en groei van loofboomsoorten in voldoende mate wordt mogelijk gemaakt?

Conclusies van het bosbegrazingsonderzoek zijn beschreven in het boek *Hoefdieren in het boslandschap* (Van Wieren *et al.* 1997). Een van de deelonderzoeken betrof het vaststellen van het effect van wilde hoefdiersoorten als edelhert, ree en wild zwijn op de bosverjonging in een bos-/heidegebied op de Veluwe, het Staatsdomein bij Het Loo. De invloed van wilde hoefdieren op de verjonging van struik- en boomsoorten werd vastgesteld in verschillende begroeiingstypen, te weten heide, grove dennenbos, eikenbos, beukenbos, kapvlakten en onder gaten in een gesloten kronendak. Daarbij werd gebruik gemaakt van exclosures.

Het gebruik van exclosures is een veel gebruikte methode om de effecten van herbivoren op de bosverjonging vast te stellen (Reimoser & Suchant 1982; Putman *et al.* 1989; Hester *et al.* 2000). Daarbij worden de ontwikkelingen binnen omrasterde proefvlakken zonder herbivoren (exclosures) vergeleken met de ontwikkelingen in aangrenzende, niet-omrasterde proefvlakken waar de herbivoren toegang toe hebben. Meestal worden selectieve rasters gebruikt waarbij de grote herbivoren worden buitengehouden, terwijl kleine herbivoren zoals hazen, konijnen en muizen het raster ongehinderd kunnen passeren. Ook wordt wel gebruik gemaakt van enclosures, waarbij vooral de effecten van afzonderlijke hoefdiersoorten in gereguleerde dichtheden kan worden onderzocht (Tilghman 1987). Het gebruik van enclosures levert doorgaans de meest relevante informatie op maar is technisch moeilijker uitvoerbaar.

2 Methode van onderzoek

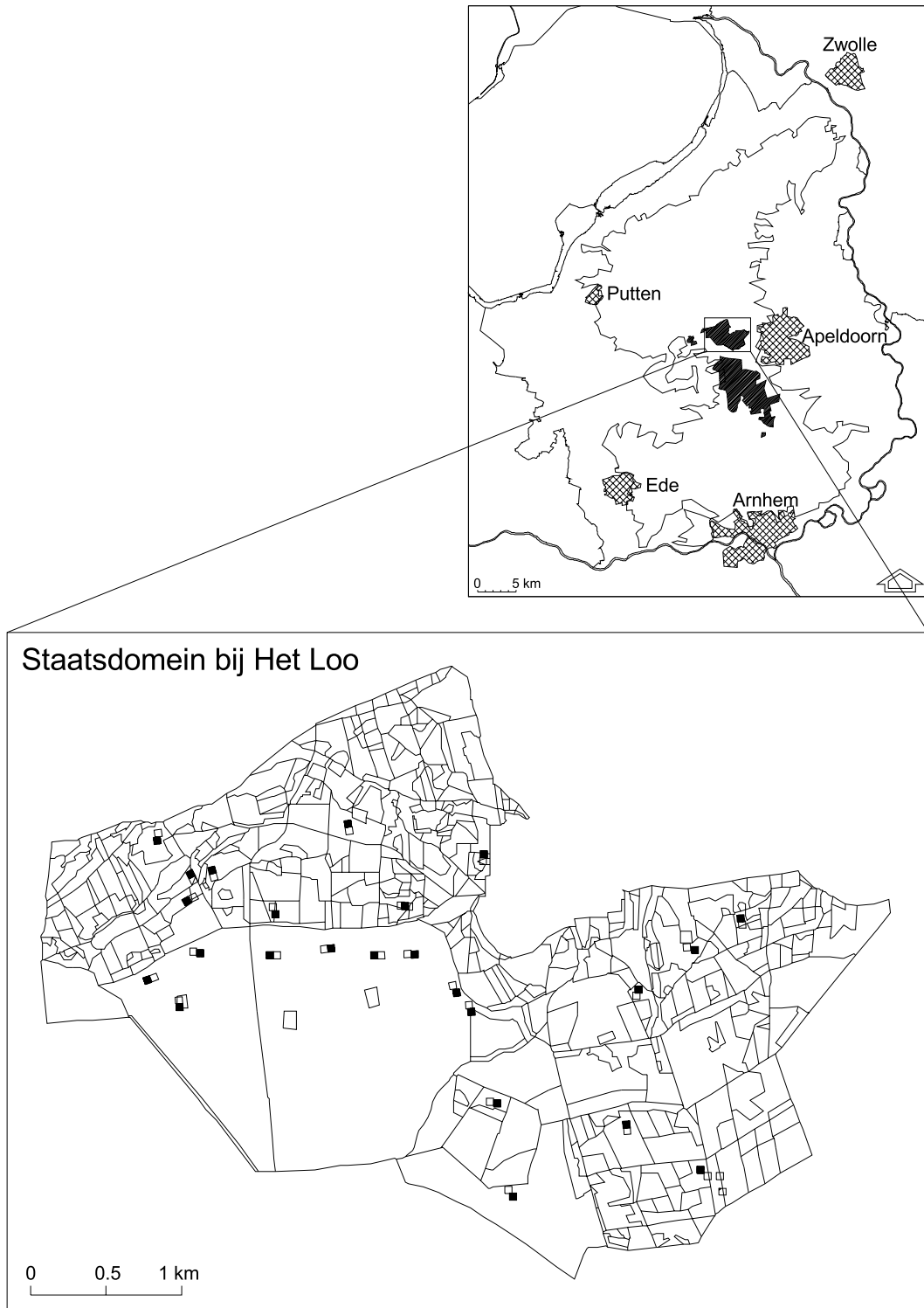
2.1 Onderzoekgebied

Het Staatsdomein bij Het Loo is een bos- en heidegebied met een oppervlakte van ca. 1250 ha centraal gelegen op de Veluwe nabij Hoog Soeren en wordt beheerd door de Koninklijke Houtvesterij Het Loo (fig. 1). Het gebied bestaat voor een derde deel uit heide (Asselse heide) en voor tweederde uit bos. De bodem wordt gekarakteriseerd door holt- en haarpodzolen op leemarm tot zwak lemig Pleistocceen zand. De bosgemeenschappen die van nature in het gebied voorkomen zijn het Berken-Eikenbos (*Betulo-Quercetum* pionier), het Beuken-Eikenbos (*Fago-Quercetum* intermediair) en het Bochtige smele-Beukenbos (*Deschampsio-Fagetum* climax) (Stortelder *et al.* 1999). De successie van heide naar bos verloopt doorgaans via een *Dicrano-Pinion*-stadium (Fanta 1982), het verbond van naaldbossen, naar het *Quercion roboris*, het Zomereik-verbond, waar de drie eerder genoemde gemeenschappen deel van uitmaken.

In het gebied komen edelherten, reeën en wilde zwijnen voor. De dichtheden van de hoefdieren gedurende de onderzoeksperiode staan weergegeven in tabel 1. Vóór 1987 was dit gebied een traditioneel jachtgebied waarin werd bijgevoerd en waar hoge dichtheden van het wild werden gehandhaafd. In de periode voorafgaand aan dit onderzoek (1985-'87) werden moeflon (*Ovis musimon*) en damhert (*Dama dama*) uit het gebied verwijderd en werden de aantallen van edelhert en zwijn sterk verlaagd. Daarmee werd de graasdruk, uitgedrukt in kilogram dierlijke biomassa per vierkante kilometer, verlaagd met ruim een factor 6 (tabel 1). Sinds 1987 werden de hoefdieren niet meer bijgevoerd. Bij aanvang van het onderzoek was als gevolg van de voorheen hoge graasdruk in alle bosopstanden een struiketage vrijwel volledig afwezig, evenals spontane bosverjonging. Er konden derhalve twee ontwikkelingen worden gevolgd:

- a) effecten van een verlaging van de hoefdierdichtheden op de bosverjonging door ontwikkelingen in de niet-omrasterde proefvlakken ná 1987 te vergelijken met de situatie van vóór 1987;
- b) effecten van de hoefdieren op de spontane bosverjonging in verschillende begroeiingstypen, t.w. heide, diverse bostypen, kapvlakten en onder gaten in het kronendak.

De hoefdieren benutten het terrein niet in gelijke mate. Voor het noordelijke gedeelte, de Dassenberg, is door Platje (1988) een begrazingsgradiënt vastgesteld in oost-west richting van Hoog-Soeren (lage graasdruk) naar het westen (hoge graasdruk). Dit was zichtbaar aan de hoogte van blauwe bosbes (*Vaccinium myrtillus*) die bij Hoog-Soeren gemiddeld 20 cm hoger was dan aan de westkant, waar zich een rustgebied bevond.



Figuur 1. Geografische ligging van het Staatsdomein bij Het Loo op de Veluwe met daarin aangegeven de plaats van de 25 omrasterde en niet-omrasterde proefvlakken.

Tabel 1. Voorjaarstand van de hoefdieren (aantal ind.km⁻²) en de daaraan gerelateerde herbivorenbiomassa (kg.km⁻²) in het Staatsdomein bij Het Loo in de periode vóór en na 1987.

		Vóór 1987		1988-1998	
		Aantal km ⁻²	Biomassa kg.km ⁻²	Aantal km ⁻²	Biomassa kg.km ⁻²
Edelhert	Juveniel	3,5	145	1,7	70
	Adult	10,0	830	4,3	356
Wild zwijn	Juveniel	66,0	1848	4,0	112
	Adult	30,0	1680	3,5	193
Ree	Juveniel	0,8	8	2,0	20
	Adult	2,1	42	5,0	100
Damhert		8,3	417	-	-
Moeflon		6,7	267	-	-
Totaal		112,4	5,237	20,5	851

2.2 Aanleg omrasterde en niet-omrasterde proefvlakken

Eind 1987 is in het Staatsdomein een vijftigtal proefvlakken aangelegd van 40 x 40 m (fig. 1). Deze werden verdeeld over de meest representatieve begroeiingstypen, t.w. heide, enkele jonge kapvlakten (gekapt in 1985), een gat in het kronendak van een eiken-beukenopstand en een aantal bostypen, t.w. opstanden van grove den (45-95 jr), van zomer- en wintereik (61-78 jr), van beuk (150-190 jr) en van douglas (45-60 jr). Het betrof in alle gevallen aangeplant bos. Het aantal proefvlakken per begroeiingstype staat weergegeven in tabel 2. De proefvlakken werden gepaard aangelegd op een onderlinge afstand van ca. 5-25 m, waarbij steeds één van de proefvlakken werd omrasterd met een twee meter hoog raster. Kleine grazers als muizen, konijnen en hazen hadden toegang tot de exclusures.

Tabel 2. Aantal omrasterde (exclusures) en aangrenzende niet-omrasterde proefvlakken in 1987/88 aangelegd in de verschillende begroeiingstypen in het Staatsdomein bij Het Loo.

Begroeiingstype	Omrasterd	Niet-omrasterd	(nr.)
Grove den	5	5	(1 t/m 5)
Eik	3	3	(6, 8, 9)
Beuk	2	2	(10, 11)
Douglas	2	2	(12, 13)
Gat kronendak	1	1	(7)
Kapvlakten	2	2	(14, 15)
Heide	10	10	(16 t/m 25)
Totaal	25	25	

Transecten op de Asselse heide

Op de Asselse heide werden in 1994 transecten uitgezet om ook een ruimtelijk beeld te krijgen van de bosopslag op de heide (Jansen & May 1995). Er werd loodrecht op de bosrand (grove den) op ongeveer gelijk afstand een achttal transecten uitgezet van 10 m breed en 350 m lang. De transecten werden verdeeld in afstandklassen tot de bosrand: (a) 0-10 m, (b) 11-20 m, (c) 21-30 m, (d) 31-50 m, (e) 51-70 m, (f) 71-100

m, (g) 101-150 m, (h) 151-200m (i) 201-250 m, (j) 251-300 m en (k) 301-350 m. Per afstandklasse werden aantal en hoogte van jonge boompjes vastgesteld.

2.3 Waarnemingen aan de bosverjonging

De spontane bosverjonging in de omrasterde en niet-omrasterde proefvlakken werd vastgesteld op een diagonaal transect van 10 x 56 m (richting noordwest-zuidoost). Van alle individuen groter dan 10 cm werd de hoogte bepaald. Daarbij werden zes hoogteklassen onderscheiden: (1) 10-25 cm, (2) 26-50 cm, (3) 51-100 cm, (4) 101-150 cm, (5) 151-200 cm, en (6) >200 cm. Metingen aan de bosverjonging zijn gedaan in de winter van 1987/88 en zijn herhaald in de winter van 1990/91, 1993/94 en 1997/98. Vegetatieve verjonging in de vorm van stobbenopslag werd niet meegenomen. In geval van massale verjonging, werd het aantal individuen steekproefsgewijze op een aantal plots van 1 m² geschat (inclusief een procentuele verdeling over de hoogteklassen) en werd door extrapolatie het totale aantal boompjes op het transect geschat.

2.4 Dataverwerking

Aantallen zaailingen en jonge boompjes werden uitgedrukt per ha. De gemiddelde hoogte werd berekend uit een gewogen gemiddelde van het product van het aantal individuen per hoogteklassen en de gemiddelde hoogte van iedere klasse gedeeld door het totale aantal boompjes. Bij de klasse >200 cm werd de feitelijk gemiddelde hoogte bepaald, aangezien van iedere boom in deze klasse de exacte hoogte was ingemeten.

De dynamiek van zaailingen in de verjonging is doorgaans groot. Een goed mastjaar levert in het daaropvolgende jaar vaak een explosieve toename van het aantal zaailingen, maar de overleving is veelal gering. Voor de bosontwikkeling is vooral relevant wat er gebeurt met individuen in de hoogste hoogteklassen. Daarom is bij de presentatie en interpretatie van de gegevens vooral gekeken naar het aantal boompjes in de hoogteklassen 5 en 6, overeenkomend met individuen met een hoogte >1,5 m. Deze individuen zijn reeds boven de graaslijn van het ree (ca. 130 cm) en hebben een gereede kans door te groeien naar de struiklaag.

3 Bosverjonging onder invloed van hoefdieren

3.1 Assortiment aan soorten in de verjonging

In de proefvlakken werd verjonging aangetroffen van een 26-tal struik- en boomsoorten (tabel 3). Op de kapvlakten werden de meeste soorten aangetroffen (21), terwijl op de heide het aantal soorten het laagst was (10). De soorten konden worden ingedeeld in twee groepen, waarbij er een groep soorten is die algemeen voorkwam zowel op heide, kapvlakten als in 'bos', zoals ruwe en zachte berk, wilde lijsterbes, sporkehout, grove den en zomereik, en een tweede groep die zich alleen verjongde op kapvlakten en in het bos maar niet op de heide, waaronder beuk, hulst, wintereik, douglas, fijnspar en Japanse lariks. Van enkele soorten werden de zaailingen alleen in de exclusures aangetroffen, te weten hulst, boswilg, grauwe wilg en geoorde wilg. Het assortiment aan soorten dat zich spontaan verjongde kwam sterk overeen met dat van gebieden elders op de Veluwe, zoals het 'Nationale Park De Hoge Veluwe' (Jans 1993; Koppe 1998; Smit *et al.* 1998).

Het aantal jonge boompjes nam in de eerste jaren na aanleg van de exclusures explosief toe, om in de jaren daarna, voornamelijk als gevolg van zelfdunning weer enigszins af te nemen (tabel 4). De verjonging bestond vooral uit grove den, zomereik, wintereik, beuk en douglas. Ook het aantal individuen van gewone braam nam sterk toe. Opvallend is ook de sterke toename van het aantal jonge boompjes in de niet-omrasterde proefvlakken in de eerste drie jaar van het onderzoek. De laatste zeven jaar bleef het aantal min of meer stabiel. De toename was zonder twijfel het gevolg van de verlaging van de aantallen hoefdieren in de periode in voorafgaand aan het onderzoek. Sindsdien zijn de aantallen hoefdieren in het onderzoeksgebied min of meer constant gebleven.

Tabel 3. Assortiment aan struik- en boomsoorten, aangetroffen als spontane verjonging in de proefvlakken in het Staatsdomein bij het Loo in de periode 1988-1998.

Soort		Begroeiingstype ¹	ZB ²
<i>Rosa canina</i>	hondsroos	hd	?
<i>Amelanchier lamarckii</i>	* Amerikaans krentenboompje	hd ei	?
<i>Betula pendula</i>	ruwe berk	hd ei bu gd dg kv	+
<i>Betula pubescens</i>	zachte berk	hd ei bu gd dg kv	+
<i>Pinus sylvestris</i>	grove den	hd ei bu gd dg kv	+
<i>Prunus serotina</i>	* Amerikaanse vogelkers	hd ei bu gd dg kv	+
<i>Quercus robur</i>	zomereik	hd ei bu gd dg kv	+
<i>Rhamnus frangula</i>	sporkehout	hd ei bu gd dg kv	+
<i>Rubus fruticosus</i>	gewone braam ³	hd ei bu gd dg kv	+
<i>Sorbus aucuparia</i>	wilde lijsterbes	hd ei bu gd dg kv	+
<i>Fagus sylvatica</i>	beuk	ei bu gd dg kv	+
<i>Ilex aquifolia</i>	hulst	ei bu gd dg kv	+
<i>Larix kaempferi</i>	* Japanse lariks	ei bu gd dg kv	+
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	* douglas	ei bu gd dg kv	+
<i>Quercus petraea</i>	wintereik	ei bu gd dg kv	+
<i>Quercus rubra</i>	* Amerikaanse eik	ei gd dg kv	+
<i>Lonicera periclymenum</i>	wilde kamperfoelie	ei kv	?
<i>Picea abies</i>	* fijnspar	bu gd dg kv	+
<i>Salix cinerea</i>	grauwe wilg	gd dg kv	?
<i>Salix caprea</i>	boswilg	gd dg	+
<i>Aronia x prunifolia</i>	* zwarte appelbes	dg	?
<i>Sorbus intermedia</i>	* Zweedse lijsterbes	dg	?
<i>Castanea sativa</i>	* tamme kastanje		kv +
<i>Larix decidua</i>	* Europese lariks		kv +
<i>Salix aurita</i>	geoorde wilg		kv +
<i>Sambucus nigra</i>	gewone vlier		kv +

*niet-inheemse soort;

¹ Begroeiingstypen: hd: heide (n=10); kv: kapvlakte (n=2); gd: grove dennenbos (n=5); ei: eikenbos (n=3); bu: beukenbos (n=2); dg: douglasbos (n=2), n = aantal proefvlakken;

² [+]: zaadboom in het gebied aanwezig; [?]: geen zaadbomen aangetroffen;

³ In 1994 zijn door R.-J. Bijlsma (Alterra) nader onderscheiden: *Rubus divaricatus* P.J. Müller, *R. gratus* Focke, *R. nemoralis* P.J. Müller, *R. plicatus* Weihe et Nees en *R. sprengelii* Weihe.

Tabel 4. Totaal aantal zaailingen (>10 cm) als spontane opslag aangetroffen in de 25 omrasterde en niet-omrasterde proefvlakken in de periode 1988-1998.

	1988	1991	1994	1998
Omrasterd	1.305	30.790	16.944	12.763
Niet-omrasterd	904	2.538	2.699	2.523

3.2 Verjonging loofboom- versus naaldboomsoorten

De ontwikkeling van de verjonging van loof- en naaldboomsoorten in de periode 1988-1998 in de proefvlakken staat weergegeven in fig. 2.

Omrasterd

Niet-omrasterd

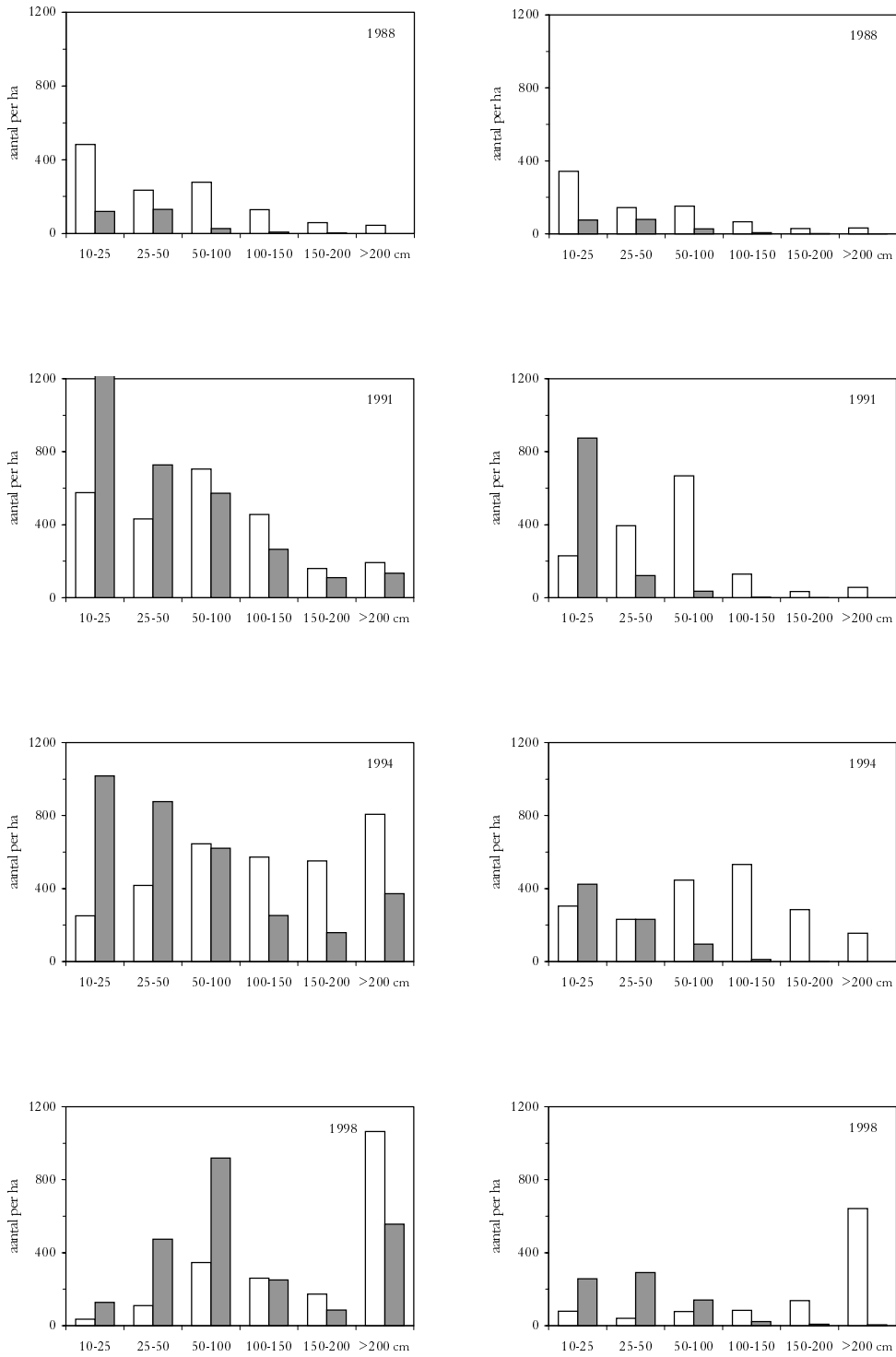


Fig. 2. Ontwikkeling van de verjonging van naald- (□) en loofboomsoorten (■), verdeeld over hoogteklassen, in de 25 omrasterde en niet-omrasterde proefvlakken gedurende de periode 1988-'98.

Opvallend is dat in de uitgangssituatie in 1988 er relatief weinig zaailingen aanwezig waren, vooral van loofboomsoorten. De verjonging boven de graaslijn bestond in hoofdzaak uit naaldboomsoorten (vnl. grove den en douglas). Dit hing samen met de hoge graasdruk in het gebied in de periode vóór 1987.

In de niet-omrasterde proefvlakken groeide een groot deel van de naaldboomverjonging in de periode daarna uit tot boven de graaslijn. In bescheiden mate kwamen er ook nieuwe zaailingen bij. De verjonging van loofboomsoorten als ruwe berk, wilde lijsterbes, zomereik, wintereik en beuk kwam daarentegen niet of nauwelijks van de grond. Het aantal zaailingen nam wel toe. Er was slechts in zeer geringe mate sprake van hoogtegroeï. Bedroeg in 1988 het aantal individuen van loofboomsoorten boven de 1,5 m gemiddeld 4 ind.ha⁻¹, in 1998 was dit 12 ind.ha⁻¹. Voor de naaldboomsoorten bedroegen deze waarden respectievelijk 60 en 800 ind.ha⁻¹. De graasdruk voorkwam grotendeels dat loofboomsoorten doorgroeiden naar de struiketage en werkte in het voordeel van naaldboomsoorten.

Er kwamen in het terrein ook niet of nauwelijks 'safe sites' voor, waar zaailingen van favoriete voedselsoorten als eik of beuk werden gevrijwaard van intensieve vraat. In meer natuurlijk bos bieden dood hout, wortelkluiten en kronen van gevelde bomen, of doornige struiken zoals hulst, jeneverbes of gewone braam bescherming aan verjonging van loofboomsoorten (Morgan 1987, 1991). Maar in het onderzoeksgebied waren deze nauwelijks aanwezig.

Bij uitsluiting van de hoefdieren nam vooral het aandeel loofboomsoorten in de verjonging sterk toe (fig. 2). Na tien jaar was het aantal individuen groter dan 1,5 m toegenomen van <5 tot ca. 650 ind.ha⁻¹. Voor de naaldboomsoorten bedroegen deze waarden respectievelijk 100 en 1.200 ind.ha⁻¹. In de hiernavolgende paragrafen worden de ontwikkelingen van de bosverjonging per begroeiingstype meer in detail beschreven.

3.3 Bosopslag op de heide

De tien exclusures op de heide waren gelegen aan de noordrand van de Asselse heide, grenzend aan het boscomplex de Dassenberg. Het beheer van de heide was gericht op de instandhouding van open heide door periodiek te maaien en te plaggen in een kleinschalig mozaïekpatroon. Vanaf 1985 is deze beheersmaatregel op een deel van de heide gestaakt om een beeld te krijgen van de spontane ontwikkelingen bij een beheer van 'niets doen'. De exclusures waren in deze zone gesitueerd. De heide bestond in hoofdzaak uit struikhei (*Calluna vulgaris*) en dophei (*Erica tetralix*) en was op veel plaatsen sterk vergrast met pijpenstrootje (*Molinia caerulea*) en bochtige smele (*Deschampsia flexuosa*).

De verjonging op de heide bestond in hoofdzaak uit grove den (tabel 5). Tussen de exclusures bestond een groot verschil in de mate waarin spontane opslag van grove den optrad. In de meest westelijk gelegen exclusures was de opslag van grove den massaal (ca. 3.000 ind.ha⁻¹), terwijl in de meest oostelijk gelegen exclusures spontane

opslag, ook na tien jaar, geheel achterwege bleef. Deze verschillen werden vermoedelijk veroorzaakt door een verschil in afstand tot de dichtstbijzijnde zaadbomen. Naast grove den trad er in relatief geringe mate ook verjonging van enkele loofboomsoorten op, waaronder ruwe en zachte berk, zomereik, wilde lijsterbes en sporkehout. Het aandeel loofboomsoorten bedroeg in deze exclusures circa 14% (tabel 5).

In de niet-omrasterde proefvlakken was de opslag van grove den even talrijk als in de exclusures (tabel 5). Ook de hoogtegroeï van grove den was vergelijkbaar (fig. 3). Van loofboomsoorten werden slechts sporadisch zaailingen aangetroffen, die nauwelijks hoogtegroeï vertoonden (fig. 3). Het resultaat was dat na tien jaar de verjonging van 1,5 m of hoger uitsluitend uit grove den bestond, terwijl zonder hoefdieren naast grove den ook in enigerlei mate verjonging van zachte berk en ruwe berk en zomereik voorkwam (fig. 4).

Tabel 5. Ontwikkeling van de spontane opslag (hoogte >10 cm) van struik- en boomsoorten in omrasterde en niet-omrasterde proefvlakken op de beide (ind.ha⁻¹ met standaarddeviatie tussen haakjes) in de periode 1988-1998 (n=10).

Soort	Omrasterd				Niet-omrasterd			
	1988	'91	'94	'98	1988	'91	'94	'98
Grove den	380 (820)	460 (820)	550 (1020)	540 (960)	280 (590)	360 (720)	470 (990)	200* (410)
Ruwe berk	-	40 (70)	50 (100)	40 (90)	-	-	5 (20)	-
Zachte berk	5 (8)	15 (43)	10 (19)	10 (19)	5 (5)	5 (5)	-	-
Wilde lijsterbes	-	5 (9)	10 (16)	10 (16)	5 (10)	-	10 (20)	5 (10)
Zomereik	10 (15)	5 (15)	5 (15)	10 (20)	10 (30)	5 (20)	5 (10)	10 (10)
Sporkehout	-	5 (5)	5 (15)	10 (25)	-	-	-	5 (5)
Overige	5 (5)	5 (5)	5 (5)	80 (240)	-	-	-	5 (5)
Totaal	400 (830)	535 (870)	635 (1060)	700 (1000)	300 (650)	370 (770)	490 (1050)	225 (450)

* In een van de proefvlakken was in 1998 een deel van de verjonging van grove den gekapt.

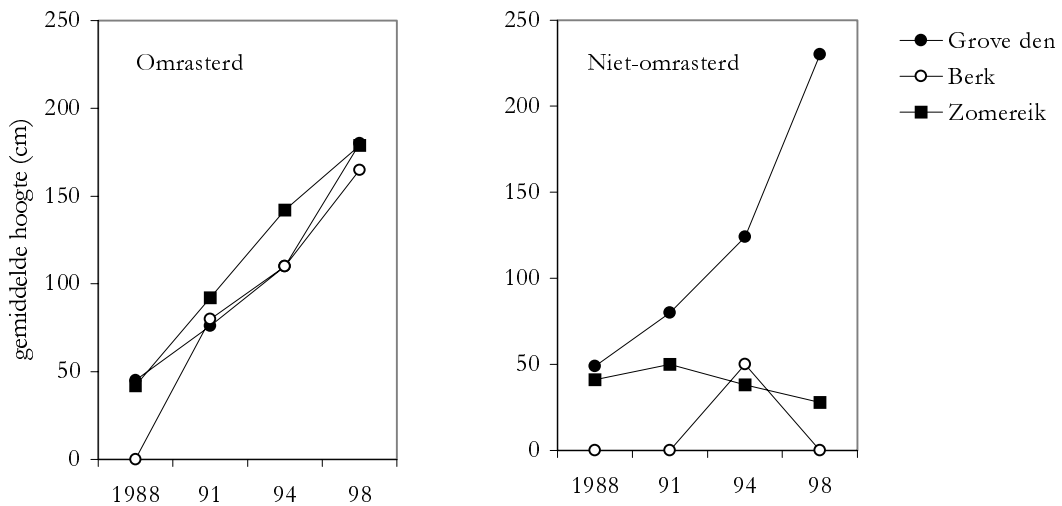


Fig. 3. Hoogtegroei van de verjonging op de heide in de omraasterde en niet-omraasterde proefvlakken in de periode 1988-'98.

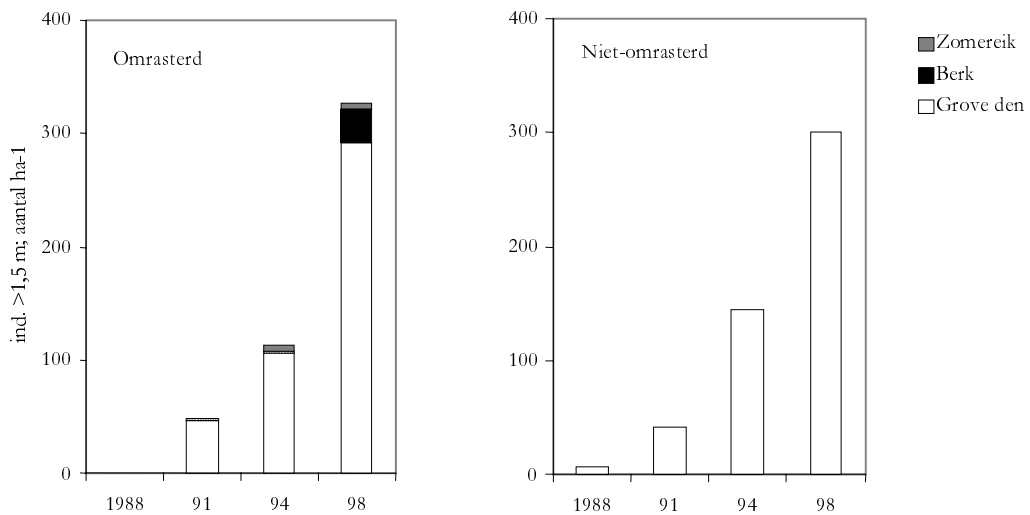


Fig. 4. Ontwikkeling van de verjonging >1,5 m in de omraasterde en niet-omraasterde proefvlakken op de heide in de periode 1988-'98.

In fig. 5 staat de verjonging van grove den uitgezet tegen de afstand tot de bosrand, zoals in 1994 bepaald langs een achttal transecten. De hoogste aantallen kwamen voor op een afstand van 20-30 m vanaf de bosrand. De afstand waarop nog verjonging werd aangetroffen bedroeg gemiddeld 200 m (maximaal 350 m).

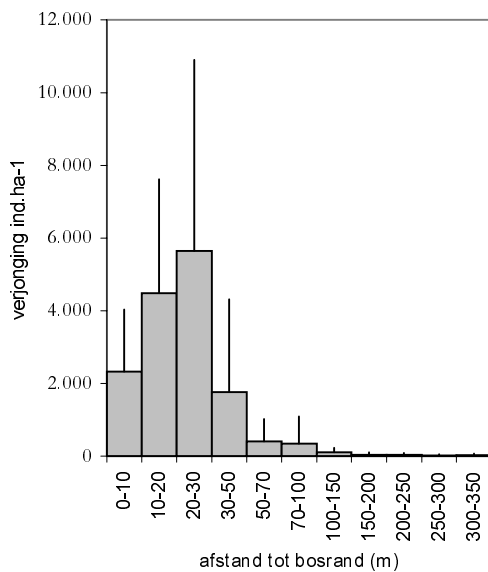


Fig. 5. Spontane opslag van grove den op de Asselse heide (1994) uitgezet tegen de afstand tot de bosrand (gemiddelde van een achttal transecten).

Conclusies

Aan de rand liep de heide liep binnen een periode van tien jaar volledig dicht met verjonging van grove den, waarbij op sommige plaatsen het aantal boompjes meer dan 3.000 ind.ha⁻¹ bedroeg. De opslag van grove den, waarvan de zaden in hoofdzaak via de wind worden verspreid, vond plaats over een afstand van maximaal 350 m vanaf de bosrand, waar zich de zaadbomen bevonden. Binnen een periode van tien jaar ontwikkelden zich in deze verjongingszone reeds nieuwe zaaddragende individuen, zodat vanaf dat moment de verjonging van grove den zich sprongsgewijze verder op de heide kon uitbreiden. Aangezien deze kegeldragende individuen nog niet hoger reikten dan ca. 4 m zal deze volgende verjongingszone smaller zijn dan 200 m, maar zal zich in de jaren daarna geleidelijk verbreden. Dit betekende dat grove den de heide vanaf de bosrand koloniseerde met een snelheid van ca. 10 m per jaar. Bij afwezigheid van begrazing konden zowel ruwe berk als wilde lijsterbes en in mindere mate zachte berk, wilde lijsterbes, sporkehout en een enkele zomereik zich temidden van grove den verjongen.

De aanwezigheid van edelherten, reeën en wilde zwijnen had géén significant effect op de verjonging van grove den. Daarentegen werden loofboomsoorten als ruwe en zachte berk, wilde lijsterbes, zomereik en sporkehout door begrazing onderdrukt en vertoonden bij de heersende graasdruk nauwelijks of geen hoogtegroeï. Dit resulteerde in een ontwikkeling van de heide tot een homogeen grove dennenbos, terwijl bij afwezigheid van de grazers er ca. 10-15% menging optrad met loofboomsoorten, waaronder berk en zomereik.

3.4 Verjonging onder grove den

De vijf exclusies in het bostype 'grove den' lagen verspreid over het onderzoekgebied in opstanden variërend in leeftijd van 56-95 jaar. De kruidlaag bestond in hoofdzaak uit blauwe bosbes, bochtige smele en pijpenstrootje. In een aantal proefvlakken kwam veel struikhei (nr. 2 en 5) of adelaarsvaren *Pteridium aquilinum* (nr. 2 en 3) voor. Proefvlak nr. 5 onderscheidde zich van de andere vier proefvlakken door een kroonlaagbedekking van minder dan 40% als gevolg van recente windworp. In de andere proefvelden bedroeg de kroonlaagbedekking meer dan 60%.

In de uitgangssituatie was er in beperkte mate verjonging aanwezig (700-800 ind.ha⁻¹), die in hoofdzaak bestond uit zomereik, grove den, wilde lijsterbes en beuk. De meeste individuen waren niet groter dan 50-100 cm (fig. 6) als gevolg van de hoge graasdruk in het recente verleden. Uitsluiting van hoefdieren resulteerde in een sterke toename van de spontane verjonging (tabel 6) en een sterke hoogtegroei van vooral de loofboomsoorten (fig. 6). Na tien jaar uitsluiting van begrazing bedroeg het aantal boompjes groter dan 1,5 m ca. 1.350 ind.ha⁻¹. Deze cohort bestond voor ruim 30% uit zomereik, 30% uit wilde lijsterbes, 20% ruwe berk en 15% grove den. Het aandeel van beuk bedroeg niet meer dan 2% (fig. 7).

Tabel 6. Ontwikkeling van de spontane opslag (hoogte >10 cm) van struik- en boomsoorten in omrasterde en niet-omrasterde proefvlakken onder grove den (ind.ha⁻¹ met standaarddeviatie tussen haakjes) in de periode 1988-1998 (n=5).

Soort	Omrasterd				Niet-omrasterd			
	1988	'91	'94	'98	1988	'91	'94	'98
Grove den	5 (10)	350 (650)	490 (720)	500 (690)	30 (60)	150 (310)	300 (610)	370 (520)
Ruwe berk	60 (130)	300 (650)	260 (560)	280 (580)	-	30 (60)	70 (130)	80 (150)
Wilde lijsterbes	70 (80)	420 (120)	400 (230)	400 (210)	20 (20)	60 (30)	230 (90)	210 (170)
Zomereik	110 (190)	310 (450)	380 (560)	370 (550)	210 (350)	50 (100)	190 (330)	250 (500)
Wintereik	-	110 (140)	100 (130)	110 (150)	-	-	5 (10)	10 (20)
Beuk	10 (20)	20 (30)	20 (30)	30 (40)	60 (110)	70 (110)	90 (150)	120 (220)
Gewone braam	430 (950)	1.240 (1.690)	2.600 (3.440)	4.080 (4.280)	260 (560)	100 (170)	120 (230)	60 (110)
Overige	20 (20)	90 (70)	160 (180)	160 (200)	170 (320)	300 (630)	370 (750)	90 (90)
Totaal	710 (790)	2.820 (2.130)	4.420 (3.270)	5.930 (3.810)	760 (550)	770 (1.010)	1.380 (1.370)	1.190 (660)

In de niet-omrasterde proefvlakken nam het aantal zaailingen enigszins toe (tabel 6). De hoogtegroeï was echter gering (fig. 6). In tien jaar nam de gemiddelde hoogte toe van ca. 30 naar 60 cm en waren slechts enkele individuen van grove den, beuk en ruwe berk uitgegroeïd boven de 1,5 m (fig. 7).

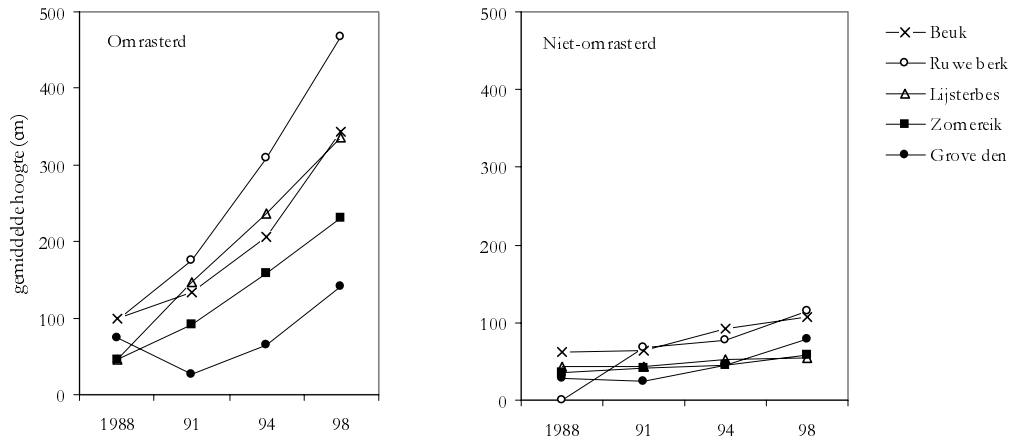


Fig. 6. Hoogtegroeï van de verjonging in grove dennenbos in de omrasterde en niet-omrasterde proefvlakken in de periode 1988-'98.

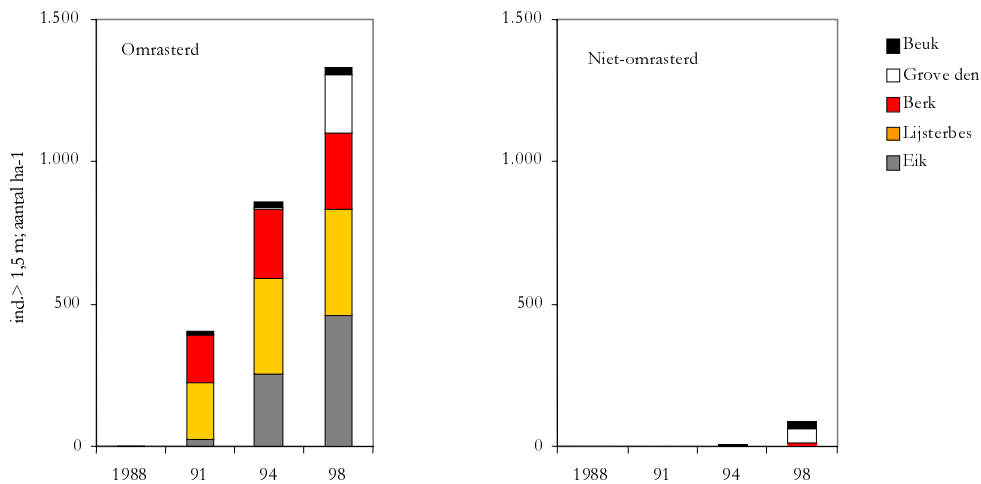


Fig. 7. Ontwikkeling van de verjonging >1,5 m in de omrasterde en niet-omrasterde proefvlakken in grove dennenbos in de periode 1988-'98.

Conclusies

Uitsluiten van de hoefdieren had in het grove dennenbos tot gevolg dat de verjonging van vooral loofboomsoorten zich sterk uitbreidde. Ook nam het aantal zaailingen van grove den sterk toe. Op termijn zal dit resulteren in een gemengd bos met zomereik, wintereik en beuk, waarbij in een voorstadium lichtminnende pioniersoorten als ruwe berk, wilde lijsterbes en grove den talrijk zijn. Bij de huidige graasdruk verliep de verjonging van loofboomsoorten veel trager, zowel wat

aantallen als hoogtegroei betrof, en zag alleen de verjonging van grove den, ruwe berk en beuk kans door te groeien. Bij de huidige graasdruk zal verjonging optreden van voornamelijk grove den en beuk, waarbij op termijn beuk grove den zal overschaduwen.

3.4.1 Verjonging onder eik

Er was een drietal exclusures aangelegd in bos met zomereik en wintereik in de kroonlaag. De opstanden varieerden in leeftijd van 61-78 jaar. De kruidlaag bestond in hoofdzaak uit blauwe bosbes, bochtige smele, pijpenstrootje en adelaarsvaren. Er bestond weinig verschil tussen de drie proefvlakken, ook wat betreft de spontane verjonging.

Aanvankelijk waren er betrekkelijk weinig zaailingen aanwezig (ca. 200-1.000 ind.ha⁻¹), voornamelijk van eik, beuk en wilde lijsterbes. Als gevolg van de hoge graasdruk in het recente verleden waren de zaailingen niet hoger dan 30-50 cm, overeenkomend met de hoogte van de bosbesbegroeiing (fig. 8).

Tabel 7. Ontwikkeling van de spontane opslag (hoogte >10cm) van struik- en boomsoorten in omrasterde en niet-omrasterde proefvlakken onder eik (ind.ha⁻¹, met standaarddeviatie tussen haakjes) in de periode 1988-1998 (n=3).

Soort	Omrasterd				Niet-omrasterd			
	1988	'91	'94	'98	1988	'91	'94	'98
Zomereik	910 (950)	12.150 (12.060)	6.610 (7.560)	780 (930)	170 (150)	4.280 (3.920)	850 (820)	420 (80)
Wintereik	-	230 (400)	1.050 (1.820)	600 (990)	-	-	-	-
Beuk	80 (130)	150 (210)	190 (300)	200 (300)	20 (20)	50 (60)	80 (90)	130 (190)
Ruwe berk	-	80 (150)	140 (240)	130 (220)	-	-	-	-
Wilde lijsterbes	20 (30)	80 (80)	100 (80)	100 (80)	20 (40)	20 (20)	50 (20)	50 (50)
Grove den	-	30 (20)	100 (100)	100 (90)	-	10 (20)	20 (20)	10 (50)
Gewone braam	-	60 (80)	120 (120)	340 (300)	-	10 (10)	10 (10)	10 (10)
Overigen	-	20 (20)	20 (20)	30 (30)	10 (10)	20 (20)	10 (10)	-
Totaal	1.010 (900)	12.800 (11.880)	8.330 (9.590)	2.280 (1.230)	220 (150)	4.390 (3.880)	1.020 (800)	620 (170)

In de eerste drie jaar nam het aantal zaailingen in zowel exclusures als niet-omrasterde proefvlakken sterk toe, met name door de massale kieming van eik. De overleving van deze eikenzaailingen was echter gering (tabel 7). In de exclusures groeiden vooral beuk, ruwe berk, wilde lijsterbes en een enkele eik door (fig. 8). Na

tien jaar bestond de verjonging hoger dan 1,5 m voor 45% uit beuk, 26% ruwe berk, 23% wilde lijsterbes en 5% eik (fig. 9).

In aanwezigheid van de hoefdieren nam het aantal zaailingen veel minder toe. De gemiddelde hoogtegroeï van de verjonging was gering. Alleen beuk slaagde er in door te groeien en maakte na tien jaar 100% van de verjonging hoger dan 1,5 m uit (fig. 9).

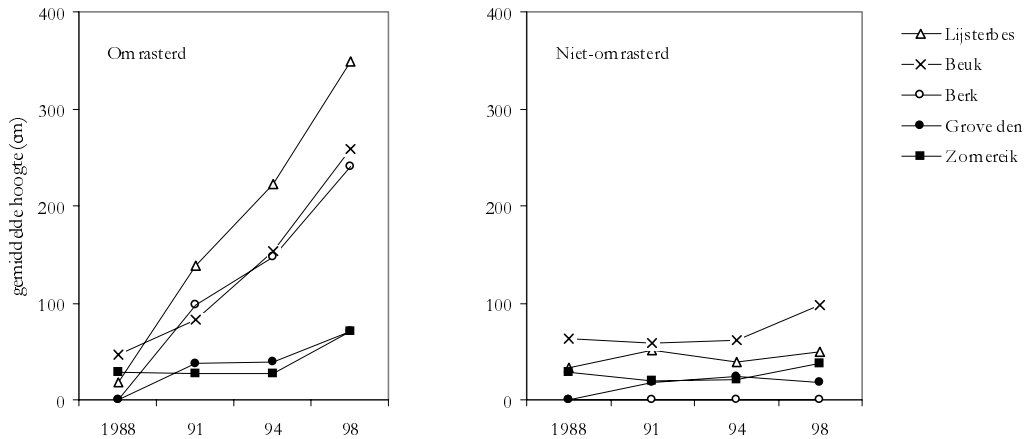


Fig. 8. Hoogtegroeï van de verjonging in eikenbos in de omrasterde en niet-omrasterde proefvlakken in de periode 1988-'98.

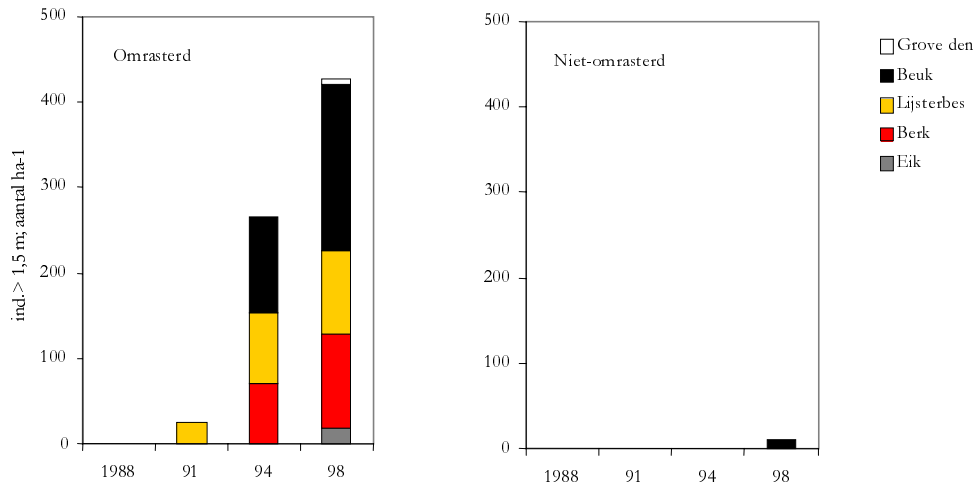


Fig. 9. Ontwikkeling van de verjonging >1,5 m in de omrasterde en niet-omrasterde proefvlakken in eikenbos in de periode 1988-'98.

Conclusies

Onder eikenbos vond massaal kieming plaats van eik, maar slechts een zeer gering deel hiervan groeide bij afwezigheid van hoefdieren door naar de struiklaag. Uitsluiten van hoefdieren had tot gevolg dat vooral beuk en daarnaast ook ruwe berk en wilde lijsterbes zich verjongden. Bij de huidige graasdruk was beuk de enige soort

die doorgroeide tot in de struiklaag. Zowel in aan- als afwezigheid van hoefdieren zal het eikenbos zich op termijn dus ontwikkelen tot beukenbos.

3.5 Verjonging onder beuk

Er lagen twee paar proefvlakken in het type ‘beukenbos’. De beukenopstanden waren respectievelijk 150 en 190 jaar oud. Een kruidlaag ontbrak en ook spontane verjonging was aanvankelijk geheel afwezig. De januaristorm van 1990 velde in een van de twee exclusures diverse grote beuken, waardoor gaten in het voorheen gesloten kronendak ontstonden. De ontwikkeling van de verjonging verschilde sterk als gevolg van deze gebeurtenis en derhalve worden de ontwikkelingen in de twee beukenopstanden apart besproken.

3.5.1 Verjonging onder gesloten kronendak

In het beukenbos met gesloten kronendak kiemden in de eerste drie jaar na uitsluiting van de hoefdieren beukjes in een dichtheid van ca. 8.700 ind.ha⁻¹ (tabel 8). In de daaropvolgende jaren nam het aantal weer enigszins af als gevolg van zelfdunning. Deze cohort ontwikkelde zich tot een gemiddelde hoogte van 0,8 m na tien jaar (fig. 10). De enkele wintereik die opsloeg temidden van de beukjes, groeide niet door. In het niet-omrasterde proefvlak trad in het geheel geen verjonging op.

Tabel 8. Ontwikkeling van de spontane opslag (hoogte >10cm) van struik- en boomsoorten in een omrasterd en niet-omrasterd proefvlak onder beuk met gesloten kronendak (ind.ha⁻¹) in de periode 1988-1998 (n=1).

Soort	Omrasterd				Niet-omrasterd			
	1988	'91	'94	'98	1988	'91	'94	'98
Beuk	-	8.730	8.090	4.270	-	-	20	-
Wintereik	-	60	-	20	-	40	-	-
Gewone braam	-	40	40	-	-	-	-	-
Totaal	-	8.830	8.130	4.290	-	40	20	-

Conclusie

Onder een gesloten kronendak van beuk vond alleen bij uitsluiting van hoefdieren verjonging van beuk plaats. Onder de huidige graasdruk slaagden zaailingen van beuk er niet in te overleven en bleef de verjonging geheel afwezig.

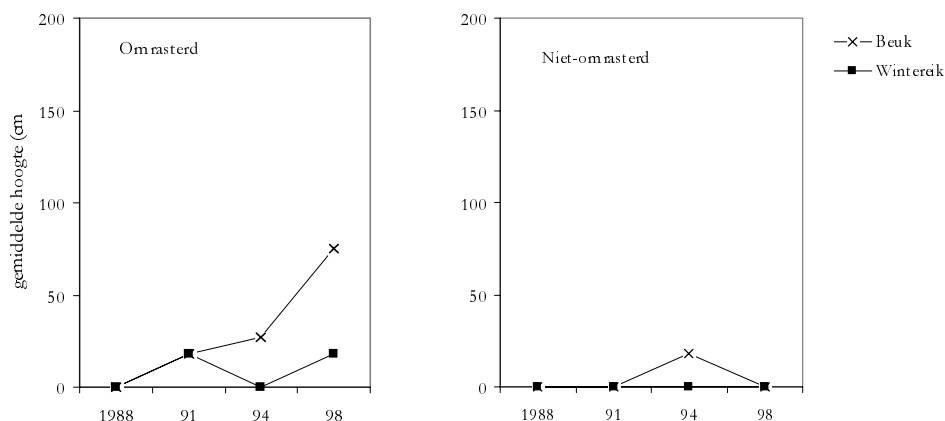


Fig. 10. Hoogtegroei van de verjonging in beukenbos onder gesloten kronendak in de omrasterde en niet-omrasterde proefvlakken in de periode 1988-'98.

3.5.2 Verjonging in stormgaten

Nadat bij de januaristorm van 1990 in de beukenopstand gaten waren ontstaan in het kronendak, trad zeer massaal beukenverjonging op met een dichtheid van ca. 690.000 ind.ha⁻¹ (tabel 9). Deze cohort beukjes ontwikkelde zich tot een dichte verjonging met een gemiddelde hoogte van 1,4 m na tien jaar (fig. 11). Naast beuk trad er ook enige verjonging op van grove den, zij het in zeer geringe aantallen. In het niet-omrasterde proefvlak trad weliswaar verjonging van beuk op, maar de aantallen waren beduidend lager. De openingen in het kronendak waren daar ten opzichte van de exclusure ook kleiner qua oppervlakte. Het begrazingseffect werd duidelijk zichtbaar bij de hoogteontwikkeling. De gemiddelde hoogte van de beukenzaailingen bedroeg na tien jaar niet meer dan 30 cm (fig. 11).

Tabel 9. Ontwikkeling van de spontane opslag (hoogte >10cm) van struik- en boomsoorten (ind.ha⁻¹) in exclusure en begrast proefvlak onder beuk met stormgaten in de periode 1988-1998 (n=1).

Soort	Omrasterd				Niet-omrasterd			
	1988	'91	'94	'98	1988	'91	'94	'98
Beuk	-	690.040	320.180	139.760	-	1.360	2.530	5.440
Grove den	-	350	700	1050	-	40	120	990
Overigen	-	290	310	170	-	300	650	110
Totaal	-	690.680	321.190	140.980	-	1.700	3.300	6.540

Conclusie

Het ontstaan van stormgaten resulteerde bij afwezigheid van hoefdieren tot een massieve verjonging van beuk, die binnen tien jaar een gemiddelde hoogte bereikte van ca. 1,4 m. Daarnaast vestigden zich ook zaailingen van grove den, waarvan een enkel exemplaar doorgroeide. Bij de huidige graasdruk werd de beukenverjonging in stormgaten sterk onderdrukt. Het aantal zaailingen bedroeg slechts een fractie van het aantal dat in de exclusie werd aangetroffen en deze opslag werd niet hoger dan 25 cm.

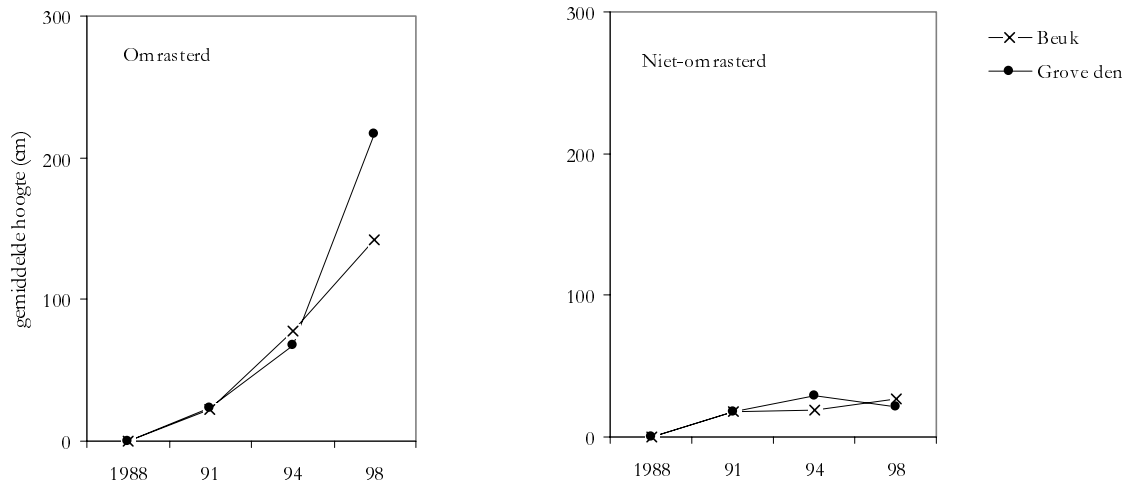


Fig. 11. Hoogtegroei van de verjonging in stormgaten in beukenbos in de omrasterde en niet-omrasterde proefvlakken in de periode 1988-'98.

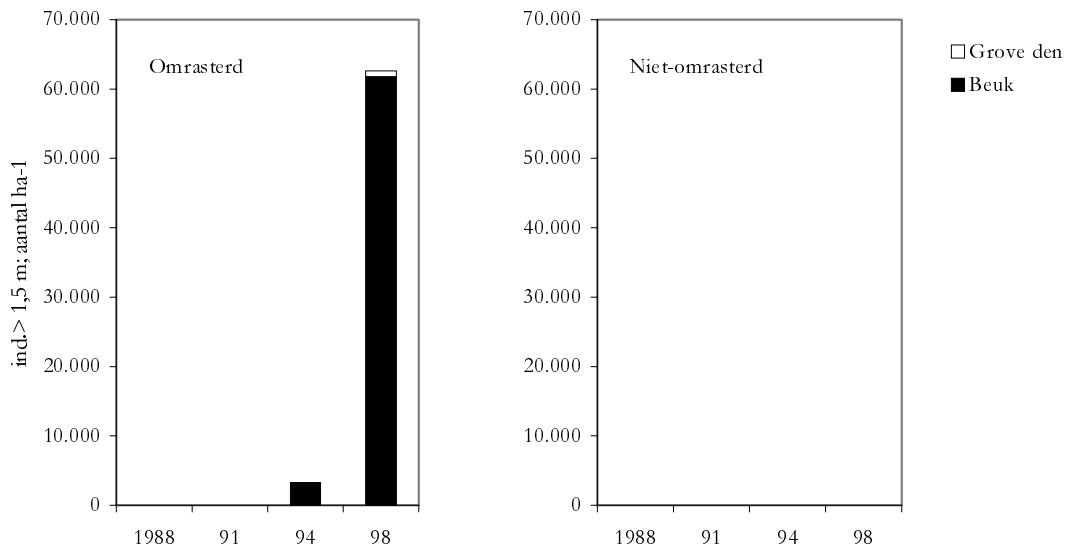


Fig. 12. Ontwikkeling van de verjonging >1,5 m in de omrasterde en niet-omrasterde proefvlakken in stormgaten in beukenbos in de periode 1988-'98.

3.6 Verjonging onder douglas

In douglasbos van 45-60 jaar oud, kwam in 1988 reeds een dichte verjonging voor (tabel 10), voornamelijk van douglas zelf (ca. 5.000-10.000 ha⁻¹), waarvan een deel reeds groter was dan 1,5 m. In de periode daarna nam het aantal zaailingen nog verder toe. In de exclusures trad tevens verjonging op van diverse andere boomsoorten waaronder ruwe berk, beuk en grove den. Door het steeds dichter worden van de verjonging begonnen de berkjes, die in sommige gevallen al meer dan 2 m hoog waren af te sterven. Na 10 jaar bestond de verjonging hoger dan 1,5 m voor meer dan 95% uit douglas, voor 3% uit ruwe berk en voor minder dan 1% uit beuk (fig. 14).

Tabel 10. Ontwikkeling van de spontane opslag (hoogte >10 cm) van struik- en boomsoorten in een omrasterd en niet-omrasterd proefvlak onder douglas (ind.ba⁻¹ met standaard deviatie tussen haakjes) in de periode 1988-1998 (n=2).

Soort	Omrasterd				Niet-omrasterd			
	1988	'91	'94	'98	1988	'91	'94	'98
Douglas	10.720 (250)	16.450 (9.780)	23.810 (21.450)	12.200 (17.090)	4.750 (200)	3.860 (1.610)	7.410 (1.940)	2.010 (2.590)
Ruwe berk	70 (100)	300 (100)	330 (360)	180 (250)	110 (150)	20 (30)	20 (0)	20 (30)
Beuk	20 (30)	80 (110)	180 (260)	180 (190)	60 (90)	130 (190)	270 (380)	330 (390)
Wilde lijsterbes	10 (10)	30 (10)	440 (540)	50 (40)	30 (10)	10 (10)	300 (80)	100 (90)
Japanse lariks	10 (10)	400 (510)	420 (560)	180 (250)	30 (30)	30 (40)	100 (110)	10 (10)
Grove den	- (-)	400 (560)	460 (640)	130 (100)	100 (140)	10 (10)	40 (50)	80 (90)
Gewone braam	90 (120)	450 (440)	800 (960)	1.030 (930)	170 (210)	10 (10)	50 (30)	10 (10)
Overigen	50 (40)	40 (30)	170 (10)	50 (40)	170 (240)	40 (50)	30 (20)	20 (10)
Totaal	10.970 (510)	18.150 (10.570)	26.610 (23.680)	14.000 (18.880)	5.420 (830)	4.110 (1.900)	8.220 (1.470)	2.570 (2.950)

Ook in de niet-omrasterde proefvlakken trad massaal verjonging van douglas op. Daarnaast waren er zaailingen van ruwe berk, beuk en grove den aanwezig, maar deze vertoonden weinig hoogtegroe. Ofschoon ook douglas stevig werd begraasd, nam de gemiddelde hoogte van de verjonging toch toe (fig. 13). Na tien jaar bestond de verjonging groter dan 1,5 m voor 99% uit douglas en voor minder dan 1% uit beuk (fig. 14).

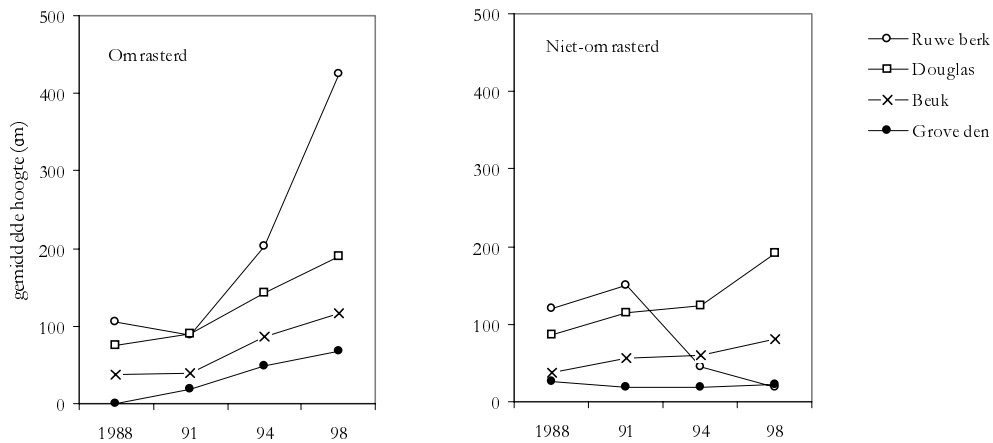


Fig. 13. Hoogtegroei van de verjonging in douglasbos in de omrasterde en niet-omrasterde proefvlakken in de periode 1988-'98.

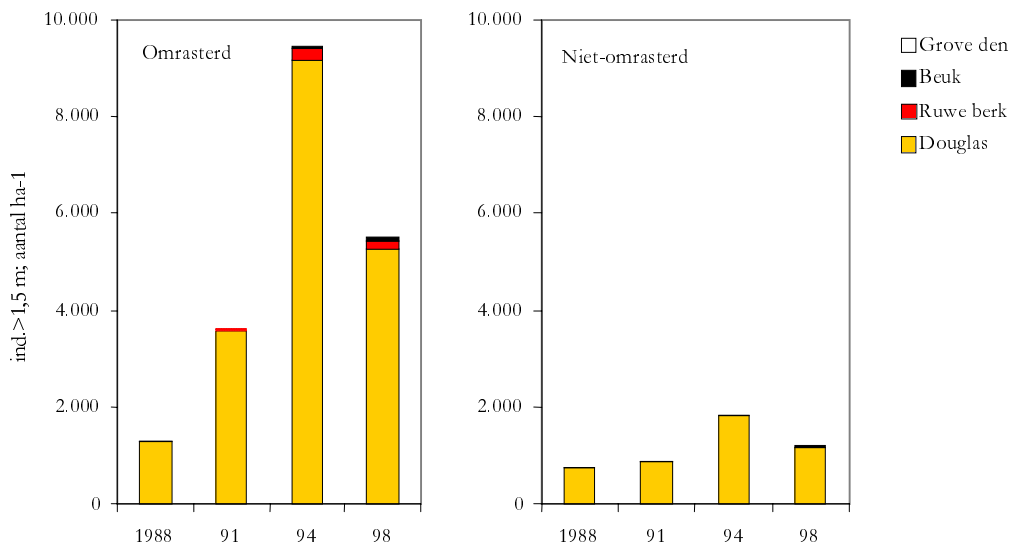


Fig. 14. Ontwikkeling van de verjonging >1,5 m in de omrasterde en niet-omrasterde proefvlakken in douglasbos in de periode 1988-'98.

Conclusies

De verjonging onder een dicht scherm van douglas bestond zowel in aan- als afwezigheid van hoefdieren vrijwel geheel uit douglas. Daarnaast trad er in zeer geringe mate verjonging van beuk op (<1%). Aanvankelijk was er ook verjonging van ruwe berk aanwezig, maar deze begon na een aantal jaren weer af te sterven. Begrazing had slechts als effect dat het aantal zaailingen van douglas geringer was en

een wat lagere groeisnelheid vertoonden. Op termijn zal dit qua verjonging en bosontwikkeling tot vergelijkbare situaties leiden.

3.7 Verjonging op kapvlakten en in open gaten

Er is een tweetal kapvlakten (voorheen Amerikaanse eik en fijnspar) en een gat in een gesloten eiken-beukenbos onderzocht. De bosverjonging op deze open plekken verschilde sterk, samenhangend met het bostype, de oppervlakte van de open plek en de aanwezigheid van zaadbomen in de directe omgeving. Ze worden hierna apart besproken.

3.7.1 Kaalkapterrein

De eerste kapvlakte was een kaalslag uit 1985 van een opstand van Amerikaanse eik. Het betrof een relatief grote kapvlakte (2,5 ha) omgeven door opstanden van grove den en beuk. Twee jaar na kaalslag bestond de kruidlaag in hoofdzaak uit bochtige smele, pijpenstrootje en blauwe bosbes. Sinds 1985 heeft grove den zich er massaal gevestigd. Bedroeg het aantal zaailingen twee jaar na kaalslag in de enclosure 5.200 ind.ha⁻¹, in de jaren daarna nam dit aantal verder toe tot ca. 19.000 ind.ha⁻¹, om daarna door zelfdunning weer enigszins af te nemen (tabel 11).

Binnen de enclosure verjongde naast grove den vooral ruwe berk zich. Slechts sporadisch werden andere loofboomsoorten aangetroffen. Ook gewone braam breidde zich sterk uit.

Tabel 11. Ontwikkeling van de spontane opslag (hoogte >10 cm) van struik- en boomsoorten (ind.ha⁻¹) op een kaalkapterrein van een voormalige opstand van Amerikaanse eik, ontstaan in 1985.

Soort	Omrasterd				Niet-omrasterd			
	1988	'91	'94	'98	1988	'91	'94	'98
Grove den	5.200	18.380	18.990	13.420	5.410	21.110	23.110	16.080
Ruwe berk	-	4.940	5.720	2.830	20	-	120	-
Zachte berk	-	390	230	-	-	-	40	-
Gewone braam	-	540	490	970	20	-	40	20
Europese lariks	20	-	60	-	50	70	40	-
Wilde lijsterbes	-	20	20	20	-	-	-	-
Overige	80		100	90	300	-	40	-
Totaal	5.300	24.270	25.610	17.330	5.800	21.180	23.390	16.100

De enclosure (nr.14) werd 2 jaar na kaalslag geplaatst.

In het niet-omrasterde proefvlak was de verjonging van grove den nog massaler (ca. 23.000 ind.ha⁻¹). De hoogtegroeï van grove den verschilde nauwelijks tussen enclosure en het niet-omrasterde proefvlak (fig. 15). Terwijl in de enclosure de hoogtegroeï van de verjonging van ruwe berk ongeveer gelijk was aan die van grove

den, bleek in de begraaide situatie nauwelijks of geen hoogtegroeï van de berkenzaailingen op te treden (fig. 16).

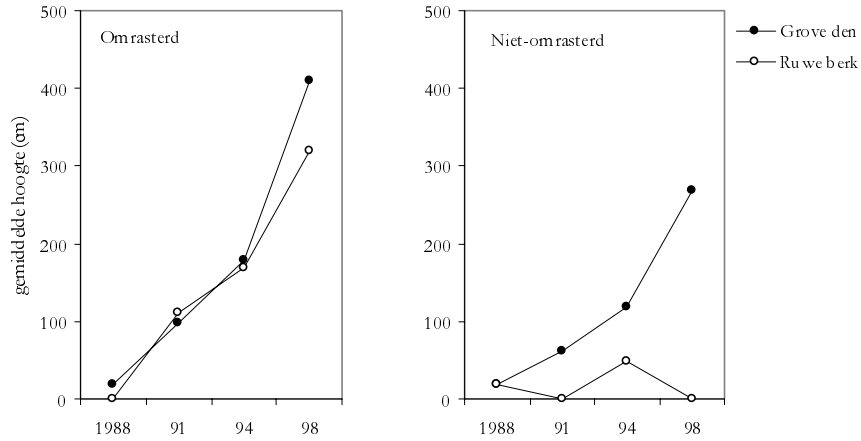


Fig. 15. Hoogtegroeï van de verjonging op een kapvlakte (2,5 ha) uit 1985 in de omrasterde en niet-omrasterde proefvlakken in de periode 1988-'98.

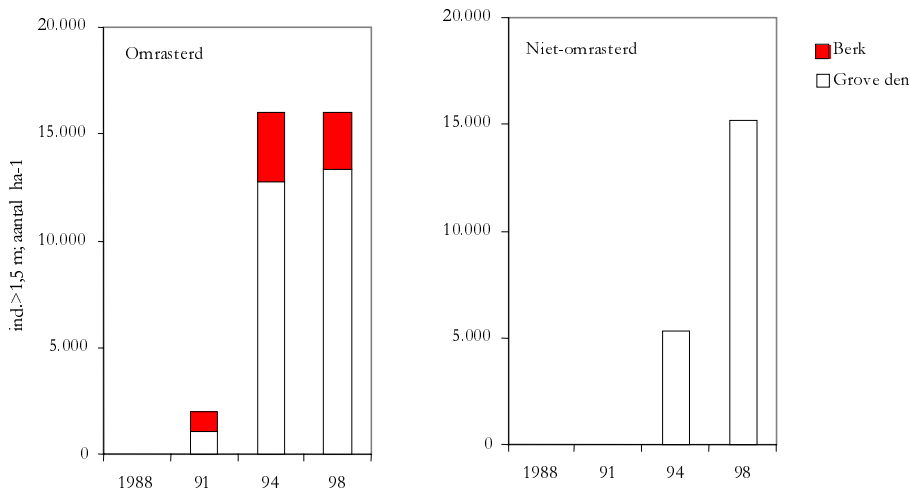


Fig. 16. Ontwikkeling van de verjonging >1,5 m in de omrasterde en niet-omrasterde proefvlakken op een kapvlakte (2,5 ha) uit 1985 in de periode 1988-'98.

Conclusie

Bij afwezigheid van hoefdieren ontwikkelde de kapvlakte zich tot een dicht grove dennenbos met 15-20% menging van ruwe berk. In aanwezigheid van hoefdieren werd de verjonging van berk selectief weggevreten, resulterend in een homogeen grove dennenbos.

3.7.2 Kapvlakte van beperkte omvang

De andere kapvlakte betrof een kaalslag uit 1985 van een opstand van Amerikaanse eik en fijnspar. Het was een betrekkelijk kleine kapvlakte (0,8 ha), in hoofdzaak omgeven door opstanden van beuk en zomereik. De belangrijkste kruidlaagsoorten waren bochtige smele, struikhei en blauwe bosbes. De kapvlakte bevond zich in een deel van het terrein dat regelmatig werd bezocht door edelherten en wilde zwijnen (veel mesthopen).

De spontane regeneratie werd hier bij afwezigheid van de hoefdieren gedomineerd door wilde lijsterbes, grove den, ruwe berk en zomereik (tabel 12). Met name in de eerste vijf jaar na kaalkap namen de aantallen explosief toe, om in de daaropvolgende jaren als gevolg van zelfdunning weer enigszins af te nemen. Vooral wilde lijsterbes en ruwe berk vertoonden een snelle hoogtegroeï (fig. 17). Na tien jaar bestond de verjonging hoger dan 1,5 m voor 37% uit lijsterbes, 28% grove den, 25% ruwe berk en 9% zomereik (fig. 18). In het niet-omrasterde proefvlak was de verjonging even massaal, maar bij de heersende graasdruk groeiden veel van de boompjes niet uit boven een hoogte van 75 cm (fig. 17). Alleen grove den en beuk zagen kans door te groeien tot boven de graaslijn, ondanks dat ze stevig werden begraasd (fig. 18). Het hoge aantal zaailingen van beuk in het niet-omrasterde proefvlak kon worden toegeschreven aan het voorkomen van enkele zaadbomen in het proefvlak. De afstand van deze beuken tot de enclosure bedroeg 20 m en er kwamen hier geen beukenzaailingen voor. Opvallend was verder dat begrazing een sterk reducerend effect had op het aantal zaailingen van ruwe berk. Blijkbaar is deze soort slecht bestand tegen begrazing en kenden zaailingen bij de huidige hoge graasdruk een hoge mortaliteit, in tegenstelling tot zomereik en wilde lijsterbes waarvan de jonge opslag ondanks de stagnerende hoogtegroeï wel overleefde. Voor deze soorten is het wachten op betere tijden in de vorm van een tijdelijk lagere graasdruk.

Tabel 12. Ontwikkeling van de spontane opslag (hoogte >10 cm) van struik- en boomsoorten (ind.ha⁻¹) op een kapvlakte van beperkte omvang (0,8 ha) van een voormalige opstand van Amerikaanse eik en fijnspar uit 1985.

Soort	Omrasterd				Niet-omrasterd			
	1988	'91	'94	'98	1988	'91	'94	'98
Wilde lijsterbes	40	2.250	1.670	1.670	-	1.870	3.290	1.890
Grove den	40	1.340	1.440	1.200	200	1.590	1.010	780
Ruwe berk	-	1.550	1.340	1.110	-	20	140	20
Zomereik	-	190	500	580	90	160	440	90
Beuk	-	-	-	-	-	2.300	3.600	3.130
Gewone braam	-	3.350	3.900	2.350	50	300	250	420
Overige	20	570	250	40	-	140	230	230
Totaal	100	9.250	9.100	6.960	340	6.380	8.960	6.560

De enclosure (nr.15) was 2 jaar na kaalslag geplaatst.

Conclusie

De verjonging op deze betrekkelijk kleine kapvlakte bestond overwegend uit lichtminnende soorten, t.w. wilde lijsterbes, ruwe berk, zomereik en grove den. In aanwezigheid van hoefdieren trad weliswaar op grote schaal verjonging op van dezelfde soorten, maar alleen grove den en een enkele beuk groeiden onder de huidige graasdruk door naar de boometage.

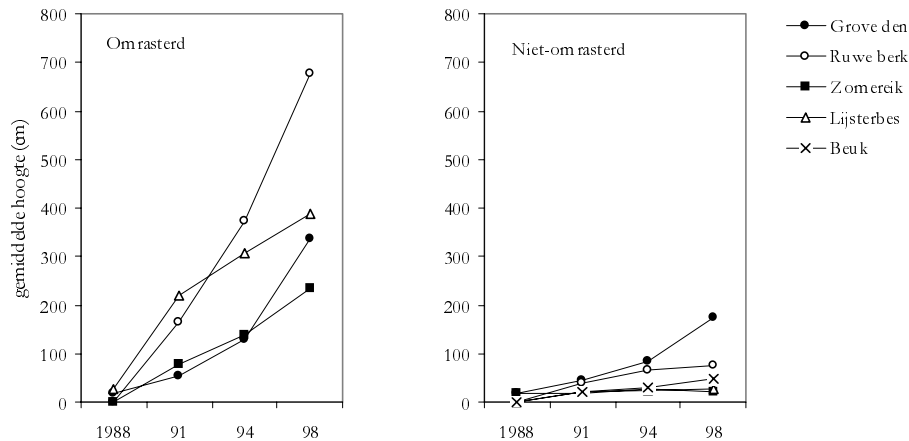


Fig. 17. Hoogtegroei van de verjonging op een kapvlakte (0,8 ha) uit 1985 in de omrasterde en niet-omrasterde proefvlakken in de periode 1988-'98.

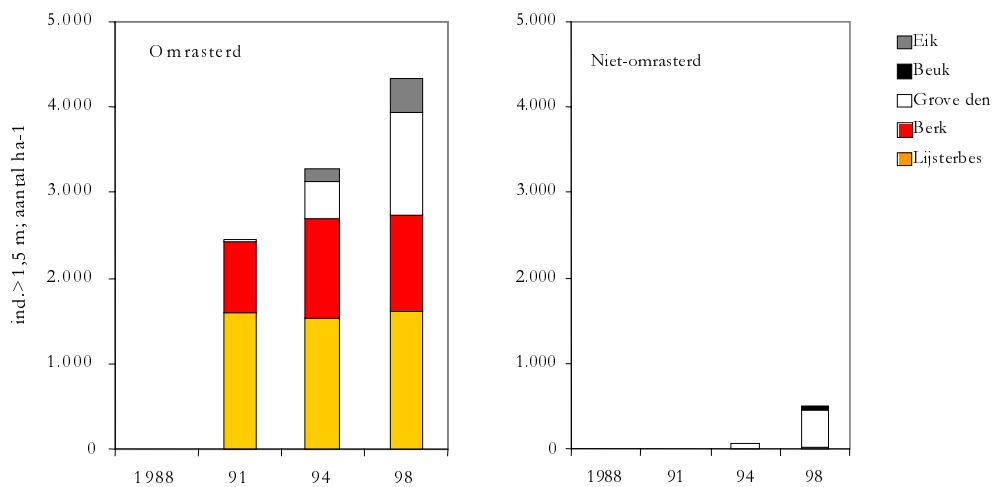


Fig. 18. Ontwikkeling van de verjonging >1,5 m in de omrasterde en niet-omrasterde proefvlakken op een kapvlakte (0,8 ha) uit 1985 in de periode 1988-'98.

3.7.3 Gat in het kronendak

In het kader van het omvormingsbeheer waren in 1987 op diverse plaatsen in gesloten opstanden van beuk en wintereik gaten in het kronendak gecreëerd met een diameter variërend van een half tot driemaal de boomhoogte, teneinde de

structuurvariatie te vergroten (Platje 1988). In een van deze gaten met een oppervlakte van 0,3 ha werden proefvlakken aangelegd. De kruidlaag bestond uit bochtige smele en pijpenstrootje met struikhei en blauwe bosbes. Op het moment dat de proefvlakken werden aangelegd was er, met uitzondering van een enkele grove den, geen verjonging aanwezig.

In de enclosure werden na drie jaar massaal zaailingen aangetroffen (ca. 20.000 ind.ha⁻¹) van voornamelijk wintereik. Daarnaast kwamen ook verjonging van beuk en grove den in relatief grote aantallen voor (tabel 13). Na tien jaar was een groot deel van de jonge wintereikjes weer verdwenen. Het aantal jonge beukjes was daarentegen verdubbeld. De verjonging van grove den en ruwe berk was na tien jaar grotendeels boven een hoogte van 1,5 m uitgegroeid (fig. 20). Ook de beukjes groeiden snel de hoogte in. De wintereikjes daarentegen bleven achter (fig. 19). Na tien jaar bestond de verjonging groter dan 1,5 m voor 48% uit grove den, 33% beuk, 12% ruwe berk en 6% wintereik.

De aanwezigheid van hoefdieren had een ingrijpend effect op de verjonging. Het aantal jonge boompjes was beduidend lager (tabel 13) en de hoogtegroeï van alle soorten was beperkt (fig. 19). Ook grove den werd sterk begraasd en vertoonde vrijwel geen hoogtegroeï.

Tabel 13. Ontwikkeling van de spontane opslag (hoogte >10 cm) van struik- en boomsoorten (ind.ha⁻¹) in een gat in het kronendak van een eiken-beukenbos.

Soort	Omraasterd				Niet-omraasterd			
	1988	'91	'94	'98	1988	'91	'94	'98
Grove den	20	1.220	1.470	900	20	1.170	690	230
Beuk	-	740	1.490	1.400	-	270	180	70
Wintereik	-	17.940	5.510	2.620	-	4.070	20	20
Ruwe berk	-	210	190	190	-	-	20	-
Overige	-	100	150	170	-	40	50	-
Totaal	20	20.210	8.810	5.280	20	5.550	960	320

De enclosure (nr.7) was direct na het openen van de kroonlaag geplaatst.

Conclusies

Bij afwezigheid van hoefdieren groeide een gat in het kronendak van een opstand van wintereik en beuk snel dicht met voornamelijk grove den en beuk. Daarnaast trad in bescheiden mate ook verjonging van ruwe berk en wintereik op. In aanwezigheid van hoefdieren trad geen verjonging op. De graasdruk was dermate hoog dat zelfs grove den geen kans zag de hoogte in te groeien. Hierdoor zal de dichte kruidlaagbegroeiing van voornamelijk pijpenstrootje over een langere periode in stand blijven.

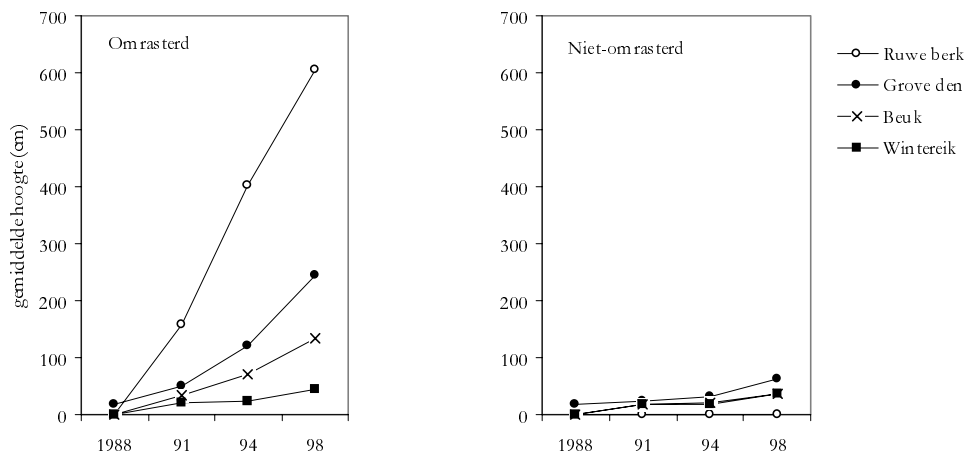


Fig. 19. Hoogtegroei van de verjonging in een gat onder een kronendak van eik en beuk in de omrasterde en niet-omrasterde proefvlakken in de periode 1988-'98.

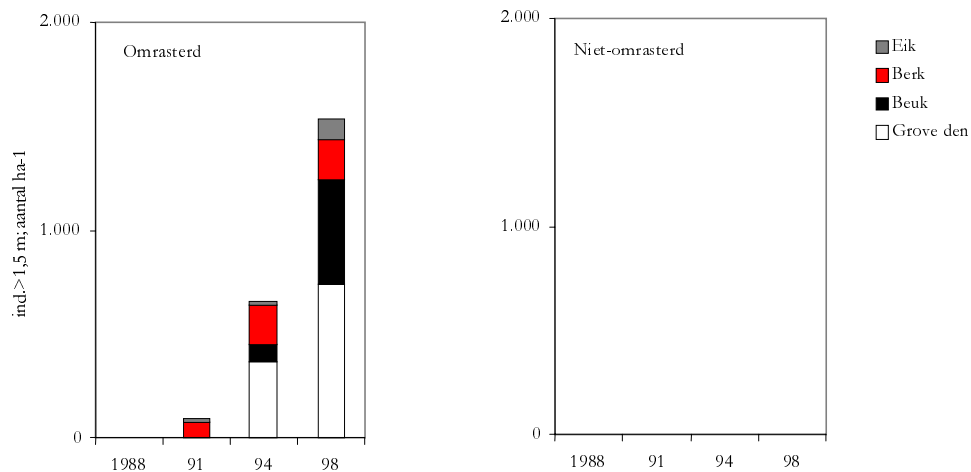


Fig. 20. Ontwikkeling van de verjonging >1,5 m een gat onder een kronendak van eik en beuk in de omrasterde en niet-omrasterde proefvlakken in de periode 1988-'98.

Resumé

Het type bos dat zich op kapvlakten en onder een gat in het kronendak van een eiken-beukenopstand ontwikkelde bleek sterk afhankelijk van nog aanwezige zaadvoorraden in de bodem, van zaadbomen in de omgeving, van de lokale graasdruk én van de omvang van de open plek. Zowel een eenvormig, dicht grove dennenbos als een gemengd eiken-beukenbos behoorden in dit gebied tot de mogelijkheden.

Een ontwikkeling naar een dicht, homogeen grove dennenbos bleek waarschijnlijker naarmate de kapvlakte groter was. Een kalkapterrein van 2,5 ha liep in enkele jaren geheel vol met grove den. De aanwezigheid van hoefdieren had hierop nauwelijks invloed. Op kleinere kapvlakten ter grootte van 0,8 ha of kleiner, trad een meer gevarieerde verjonging op met naast grove den diverse loofboomsoorten als ruwe

berk, wilde lijsterbes, eik en beuk. In aanwezigheid van de hoefdieren bleken alleen grove den, ruwe berk en beuk enige hoogtegroeit te vertonen.

In een nog kleinere open plek, een gecreëerd gat in het kronendak ter grootte van ca. 0,3 ha, bleek een hoge graasdruk op te treden. Deze was dermate hoog dat zelfs de verjonging van grove den volledig werd onderdrukt. Er kwam in het geheel geen bosverjonging van de grond. Bij afwezigheid van hoefdieren groeide het gat snel dicht met een verjonging van voornamelijk beuk en grove den met enige menging van ruwe berk en wintereik.

3.8 Verjonging van eik

Een speciale plaats in de verjonging wordt ingenomen door eik. Op de Veluwe streeft het beheer op veel plaatsen naar de omvorming van naaldbos naar gemengd loofbos. In het successieschema voor het bos op de voedselarme zandgronden, zoals beschreven door Fanta (1982), vestigt de zomereik zich in aftakelend grove dennenbos wanneer gaten in het kronendak ontstaan en er voldoende licht beschikbaar komt in kruid- en struiklaag voor de vestiging van de zomereik als lichtbehoefte soort. Echter, zomereik is bijzonder geliefd bij grazers en de successie van grove den naar zomereik wordt sterk vertraagd of zelfs verhinderd in geval de graasdruk hoog is (zie ook Kuper 1994). De verjonging van eik is derhalve een sleutelproces in de omvorming van dennenbos naar gemengd loofbos. Het is daarom van belang de verjonging van eik in de proefvlakken aan een aparte analyse te onderwerpen. Belangrijk is daarbij de verjonging van beuk als meer concurrentiekrachtige soort mee in beschouwing te nemen. Vanwege zijn schaduwtolerantie en zijn hogere groeisnelheid, is de beuk in staat de eik op termijn te overschaduwen.

3.8.1 Verjonging op de heide

Figuur 21 laat de verjonging van eik zien in relatie tot het begroeiingstype. Op open heide vond in zeer geringe mate verjonging van eik plaats (zie paragraaf 3.3). Het aantal jonge eikjes bedroeg gemiddeld 8 ind.ha⁻¹ (tegenover grove den ruim 500 ind.ha⁻¹). De enkele eik die opslaat wordt kort gehouden door de hoefdieren en groeit niet boven de struikheide uit. Opvallend was dat bij afwezigheid van hoefdieren de verjonging van zomereik eveneens 8 ind.ha⁻¹ bedroeg. Deze exemplaren groeiden zonder de snoeiende invloed van de hoefdieren door.

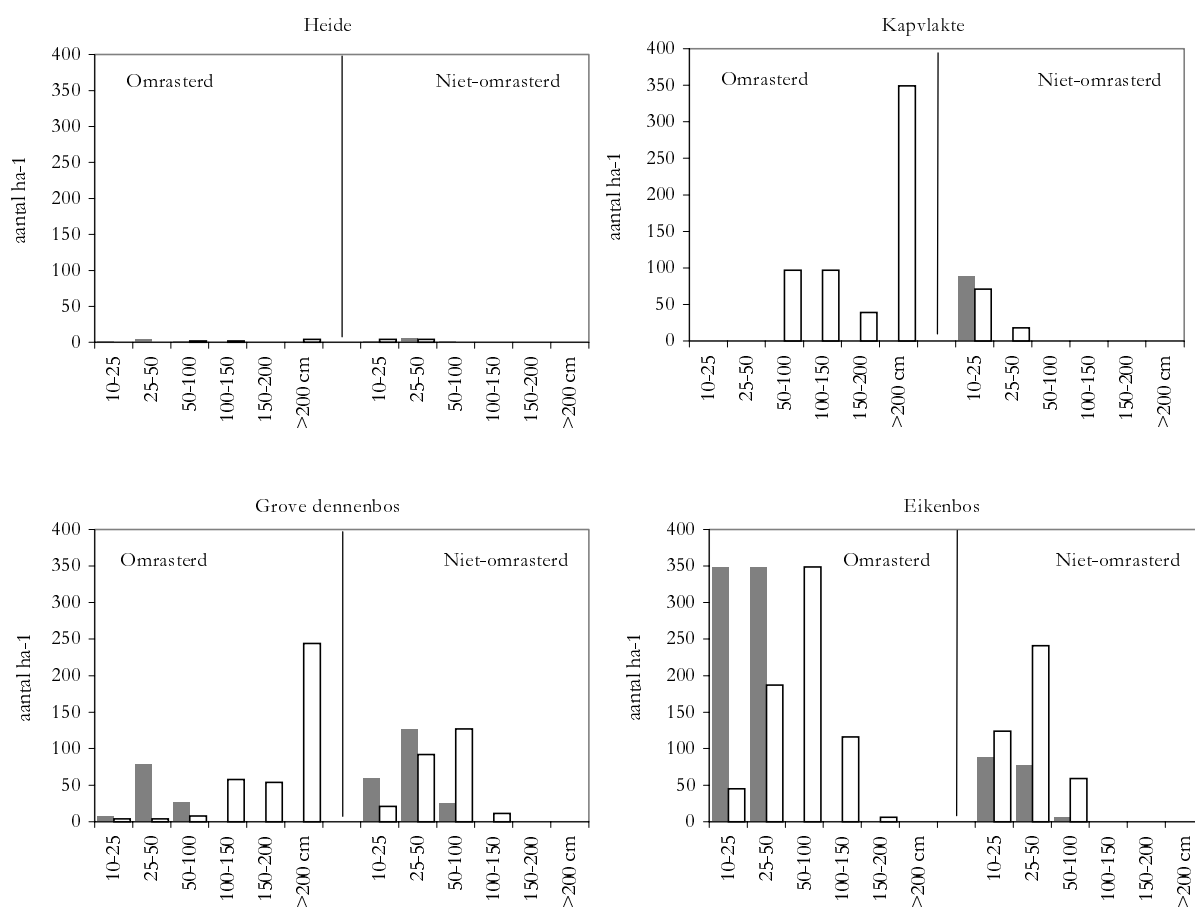


Fig. 21. Ontwikkeling van de verjonging van eik (zomereik en wintereik) in de omrasterde en niet-omrasterde proefvlakken in verschillende begroeiingstypen in de periode 1988-'98. Situatie in 1988 (■) en in 1998 (□)

3.8.2 Verjonging in open plekken

De eikenverjonging op kapvlakten verschilde per kapvlakte (zie paragraaf 3.8). Op de relatief grote kapvlakte van 2,5 ha (nr.14) werden géén zaailingen van eik aangetroffen, ook niet bij afwezigheid van de grazers. Op de wat kleinere kapvlakte (0,8 ha) zonder zaadbomen van grove den in de directe omgeving, kwamen zaailingen van eik voor met een dichtheid tot 600 ind.ha⁻¹. In aanwezigheid van de hoefdieren vertoonde geen van de eikjes hoogtegroei. Zonder hoefdieren bedroeg het aantal eikjes in de struiklaag na tien jaar 350 ind.ha⁻¹. Doordat beukenverjonging ontbrak, is de verwachting dat eik hier op termijn de belangrijkste soort in het kronendak wordt.

In een klein gat in de kronendak van een eiken-beukenbos met een oppervlakte van 0,3 ha trad bij afwezigheid van grazers trad verjonging van (winter)eik op in en dichtheid van 130 ind.ha⁻¹ (paragraaf 3.8.3). Echter, doordat tevens zaailingen van

beuk aanwezig waren (870 ind.ha^{-1}) zal de eikenverjonging op termijn worden overschaduwd. In aanwezigheid van de hoefdieren bleef de verjonging van eik nagenoeg geheel achterwege.

3.8.3 Verjonging in bos

In het grove dennenbos met gemiddeld 40-60% kroonlaagsluiting, kwam veel eikenverjonging tot ontwikkeling (ca. 250 ind.ha^{-1}). Echter in aanwezigheid van de hoefdieren vertoonden de eikjes nauwelijks hoogtegroeï. Het verschil met de exclusures was groot. Binnen tien jaar groeiden daar het grootste deel van de aanwezige eikjes boven de graaslijn van 2 m uit. Het aantal jonge beukjes bedroeg in de exclusures 30 ind.ha^{-1} . Deze zullen op termijn een belangrijk deel van de eikenverjonging gaan overschaduwen. Het is dus waarschijnlijk dat de eikenverjonging in het aftakelende grove dennenbos op termijn zal worden ingehaald door de beuk.

Nog massaler was het aantal eikenzaailingen onder een kroonlaag van eik (gemiddeld 400 ind.ha^{-1}). Evenals in de opstanden met grove den was de graasdruk hier dermate hoog dat de eikenzaailingen nauwelijks hoogtegroeï vertoonden. Ook hier was het contrast met de exclusures groot, waar de eikjes wel doorgroeïden, zij het met een wat lagere groeisnelheid dan in het veel lichtere grove dennenbos. Echter, ook hier waren jonge beukjes aanwezig in een dichtheid van 200 ind.ha^{-1} . Deze zullen op termijn de eiken gaan overschaduwen. In het beukenbos werd geen eikenverjonging aangetroffen. Er werden wel regelmatig zaailingen gevonden, maar deze overleefden niet.

4 Begrazing en verbraming

Gewone braam is een van de soorten die de laatste decennia sterk toeneemt in het Nederlandse bos, hetgeen veelal wordt toegeschreven aan de toegenomen stikstofdepositie (Dirkse & de Molenaar 1994). De hoefdieren hadden in het Staatsdomein een sterk remmende werking op de vestiging en uitbreiding van braamstruweel. Dit werd duidelijk uit een vergelijking van de ontwikkelingen in exclosures en niet-omrasterde proefvlakken. In 1988 was er in alle proefvlakken betrekkelijk weinig of geen braam aanwezig (gemiddeld ca. 80 ind.ha⁻¹). Het uitsluiten van de hoefdieren deed het aantal braamstruiken explosief toenemen. Het aantal individuen vertienvoudigde in een periode van tien jaar (tabel 14). Er was sprake van een vrijwel lineaire toename. De verbraming was het sterkst onder het relatief lichte grove dennenbos en op de kapvlakten en het geringst onder het zwaar beschaduwde beukenbos. Op de heide werd slechts in één exclosure (nr. 24) braam aangetroffen.

Het aantal bramenstruiken in de niet-omrasterde proefvlakken bleef nagenoeg constant. Vergelijking van de gemiddelde hoogte van braam tussen exclosures en niet-omrasterde proefvlakken maakte duidelijk dat braam sterk werd begraasd (fig. 22). Na uitsluiting van begrazing nam de gemiddelde hoogte van braam toe tot ruim 60 cm, terwijl onder begraasde omstandigheden braam niet uitreikte boven een hoogte van 25 cm. Vermoedelijk speelde vooral het ree een belangrijke rol bij het in toom houden van braam in de niet-omrasterde proefvlakken. Braam is gedurende het gehele jaar favoriet voedsel van met name het ree (Gill 1992; De Jong *et al.* 1995).

Braamstruweel kan net als andere doornstruiken zoals jeneverbes, stekelbrem en hulst, bescherming bieden aan spontane opslag van bij hoefdieren favoriete loofboomsoorten (Vera 1997; Olf *et al.* 1999). De resultaten maken echter duidelijk dat bij de huidige dichtheid van het ree, de vestiging en ontwikkeling van braamstruweel kan worden tegengehouden, waardoor geen 'safe sites' ontstaan voor de verjonging van favoriete loofboomsoorten als zomereik en wintereik.

Tabel 14. Ontwikkeling in het voorkomen van gewone braam (ind.ba⁻¹ met tussen haakjes de standaard deviatie) in omrasterde en niet-omrasterde proefvlakken gedurende de periode 1988-1998.

Begroeiingstype	Omrasterd				Niet-omrasterd			
	1988	'91	'94	'98	1988	'91	'94	'98
Grove den	430 (950)	1.240 (1.690)	2.600 (3.440)	4.090 (4.280)	260 (560)	100 (170)	120 (230)	60 (110)
Eik	10 (10)	300 (370)	530 (600)	720 (350)	-	10 (10)	10 (10)	10 (10)
Beuk	-	20 (30)	20 (30)	30 (40)	-	-	-	20 (30)
Douglas	90 (120)	450 (440)	800 (960)	1.030 (930)	170 (210)	10 (10)	50 (30)	10 (10)
Kapvlakte	-	2.050 (2.130)	2.190 (2.410)	1.660 (970)	40 (30)	150 (210)	140 (150)	220 (290)
Gat kronendak	-	-	-	20	-	-	-	-
Heide	-	-	-	80 (240)	-	-	-	-
Gemiddeld (n=25)	90 (430)	490 (1.070)	820 (1.860)	1.150 (2.380)	70 (280)	40 (110)	40 (130)	40 (110)

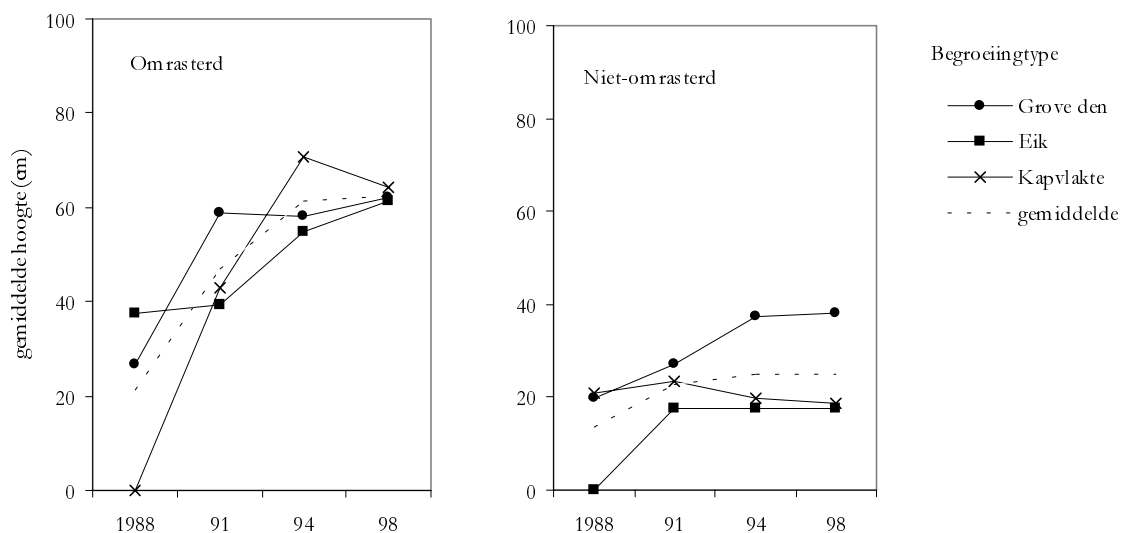


Fig. 22. Hoogteontwikkeling van braam in de omrasterde en niet-omrasterde proefvlakken in de verschillende begroeiingstypen in de periode 1988-'98.

5 Conclusies en discussie

Gegevens over verjonging verkregen met behulp van exclusures moeten met enige voorzichtigheid worden geïnterpreteerd. Door de beperkte oppervlakte van de proefvlakken spelen toevalsfactoren met name wat betreft de verspreiding van boomsoorten, een rol bij het wel dan wel niet voorkomen van soorten in de verjonging. Verder kunnen artefacten worden geïntroduceerd als gevolg van het plaatsen van het raster. Exclusures kunnen door kleine zoogdieren als muizen en konijnen worden gebruikt als rust- of foerageerplaats. Beide soorten kunnen een aanzienlijk effect hebben op de overleving van jonge boompjes. Ook kunnen er relatief ongestoord boomzaden worden begraven. Er is reeds vaak op gewezen dat rasters een aantrekkende werking hebben op hoefdieren als gevolg waarvan de graasdruk in de directe omgeving hoger is dan gemiddeld, resulterend in een overschatting van het begrazingseffect (Woodward *et al.* 1994).

5.1 Begrazing en bosverjonging

In bos op arme zandgrond verloopt de successie van een pionierstadium met een lichtminnende soort als grove den, via ruwe en zachte berk en zomereik, naar een stadium waarin een schaduwtolerante soort als de beuk uiteindelijk gaat domineren (Fanta 1982, Stortelder *et al.* 1999). Naast successie is er de dynamiek van ‘open plekken’, waarbij als gevolg van onder meer storm en het afsterven van individuele bomen en boomgroepen, de successie lokaal wordt teruggezet (Platt & Strong 1989). Heide ontwikkelt zicht geleidelijk tot bos, wanneer er geen actief beheer in de vorm van maaien, branden of plaggen wordt uitgevoerd (Gimingham 1972).

Exclusures laten vaak op overtuigende wijze zien hoe de bosontwikkeling verloopt na het uitsluiten van herbivoren. Door de ontwikkelingen binnen de afrastering te vergelijken met niet-omrasterde proefvlakken in de directe omgeving, wordt duidelijk welk effect hoefdieren hebben op de bosverjonging. In het hier beschreven onderzoek is gebruik gemaakt van rasters waardoor zowel ree, wild zwijn als edelhert werden buitengesloten. Kleine grazers als muizen en konijnen konden het raster vrijelijk passeren.

Het effect van het uitsluiten van hoefdieren op de bosverjonging en bosontwikkeling was in de meeste gevallen evident. Loofboomsoorten als wilde lijsterbes, ruwe en zachte berk, zomereik, wintereik en beuk werden zodanig zwaar begraaasd dat sprake was van verhoogde mortaliteit van zaailingen en een sterk verminderde hoogtegroei. Onderstaande tabel vat voor de verschillende begroeiingstypen de resultaten samen wat betreft de effecten van de heersende graasdruk op de verjonging en bosontwikkeling na tien jaar. Tevens staat aangegeven in welke richting het bos zich vermoedelijk ontwikkelt in aan- en afwezigheid van de hoefdieren.

Tabel 15. Effect van een combinatie van edelbert, ree en wild zwijn op de verjonging van struik- en boomsoorten in verschillende begroeiingstypen in het Staatsdomein bij Het Loo over de periode 1988-'98. Tevens staat aangegeven in welke richting het bos zich naar verwachting ontwikkelt bij handhaving van de huidige graasdruk (ca. 850 kg herbivorenbiomassa per 100 ha).

Begroeiingstype	Verjonging	% Aandeel*		Richting langetermijn-succesie	
		Omrasterd	Niet-omrasterd	Zonder hoefdieren	Huidige graasdruk
Grove den	grove den	15	58	<i>eik/ beuk</i>	<i>beuk</i>
	lijsterbes	28	-	met voorverjonging	met voorverjonging
	ruwe berk	20	15	van grove den, berk	van grove den en
	eik	34	-	en lijsterbes	berk
	beuk	2	27		
Zomereik/ wintereik	grove den	1	-	<i>beuk</i>	<i>beuk</i>
	lijsterbes	23	-	met voorverjonging	
	ruwe berk	26	-	van berk, lijsterbes en	
	eik	4	-	zomereik	
	beuk	45	100		
Beuk met gesloten kronendak	grove den	-	-	<i>beuk</i>	<i>geen verjonging</i>
	ruwe berk	-	-		
	eik	-	-		
	beuk	100	-		
Beuk met stormgaten	grove den	1	-	<i>beuk</i>	<i>geen verjonging</i>
	ruwe berk	-	-		
	eik	-	-		
	beuk	99	-		
Douglas	grove den	-	-	<i>douglas</i>	<i>douglas</i>
	ruwe berk	3	-	met lokaal beuk	met lokaal beuk
	eik	-	-		
	beuk	1	1		
	douglas	96	99		
Kapvlakte (2.5 ha)	grove den	82	100	<i>grove den/ berk</i>	<i>grove den</i>
	ruwe berk	16	-		
	eik	-	-		
	beuk	-	-		
Kapvlakte (0.8 ha)	grove den	28	86	<i>grove den/ berk/ eik</i>	<i>grove den/ beuk</i>
	lijsterbes	37	7	met voorverjonging	
	ruwe berk	25	-	van lijsterbes	
	eik	9	-		
	beuk	-	7		
Heide	grove den	89	100	<i>grove den/ berk</i>	<i>grove den</i>
	ruwe berk	10	-	met lokaal	
	eik	1	-	eik	

* Aandeel in verjonging groter dan 1,5 m, na tien jaar (1998)

Tabel 15 laat zien dat de richting waarin successie verloopt door de aanwezige hoefdieren nauwelijks werd beïnvloed. Vrijwel alle begroeiingstypen ontwikkelden zich op termijn tot een opstand van grove den, beuk of douglas, afhankelijk van de uitgangssituatie, d.w.z. dominante soorten in de kroonlaag, en de aanwezigheid van zaadbomen in de omgeving. De grazers hadden vooral invloed op de mate waarin voorverjonging plaatsvond met lichtminnende soorten als wilde lijsterbes en ruwe berk. Deze werden onder begraasde omstandigheden sterk onderdrukt. Grotere kapvlakten, dat wil zeggen kaalkapterreinen van groter dan ca. 2 ha, ontwikkelden zich zowel in aan- als afwezigheid van de hoefdieren in een snel tempo tot een gesloten dennenbos. Kleinere kapvlakten (<1 ha) ontwikkelden zich zonder grazers tot een gemengd bos met grove den, berk, eik en beuk, terwijl in aanwezigheid van hoefdieren alleen grove den en beuk zich met succes verjongden. Kleine open plekken in een verder gesloten bos ontwikkelden zich onder invloed van begrazing tot een open, grazige vegetatie die naar verwachting gedurende langere tijd door de hoefdieren in stand zal worden gehouden. Bij afwezigheid van grazers groeiden deze plekken snel dicht met verjonging van vooral beuk en in mindere mate winter-eik.

Opvallend was de verjonging van zomereik (en winter-eik) in het gebied. Eik werd overal sterk begraasd en maakte onder de huidige omstandigheden vrijwel nergens kans op succesvolle verjonging. Bij afwezigheid van hoefdieren kwam eikenverjonging vooral van de grond (a) onder een vrij open kroonlaag van grove den (b) op wat kleinere kapvlakten waar geen dominantie van grove den optrad en (c) op de heide. Dit stemde geheel overeen met de ecologische eisen van de eik voor verjonging: beschikbaarheid van voldoende licht (Jones 1959; Worrell & Nixon 1991) én de aanwezigheid van zaadverspreiders in de vorm van de Vlaamse gaai, *Garrulus glandarius* (Bosssema 1979, Mosandl & Kleinert 1998) of de bosmuis *Apodemus sylvaticus* (Den Ouden & Smit 1996). Weliswaar is de eik een wat tragere starter dan grove den, ruwe berk of wilde lijsterbes, maar wanneer hoefdieren waren buitengesloten groeiden de jonge eikjes binnen tien jaar boven de graaslijn uit.

In het successieschema voor de arme zandgronden, zoals opgesteld door Fanta (1982), begint grove dennenbos na ca. 60-80 jaar af te takelen en gaat geleidelijk over in een gemengd bos met ruwe berk en zomereik. Echter, het onderhavige onderzoek maakt duidelijk dat dit bij een hoefdierdichtheid van 10-16 dieren per km² niet of nauwelijks gebeurt en dat de beuk de volgende soort in de bosontwikkeling is. Eik is een bijzonder geliefde voedselbron van hoefdieren waardoor de verjonging van deze soort doorgaans geen kans maakt in situaties waarin de verdere milieucondities geschikt zijn voor verjonging van eik als lichtbehoefte soort. Er werden wel veel zaailingen aangetroffen, maar deze werden zozeer begraasd dat er geen hoogtegroeï optrad. De exclusies in de verschillende bostypen en daar aanwezige kapvlakten of gaten in het kronendak maakten duidelijk dat deze zaailingen bij uitsluiten van de hoefdieren wel naar de struiketage doorgroeiden. Echter, doordat meestal ook verjonging van de concurrentiekrachtiger beuk aanwezig was (hogere groeisnelheid en grotere schaduwtolerantie), zullen deze eikjes op langere termijn worden overschaduwd door de beuk en op weg naar het kronendak uiteindelijk worden weggeconcurrerd. Dat eikenverjonging bij hogere dichtheden van hoefdieren geen kans maakt in de successie van grove dennenbos, waar als gevolg van gaten in het

kronendak in principe gunstige condities voor de eik ontstaan, wordt ook door ander onderzoek bevestigd (Rackham 1980; Pigott 1983; Worrell & Nixon 1991; Kuper 1994).

Verjonging van eik had derhalve voornamelijk kans van slagen op plaatsen waar geen verjonging van beuk optrad, t.w. buiten het bos op de heide (tabel 5). Voorwaarde is wel dat de graasdruk voldoende laag is om de verjonging daar kans van slagen te geven. Bescherming van eikenverjonging door de aanwezigheid van struiken met voldoende vraatafweer in de vorm van doornen of anti-vraatstoffen (Vera 1997, Olff *et al.* 1999), lijkt in het betreffende gebied niet op te treden. Dergelijke bescherming biedende struiksoorten in de vorm van jeneverbessen, braam of stekelbrem waren niet aanwezig. Sinds enige decennia jongeren jeneverbessen zich in eigen land maar ook elders niet of nauwelijks meer, om nog grotendeels onbekende reden (Clifton *et al.* 1997). Bekend is dat in het verleden het plotseling stopzetten van voorheen intensieve (schapen)begrazing de verjonging van jeneverbessen stimuleerde (Pott & Hüppe 1991). Braamstruweel kon evenmin bescherming bieden aan opgroeiende eikjes. Bramen kwamen weliswaar in het gebied op uitgebreide schaal voor, maar werden vooral door de aanwezige reeën zo kort gehouden dat er geen braamstruweel tot ontwikkeling kon komen (hoofdstuk 4).

5.2 Aanbevelingen voor verder onderzoek

Het onderzoek aan de exclosures heeft inmiddels veel inzicht opgeleverd wat betreft de invloed die de wilde hoefdieren in het bos-/heidegebied uitoefenen op de spontane bosverjonging. Processen als competitie om licht, vocht en nutriënten en zelfdunning spelen in toenemende mate een rol bij de verdere vegetatieontwikkeling binnen de proefvlakken. Met een oppervlakte van slechts 0,16 ha zijn de omrasterde proefvlakken slechts een postzegel in een verder begraasde omgeving. Ze zijn evenmin geschikt om begrazingsprocessen die op ruimtelijke schaal plaatsvinden te kunnen volgen.

Handhaving van de exclosures is derhalve niet *per se* noodzakelijk, maar wel illustratief voor de lokale situatie. In geval men zou besluiten tot verwijdering van de rasters is het nuttig te volgen wat er daarna gebeurt. Wordt de verjonging die in veel gevallen boven de graaslijn is uitgegroeid alsnog aangepakt door de grazers, bijvoorbeeld als gevolg van vegen of schillen, of is een periode van ruim tien jaar uitsluiting van hoefdieren voldoende om de bosverjonging voor langere tijd veilig te stellen en is een onomkeerbare ontwikkeling opgetreden?

De niet-omrasterde proefvlakken kunnen op zichzelf een nuttige functie vervullen bij het volgen van de resultaten van het omvormingsbeheer in het Staatsdomein. Er ligt een waarnemingsreeks vanaf 1987 en de niet-omrasterde proefvlakken kunnen in het vervolg als permanente plots worden gebruikt, waar met enige regelmaat (vijfjaarlijks) waarnemingen worden verricht aan de bosverjonging. De spontane verjonging van vooral loofboomsoorten is een graadmeter voor de hoogte van de graasdruk in het gebied. Als gevolg van ingrepen in het terrein, met name de verwijdering van exoten

als douglas, Japanse lariks en Amerikaanse eik, is er de laatste jaren nogal wat in het terrein veranderd. Het verdient aanbeveling de serie niet-omrasterde proefvlakken uit te breiden op zodanige wijze dat alle representatieve begroeiingstypen in het terrein naar rato vertegenwoordigd zijn en een goede steekproef vormen.

6 Relevantie voor het beheer

De aanwezigheid van wilde hoefdieren alléén, blijkt niet voldoende om heideterreinen open te houden. Met name de opslag van grove den vanaf de rand waar bos aanwezig is, lijkt met alleen begrazing door wilde hoefdieren niet te stuiten. Overigens zijn er aanwijzingen dat ook met de inzet van typische grazers zoals rund, paard of schaap dit proces niet kan worden tegengehouden (Bokdam & Gleichman 2000). Wil men heide als open begroeiingstype behouden, dan zijn aanvullende beheersmaatregelen nodig in de vorm van maaien, plaggen of het verwijderen van boomopslag.

Bij de thans veel gehanteerde voorjaarsstanden van wilde hoefdiersoorten van maximaal 10-18 dieren per km² (3-5 edelherten, 5-10 reeën en 2-3 wilde zwijnen), lijkt de verjonging van zomereik (en wintereik) niet of nauwelijks van de grond te komen. Hierbij speelt het grotendeels ontbreken van dood hout een niet onbelangrijke rol. Bij de successie van grove dennenbos naar gemengd loofbos krijgt de spontane verjonging van de eik nauwelijks een kans. Beuk als meer vraatresistente soort gaat de verjonging al snel domineren. Het lijkt derhalve waarschijnlijk dat de thans veelal homogene dennenbossen op termijn veranderen in homogene opstanden van beuk. Vanuit het oogpunt van behoud en ontwikkeling van biodiversiteit is dit geen wenselijk perspectief.

De hegemonie van de beuk kan worden doorbroken door open plekken (stormgaten) of oudere opstanden van grove den waar gaten ontstaan in het kronendak, tijdelijk uit te rasteren. Dit schept kansen voor de verjonging van vraatgevoelige soorten als wilde lijsterbes, ruwe en zachte berk en zomereik en wintereik om zich succesvol te verjongen. Dit strookt echter niet met het streven naar een natuurlijker beheer met meer ruimte voor natuurlijke processen.

Een betere manier om de graasdruk op de verjonging te verminderen is te streven naar een meer heterogeen terreingebruik van de wilde hoefdiersoorten. Dit kan worden bereikt door leefgebieden te vergroten tot tenminste enkele duizenden en zo mogelijk tienduizenden ha, zodat de hoefdieren de mogelijkheid wordt geboden om echte voorkeursgebieden te kiezen, waar de graasdruk hoog is. Hier zal bos op den duur verdwijnen, aangezien de verjonging over langere tijd geen kans krijgt tot ontwikkeling te komen. Tegelijkertijd ontstaan er terreindelen waar de dieren over een langere periode minder vaak komen en dus een relatief lage graasdruk gaat heersen. Op dit soort plekken kunnen rijk gevarieerde en gemengde loofbossen tot ontwikkeling komen (zie ook Groot Bruinderink *et al.* 1998). Alleen op deze wijze kan een mozaïeklandschap ontstaan bestaande uit een afwisseling van gesloten bosgroepen met halfopen en open begroeiingstypen. De inschakeling van echte grazers in de vorm van rund of paard lijkt daarbij overigens onontbeerlijk, aangezien edelhert, ree en wild zwijn te weinig specifiek grazer zijn om een grazige vegetatie over een langere tijdspanne in stand te kunnen houden (Van Wieren & Kuiters 1997; Bokdam & Gleichman 2000).

Mocht op de korte termijn de realisatie van grote leefgebieden in onvoldoende mate totstandkomen, dan kan een temporele fluctuatie in hoefdierdichtheden met een gunstige uitwerking op de condities voor loofboomverjonging, worden gesimuleerd door een tijdelijke verlaging van de aantallen hoefdieren.

7 Literatuur

- Bokdam, J. & J.M. Gleichman 2000. Effects of grazing by free-ranging cattle on vegetation dynamics in a continental north-west European heathland. *J. Appl. Ecol.* 37: 415-431.
- Bossema, I. 1979. Jays and oaks: an eco-ethological study of a symbiosis. *Behaviour* 70: 1-117.
- Bryant, J.P., P.B. Reichardt, T.P. Clausen, F.D. Provenza & P.J. Kuropat 1992. Woody plant-mammal interactions. In: G.A. Rosenthal & M.R. Berenbaum (eds.), *Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites*. Vol. II. Ecological and evolutionary processes. 2nd Ed. Academic Press, San Diego; 343-370.
- Clifton, S.J., L.K. Ward & D.S. Ranner 1997. The status of juniper *Juniperus communis* L. in north-east England. *Biol. Conserv.* 79: 67-77.
- Danell, K., R. Gref & R. Yazdani 1990. Effects of mono- and diterpenes in Scots pine needles on moose browsing. *Scand. J. For. Res.* 5: 535-539.
- Dirkse, G.M. & J.G. de Molenaar 1994. De spontane ondergroei van bosgemeenschappen onder verschillende hoofdboomsoorten. *Ned. Bosbouw-tijdschr.* 66: 94-100.
- Fanta, J. 1982. Natuurlijke verjonging van het bos op de droge zandgronden. De Dorschkamp rapport 301. Wageningen. 236 p.
- Gill, R.M.A. 1992. A review of damage by mammals in north temperate forests: 1. Deer. *Forestry* 65: 145-169.
- Gimingham, C.H. 1972. *Ecology of heathlands*. Chapman & Hall, London. 265 p.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A., A.T. Kuiters & D.R. Lammertsma 1998. Geïntegreerd bosbeheer en grofwild. *Ned. Bosbouw-tijdschr.* 70: 50-58.
- Hester, A.J., L. Edenius L., R.M. Buttenschøn & A.T. Kuiters 2000. Interactions between forests and herbivores: the role of controlled grazing experiments. *Forestry* 73: 381-391.
- Jans, L. 1993. Natuurlijke verjonging op De Hoge Veluwe. IBN-rapport 018. DLO-Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.
- Jansen, J. & R. May 1995. Patroonontwikkeling bij omvorming van cultuurlijk naar meer natuurlijk bos. AV 95-10. Vakgroep Bosbouw, Lanbouwniversiteit Wageningen. 58 p.
- Jones, E.W. 1959. Biological flora of the British Isles. *Quercus* L. *J. Ecol.* 47: 169-222.
- Jong, C.B. de, R.M.A. Gill & S.E. van Wieren 1995. Diet selection by roe deer *Capreolus capreolus* in Kielder forest in relation to plant cover. *For. Ecol. Manage.* 79: 91-97.
- Koppe, J.A. 1998. Natuurlijke verjonging in de boscomplexen van Nationaal Park De Hoge Veluwe. Rapport Leerstoelgroep Bosteelt & Bosecologie, AV 98-17, Lanbouwniversiteit Wageningen. 35 p.
- Kuiters, A.T., J.A. Koppe & P.A. Slim 2000. Begrazing in bosreservaten door (wilde) hoefdieren: een onderbelicht aspect? *Ned. Bosbouw-tijdschr.* 72: 108-112.
- Kuper, J.H. 1994. Sustainable development of Scots pine forests. Wageningen Agricultural University Papers 94-2. 317 p.

- Miles, J. & J.W. Kinnaird 1979. Grazing: with particular reference to birch, juniper and Scots pine in the Scottish Highlands. *Scott. For.* 33: 280-289.
- Morgan, R.K. 1987. An evaluation of the impact of anthropogenic pressures on woodland regeneration in the New Forest, Hampshire. *J. Biogeogr.* 14: 439-450.
- Morgan, R.K. 1991. The role of protective understorey in the regeneration system of a heavily browsed woodland. *Vegetatio* 92: 119-132.
- Mosandl, R. & A. Kleinert 1998. Development of oaks (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) emerged from bird-dispersed seeds under old-growth pine (*Pinus sylvestris* L.) stands. *For. Ecol. Manage.* 106: 35-44.
- Oloff, H, F.W.M. Vera, J. Bokdam, E.S. Bakker, J.M. Gleichman, K. de Maeyer & R. Smit 1999. Shifting mosaics in grazed woodlands driven by the alternation of plant facilitation and competition. *Plant Biol.* 1: 127-137.
- Ouden, J. den & R. Smit 1996. Seed removal and dispersal by forest rodents: Effects of vegetation structure. *Acta Bot. Neerl.* 46: 327-341.
- Pigott, C.D. 1983. Regeneration of oak-birch woodland following exclusion of sheep. *J. Ecol.* 71: 629-646.
- Platje, E. 1988. Omvormingsbeheersplan voor het bosreservaat de Dassenberg. Intern RIN-rapport. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum. 61 p.
- Platt, W.J. & D.R. Strong (eds.) 1989. Special feature-treefall gaps and forest dynamics. *Ecology* 70: 536-576.
- Pott, R. & J. Hüppe 1991. *Die Hudelandschaften Nord-Westdeutschlands*. Westfälisches Museum für Naturkunde. Münster, Gemany.
- Putman, R.J., P.J. Edwards, J.C.E. Man, R.C. How & S.D. Hill 1989. Vegetational and faunal changes in an area of heavily grazed woodland following relief of grazing. *Biol. Conserv.* 47: 13-32.
- Rackham, O. 1980. *Ancient woodland: its history, vegetation and uses in England*. Edward Arnold, London.
- Reimoser, F & R. Suchant. 1992. Systematische Kontrollzäune zur Feststellung des Wildeinflusses auf die Waldvegetation. *Allg. Forst. Jagd Ztg.* 163: 27-31.
- Smit, R., J. Bokdam & M.F. Wallis de Vries 1998. Grote herbivoren en vegetatie in het 'Nationale Park De Hoge Veluwe'. Effecten van rasterverwijdering 1994-1997. Rapport Departement Omgevingswetenschappen, Landbouwniversiteit Wageningen, Wageningen. 110 p.
- Stortelder, A.H.F., J.H.J. Schaminée & P.W.F.M. Hommel 1999. *De Vegetatie van Nederland, deel V. Ruigten, struwelen en bossen*. Opulus Press.
- Tilghman, N.G. 1987. Impacts of white-tailed deer on forest regeneration in Northwestern Pennsylvania. *J. Wildl. Manage.* 53: 524-532.
- Vera, F.W.M. 1997. *Metaforen voor de wildernis: eik, hazelaar, rund en paard*. Proefschrift Landbouwniversiteit Wageningen. 426 p.
- Wieren, S.E. van & A.T. Kuiters 1997. Hoefdieren in het boslandschap van de hogere zandgronden: evaluatie en perspectieven. 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; 193-208.
- Wieren, S.E. van, G.W.T.A. Groot Bruinderink, I.T.M. Jorritsma & A.T. Kuiters (red.) 1997. *Hoefdieren in het boslandschap*. Backhuys Publishers, Leiden. 224 p.

- Woodward, A., E.G. Schreiner, D.B. Houston & B.B. Moorhead 1994. Ungulate-forest relationships in Olympic National Park: retrospective exclosure studies. *Northwest Sci.* 68: 97-109.
- Worrell, R. & C.J. Nixon 1991. Factors affecting the natural regeneration of oak in Upland Britain. A Literature Review. Forestry Commission, Edinburgh, Scotland. 28 p.

