Begrazing in de natuur

S. de Bie, W. Joenje en S.E. van Wieren (redactie)

260763

Pudoc Wageningen 1987

260763

CIP-gegevens Koninklijke Bibliotheek, Den Haag

Begrazing

Begrazing in de natuur / S. de Bie, W. Joenje en S.E. van Wieren (red.). – Wageningen : Pudoc. – Fig., foto's
Met lit. opg.
ISBN 90-220-0931-9
SISO 633.3 UDC 636.084.22 NUGI 835
Trefw.: begrazing.
ISBN 90-220-0931-9
NUGI 835

© Centrum voor Landbouwpublikaties en Landbouwdocumentatie (Pudoc), Wageningen, 1987.

Niets uit deze uitgave, met uitzondering van titelbeschrijving en korte citaten ten behoeve van een boekbespreking, mag worden gereproduceerd, opnieuw vastgelegd, vermenigvuldigd of uitgegeven door middel van druk, fotokopie, microfilm, langs elektronische of elektromagnetische weg of op welke andere wijze ook zonder schriftelijke toestemming van de uitgever Pudoc, Postbus 4, 6700 AA Wageningen. Voor alle kwesties inzake het kopiëren uit deze uitgave: Stichting Reprorecht, Amsterdam.

Gedrukt in Nederland.

Verantwoording

Deze uitgave werd mogelijk gemaakt door een subsidie van het Ministerie van Landbouw en Visserij. Verder verleenden de volgende instellingen hun medewerking: Landbouwuniversiteit Wageningen, Rijksinstituut voor Natuurbeheer Arnhem/Leersum en Rijksuniversiteit Groningen.

De figuren werden getekend door A. Marcelis, terwijl het compuscript werd verzorgd door J. Doeve en H. Dokter. De foto's zijn afkomstig van:

J.P. Bakker, Vakgroep Plantenoecologie, RU Groningen: 34, 35, 36, 37
R. van Beek, Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Arnhem: 31, 49, omslag boven en links
S. de Bie, Bathmen: 10, 22, 26, 27, 28
C. Davies, Universiteit van Illinois, Illinois: 17
C. Geerling, Vakgroep Natuurbeheer, LU Wageningen: 24, 30
J.M. Gleichman, Vakgroep Natuurbeheer, LU Wageningen: 13, 15, 20, 33, 38, 39, 40, 41, 42, 48
P. Jansen, Leeuwarden: 32
W. Joenje, Wageningen: 5, 6, 7, 8
P. Oosterveld, Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum: 4
J. Poutsma, Haren: 11, 12, 16, 18, 19B, 23
H.H.Th. Prins, Groningen: 47
R. Putman, Southampton: 43, 44, 45
L. Stockmann, Eelde: 50
D.C.P. Thalen, Doorn: 1, 3, 9, 25, 29, omslag rechts
H.E. van de Veen, Terwolde: 14, 19A
S.E. van Wieren, Doesburg: 2, 21, 46

Inhoud

Woord vooraf
J. van Andel, Vakgroep Plantenoecologie, Rijksuniversiteit, Groningen
C.W. Stortenbeker, Vakgroep Natuurbeheer, Landbouwuniversiteit, Wageningen 1

Begrazing in een Nederlands perspectief
D.C.P. Thalen, Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum 3

De oecologische basis

Planten, herbivorie en begrazing
W. Joenje, Vakgroep Vegetatiekunde, Plantenoecologie en Onkruidkunde, Landbouwuniversiteit, Wageningen 15

Het grazende dier
S.E. van Wieren, Instituut voor Milieuvraagstukken, Vrije Universiteit, Amsterdam 34

Planten als voedsel geanalyseerd
B. Deinum, Vakgroep Landbouwplantenteelt en Graslandkunde, Landbouwuniversiteit, Wageningen 54

Spijsvertering van herbivoren
R.A. Prins, Vakgroep Microbiologie, Rijksuniversiteit, Groningen 68

Produktie en begrazing

Draagkracht
S. de Bie, Vakgroep Natuurbeheer, Landbouwuniversiteit, Wageningen 89

Plantaardige produktie en begrazing in de Sahel
H. Breman, Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek, Wageningen 106

Wildbenutting: het gebruik van de dierlijke produktie
C. Geerling & S. de Bie, Vakgroep Natuurbeheer, Landbouwuniversiteit Wageningen 125

Intensieve melkveehouderij in Nederland
J.A.C. Meijs, C.L.O. Instituut voor de Veevoeding, Lelystad 136

Natuurbehoud en begrazing

Diversiteit in de vegetatie door begrazing
J.P. Bakker, Vakgroep Plantenoecologie, Rijksuniversiteit, Groningen 150

Foerageergedrag van jongvee in het Junner Koeland in relatie tot het voedselaanbod
J. Bokdam, Vakgroep Natuurbeheer, Landbouwuniversiteit, Wageningen 165

Invloed van grote grazers in het New Forest
R.J. Putman, Department of Biology, University of Southampton 187

Grote herbivoren in het natuurbeheer
S.E. van Wieren, Instituut voor Milieuvraagstukken, Vrije Universiteit, Amsterdam 200

Woord vooraf

De belangstelling voor extensieve begrazing als beheersmaatregel voor natuurterreinen is de laatste tien jaren om verschillende redenen sterk gegroeid. Niet alleen blijkt deze methode van beheer uit het oogpunt van bevorderen van biologische en landschappelijke diversiteit goed te voldoen, maar de toepassingsmogelijkheden zijn zeer gevarieerd en de economische aspecten zijn vaak niet onaantrekkelijk.

Aanvankelijk was het begrazingsonderzoek sterk beschrijvend en op correlatieve verbanden gericht. De laatste jaren ligt het accent meer op causale verbanden en op experimenteel onderzoek. In de eerste fase kwam de belangstelling met name vanuit het natuurbeheer en de oecologie, maar geleidelijk is de interesse vanuit de graslandkunde en de veeteelt, ook voor wat betreft de tropen, toegenomen en de daaruit voortgekomen samenwerking blijkt wederzijds bevruchtend te werken.

Er is al geruime tijd behoefte aan een tussentijdse evaluatie. Dit boek bevat de geactualiseerde teksten van een serie colleges die in 1982 tegelijkertijd aan de Rijksuniversiteit Groningen en aan de Landbouwuniversiteit Wageningen zijn gegeven. In 1987 wordt opnieuw een gezamenlijke collegereeks gewijd aan het thema begrazing. De in dit boek gebundelde bijdragen zijn in de eerste plaats bedoeld als basistekst voor studenten. Tegelijkertijd kan het boek een nuttige functie vervullen voor terreinbeheerders, die hun kennis van en inzicht in begraasde oecosystemen willen vergroten.

De nog steeds groeiende belangstelling voor het geïntegreerde beheer van grote natuurterreinen of voor meer in natuurlijke richting te ontwikkelen landschapseenheden maakt deze verkenning zeer actueel.

Prof. dr. J. van Andel,
Rijksuniversiteit Groningen

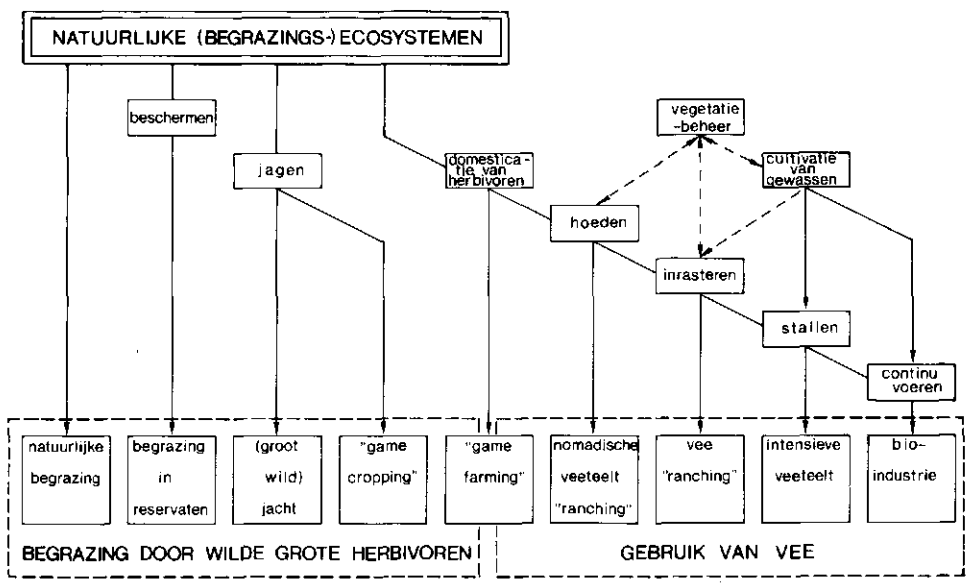
Prof. dr. C.W. Stortenbeker,
Landbouwuniversiteit Wageningen

Begrazing in een Nederlands perspectief

D.C.P. Thalen

Begrazing en landgebruik

Tussen de begrazing in natuurlijke oecosystemen met de primitieve mens als jager, en de intensieve veeteelt met als meest extreme vorm de bio-industrie, ligt een lange ontwikkeling. Een hele reeks landgebruikstypen ontstond waarin het grazende dier centraal staat. Behalve in de natuurlijke systemen treedt de mens hierbij sturend, beherend en in steeds sterkere mate beheersend op. De domesticatie van grote herbivoren en de cultivatie van geselecteerde plantesoorten spelen in die ontwikkeling een beslissende rol. Op een wereldschaal beschouwd is een chronologische reeks op te stellen van natuurlijke naar steeds intensiever door de mens gestuurde vormen



Figuur 1. Schematische voorstelling van het ontstaan van negen landgebruikstypen uit natuurlijke oecosystemen (begrazings-systemen) en de belangrijkste acties van de mens die deze evolutie hebben bepaald.

van begrazing (figuur 1). Al deze vormen van begrazing kunnen, hoewel het een historische reeks betreft, ook nu nog worden gezien, zij het op zeer verschillende plaatsen in de wereld.

De diverse vormen van begrazing als landgebruik laten zich vanuit hun achtergrond en doelstelling in drie hoofdcategorieën indelen:

- niet door de mens beïnvloede, natuurlijke begrazing
- begrazing gericht op secondaire produktie (vlees, melk, wol, etc.)
- begrazing gericht op natuurbehoud

Tussen deze categorieën komen overgangsvormen voor. Het betreft hier bovendien een indeling vanuit een Nederlands perspectief. De laatste categorie wint namelijk vooral in ons land sinds enkele decennia terrein. Zij omvat een aantal verschillende vormen van begrazing die elders niet of nauwelijks voorkomen, of plaatsvinden vanuit een andere doelstelling. Het is juist deze categorie die geleid heeft tot dit eerste Nederlandse begrazingsboek.

In het onderzoek ten behoeve van het beheer van systemen met de een of andere vorm van begrazing als landgebruik zijn in Nederland de laatste decennia belangrijke ontwikkelingen opgetreden. Deze beperken zich niet tot de Nederlandse veeteelt en het natuurbeheer in ons land. Ook elders, vooral in de tropen en subtropen, is en wordt door Nederlandse onderzoekers werk verricht dat nationaal, en op bepaalde onderdelen internationaal, de aandacht trekt. Dit boek is er mede op gericht belangrijke resultaten van dit werk voor een breed publiek in eigen land beter toegankelijk te maken. In deze korte inleiding wordt getracht hiervoor het algemene kader te geven. Hierbij wordt gemakshalve de bovengegeven indeling in drie categorieën gevolgd, waarbij de nadruk ligt op de natuurtechnische begrazing, i.e. begrazing gericht op het natuurbehoud.

Natuurlijke begrazingssystemen

Natuurlijke begrazingssystemen binnen Nederland

Volledig natuurlijke systemen, waarin begrazing door grote herbivoren een centrale plaats inneemt, komen in Nederland niet meer voor. Biologisch-archeologisch onderzoek en vergelijking met minder sterk door de mens beïnvloede gebieden elders, met een overeenkomstige natuurlijke gesteldheid, geven aanwijzingen in hoeverre dergelijke vormen van landgebruik hier vroeger wel voorkwamen en misschien opnieuw tot ontwikkeling gebracht zouden kunnen worden. De discussie hierover is nog volop aan de gang, vooral in het kader van het toekomstige beheer van 'Grote Eenheden Natuur' (Van de Veen, 1975, 1985).

In het meest natuurlijke begrazingssysteem met (grote) herbivoren dat we in Nederland kennen, betreft het geen zoogdieren maar vogels: eenden en ganzen. Waar de verschillende ganzesoorten voor een deel van het jaar foerageren op de kwelders, is sprake van een vrijwel natuurlijke situatie. Hieraan is en wordt onderzoek verricht vanuit de Rijksuniversiteit Groningen (RUG), met name naar de wijze waarop de dieren de ter beschikking staande fytomassa als voedselbron exploiteren (Prins et al., 1980).

Foto 1. Pony's grazend op de voormalige landbouwgronden van Baronie Cranendonck. Hier wordt langlopend begrazingsonderzoek verricht door het Rijksinstituut voor Natuurbeheer.

Natuurlijke begrazingssystemen elders

Op een aantal plaatsen op de wereld komt grootschalige natuurlijke begrazing, soms in combinaties van diverse soorten grote herbivoren, nog voor. Het gaat dan om gebieden die (nog) niet aantrekkelijk zijn voor een andere vorm van (de mens dienend) landgebruik, of actief gespaard zijn voor menselijke beïnvloeding. In de gematigde streken van West-Europa is het voorkomen beperkt tot kleinere, beschermde gebieden en enkele relatief ontoegankelijke streken, zoals het hooggebergte van de Alpen en de arctische streken. Buiten Europa moet vooral gedacht worden aan de uitgestrekte arctische en steppegebieden van Noord-Amerika en Azië, berggebieden in Azië en Zuid-Amerika, en de welbekende woestijnen, steppen en savannen van Afrika, Zuid-Amerika en Australië.

Vanuit enkele Nederlandse instituten is in de afgelopen 20 jaar onderzoek gedaan in een aantal van deze gebieden, vooral in Afrika. Zo is met name dieroecologisch onderzoek verricht in het Serengeti National Park (De Wit, 1978; Jager, 1982; Kreulen & Hoppe, 1979) en in het Lake Manyara National Park (Loth & Prins, 1986; Prins, 1987; Prins & Beyerhaeuser, 1987) in Tanzania, en in het Tsavo National Park (Van Wijngaarden, 1985) in Kenia.

In West-Afrika wordt uitgebreid onderzoek gedaan door de Landbouwuniversiteit Wageningen (LUW). Dit richt zich vooral op duurzaam landgebruik van steppen en savannen (zie de bijdrage van Geerling & De Bie).

Foto 2. Woestijn in Irak, één van de gebieden in het buitenland van waaruit Nederland begrazingsonderzoek is verricht.

Voor Europa kan het onderzoek van Wiersema (1983a, 1983b) in de Alpen, gericht op de bescherming en herïntroductie van de Steenbok *(Capra ibex)* worden genoemd. Op Spitsbergen is vanuit Nederland onderzoek gedaan naar onder andere begrazing door rendieren (De Bie & Van Wieren, 1980; Van Wieren & De Bie, 1980). Dergelijk werk heeft op de Nederlandse situatie, zeker voor wat betreft de natuurtechnische begrazing en het denken over natuurontwikkeling een grotere invloed dan wellicht wordt vermoed. Nederlandse onderzoekers krijgen bij voorbeeld een breder referentiekader, zien met eigen ogen wat een pricipe als 'facilitatie' betekent, vinden internationaal aansluiting en leren werken met andere technieken. Deze kennis wordt onder andere in het onderwijs en in publikaties overgedragen aan nieuwe generaties onderzoekers, beheerders en beleidsmensen.

Betekenis van de kennis

Enerzijds is die kennis nodig om het systeem zelf, en daarmee de soorten, in stand te houden en te beschermen tegen aantastingen van buiten. Hierbij zijn vragen aan de orde als het bepalen van het minimum areaal voor de levensgemeenschap in zijn geheel, van minimum populatiegroottes van de dier- en plantesoorten en de daarvoor bepalende factoren en van bedreigingen via aantasting van het abiotisch milieu. De motivering voor dit soort werk is grotendeels dezelfde als die voor natuurbehoud in het algemeen en reeds vele malen verwoord (bij voorbeeld Westhoff, 1952; Vink,

Tabel 1. Motieven voor natuurbescherming. (Uit Van der Aart, 1987.)

Motief	Aspecten
Oecologisch motief	functioneren oecosystemen duurzaamheidsbeginsel
Ethisch motief	mens als onderdeel van de natuur
identiteitsmotief	schepping
religeus motief	rentmeesterschap
Informatiemotief	o.a. genetische reservoirfunctie
kennismotief	natuurwetenschappelijk onderzoek
educatiemotief	onderwijs voorlichting
Welzijnsmotief	ontspanning in de vrije natuur
recreatiemotief	natuurlijke schoonheid en harmonie
esthetisch motief	

1971). Recent heeft Van der Aart (1987) de motieven nog eens samengevat (tabel 1).

Begrazing gericht op secondaire produktie

In Nederland

Velen zullen bij 'Nederlandse begrazing' denken aan de groene weiden met zwartbont of roodbont vee en hier en daar schapen. Het gaat dan om 'produktiebegrazing' waarbij alle maatregelen zijn afgestemd op een maximale dierlijke produktie: melk, vlees, huiden, wol, etc. Ons land heeft voor dit soort begrazing hooggespecialiseerde instellingen op het gebied van onderzoek, voorlichting en onderwijs, en een deel van onze welvaart is aan deze bedrijfstak te danken.

Instituten als het Instituut voor Veeteeltkundig Onderzoek 'Schoonoord' (IVO), het Proefstation voor de Rundveehouderij, Schapenhouderij en Paardenhouderij (PR) en het Instituut voor Veevoedingsonderzoek 'Hoorn' (IVVO) houden zich hiermee bezig. De bijdrage van Meijs is een voorbeeld van dit soort onderzoek. De technieken die zijn ontwikkeld en de kennis die is opgedaan bij het intensiveren van onze veeteelt is ten dele ook toepasbaar bij natuurtechnische begrazing (zie bijdragen van Deinum en van Prins).

Nederlands werk in het buitenland

Figuur 1 toonde reeds de verschillende begrazingssystemen, of wellicht beter veeteelt- en wildbenuttingssystemen, die kunnen worden onderscheiden. In ons land zijn die, behalve de intensieve veeteeltsystemen, nauwelijks van betekenis, of het zou

het afschieten van reeën en herten en de produktiekant van de schapenbegrazing op de heide moeten zijn. In zekere zin zijn deze te beschouwen als 'wildlife cropping' op bescheiden schaal en een vorm van veeteelt op 'rangelands', extensieve begrazingsgebieden die niet of slecht geschikt zijn voor een andere vorm van landgebruik.

In de meeste landen buiten Europa zijn deze vormen van begrazing de gangbare manier om niet voor landbouw geschikte gebieden voor de mens toch produktief te maken. Het gaat dan om 'wildlife cropping', enkele gevallen van 'wildlife farming', nomadische of half-nomadische veeteelt op natuurlijke weidegronden (rangelands, zie hiervoor) en veeteelt in de vorm van 'ranching'. Er zijn schattingen dat een kwart tot een derde van het landoppervlak van de aarde door 'rangelands' wordt ingenomen.

Daarnaast worden er inspanningen geleverd vanuit ons land in verband met de 'rangeland-produktie', vooral in een aantal Afrikaanse landen, maar ook in het Midden-Oosten (Thalen, 1979; Westinga & Thalen, 1980). De bijdrage van Breman over de veeteelt in de Sahel in dit boek vormt daarvan een goed voorbeeld. Vanuit het International Institute for Aerial Survey and Earth Sciences (ITC) in Enschede wordt in dit onderzoek de methode van de landevaluatie gebruikt (Van Gils & Zonneveld, 1982). Het moge duidelijk zijn dat juist de combinatie van deze (complementaire) benaderingen grote mogelijkheden biedt. Een dergelijke aanpak kan ook voor het grootschalige natuurtechnische begrazingsonderzoek, en daarmee voor het beleid en het beheer, in Nederland van grote betekenis zijn.

Begrazing als maatregel in het natuurbeheer

Algemeen

Tegenwoordig worden in Nederland zeker enkele honderden, zeer uiteenlopende terreinen begraasd. Daarbij is de doelstelling natuurbehoud in de breedste zin van het woord. Deze natuurtechnische begrazing is soms verklaarbaar uit de gebruiksgeschiedenis van deze terreinen, soms uit veranderde inzichten ten aanzien van het doel waarvoor natuurterreinen beheerd worden, soms ook uit het toekennen van een natuurfunctie aan nieuw verkregen gronden zoals polders of voormalige landbouwgronden. Op grond hiervan zijn verschillende vormen van natuurtechnische begrazing te onderscheiden, zoals

- voortzetting van vroeger agrarisch grondgebruik
- vervanging van andere beheersmaatregelen
- maatregel voor 'natuurontwikkeling' en omvormingsbeheer

Deze vormen worden hieronder kort besproken. Daarbij wordt slechts beperkt naar literatuur verwezen, omdat juist aan de natuurtechnische begrazing in dit boek de meeste plaats is gegeven en daar de referenties gevonden kunnen worden.

Voortzetting van vroeger agrarisch grondgebruik

Deze vorm betreft vooral landschappen die in hun 'agrarische periode' nooit erg

intensief geëxploiteerd zijn, waardoor een relatief hoge natuurwaarde behouden bleef, of eigenlijk kon ontstaan. Voorbeelden hiervan zijn de heidevelden, binnenduingronden en sommige kwelders, en enkele vroegere verveningsgebieden. Door ontginningswerkzaamheden, die vooral plaatsvonden in deze eeuw tot aan de tweede wereldoorlog, is een groot oppervlak van vaak zeer waardevolle natuurgebieden verloren gegaan. Echter, ook in gebieden waar eeuwenoude exploitatievormen leidden tot biologische verrijking, trad een enorme achteruitgang op in biologische rijkdom door gebruiksintensivering samengaand met toenemende bemesting.

Deze ontwikkelingen werden in bepaalde kringen al spoedig onderkend en als tegenkracht ontstonden de organisaties voor natuurbescherming: Natuurmonumenten en de provinciale Landschappen werden opgericht. Er werd een begin gemaakt met het door aankoop veilig stellen van waardevolle bedreigde gebieden. Na enige tijd bleek dat met aankoop de problemen niet waren opgelost. Door het wegvallen van het vroegere beheer of door invloeden van buiten af, bij voorbeeld ontwatering, liep de diversiteit soms nog verder terug of ontwikkelde het gebied zich in een ongewenste richting. De noodzaak tot een actief beheer werd onafwendbaar (vergelijk Westhoff, 1945, 1953). Soms, zeker daar waar begrazing ook eerder had plaatsgevonden, kwam deze vorm van beheer oecologisch zowel als 'economisch', als een aantrekkelijk alternatief naar voren. Zo bleven en kwamen er op verschillende plaatsen schapen op de heide en koeien op de kwelders.

Begrazing als 'nieuwe maatregel' in het natuurbeheer

Toen eenmaal duidelijk werd dat voor het behoud van allerlei vegetatietypen actief beheer nodig was in de vorm van maaien, plaggen, branden, kappen, etc., werd al spoedig ook de begrazing in de discussies betrokken. Een van de historisch meest belangrijke documenten is in dit opzicht het pas in 1953 gepubliceerde verslag van een in de herfst van 1945 door de Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging (KNNV) gehouden conferentie over 'Keuze en beheer van Natuurmonumenten'. Zo zegt Westhoff in 1945: 'Wij zouden de proef moeten durven nemen, in gedeelten van enkele van onze grootste natuurmonumenten elanden en oerossen in te voeren; bij gebrek aan oerossen zou men zich met runderen kunnen behelpen. Natuurlijk moet eerst door zorgvuldig onderzoek zijn vastgesteld, hoeveel dieren per oppervlakte-eenheid in de biocoenosen gewenst zouden zijn. De vegetatie zou dit ten goede komen, in het bijzonder de natuurlijke grasmat, die hier thans kwijnt, daar grassen evenzeer op herkauwers zijn aangewezen als herkauwers op grassen'. Veertig jaar later zijn we weliswaar op weg, maar hebben de woorden nog weinig aan actualiteit ingeboet.

In een eerder artikel (Thalen, 1984) werd al eens geschetst hoe uit de bovenstaande gedachten, gecombineerd met veldbezoeken in het buitenland en nauwkeurige observaties in eigen land, de extensieve begrazing met landbouwhuisdieren ten slotte vooral door het Rijksinstituut voor Veldbiologisch Onderzoek in Nederland (RIVON), later Rijksinstituut voor Natuurbeheer (RIN), werd gepropageerd als een veelbelovende beheersmaatregel.

Sinds het begin van de jaren zeventig zijn de ontwikkelingen stormachtig geweest.

In tien jaar vertienvoudigde ongeveer het aantal natuurterreinen waar begrazing als beheersmaatregel wordt toegepast, van enkele tientallen naar enkele honderden. Bovendien nam de onderzoeksinspanning geweldig toe. Beheersbegeleidend onderzoek, in het begin vooral kwalitatief vergelijkend, werd door het RIN opgezet. Daarnaast kwam onderzoek op gang vanuit de vakgroep Plantenoecologie van de RUG, dat werd gericht op de oecologische basis van de veranderingen door begrazing, zoals op kwelders en in verschralende graslanden. Belangrijke onderzoeksterreinen lagen in het Drentsche A-gebied en op Schiermonnikoog. Nog later ging ook de vakgroep Natuurbeheer van de LUW zich met begrazingsvraagstukken bezighouden met onderzoeksterreinen langs de Overijsselse Vecht en op de Veluwe.

De terreintypen die onder natuurtechnische begrazing werden gebracht liepen zeer uiteen. Door de intensivering en schaalvergroting in de landbouw kwamen er de zogenaamde marginale landbouwgronden. Deze gronden waren wel (als laatste) ontgonnen, maar door hun ligging of voedselarmoede inmiddels niet rendabel genoeg, zodat ze afgestoten moesten worden. Daar het hier voornamelijk voormalige, soms zelfs heel waardevolle heideterreinen betrof, werd een belangrijke beheersdoelstelling het terugkrijgen van heide of hei-schrale graslanden. Naast maaien, plaggen en branden kwam ook hier begrazing als beheersmaatregel naar voren. Ook in andere gevallen, waarbij men niet kon of wilde aansluiten bij het vroegere beheer leek begrazing een geschikte vervanging van vroegere exploitatievormen. Langza-

Foto 3. Natuurtechnische begrazing met Drentse heideschapen op een stormvlakte bij Odoorn.

merhand kreeg het, op vergelijking en theoretische overwegingen gefundeerde beheer een hechtere basis van brede empirische kennis en informatie uit onderzoek, waarvan resultaten in het laatste deel van dit boek worden weergegeven.

Het werd steeds duidelijker waarom begrazing voor bepaalde natuurgebieden een zo geschikte maatregel kon zijn (onder andere Oosterveld, 1975, 1979a; Thalen, 1981, 1984). Begrazing voldeed namelijk aan twee grondregels voor natuurbeheersmaatregelen, zoals ontwikkeld door Westhoff en Van Leeuwen op het RIVON (Van Leeuwen, 1967; Westhoff, 1969):

- Verscheidenheid in de ruimte, maar constantie in de tijd. Als de begrazingsdruk niet te hoog is, ontstaan grote pleksgewijze verschillen in de intensiteit en wijze van terreingebruik; deze beïnvloeding is constant: het grazende dier doet overal wat anders, maar in de tijd wel steeds hetzelfde op een zelfde plek.
- Het grazende dier oefent geen invloeden uit die vreemd zijn aan het systeem.

Daarnaast zijn er nog een drietal andere, gedeeltelijk meer praktische aspecten te noemen:

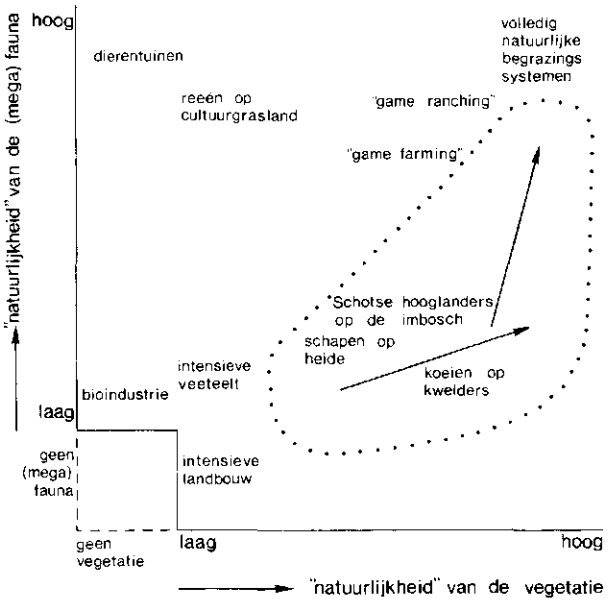
- Begrazingsbeheer is toepasbaar op terreinen van zeer verschillende oppervlakten en van zeer uiteenlopende aard, door het gevarieerde aanbod van 'apparaten': schapen, geiten, koeien, paarden, maar ook wilde grote herbivoren.
- Begrazingsbeheer blijkt uit financieel oogpunt meestal niet alleen haalbaar, maar ook aantrekkelijk te zijn.
- Ten slotte is het grazende dier, zeker in vergelijking met gemechaniseerd onderhoud, niet alleen minder landschapsontsierend maar verfraait het zelfs dikwijls het landschap.

Recentere ontwikkelingen, het omvormings- en ontwikkelingsbeheer

In de afgelopen 15 jaar heeft men de begrazing als beheersmaatregel beter onder de knie gekregen en is het aantal toepassingen verder uitgebreid. Daarbij trekt de omvorming van de huidige terreingesteldheid en/of ontwikkeling van natuurwaarden, in gebieden waar een geïntegreerd, grootschalig beheer mogelijk is, de meeste aandacht. Te denken valt aan begrazing van grote gebieden in de nieuwe polders: Lauwersmeer, Oostvaardersplassen, Slikken van Flakkee, of zelfs produktieve graslanden die, aan de agrarische bestemming onttrokken, omgevormd werden tot natuurgebieden. Hier staat niet zozeer de botanische rijkdom op de voorgrond, maar eerder de ontwikkeling van het hele oecosysteem. Het aspect van de facilitatie voor grazende vogels als ganzen en eenden en het behoud van de juiste habitat voor weidevogels zijn soms duidelijke onderdelen van de doelstelling, in sommige gevallen zelfs het belangrijkste doel. Naast de reeds genoemde instellingen vindt onderzoek in dit kader plaats door de Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders (RIJP) in de nieuwe polders en vanuit de Vrije Universiteit Amsterdam in bosgebieden. Er is nu sprake van een geïntegreerde visie, met als centrale gedachte het ontwikkelen van zo natuurlijk mogelijke (zelfregulerende) oecosystemen waarin grote grazers functioneel zijn (Van de Veen & Van Wieren, 1980). Deze visie is vooral uitgewerkt binnen de discussie over de toekomst van het Nederlandse bos na de stormen van 1972 en 1973. Gesteld wordt dat in meer natuurlijke bossen een aantal grotere

herbivoren van nature thuishoren en in het functioneren van het oecosysteem een sleutelrol vervullen (Van de Veen, 1985). Daarom zijn de eerste experimenten met (her-?)introductie dan ook ondernomen. Hiervoor zijn vertegenwoordigers van primitieve huisdierrassen, en uit dergelijke rassen teruggefokte 'wilde' grote herbivoren in het buitenland aangekocht en in kleine aantallen in een natuurlijke geslachtsverhouding uitgezet. De Heckrunderen, de Konikspaarden en de Schotse Hooglanders hebben zich intussen een eigen plaats verworven in het veld en in de pers. De resultaten van het inzetten van deze dieren in relatief grote natuurterreinen worden door voor- en tegenstanders met argusogen gevolgd. De experimenten worden met onderzoek begeleid. Het grazende dier is in deze benadering van begrazing in het Nederlandse natuurbeheer geëvolueerd van louter, vrij sterk door de mens gestuurd apparaat tot functioneel onderdeel met een eigen waarde. De hoop leeft dat deze grote grazers eens deel uit zullen maken van oecosystemen in voor Nederlandse normen, uitgestrekte natuurgebieden met een grote landschappelijke variatie, biologische rijkdom en een sterke mate van zelfregulatie.

In figuur 2 is schematisch voorgesteld hoe de natuurtechnische begrazing past in een beeld van meer en minder 'natuurlijkheid' van planten en dieren die deel uitmaken van de verschillende begrazingssystemen. De pijlen tonen de gewenste ontwikkelingen op langere duur.



Figuur 2. Schematische voorstelling van de plaats van natuurtechnische begrazing in het beeld van meer en minder 'natuurlijkheid' van planten en dieren voor de verschillende vormen van landgebruik met begrazing. De pijlen geven de gewenste ontwikkelingen aan (aangepast uit Thalen, 1984a).

Foto 4. Het Borkener Paradies in Duitsland is een fraai voorbeeld van een oud, tamelijk stabiel half-open landschap met goed ontwikkelde zoomvegetaties van stekelplanten. De runderen voorkomen een snelle ontwikkeling naar bos.

Over de inhoud

Dit boek sluit aan op het hierboven beschreven perspectief van het begrazingsonderzoek dat in Nederland en vanuit Nederland werd en wordt uitgevoerd. In 1981 vonden de betrokken onderzoekers elkaar in een informele overlegstructuur: het Begrazings Overleg Nederland (BON). In een aantal werkgroepen werden verschillende aspecten van het begrazingsonderzoek en het (natuurtechnische) begrazingsbeheer uitgewisseld. Een van de eerste initiatieven was het organiseren van een serie caputcolleges 'Begrazing' aan de LUW en de RUG. De bedoeling was studenten en onderzoekers, maar ook terreinbeheerders en andere geïnteresseerden, een overzicht te bieden en inzicht te geven in de vele belangrijke facetten van begrazing. Gezien de overweldigende belangstelling was de collegereeks een succes en de ruime belangstelling voor het onderwerp is gebleven. De caput-bijdragen zijn bewerkt en worden in dit boek gebundeld uitgebracht.

De bijdragen zijn in de vorm van hoofdstukken in drie delen gerangschikt. In het eerste deel wordt de biologische basis van begrazing belicht vanuit de plant en vanuit het dier. Hierbij wordt tevens ingegaan op de fysiologische aspecten van de spijsvertering van het grazende dier en de ter beschikking staande methoden om de voedselkwaliteit te bepalen.

Het tweede deel omvat voorbeelden van begrazing waarbij de secondaire produktie het punt van aandacht is. Centrale vraagstellingen daarbij zijn de draagkracht met daaraan gekoppeld de voorwaarden voor duurzame produktie. Het laatste deel omvat bijdragen over begrazing als natuurtechnische maatregel.

Met deze indeling en door het niveau van de bijdragen hopen de samenstellers tegemoet te komen aan de behoeften van de verschillende gebruikersgroepen waarvoor dit boek werd samengesteld. Moge het voor studenten, terreinbeheerders en andere beroepshalve of anderszins geïnteresseerden een bron van informatie zijn en voor onderzoekers een bron van inspiratie en een stimulans voor verder begrazingsonderzoek.

Planten, herbivorie en begrazing

W. Joenje

Inleiding

Plantengroei vormt de stoffelijke basis van vrijwel alle levensprocessen. De organische stof komt via talloze omzettingen langs voedselwebben ten slotte weer als mineralen en CO_2 beschikbaar voor de primaire produktie. Dat zou in principe zonder begrazen kunnen. Herbivorie, de consumptie van levend plantemateriaal, is echter in de kringloop van organische stof bij uitstek het mechanisme waarmee de omzettingen worden versneld; met name resulteert het in verkleining en voorbewerking van de biomassa ten gunste van de detritus-eters, de schimmels en bacteriën.

Levensgemeenschappen verschillen onderling aanzienlijk in hun netto primaire produktie, van minder dan 0,3 tot meer dan 30 ton per ha aan droge stof, waarvan vaak slechts zo'n 10 % wordt gegeten door herbivoren en ongeveer 90 % via de detritusketen wordt omgezet. Er is echter een grote variatie, met name in het aandeel van vertebraten (tabel 2) en dat kan in sommige milieus (toendra's, kwelders, Oostafrikaanse graslanden en produktiegraslanden) sterk oplopen.

Grote grazers onder de zoogdieren, waar in dit boek de nadruk op ligt, vormen een evolutionair gezien jonge groep herbivoren; de herkauwers hebben zich daarbij in hun spijsvertering gespecialiseerd op een verregaande exploitatie van microbiële afbraakprocessen (zie de bijdrage van Prins). Door hun talrijkheid en zeer uiteenlopende voedselspecialisaties vertegenwoordigen de herbivore vertebraten een belangrijke 'milieufactor' in de meeste land-oecosystemen. Hun invloed is enerzijds structuurbepalend in de vegetatie-ontwikkeling (zie de bijdragen van Bakker, Putman), anderzijds selecterend op het niveau van de plantesoorten. Het bijzondere van deze milieufactor is nu, dat hij in wisselwerking staat met de plantengroei. De betekenis van die interactie is niet eenduidig of gemakkelijk te kwantificeren. Veel aspecten zijn nog verre van opgehelderd, onder meer omdat de evolutionaire achtergrond zich aan waarneming onttrekt. Dit noopt tot het ontwikkelen en toetsen van hypothesen, waarvan er enkele worden besproken (zie ook Crawley, 1983). In dit hoofdstuk zal verder de invloed van begrazing op de individuele plant of populatie aan de orde komen.

Tabel 2. Deel van plantproduktie gebruikt door herbivoren. NPP: netto jaarlijkse primaire (bovengrondse) produktie. (Uit Chew, 1974.)

Herbivoren	Systeem	Gebruik (%)
Zoogdieren	woestijn Arizona	2% totaal NPP 5,5% beschikb. NPP 86% zaadprod.
Zoogdieren	eik-den Polen	0,7% beschikb. NPP
Zoogdieren	taiga Alaska	13,5% beschikb. NPP
Bladeters	loofbos	3–8% van het blad
Strooiseleters	loofbos	4–8% jaarl. strooisel 1 % strooisel
Insekten	old field	1% totaal NPP
Hoefdieren	grasland Afrika	28-60% totaal NPP
Huisvee	range	30–45% piek
Lemming	toendra monocots	93% NPP
Zoöplankton	Engels Kanaal	98,5% fytoplankton
Zaadeters	algemeen	10–90% zaden (vóór verspreiding)

Evolutionair perspectief

Toen in het Siluur zo'n 400 miljoen jaar geleden de eerste planten het nog kale minerale landoppervlak betrokken, waren er vermoedelijk nog geen grote herbivoren. Afbraak kan mechanisch of met behulp van slakken, wormen, duizendpoten, en via micro-organismen hebben plaatsgevonden. Na enkele tientallen miljoenen jaren begonnen insekten en reptielen belangrijke invloeden op het plantendek uit te oefenen. Dan volgen enkele honderden miljoenen jaren van co-evolutie tussen de plante- en diersoorten in de levensgemeenschappen van het oercontinent Pangea. Daarbij heeft zich oneindig veel afgespeeld met betrekking tot herbivorie: specialisatie van dieren, aanpassing en verdediging ertegen bij planten. In de nu levende nazaten van de oude phyla van de insekten, reptielen, slakken, maar ook in de planten heeft dit veel sporen nagelaten in termen van voedselspecialisatie en verdediging.

In het Krijt (135 miljoen BP) en erna treden grote veranderingen op, gekoppeld aan het uiteendrijven van het oercontinent, aanvankelijk in drie, later in de vijf huidige continenten. De dinosauriërs waaronder veel herbivoren sterven uit, maken als het ware plaats voor zoogdieren en vogels; mono- en dicotyle planten ontwikkelen zich.

Uit het Eoceen (60 miljoen BP) stammen de eerste resten van herbivore zoog-

dieren, die zich gezien hun gebitten, tegoed deden aan boombladeren en takken; deze knabbelaars (browsers) vormen na zo'n 40 miljoen jaar het uitgangsmateriaal van een nieuwe radiatie van soorten. Dit proces is vermoedelijk uitgelokt door een aanzienlijk droger wordend klimaat, waardoor grote gebieden hun bos verloren en voor het eerst grote vlakten begroeid raakten met de juist nu ontstane grassen. Met het gras ontwikkelen zich ook de echte grazers, verwant aan ons bekende typen: antiloop en schaap in het boven Mioceen (12 miljoen BP), rund, geit en paard in het Plioceen (10 miljoen BP) (Moore, 1966; zie ook de bijdrage van Van Wieren).

Gras en grazers zijn kenmerkend voor minder produktieve streken en de grote graas-ecosystemen zijn 'weidse' landschappen waarin door een of enkele factoren, met name neerslag en temperatuur, de primaire produktie laag blijft. De grazende zoogdieren en vermoedelijk ook de herbivore reuzenreptielen zijn niet in staat om meer produktieve, beboste gebieden massaal te bewonen (het lukte zelfs de mens pas na lange tijd om het bos te overmeesteren); door hun activiteiten worden de grenzen van steppe/savanne/prairie slechts verlegd en dan vaak in samenwerking met vuur. Terugdringen van bos zal vooral via het verhinderen van verjonging gebeuren.

Secondaire plantestoffen

Uit deze summiere achtergrond blijkt wel dat de genoemde grote grazers nog niet lang op planten inwerken. Een bespreking van hun begrazingsinvloeden moet dan ook beginnen bij de veel oudere herbivorie door evertebraten, met name insekten. De evolutionair zeer oude wisselwerking tussen planten en parasitaire nematoden, thripsen, slakken en insekten zijn vaak van een grote specificiteit: één soort plant of één soort weefsel - één soort dier. Begrazing door grote zoogdieren is daarbij vergeleken een veel globaler verschijnsel van stofomzetting, waarbij een dier een mengsel van (vele) plantesoorten tot zich neemt en anderzijds een plant door uiteenlopende dieren wordt belaagd. Bij herbivorie is echter steeds van belang voor de plant: de kans om gevonden te worden, en voor het dier de inspanning (energie) die nodig is om de voedselplant of de eetbare delen te bereiken.

Met hun voedsel nemen herbivoren een stroom van stoffen op die voor een belangrijk deel metabolisch bruikbaar zijn: koolhydraten, aminozuren, vetten. Soms worden ingewikkelde organische moleculen afkomstig uit de plant door het dier zelfs gebruikt in een vergelijkbare sleutelrol, zoals chlorofyl/carotenoïden bij de lichtperceptie (Rothschild, 1972).

Er zijn echter veel organische verbindingen in planteweefsels waaraan geen voor ons duidelijke betekenis voor de plant kan worden gehecht. Afvalstoffen zijn het kennelijk niet, gezien de hoeveelheid energie en nutriënten, die hun synthese kost. Pas geleidelijk is duidelijk geworden dat veel van deze zogenoemde secondaire plantestoffen een belangrijke betekenis vervullen als antivraatstoffen in de plant-herbivoorinteracties. In grote trekken zijn er twee groepen:

- toxische stoffen, die in lage concentraties ($< 2\%$) in de plant of in onderdelen aanwezig zijn, al dan niet tijdelijk;
- stoffen, die in grote hoeveelheden (tot 60 %) in de plant voorkomen en een remmende werking hebben op de spijsvertering.

De in lage concentraties werkzame giftige stoffen zijn metabolisch van allerlei

herkomst en meestal is stikstof (N) ingebouwd: aminozuur- en fenol-afgeleiden, alkaloïden, glycosinolaten, cardiale glycosiden, cyanogene glycosiden en veel andere die ook door zoogdieren goed worden waargenomen en vermeden. Deze stoffen vormen een kwalitatieve verdediging tegen herbivoren, in tegenstelling tot de volgende groep van stoffen. Deze zijn in grote concentraties in de plant opgehoopt en remmen bij opname in een dier de spijsvertering. Ze behoren tot enkele groepen stoffen, die meestal geen N bevatten, zoals tanninen, silicaten, lignine, (fenol-)harsen, vluchtige oliën. De belangrijkste groep van de tanninen werkt in op eiwitten en eiwitsplitsende enzymen en verhindert de opname van aminozuren. Deze verdediging kan kwantitatief genoemd worden (Feeney, 1976).

Plantesoorten of weefsels die met grote voorspelbaarheid in ruimte en tijd aanwezig zijn (apparent zijn) zoals bomen en struiken, bevatten vaak weinig N. Zij lopen grote kans op ontdekking door de herbivoor en blijken zich veelal te verdedigen op kwantitatieve wijze; we vinden hoge niveaus van antivraatstoffen en ook morfologische aanpassingen als stekels, haar, taai blad, etc. Volgens Mattson (1980) is in (N-) voedselarme milieus sprake van een relatief overschot aan fotosynthese-produkten, waarbij de genoemde antivraatstoffen ook als een sink moeten worden opgevat. In N-rijker milieus worden fotosynthese-produkten direct in proteïnen, celstructuren en dergelijke opgenomen, waarbij overschot-N kan worden opgeslagen in secondaire giftige plantestoffen. De kwalitatieve verdediging via die toxische stoffen wordt vooral aangetroffen bij moeilijk te vinden (niet- apparente) soorten of gedurende korte tijd aanwezige plantedelen en weefsels (Rhoades & Cates, 1976). Een verklaring voor de grote aantallen secondaire plantestoffen die in allerlei plantesoorten en in combinaties voorkomen, kan vermoedelijk niet alleen in hun huidige werking worden gevonden; net als bij andere fysiologische en morfologische eigenschappen speelt het evolutionaire verleden mee op een moeilijk te achterhalen wijze. Zo is het denkbaar dat het afweermechanisme van een plantesoort is ontstaan in een proces van co-evolutie met andere herbivoren, in een andere levensgemeenschap dan waarin de soort nu voorkomt.

De laatste 10 jaar zijn veel gegevens gepubliceerd over de werking van de secondaire plantestoffen in het sturen, afweren of soms ook uitlokken van herbivorie. Hieronder zal aandacht worden besteed aan enkele pogingen tot hypothesevorming. Deze zijn geïnspireerd door al eerder ontwikkelde gedachten rond predator-prooirelaties. Evenals bij de interacties tussen plant en dier en de modellen van 'optimal foraging' en 'optimal defense' is het uitgangspunt de natuurlijke selectie en soortvorming; Darwin (1859) betrok deze in Hoofdstuk 3 van zijn Origin of species reeds op plant-dierrelaties.

Begrazing door vertebraten beschadigt planten op directe wijze en daarmee hangen allerlei reacties van een plant-individu samen, bij voorbeeld verandering in nutriëntopname, groeisnelheid, maar ook beïnvloeding van concurrentieverhoudingen. Daarop wordt nader ingegaan.

Optimal defense

Een herbivoor wordt geconfronteerd met twee belangrijke verschijnselen:
- 'The world is not always green'; het aanbod verandert in de loop van de seizoenen en van gebied tot gebied;
- 'Not all the green is food'; door kwaliteitsverschillen is het aanbod van echt voedsel in ruimte en tijd nog veel meer beperkt.

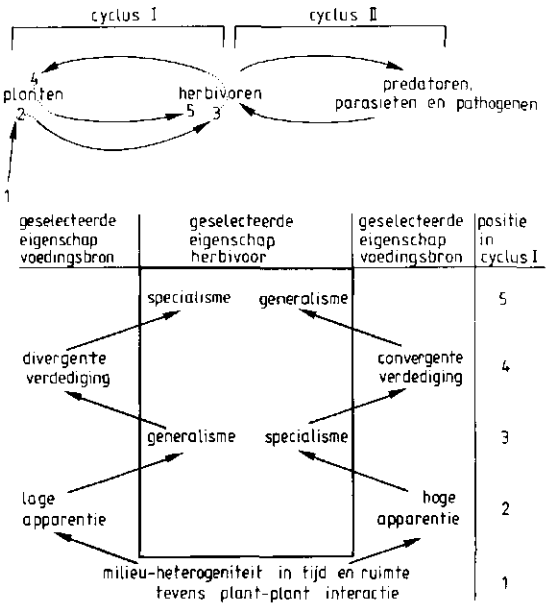
Over de wijze waarop natuurlijke selectie via herbivorie tot soortvorming bij planten of dieren kan leiden, zijn modellen ontwikkeld, onder meer door McArthur & Pianka (1966). Centraal staat daarin, dat dieren op zodanige wijze foerageren, dat ze hun inclusive fitness maximaliseren (optimal foraging) en dat de waargenomen foerageerpatronen ook het gevolg zijn van dit maximaliseren. Anderzijds moet bij analyse van een plant- herbivoorinteractie ook rekening gehouden worden met door de plant ontwikkelde verdedigingssystemen; optimal foraging van het dier sluit daarmee aan bij optimal defense van de plant. Twee hypothesen of eigenlijk axioma's zijn van belang bij iedere beschouwing van optimale verdediging tegen herbivorie en meer in het algemeen tegen predatie (Rhoades, 1979):
- Organismen ontwikkelen zodanige verdedigingssystemen dat maximale individuele inclusive fitness (i.e. hoogste aandeel in het nageslacht) resulteert.
- Verdediging is kostbaar. Bij afwezigheid van vijanden hebben minder goed verdedigde individuen hogere fitness dan beter verdedigde. Defensie gaat ten koste van andere behoeften.

Enkele afgeleide toetsbare verwachtingen zijn:
- Door organismen ontwikkelde verdedigingssterkte is evenredig met het risico van predatie en omgekeerd evenredig met de kosten.
- Binnen een plant is de ruimtelijke verdeling van de afweer evenredig met het risico voor een weefsel en met de waarde ervan in termen van verlies aan fitness bij beschadiging ervan.
- De investering in verdediging neemt af bij afwezigheid van vijanden en neemt toe na aanvallen. Individuen op minder gunstige plaatsen bouwen een minder goede verdediging op dan planten op meer geschikte standplaatsen.

Co-evolutie tussen planten en herbivoren

Bij een soortenkoppel plant-dier in co-evolutie beïnvloeden de eigenschappen van de één de ontwikkeling van eigenschappen bij de ander. Die nieuw verworven eigenschappen beïnvloeden echter weer kenmerken in de eerstgenoemde. Deze biotische interactie betreft variabelen die zijn onderworpen aan (wederzijdse) feedback, maar zij wordt ook beïnvloed door onafhankelijke variabelen.

Een interessante beschouwing leverden Rhoades & Cates (1976) bij het in figuur 3 gegeven model. Bij de analyse van een plant-dierkoppel in coevolutie moeten allereerst onafhankelijke variabelen worden onderscheiden die variatie in een levensgemeenschap veroorzaken. Dit zijn fysische factoren als neerslag, temperatuur (seizoenen), hoogte- en bodemverschillen, expositie, waterhuishouding, bodemvruchtbaarheid; ze bepalen het voorkomen van soorten en daarmee de mate waarin planten als voedsel te vinden zijn. Moeilijk vindbare planten of -delen (niet- appa-



Figuur 3. Model voor co-evolutie tussen planten en herbivoren (verklaring in de tekst).

rente, zeldzame of kort levende planten respectievelijk weefsels) zullen in ruimte en tijd meer ontsnappen aan een ontmoeting met herbivoren dan algemeen voorkomende (apparente) soorten. Moeilijk vindbaar zijn is effectiever tegen specialist-herbivoren dan tegen generalisten: de specialist heeft immers geen andere mogelijkheden. Voor generalisten is de mate van voorkomen van een bepaalde plantesoort niet belangrijk: hij neemt wat beschikbaar is gemengd op. De verwachting is nu, dat algemeen aanwezig zijn van een plantesoort leidt tot selectie van daarop gespecialiseerde herbivoren, terwijl zeldzamer soorten geen verdediging hebben tegen generalisten (figuur 3, stap 3).

Niet-apparente planten of weefsels hebben kleinere kans gevonden te worden en volstaan met een energetische minder kostbare kwalitatieve verdediging via giftige stoffen. Generalist-herbivoren kunnen dit slechts tot op zekere hoogte omzeilen via verdunning in een opname-mix, maar hun selectiedruk op de planten leidt daarbij tot divergentie in verdedigingssystemen. Deze divergente afweersystemen leiden ten slotte weer tot dieetspecialismen (figuur 3, stap 5).

De afweer in apparente planten zal zich richten tegen herbivoren die zich erop gaan toeleggen; dat levert steeds zwaardere verdediging op met hoger concentraties aan stoffen die de voedselbron onverteerbaar maken. Daarbij zijn slechts enkele groepen organische verbindingen betrokken waarvan de aanmaak energetisch kostbaar is. Deze convergente verdediging heeft een kwantitatief karakter: tanninen, fenolharsen, welke met eiwitten, koolwaterstoffen en enzymen in de herbivore spijsvertering complexeren, zodat de verteerbaarheid sterk afneemt (vergelijk de bijdrage van Prins). Overeenkomstig de verwachting komen deze stoffen vooral in overblijvende, houtige dicotylen voor en maar zelden in kruiden. Zo'n convergente verdediging zou dieet-generalisten weer bevoordelen (stap 5): zij vermijden immers

Tabel 3. Effect van stress op concentratie van afweerstoffen in planten. (Uit Rhoades, 1979, verkort.)

Plantesoort	Afweerstof	Aard van stress	Waardering gehalte afweerstof	
			toename	afname
Cynodon dactylon	cyanogene verbinding	droogte, vorst, hoge temperaturen	*	
Trifolium repens	cyanogene verbinding	droogte	*	
Conium maculatum	alkaloïden	hitte, droogte	*	
Atropa bella-donna	alkaloïden	bij etioleren	*	
Pteridium aquilinum	cyanogene verbinding	schaduw	*	
idem	tanninen	schaduw		*
Rubus spp.	tanninen	schaduw		*
Pinus spp.	vluchtige oliën	fysiologisch verzwakt		*
Coniferen	harsen	gebrek aan nutriënten		*

de onverteerbaarheid door verdunning in de opname-mix. Het nader uitwerken van deze beschouwing voert ons in dit kader te ver. We noemen nog enkele uit het voorgaande afgeleide werkhypothesen.

- Wanneer in een plant beide verdedigingsmechanismen voorkomen, zal bij ongunstige groeiomstandigheden de 'goedkope' kwalitatieve afweer worden versterkt, ten koste van de kwantitatieve afweer (tabel 3, *Pteridium*).
- Bij minder optimale groeiomstandigheden (droogte, sterke concurrentie) wordt minder sterke afweer gevormd en is in het algemeen meer schade te verwachten. Bemesting van bosaanplant kan soms insektenschade terugdringen (Stark, 1965).
- Bij afwezigheid van herbivoren neemt de verdediging af; omgekeerd leidt begrazen tot versterking van verdediging (tabel 3, *Rumex obtusifolius*, *Carex aquatilis*).

Een andere conclusie die men aan onderzoek op dit gebied meent te kunnen ontlenen luidt, dat co-evolutie tussen planten en hun herbivoren, met name insekten, de ontplooiing van de Angiospermen zelfs tot gevolg heeft gehad (Ehrlich & Raven, 1965). De generalist-herbivoren veroorzaakten daarbij divergentie in plant-afweersystemen en daarmee een radiatie van plantesoorten, terwijl de specialist-herbivoren de dichtheden van hun voedselplant laag hielden. Het gevolg is, dat meer plantesoorten kunnen coëxisteren.

Plantstrategieën en begrazing

Het aangepast zijn van de flora van een gebied aan klimaat, bodem en overige milieuomstandigheden maakt onderscheid mogelijk van levensvormen, gebaseerd

op de morfologische kenmerken van de aanpassing aan de moeilijkste perioden, bij voorbeeld volgens Raunkiaer, met onder meer annuellen, hemicryptofyten, geofyten, fanerofyten. Het spectrum van levensvormen van een vegetatie vat die aanpassing van planten aan dat milieu beschrijvend samen. Deze aanpassingen zijn echter dynamisch. Plantkenmerken zijn veranderlijk onder selectiedruk. We kunnen daarbij spreken van overlevingsstrategieën. Een opmerking vooraf over de term strategie: dat wat de militaire opleiding leert om de gevechten van de vorige oorlog te winnen. Strategieën van soorten of populaties zijn groepen analoge of gelijke, genetisch bepaalde eigenschappen die hun overlevingswaarde bewezen hebben en leiden tot overeenkomsten in hun oecologie. Genetici zouden adaptatie zeggen: ieder genetisch vastgelegd aspect van vorm of gedrag dat met redelijke zekerheid het resultaat is van natuurlijke selectie.

Primaire strategieën

Primaire levensstrategieën bij planten hebben betrekking op de voor plantengroei meest essentiële milieufactoren. Processen als fotosynthese en basaal metabolisme, verlopen optimaal bij een bepaald bereik van temperatuur, vochtigheid, licht, nutriënten. In een situatie die afwijkt van zo'n ideaal 'kasmilieu' zal een plant extra aanpassing nodig hebben. En er zijn allerlei milieus die van het optimum afwijken en in zekere mate 'extreem' zijn (donker, droog, koud, etc.).

Een geheel andere categorie aanpassingen heeft betrekking op storing: dynamiek van een onvoorspelbaar karakter, waardoor planten worden beschadigd (ijsvorming, vuur, wind, overstroming, maar ook de gevolgen van vele activiteiten van dieren, zoals wroeten, betreden, grazen). Nu meent Grime (1979) vast te kunnen stellen dat aanpassingen en soortsvorming bij planten in feite te betrekken zijn op combinaties van drie hoofd-milieutypen (tabel 4):

- Milieus met een laag nivo van storingen, maar met sub-optimale waarden van groeifactoren: extreme milieus die voor plantengroei stress inhouden (droge, voedselarme of lichtarme milieus). De hieraan aangepaste soorten zijn stress-tolerant (S).
- Milieus met min of meer optimale groeiomstandigheden, maar met een hoog niveau van disturbance: storingsmilieus. De hieraan aangepaste ruderale soorten (R) zijn veelal in staat beschadigingen te overleven en snel van openvallende plekken gebruik te maken.
- Milieus die zowel goede groeiomstandigheden bieden als ook een laag niveau van

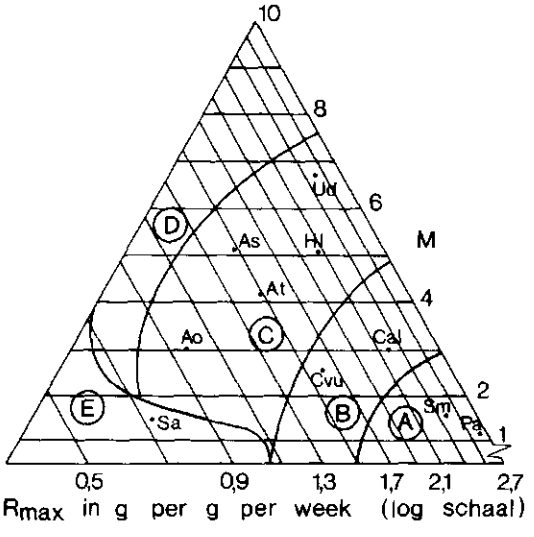
Tabel 4. Veronderstelde basis voor de evolutie van drie strategieën in planten. (Uit Grime, 1979.)

Intensiteit van 'storing'	Intensiteit van stress	
	laag	hoog
Laag	competitieve spp.	stress-tolerante spp.
Hoog	ruderale spp.	geen levensvatbare strategie

een driehoek, langs de basis waarvan waarden van R_{max} en langs de rechterzijde de storingen (bij voorbeeld op een vruchtbare akker die al jaren met rust is gelaten). In de gesloten vegetaties hebben biotische interacties de overhand en soorten die er overleven moeten competitief (C) zijn. De milieus waarin een combinatie van én storing én stress bestaat (bij voorbeeld een strand), laten geen planten toe.

In werkelijkheid is een gebied meestal gekenmerkt door een combinatie van alle drie genoemde milieueigenschappen. Plantesoorten zijn in hun aanpassing dan ook niet òf competitive (C), òf stress adapted (S) òf ruderal (R), maar ze hebben min of meer kenmerken van elk van de drie primaire strategieën. Grime tracht de mate van aanpassing aan elke van de drie hoofdmilieus te kwantificeren. Aanpassing aan storing zou tot uiting komen in hoge groeisnelheid in het jeugdstadium (R_{max} in g ds · g^{-1} · dag^{-1}, gemeten over de 2e tot de 5e week). Aanpassing aan concurrentie wordt weerspiegeld in het vermogen van een soort om tot dominantie te komen, dat wil zeggen anderen te overvleugelen. Dit kan worden bepaald in een Morfologie-index, waarin: het vermogen tot laterale uitbreiding, de hoogte van de volwassen plant en de mate waarin strooisel rondom de plant wordt opgehoopt.

Aanpassingen aan extreme milieus zijn echter niet op één noemer te brengen; er zijn immers veel verschillende extremen met zeer uiteenlopende aanpassingen. Met de R_{max} en de Morfologie-index kan echter de positie van soorten en ook van vegetaties onderling (Grime, 1984) worden vergeleken (figuur 4) door ordinatie in



Figuur 4. Ordinatie van graslandsoorten op basis van twee criteria (vrij naar Grime, 1979): R_{max}, de groeisnelheid onder standaardomstandigheden, en M, de morfologie-index (M = (a + b + c)/2, waarin (a) een schatting van de maximaal bereikbare hoogte, (b) een maat voor de laterale uitbreiding en (c) een schatting van de maximale ophoping van strooisel). Gebied A: annuellen, B: tweejarigen, C: overblijvende spp., D: struiken en bomen, E: lichenen, mossen. Voorbeelden: As *Agrostis stolonifera*, Ao *Anthoxanthum odoratum*, At *Agrostis capillaris*, Cal *Chenopodium album*, Hl *Holcus lanatus*, Pa *Poa annua*, Sm *Stellaria media*, Ud *Urtica dioica*, Cvu *Cirsium vulgare*.

Morfologie- index zijn uitgezet. De waarde voor aanpassing aan de vele soorten stress (linker zijde) blijft echter onbenoemd. In grote trekken geeft dit de bevestiging dat annuellen vooral R-geselecteerd, bomen en struiken vooral competitive tot stress-tolerant zijn en bij voorbeeld lichenen vooral aan extreme milieus zijn aangepast.

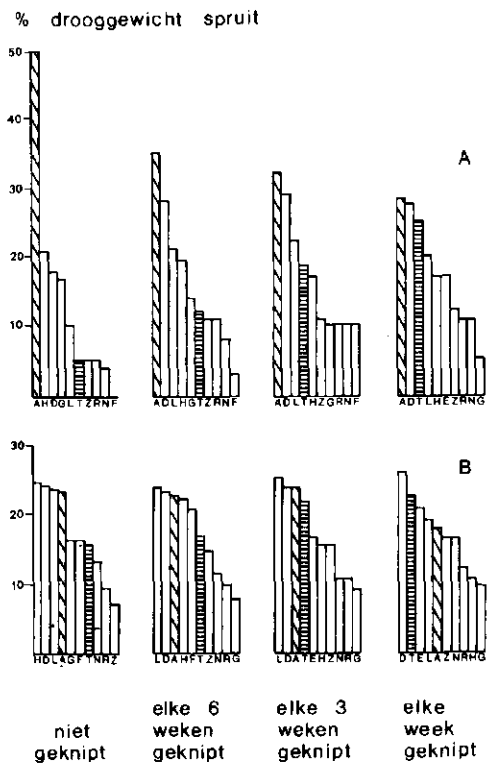
Soorten uit een grasland blijken bij ordinatie in de driehoek vooral in het midden terecht te komen. Juist hier is herbivorie een belangrijke factor, die storing vertegenwoordigt, maar dan wel een bijzondere storing, welke in voortdurende wisselwerking de structuur en soortensamenstelling van die vegetatie stuurt. Ook Hilbert et al. (1981) wijzen op de betekenis van relatieve groeisnelheden in hun optimaliseringsmodel voor begrazing.

Begrazing als milieufactor

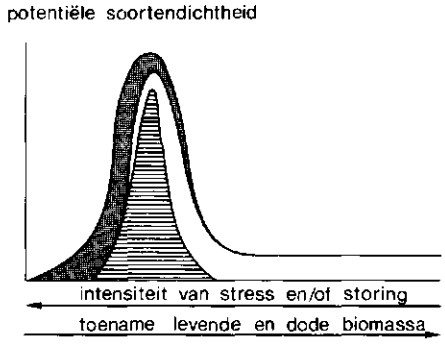
In vruchtbare en niet gestoorde milieus voeren competitieve soorten de boventoon. Een enkele komt tot dominantie terwijl andere soorten het onderspit delven; de vegetatie tendeert naar monocultures. Coëxistentie van soorten wordt waarschijnlijker naarmate de dominantie van de grove soorten wordt doorbroken. Dat kan door stress- of disturbance invloeden of door combinaties van beide. Als voorbeeld is in figuur 5 het effect weergegeven van stress (hier: lage N-concentraties) en van disturbance (hier: knippen) op een zelfde mengsel soorten. De dominante soorten worden onderdrukt en de meest evenwichtige verdeling van de soorten treedt op bij de combinatie van N-stress en hoge knipfrequentie. Deze en veel andere resultaten wijzen erop dat een belangrijke voorwaarde voor het samen voorkomen van veel soorten is, dat de groei van potentiële dominanten aan banden blijft, door hetzij stress, hetzij storing of combinaties van beiden.

Tegen té hoge intensiteit van deze factoren zijn echter slechts weinig soorten opgewassen. Van links naar rechts langs de 'produktiviteitsgradiënt' (figuur 6) vertoont de soortendichtheid een optimum. Hier ligt wel het duidelijkste aanknopingspunt met begrazing: de milieufactor (disturbance) bij uitstek om dominantie van enkele plantesoorten te doorbreken en ruimte en niches te scheppen voor meer soorten (zie de bijdragen van Bakker en van Van Wieren).

Terwijl de herbivorie door insekten en andere evertebraten biotische interacties betreft, heeft de uitwerking van begrazing door grote grazers zowel een biotisch als abiotisch karakter. Abiotisch kunnen worden genoemd de mechanische invloed van de bek (maaimachine), de vertrapping, bodemcompactie (tabel 5). Beschadiging door mestplakken, urine en vooral die invloeden waarbij het dier selectief reageert op eigenschappen van vegetatie of plantesoorten, zijn echter biotisch. Ook kan de wijdere omgeving de begrazingsfactor beïnvloeden door afstand tot het water, beschutting, geschikte rustplek, soms via het kuddegedrag. We praten dan over begraasde landschappen van enige omvang (honderden hectaren), zoals heiden, kwelders of grotere terreinen in nieuwe polders, of buiten produktie gestelde agrarische gebieden (vergelijk de bijdrage van Bokdam). Moderne veeteelt vertegenwoordigt een extreem geval, waarbij de begrazing welhaast vervangen is door maaien respectievelijk rantsoenbeweiding en de beheersmaatregelen de vegetatie sterk nivelleren (zie de bijdrage van Meijs).



Figuur 5. Samenstelling van een mengsel soorten, gegroeid in potten bij (a) hoge vruchtbaarheid en (b) lage vruchtbaarheid en onder vier knipregimes. Soorten: A *Arrhenaterum elatius*, H *Holcus lanatus*, D *Dactylis glomerata*, G *Agropyron repens*, L *Lolium perenne*, T *Agrostis capillaris*, Z *Bromus erectus*, R *Festuca rubra*, N *Anthoxanthum odoratum*, F *Festuca ovina* (naar Mahmoud, 1973, in Grime, 1979).



Figuur 6. Model van de invloed van een gradiënt van toenemende stress en/of storing op de potentiële soortenrijkdom in grasvegetaties. Wit: potentiële dominanten, donker: soorten of oecotypen aangepast aan de heersende stress of storing, gestreept: soorten die noch potentieel dominant noch sterk aangepast zijn aan stress of storing (naar Grime, 1979).

Tabel 5. Hoefdruk en hoefoppervlak van rund en schaap en de loopafstand die ze dagelijks afleggen. (Uit Spedding, 1976.)

	Hoefdruk ($kg \cdot cm^{-2}$)	Hoefoppervlak (cm^2 per dier)	Loopafstand grazend (km per dag)
Rund	1,6	350	3–5
Schaap	1,0	90	5–13

Het complexe karakter van deze milieufactor wordt weerspiegeld in allerlei aanpassingen van soorten en individuele planten: lage en platte groeivormen, rozetplanten, vies smakende, gestekelde planten (distel, stekelbrem, kattedoorn) en in de bosranden bramen, rozen, meidoorn, sleedoorn, etc. (foto 5). Vooral grassen vertonen plastische reacties, stoelen uit of ontwikkelen een compacte, plat aan de bodem liggende groeivorm. De grassen lijken door hun regeneratieve vermogen zelfs uit te nodigen tot begrazen ('foliage is the fruit', Stenseth, 1981), terwijl andere soorten een meer kwantitatieve morfologische verdediging voeren, bij voorbeeld via stekels. De verdediging via secondaire plantestoffen, die hiervoor ter sprake kwam, kan ook operationeel zijn tegen vertebraten. Planten zijn soms giftig *(Taxus, Solanum)* of schadelijk voor de spijsvertering en daarbij voor dieren kennelijk onsmake-

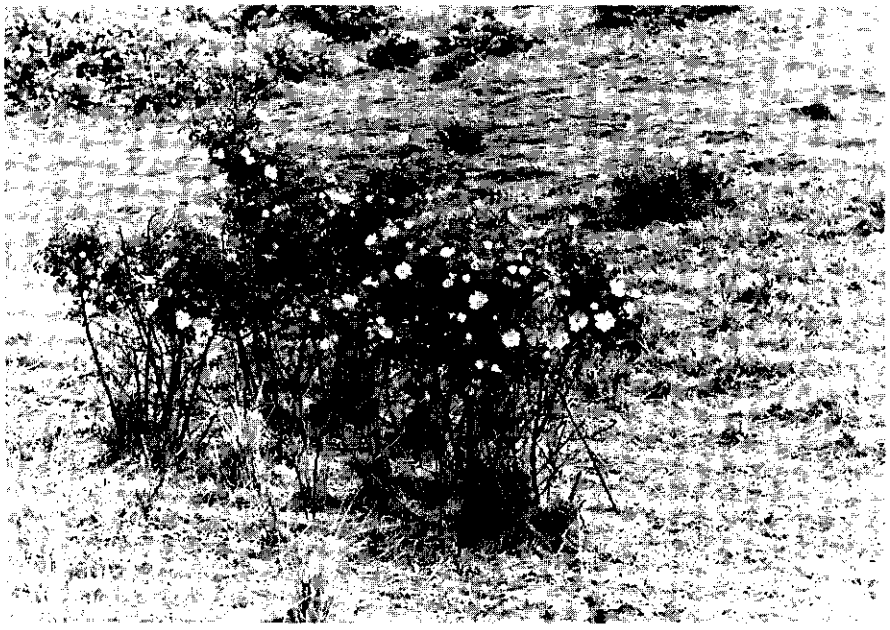
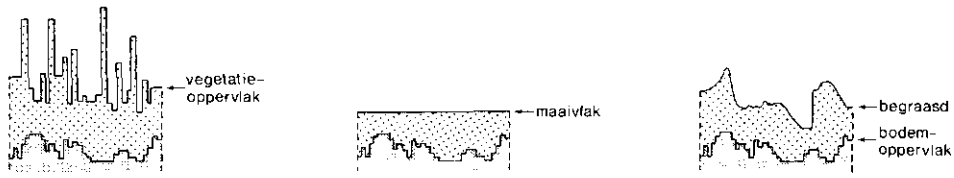


Foto 5. Graasvorm van hondsroos *(Rosa canina)* in vanouds beweid binnenduin bij Lindbergh-plage, Normandië.

lijk. De verdediging via hoge gehalten aan tanninen, of via giftige stoffen als glycosiden, is tegen grote grazers minder effectief wanneer zo'n hap verdund wordt in de mix van ander materiaal. Het effect van een graasselectie kennen we: speerdistel, boterbloemen, ridderzuring, en bij sterke overbegrazing soms hondsdraf of waterpeper. Grazen betekent netto vooral een rem op de biomassa-toename van dominante soorten en in veel gevallen op de successie naar bos.

In graaslandschappen komen plantesoorten voor die via de genoemde en andere aanpassingen begrazing tolereren of ontduiken, of zelfs opduiken dank zij de begrazing, bij voorbeeld kunnen kiemen in de steeds weer ontstaande open plekken. Ten slotte vinden we vaak in de buurt van en beschermd door graasbestendige planten allerlei kleinere soorten die profiteren van licht en open ruimte. En zo vinden we bij voorbeeld op begraasde rivierduinen, dijken of kalkgraslanden, waar zonder begrazing meer dan 7 ton · ha^{-1} organische massa en maar weinig soorten zouden voorkomen, in de praktijk vaak grote soortenrijkdom. Lage niveaus aan biomassa plus strooisel leiden hier in principe tot het samen voorkomen van veel soorten. Die soorten moeten er dan ook kunnen komen en dit gebeurt naarmate begrazing en ook maairegimes langduriger heersen. Het begrazen als milieufactor werkt van plek tot plek, ook over de seizoenen, buitengewoon gevarieerd en toch constant: relatief sterk begraasde, soortenrijkere plekken, naast plekken waar weinig wordt gegeten (zie de bijdrage van Bakker). Onder afrasteringen, op hellingen of houtwallen wordt gegraasd, maar niet getreden, waardoor vaak een karakteristieke soortencombinatie teweeggebracht wordt.

Maaien, hoewel vaak vergeleken met begrazen, werkt op andere wijze als selectiefactor (figuur 7): van hoge planten wordt relatief veel weggenomen, kleinere planten lijden minder schade en worden zelfs bevoordeeld door meer licht. Maaien en afvoeren treft echter, aselect, alle soorten boven het snijvlak; het gebeurt meestal met lagere frequentie dan bij begrazing. Veel onderzoek van de begrazingsinvloed op planten is beperkt tot het effect van het wegnemen van spruit-biomassa; het kan dan via knipexperimenten in veld- of potproeven worden uitgevoerd. Het blijft echter moeilijk om naar het veld te extrapoleren. Immers betreding en vooral het selectief afvreten van delen of van hele individuen uit een vegetatie beïnvloeden de bestaande concurrentieverhoudingen diepgaand. In het volgende zal de directe invloed van begrazing op plantniveau nader worden besproken.

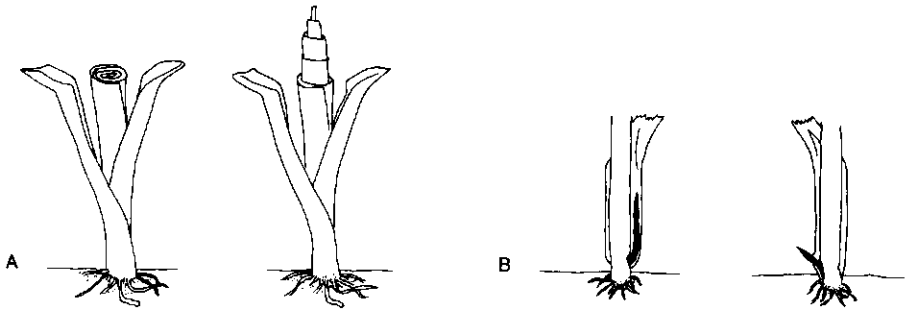


Figuur 7. Diagram ter illustratie van de heterogeniteit aan het vegetatie- en het bodemoppervlak, in begraasde, gemaaide en onbehandelde toestand.

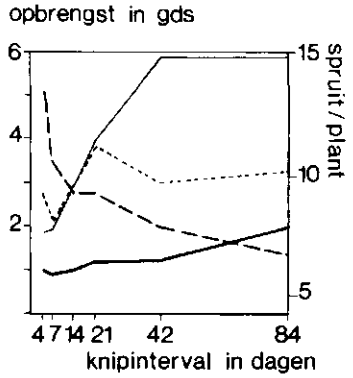
Grazende dieren richten zich evenals andere herbivoren veelal op hoogwaardige, eiwit- of energierijke biomassa (Mattson, 1980). Dat is meestal het delende weefsel van waaruit ook herstelgroei zou moeten komen. Laaggelegen of anderszins beschermde groeipunten zijn van voordeel en het verborgen meristeem van grassen is een belangrijke basis van hun grote tolerantie voor begrazing en knippen (figuur 8).

Voor een plant is het wegnemen van bovengrondse biomassa een aanslag op het functionele evenwicht dat tussen spruit en wortelmassa wordt gehandhaafd. De W/S-verhouding weerspiegelt de mate waarin enerzijds zonlicht en CO_2 en anderzijds water en nutriënten de plant in voldoende mate bereiken. Het vermogen om te regenereren na begrazen heeft daarmee een relatie met de nutriëntenstatus en tussen de soorten komen daarbij belangrijke verschillen naar voren. In het algemeen leidt het afknippen van gras onder goede nutriëntenvoorziening binnen 24 uur tot het stoppen van wortelgroei-ademhaling en nutriëntenopname. Dit is het gevolg van retentie van fotosyntheseprodukten in de zich herstellende spruit, en het opraken van koolhydraten in de wortels. Bij goede mineralenvoorziening is de plant, zelfs in onbegraasde toestand, in zijn groei meer door koolstof (CO_2) beperkt dan door nutriënten (Mooney, 1972). In de meeste natuurlijke omstandigheden is plantengroei echter beperkt door nutriënten-beschikbaarheid. De N-, P- en K-concentraties zijn in regenererend weefsel zoals na vraat, bijzonder hoog. Voor hergroei is nutriënt én koolhydraat nodig. Onder zulke omstandigheden is het van groot belang dat nutriëntopname, respectievelijk de wortelfunctie doorgaat.

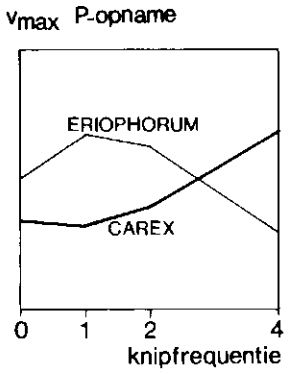
Uit deze beschouwing volgt tevens de conclusie, dat hierbij het concurrentie-evenwicht sterk kan worden beïnvloed, zoals in het voorbeeld van *Lolium* en *Agrostis* (figuur 9). Verschil in reactie op begrazings-, respectievelijk knipfrequentie tussen Engels raaigras en struisgras is ook een basis van hun verschillende toepassing; *Lolium* geldt als een uitstekend weidegras met sterke verticale hergroei na knippen, waardoor *Agrostis* verdrongen wordt, behalve bij hogere knipfrequenties: hier vormt de laatste een lage, compacte mat met talrijke kleine spruiten. *Agrostis*



Figuur 8. Regeneratie na knippen bij twee typen grassen, waarbij de nieuwe spruit in de bladschede omhoog groeit (A), respectievelijk er doorheen breekt op een laag niveau en een uitloper vormt (B).



Figuur 9. Effecten van knippen op *Lolium* (——, ...) en *Agrostis* (——,---). Getrokken lijnen: invloed van knipfrequentie op de opbrengst (bovengronds, cumulatieve drooggewichten plus resterende biomassa). Gestippelde lijnen: invloed van knipfrequentie op het aantal spruiten per plant (naar Alexander et al., 1982).



Figuur 10. Invloed van herhaald knippen van *Eriophorum* en *Carex* op de fosfaatopname (V_{max}; op basis van drooggewicht).

is dan ook een gazongras bij uitstek en een stabiele component van kort begraasde schapenweiden.

In de analyse van knipeffecten op *Carex aquatilis* en *Eriophorum vaginatum*, een zegge en een wollegras van de toendra (Chapin & Slack, 1979), onder nutriëntbeperkende veldomstandigheden, worden enkele principes duidelijk (figuur 10). Bij afknippen reageren beide soorten met een verhoogde worteladem haling. *Eriophorum* reageert met verhoogde P-opname en een lagere P- en koolhydraatconcentratie in de wortel, terwijl de N-concentratie gelijk blijft. Dit wijst erop dat na afknippen nutriëntreserves uit de wortel voor de hergroei worden gebruikt; wortelgroei blijft achterwege. Afsterven van wortels gebeurde pas na 4 × knippen. *Carex aquatilis* met

een 4 × zo ruime wortel/spruit-verhouding was veel minder gevoelig. De P-opname nam pas toe na 4 × knippen, terwijl wortelgroei en -mortaliteit alleen bij de zwaarste knipregimes werden beïnvloed.

Veldstudies

Het onderzoek van begrazing in natuurlijke omstandigheden heeft in Nederland nog geen lange traditie (zie de bijdrage van Thalen) en het is meestal gericht op de voedselstrategie van het dier, het terreingebruik of op de beïnvloeding van vegetaties. Enkele voorbeelden van de exploitatie van één plantesoort door een grazer kunnen echter worden genoemd (onderzoek Rijksuniversiteit Groningen):

– De exploitatie van zeekraal door de brandgans. In de jaren na de bedijking van het Lauwerszee-estuarium ontwikkelde zich een uitgestrekte (éénjarige) zeekraalvegetatie, waarvan de zaadproduktie in het najaar door grote groepen ganzen werd 'geoogst'. De dieren rissen de zeekraal-aren af en verwijderen daarbij tot 80 % van de zaden. Erna wisten ook smienten vele zaden van het drasse bodemoppervlak op te nemen. Ondanks deze begrazing door waterwild was de resterende dichtheid aan zaden echter ruim voldoende voor een massale kieming in het volgende voorjaar. Door de begrazing werd echter ook het gewas weggevreten en vertrapt; op de kale bodem trad in het voorjaar verzilting op, waardoor de kolonisatie van grassen werd geremd. Dit mechanisme werd pas duidelijk na de plaatsing van enkele exclosures

Foto 6. Twee jaar uitsluiting van begrazing door waterwild versnelt de successie van zeekraal naar gras *(Agrostis stolonifera)* in de Lauwerszeepolder. De hier dras staande zeekraal wordt jaarlijks afgevreten (winter 1974).

(foto 6), waarbinnen de vergrassing snel op gang kwam (Joenje, 1985).

- De exploitatie van fioringras *(Agrostis stolonifera)* door de grauwe gans. Bij voortgaande ontzilting kwam in volgende successiestadia *Agrostis* tot dominantie, welke eveneens werd geëxploiteerd door ganzen. Op het juiste stadium van afrijpen in september werden de zaden van de bloeiaren afgerist. Weer bleek deze oogst slechts tot een bepaalde drempelwaarde aantrekkelijk te zijn voor de dieren (5,5 g ds aan aar per m^2). Zo'n 15 % van de aarprodukie in de polder (25 ton) werd geconsumeerd (Soldaat & Slager, 1985). Een soortgelijk geval beschrijven zij voor de consumptie van moeraszoutgras *(Triglochin palustris).* De overwinteringsknolletjes van deze soort werden door de grauwe ganzen geoogst tot een resterende dichtheid van circa 10 g · m^{-2} (250 knolletjes · m^{-2}). Bij het rooien werd de *Agrostis*-zode opengetrokken; dit gebeurde slechts op plas-dras staande plekken.
- De exploitatie van schede-fonteinkruid door de kleine zwaan. In het boezemmeer van de nieuwe polder breidden zich gordels *Potamogeton pectinatus* uit. Deze plant sterft bovengronds af in september en overwintert met knolletjes. Groepen kleine zwanen wisten de in november onzichtbare voorraad onder water te vinden en oogstten de knollen (7–21 g · m^{-2} drooggewicht) tot een dichtheid van 6–7 g · m^{-2} aan kleinere knolletjes overbleef (Beekman et al., 1981).
- De exploitatie van zeeweegbree *(Plantago maritima)* door brandganzen. Op de

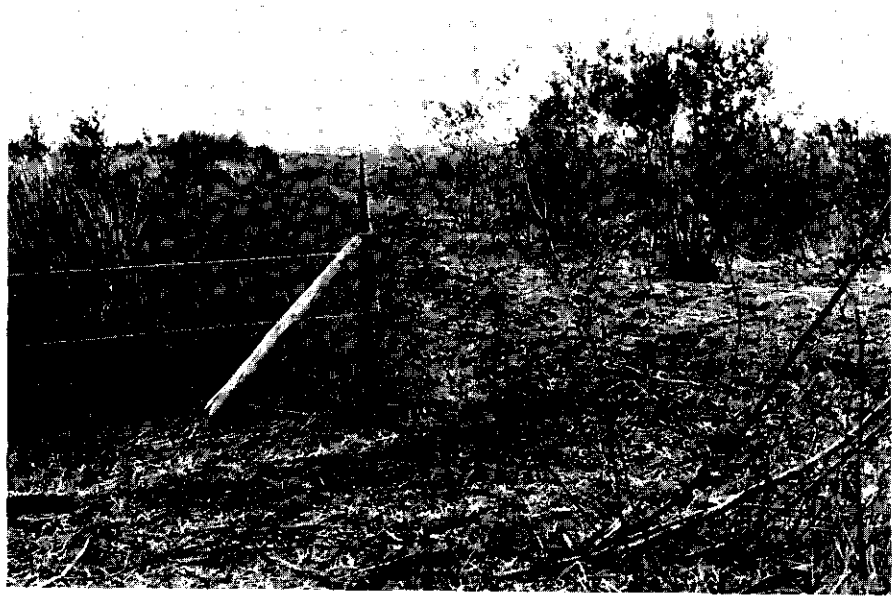


Foto 7. Enkele maanden na introductie van jongvee in de Lauwerszeepolder in 1982: afbraak van het riet en wilgenstruweel op de Schildhoek.

kwelder van Schiermonnikoog begraasden de ganzen met intervallen van circa 4 dagen dezelfde pollen zeeweegbree. De hapgrootte, circa 4 mm, bleek overeen te komen met de in die periode bijgegroeide lengte (Prins et al., 1980). Zulk een geregeld afgrazen blijkt een mechanisme te zijn om meer stikstof (eiwit) boven de grond te krijgen dan in de onbegraasde situatie. Zo vonden Platteeuw & Spaans (1983) in maart, dat grazende smienten *Agrostis* en *Puccinellia*-blad consumeerden met een ruw-eiwitgehalte van 30–35 %, tegen zo'n 20 % in onbegraasde toestand.

De genoemde voorbeelden laten twee conclusies toe: het waterwild kan zich sterk toeleggen op de exploitatie van één plantesoort en oogst het gewilde produkt (zaden, opslagorganen of eiwitrijk blad) tot een bepaalde drempelwaarde, waaronder de foerageerinspanning te groot wordt. De plantenpopulatie blijkt echter geen schade te ondervinden en vaak is een positieve invloed op de vitaliteit van zo'n populatie aannemelijk. Betekent dit nu, dat dergelijke begrazingsinvloeden voor de betrokken

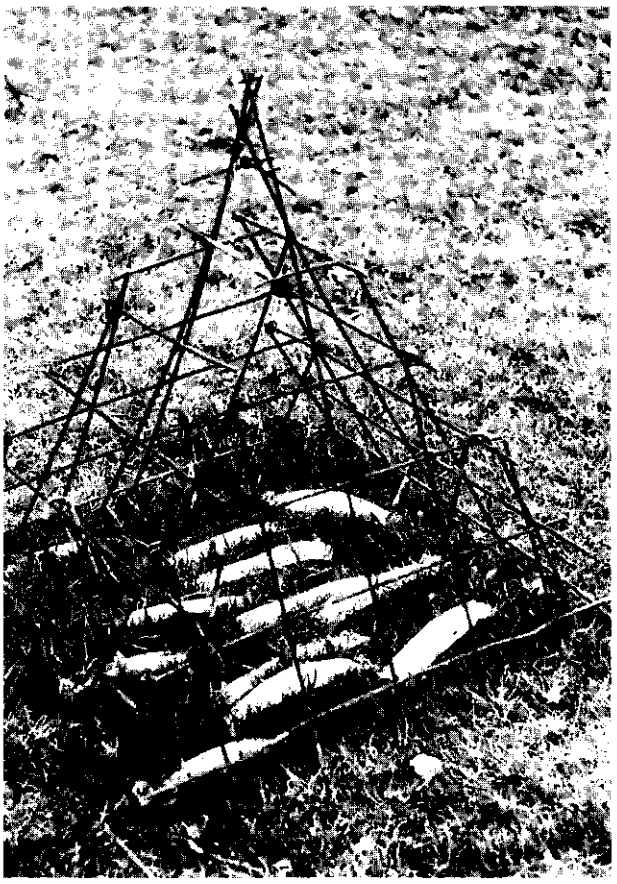


Foto 8. Tijdelijke exclosure, bestand tegen begrazing door pinken, met strooiselzakjes ter bepaling van de afbraaksnelheid.

plantesoorten slechts een marginaal verschijnsel vormen? Voor zo'n korte exploitatieperiode in het winterhalfjaar is dit misschien het geval.

Andere gevolgen had in de Lauwerszeepolder het inscharen van jongvee (juni–oktober) om de geleidelijk verruigende begroeiing terug te dringen ten behoeve van het waterwild. Riet en wilgen werden reeds in het eerste jaar vrijwel geheel opgeruimd, terwijl de sterk verdichte *Agrostis*-mat werd verjongd (foto 7). Zelfs kregen enkele zoutplanten *(Puccinellia maritima, Salicornia)* een nieuwe impuls (afgenomen concurrentiedruk van *Agrostis*, toename van kale plekken). De totale biomassa plus strooisel was in het beweide gebied spoedig sterk afgenomen door versnelde afbraak en consumptie, welke zo'n 40 à 60 % van de jaarproduktie bedroeg (foto 8).

Meer in detail is de reactie van riet op de begrazing onderzocht. Daarbij werden veel rietstengels periodiek gemeten (Van Deursen & Strik, 1984). De stengeldichtheid nam nauwelijks af, maar de standing crop daalde van 170 naar circa 20 g · m^{-2}. Uitbreiding van de rietvelden stopte. Het afgrazen van de hoofdspruit had vorming van secondaire spruiten tot gevolg, met kleiner blad, waardoor veel minder koolhydraatreserves worden opgeslagen. Na drie jaren had zich een evenwicht ingesteld bij de heersende begrazingsdruk: een 30–80 cm hoog, begraasd rietveld hield stand.

Na enkele jaren was het verschil met de onbeweide exclosure nog groter geworden en in feite is er dan sprake van twee geheel verschillende successiereeksen. Ondanks de voor het oog grote verschillen is er nog geen sprake van een verschillende soortensamenstelling, maar slechts van een dominantieverschuiving. Pas na langere tijd zullen zich in begraasd en onbegraasd gebied verschillende soorten vestigen. De vraag rijst of dan bij de veelvormige koloniserende *Agrostis stolonifera* populatie (Kik, 1987) een selectie van graas-tolerante genotypen zal optreden, zoals is gevonden door Gray et al. (1979) in *Puccinellia maritima* of bij veel grassoorten van de Serengeti (McNaugton, 1979b).

Slotopmerkingen

Begrazing en meer algemeen herbivorie betreft een complex van invloeden op de plant, waarvan in het voorgaande slechts enkele facetten zijn belicht. In de zeer omvangrijke literatuur zijn veel biologische disciplines aan de orde in fundamenteel en toegepast onderzoek. Met betrekking tot de studie van populaties is er veel meer aandacht voor dieren dan voor planten, al komt hierin de laatste tijd verandering (Crawley, 1983). Het valt op dat deze plant-dierrelaties vooral in natuurlijke systemen worden bestudeerd; kennelijk zijn alle onderzoekers zich bewust van de waarde die aan zelf-regulerende natuurlijke processen moet worden gehecht. Daarbij kunnen voor Nederland vooral worden genoemd de natuurlijke successies die optreden na bedijkingen en andere grote ingrepen. Hier moet nog eens benadrukt worden hoezeer de studie van begrazing en ook van andere plant-dierinteracties afhankelijk is van de beschikbaarheid van natuurgebieden.

Het grazende dier

S.E. van Wieren

Inleiding

In de loop van de evolutie is, mede door een grote ruimtelijke en temporele variatie in de aard en samenstelling van de plantengroei, een grote verscheidenheid aan planteneters ontstaan. De meer dan 185 verschillende soorten hoefdieren die sinds het Mioceen alleen al in Afrika zijn geëvolueerd vormen hiervan een indrukwekkend voorbeeld.

Deze grote verscheidenheid aan planteneters is ontstaan door een evolutionaire ontwikkeling van tal van soortspecifieke eigenschappen en handelingen op basis waarvan elke soort zo goed mogelijk dezelfde voedselbron, namelijk de vegetatie, kan exploiteren, daarbij concurrentie met andere soorten vermijdend. Dit geheel van eigenschappen en handelingsmogelijkheden van een dier noemt men wel voedselselectiestrategie. Het betreft hier een evolutionair begrip waarmee een diersoort kan worden gekarakteriseerd. In aansluiting hierop zien we dat ook binnen de soort groepen dieren of zelfs individuen eigen voedselzoekgedrag kunnen ontwikkelen.

Het zal duidelijk zijn dat bij een zo groot aantal soorten planteneters een bespreking van de voedselselectiestrategie van iedere soort onmogelijk is. Het gaat in dit hoofdstuk dan ook vooral om een beschrijving van een aantal algemene eigenschappen van planten en dieren op grond waarvan een globale indeling gemaakt kan worden in het grote aantal voedselselectiestrategieën. In het hierna volgende worden eerst een aantal planteigenschappen behandeld waar de herbivoor mee wordt geconfronteerd bij zijn voedselopname. Vervolgens worden een aantal morfologische en fysiologische dierkarakteristieken besproken met hun mogelijkheden en beperkingen die bepalend zijn voor het type voedselselectiestrategie. Ten derde worden een aantal algemene gedragseigenschappen behandeld die bepalend (kunnen) zijn voor de uiteindelijke vorm van de voedselselectiestrategie.

Aanbod van voedsel

In de meeste klimaatzones is de plantaardige produktie geconcentreerd in een of twee seizoenen, bij voorbeeld veroorzaakt door sterke wisselingen in temperatuur en hoeveelheid licht (in gematigde en arctische streken) of in temperatuur en neerslag (in de tropen).

Tabel 6. Seizoensvariatie in eiwit (in %) in verschillende savannevegetatiecomponenten (gemiddelden van een reeks van soorten). (Uit Owen-Smith, 1982.)

	Vroege groeiseizoen	Late groeiseizoen	Na het groeiseizoen
Grassen	12	7	5
Kruiden	17	15	15
Blad van houtige gewassen	18	13,5	12

Veelal is de hoeveelheid bovengrondse biomassa van gras veel groter dan die van kruiden en van dat deel van houtige gewassen dat binnen het bereik van herbivoren valt. Dit betekent dat het totale voedselaanbod voor een dier, waarvan het dieet voornamelijk uit grassen bestaat (grazen), in het algemeen veel groter is dan voor een dier dat voornamelijk blad en twijgen van houtige gewassen eet (browsen). De produktie van houtige gewassen is echter vaak voorspelbaarder dan die van grassen. De produktie van bladeren van kruiden en bomen wordt sterk gereguleerd door fotoperiodiciteit, terwijl grassen veel directer (kunnen) reageren op plotselinge veranderingen in temperatuur en in de hoeveelheid neerslag (Owen-Smith, 1982).

Aan de andere kant ondergaan grassen in het groeiseizoen meestal een grotere kwaliteitsdaling dan houtige gewassen (tabel 6), en ofschoon grazers in het algemeen goed hun kwantitatieve voedselbehoeften dekken door het hele jaar heen, hebben ze wel te maken met een grote seizoensvariatie in voedselkwaliteit. Browsers daarentegen ervaren een veel grotere terugval in hoeveelheid voedsel in het slechte seizoen, maar een minder grote verandering in kwaliteit.

Voedselkwaliteit

Energie

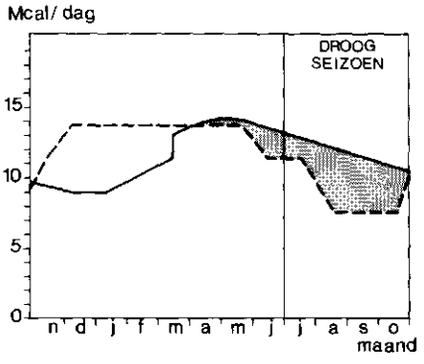
Vertering van celwandmateriaal is bij de meeste herbivoren, vooral herkauwers, een belangrijke manier om in de energiebehoefte te voorzien. Zowel de totale hoeveelheid als ook de samenstelling van het celwandmateriaal is hierbij belangrijk. Met name de hoeveelheid lignine in de celwanden heeft een zeer negatieve invloed op de verteerbaarheid (Short et al., 1974) (zie de bijdrage van Deinum).

Als planten verouderen neemt het aandeel van celwanden en het percentage lignine daarin toe, maar de variatie van deze componenten tussen de verschillende groepen voedselplanten is groter: bladeren van houtige gewassen bevatten bij voorbeeld veel minder celwand, maar wel meer lignine dan grassen (tabel 7).

Als door veroudering en de daarmee samengaande veranderingen (zie onder) de verteerbaarheid afneemt, kunnen in bepaalde seizoenen energietekorten ontstaan, bij voorbeeld bij de Afrikaanse buffel *(Syncerus caffer)* in het droge seizoen (figuur 11, Sinclair, 1977).

Tabel 7. Gemiddelde samenstelling van de celwand (in %) van Noordamerikaanse grassen, kruiden en bladeren van houtige gewassen. (Uit Owen-Smith, 1982.)

	Grassen	Kruiden	Bladeren van houtige gewassen
Celwanden totaal	55–75	39–55	26–44
Hemicellulose	24–29	6–7	5–7
Cellulose	29–38	26–36	12–20
Lignine	4–8	7–12	9–22



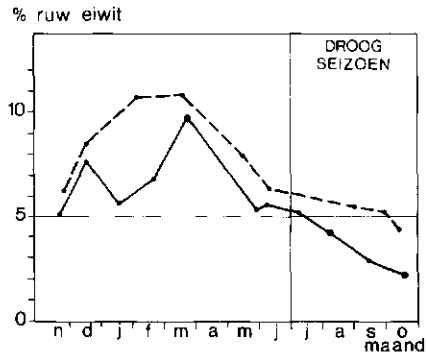
Figuur 11. Modelmatige vergelijking van de behoefte aan metaboliseerbare energie van een reproducerende buffelkoe (——) in het Nationale Park Serengeti met de beschikbare hoeveelheid metaboliseerbare energie (---) (naar Sinclair, 1977).

Eiwit

Voor de herbivoren is van de vele benodigde voedingsstoffen eiwit wel een van de belangrijkste. In jong plantemateriaal is het eiwitgehalte hoog, maar het neemt snel af als planten verouderen. Deze afname is bij grassen sterker dan bij bladeren van houtige gewassen en van kruiden. Het eiwitgehalte is positief gecorreleerd met de verteerbaarheid. Eiwit is een belangrijke voedselcomponent en kan in bepaalde seizoenen dalen tot onder een kritisch niveau. Voor de Afrikaanse buffel is dat bij voorbeeld 5 %, waarbeneden de vertering stagneert (figuur 12).

Structuur

Naast de veranderingen in voedselkwaliteit bij veroudering van planten zijn er ook grote verschillen tussen de verschillende delen van de plant. In het algemeen is van het betere minder aanwezig, terwijl dat ook nog meer verspreid en in kleine hoeveelheden over de plant verdeeld is (figuur 13). Ook de driedimensionale structuur van de vegetatie kan van groot belang zijn voor herbivoren. Zo vond Stobbs (1973a,



Figuur 12. Het verloop van het percentage ruw eiwit in het dieet van de Afrikaanse buffel in het Nationale Park Serengeti (naar Sinclair, 1977). ——: op basis van pensinhoudanalyse, ---: op basis van faecesanalyse.

Figuur 13. De verdeling van het eiwit over de plant; de met zwart aangegeven delen bevatten meer dan 15 % eiwit (a), meer dan 7 % eiwit (b) en meer dan 4 % eiwit (c).

1973b) grote variaties in hapgrootte bij koeien. Deze konden worden gerelateerd aan de structuur van de grasvegetatie. Met name waren van belang het gehalte aan stengel en de dichtheid van het plantemateriaal in de verschillende lagen van de vegetatie. Allden & Whittaker (1970) lieten zien dat de voedselopname van schapen gerelateerd is aan de hoogte van de plant en niet aan de hoeveelheid gewas. Bij een toename van de bladlengte van 3,7 cm tot 7,7 cm nam de consumptie met een factor zeven toe.

Structurele afweermechanismen als stekels en doorns kunnen ook herbivoren belemmeren bepaalde planten te benutten. Genoemde structuren komen vooral voor bij soorten met een hoog gehalte aan voedingsstoffen. Opvallend is in dit verband dat in Australië, waar nauwelijks grote bladetende herbivoren voorkomen, de acacia's geen doorns hebben.

Secondaire plantestoffen

De laatste jaren is er steeds meer bekend geworden over stoffen die een belangrijke rol spelen in de belemmering van de opname van anderszins eetbare planten door grote herbivoren (Rosenthal & Janzen, 1979; zie ook de bijdrage van Joenje). Cates

Foto 9. Structurele afweermechanismen, zoals doorns, zijn wel effectief, maar niet helemaal afdoende tegen vraat van gespecialiseerde herbivoren.

& Rhoades (1977) delen deze zogenaamde secondaire plantestoffen in in twee categorieën:

- stoffen die de verteerbaarheid remmen; dit zijn voornamelijk tanninen die na beschadiging van de celinhoud van plantemateriaal door vraat complexen vormen met eiwitten om de werking van enzymen te remmen.
- toxische stoffen die een directe invloed hebben op de fysiologie van het consumerende dier; in deze categorie vallen bij voorbeeld oxalaten die lever- en nierfuncties beïnvloeden en aminen die inwerken op het zenuwstelsel.

Tanninen lijken karakteristiek te zijn voor houtige gewassen waar ze vooral in de oudere weefsels in hoge concentraties kunnen voorkomen. Toxische stoffen daarentegen zijn in het algemeen in kleine concentraties aanwezig; de hoogste concentraties ervan worden bereikt in jong weefsel dat het meest aantrekkelijk is voor herbivoren.

Door hun werking hebben tanninen een negatieve invloed op de opname. Zo

veroorzaakte een verschil van 7 % in het tanninegehalte van *Sericea lespezeda* een daling van 70 % in de voedselopname van koeien (Wilkins et al., 1953).

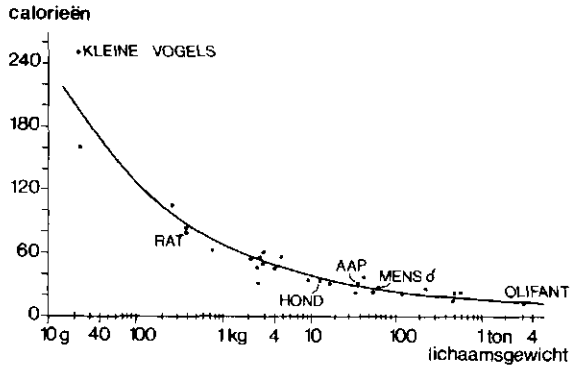
Het plotseling blootgesteld worden aan hoge doses van bepaalde toxische stoffen kan snel fataal zijn. Daarentegen is ook geconstateerd dat bij herhaaldelijk blootstellen aan kleine hoeveelheden van bepaalde stoffen koeien en schapen het vermogen ontwikkelden om steeds groter doses te tolereren zonder schadelijke effecten. Dit wijst erop dat detoxificatie-mechanismen geïnduceerd kunnen worden, hetzij fysiologisch hetzij door de selectie van bepaalde bacteriën.

Freeland & Janzen (1974) suggereren dat, om de effecten van toxische stoffen te reduceren, herbivoren niet te veel van welke soort plant dan ook moeten consumeren, dat ze zeer voorzichtig moeten zijn om nieuwe planten in hun dieet te nemen en dat ze het vermogen moeten hebben om snel de consequenties te leren van het eten van kleine hoeveelheden. Het eten van een gevarieerd dieet zou wel eens meer verband kunnen houden met het vermijden van toxische stoffen dan met een behoefte aan een verscheidenheid aan voedingsstoffen.

Kenmerken van dieren

Lichaamsgrootte

De lichaamsgrootte is gerelateerd aan veel aspecten van de oecologie en de fysiologie van herbivoren. Grote herbivoren hebben grotere absolute voedselbehoeften dan kleinere soorten, maar per eenheid lichaamsgewicht verbruiken ze minder energie vanwege een veel gunstiger oppervlakte/volume-verhouding (figuur 14). Door de lagere metabolische activiteit per eenheid lichaamsgewicht kunnen ze volstaan met een dieet van relatief lagere kwaliteit (Bell, 1971). Verschillen in lichaamsgrootte kunnen ook van invloed zijn op verschillen in voedselselectiestrategieën tussen individuen van dezelfde soort, met name bij soorten met een sterke geslachtsdimorfie. Zowel bij het Edelhert *(Cervus elaphus)* (Staines et al., 1982) als bij de Giraffe *(Giraffa camelopardalis)* (Pellew, 1984) is gevonden dat mannetjes



Figuur 14. Semi-logaritmisch verband tussen de gemiddelde warmteproduktie (cal) per kg lichaamsgewicht en het totale lichaamsgewicht.

voedsel eten van een lagere kwaliteit dan de vrouwtjes waardoor er een differentiatie in voedselselectie bestaat tussen de sexen.

Vertering

Daar de vele anatomische en fysiologische aanpassingen van het maag-darmkanaal bij herbivoren elders uitgebreid zijn behandeld (zie de bijdrage van Prins) wordt hier volstaan met het noemen van een paar consequenties die de belangrijkste verteringsstrategieën met zich mee brengen.

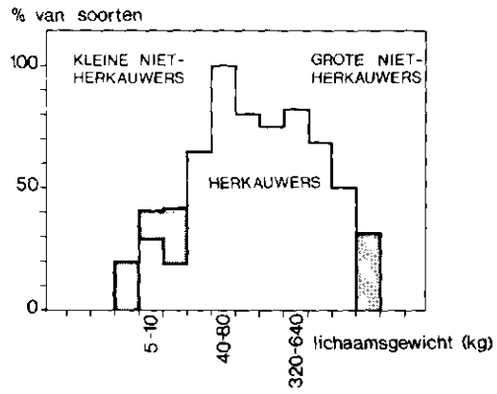
Niet-herkauwers als paarden, zebra's, neushoorns en olifanten, hebben simpele magen die een grote doorstroomsnelheid mogelijk maken. Hoewel de vertering van cellulose minder compleet is dan bij herkauwers is een grotere opname mogelijk van voer van lagere verteerbaarheid wat wel eens meer dan compenserend zou kunnen zijn. Als de verteringsefficiëntie bij grote grasetende niet-herkauwers slechts 2/3 zou zijn van die van grasetende herkauwers, zou bij een dubbel zo grote doorstroomsnelheid hun assimilatiesnelheid van voedingsstoffen 1,33 keer zo groot zijn (Bell, 1971). Het lijkt erop dat het verteringssysteem van de niet-herkauwer een groter tolerantiebereik heeft waardoor een veel groter deel van het plantemateriaal potentieel geschikt voedsel is, dan bij een herkauwer van dezelfde grootte.

Er zijn echter ook aanwijzingen dat niet-herkauwers minder goed in staat zijn om secondaire plantestoffen te tolereren dan herkauwers vanwege het ontbreken van microbiële detoxificatiemogelijkheden in de maag. Dit vermogen is wel aangevoerd om het ontstaan van meer magen evolutionair te verklaren (Van Soest, 1982).

Herkauwers worden gekenmerkt door het bezit van meer magen. Hierdoor is de doorstroomsnelheid van het voedsel langzamer dan bij niet-herkauwers maar de vertering is completer. Een voorwaarde is wel dat de retentietijd niet te lang moet worden. Het vereiste minimum kwaliteitsniveau van het voedsel ligt bij herkauwers dus hoger dan bij niet-herkauwers: de celwanden moeten vooral niet te veel lignine bevatten (Van Soest, 1982).

Tussen de herkauwers bestaan verschillen in onder andere de relatieve grootte van de verschillende maagcomponenten en in de mate waarin het maagoppervlak vergroot wordt door papillen. Op grond daarvan is een indeling gemaakt in 'concentrate selectors', 'bulk & roughage feeders' en 'intermediate feeders' (zie bijdrage Prins). Deze structurele kenmerken beïnvloeden het scala aan planteweefsels dat efficiënt benut kan worden. Zo kan bij voorbeeld de eland-antilope *(Taurotragus oryx)*, een 'intermediate feeder', ondanks de overeenkomstige lichaamsgrootte, vezelig gras lang zo goed niet verteren als een koe vanwege een grotere doorstroomsnelheid. Aan de andere kant kunnen koeien in de problemen komen als ze veel dicotyle plantesoorten eten omdat ze niet kunnen compenseren voor de toegenomen fermentatiesnelheid (Owen-Smith, 1982). Vanwege de grotere doorstroomsnelheid bij 'concentrate selectors', eten deze dieren wat meer dan echte grazers: ongeveer 3,5–4 % van het lichaamsgewicht aan droge stof per dag tegen ongeveer 2–3 %.

Het lijkt dat de verteringsefficiëntie van het meermagensysteem beperkingen stelt bij zowel een minimum als een maximum lichaamsgrootte (Van Soest, 1982). Zowel de hele grote als de hele kleine herbivoren zijn dan ook niet-herkauwers (figuur 15).



Figuur 15. Verdeling van herkauwers en niet-herkauwers over de verschillende gewichtsklassen. Gerasterd = niet-herkauwende voormaagverteerders.

De hoeveelheid meetbare energie (bij voorbeeld vetzuren, koolhydraten) die uit het voedsel moet worden geabsorbeerd per eenheid lichaamsgewicht, neemt toe met afnemende lichaamsgrootte. Omdat de produktie van vrije vetzuren limiterend kan worden en bovendien minder efficiënt is dan de directe vertering van koolhydraten is er een ondergrens van ongeveer 4–6 kilo beneden welk lichaamsgewicht pensfermentatie niet meer efficiënt is. Daar de verblijftijd toeneemt met de lichaamsgrootte en de verteerbaarheid toeneemt bij langere verblijftijd, wordt bij een bepaalde lichaamsgrootte een punt bereikt waarbij zonder selectieve retentie toch nog een behoorlijk complete vertering mogelijk is. Bij nog grotere lichaamsgrootte is de verwachte retentietijd meer dan voldoende om celwanden te verteren. Erg grote herbivoren hebben dus geen behoefte aan selectieve retentie en lijken eerder via grotere doorstroomsnelheid de opbrengst aan energie te optimaliseren.

Mondstructuur

Herbivoren vertonen verschillen in grootte van de bek en in de hoek waaronder de onderste snijtanden zijn ingeplant. Dit gaat samen met verschillen in afbijttechniek en in hapgrootte: verschillende componenten van planten worden door verschillende soorten herbivoren geselecteerd.

Blad- en twijgetende herbivoren als duikers en koedoes hebben een relatief smalle bek terwijl grazers als wildebeesten juist een tamelijk brede bek hebben (Bell, 1970). Een smalle bek bevordert het vermogen om selectief bepaalde groepjes bladeren te consumeren in een hoge grasbegroeiing, terwijl een brede bek juist meer effectief is bij een constante opname die pas voldoende groot is in relatief korte grasvegetaties.

Aanpassingen aan voedseltekorten

Het voorkomen van 'slechte' seizoenen in de meeste klimaatzones, zowel voor wat betreft de kwantiteit als de kwaliteit van het beschikbare voedsel, heeft geleid tot aanpassingen om zo goed mogelijk deze perioden te kunnen overbruggen.

Vetreserves

Veel hoefdieren leggen in het groeiseizoen vetreserves aan die in slechte tijden gemobiliseerd worden. Het is echter opvallend dat Afrikaanse hoefdieren veel minder lichaamsvet opslaan dan soorten uit de gematigde en boreale streken. Een reeks van onderzochte Afrikaanse soorten bleek maximaal slechts 7 % vet (van het slachtgewicht) te hebben terwijl soorten van hogere breedtegraden wel 25 % vet kunnen opslaan (Kay et al., 1980). Waardoor dit verschil wordt veroorzaakt is niet zonder meer duidelijk. Een mogelijke reden is dat grote vetreserves een te negatief effect hebben op de thermoregulatie of op de wendbaarheid en snelheid om predatoren te ontlopen. Een relatief grote vetreserve werd gevonden bij nijlpaarden (7–11 %) die zowel minder gevoelig zijn voor predatie als voor warmtestress (Kay et al., 1980).

Naast vetreserves gaan Afrikaanse hoefdieren echter ook spierweefsel metaboliseren in het droge seizoen (Duncan, 1975).

Foto 10. Rendieren kunnen enorme hoeveelheden vet opslaan om daarmee de lange poolwinter door te komen.

Ureum recycling

Veel herbivoren kunnen enigszins compenseren voor een laag stikstofgehalte in het dieet door het reabsorberen van ureum dat anders via de urine zou worden uitgescheiden. Het ureum wordt naar de voormagen getransporteerd waar het weer gebruikt kan worden voor de microbiële eiwitsynthese. Dit vermogen is onder meer aangetoond bij kamelen, schapen, lama's en rendieren (Kay et al., 1980).

Bij een dieet met een laag eiwitgehalte en met voldoende verteerbare koolhydraten kan wel 90 % van het ureum hergebruikt worden. Hierdoor wordt de biologische waarde van het dieet-eiwit sterk vergroot. (Kay et al., 1980). Bij een daling van het eiwitgehalte van 26 % naar 5 % in het dieet van witstaartherten steeg de biologische waarde ervan van 55 naar 87 %.

Seizoensvariatie in opname

Bij een aantal diersoorten is een seizoensritmiek geconstateerd in de vrijwillige voedselopname. Daarbij wordt in de zomer een piek bereikt terwijl de opname in de winter daalt tot ongeveer de helft van de zomerwaarde.

Bij deze soorten als witstaartherten, reeën en rendieren vindt in de winter een daling van de metabolische activiteit plaats waardoor warmteverliezen worden verkleind. De cyclus staat waarschijnlijk onder invloed van de daglengte en heeft duidelijk voordelen voor herbivoren op hogere breedtegraden. Het maakt het hen mogelijk om in de zomer grote vetreserves aan te leggen terwijl de begrazingsdruk op de vegetatie in de winter wordt verminderd.

Grote herkauwers in de droge tropen vertonen eveneens een duidelijke seizoensvariatie in lichaamsgewicht (McCown et al., 1981), maar het is niet bekend of dat eenvoudig een gevolg is van variatie in het beschikbare voedsel of van veranderingen in de voedselbehoefte. Indien het laatste het geval is zal een andere stimulus nodig zijn dan de daglengte.

Grazen

Voedselselectie

Herbivoren gaan bij het zoeken van voedsel selectief te werk. Die selectie kan plaatsvinden op een aantal niveaus, die tot op zekere hoogte na elkaar komen. De eerste keuze is die van een plantengezelschap of een vegetatiestructuur waarbinnen het dier gaat foerageren. Vervolgens kan het dier kiezen tussen de verschillende soorten planten en ten derde is er nog de keuze betreffende delen van planten die gegeten kunnen worden. In de voornoemde reeks neemt in principe de mate waarin kwalitatief voedsel verkregen kan worden toe. Nu verschillen soorten herbivoren in de mate waarin ze deze niveaus doorlopen terwijl het voor generalisten vaak al voldoende is om alleen het niveau plantengezelschap te kiezen.

Het vermogen en ook de noodzaak om te selecteren is sterk afhankelijk van de reeds besproken diereigenschappen zoals lichaamsgewicht, verteringsfysiologie en van andere specifieke aanpassingen. De combinatie van de verschillende eigen-

Tabel 8. Enkele karakteristieken van Impala, Topi en Afrikaanse buffel.
(Uit Sinclair & Norton-Griffiths, 1979.)

	Impala	Topi	Afrikaanse buffel
Lichaamsgewicht	50–60 kg	120 kg	700 kg
Bekbreedte	3–4 cm	6 cm	12 cm
Dieet in droge seizoen	veel houtige gewassen	grassen	grassen
Dieet in natte seizoen	voornamelijk grassen	grassen	grassen
Foerageerstrategie	'intermediate feeder'	grazer	grazer

schappen met het erbij horende selectieve gedrag schept de mogelijkheid dat soorten naast elkaar in hetzelfde gebied kunnen leven zonder dat concurrentie daarbij een overheersende rol hoeft te spelen.

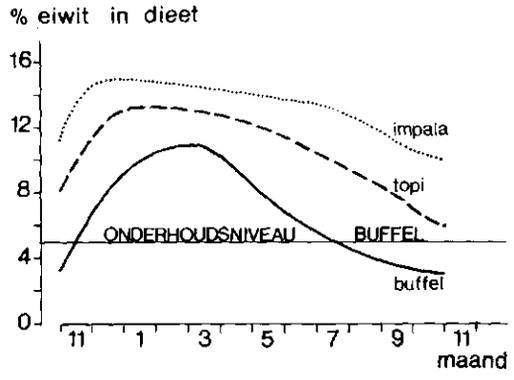
Een voorbeeld van drie min of meer sedentaire diersoorten te weten de impala *(Aepyceros melampus),* de topi *(Damaliscus korrigum)* en de Afrikaanse buffel in het Nationale Park Serengeti (Oost-Afrika) kan dit principe verduidelijken (Sinclair & Norton-Griffiths, 1979). In tabel 8 zijn enkele eigenschappen van deze soorten naast elkaar gezet. De impala is een middelgrote antiloop die in het natte seizoen voornamelijk grassen eet met een sterke preferentie voor blad en bladschede. In het algemeen wordt vezelig materiaal gemeden en om dat te bereiken moeten de dieren steeds wisselen tussen verschillende plantengezelschappen, plantesoorten en delen van planten. In de Serengeti worden zeker 70 verschillende soorten planten gegeten. De impala doorloopt dus steeds alle niveaus van selectie en vertoont daarbij een grote variabiliteit.

De topi is een grote antiloop en een echte grazer. Wat betreft de plantengezelschappen lijken topi's afhankelijk van het seizoen te selecteren op plantengezelschappen die meer door hun structuur van elkaar onderscheiden kunnen worden dan door soort en samenstelling. Ook topi's vertonen een sterke preferentie voor het blad van grassen. In het natte seizoen verblijven ze in gebieden met vrij korte grassen en veel groen blad, in het droge seizoen gebruiken ze gebieden met een grote biomassa aan grassen met lange bladeren.

De Afrikaanse buffel verspreidt zich in het natte seizoen sterk en benut dan een reeks van verschillende plantengezelschappen. In het droge seizoen concentreren de dieren zich in de buurt van water en mijden het open grasland. Door de grote bek zijn ze niet goed in staat om individuele bladeren van bij voorbeeld grassen te selecteren; ze hebben voorkeur voor hoge grassen. Toch nemen ze bij voorkeur bladeren en ze proberen dit zo lang mogelijk vol te houden in het droge seizoen.

Een vergelijking van de drie soorten laat zien dat ze alle drie zoveel mogelijk proberen te selecteren, maar de mate waarin dat lukt is gerelateerd aan hun dierspecifieke eigenschappen. De impala selecteert op meer niveaus dan de buffel, terwijl de topi een tussenpositie inneemt.

De verschillen worden weerspiegeld in de variatie in de eiwitconcentratie van het dieet in de verschillende seizoenen (figuur 16). Figuur 16 maakt een aantal verschillen duidelijk:



Figuur 16. Seizoensvariatie in de opname van ruw eiwit van drie soorten herbivoren in het Nationale Park Serengeti (naar Sinclair & Norton-Griffiths, 1979).

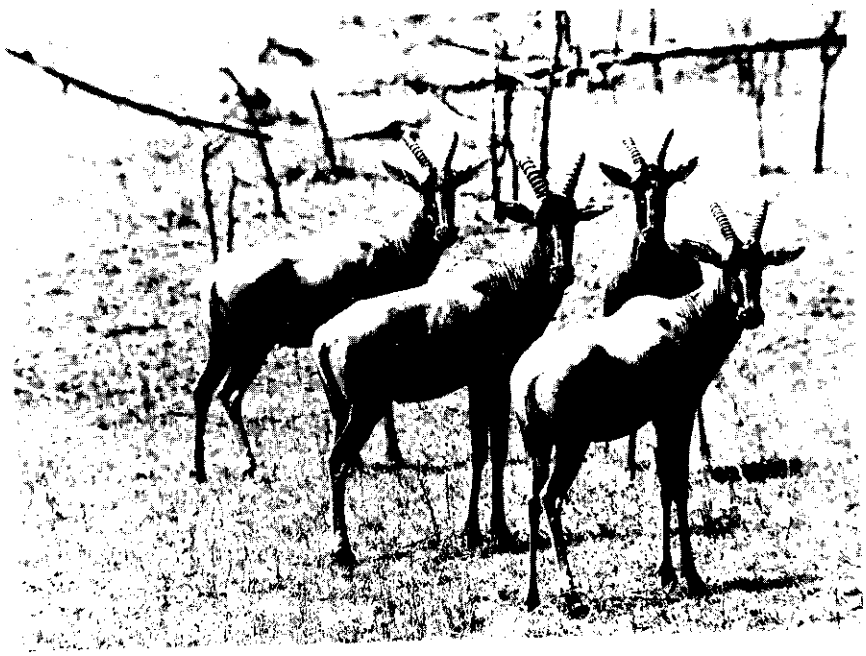
- Er is een consistent verschil in de eiwitconcentratie in het dieet van de drie soorten. Hiermee wordt het eerder genoemde principe verduidelijkt, dat grotere dieren per eenheid lichaamsgewicht met lagere kwaliteit genoegen kunnen nemen.
- Bij de kleinste gaat de eiwitconcentratie het eerst omhoog en bij de buffel het laatst. Dit wijst erop dat de kleinste, de meest selectieve soort, het meest profiteert van de nieuwe grasgroei na de eerste regens.
- Midden in de regentijd zijn de verschillen het kleinst. Dat wijst erop dat, wanneer de verschillen in eiwit tussen plantedelen het geringst zijn, er het minst gewonnen wordt door selectie. Het dieet van de buffel is dan maar weinig 'slechter' dan dat van de topi en de impala.
- De kwaliteit van het voedsel van de kleinere soorten neemt na de regentijd snel af. Anderzijds daalt bij de buffel het eiwitgehalte behoorlijk onder het onderhoudsniveau (figuur 12), terwijl het bij de topi op de grens zit. De impala blijkt als intermediate feeder met een grote flexibiliteit in voedselselectiestrategie een hoog niveau te handhaven.

Hoewel er een sterke overlap is in de leefgebieden van de drie soorten, treedt er toch in belangrijke mate oecologische separatie op door de verschillen in voedselselectie. De scheiding is echter niet compleet en met name in het droge seizoen wanneer eiwit althans voor topi en buffel beperkend is, zal zeker concurrentie een belangrijke factor zijn in het handhaven van de oecologische separatie.

Optimaal dieet

In de afgelopen tijd zijn modellen ontwikkeld om het voedselzoekgedrag van dieren te verklaren en te voorspellen. De algemene theorie die hierbij naar voren is gekomen wordt wel aangeduid met 'optimal foraging theory', vanuit de aanname dat er in het voedselzoekgedrag altijd iets centraal staat dat gemaximaliseerd of geminimaliseerd wordt. De algemene procedure voor het vinden van het optimale dieet bestaat uit drie stappen (Schoener, 1971):

A



B

C

Foto 11. Drie soorten Afrikaanse herkauwers met een verschillende voedselstrategie. A. Impala's. B. Topi's. C. Afrikaanse Buffel

- kies munteenheid,
- kies de juiste kosten-baten functie,
- bepaal van die functie het optimum.

De gekozen munteenheid is meestal energie. Kosten zijn bij voorbeeld foerageertijd, hap-inspanning, vluchten, etc.; baten zijn bij voorbeeld dieetwaarde, hoeveelheid netto energie, etc. Als kosten-batenfunctie wordt vaak de relatie tussen het dieet van het dier en de netto snelheid van energie-opname genomen. Het optimum wordt gevonden door het dieet te bepalen dat de netto snelheid van energie-opname maximaliseert, rekening houdend met een aantal beperkingen. Hoewel dit model een aantal oplossingen kent, komen hier twee hoofdtypen van optimaal voedselzoeken uit voort:

- Tijdsbespaarders ('time-minimizers') – dit zijn dieren die er voordeel bij hebben om in een vaste voedselbehoefte in een zo kort mogelijke tijd te voorzien.
- Energieverruimers ('energy-maximizers') – dit zijn dieren die er voordeel bij hebben om binnen een gegeven hoeveelheid tijd zoveel mogelijk energie te vergaren.

In beide categorieën wordt de energie-opname vergroot tijdens het foerageren en als er geen andere factoren, zoals predatie, een rol spelen valt een dier of in de ene of in de andere categorie. Van dit model kunnen een aantal eigenschappen van een optimaal dieet worden afgeleid en in een aantal gevallen klopt het model met onderzoeksresultaten (Pyke et al., 1977).

De theorie is echter nog maar weinig toegepast op herbivoren, waarschijnlijk veroorzaakt doordat het voedselpakket veelal complex van samenstelling is. Zo

hebben verschillende delen van planten verschillende verteerbaarheid, terwijl de verteerbaarheid ook nog varieert van seizoen tot seizoen.

Er is ook kritiek mogelijk op de bruikbaarheid van het model bij herbivorie, als uitsluitend energie als munteenheid gebruikt zou worden. In de eerste plaats zijn er aanwijzingen dat sommige herbivoren nutriënt- en energierijke planten mijden vanwege te grote concentraties aan schadelijke stoffen (Westoby, 1974; Freeland & Janzen, 1974). Bryant & Kuropat (1980) vonden voor een reeks van subarctische browsers waaronder de eland *(Alces alces)* een voorkeur voor verouderde takken van bomen en struiken met lage concentraties aan secondaire plantestoffen in de winter. Daarnaast kunnen ook beperkende nutriënten een rol spelen. Zo selecteren sommige dieren planten om in hun eiwitbehoeften te voorzien, andere om in hun mineralenbehoeften te voorzien en weer andere een hoge energieconcentratie, waarbij dat materiaal juist weinig andere nutriënten kan bevatten. De 'optimal foraging' theorie kan betreffende herbivoren wel degelijk goede perspectieven bieden, wanneer naast energie ook andere parameters in de beschouwing worden betrokken.

Er is een studie bekend waarin deze benadering is toegepast (Belowsky, 1978). In zijn werk aan de eland heeft Belowsky het waargenomen dieet vergeleken met de verwachte optimale diëten wanneer de eland of een tijdsbespaarder of een energieverruimer zou zijn. Een dergelijke test leidde echter alleen tot resultaat als hij ook rekening hield met het feit dat de eland een bepaalde hoeveelheid natrium per dag nodig heeft, die wordt opgenomen uit aquatische planten met een lage energieconcentratie. Het bleek dat in dat geval het dieet van een eland het meest overeen kwam met dat van een energieverruimer. Belowskys model kon ook het optimale gewicht van een volwassen eland voorspellen. Zeer interessant daarbij was dat het model voorspelde dat een stier kleiner zou moeten zijn dan een koe terwijl het omgekeerde het geval is. Het gevonden gewicht van de koeien was wel in overeenstemming met de verwachting. Mogelijk interfereert de invloed van de sexuele selectie met het gewicht van de stieren, zoals dat gewicht zou moeten zijn vanuit het oogpunt van optimale voedselselectie.

Gevolgen van grazen voor plant en dier

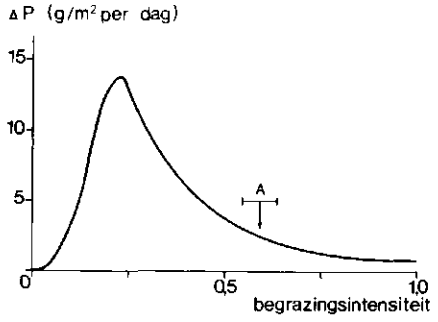
Een specifieke eigenschap van de predator-prooirelatie zoals die tussen herbivoren en hun voedselplanten bestaat is dat meestal maar een deel van de prooi wordt geconsumeerd. Er blijft een rest over van waaruit regeneratie kan plaatsvinden waardoor de plant op een later tijdstip weer geëxploiteerd kan worden. Een deel van het geconsumeerde plantemateriaal komt in de vorm van urine en mest weer in de bodem terug. Op deze wijze wordt de omloop van nutriënten in het systeem vergroot en versneld. Gedeeltelijke defoliatie van met name grassen brengt veel mechanismen op gang waarvan het resultaat in het algemeen een stimulering van de produktiviteit is. De hergroei van grassen is daar enigszins op ingesteld omdat het basale meristeem meestal onbeschadigd blijft. De produktiviteit-verhogende mechanismen zijn vaak erg complex en met elkaar verweven, maar ze kunnen worden ingedeeld in interne en externe mechanismen (McNaughton, 1983).

Interne mechanismen zijn fysiologische veranderingen en veranderingen in de

ontwikkeling van de plant, terwijl externe mechanismen veranderingen van de omgeving met zich mee brengen. De belangrijkste interne mechanismen zijn:
- Een toename van de fotosynthese-activiteit in het resterende weefsel (McNaughton, 1983);
- De activering van meristemen waardoor scheutvorming wordt bevorderd;
- De reallokatie van assimilaten van opslag-organen naar de meristemen (Gifford & Marshall, 1973).

Externe mechanismen die kunnen resulteren in hergroei zijn onder andere een verbetering van het microklimaat, een verhoging van het nutriëntenniveau en een verbeterde watervoorziening voor de resterende weefsels (McNaughton, 1983). Mogelijk is er een direct effect door groeistimulerende stoffen in het speeksel van het grazende dier (Dyer, 1980).

De groeistimulatie die het gevolg is van de genoemde mechanismen kan zodanig zijn dat de uiteindelijke netto primaire produktie hoger is dan wanneer er niet begraasd zou zijn. Uit knipexperimenten is vaak gebleken dat bij een bepaalde optimum defoliatie-intensiteit en -frequentie de groeistimulatie het grootst is (McNaughton, 1979b; figuur 17). Er zijn echter maar weinig gegevens over de veranderingen in de primaire produktie onder natuurlijke omstandigheden waarbij de herbivoren zelf betrokken zijn. McNaugthon (1979b) vond in de Serengeti dat de begrazingsdruk van wildebeesten vele malen groter was dan in het in knipexperimenten vastgestelde optimum waarbij de produktiviteit het grootst zou zijn. Er lijken te veel factoren werkzaam om te kunnen generaliseren. De nu beschikbare literatuur laat eigenlijk maar één generalisatie toe: vooropgesteld dat er na defoliatie een periode van groei mogelijk is, dan heeft het weghalen van een deel van het vegetatieve weefsel slechts zelden een evenredige vermindering van de uiteindelijke opbrengst tot gevolg. Het regelmatig opnieuw begrazen van bepaalde plekken door dieren van dezelfde soort is bij een aantal herbivoren gevonden, onder meer bij schapen (Bakker et al., 1984). Het is een normaal verschijnsel bij herbivoren die grasvegetaties exploiteren (een voorbeeld is de veehouderij). Prins et al. (1980)



Figuur 17. Effect van de (gesimuleerde) begrazingsintensiteit op de bovengrondse produktie van grassen (ΔP). A: werkelijke begrazingsintensiteit (gemiddelde + 95 % betrouwbaarheidsinterval) van het wildebeest in het natte seizoen (uit McNaughton, 1979b).

vonden op de kwelder van Schiermonnikoog in het voorjaar dat rotganzen, foerageerend in grote groepen dezelfde plekken om de vier dagen opnieuw begraasden. Daarbij werd steeds ongeveer 30 % van het bladmateriaal verwijderd. Uit knipexperimenten bleek dat een defoliatie van 30 %, gekoppeld aan een 4-daags interval de grootste hergroei van het planteweefsel tot gevolg had.

Meer soorten profiteren soms van het primaire produktie-verhogend effect van grazen. Zo vond McNaughton in de Serengeti dat een tijdelijk grote concentratie van wildebeesten op bepaalde plaatsen een groeistimulerend effect had, waardoor er een korte groene grasmat ontstond met een hoge biomassadichtheid. Nadat de wildebeesten *(Conochaetes taurinus)* waren vertrokken concentreerden zich op deze grasvlakten de kleinere Thomson's gazellen *(Gazella thomsoni).* Het bleek dat de consumptie van de Thomson's gazellen in deze door de wildebeesten bezochte grasvlakten groter was (1,05 $g \cdot m^{-2} \cdot dag^{-1}$) dan op de vlakten die niet door de wildebeesten waren begraasd (0,27 $g \cdot m^{-2} \cdot dag^{-1}$). Wildebeesten vergrootten dus de voedselopname van de Thomson's gazellen: facilitatie (Bell, 1971).

Effecten van voedsel op de sociale organisatie van de dieren

Naast de reeds besproken aanpassingen van het dier onder invloed van de kwalitatieve en kwantitatieve variatie in het voedselaanbod zijn er ook effecten op de sociale organisatie. Daar er echter nog veel meer invloeden werkzaam zijn die de sociale organisatie van een soort bepalen (bij voorbeeld predatie) is het vaak moeilijk aan te geven in hoeverre het in ruimte en tijd verschillend voorkomen van voedsel de sociale organisatie van een soort beïnvloedt. Toch is het mogelijk om enkele generalisaties te maken. Het voor herbivoren aanwezige voedsel is ruwweg in te delen in twee categorieën:

- Permanent, maar in beperkte hoeveelheden aanwezig hoogwaardig voedsel
- Veelal overvloedig, soms weinig aanwezig, minder hoogwaardig voedsel.

Het hoogwaardige type voedsel komt vooral voor in begroeiingen rijk aan struiken en bomen waardoor met name de kleinere diersoorten dit type voedsel benutten. De hoge voorspelbaarheid van het voedsel en de geringe voordelen van groepsvorming tegen predatie hebben ertoe geleid dat deze soorten veelal territoriaal en solitair of in kleine groepen leven.

De produktie van het tweede type voedsel is minder voorspelbaar en is vaak tijdelijk geconcentreerd op plekken die in grootte variëren. Dit voedsel komt meer voor in open begroeiingen en het zijn vooral de grotere diersoorten die dit voedsel benutten. De openheid van het leefgebied staat groepsvorming toe, welke bij sterke synchronisatie van gedrag leidt tot effectieve verdediging tegen predatoren.

Wiens (1976) heeft laten zien hoe de mate van voorspelbaarheid in het voorkomen van voedsel consequenties heeft voor de sociale organisatie, (home-ranges, kuddevorming en nomadisme).

Hoewel groepsvorming voornamelijk geïnduceerd zou worden door predatie (Wilson, 1975), zou het in groepen foerageren ook voordelig kunnen zijn in verband met een efficiënte exploitatie van voedselbronnen. Het voorbeeld van de rotganzen op Schiermonnikoog (Prins et al., 1980) lijkt dit idee te ondersteunen hoewel het voor hoefdieren nog niet is aangetoond.

De variatie in het voedselaanbod kan ook van invloed zijn op de sociale organisatie binnen een soort, waarvan een aantal voorbeelden volgen. De verklaring van een aantal voorbeelden wordt daarbij aan de lezer overgelaten. Een opvallend verschijnsel is bij voorbeeld groepsvorming van doorgaans solitaire soorten op open vlakten. Dit is bekend van het ree *(Capreolus capreolus)*, maar ook van elanden. Geist (1974) zag eens een groep van meer dan 36 elanden op een open met sneeuw bedekte helling! Bij veel Afrikaanse hoefdieren lijkt de groepsgrootte toe te nemen als de hoeveelheid voedsel afneemt (Estes, 1974). Bij de Afrikaanse buffel daarentegen was de gemiddelde kuddegrootte in het natte seizoen 500 en in het droge seizoen 100 of minder (Sinclair, 1977). Ook de topi vormt een uitzondering (Sinclair & Norton-Griffiths, 1979). Vegetatiestructuur lijkt hier belangrijker dan voedselaanbod.

Tabel 9. Gemiddelde groepsgrootte en home-range van Topi-vrouwtjes in het bos en op open vlakte. (Uit Sinclair & Norton-Griffiths, 1979.)

	Bos	Open vlakte
Gemiddelde groepsgrootte	4 individuen	1098 individuen
Home-range	2 km²	184 km²

Foto 12. In de winter, maar ook in het open veld komt groepsvorming voor bij het overwegend solitair levende ree.

Co-evolutie

Tot nu toe is het grazen van dieren vooral besproken in relatie tot de variatie in de plantengroei in de ruimte en in de tijd. Herbivoren kunnen echter ook een grote invloed uitoefenen op de vestiging, groei en het voortplantingssucces van de planten. Op hun beurt kunnen planten aanpassingen (of bepaalde verdedigingstechnieken) ontwikkelen tegen vraat. Deze wederzijdse beïnvloeding leidt tot afhankelijke interacties die werkzaam zijn op de evolutie van de soorten die bij de interacties betrokken zijn. Daardoor kan men spreken van co-evolutie.

De reacties van planten op vraat kunnen zowel morfologisch/anatomisch als biochemisch van aard zijn. Morfologisch/anatomische aanpassingen zijn bij voorbeeld stekels, maar ook het bij veel houtige gewassen voorkomende dichte netwerk van takken. Een dergelijk netwerk zou een deel van de plant afschermen van vraat (McNaughton, 1984). Een korte dichte grasmat die ontstaat bij begrazing is een typisch voorbeeld van groeivormselectie. De voortdurende vraat leidt tot een sterke selectie op de produktie van kleine scheuten, terwijl in het algemeen ook meer scheuten gevormd worden. De dominantie van bepaalde groeivormen kan een gevolg zijn van het feit dat uit een reeks van bestaande oecotypen (van een soort) die groeivormen een selectief voordeel genieten onder begrazing. Ook zou de begrazingsdruk bepaalde mutaties kunnen bevoordelen. Zo blijken er slechts heel weinig gen-mutaties nodig te zijn om het hele complex aan dwerggroeivormen te verkrijgen (McNaughton, 1984).

Biochemische aanpassingen van planten zijn de reeds besproken secondaire plantestoffen. De door Cates & Rhoades (1977) gehanteerde indeling van antivraatstoffen in twee categorieën werd ook door Feeny (1976) gebruikt om planten in twee groepen in te delen:

- Apparente soorten. Dit zijn veel voorkomende en/of opvallende, veelal houtige planten; ze groeien langzaam, zijn competitief en kenmerkend voor late successie- of climax stadia van de plantengemeenschappen; ze investeren veelal in een dure, kwantitatieve verdediging (bij voorbeeld tanninen) om een breed scala van specialistische herbivoren af te schrikken.
- Niet-apparente soorten. Dit zijn zeldzame en/of niet opvallende, vaak kruidachtige annuellen; ze groeien snel en zijn kenmerkend voor vroege successie-stadia van plantengemeenschappen. Deze soorten investeren in relatief goedkope kwalitatieve chemische verdedigingen (bij voorbeeld toxinen) om generalisten te ontmoedigen.

Deze indeling geeft aan dat bij planten grofweg twee biochemische antiherbivoortactieken geëvolueerd zouden kunnen zijn om schade door vraat te voorkomen. Deze verdediging kan echter doorbroken worden door co-evolutie van detoxificatiemechanismen, te ontwikkelen door een beperkt aantal specialistische herbivoren (zie ook fig. 3).

Zowel de morfologische als de biochemische verdediging van planten tegen predatoren is al in een heel vroeg stadium van de evolutie ontstaan. In het begin van het Devoon begint al de co-evolutie tussen de eerste landplanten, arthropoden en schimmels. De stengelmorfologie van de planten verandert (stekels) als verdediging tegen sapzuigers en ook werden al vrij snel bepaalde terpenen ontwikkeld waardoor sporen een grotere weerstand kregen (Swain, 1978). Polyfenolen komen ook al voor

in het Paleozoicum, waardoor cellulose en hemicellulose worden beschermd tegen de snelle afbraak van schimmels. De koppeling van deze polyfenolen aan de celwandpolysacchariden kan het begin geweest zijn van de lignificatie van de celwanden. Veel antivraat mechanismen zijn ontwikkeld tegen vraat van insekten en schimmels; ze kunnen echter tevens zeer effectief zijn tegen de vraat van later geëvolueerde herbivoren, bij voorbeeld herkauwers (zie voorts de bijdrage van Joenje).

Planten als voedsel geanalyseerd

B. Deinum

Inleiding

In deze bijdrage worden methodieken behandeld ter bepaling van de kwaliteit van planten als voedsel voor herbivoren. Deze methodieken zijn uiteraard sterk bepaald door de behoeften van de dieren zoals die aan energie, eiwit, vitaminen en mineralen. Deze dienen in een zo harmonisch mogelijke verhouding te worden opgenomen, want een tekort of overmaat kan funest zijn. De behoeften aan de verschillende voedselcomponenten zijn in meer of mindere mate dier-specifiek en hangen onder meer af van het lichaamsgewicht en de maagstructuur (zie de bijdragen van Prins en van Van Wieren).

De plant

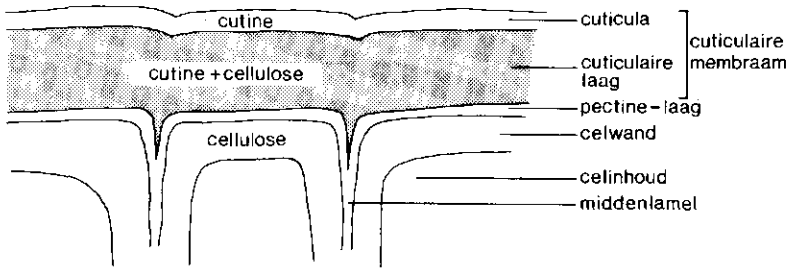
Anatomie van de cel

De cel vormt de structurele basiseenheid van de plant. In de plant zijn verschillende typen weefsels te onderscheiden, zoals parenchym en sclerenchym. Elk weefsel wordt gekenmerkt door een specifieke structuur van haar cellen.

In grote lijnen is het bouwplan van de cel steeds hetzelfde. Men onderscheidt een celwand die de celinhoud afschermt van het omliggende. Voor het herbivoor is de structuur van met name de celwand van belang. Deze celwand bestaat voornamelijk uit cellulose al dan niet met lignine. Haar langketenige moleculen zijn gegroepeerd in microfibrillen. De ruimte tussen deze microfibrillen is gevuld met andere stoffen, zoals pectine en hemicellulose, die ook de binnenbekleding van de celwand vormen (Stace, 1965). De middenlamel scheidt de celwanden van twee aangrenzende cellen van elkaar. Hij is hoofdzakelijk samengesteld uit pectinen, calcium en magnesium.

De cellaag die het inwendige van de plant afschermt van de omgeving, de epidermis, onderscheidt zich van andere weefsels door de aanwezigheid van een beschermlaag op het buitenoppervlak. Deze bescherming, de cuticulaire membraan, bestaat uit twee lagen (Stace, 1965). De binnenste, de cuticulaire laag, is opgebouwd uit cellulose met daarin kernen van cutine. De buitenste laag, de cuticula, bestaat alleen uit cutine.

Figuur 18 geeft op schematische wijze de bouw van de epidermis. De scheiding is meestal niet zo scherp als aangegeven; vaak is er sprake van een geleidelijke



Figuur 18. Bouw van epidermiscellen en cuticulaire membraan bij hogere planten (naar Stace, 1965).

overgang. Over het algemeen neemt naar buiten het gehalte aan cutine toe en naar binnen het gehalte aan cellulose.

Seizoensverloop

Door het seizoen heen kan het gehalte van de verschillende bestanddelen in planten en dus de beschikbaarheid daarvan nogal wisselen. Begint een vegetatie na een periode van koude of droogte weer uit te lopen, dan vormen de eerste bladeren een hoogwaardig voedsel door het hoge gehalte aan celinhoud en geringe hoeveelheden slecht of niet verteerbare celwandbestanddelen. Bij verdere groei raakt de bodemvoorraad aan beschikbare minerale stikstof en andere mineralen geleidelijk uitgeput. De gehalten aan deze stoffen in de plant dalen dan ook en wel sneller dan de hoeveelheid in de planten beschikbare energie.

Dit betekent dat er in de jonge planten een relatieve overmaat is aan eiwit en mineralen ten opzichte van de energie-inhoud in koolhydraten en dergelijke; in de oude planten is er een relatief tekort aan deze bestanddelen. Bemesten met stikstof en mineralen kan dit tekort verminderen. Zulke tekorten aan eiwit en mineralen komen duidelijk naar voren, wanneer de dieren gedwongen worden de hele vegetatie af te grazen. Is de begrazingsdruk lager, dan kunnen de dieren selecteren en zijn ze veelal in staat de voedzame delen te consumeren en de minder voedzame te versmaden. Treedt zulk een selectie op, dan zal een onderzoeker niet kunnen volstaan met de bemonstering van de hele vegetatie. Hij is dan eveneens gedwongen te bemonsteren wat de dieren selecteren, hetgeen een lastig probleem is.

Antikwaliteitsstoffen

Voor een goede benutting van de verschillende bestanddelen van de plant door de micro-organismen in de gastheer, de herbivoor, moet het aandeel van hinderlijke, schadelijke of zelfs giftige zogenaamde antikwaliteitsstoffen in de plant zo laag mogelijk zijn. Onder deze groep vallen de verschillende alkaloïden, tanninen, saponinen, cyanogene glucosiden, oestrogenen en de toxinen van de microflora die op de planten leeft. Zulke stoffen kunnen de vertering remmen of, na opname in het

Foto 13. Met de hand kunnen pensmonsters uit de spijsbrij genomen worden.

bloed, de stofwisseling van het dier verstoren, de reproduktie-cyclus in de war sturen of door vergiftiging het dier zelfs doden.

Soms is de microflora in de voormagen van de herkauwer in staat om – na enige aanpassing – bepaalde antikwaliteitsstoffen te neutraliseren. Talloze plantesoorten bevatten zulke antikwaliteitsstoffen (zie bijdrage Joenje) en de soorten die er betrekkelijk arm aan zijn, zijn mede daarom geselecteerd voor het gebruik van landbouwhuisdieren (bij voorbeeld grasachtigen en klavers).

Grazers in natuurlijke vegetaties zullen eveneens zoveel mogelijk planten met een laag gehalte selecteren. Soms kan echter de aanwezigheid van bij voorbeeld enige tannine gunstig werken, wanneer daardoor het plantaardig eiwit enigszins wordt beschermd tegen een al te snelle afbraak in de voormagen van de herkauwer.

Microbiële fermentatie

Over het algemeen zijn dierlijke enzymen in staat de celinhoud goed te hydrolyseren en geschikt te maken voor opname door de darmwand. Ook kan in enkele gevallen iets van de hemicellulose, aanwezig in de celwand, worden gehydrolyseerd. Dat er in veel dieren toch meer celwand verteerd wordt komt door de fermentatiekracht van de microflora op sommige plaatsen in het maagdarmkanaal. Bij de mens en de rat gebeurt dat op beperkte schaal in de dikke darm. Herkauwers als de koe beschikken over een zeer krachtige microflora in de voormagen (zie de bijdrage van Prins). Deze micro-organismen breken niet alleen de celwanden verregaand af, maar bovendien de celinhoud vrijwel volledig. Op het

opgenomen voedsel groeit de microflora onder uitscheiding van fermentatie-eindprodukten als azijnzuur, propionzuur en boterzuur. Via de wand van de voormagen komen deze organische zuren in het bloed en verschaffen de gastheer daarmee de benodigde energie. De in de voormagen gevormde microflora wordt grotendeels verteerd in de dunne darm en verschaft de gastheer daarmee het noodzakelijke eiwit en mineralen en dergelijke. Zo leeft de herkauwer in feite niet van het ruwvoer dat hij eet, maar van de zuren en het bacterieel eiwit. Naarmate een diersoort bedeeld is met een minder krachtige microflora dan de koe, worden de celwanden slechter verteerd en is het dier meer aangewezen op de celinhoud.

Mede door de lange verblijfsduur van circa twee dagen in het fermentatievat (met name de pens) kan de herkauwer goed profiteren van de celwanden. De mate van celwandvertering wordt bij deze lange duur uiteindelijk bepaald door de mate waarin lignine (maar ook cutine en silicaten) de celwandvezels doorvlochten heeft en dus niet alleen door het ligninegehalte. Bij kortere verblijfsduur, zoals in vele eenmagigen (dus bij grotere passagesnelheden) bepaalt lignine veel minder de celwandverteerbaarheid. Dan speelt de afbraaksnelheid en daarmee de ontsluiting van de celinhoud een grotere rol. In herkauwers is er een correlatie tussen het ligninegehalte van de celwanden en de celwandverteerbaarheid, maar deze correlatie is verre van ideaal. Dit heeft enerzijds te maken met het ontbreken van een sluitende definitie van lignine en van een sluitende analysetechniek.

Anderzijds bepalen ook andere factoren als bij voorbeeld de fysische structuur van de diverse vezels de verteerbaarheid. Hierover is nog zeer weinig bekend.

Methodieken

De karakterisering van de beschikbaarheid aan energie, eiwit en andere bestanddelen in het voedsel, met andere woorden van de kwaliteit ervan, vereist een systeem van analysetechnieken dat de schatting van de hoeveelheid, van de verteerbaarheid en van andere parameters van voedingswaarde toestaat. Er zijn veel methodieken ontwikkeld: sommige voor de bepaling van de hoeveelheid (of verteerbaarheid) van slechts één component, bij voorbeeld eiwit, andere voor de bepaling van een reeks van chemische structuren in een voedselplant. Enkele van de meest gangbare technieken worden in het hiernavolgende behandeld. Daarbij ligt de nadruk op de bepaling of schatting van de verteerbaarheid van een (potentiële) voedselplant.

Bepaling van de energie-inhoud

De schatting van de hoeveelheid energie die het voedsel aan het dier kan leveren, is moeilijker dan de bepaling van de voor het dier beschikbare hoeveelheid mineralen en vitaminen.

In een bom-caloriemeter kan men de 'bruto-energie', de verbrandingswaarde, vaststellen. Voor eiwitarme en vetarme produkten ligt de waarde rond 17 kiloJoule per gram droge plantenmassa. In eiwitrijkere en vetrijkere produkten is deze waarde navenant hoger. Slechts een deel van deze energie is beschikbaar voor het dier (tabel 10).

Tabel 10. De verwerking van energie in het rund.

		Energie ($kJ \cdot g^{-1}$)	Verliespost
Bruto energie	(BE)	17	faeces
Verteerbare energie	(VE)	(0,4–0,8) × BE	urine, methaan
Omzetbare energie[1]	(OE)	0,81 × VE	warmte
Netto energie voor:			
onderhoud	(NE)	(0,58 × 0,62) × OE	
melk vet	(NE)	(0,5 – 0,6) × OE	

1. Ook vaak aangeduid met beschikbare energie.

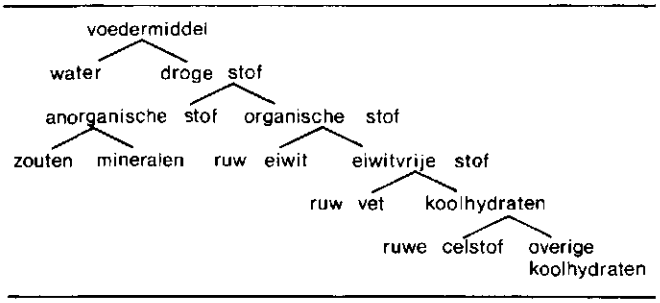
Van het opgenomen voedsel wordt een deel verteerd en de rest verlaat het lichaam als faeces. Deze verteerbaarheid kan sterk uiteenlopen als gevolg van de chemische samenstelling en de fysische structuur van het plantemateriaal en als gevolg van de verteringscapaciteit van de diersoort. Van de ontsloten chemische energie verlaat een betrekkelijk constant deel het lichaam weer via de urine en – bij herkauwers – als methaan. De rest is beschikbaar en kan benut worden voor onderhoud, lactatie, groei, arbeid en voortplanting. Bij deze omzettingen komt warmte vrij. Na aftrek hiervan blijft de netto energie over, de energie die aanwezig is in melk, vlees, vet, foetus, etc. Deze netto energie is vrij goed te schatten uit de omzetbare energie en daarmee uit de verteerbare energie. Uit een en ander kan worden afgeleid, dat bij het rund van de bruto energie zo'n 15 tot 40 % als netto energie kan worden gewonnen. In minder goede ruwvoerverwerkers zal dit percentage nog lager liggen. In de veehouderij zijn de meeste systemen van voederwaardering en voederbehoefte gebaseerd op de netto energie.

Voor de meting van verteerbare, omzetbare en netto energie zijn zeer nauwkeurige, kostbare proeven met dieren nodig, hetgeen betekent dat het aantal metingen zeer beperkt is. Algemeen is dan ook gepoogd om ten behoeve van de voederwaardering in de laboratoria bestanddelen te bepalen die goed correleren met de verteerbare, omzetbare en netto energie. Indien zulke bestanddelen gevonden worden, kan van grote aantallen monsters deze energie geschat worden. De vastgestelde correlaties gelden in principe slechts voor de diersoorten in kwestie.

Zoals aangegeven, zijn netto en omzetbare energie vrij goed te berekenen uit de 'verteerbare' energie. Daarom kan veelal volstaan worden met de schatting van deze 'verteerbare' energie; en deze komt goed overeen met de fractie verteerbare organische stof van de droge stof. Daartoe zijn meting van het asgehalte en schatting van de verteerbaarheid van de organische stof nodig.

Weender analyse

Voor de schatting van de verteerbaarheid wordt nog veel gebruik gemaakt van de Weender analyse (Weende is een dorpje bij Göttingen BRD, waar dit systeem rond 1860 is ontwikkeld). Het systeem wordt ook vaak 'proximate analysis' (globale



Figuur 19. Indeling van een voedermiddel in bestanddelen volgens de Weender-analyse.

analyse) genoemd. Hierbij wordt een voedermiddel gekarakteriseerd zoals aangegeven in figuur 19.

Voor de bepaling van de hoeveelheid droge stof is de gebruikelijke procedure het drogen van een monster in een droogoven bij een temperatuur van circa 105 °C tot een constant monstergewicht is bereikt. Bij sommige voedermiddelen kunnen naast water ook andere componenten uit het plantemateriaal ontsnappen, zoals vluchtige oliën.

Voor de bepaling van eiwit zijn diverse technieken beschikbaar. De bekendste is de Kjeldahl-methode waarbij door een destructie van het plantemateriaal de hoeveelheid stikstof wordt bepaald. De hoeveelheid eiwit wordt verkregen door vermenigvuldiging van de hoeveelheid stikstof met 6,25. Deze factor is ontleend aan de aanname dat eiwit gemiddeld 16 % stikstof bevat. Hoewel niet alle stikstof aan eiwit is gebonden, blijkt deze methode een aanvaardbare benadering voor de hoeveelheid eiwit op te leveren.

Ruwe celstof omvat de hoeveelheid organische stof die niet oplost bij het koken met verdund zuur (H_2SO_4) en verdunde loog (NaOH). Vooral deze fractie ruwe celstof wordt gebruikt als schatter van de verteerbaarheid. Aanvankelijk werd aangenomen dat dit residu onverteerbaar zou zijn. Dit is waar voor eenmagigen als de mens, maar geldt niet voor herkauwers. Zo bestaat de katoenvezel voor 100 % uit ruwe celstof die ook voor bijna 100 % verteerbaar is in koeien. Hetzelfde geldt voor het houtvrije papier waarop deze bijdrage is gedrukt. In het algemeen is ruwe celstof een gebrekkige schatter voor de verteerbaarheid van voedermiddelen. Voor sommige homogene produkten, zoals vers gras en hooi van cultuurgrasland, is de schattingskracht wat beter. Misschien zijn voor eenvoudige eenmagigen betere voorspellingen mogelijk dan voor herkauwers. Voorts is voor globale doeleinden het gehalte aan ruwe celstof als schatter beter bruikbaar dan voor (zeer) nauwkeurig onderzoek.

Van Soest-analyse

Sinds circa 1965 maakt de Van Soest analyse opgang. Bij deze analyse wordt in plantaardig materiaal allereerst een onderscheid gemaakt tussen celinhoud en celwand.

Het zinvolle van deze analyse is, dat onderscheid wordt gemaakt tussen bestanddelen naar hun verteerbaarheid. Zo is de verteerbaarheid van de celinhoud in herkauwers nagenoeg volledig, terwijl lignine, cutine en silicaat vrijwel onverteerbaar zijn. Cellulose en hemicellulose zijn op zich volledig verteerbaar, maar de vervlechting van deze polymeren met lignine, cutine en silicaat maakt de vezels minder toegankelijk. Daarom is in meermagigen de verteerbaarheid van de celwanden negatief gecorreleerd met het gehalte aan lignine, cutine en silicaat in de celwanden.

Vanuit deze benadering is nu ook de verteerbaarheid van het voedsel te berekenen. Voor Amerikaanse grassen en vlinderbloemigen heeft Van Soest (1982) gevonden:

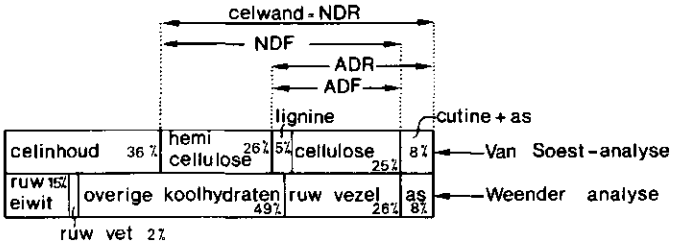
$$V_{ds} = V_{ci} \times \% \text{ cwc} \times V_{cwc} - \text{endogene excretie} =$$

$$0{,}98 \times (100 - \text{cwc}) + \% \text{ cwc} \times (181 - 96 \log \frac{L \times 100}{L + \text{cell}}) - 13$$

waarin:
V_{ds} = verteerbaarheid van droge stof,
cwc = celwandbestanddelen,
ci = celinhoud,
L = lignine,
cell = cellulose,
V_{ci} en V_{cwc} = werkelijke verteerbaarheid van respectievelijk celinhoud en celwand.

Figuur 20 geeft een beeld van de gemiddelde samenstelling van Nederlandse graslandprodukten (vers gras, silage, hooi) zowel volgens de Weender analyse als volgens de analyse volgens Van Soest. Hieruit valt af te lezen, dat ruwe celstof ongeveer overeenkomt met cellulose, dat de hemicellulose in de fractie overige koolhydraten is begrepen en dat deze fractie verder bestaat uit volledig verteerbare suikers en uit onverteerbare lignine. Cutine komt weinig voor in grassen, wel in houtige gewassen. Grassen kunnen silicaten uit het bodemvocht opnemen en inbouwen in de vezels.

Grassen en vlinderbloemigen verschillen nogal in samenstelling. Vlinderbloemigen zijn rijker aan celinhoud, terwijl hun celwanden arm zijn aan hemicellulose en rijk aan lignine. Daardoor is de verteerbaarheid van de celwanden laag, maar door hun grotere celinhoud kan de verteerbaarheid van vlinderbloemigen en grassen



Figuur 20. Gemiddelde samenstelling van Nederlands gras volgens de Weender-analyse en de Van-Soest-analyse.

Tabel 11. Gemiddelde chemische samenstelling (in %) van gras en luzerne in Nederland.

	Gras	Luzerne
In de droge stof:		
cwc[1]	55	40
In celwanden:		
hemicellulose	45	20
cellulose	50	70
lignine + cutine	5	10
Vcwc[1]	74	55
Vos[1]	74	70

1. cwc = celwandcomponenten
   Vcwc= verteerbaarheid celwandcomponenten
   Vos = verteerbaarheid totale organische stof

weer ongeveer gelijk zijn (tabel 11).

Ook de weefselopbouw van de plantedelen speelt een rol. Zo wordt in herkauwers het dunwandige en lignine-arme parenchym snel en in grote mate verteerd, terwijl de sterk gelignificeerde celwanden uit het xyleem en het sclerenchym zeer langzaam en zeer weinig worden afgebroken. Bladeren zijn over het algemeen rijker aan celinhoud dan stengels terwijl ook de verteerbaarheid van de celwanden beter is.

Rekenkundig is de verteerbaarheid van het voedsel te beschrijven vanuit de componenten zoals is aangegeven in de bovengenoemde vergelijking. Daarbij geeft de endogene excretie de hoeveelheid organische stof weer die tijdens de vertering ontstaat en aan de spijsbrij wordt toegevoegd, zoals gal, onverteerde microflora en afstotingsprodukten van de darmwand.

In tabel 12 is weergegeven in welke mate een herkauwer en een herbivore vogel jong gras verteren. De herkauwer verteert de celinhoud vrijwel volledig en de celwand grotendeels, terwijl de vogel de celinhoud redelijk verteert maar de celwand nauwelijks.

Maar tussen herbivore zoogdieren bestaan ook grote verschillen in verteringscapaciteit (tabel 13). Het herkauwende schaap kan de cellulose en hemicellulose vrij goed en in vergelijkbare mate afbreken. Het varken heeft duidelijk geringere capaciteiten, met name wat betreft de cellulose in grassen. De rat verteert celwanden nog

Tabel 12. Vertering van jong gras in de gans en de koe.

	Vos = %ci × Vci + %cwc × Vcwc – endogene excretie (zie tekst)
Gans:	Vos = 58 × 0,69 + 42 × 0,16 – 5 = 42%
Koe:	Vos = 58 × 0,98 + 42 × 0,80 – 10 = 80%

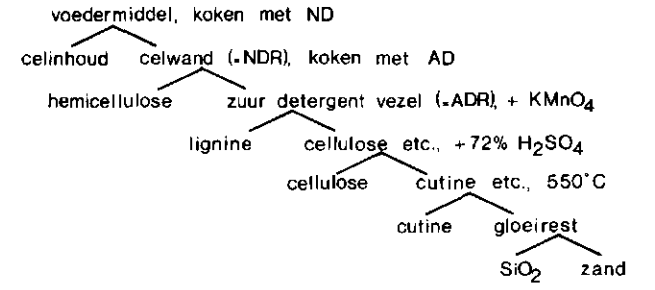
Tabel 13. Verteerbaarheid (%) van twee celwandbestanddelen in luzerne en gras voor enkele soorten herbivoren.

	Luzerne		Gras	
	cellulose	hemicellulose	cellulose	hemicellulose
Schaap	50	47	67	71
Varken	40	43	39	47
Rat	21	47	1	11

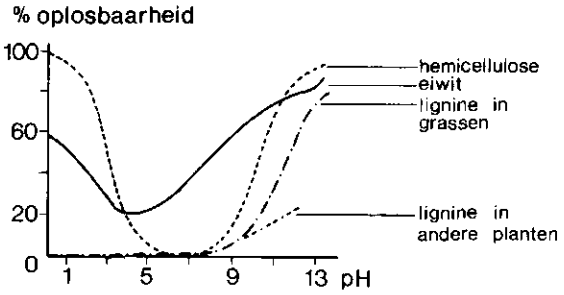
slechter, alleen de hemicellulose wordt enigszins aangetast. De verteringscapaciteit van de mens houdt over het algemeen het midden tussen die van het varken en die van de rat.

Analyseschema van de Van Soest-analyse

Het zinvolle van de Van Soest-analyse is de scheiding tussen celinhoud en celwand (figuur 21). Dit wordt gedaan door een afgewogen hoeveelheid gemalen voedsel



Figuur 21. Indeling van een voedermiddel in bestanddelen volgens de Van-Soest-analyse.



Figuur 22. Oplosbaarheid van verschillende voedselbestanddelen onder invloed van pH.

gedurende 60 minuten te koken met een gebufferde, neutrale zeepoplossing (neutraal detergens (ND), pH = 7,0). Bij lagere pH begint de hemicellulose op te lossen evenals bij hogere pH. Ook lignine lost bij hogere pH op (figuur 22).

Aan de buffer is als zeep natriumlaurylsulfaat toegevoegd, waarvan de werking nog wordt versterkt door EDTA. Op deze wijze wordt het eiwit uit de celinhoud grotendeels opgelost, evenals veel niet-structurele koolhydraten en de vetten. Na koken worden de niet opgeloste delen verzameld door filtratie over een glasfilterkroesje en vervolgens uitgewassen met heet water en aceton (daarin lost chlorofyl op). Door drogen en wegen van het monster voor en na deze behandeling wordt de hoeveelheid residu bepaald (neutraal detergens residu = NDR). Omdat dit residu zand en silicaat kan bevatten wordt vaak ook het gloeiverlies bepaald. Hierbij verdwijnen de organische celwandbestanddelen (neutraal detergens vezels = NDF).

Foto 14. Vraatsporen van een edelhert. Hoewel houtige gewassen veel zogenaamde antikwaliteitsstoffen bevatten, vormen ze wel een belangrijk bestanddeel van het menu van gespecialiseerde herkauwers.

Zetmeel kan soms problemen geven, doordat het niet oplost bij koken. Een voorbehandeling met amylase is dan gewenst. Hetzelfde kan gelden voor het eiwit uit sommige plantesoorten; een protease-voorbehandeling kan dan uitkomst bieden.

Een andere analyse in het schema is het koken van een afgewogen hoeveelheid gemalen voedsel gedurende 60 minuten met een zure zeepoplossing (in H_2SO_4, zuur detergens (AD)). Hier is de zeep cetyltrimethylammoniumbromide. Naast alle bestanddelen uit de ND-behandeling lost nu ook hemicellulose op (figuur 20). Wederom wordt gefiltreerd over een glasfilterkroesje, en uitgewassen met heet water en aceton, gedroogd en het residu (zuur detergensvezel = ADR) gewogen.

Tanninen, die in sommige voeders voorkomen, kunnen de analyse storen, doordat ze wel oplossen in ND, maar neerslaan in AD. Naderhand worden deze neergeslagen tanninen ten onrechte aangemerkt als lignine. Dit probleem is te omzeilen door van het NDR een afgewogen hoeveelheid te koken met AD gedurende 60 minuten, en vervolgens te filtreren, uit te wassen, te drogen en te wegen.

Door een te hoge temperatuur tijdens de conservering (bij voorbeeld hooibroei) of bij drogen (> 70 °C) vinden er omzettingen plaats in het eiwit. Er ontstaan zogenaamde Maillard-produkten, waardoor het eiwit slechter oplost in AD. Het ADR wordt dan te groot en bij voortgezette analyse wordt dit extra residu aangemerkt als lignine. Correctie is mogelijk door in een parallel geproduceerd ADR-monster het eiwitgehalte te bepalen en dat af te trekken van het gevonden ligninegehalte.

Het schone ADR bestaat uit cellulose, lignine, cutine, plantaardig silicaat en zand. Het verschil tussen het gewichtsaandeel van NDR en ADR is de hemicellulose. In het ADR kunnen achtereenvolgens lignine, cellulose, cutine en silicaat bepaald worden.

Lignine wordt uit de vezelmassa in het glasfilterkroesje verwijderd door oxidatie gedurende 1,5 uur met een gebufferde $KMnO_4$-oplossing. Na uitwassen en drogen wordt het gewichtsverlies gekarakteriseerd als lignine.

Vervolgens wordt de cellulose uit de vezels in het kroesje opgelost door inwerken van 72 % H_2SO_4 gedurende één uur. Na uitwassen en drogen wordt het gewichtsverlies beschouwd als cellulose.

Cutine heeft beide behandelingen overleefd en kan gemeten worden als gewichtsverlies na gloeien bij 550 °C.

In principe kunnen de behandelingen met $KMnO_4$ en 72 % H_2SO_4 omgewisseld worden. Dit kan het bezwaar hebben dat de H_2SO_4 naast de cellulose ook delen van de lignine verwijdert, terwijl naderhand de lignineresten zo fijnkorrelig zijn dat ze deels door het filter kunnen spoelen en als cellulose worden aangemerkt. Anderzijds kan bij de eerst genoemde volgorde $KMnO_4$ mogelijk ook delen van de cellulose verwijderen, die dan als lignine worden berekend. Het ligninegehalte bepaald met $KMnO_4$ ligt meestal dan ook iets hoger dan dat bepaald na behandeling met 72 % H_2SO_4.

Na gloeien bestaat de gloeirest uit plantaardig silicaat en zand. Het verschil hiertussen is moeilijk te bepalen. Soms kan het verschil in gloeirest na de AD behandelingen en de ND behandelingen (waarbij plantaardig silicaat grotendeels oplost) een indicatie geven over de hoeveelheid plantaardig silicaat.

Voor een gedetailleerde beschrijving van de analyses en de benodigde apparatuur wordt verwezen naar Goering & Van Soest (1970) en naar Van Soest (1982).

In-vitro verteerbaarheid

De analyse volgens Van Soest verschaft weliswaar een goed inzicht in de samenstelling van het voedsel en de mogelijke gevolgen voor de verteerbaarheid, maar de nauwkeurigheid van de schatting van de verteerbaarheid is voor rundvee niet veel beter dan die met behulp van ruwe celstof.

Een betere schatting kan worden verkregen met behulp van de in-vitro verteerbaarheidsbepaling. Hierbij laat men het voedsel in vitro verteren door microflora uit de pens van een herkauwer, vergelijkbaar met de procesgang in het levende dier (in vivo). Daartoe wordt onder zo zuurstofvrij mogelijke omstandigheden vloeistof met de microflora via een fistel uit de pens gezogen, gereinigd van grove vezels, gebufferd ten behoeve van de opvang van de vluchtige vetzuren en toegediend aan een afgewogen hoeveelheid gemalen voer dat zich in een speciaal glazen flesje bevindt (in vitro). De fermentatie bij 39 °C onder anaërobe omstandigheden laat men meestal 48 uur duren, overeenkomstig de gemiddelde verblijfsduur van het voedsel in de voormagen.

Vervolgens kan men op twee wijzen verder gaan. Enerzijds kan men na de 48 uur fermentatie de vloeistof afschenken en vervangen door een zure oplossing met

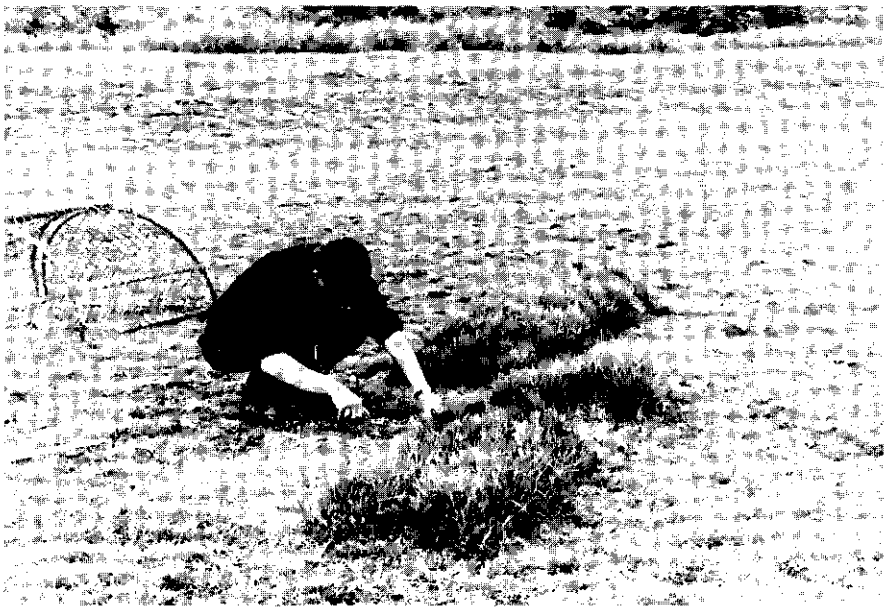


Foto 15. De vegetatie wordt geknipt voor een biomassabepaling. Het plantemateriaal kan tevens gebruikt worden voor kwaliteitsanalyses.

pepsine en deze wederom 48 uur laten inwerken ter nabootsing van de vertering in de darm. Het residu na filtreren kan worden beschouwd als het schijnbaar onverteerde voedsel en bestaat uit onverteerde plantecelwanden en onverteerde microflora. Anderzijds kan men na de 48 uur fermentatie ND toevoegen, koken en filtreren. Het residu kan beschouwd worden als het werkelijk onverteerde voedsel en bestaat uit onverteerde plantecelwanden. Voor de gedetailleerde beschrijving van de technieken wordt verwezen naar Goering & Van Soest (1970).

Mits goed uitgevoerd wordt zo op weliswaar ongedefinieerde maar wel nauwkeurige wijze, een goede waarde verkregen van de verteerbaarheid in de herkauwer. Van serie tot serie kan de activiteit van de microflora echter variëren, evenals de nauwkeurigheid van de analyse. Daarom is het dringend gewenst in elke serie bepalingen een aantal monsters met bekende schijnbare (in vivo) en werkelijke verteerbaarheid (in vitro) mee te laten lopen. Met behulp van de ijklijn tussen in-vivo en in-vitro verteerbaarheden van deze monsters kan dan de verteerbaarheid van alle monsters goed worden ingeschat.

Meestal past de microflora in het dier zich aan aan het dieet van de herkauwer. De beste resultaten worden met deze in-vitro methode dan ook verkregen indien de aard van de te onderzoeken monsters overeenkomt met die van het voer van de pensvloeistof-donor. Zo kunnen antikwaliteitstoffen in de monsters de bacterieactiviteit remmen, indien de microflora niet is aangepast.

Bepaling van de in-vitro verteerbaarheid in andere herbivoren

Niet alle herkauwers hebben dezelfde microflora; sommige bevatten een 'krachtiger' flora dan het rund, andere herbergen een minder krachtige flora. Veel eenmagigen beschikken slechts over micro-organismen met een zwakke verteringskracht, terwijl ook de fermentatieduur kort is. Het zal duidelijk zijn, dat de verteerbaarheid van voeders voor de onderscheiden diersoorten meer afwijkt van die voor de koe naarmate de kracht van de microflora afwijkt. Verteringsonderzoek met pensvloeistof van een rund of schaap zal voor een te onderzoeken andere diersoort en voor de verschillende planten en plantedelen in de vegetatie waarschijnlijk wel een redelijke onderlinge rangschikking van de monsters opleveren, maar nog weinig betekenis hebben voor het niveau van de verteerbaarheid in het dier in kwestie. Dit probleem laat zich ondervangen door, indien het mogelijk is, te werken met een suspensie van de microflora van de betreffende diersoort. Dat betekent: een exemplaar van de diersoort domesticeren en een fistel aanbrengen (bij voorbeeld Van de Veen, 1979) of vangen en in de buurt van het laboratorium slachten.

Enzymatische technieken

Momenteel worden er echter diervriendelijker perspectieven ontwikkeld. Zo werkt men aan het samenstellen van enzympreparaten uit schimmels en bacteriën die een krachtiger afbraak vertonen van eiwit, zetmeel, cellulose en/of hemicellulose. Wellicht kan in de toekomst de verteerbaarheid van verschillende voedermiddelen in verschillende diersoorten goed worden geschat door toepassingen van zulke preparaten in de in-vitro bepalingen. Daarbij dienen dan wel preparaten geselecteerd

te worden die in verteringskracht overeenkomen met die van de microflora in de betreffende diersoort. Ook hier zullen ter vaststelling van het niveau van vertering standaardmonsters met bekende in-vitro verteerbaarheid voor de betreffende diersoort moeten worden meegenomen.

Zulke in-vitro methoden met levende microflora en/of enzympreparaten zullen in de nabije toekomst de beste schatting van de verteerbaarheid leveren. Immers, zolang we niet volledig begrijpen hoe de verschillende diersoorten hun voedsel verteren en zolang de daarop toegesneden chemische analysemethoden ontbreken, zolang zullen de chemische technieken in voorspellende waarde achterblijven bij de biotoetsen.

Mineralen

De ontwikkelde analysetechnieken geven een goede indicatie voor de aanwezigheid van de verschillende bestanddelen in het voedsel van de herbivoor. Niet alles wat in de planten aanwezig is, is echter altijd beschikbaar voor het dier. Voor de hoeveelheid energie in een plant is dit in het voorafgaande uitgewerkt. Van belang bleek de verteerbaarheid van het voedsel, waarvoor diverse schattingsmethoden zijn ontwikkeld. Ook voor de in de plant aanwezige mineralen en vitaminen geldt dat niet alles beschikbaar hoeft te zijn. Zo wordt van K en Na in het voedsel circa 95 % via de maagdarmwand opgenomen in het bloed, maar van Mg slechts circa 20 %. Deze geringe beschikbaarheid van Mg wordt in herkauwers veroorzaakt door hogere gehalten aan K en eiwit. Ondanks een goed niveau aan Mg in het dieet, wordt soms te weinig ervan opgenomen en gaat het dier lijden aan hypomagnesemie en vertoont het verschijnselen van tetanie (kopziekte).

Spijsvertering van herbivoren

R.A. Prins

Inleiding

De mate waarin micro-organismen aan de vertering van voedsel bij zoogdieren deelnemen, hangt af van de aanwezigheid van delen in het maagdarmkanaal waar het voedsel gedurende langere tijd kan worden vastgehouden. Tijdens de evolutie hebben bij veel plantenetende dieren bepaalde gedeelten van het maagdarmkanaal zich vergroot om dienst te gaan doen als tijdelijke opslagorganen voor voedsel (tabel 14). Daarbij werden gunstige omstandigheden geschapen voor de ontwikkeling van zeer dichte populaties van anaërobe micro-organismen. Deze micro-organismen fermenteren vele voedselcomponenten en verbruiken verbindingen uit de spijsverteringssappen en afgestoten epiteelcellen als voedsel. In ruil voor de geboden gastvrijheid voorzien zij hun gastheer met de afvalprodukten uit hun stofwisseling. Dat zijn grotendeels lagere vetzuren: azijnzuur, propionzuur en boterzuur). Bovendien kunnen de microbiële cellen door de gastheer in bepaalde gevallen worden verteerd en als bron van aminozuren, vitaminen en andere essentiële nutriënten dienen.

De kwantitatieve betekenis van de absorptie van microbiële celbestanddelen hangt af van de plaatsing van het 'fermentatievat' in relatie tot die plaatsen in het

Tabel 14. Relatieve inhoud van verschillende delen van het maagdarmkanaal van een carnivoor (hond), een herkauwer (rund) en enkele niet-herkauwende herbivoren (varken, paard, konijn). (Uit Colin, 1986; Kametaka, 1973.)

Soort	Totaal volume van het maagdarmkanaal (liter)	Relatieve volume (% van het totaal)		
		maag	dunne darm	achterdarm (blinde en dikke darm)
Hond	7	63	23	14
Rund	360	71	18	11
Varken	27	29	33	38
Paard	210	9	30	61
Konijn	0,4	28	9	63

maagdarmkanaal waar de belangrijkste enzymatische verteringsprocessen plaatsvinden en de absorptie zich afspeelt: de maag en de dunne darm.

Betreffende de betekenis van micro-organismen bij de spijsvertering van hogere dieren onderscheidt men bij de zoogdieren drie categorieën. Er zijn: monogastrische dieren, polygastrische dieren (zowel herkauwers als dieren met een convergent ontwikkeld spijsverteringskanaal) en dieren met een belangrijke fermentatie in de blinde darm en/of dikke darm (tabel 15). Alleen bij de twee laatste groepen spelen micro-organismen een grote rol bij de spijsvertering.

Interrelaties tussen gastheer en microben

Monogastrische dieren: competitie

In deze groep is de bijdrage door de maagdarmflora aan de voeding van het dier over het algemeen klein. Het voedsel is maar gedeeltelijk van plantaardige oorspong en bevat dan ook weinig celwandpolymeren zoals cellulose en hemicellulose. Er zijn weinig of geen mogelijkheden tot een lang verblijf van het voedsel in het maagdarmkanaal. De passagesnelheid van de voedselmassa is derhalve hoog. De lage pH in de maag, de afscheiding van grote hoeveelheden enzymen voor een snelle vertering en de ontwikkeling van een groot absorberend oppervlak in de dunne darm voor een snelle opname van voedingsstoffen, zijn factoren die de ontwikkeling van een massale microbenpopulatie in de weg staan. Er is een wedijver tussen gastheer en microben om voedsel. In tabel 15 is dit competitief model weergegeven. De geringe aantallen microben die de passage door de zure maag hebben overleefd – hetgeen nog het meest voorkomt tijdens het drinken – bewegen zich met de voedselmassa door de dunne darm waardoor zij geen kans krijgen zich snel te vermeerderen. Deze kans krijgen zij wel als zij zich aan het epiteel van het spijsverteringskanaal weten vast te hechten. Treedt stilstand op van de darminhoud door afwijkingen in het functioneren van de dunne darm, dan kan dit resulteren in een overgroeiing van de darminhoud door organismen die er eigenlijk niet thuis horen; de competitie met de gastheer om nutriënten kan dan ernstig worden.

De vertering in de dikke darm daarentegen is wel van microbiële aard. Afgestoten epiteelcellen, slijm en de niet-verteerde voedselresten dienen de bacteriën daar tot voedsel. Echter zelfs als het voedsel aanzienlijke hoeveelheden voedingsvezel bevat is de microbiële bijdrage in de vorm van lagere vetzuren gevormd in de dikke darm, zeer gering. Bij de mens vertegenwoordigen de fermentatieprodukten van de microbiële afbraak van cellulose minder dan 0,4 % van de totale hoeveelheid beschikbare energie uit het voedsel en de afbraakprodukten uit hemicellulose (met name de pentosanenfractie) 0,6 tot 1,2 % (Southgate & Durin, 1970).

Bij veel monogastrische dieren en ook bij de hierna te bespreken dieren met een fermentatie in de blinde darm en/of dikke darm is het eerste gedeelte van de maag direct na de slokdarm niet bezet met klier-epiteel maar met verhoornend plaveiselepiteel. In dit gedeelte is de pH niet zo laag als in het fundus-gedeelte en is er sprake van soms behoorlijke microbiële activiteit. Zetmeel en suikers uit het voedsel kunnen snel worden afgebroken in een anaërobe fermentatie tot melkzuur en acetaat. Met

Tabel 15. Interrelaties tussen zoogdieren en micro-organismen die in het maagdarmkanaal deelnemen aan de spijsvertering.

Model van de interrelaties tussen gastheer (zoogdier) en microben in het maagdarmkanaal m.b.t. voeding	Voorbeelden van groepen zoogdieren die deze modellen illustreren	Karakteristieke eigenschappen van de voedermiddelen en voedselsamenstelling	Belang van de in de fermentatie gevormde zuren voor de energiestofwisseling van het gastdier	Gassen gevormd door de microben	Worden de microben verteerd door de gastheer?	Komt coprofagie voor?
Competitief model	Carnivoren, viseters, insekteneters	Dierlijke eiwitten en koolhydraten en weinig plantevezels	zeer groot	H_2 of CH_4	—	zelden
	Omnivoren, mensen	Dierlijk voedsel of plantaardig voedsel met weinig vezels	zeer gering	H_2 of CH_4	—	—
Coöperatief model	Herkauwers, kamelen en lama's, nijlpaard, pecary	Hele planten inclusief vezels en celwanden	groot	CH_4	+	—
	Herbivore buideldieren (kangeroe, wallaby), bladetende apen	Hele planten met vezels en celwanden	groot	H_2 of CH_4	+	—
		Geconcentreerd plantaardige voeders	groot	H_2 of CH_4	+	—
Cecum-model (combinatie van de twee bovengenoemde modellen)	Onevenhoevigen, olifanten	Plantaardig voedsel van wisselende samenstelling maar vaak met plantevezels	groot	CH_4	—	+
	Knaagdieren, konijnen/hazen		groot	H_2 of CH_4	—	+

name onder wilde knaagdieren en bij het paard en het varken vinden wij deze situatie. Ook in de krop van vogels treedt dit type van fermentatie op. Er kunnen wat vitaminen worden opgenomen uit dode uiteenvallende bacteriën in de dikke darm of vanuit de aan het darmepiteel verankerde darmbacteriën. De betekenis hiervan is nog onvoldoende bekend, maar men neemt algemeen aan dat deze voorziening met B-vitaminen en vitamine K tekort schiet in gevallen waarbij van het dier een prestatie wordt gevergd (zwangerschap, lactatie, snelle groei). Sommige lichaamsvreemde stoffen zoals antibiotica remmen de groei van darmbacteriën. Deze verminderde bacteriegroei maakt een efficiëntere groei van het dier mogelijk ten gevolge van verminderde competitie.

Het competitiemodel is waarschijnlijk karakteristiek voor de zoogdier- orden Carnivora, Pinnipedia, Insektivora, Chiroptera, voor vleesetende buideldieren en termieteneters, ofschoon lang niet al deze groepen met betrekking tot dit punt goed zijn onderzocht. Er is naar alle verwachting steeds sprake van een zeer eenvoudig samengestelde maag. De microben die er binnen geraken worden gedood, zodat het dier met behulp van zijn spijsverteringsenzymen zelf de verschillende voedselcomponenten kan verteren en zonder veel aan de micro-organismen te verliezen zelf de suikers, peptiden, aminozuren en vitaminen kan absorberen.

Polygastrische dieren: coöperatie

De microbiële fermentatie van het voedsel in de enorm ontwikkelde voormagen van herkauwers en convergent ontwikkelde andere diersoorten (tabel 15) voorziet de gastheer van fermentatieprodukten: azijnzuur, propionzuur, boterzuur. Deze dienen als energiebronnen en bouwstenen voor biosyntheseprocessen. Door de situering van de voormagen vosr het eigen enzymatische spijsverteringsapparaat van het dier, is het in staat om de microben in de maag en in de dunne darm te gebruiken als bron van aminozuren en vitaminen. De fermentatie in de blinde en dikke darm is bij deze dieren van ondergeschikt belang, tenminste zolang de passagesnelheid van het voedsel gering is. Wordt deze snelheid groter, bij voorbeeld door meer voeder, of neemt het aandeel aan moeilijk verteerbare componenten in het voeder toe, dan kan de vertering door micro-organismen in het laatste deel van het maagdarmkanaal enigszins van betekenis worden.

Dat celwanden van grassen en bladeren kunnen worden verteerd door planteneetende dieren, is het gevolg van de innige samenwerking die deze dieren hebben met micro-organismen. Bij planteneters hebben zich tijdens de evolutie bepaalde delen van het maagdarmkanaal ontwikkeld tot opslagorganen voor het plantaardige voedsel. Bij het paard betreft het de blinde en dikke darm, bij de herkauwers de voormagen, waarvan de pens de grootste is. In deze opslagorganen ontstonden gunstige omstandigheden voor de ontwikkeling van zeer dichte populaties van micro-organismen die daar leven ten koste van het voeder. De micro-organismen hebben zich toegelegd op de afbraak van plantaardige bestanddelen, zelfs de celwanden van de plant worden verteerd, een kunststukje waartoe hun gastheer zelf niet in staat is. In ruil voor de geboden gastvrijheid overspoelen de microben hun gastheer met de afvalprodukten uit hun stofwisseling. Het plantenetende dier is er dan ook geheel op ingesteld juist deze produkten te gebruiken. De microbiële

afbraak van plantecelwanden verloopt echter wel traag, waardoor oud gras een slechter voedsel is dan jong gras en gras in het algemeen een slechter voedsel is dan bladeren van kruiden en struiken.

De gevolgen van deze verbintenis tussen micro-organismen en dier ten aanzien van de voedselkeuze en tal van biochemische processen zijn talrijk. Zo zijn polygastrische dieren over het algemeen minder afhankelijk van de kwaliteit van het opgenomen voedsel dan monogastrische dieren, omdat eventuele tekorten aan essentiële aminozuren of vitaminen in het voedsel door de vertering van de microbiële cellen worden goed gemaakt. Ook bevolken herkauwers en convergente diersoorten grote gebieden van de wereld die in voedingsopzicht als 'moeilijke' gebieden bekend staan (woestijnen, semi-aride streken, toendra's) en een plantendek vertonen dat vele toxische planten bevat of waarvan de voedingswaarde voor andere dieren te laag is. Het bezit van de voormagen is één van de meest succesvolle aanpassingen aan deze moeilijk verteerbare planten. De verspreiding van deze polygastrische dieren over het aardoppervlak is inderdaad indrukwekkend.

Een maatstaf voor het succes dat herkauwers en convergent ontwikkelde dieren ten opzichte van andere herbivoren hebben, is het feit dat zij in de loop van de laatste tienduizenden jaren de Perissodactyla (onevenhoevigen) aardig hebben weten te verdringen. Dat het polygastrische model grote overlevingswaarde biedt blijkt ook uit het feit dat (zoals reeds eerder vermeld) het bezit van voormagen aangetroffen wordt bij een aantal diergroepen die verder weinig of niets met de echte herkauwers (Ruminantia) gemeen hebben (Moir, 1968; Bauchop, 1977). De bekendste voorbeelden van deze convergenties vinden wij bij de Tylopoda (kameel, dromedaris, lama, etc.), de Tayassuidae (peccary, het wild zwijn van Zuid-Amerika (Langer, 1978)), de Hippopotamidae (nijlpaarden (Arman & Field, 1973; Langer, 1976)), de Macropodidae (herbivore buideldieren zoals de kangeroes en de wallabies), de Bradypodidae (bladetende luiaards uit Zuid-Amerika) en de Cercopithecidae (groep van de bladetende apen uit Afrika en Azië). Niet in al deze groepen treedt verregaande afbraak van cellulose en andere celwandpolymeren op door te korte verblijftijd van het voedsel in het maagdarmkanaal. Met name is dit vermogen bij de bladetende apen en bij de peccaries waarschijnlijk beperkt en deze dieren voeden zich dan ook met vruchten of knoppen van planten en ander 'zacht' materiaal.

Blinde- of dikke-darmfermentatie: competitie én coöperatie

Bij deze niet-herkauwende dieren treffen wij een combinatie aan van de twee hiervoor besproken modellen (tabel 15). Eerst verteert de gastheer het voedsel in de maag en dunne darm (competitief model), waarna de niet-verteerde residuen worden onderworpen aan een microbiële fermentatie in uitbochtingen van de einddarm: de blinde darm en de dikke darm (coöperatief model). Voorbeelden zijn sommige vogels, knaagdieren, konijnen, hazen, paarden en olifanten.

De lagere vetzuren die in de darmfermentatie worden gevormd en die uit de blinde en dikke darm worden opgenomen in de weefsels van het gastdier kunnen tot 30 % van de energiebehoefte van het dier voor hun rekening nemen. Het grote verschil met de polygastrische dieren is echter dat de microben niet of nauwelijks kunnen

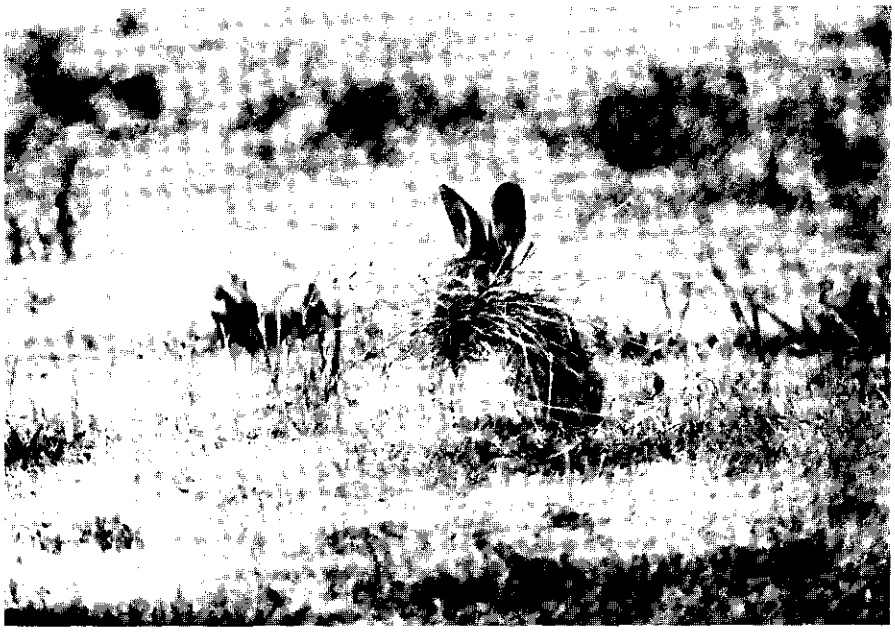


Foto 16. Konijnen beoefenen een bijzondere vorm van herkauwen.

worden verteerd, zodat aminozuren, vitaminen en andere waardevolle bestanddelen in de micro-organismen gedeeltelijk verloren gaan met de faeces. Bij sommige dieren zoals konijn en cavia treedt toch vertering op van de micro-organismen die in de achterdarm worden 'gekweekt': deze dieren nemen selectief de zachte keutels, waarin vrijwel alleen micro-organismen, direct na het verlaten van de anus weer op. Dit verschijnsel wordt caecotrofie genoemd en is een speciale vorm van coprofagie (eten van mest).

Herkauwers: herbivoren met een voormaag-fermentatie

Betrekkingen tussen gastheer en microben

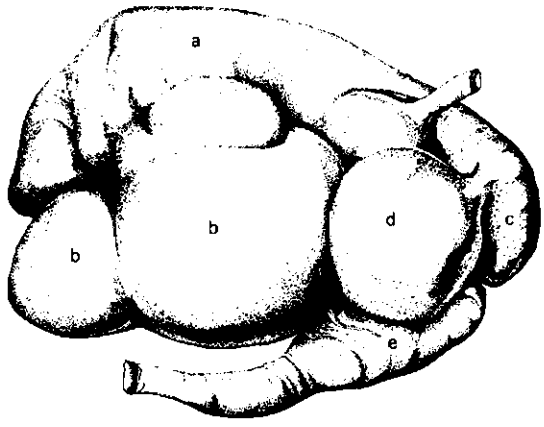
Nu de verschillende vormen van samenwerking tussen microben en dier zijn genoemd is het gewenst de samenhang tussen de micro-organismen in de pens onderling en de betrekkingen tussen de pensflora en -fauna en hun gastheer nader toe te lichten. Omdat het meest bekend is over de gedomesticeerde herkauwers (koeien en schapen) zullen de principes van de fermentatie worden toegelicht aan hetgeen over de pensfermentatie bij deze herkauwers bekend is geworden. Het blijkt echter dat deze principes evenzeer van toepassing zijn op de fermentatie in de dikke darm, aangezien er geen grote principiële verschillen bestaan.

Bij herkauwers en de vele diergroepen met een soortgelijke ontwikkeling van het spijsverteringsstelsel, vindt men een ingewikkeld magensysteem bestaande uit meer compartimenten waarin voedsel gedurende langere tijd kan worden opgeslagen. De

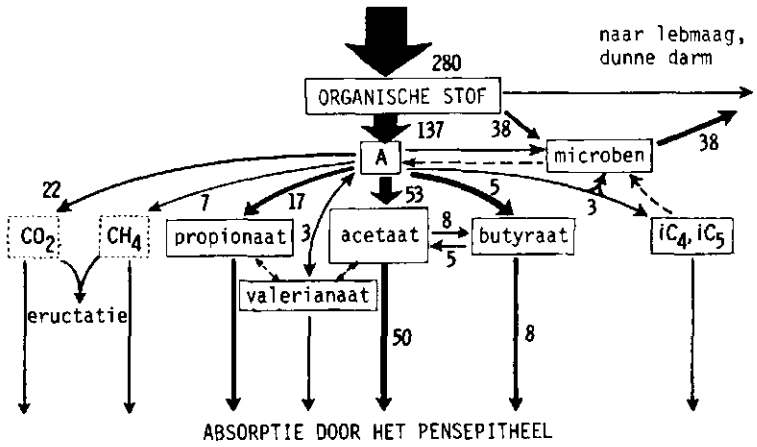
voormagen van de herkauwer zijn: de pens (rumen), de netmaag (reticulum) en de boekmaag (omasum). In deze voormagen (figuur 23), die zijn bekleed met meerlagig verhoornend plaveisel-epiteel, wordt het plantaardige voedsel onderworpen aan een fermentatie door microben die zich onder de heersende omstandigheden tot in zeer hoge dichtheden (10^{10} bacteriën en 10^5 protozoën per gram inhoud) ontwikkelen. Deze micro-organismen zijn strikt anaëroob, hebben zich gespecialiseerd in de fermentatie van plantaardige verbindingen welke niet door zoogdier-enzymen kunnen worden afgebroken zoals de structurele polysacchariden (cellulose, hemicellulose en pectine). Echter ook zetmeel, eiwitten en andere verbindingen die wel door het dier zouden kunnen worden verteerd, worden eveneens in de voormagen door de micro-organismen afgebroken. Er worden door volwassen herkauwers voor de spijsvertering geen enzymen afgescheiden met het speeksel noch via het voormagen-epiteel. De vertering door fermentatie van het voedsel is louter en alleen het werk van de microben, althans voor zover het de zojuist geschetste afbraak in de voormagen betreft.

De voornaamste eindprodukten van de pensfermentatie zijn een aantal organische zuren, enkele gassen, ammoniak, nieuw gevormd microbieel celmateriaal en warmte. Figuur 24 geeft een indruk omtrent de kwantitatieve verdeling van de voornaamste eindprodukten in de pens van een schaap. De organische zuren azijnzuur, propionzuur en boterzuur worden door absorptie uit de pens of uit andere delen van het maagdarmkanaal opgenomen, waarna zij kunnen worden gebruikt als bouwstenen voor biosynthese processen of als brandstof voor de energievoorziening van het gastdier. De fermentatiegassen verlaten het lichaam van de herkauwer via regelmatige oprispingen (de ructus) of worden enigszins geabsorbeerd en uitgeademd.

Het gevormde ammoniak, een belangrijke stikstofbron voor de pensbacteriën, kan worden geabsorbeerd. In de lever wordt het omgezet tot ureum, dat daarna weer



Figuur 23. Voormagen van de herkauwer. a = dorsale penszak, b = ventrale penszakken, c = netmaag, d = boekmaag, e = lebmaag. (Tekening A. Lankhorst).



Figuur 24. De koolstofflux in de pens van een schaap van 35 kg, dat dagelijks wordt gevoerd met 800 g klaverhooi. A is een 'pool' van onbekende afmetingen waarin aminozuren en organische zuren en waarlangs het grootste deel van de koolstofflux plaatsvindt. De waarden bij de pijlen geven de koolstofflux in mg koolstof per minuut. De schattingen van de snelheden van CO_2- en CH_4-vorming zijn berekend uit stoechiometrische vetzuurvorming en koolhydraatfermentatie (naar Leng, 1970).

voor een gedeelte in de voormagen terugkeert, gedeeltelijk met het speeksel, gedeeltelijk rechtstreeks uit de bloedbaan door diffusie via het voormagenepiteel. Door het bacteriële enzym urease kan nu weer ammoniak worden vrijgemaakt uit dit ureum. Aldus is er een stikstofkringloop ontstaan binnen de herkauwer.

De microben, uiteindelijk verteerd in de lebmaag of ware maag (abomasum) en in de dunne darm, zijn van belang als bron van essentiële en niet-essentiële aminozuren, nucleinezuurbasen, fosfor, spoorelementen, meervoudig onverzadigde vetzuren (alleen uit de protozoën), vitamine K en in water oplosbare vitaminen. Daar veel pensmicroben hun eiwitten en vitaminen nodig voor eigen groei en stofwisselingsprocessen kunnen opbouwen uit koolhydraten, bepaalde organische zuren, ammoniak en mineralen, kan een herkauwer in leven blijven op onderhoudsrantsoenen die vrij zijn van aminozuren, eiwitten of de anders zo noodzakelijke B-vitaminen.

Van de in het rantsoen aanwezige verteerbare droge stof wordt bij niet al te grote voedselopname ongeveer 70–85 % in de pens door de micro- organismen omgezet tot de genoemde produkten. De niet-afgebroken voedselresten kunnen nog verder worden verteerd in de lebmaag, waar – evenals bij andere zoogdieren – eiwitsplitsing door pepsine en zoutzuur plaatsvindt, en in de dunne darm. Daar vindt behalve eiwitvertering ook afbraak plaats van koolhydraten, vetten en nucleinezuren onder invloed van enzymen die door de pancreas of door epiteelcellen van de darmwand worden gevormd, op dezelfde wijze als waarop dit bij andere zoogdieren gebeurt. De splitsingsprodukten worden daarna geabsorbeerd.

Na de verteringsprocessen in voormagen en dunne darm worden de voedselresten nogmaals onderworpen aan een microbiële fermentatie, dit keer in de blinde darm

en de dikke darm van het gastdier. Deze fermentatie lijkt in grote trekken veel op de pensfermentatie, zij het dat de samenstelling van het aangeboden substraat natuurlijk totaal anders is.

De 'lekkere hapjes' uit het voedsel zijn al verdwenen tegen de tijd dat de voedselresten in de blinde darm en dikke darm belanden. De fermentatieve vertering in de einddarm is dan ook gewoonlijk van minder groot belang. Toch kan het soms voorkomen dat aanzienlijke hoeveelheden goed fermenteerbare voedselbestanddelen in de blinde en dikke darm worden afgebroken. Dit gebeurt vooral bij een snelle voedselpassage door het darmkanaal en wanneer chemische en/of fysische eigenschappen van bepaalde soorten zetmeel een volledige vertering door de enzymen van pensmicroben en gastdier in de weg staan.

De wederzijdse afhankelijkheid tussen gastdier en de microben-populatie in de voormagen is groot. Deze samenwerking waarbij beide partijen voordeel genieten wordt wel mutualisme genoemd. Al naar gelang de aard van het voedsel kunnen de microben zich aanpassen door hun aantalsverhoudingen, hun absolute aantallen of hun enzympatronen te veranderen, zodat het mogelijk is om herkauwers op de meest uiteenlopende 'voedermiddelen' te houden: van krantepapier tot citruspulp!

Anderzijds is er ook veel aanpassing vereist van het gastdier dat immers moet leven van de afvalprodukten van de fermentatie en van de microben. De mutualistische betrekking met deze microben heeft in de loop van de evolutie geleid tot talrijke eigenaardigheden in de biochemie en fysiologie van de herkauwer. Zo moet het dier al de glucose die het nodig heeft vrijwel zelf opbouwen (uit propionzuur, aminozuren, glycerol en lactaat) daar vrijwel alle glucose en glucosebevattende koolhydraten die het dier zelf zou kunnen verteren ook door de pensmicroben worden verbruikt.

Anders dan bij andere zoogdieren (carnivoren en omnivoren) speelt acetaat een zeer belangrijke rol als energiebron. Voor de hydrolyse van de microbiële nucleinezuren bevat de pancreas van herkauwers enorme hoeveelheden ribonuclease. Andere enzymen die hierbij zijn betrokken, zijn: fosfodiesterasen, alkalische fosfatase en 5'-nucleotidase. Zij komen in rijkelijke hoeveelheden voor in de mucosa van de darm. De structurele vetten en depotvetten van herkauwers bevatten zeer weinig meervoudig onverzadigde vetzuren, terwijl wel een aantal hogere vetzuren voorkomen die alleen door bacteriën kunnen worden gevormd, zoals de iso- en ante-iso-vetzuren met een oneven aantal koolstofatomen. Dit zijn slechts enkele van de meest in het oog springende verschillen tussen herkauwers en niet-herbivore zoogdieren die regelrecht te maken hebben met de pensstofwisseling.

De pens en zijn bewoners

De pens verschilt van veel andere natuurlijke microbiële habitats door zijn grote gelijkmatigheid als milieu en kan worden beschouwd als een zeer efficiënte continucultuur voor de kweek van anaërobe microben. Aan de ene kant stroomt water en voedsel min of meer gelijkmatig naar binnen en vindt voortdurend menging plaats van de fermenterende massa, terwijl aan de andere kant een voortdurende stroom onverteerde voedselresten, fermentatieprodukten en microben de pens verlaat. Het

vochtgehalte van de pensinhoud wordt tamelijk constant gehouden, evenals de osmotische druk van de pensvloeistof die iets lager blijft dan die van het bloed. De temperatuur is gewoonlijk 38 tot 42 °C. Ondanks de snelle vorming van zuren tijdens de fermentatie schommelt de pH meestal slechts tussen 5,8 en 6,8. De regulering van de zuur(heids)graad komt tot stand doordat naast zure fermentatieprodukten ook basische produkten worden gevormd, met name het ammoniak. Veel belangrijker is de voortdurende absorptie van vluchtige vetzuren door het pens-epiteel en de bufferende werking van het speeksel. Grote hoeveelheden speeksel (pH van ongeveer 8) worden dagelijks afgescheiden en de voor de neutraliserende en bufferende werking voornaamste componenten hierin zijn bicarbonaat (ongeveer 110 mmol · l^{-1}) en fosfaten (ongeveer 20–25 mmol · l^{-1}). Het bicarbonaat/koolzuurbuffersysteem vertoont zijn maximaal bufferende werking bij pH 6,25. Indien er te weinig speeksel wordt afgescheiden of wanneer de zuurvorming in de pens al te snel verloopt (beide factoren spelen een rol bij overmatige consumptie van zacht en gemakkelijk verteerbaar voedsel), kan het aanwezige bicarbonaat uitgeput raken, waarna de pH zakt tot soms onder de kritische waarde 5,5. Beneden deze pH kunnen namelijk veel pensbacteriën niet meer in leven blijven omdat zij een tamelijk hoge bicarbonaatconcentratie in hun milieu vereisen, waardoor veel carboxyleringsreacties, essentiële stappen in hun stofwisseling, mogelijk worden gemaakt.

Zoals elke geconcentreerde microbiële cultuur van enige omvang onmiddellijk anaëroob wordt, omdat het microbiële zuurstofverbruik veel groter is dan de snelheid waarmee zuurstof vanuit de omringende lucht in het medium oplost, daalt onmiddellijk in het prille begin van de pensontwikkeling de zuurstofconcentratie tot praktisch nul. Weliswaar kunnen nog kleine hoeveelheden zuurstof de voormagen binnendringen met het voedsel en het drinkwater of tijdens het herkauwen, waardoor ook altijd wel wat zuurstof in de gasfase van de pensinhoud kan worden aangetoond, maar de zuurstofconcentratie in de vloeibare fase blijft nul omdat de weinige zuurstof die oplost direct weer wordt verbruikt. Dit zuurstofverbruik kan niet alleen worden toegeschreven aan facultatief aëroben. Zelfs sommige zogenaamd 'strikte' anaëroben zijn in staat tot een gering zuurstofverbruik, mits het aanbod beperkt blijft. De gasfase in de pens bestaat voornamelijk uit CO_2 (50–70 %) en CH_4 (30–50 %) met wat stikstof. In de pensvloeistof is de verhouding tussen geoxideerde en gereduceerde verbindingen zeer laag door onder meer het ontbreken van zuurstof. Een maat voor deze verhouding is de redoxpotentiaal (E_h) ten opzichte van een waterstofelektrode. E_h-waarden in de pens variëren in normale dieren tussen –250 en –450 mV en veel pensmicroben vereisen een dergelijke lage redox-potentiaal voor de groei, los van de voorwaarde dat zuurstof afwezig moet zijn omdat het toxisch is. De celvrije pensvloeistof bevat naast vluchtige vetzuren, CO_2, bicarbonaat en ammoniak vrijwel alle benodigde mineralen. Daaronder is zoveel natrium dat pensbacteriën licht halofiele organismen genoemd kunnen worden. Organische stikstofverbindingen en koolhydraten zijn voornamelijk geassocieerd met de fibreuze spijsbrij en de microben zelf.

De voornaamste factoren die voortdurend selecterend werken op de microbenpopulatie in de herkauwervoormagen zijn:

- De samenstelling van het milieu.

De organismen moeten aangepast zijn aan de omstandigheid dat zuurstof ontbreekt, aan de heersende pH, de osmotische waarde in de pens, de temperatuur, de hoge partiële koolzuurspanning, kortom aan de chemisch/fysische samenstelling van het milieu. Een voor de selectie zeer belangrijke variabele hierbij is de pH.

- Het substraataanbod.

Het zal duidelijk zijn dat de samenstelling van het voedsel selecterend werkt. Wanneer door een rantsoenwisseling de microben plotseling worden geconfronteerd met nieuwe chemische bestanddelen zullen de aantallen, of de aantalsverhoudingen of de enzympatronen van de organismen veranderen. In mindere mate is dit ook het geval als er veranderingen optreden in bij voorbeeld de aard van de cellulosestructuur (bindingen met hemicellulose en lignine zijn overigens ook van groot belang), aard van het zetmeel (al of niet geëxpandeerd), de eiwitten (slecht of goed oplosbaar), of in talrijke andere componenten. Ook de absolute hoeveelheden van het voedsel, de mate waarin het moet worden herkauwd, de eetfrequentie en talloze andere variabelen in verband met het substraataanbod zijn van belang als selecterende factoren.

- De passagesnelheid.

Deze hangt direct en indirect af van de onder het vorige punt genoemde factoren. Enigszins in tegenstelling tot wat eerder in dit hoofdstuk is gezegd kan men de pens ook weer niet de compleet ideale continucultuur noemen. De toevoer van voedsel, drinkwater en speeksel gebeurt niet met een constante snelheid, de pensinhoud is niet homogeen en vertoont een veranderlijk volume.

Pensmicroben

Algemeen

Ofschoon het maagdarmkanaal van de herkauwer een open systeem is, waar allerlei soorten micro-organismen uit de omgeving in kunnen binnendringen, zijn het toch dank zij de voortdurende werking van de genoemde selecterende factoren, steeds vrijwel dezelfde groepen microben die zich in de voormagen in hoge concentraties kunnen handhaven. Toch is deze mengcultuur altijd nog uiterst ingewikkeld van samenstelling, welk voedsel en welke herkauwersoort het ook betreft. Het is dan ook onmogelijk een generaliserend beeld te schetsen van de pensflora of de pensfauna, want identieke omstandigheden kunnen leiden tot grote verschillen tussen dieren (zelfs bij eeneiige tweelingen) betreffende deze microbenpopulatie. Wel kan men zeggen dat in het algemeen anaërobe protozoën behorende tot de ciliaten en een keur van niet-sporevormende anaërobe bacteriesoorten het leeuwendeel van de microbiële activiteit en van het microbiële volume voor hun rekening nemen (tabel 16).

Protozoën

De pensciliaten zijn specifiek voor de voormagen van herkauwers. Dit in tegenstelling tot de pensbacteriën die niet alleen in de pens, maar ook in andere delen

Tabel 16. Aantallen micro-organismen en een schatting van hun celvolumina in de pens van schapen gevoerd met klaverhooi en tarwekaf. (Berekend uit gegevens van Warner, 1962.)

Organismen	Gemiddeld individuele celvolume (μm^3)	Aantal (ml^{-1})	Bijdrage aan het totale microbiële celvolume[1] (%)
Ciliaten (protozoën)			
Isotricha-, *Epidinium-* en *Diplodinium*-soorten	1 000 000	$1{,}1 \times 10^4$	30,64
Dastrycha- en kleine *Diplodinium*-soorten	100 000	$2{,}9 \times 10^4$	8,08
Entodinium-soorten	10 000	$2{,}9 \times 10^5$	8,08
Fycomycetes-sporen	500	$9{,}4 \times 10^3$	0,01
Oscillospira; flagellaten	250	$3{,}8 \times 10^5$	0,26
Grote *Selenomonas*	30	$1{,}0 \times 10^8$	8,36
Kleine bacteriën	1	$1{,}6 \times 10^{10}$	44,57

1. Het totale volume aan microben bedraagt 0,0359 ml per ml vloeistof.

van het maagdarmkanaal voorkomen, zowel bij herkauwers als bij niet-herkauwers. Wel komen sterk verwante ciliaten voor in de voormagen van de eerder genoemde dieren met een convergente maagontwikkeling (kameel, nijlpaard, buideldieren) en in de blinde en de dikke darm van paarden, knaagdieren en olifanten. In tegenstelling tot pensbacteriën ontwikkelen protozoën zich niet in de pens van jonge herkauwers als er geen contact is geweest met andere herkauwers die wel protozoën bezitten. De overdracht van protozoën geschiedt rechtstreeks met speeksel van het moederdier of door hoesten van andere dieren in de naaste omgeving (hooguit 4 meter). Dit speeksel komt voortdurend in aanraking met pensinhoud bij de oprispingen. Verder zorgen voedsel, drinkwater of de handen van de dierverzorger voor overdracht als zij op hun beurt met speeksel zijn besmet.

De pensciliaten behoren tot slechts twee families: de Isotrichidae, gewoonlijk de holotrichen genoemd en de Ophryoscolecidae, gewoonlijk de oligotrichen genoemd. De eerste familie omvat de genera *Isotricha*, de *Dasytricha* als ook de wat minder belangrijke en veel kleinere *Charon* en *Bütschlia*. De *Isotricha-* en *Dasytricha*-soorten lijken wel wat op het bekende pantoffeldiertje en hebben een celoppervlak dat geheel met trilharen bedekt is.

De holotrichen zijn gespecialiseerd in de snelle verwerking van oplosbare suikers uit het voedsel; sucrose (bij voorbeeld uit suikerbieten), raffinose en fructosaan (bij voorbeeld uit grassen), glucose en fructose worden snel afgebroken tot melkzuur, azijnzuur, boterzuur, H_2 en CO_2. Daarna volgt een synthese van het reservekoolhydraat amylopectine. Als een herkauwer één- of tweemaal per dag wordt gevoerd is er slechts gedurende een zeer korte tijd een overmaat aan oplosbaar substraat in de pens. Het grootste deel van de tijd tussen twee voederingen in is er een tekort aan gemakkelijk fermenteerbaar materiaal. Dit komt het best tot uiting als men suikers toevoegt aan een monster van de pensinhoud: vrijwel altijd zal men dan een verho-

Foto 17. Karakteristieke pensbewoners. Een protozo van het geslacht *Diplodinium* met bacteriën aan het lichaam gehecht.

ging van de fermentatiesnelheid kunnen waarnemen. In het opslaan van amylopectine zijn de holotrichen ware meesters: tot tweemaal hun celgewicht wordt in 1 uur opgeslagen. Dit maakt het mogelijk om de moeilijke periode tussen de maaltijden van hun gastheer te overbruggen. Bovendien wordt zo een al te heftige fermentatie vlak na de voedering voorkomen en uitgesmeerd over de volgende uren, omdat zoveel glucose aan de bacteriën wordt onttrokken.

De oligotrichen zijn in tegenstelling tot de holotrichen juist gespecialiseerd in het vreten van partikels van plantaardig materiaal en hun vermogen tot fermentatie van opgeloste suikers is juist beperkt. Veel *Entodinium*-soorten zijn vooral ingesteld op het opnemen van zetmeelkorrels, maar de andere oligotrichen gebruiken ook de hemicellulose, pectine en cellulose uit de plantecelwanden.

Alle pensciliaten zijn afhankelijk van de opname van bacteriën als voedsel en ook van intracellulaire symbionten, daar zij op deze manier hun behoeften aan purine- en pyrimidinebasen dekken.

Bacteriën

Zoals eerder werd vermeld zijn veel bacteriën die in de voormagen leven ook aanwezig in andere delen van het maagdarmkanaal van herkauwers en andere dieren, ja zelfs in geheel andere anaërobe milieus zoals in rioolwaterslib en sedimenten. Verschillende cellulosesplitsende bacteriën die eerst als pensbacteriën zijn beschreven, zijn later gevonden in de blinde darm van cavia, konijn en paard en in

de faeces van deze dieren en de mens.

De ontwikkeling van de bacterieflora in de pens van de jonge herkauwer begint al op een jeugdige leeftijd. De aard en de snelheid van de ontwikkeling worden echter wel in hoge mate bepaald door het rantsoen en door de mate van contact met andere volwassen herkauwers. Bij kalveren waaraan naast hun melkdieet dat 9 weken lang werd gegeven, vanaf de 10e dag ook al wat klaverhooi en graan werd gevoerd, werden in de 6e levensweek al veel 'echte' pensbacteriën gevonden. Vóór de 6e week is de flora geheel anders en bestaat hij uit aërotolerante lactobacillen, coliformen en melkzuurfermenteerders. De pH is vaak zeer laag. Deze organismen verdwijnen geleidelijk en in de 9e tot 13e levensweek heeft het kalf zijn 'volwassen' pensflora. Cellulosesplitsers zijn soms al na 1 week aanwezig, zelfs als het rantsoen op zich geen cellulose bevat. De opname van enig strooisel (stro, houtwol) kan dan voor de verrijking verantwoordelijk geweest zijn. Strikte isolatie van het kalf heeft tot gevolg dat de ontwikkeling van een normale bacterieflora langzamer verloopt, maar dit heeft niets te maken met het onder deze omstandigheden ontbreken van de protozoën. Het enige gevolg hiervan is dat de bacterieconcentraties hoger zijn dan in dieren met protozoën. Onder normale bedrijfscondities is het vrijwel uitgesloten dat het ontbreken van de juiste pensbacteriesoorten oorzaak is van een zwakke gezondheid of een slechte ontwikkeling van het kalf.

Tot de werkelijk belangrijke pensbacteriën worden die soorten gerekend, die in grote aantallen voorkomen, die onder de omstandigheden die in de pens heersen een rol van betekenis kunnen spelen en die stofwisselingsreacties vertonen die ook in de gemengde cultuur van de pensmicroben worden teruggevonden. Tabel 17 geeft een kort overzicht van enkele belangrijke soorten met enkele van hun kenmerken. Veel soorten zijn in staat een of meer van de in het plantaardige voeder aanwezige koolhydraten (cellulose, hemicellulose, zetmeel) te benutten, maar terwijl zij dat doen 'verliezen' zij hydrolytische afbraakprodukten in de vorm van eenvoudiger mono- of oligosacchariden in het medium (de extracellulaire pensvloeistof). Deze afbraakprodukten vormen dan weer een voedingsbron voor verschillende andere soorten. Weer andere bacteriën gebruiken de primair gevormde fermentatieprodukten (afbraakprodukten) van de koolhydraatfermenterende bacteriën, zoals lactaat, formiaat en waterstofgas.

Niet alleen tussen bacteriën maar ook tussen bacteriën en protozoën is er betreffende de substraatkeuze zoveel overlapping, dat men het ontbreken van een of meer soorten micro-organismen in de pens beslist niet zou opmerken.

Een ander aspect dat hier genoemd dient te worden, is de mate van flexibiliteit van de individuele soorten betreffende het vermogen om verschillende verbindingen als energiebron te gebruiken. Allereerst vinden wij in de pens grote specialisten zoals *Methanobacterium ruminantium*, die alleen in staat is om formiaat en $H_2 + CO_2$ als substraat te gebruiken om er CH_4 uit te vormen en verder *Bacteroides amylophilus* die alleen zetmeel gebruikt of de hiervan afgeleide hydrolyse-produkten dextrine en maltose. Dan zijn er soorten die een beperkt aantal verbindingen kunnen gebruiken; *Bacteroides succinogenes*, *Ruminococcus*-soorten en *Lachnospira multiparus* zijn hiervan voorbeelden. Ten slotte zijn er ook ware veelzijdige organismen, zoals *Butyrivibrio fibrisolvens*, *Bacteroides ruminicola*, *Selenomonas ruminantium*

Tabel 17. Eigenschappen van enkele belangrijke pensbacteriën.

Soort	1	2	3	4	5	6	7
Bacteroides succinogenes	—	+	+	—	>	—	—
Ruminococcus albus	—	<	>	>	—	—	—
Ruminococcus flavefaciens	—	<	>	>	—	—	—
Butyrivibrio fibrisolvens	+	+	<	>	>	—	—
Eubacterium cellulosolvens	+	+	+	<	<	—	—
Lachnospira multiparus	+	+	—	—	<	—	—
Bacteroides amylophilus	—	—	—	—	<	—	—
Succinivibrio dextrinosolvens	+	+	—	—	—	—	—
Bacteroides ruminicola	—	+	—	<	<	—	—
Eubacterium ruminantium	—	+	—	>	—	—	—
Selenomonas ruminantium	+	+	—	—	>	<	<
Megasphaera elsdenii	—	+	—	—	—	+	+
Anaerovibrio lipolyctica	+	—	—	—	—	+	+

1. Beweeglijkheid
2. Glucose
3. Cellulose
4. Xylaan
5. Zetmeel
6. Lactaat
7. Glycerol

— wordt niet gefermenteerd
\+ wordt gefermenteerd
< meer dan 50% van de stammen fermenteren het substraat
> minder dan 50% van de stammen fermenteren het substraat

en *Eubacterium cellulosolvens*, die veel uiteenlopende verbindingen kunnen fermenteren. Heel merkwaardig is het feit dat men de grootste en morfologisch meest opvallende pensbacteriën, het eerst beschreven in de eerste microscopische studies in de jaren dertig, nog steeds niet in reincultuur heeft kunnen brengen.

Het totaal aantal bacteriën per ml pensvloeistof (10^9– 10^{10}) wijzigt zich al naar gelang het rantsoen, de voederfrequentie, tijd na voederen, al naar gelang het dier, en hangt ook af van de aanwezigheid en samenstelling van de pensciliaten. Over het algemeen vindt men per cm^3 meer bacteriën op groene voeders dan op gedroogde voeders, meer bacteriën op zetmeelrijke rantsoenen dan op celluloserijke, meer bacteriën wanneer protozoën ontbreken en bovendien hangt ook nog veel af van de koolstof/stikstof-verhouding in het substraat. Als de opname aan stikstof verhoudingsgewijs erg laag is, kan de toevoeging van extra zetmeel de hoeveelheid bacteriën zelfs omlaag brengen. Na lang hongeren verdwijnen veel micro-organismen uit de pens en de tijd die nodig is om de verschillende organismen te laten terugkeren varieert sterk. Inoculering met pensinhoud van een normaal gevoerd dier kan de terugkeer van de organismen bespoedigen.

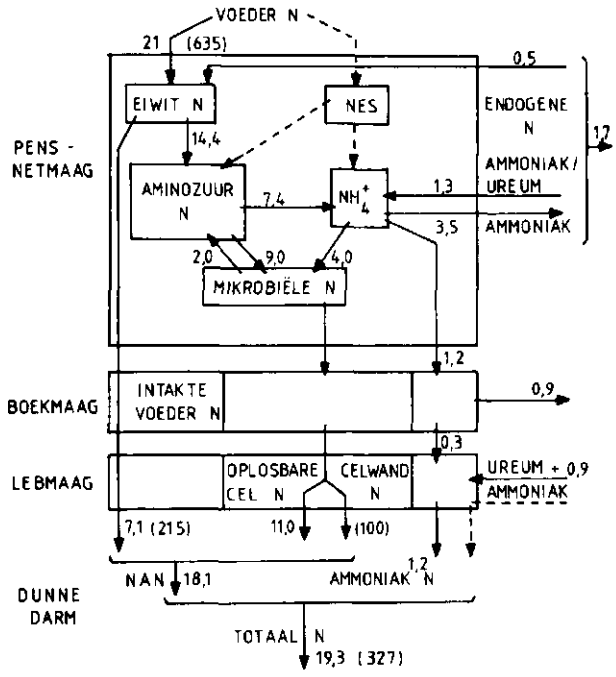
De hoeveelheid microbieel celmateriaal die in de pens wordt gevormd hangt af van veel factoren zoals de hoeveelheid koolhydraat die wordt afgebroken, de ATP-opbrengst van de verschillende fermentatiemechanismen, de groeisnelheid en de voorziening met eventuele groeilimiterende factoren zoals de stikstofbron, vertakte vetzuren, aminozuren, peptiden en mineralen. Zo wordt in principe meer celmateriaal per eenheid van energiebron gefermenteerd als de energiebron de beperkende factor is, dan wanneer de groei wordt beperkt door een koolstof- of een stikstofbron die vereist is voor synthesen in de cel.

In de pensfermentatie zijn koolhydraten niet de enige energiebronnen, maar wel verreweg de belangrijkste en de concentratie aan oplosbare en snel fermenteerbare koolhydraten is vrijwel voortdurend snelheidsbeperkend voor de fermentatie. Onder deze omstandigheden is er een selectie op organismen die een maximale ATP-vorming per mol substraat vertonen, omdat dit bij een zeer langzame fermentatie gelijk is aan de grootste ATP-opbrengst per tijdseenheid. Daarom is de vorming van 4 mol ATP per mol glucose bij *Ruminococcus albus* een voorbeeld van een dergelijke efficiëntie. Bovendien splitst dit organisme cellobiose (een bij de celluloseafbraak gevormd suiker) fosforolytisch waardoor de ATP-opbrengst stijgt tot 4 1/2 mol ATP per mol hexose. Dit verklaart tevens waarom azijnzuur het belangrijkste eindprodukt is van de pensfermentatie en waarom bij ruwvoeders waarin veel langzaam fermenteerbare polysacchariden voorkomen de verhoudingen azijnzuur/propionzuur en azijnzuur/boterzuur hoog zijn. Wordt de fermentatie versneld door toevoeging van gemakkelijk afbreekbare koolhydraten, dan stijgt het aandeel aan propionzuur en boterzuur. Onder zeer bijzondere omstandigheden, wanneer een overmaat aan zetmeel en suikers in de pens komt, krijgen wij de reeds eerder geschetste dramatische verandering in het pens-ecosysteem, gekarakteriseerd door de bijzonder snelle opbloei van melkzuurvormende streptococcen *(Streptococcus bovis)* en uiteindelijk lactobacillen. De streptococcen vormen alleen melkzuur uit suikers en de opbrengst van ATP is gering: slechts 3 mol ATP per mol hexose. De vorming van ATP verloopt echter zeer snel! De streptococcen zijn in staat de suikermoleculen zeer snel te metaboliseren en krijgen zo per tijdseenheid toch meer ATP ter beschikking dan de andere bacteriën en overgroeien met hun korte delingstijden (t_d = 20 minuten) in enkele uren de 'normale' pensflora welke zo goed was ingesteld op een efficiënt gebruik van het limiterend substraat.

Als men bedenkt dat chemische arbeid wordt verricht in de biochemische reacties waarbij ATP wordt gevormd, komt men tot de merkwaardige conclusie dat de factor die bij de anaërobe intermicrobiële competitie van zo groot belang blijkt te zijn, de dimensie heeft van arbeid/tijdseenheid en dat is macht! Het is deze macht die een organisme ter beschikking staat en die zijn competitiesucces verklaart in het oecosysteem, of dit organisme nu een microbe of een mens is.

De microbiële celopbrengst is sterk afhankelijk van veel factoren. Afhankelijk van de gebruikte methoden heeft men waarden gevonden in verschillende herkauwers die variëren van ongeveer 10 tot 40 gram droge cellen per 100 gram gefermenteerde organische stof (eiwit en koolhydraten). Voor koolhydraten zijn veel waarnemingen in vivo gedaan welke een gemiddelde celopbrengst van 12,5 g droge cellen per 100

g atgebroken koolhydraat opleverden bij een synthesesnelheid van 100 mg microbieel eiwit per liter pensvloeistof per uur. Nu is ongeveer de helft van de microbiële droge celmassa eiwit en het is dan duidelijk dat voor de vorming van 200 mg microbiële celmassa 1600 mg koolhydraat is gefermenteerd. Aangezien deze 100 mg eiwit 16 mg stikstof bevatten, moet de verhouding stikstof/koolhydraten tenminste gelijk zijn aan 16/1600 = 0,01. In het voorbeeld vermeld in figuur 25 zijn de resultaten gegeven van een zeer nauwkeurig onderzoek aan de stikstofbalans verricht aan een schaap door Nolan (1975). Het dier at 635 g organische stof (OS) per dag. Wanneer wij aannemen dat de intacte voederstikstof die de dunne darm instroomt (7,1 g · dag ^{1}) zich uitsluitend in voederdeeltjes bevindt en in dezelfde verhouding tot de OS als in het voedsel zelf (luzerne met een verhouding 3,3 g per 100 g OS), dan vloeide 215 g OS onafgebroken voeder en 100 g microbiële stof elke dag naar de dunne darm. Dit is goed in overeenstemming met de 327 g OS die werd gevonden. De microbiële celopbrengst was 2,70 g stikstof (16,85 g ruw eiwit) per 100 g OS uit het rantsoen verteerd in de pens. Het eiwitgehalte van de micro-organismen bedroeg dus 69 %, hetgeen zeer hoog is.



Figuur 25. Een kwantitatief maar vereenvoudigd model van de flux van stikstofhoudende verbindingen in de pens van een schaap. De waarden (g stikstof · dag^{-1}) werden verkregen uit een analyse van de pensfermentatie van een dier gevoerd met klaverhooi. NAN: niet-ammoniak stikstofverbindingen. (Naar Nolan, 1975; voor verklaring zie tekst).

Niet alle herkauwers zijn gelijk

Net als bij andere diergroepen bestaan er ook bij herkauwers tussen de soorten grote verschillen in lichaamsgrootte. Zo verhouden de gewichten van volwassen exemplaren van de grootste in ons land levende wilde herkauwers edelhert, damhert en ree zich ongeveer als 10 : 5 : 1.

Uit de resultaten van een onderzoek dat is verricht naar de spijsvertering bij herten blijkt dat damherten een snellere pensfermentatie hebben dan edelherten (Prins & Geelen, 1971). Dit betekent dat damherten beter verteerbaar voedsel moeten opnemen dan edelherten. Gemakkelijk verteerbare voeders bevatten vaak weinig celwandpolysacchariden of als ze meer bevatten, zoals jonge planten, dan zijn deze stoffen, cellulose en hemicellulose, toch vrij goed afbreekbaar. Moeilijk verteerbare plantaardige voeders hebben juist een hoog gehalte aan de celwandpolymeren, maar ook aan lignine dat geen koolhydraat is en zelfs in het geheel niet verteerbaar is en bovendien de afbraak van de structurele celwandpolymeren nadelig beïnvloedt.

Celluloseafbraak vraagt tijd. Het vermogen van de pensinhoud om cellulose af te breken blijkt ook groter te zijn bij edelherten dan bij damherten en bij damherten weer groter dan bij het ree. Daarentegen is het vermogen om zetmeel af te breken juist het grootst bij het ree, de totale concentratie aan bacteriën is hier ook het hoogst.

Hoe zijn nu de geringe celluloseafbraak en de hogere fermentatiesnelheden in de

Foto 18. Het kleine ree is een echte browser met een relatief kleine pens. Reeën besteden minder tijd aan herkauwen dan grazers en intermediate feeders.

pens van de kleinere hertesoorten te verklaren? Het is bekend dat kleine dieren een hoger basaal metabolisme hebben per kg lichaamsgewicht dan grote dieren (basale behoefte in kcal per dag = 70,5 $LW^{0,73}$ (1 cal = 4,2 J), waarin LW het lichaamsgewicht is (Kleiber, 1961)). Dit is het gevolg van het relatief grote lichaamsoppervlak van kleine dieren waardoor het warmteverlies ook relatief groter is dan bij grote dieren. Per kg lichaamsgewicht moeten kleine dieren dus meer energiebronnen in hun weefsel verbranden dan grote dieren. Dit betekent dat op zich een ree al meer lagere vetzuren uit zijn pens moet zien te krijgen per tijdseenheid en per kg lichaamsgewicht dan een damhert, en deze op zijn beurt weer meer dan een edelhert. Daar komt echter nog een factor bij die deze tendens nog versterkt: het pensvolume van reeën ten opzichte van hun lichaamsgewicht is ook nog kleiner dan dat van damherten en dat van damherten weer kleiner dan dat van edelherten. Uit een aantal metingen die zijn verricht blijkt dat de totale inhoud van de pens van een ree gemiddeld slechts 8 % van het lichaamsgewicht bedraagt. Voor damherten, edelherten en runderen liggen deze percentages hoger (tabel 18).

Reeën zijn dus door hun relatief kleine penscapaciteit gedwongen hun voeder zo te kiezen dat het zeer snel kan worden afgebroken, niet alleen omdat veel vetzuren per tijdeenheid moeten worden gevormd, maar ook omdat weer snel plaats gemaakt moet worden voor de opname van nieuw voedsel. Bij deze dieren moet de doorstromingssnelheid in het maagdarmkanaal dus zeer hoog zijn. Bovendien kan men uit tabel 18 opmaken dat bij de reeën de pens bijna geheel was gevuld. Edelherten zijn betreffende de stofwisseling in de pens enigszins te vergelijken met onze gedomesticeerde herkauwers. Hun relatief grote pensvolume maakt het mogelijk om veel voeder op te nemen, dat dan een flinke tijd in de pens kan verblijven, want de doorstromingssnelheid hoeft niet zo hoog te zijn. Onder deze voorwaarden wordt een gunstig klimaat geschapen voor de vertering van cellulose en hemicellulose, processen die in onze runderen optimaal verlopen met hun relatief grote pensvolume.

Er zijn nog andere gegevens die de genoemde verschillen duidelijk illustreren. De protozoën in de pens van herkauwers delen zich slechts zeer langzaam en zouden worden uitgespoeld wanneer de doorstromingssnelheid te hoog zou zijn. Het bleek nu dat de edelherten op de Veluwe 7 genera protozoën (elk genus vertegenwoordigd door een of meer soorten) in hun pens herbergen, damherten maximaal 3 genera en dat in de pens van reeën slechts 1 genus vertegenwoordigd is door 1 snel delende

Tabel 18. Verband tussen pensvolume en lichaamsgewicht bij enkele herkauwers. (Uit Prins & Geelen, 1971.)

	Ree	Damhert	Edelhert	Rund
Totaal volume van de pens als % van het lichaamsgewicht	8	14	23	26
Gewicht van de pensinhoud als % van het lichaamsgewicht	7	9–12	10–15	14

A

B

Foto 19. Edelherten zijn echte intermediate feeders die zowel twijgen eten (A) als grassen (B).

soort: *Entodinium dubardii*. Veel reeën hebben zelfs in het geheel geen protozoën in de pens; protozoën delen zich namelijk veel langzamer dan bacteriën. Deze verschillen in fysiologie tussen de hertesoorten komen ook tot uitdrukking in de voedselkeuze. Edelherten behoren met name thuis in loofbossen, waar zij naast wat gras, kruiden, boombast ook bladeren en twijgen van bomen eten. In naaldbossen wordt deze keuze iets anders en nemen ook heide, en dwergstruiken een belangrijke plaats in als voederplanten naast dennenaalden en dennescheuten (Van de Veen, 1979). Reeën leggen zich toe op geconcentreerd voedsel met een hoog eiwitgehalte.

Ook voor andere groepen wilde herkauwers is men, zij het vanuit een wat andere benadering, op hetzelfde verschijnsel gestuit. In een groot onderzoek naar de structuur en ontwikkeling van de voormagen van 26 soorten Oostafrikaanse wilde herkauwers kwam Hofmann (1973) tot de conclusie dat men deze dieren ruwweg in drie groepen kon indelen op basis van voedselkeuze en typen van pensfermentatie: (1) 'bulk & roughage feeders', (2) 'intermediate feeders' en (3) 'concentrate selectors'. Ook voor directe analyse van de voedselkeuze zowel uit literatuurgegevens als uit eigen onderzoek werd dit bevestigd (Hofmann & Stewart, 1972).

De eerste groep bestaat uit die dieren die een grote voorkeur aan de dag leggen voor grassen en andere gewassen met een hoog gehalte aan celwandpolymeren. Deze dieren hebben een relatief groot pensvolume, een lange retentie van het voeder, komen in droge gebieden voor en zijn zeer waarschijnlijk in staat om in aanzienlijke mate ureum-stikstof opnieuw te gebruiken, hetgeen ook van belang is voor de economie van hun waterhuishouding. Topi, oryx-soorten, wildebeest, buffels en de gedomesticeerde schapen en runderen behoren tot deze categorie.

De laatste groep (3) is eveneens tamelijk kieskeurig. Voor hen vormen bladeren en knoppen van planten een belangrijk bestanddeel van het menu. Met name de jonge eiwitrijke en nog vezelarme bladeren van loofbomen, struiken, kruiden en verder ook vruchten genieten de voorkeur. Door deze dieren wordt weinig of geen gras gegeten. Deze groep omvat onder andere kleinere antilopen als de dik-dik, de gerenuk, de suni en de duikers, maar ook de giraffe die een relatief klein pensvolume heeft.

Ten slotte is er de groep van de 'intermediate feeders' waaronder de impala's en Thomson's gazelle, die een zekere voorkeur vertonen voor grassen, en dieren als Elandantilope en Grant's gazelle die meer bladeren eten, maar van wezenlijk belang is dat deze dieren een zekere mate van flexibiliteit bezitten betreffende de voedselkeuze en al naar gelang de omstandigheden van keuze veranderen.

Gebleken is dat ook herkauwers uit andere klimaatgebieden in deze classificatie zijn in te passen (bij voorbeeld Van de Veen, 1979). Zo blijken voedselkeuze en pensfermentatie ten nauwste samen te hangen met de verhouding tussen pensvolume en lichaamsgewicht en van daaruit zijn weer talloze verbindingen te leggen met begrippen als de 'home-range' van het dier en de sociale organisatie van de herkauwer (Jarman, 1974; Bell, 1971; Geist, 1974; zie ook de voorgaande bijdrage van Van Wieren).

Draagkracht

S. de Bie

Inleiding

Door de mens gestuurde begrazing wordt toegepast in vele vormen van landgebruik. Voorbeelden zijn onder meer de intensieve en extensieve veeteelt, 'game ranching' en toepassingen in het natuurbeheer. Deze vormen van landgebruik verschillen vooral in hun doelstelling, in het geproduceerde dat voor de mens van belang is en dat kan variëren van vlees en melk tot 'landschap'. Zie onder andere de bijdragen van Geerling & de Bie, Meijs en Van Wieren. Een hierbij steeds opdoemende vraag is: wat is de 'draagkracht' van een gebied? Achterliggende gedachte hierbij is dat er een bovengrens zal zijn aan het aantal dieren dat een gebied voor onbepaalde tijd kan gebruiken.

Draagkracht heeft te maken met planten en dieren. Beantwoording van de vraag wat de draagkracht is van een bepaald terrein kan alleen op basis van een grondige kennis van én plant én dier, in het bijzonder van de factoren die hun voorkomen en voortbestaan bepalen, en van hun interrelaties. Deze bijdrage belicht eerst het begrip draagkracht en de afgrenzing ervan. Daarna wordt ingegaan op de verschillende benaderingen van de draagkrachtbepaling en de daarbij optredende problemen.

Het begrip draagkracht

Over draagkracht wordt vaak gesproken als zijnde een vage term. Toch heeft een ieder die met begrazing te maken heeft wel een voorstelling van wat ermee bedoeld wordt: in het algemeen het aantal dieren dat op een terrein van zekere oppervlakte kan leven, en nauwkeuriger: het maximum aantal dieren dat gezien de doelstelling van de begrazingsvorm, blijvend van een gebied gebruik kan maken zonder het vegetatie-bodemcomplex negatief te beïnvloeden (Stoddart et al., 1975). Belangrijk aspect hierbij is de duurzame instandhouding van een systeem waarin planten en herbivoren leven. Dit houdt in dat er een evenwicht moet bestaan of zich moet gaan instellen tussen plant en dier.

Voor een juist begrip van draagkracht is het noodzakelijk om op het ontstaan van een dergelijk evenwicht tussen plant en herbivoor in te gaan. Volgens Caughley (1980) zijn de onderstaande relaties erg belangrijk voor het in evenwicht geraken van planten en herbivoren:

- de relatie tussen de hoeveelheid bovengrondse plantaardige biomassa en de

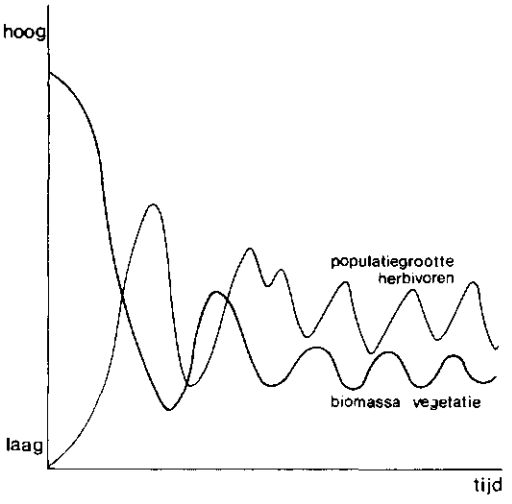
hoeveelheid produktie van die biomassa;
- de relatie tussen de voedselopname van de herbivoor en de beschikbare bovengrondse plantaardige biomassa;
- de relatie tussen de reproduktiesnelheid van de herbivoor en de beschikbare bovengrondse plantaardige biomassa.

Als we de ontwikkeling van een dierpopulatie in een tot dan toe onbezet gebied volgen, kunnen volgens Caughley (1980) deze drie genoemde relaties worden weergegeven in de curven zoals gepresenteerd in figuur 26. Het aantal dieren groeit snel na een aanloopperiode (waarbij de hoeveelheid en eventueel de samenstelling van de vegetatie terugloopt dan wel verandert), neemt vervolgens toe tot een topdichtheid gevolgd door een ineenzakking ('crash') waarna zich op wat langere termijn een evenwicht kan instellen. Of zich een evenwicht instelt hangt af van de eigenlijke ligging van elk van de drie relaties (bij voorbeeld Noy-Meir, 1975; Stocker & Walters, 1984).

In geval van evenwicht is de groei van de veranderde vegetatie gelijk aan de consumptie door de begrazing. In dit proces zijn vier fasen te onderscheiden in de ontwikkeling van de dierpopulatie: opbouw–top–ineenzakking–stabilisatie.

Het evenwicht stelt zich binnen zekere grenzen in, het is dynamisch. Nu eens is de hoeveelheid plantaardige produktie groter dan door de dieren kan worden opgenomen, dan weer is de behoefte van de dieren hoger dan er voedsel beschikbaar is. Deze fluctuaties kunnen als seizoensverschillen binnen een jaar optreden, maar ook als verschillen tussen de jaren, bij een afwisseling van goede en slechte jaren. Bijstelling van afwijkingen van dit evenwicht vindt steeds plaats via de eerder genoemde drie relaties.

Volgens Caughley (op. cit.) is draagkracht dan ook te definiëren als het niveau waarop dit evenwicht zich instelt, het punt waarbij de snelheid van voedselproduktie gelijk is aan de snelheid van voedselconsumptie. De positie van dit evenwicht wordt



Figuur 26. De ontwikkeling van de vegetatiebiomassa en van het aantal herbivoren na introductie ervan in een tot dan toe niet door herbivoren bevolkt gebied.

aangegeven door de karakteristieke bij dit evenwicht horende dichtheid aan herbivoren. Aangezien het een evenwicht betreft, kan de draagkracht ook worden geïndexeerd door de karakteristieke dichtheid en samenstelling van de vegetatie (Caughley, 1980).

De aldus geformuleerde definitie heeft slechts een beperkt toepassingsgebied: slechts daar waar begrazing de enige vorm van landgebruik is. In vele delen van de tropen maar ook daarbuiten vindt begrazing plaats in gebieden die tevens op andere wijze geëxploiteerd worden, bij voorbeeld voor brandhout of gewassen. In West-Afrika is met name de bodemvruchtbaarheid bepalend voor bijna elke vorm van landgebruik (zie de bijdrage van Breman). De hoeveelheid beschikbare nutriënten in de bodem is bepalend voor de omvang van het totale landgebruik; welk deel hiervan door elk type landgebruik ingenomen wordt, is meer afhankelijk van sociaal- economische aspecten dan van oecologische. Met andere woorden in deze gevallen moet eerst de draagkracht van het hele landgebruikssysteem bepaald worden voor dat de invulling per landgebruikstype mogelijk is. Een algemener geformuleerde definitie van draagkracht is daartoe nodig. Daarom definiëren De Bie & Geerling (in voorber.) draagkracht als: het niveau van evenwicht tussen de beschikbaarheid en het gebruik van een element, beperkend voor een bepaalde vorm van gebruik in een systeem.

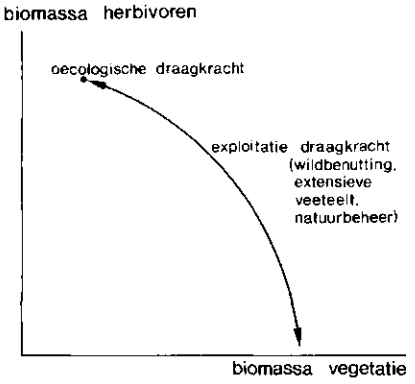
Verschillende niveaus van evenwicht

Wanneer een evenwicht tussen planten en een herbivore diersoort tot stand komt zonder 'hulp' van buiten af, dus zonder de beïnvloeding van menselijk handelen, kan dit evenwicht in navolging van Caughley (op. cit.) de oecologische draagkracht worden genoemd. Eventueel optredende concurrentie tussen diersoorten waardoor de draagkracht van een terrein voor een bepaalde soort op een lager niveau komt dan wanneer deze soort alleen in het terrein zou voorkomen valt binnen het concept van de oecologische draagkracht. Ook de invloed van predatie op de stand van de herbivoren valt er binnen. Predatie is meer van invloed op de populatieopbouw van een herbivoor, met name het 'adult survival pattern', dan op het aantal individuen van deze herbivoor. Dit is onder meer aangetoond voor de relatie tussen eland *(Alces alces)* en wolf *(Canis lupus)* op Isle Royale in de Verenigde Staten (Peterson, 1977). Het zal duidelijk zijn dat catastrofen zoals branden, extreme droogten of excessieve sneeuwval etc., die door hun onregelmatig optreden buiten de 'normale' milieufluctuaties vallen, eveneens een onderdeel van het systeem zijn en dus mede de oecologische draagkracht bepalen.

De oecologische draagkracht is niet het enige evenwicht dat zich tussen planten en herbivoren in een terrein kan instellen. Menselijk handelen kan andere evenwichten doen ontstaan en laten bestaan. Wordt bij voorbeeld in een terrein van heide en grasland, een gering aantal schapen uitgezet en daarna steeds de netto toename aan schapen weggenomen, dan zullen veranderingen in plantbiomassa en -samenstelling gaan optreden waarbij zich ten slotte de vegetatie op een bepaald niveau zal stabiliseren: een (dynamisch) evenwicht ontstaat. Wordt het aantal dieren verdubbeld, dan stelt zich een nieuw evenwicht in met een nog verder gewijzigde vegetatiesamenstelling. Als we enkele experimenten van deze aard uitvoeren en de

bijbehorende evenwichten uitzetten in een grafiek, krijgen we de lijn zoals geïllustreerd in figuur 27.

Al deze 'gestuurde' evenwichten worden gekenmerkt door een lagere dichtheid



Figuur 27. De vegetatie-herbivoor-evenwichtslijn: de lijn die alle punten van denkbare evenwichten tussen de genoemde componenten met elkaar verbindt.

Foto 20. Begrazing op de Wolfhezerheide. Wanneer het de bedoeling is om een zogenaamd half-open landschap te handhaven is het essentieel om de dichtheid aan herbivoren goed te bepalen. Bij een te geringe graasdruk ontwikkelt het terrein zich tot bos en wanneer de graasdruk te hoog is vindt er geen regeneratie van het bos meer plaats.

van herbivoren en een hogere plantdichtheid dan de oecologische draagkracht. In tegenstelling tot de theoretische lijn is er in de praktijk wel degelijk een ondergrens aan het aantal dieren waarbij zich een evenwicht kan instellen (figuur 27). Een minimum aantal dieren is noodzakelijk omdat anders hun effecten op de vegetatie te gering zijn om de vegetatie van de eigen ontwikkelingslijn (successie) af te houden en de zogenaamde climax te laten ontstaan of te handhaven. Zo blijkt in het geval van het Elk Island National Park (Canada) de aanwezigheid van circa 350 Amerikaanse bisons *(Bison bison)* in een gebied van 195 km^2 niet te verhinderen dat de relatief open vegetatie verandert in bos. Gevreesd moet worden dat op den duur zonder tegenmaatregelen geen geschikt habitat meer overblijft voor deze dieren in dit park.

Kenmerk van dergelijke gestuurde evenwichten is dat de dierpopulatie een netto aanwas heeft waardoor zij naar de dichtheid behorende bij de oecologische draagkracht toe dreigt te groeien. Voorwaarde voor het behoud van deze gestuurde evenwichten is dan ook het verwijderen van deze periodieke aanwas. Dit is de basis voor de exploitatie van wild en vee zoals in de veehouderij, de visserij en de wildbenutting (zie bijdrage Geerling & De Bie). In deze gevallen kan dan ook gesproken worden over de exploitatiedraagkracht van het systeem. Bij wildbenutting voor de trofeeënjacht of het oogsten van wild voor vlees, wordt ernaar gestreefd door toepassing van een bepaalde jachtdruk de populatiegrootte van het te bejagen wild op een zodanig niveau onder de oecologische draagkracht te houden dat trofeegrootte of vleesproduktie optimaal zijn als gevolg van de overvloed aan voedsel, water, dekking, etc. Ook bij de natuurtechnische begrazing voor het beheer van (half)natuurlijke vegetaties streven we naar een evenwicht waarbij onze wensen ten aanzien van bij voorbeeld vegetatiestructuur en -samenstelling met behulp van begrazing zo goed mogelijk vervuld worden (zie de bijdrage van Bakker). De begrazingsdruk wordt hierop ingesteld.

Begrenzing van het begrip draagkracht

Vallen deze gestuurde evenwichten nu ook onder de algemene definitie van draagkracht zoals geformuleerd door De Bie & Geerling (in voorber.). Zoals aangegeven is het verschil met de natuurlijke draagkracht het handelend optreden van de mens. Handelen nu is toegestaan zolang dit handelen maar resulteert in een evenwicht op een niveau dat lager is dan het niveau van de oecologische draagkracht (de dierdichtheid is hier als index van het niveau gebruikt). Handelen bestaat dan slechts uit het weghalen van vegetatie of dieren uit het systeem in overeenstemming met de netto beschikbaarheid ervan. Het gevolg is dat het handelen beperkt blijft tot dat wat mogelijk is binnen de oecologische randvoorwaarden van het systeem. Degradatie als gevolg van onvoorziene omstandigheden kan zo voorkomen worden.

Binnen de definitie van draagkracht is handelend optreden van de mens mogelijk onder de bovenvermelde conditie en mits het doel van het handelen vermeld wordt bij de draagkracht. Wanneer het doel niet vermeld wordt betekent draagkracht steeds de oecologische draagkracht. Handelen dat bestaat uit het toevoegen van iets aan het systeem zoals kunstmest om te komen tot een verhoging van voedselaanbod

voor herbivoren, kan tot op zekere hoogte eveneens binnen de definitie vallen. Voorwaarde is wel dat natuurlijke regulatieprocessen blijven overheersen; de overgang van natuur en natuurlijke processen naar cultuur en cultuurlijke processen is echter vaag.
Een ander punt betreffende de begrenzing van het begrip draagkracht is het ruimtelijke aspect. Draagkracht gaat uit van een continue wisselwerking tussen planten en dieren en het gebied waarvoor de draagkracht bepaaid moet worden moet daarom zo groot zijn dat de hele levenscyclus van de herbivoren zich in dat gebied afspeelt of kan afspelen. Zo zal bij migrerende antilopen in Afrika het hele leefgebied in beschouwing genomen moeten worden. Voor de in Nederland overwinterende brandganzen *(Branta leucopsis)* houdt dat zowel de broedterreinen op Nova Zembla in als de overwinteringsgebieden in Nederland en de foerageergebieden op de ertussen liggende trekroute. In het genoemde voorbeeld betreffende de bisons in Elk Island National Park (Canada) speelt het aspect ruimte eveneens mee bij het niet in evenwicht komen van het systeem. Een belangrijk element in de habitat van de bison is namelijk het regelmatig optreden van branden waardoor de vegetatie wordt teruggezet. Het nationaal park is echter klein en zo 'goed' beheerd dat bosbranden niet meer kunnen optreden met het gevolg dat er geen evenwicht ontstaat en menselijk ingrijpen voor het behoud van de gewenste omstandigheden van de soort noodzakelijk wordt.

Foto 21. In het nationale park 'Elk Island' in Canada kunnen de Amerikaanse bisons niet verhinderen dat hun leefgebied dichtgroeit met bos waardoor er steeds minder geschikt habitat voor deze dieren overblijft.

De begrippen 'grazing capacity' en 'stocking rate'

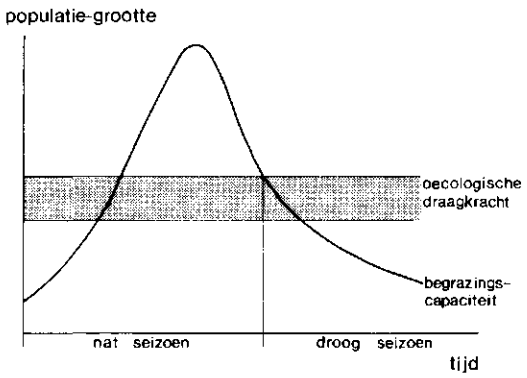
In de literatuur komt men naast draagkracht de termen 'grazing capacity' en 'stocking rate' veel tegen. Stoddart et al. (1975) definiëren grazing capacity als: het maximum aantal dieren dat elk jaar in een gegeven gebied een bepaald aantal dagen kan grazen zonder dat een neerwaartse trend in voedselproduktie, -kwaliteit en bodemgesteldheid teweeg wordt gebracht. Het verschil met oecologische draagkracht ligt in het ontbreken van een continue wisselwerking tussen herbivoren en vegetatie daar de herbivoren wordt toegestaan slechts gedurende een deel van het jaar de vegetatie te begrazen. Daarnaast is de hoeveelheid beschikbaar voedsel de limiterende factor voor het aantal dieren. Aangezien deze hoeveelheid vrijwel overal ter wereld sterk varieert met de seizoenen, varieert ook de grazing capacity veel meer dan de draagkracht (figuur 28).

Stocking rate is slechts een aanduiding van het aantal dieren per oppervlakte eenheid. Stocking rate kan dus gebruikt worden ter aanduiding van de draagkracht, maar ook in situaties waar evenwicht geen rol speelt zoals in de moderne, intensieve veeteelt.

Interacties tussen vegetatie en herbivoren

De oecologische draagkracht is, zoals hierboven besproken, een niveau van evenwicht tussen vegetatie en herbivoren. Tabel 19 geeft een overzicht van de belangrijkste factoren die dit niveau van evenwicht bepalen. Tussen de twee componenten van dit evenwicht bestaan interacties die variëren in ruimte en tijd. Hieronder volgen enkele voorbeelden van deze interacties.

Door tred, vraat en bemesting veranderen de groeiomstandigheden van de vegetatie waardoor deze qua floristische samenstelling, structuur en dergelijke zal veranderen. Deze vegetatieveranderingen hebben vervolgens weer invloed op het graasgedrag van de herbivoren: andere soorten worden begraasd met een andere intensiteit en mogelijk ook op andere plaatsen. Voor een uitvoerige behandeling van deze



Figuur 28. Het verloop (schematisch) van de grazing capacity in Afrikaanse savannen in het natte en droge seizoen ten opzichte van de oecologische draagkracht.

Tabel 19. Overzicht van de belangrijkste factoren die het niveau van evenwicht kunnen bepalen tussen vegetatie en herbivoren. (Uit De Bie et al., 1987.)

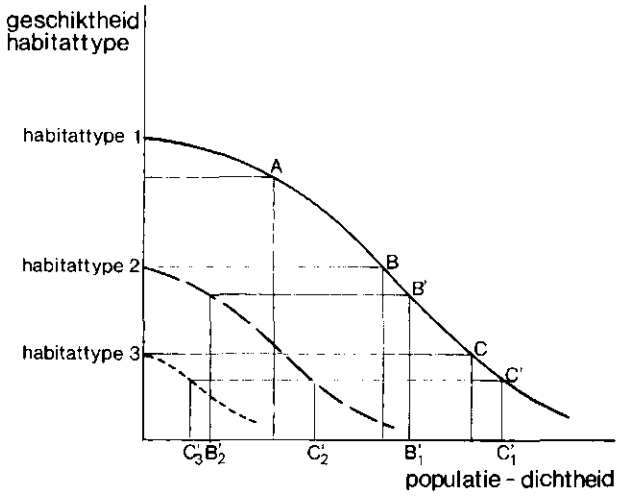
Factor	Element
Klimaat	temperatuur neerslag
Geomorfologie	toegankelijkheid van het terrein
Bodem	textuur bodemvruchtbaarheid
Water	beschikbaarheid in ruimte en tijd hoeveelheid
Vegetatie	structuur samenstelling en fenologie hoeveelheid en kwaliteit begrazingsgevoeligheid erosiebescherming
Herbivoor	morfologie (bek, maag en dergelijke) herkauwer – niet herkauwer browser – grazer selectiviteit voor voedsel fysiologische behoeften populatieopbouw sociale organisatie intra- en interspecifiek gedrag
Andere	aanwezige predatie ziekten

interactie tussen plant en dier wordt verwezen naar de bijdrage van Bakker.

De geschiktheid van habitattypen in het leefgebied van een diersoort is geen vast gegeven; het kan erg variabel zijn. Seizoensaspecten kunnen hierbij een grote rol spelen. Van een aantal soorten trekvogels is bekend dat zij verschillende habitattypen selecteren in hun zomer- en winterkwartieren, bij voorbeeld de grutto *(Limosa limosa).*

Daarnaast kan echter ook de populatiedichtheid van invloed zijn op de geschiktheid van habitattypen. Fretwell & Lucas (1970) voorspellen dat wanneer er meer habitattypen aanwezig zijn die onderling verschillen in geschiktheid, de verspreiding van de individuen van een soort over deze habitattypen zodanig is dat voor elk individu de vooruitzichten op overleving en voortplanting hetzelfde zijn. Als voor een gegeven habitattype deze vooruitzichten het grootst zijn bij lage dichtheden en de dichtheid toeneemt, neemt de geschiktheid van dit type habitat af, bij voorbeeld door vraat en tred. Dit is voor drie habitattypen in figuur 29 weergegeven.

In deze figuur heeft habitattype 1 de hoogste geschiktheid. Bij een lage populatiedichtheid (A) kunnen alle individuen van de soort in dit type verwacht



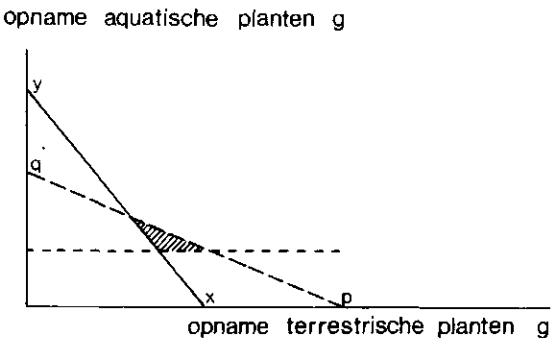
Figuur 29. Selectie van habitattypen in relatie tot de populatiegrootte en de geschiktheid van habitattypen.

worden. Als de dichtheid toeneemt, neemt de geschiktheid van type 1 af en bereikt een punt (B) waarbij de geschiktheid van type 1 gelijk is aan die van type 2: de individuen verspreiden zich nu over beide typen, waarbij de dichtheid in type 2 lager is dan die in type 1 (punt B'). Bij nog hogere dichtheden (C) kunnen ook andere typen gaan behoren tot de reeks van te selecteren habitattypen.

Het zal duidelijk zijn dat extrapolerende uitspraken betreffende habitatkeuze, -gebruik en voedselpreferentie van herbivoren en dus ook aangaande de draagkracht op basis van gegevens verkregen bij een lage populatiedichtheid, slechts met de nodige voorzichtigheid gedaan kunnen worden.

Niet altijd kan het voedsel dat in de verschillende habitattypen beschikbaar is volledig worden gebruikt. De in de polaire streken in het voorjaar optredende snelle groei van de planten doet bij voorbeeld de hoeveelheid beschikbaar voedsel van goede kwaliteit in korte tijd snel toenemen. Het aanwezige aantal grote herbivoren zoals rendieren (*Rangifer* sp.) is niet in staat deze hoeveelheid voedsel in die tijd op te nemen door de beperking die het pensvolume stelt aan de hoeveelheid voedsel die per dag per individu kan worden opgenomen. Een deel van de vegetatie wordt dus niet begraasd, groeit door en veroudert. De kwaliteit neemt daardoor af waardoor het later voor de dieren niet meer aantrekkelijk is. Ook sociaal gedrag kan er de oorzaak van zijn dat aanwezig voedsel niet ten volle wordt gebruikt. Zo trekken de genoemde rendieren aan het einde van de zomer naar speciale bronstgebieden voor de voortplanting. Elders aanwezig goed voedsel wordt in die tijd niet benut. Als de bronst voorbij is zijn deze gebieden ten dele al met sneeuw bedekt en is het voedsel niet meer toegankelijk.

Het plantaardig materiaal dat door herbivoren wordt gegeten moet aan bepaalde eisen voldoen. In dit verband worden vaak de begrippen voedselkwaliteit en voedingswaarde gebruikt. De opname kan door één factor worden bepaald, zoals de



Figuur 30. Mogelijke dieetsamenstelling (arcering) van de eland zoals beperkt door behoefte aan energie, natrium en pensvolume. ——: minimaal vereiste hoeveelheid voedsel per dag ter dekking van de energiebehoefte, als terrestrische planten (x of meer) of als aquatische planten (y of meer) of als combinatie van beide. .....: minimaal vereiste hoeveelheid aquatische planten per dag ter dekking van de natriumbehoefte. – –: maximaal opneembare hoeveelheid voedsel per dag, in de vorm van terrestrische planten (p), van aquatische planten (q) of als combinatie van beide.

hoeveelheid stikstof (N), maar ook door diverse factoren. Voor elke herbivoor is 'kwaliteit' in principe een soortsgebonden begrip. Zo is het bekend dat de eland per dag niet alleen een minimum hoeveelheid energie nodig heeft, maar ook een minimum hoeveelheid natrium (figuur 30).

Waterplanten zijn rijk aan natrium en relatief arm aan energie, terrestrische planten daarentegen zeer arm aan natrium en rijk aan energie. Elanden moeten daarom een gemengd dieet tot zich nemen. Het pensvolume beperkt echter de totale dagelijkse opname waardoor de mogelijke variatie in de verhouding aquatisch-terrestrisch voedsel in het dieet gering is.

Calcium is een belangrijke component van de soortspecifieke voedselbehoefte van het wildebeest *(Connochaetus taurinus)*: één van de functies van hun voorkeur voor het oostelijk deel van de Serengeti vlakte is om een voldoende hoeveelheid calcium te verkrijgen voor lactatie om zo een optimale groei van kalveren te bewerkstelligen zonder conditieverlies van de moederdieren (Kreulen, 1975).

Zelfs tussen de geslachten van een soort kan de voedselbehoefte verschillen: herten en hinden van het edelhert *(Cervus elaphus)* kunnen met name in herfst en winter verschillende foerageerstrategieën vertonen waarbij de hinden een sterkere voorkeur vertonen voor voedsel relatief rijk aan stikstof en herten voor voedsel rijker aan energie (Clutton-Brock et al., 1982).

Bovenstaande voorbeelden illustreren hoe ingewikkeld de relaties tussen de vegetatie en de herbivoren kunnen zijn en hoe moeilijk een voorspelling te maken is van het niveau waarop zich hiertussen een evenwicht instelt. Men kan zich dan ook afvragen of het wel mogelijk is om een redelijke berekening of schatting van de draagkracht te maken. Is het niet beter om een aantal herbivoren in een terrein uit te zetten, de natuur haar gang te laten gaan en te observeren welk evenwicht zich instelt? Waar mogelijk zou dit gedaan moeten worden, maar men moet bedenken

Foto 22. De eland voorziet in de jaarlijkse natriumbehoefte door het consumeren van grote hoeveelheden waterplanten in de zomer.

dat de instelling van een evenwicht tussen herbivoren en vegetatie lang kan duren. Hierbij moet gedacht worden aan decennia, soms eeuwen. Daarbij komt nog dat vanuit de maatschappij gevraagd wordt om in een veel kortere tijd een voorspelling te doen op grond waarvan bepaald kan worden welk landgebruik en welke maatregelen men in een terrein of landstreek kan gaan toepassen.

Bepaling van draagkracht

Vrijwel alle beschikbare methoden ter bepaling van de draagkracht zijn onder te brengen bij één van de twee gangbare benaderingen: de analytische en de vergelijkende benadering.

Analytische benadering

Basis van alle hiertoe behorende methoden is de analyse en kwantificering van zoveel mogelijk relaties tussen herbivoren en vegetatie.

Moen (1980) geeft tal van mathematische vergelijkingen waardoor een gedegen schatting van de draagkracht in principe mogelijk is. Ondanks dat is toch zoveel specifieke kennis vereist van vegetatie en herbivoor dat deze methode van Moen (op. cit.) te veel tijd vraagt en dus in slechts enkele gevallen toepasbaar is.

Andere onder deze benadering vallende methoden versimpelen de relaties in het complex vegetatie-herbivoren tot de relatie tussen voedselaanbod en voedselconsumptie. Hiertoe wordt dan impliciet de volgende aanname gedaan: buiten het groeiseizoen van de vegetatie is het voedselaanbod de beperkende factor van het aantal dieren dat aanwezig kan zijn. Door nu de grazing capacity uit te kunnen rekenen voor de periode waarin het voedselaanbod minimaal is, hoopt men aldus een realistische minimale waarde voor de draagkracht te krijgen (vergelijk figuur 28). De hierbij gehanteerde formules komen neer op het volgende eenvoudige principe:

$$\text{grazing capacity} = \frac{\text{beschikbaarheid aan voedsel}}{\text{behoefte per dier}}$$

Gezien de in de voorafgaande paragraaf beschreven ingewikkelde relaties tussen planten en herbivoren zal het duidelijk zijn dat deze basisformule diverse correcties nodig heeft om te komen tot een meer nauwkeurige schatting van de draagkracht.

Thalen (1979) heeft hiertoe een aanzet gegeven met onderstaande formule. Hij heeft hierbij duidelijk aangegeven dat niet meer bereikt kan worden dan een ruwe schatting van de grazing capacity van een terrein:

$$G_a = \frac{(P_k \times p_k \times n_k) \times (P_s \times p_s \times n_s)}{R} \times f_1 \times f_2 \times \ldots f_x$$

waarin:

G_a = grazing capacity voor diersoort a in het terrein, uitgedrukt als het aantal dierdagen per terreineenheid
P_k = voedselproduktie in de kruidlaag
p_k = 'proper use factor' voor de kruidlaag
n_k = correctiefactor voor de kwaliteit van de kruidlaag
P_s = voedselproduktie in de struiklaag
p_s = 'proper use factor' voor de struiklaag
n_s = correctiefactor voor de kwaliteit van de struiklaag
f_1 = correctiefactoren voor terreinkarakteristieken als bodemvruchtbaarheid, erosiegevoeligheid van de bodem, waterbeschikbaarheid, topografie, etc.
f_2 = ' ...
f_x = ' ...
R = voedselbehoefte per dier per dag naar diersoort a

Het begrip 'proper use factor' kan gedefinieerd worden als het percentage biomassa dat, als resultaat van een juist beheer van een voedselplant gebruikt kan worden (Stoddart et al., 1975). Met andere woorden de 'proper use factor' is die fractie van de jaarlijkse produktie van een plant die weggenomen kan worden zonder het produktievermogen aan te tasten.

Er bestaat geen algemeen geldende 'proper use factor'. Deze is afhankelijk van veel variabelen. Voor een uitvoerige discussie hierover zij verwezen naar bij voorbeeld Stoddart et al. (1975).

Thalen (1979) benadrukt dat indien het terrein bestaat uit onderling verschillende elementen, bij voorbeeld meer dan 1 landschapstype of vegetatietype, de grazing capacity per element berekend moet worden om een nauwkeurige schatting van de totale grazing capacity te kunnen maken, en dus van de draagkracht.

Berekeningen van de draagkracht op basis van deze methodiek zijn veelvuldig gemaakt. Het 'Centre International pour l'Elevage en Afrique' (C.I.P.E.A.) in Mali (West-Afrika) is één van de instituten die bovenstaande formule gebruiken ter bepaling van de draagkracht van de Sahel-weiden (Hiernaux, 1982).

Er zijn echter ook nadelen aan de bovenstaande benadering verbonden. Er is veel tijd en werk nodig om de voedselkwantiteit en -kwaliteit per element in ruimte en tijd te meten en een nauwkeurige bepaling van de 'proper use factor' kan alleen worden uitgevoerd na arbeidsintensieve knip- of graasexperimenten. Wanneer de tijdsperiode waarover de grazing capacity bepaald moet worden relatief kort is, bij voorbeeld enkele weken tot enkele maanden met een eenmalige begrazing, bij voorbeeld van de 'peak standing crop', dan zijn deze bepalingen nog wel mogelijk. Als echter voor de vaststelling van de draagkracht, deze parameters voor een lange reeks van jaren uitgewerkt moeten worden gaan grote problemen optreden omdat de variatie over de jaren van deze parameters in aanmerking moet worden genomen. Dit is vooral het geval waar klimatologische omstandigheden, die de voedselproduktie en -kwaliteit beïnvloeden, grote variatie vertonen. Dit geldt bij voorbeeld voor de regenval in (semi-)aride gebieden en voor sneeuwval en -bedekking in polaire streken.

Een andere analytische methodiek van draagkrachtbepaling is uitgewerkt door het project Production Primaire au Sahel (PPS) als afgeleide van het onderzoek naar de primaire produktie van de Sahel-weiden in Mali in West-Afrika (Penning de Vries & Djitéye, 1982). Aangetoond werd dat in de Sahel-weiden de lage bodemvruchtbaarheid, in het bijzonder de beperkte beschikbaarheid van stikstof (N) en/of fosfor (P), de produktie vaak sterker beperkt dan de lage en onregelmatige regenval. Deze beperkende factoren voor de primaire produktie worden als uitgangspunt gebruikt voor de bepaling van de draagkracht van de weidegronden. Wanneer N de beperkende factor is geldt in een evenwichtssituatie de volgende relatie:

$$f_t \cdot N_b = N_i$$

waarin:
N_b = hoeveelheid stikstof aanwezig in de bovengrondse biomassa (kg · ha^{-1})
f_t = fractie die jaarlijks verloren gaat
N_i = jaarlijkse hoeveelheid stikstof die het systeem binnenkomt (kg · ha^{-1} · jaar^{-1})

De fractie f_t, het totale jaarlijkse verlies, is opgebouwd uit f_1 (verlies tengevolge van begrazing en betreding door vee) + f_2 (verlies tengevolge van vuur) + f_3 (andere verliezen). Naast de fixatie van N door vlinderbloemigen blijkt de grootste input aan N samen te hangen met de regenval (0,0065 kg · ha^{-1} · mm^{-1} regen) en fixatie door algen op het bodemoppervlak (0,0020 kg · ha^{-1} · mm^{-1} regen).

Bovenstaande formule kan dan ook herschreven worden als:

$$N_b = \frac{0{,}0085 \cdot Pl}{f_t - 0{,}13}$$

waarin Pl = gemiddelde jaarlijkse regenval (mm)

Hieruit kan de voor begrazing beschikbare hoeveelheid N in een evenwichtssituatie berekend worden en via de dagelijkse N-behoefte van de herbivoren in kwestie de draagkracht. Wanneer P boven N de beperkende factor is, moet bij gebruik van bovengenoemde formule een correctie op de beschikbare hoeveelheid biomassa worden toegepast. Is water de beperkende factor voor de primaire produktie, dan is alle geproduceerde vegetatie van hoge kwaliteit en zou in haar geheel benut kunnen worden, ware het niet dat een relatief grote hoeveelheid biomassa ter bescherming van de bodem achter moet blijven. Voor een uitgebreide behandeling van deze benadering van draagkrachtbepaling wordt verwezen naar Penning de Vries & Djitéye (1982). De auteurs vermelden als duidelijk verschil met de meer traditionele methoden voor de bepaling van draagkracht, dat de laatste methoden geen rekening houden met de reductie in biomassa van de vegetatie tengevolge van exploitatie; de voorgestelde methode laat voorspellingen op lange termijn toe.

Een belangrijk voordeel van de PPS-berekening boven andere methoden als die van Thalen (1979) is dat zij uitgaat van het idee van de instandhouding van een evenwicht, tot op het niveau van de bodemvruchtbaarheid ten behoeve van een langdurig landgebruik, en dat zij daarbij als basis de voor de primaire produktie beperkende factor neemt. Deze methodiek is uitgewerkt voor bepaalde streken in Afrika en de toepasbaarheid in andere, vergelijkbare gebieden zal nog verder onderzoek vergen. Voor toepassing elders in de wereld zal per regio en eigenlijk per vegetatie en bodemtype eerst uitgebreid onderzoek nodig zijn om de relevante parameters en relaties te meten voordat zij in een dergelijke formule geplaatst kunnen worden. De methode als voorgesteld door Thalen (op. cit.) is daarentegen in grote delen van de wereld toepasbaar zij het dat de uitkomst een grovere schatting voor de draagkracht oplevert en ook hier metingen nodig zijn om parametervoorwaarden te kunnen invullen.

Een belangrijk nadeel van de PPS-benadering is dat de formule slechts zegt waar de mogelijkheden voor gebruik liggen, gezien vanuit de vegetatie. De als resultaat gevonden hoeveelheid beschikbaar N kan weliswaar worden omgerekend naar een hoeveelheid beschikbaar gewas, het zegt weinig over het gebruik ervan door de herbivoor. Het is denkbaar dat voor de herbivoor een andere parameter beperkend is voor zijn voortbestaan, bij voorbeeld natrium, of energie. Bovendien wordt geen rekening gehouden met het habitatgebruik van de herbivoren en met veranderende fysiologische processen in relatie tot het seizoen waardoor ook de behoeften binnen het jaar aan veranderingen onderhevig zijn.

Met andere woorden de benadering houdt geen rekening met de voor de herbivoor specifieke parameters en beperkende factoren en met een aantal van de door Thalen met $f_1 \ldots f_x$ aangegeven factoren. Het resultaat van de berekeningen geeft dus aan wat maximaal gebruikt kan worden zonder degradatie van het vegetatie-bodemcomplex. Dit is echter niet de draagkracht van het systeem; deze zal vrijwel steeds onder dat niveau liggen tengevolge van dierspecifieke eigenschappen.

De vergelijkende benadering

De hieronder vallende methoden hebben als uitgangspunt de vergelijking van het gebied waarvoor de draagkracht bepaald moet worden met een vergelijkbaar gebied waarvan deze al bekend is.

Een van de eerste methoden hiertoe is ontwikkeld door Condon (1968) in Australië, uitmondend in de formule:

$$G_a = S_a \cdot c$$

waarin:
G_a = grazing capacity voor diersoort a
S_a = bekende grazing capacity voor diersoort a in het referentiegebied
c = set van factoren ter correctie van verschillen tussen het referentiegebied en het onderzoeksgebied

Helaas is echter zo'n referentiegebied niet vaak beschikbaar. Coe et al. (1976) vonden een positief significante relatie tussen de gemiddelde jaarlijkse regenval en de biomassa van wilde herbivoren in een twintigtal wildgebieden in Oost-Afrika en Zuidelijk Afrika:

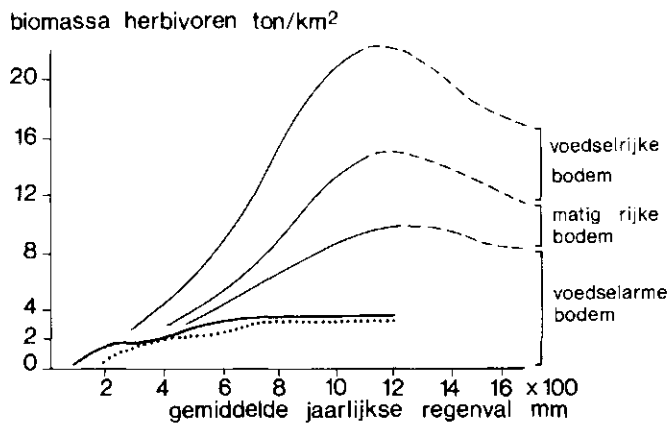
$$Y = 1{,}552\ (\pm\ 0{,}329)\ X - 0{,}62\ (\pm\ 0{,}903)$$

waarin:
Y = logaritme biomassa van wilde herbivoren
X = logaritme regenval

Op grond van deze formule is de draagkracht in dit type gebieden te bepalen. Grote ruis in de voorspelling wordt echter veroorzaakt door verschillen in geomorfologie als gevolg van haar invloed op de voor de vegetatiegroei beschikbare bodemnutriënten (Bell, 1982, 1984; East, 1984). Het blijkt dat deze relaties ook bestaan wanneer onderscheid gemaakt wordt in droge/voedselrijke en vochtiger/voedselarmere gebieden (figuur 31) en voor individuele diersoorten (East, 1984). Desondanks hebben deze formules slechts een middelmatige voorspellingskracht voor bij voorbeeld vergelijkbare gebieden in West-Afrika met een gelijke regenval ten gevolge van een langer droog seizoen en door een abrupte overgang van éénjarige naar meerjarige grassen aldaar (De Bie, in voorber.).

Duidelijk is dat deze comparatieve benadering van de draagkrachtbepaling nog niet overal toepasbaar is. De mogelijkheden die deze benadering biedt, met name in relatie tot de snelheid waarmee ze kan worden uitgevoerd, lijken verdere uitwerking zeker te rechtvaardigen.

Foto 23. Wildebeesten op trek in de Serengeti.



Figuur 31. Verband tussen de gemiddelde jaarlijkse neerslag, de bodemgesteldheid en de biomassa van herbivoren in Afrikaanse oecosystemen (gewijzigd naar Bell, 1984); daarin tevens aangegeven (onderste twee lijnen) het verband tussen de draagkracht in het Westafrikaanse savanne en de jaarlijkse neerslag zoals gevonden door het Project Primaire Productie Sahel (Penning de Vries & Djiteye, 1982): ——: jaren met gemiddelde regenval, ...: droge jaren.

Slotopmerkingen

In tegenstelling tot de nog algemeen geldende opinie dat draagkracht een vaag begrip is waarmee man nauwelijks een kant uit kan, blijkt draagkracht goed te definiëren en af te grenzen. Het is een zeer bruikbare term met name in relatie tot de duurzaamheid van landgebruik en het ontwikkelingspotentieel daarvan.

Feit blijft dat tot op heden de draagkracht van een systeem moeilijk te voorspellen is en er slechts ruime schattingen beschikbaar komen. Voor het beleid, i.e. planning van activiteiten, kan dit lastig zijn. Het is ons inziens foutief om in die gevallen meer energie te stoppen in het verkrijgen van nauwkeuriger schattingen. Veel beter lijkt het om meer gewicht te geven aan het volgen van de ontwikkelingen van én vegetatie én herbivoren bij de uitvoering van het beleid. Afwijkingen van de verwachtingen kunnen dan snel gesignaleerd worden wat tot bijstelling van beleid en de uitvoering ervan kan leiden.

Desondanks blijft verder onderzoek naar snellere én nauwkeuriger schattingmethoden van de draagkracht gewenst.

Plantaardige produktie en begrazing in de Sahel

H. Breman

Inleiding

De mate waarin de plantaardige produktie van de Sahel-weidegronden duurzaam geëxploiteerd kan worden voor de veeteelt vormt het onderwerp van dit hoofdstuk. De belangrijkste produktiebeperkende factoren in de Sahel zijn water en de nutriënten stikstof en fosfor. Niet alle produktie levert echter voer voor herbivoren terwijl tevens de exploitatie zelf veranderingen aanbrengt in de aard en de hoeveelheid biomassa.

De complexe relaties tussen produktie, voedselkwaliteit, exploitatie en groeibeperkende factoren werden bestudeerd in het hierboven reeds genoemde Malinees-Nederlandse onderzoeksproject Production Primaire au Sahel (PPS; Penning de Vries & Djitéye, 1982; Breman & Uithol, 1984).

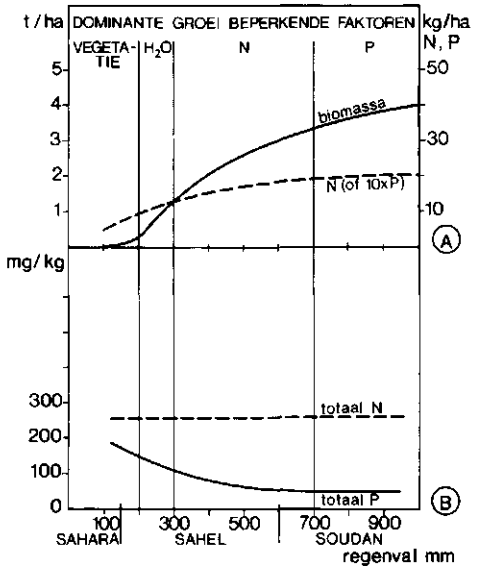
Foto 24. Sahelboeren met hun vee op weg naar betere graasgebieden.

Produktiebepalende factoren

De voedingsstoffen die planten voor hun groei nodig hebben vertonen in hun voorkomen en concentraties een sterke variatie in ruimte en tijd. Toch zijn er duidelijk patronen te ontdekken zoals in de weidegebieden die in een regengradiënt liggen.

De regelmaat in de verspreiding van produktiebepalende factoren wordt duidelijk uit figuur 32. De beschikbaarheid van enige belangrijke factoren en de jaaropbrengst aan totale biomassa, aan stikstof (N) en fosfor (P) zijn er uitgezet tegen de gemiddelde jaarlijkse regenval op een traject van Sahara, via de Sahel naar de Soudanese savannezone. Uit figuur 32b blijkt dat de gemiddelde voorraad N in de bodem over het hele traject constant is; de hoeveelheid totaal-P neemt in de Sahel af bij toenemende regenval, in de savanne is ze evenwel constant. Figuur 32a toont de totale bovengrondse biomassa van de kruidlaag aan het einde van het groeiseizoen na gemiddelde regenval, en de daarin opgenomen hoeveelheid N en P. Omdat de betreffende vegetatie sterk door eenjarige soorten gedomineerd wordt, terwijl meerjarigen in de droge tijd worden gebrand, wordt de biomassa hier gelijkgesteld aan de jaarproduktie.

De biomassacurve uit figuur 32a laat slechts over een klein deel van het traject een met de regenval evenredige toename zien, namelijk van 200 tot 300 mm regenval. De groei is daar beperkt geweest door water, de hoeveelheid geproduceerde bio-



Figuur 32. De gemiddelde bovengrondse biomassa van de kruidlaag en de hoeveelheid daarin aanwezige N en P, in relatie tot de gemiddelde regenval (a), naast de gehalten in de bovenste 20 cm van de bodem aan totaal-N en -P (b), met een indicatie van de dominante groeibeperkende factoren (naar gegevens PPS, Mali).

massa is evenredig aan de regenval. Van 200 mm naar 300 mm regen neemt de jaarproduktie met ongeveer 1000 kg · ha^{-1} toe. Met andere woorden met 100 mm extra regen wordt 1000 kg · ha^{-1} biomassa (droge stof!) geproduceerd, ofwel 1 kilogram droge stof per 1000 liter water. Dit wijst nog op grote verliezen van water, met name door verdamping; voor plantengroei is immers niet veel meer dan 250 liter per kg geproduceerde droge stof nodig. Veel groter zijn echter nog de verliezen bij regenval kleiner dan 200 mm en groter dan 300 mm.

In het eerste geval zijn er te weinig zaden, bollen en knollen om maximaal van een gemiddelde regenval te profiteren, zodat de vegetatie te iel blijft. Hun aanwezigheid en voorraad zal beperkt zijn door de produktie in voorgaande jaren. De hoeveelheid geproduceerde biomassa is evenredig aan die voorraad en 'de vegetatie beperkt dan de produktie'. Bij 100 mm gemiddelde regenval wordt slechts 200 kg · ha^{-1} biomassa geproduceerd, of wel per 5000 liter water 1 kg droge stof. Dan gaat 95 % van het regenwater door verdamping verloren.

Ook bij een gemiddelde regenval van meer dan 300 mm is groei niet echt door water beperkt. Slechts een fractie van het beschikbare water wordt gebruikt omdat de groeiende planten al snel tekorten hebben aan N en/of P. De biomassacurve wordt steeds vlakker bij een hogere gemiddelde regenval. Bij 500 mm is de produktie nog 2500 kg · ha^{-1} dus 500 kg per 100 mm, bij 1000 mm is ze 4000 kg · ha^{-1}, 400 kg per 100 mm. Bij 500 en 1000 mm gemiddelde regen wordt dus slechts respectievelijk 12,5 en 10 % van het regenwater voor plantengroei gebruikt. Zou er geen sprake zijn van een tekort aan nutriënten dan zou 50 % van het regenwater voor plantengroei bruikbaar kunnen zijn, hetgeen jaarprodukties van 10 000 en 20 000 kg · ha^{-1} bij respectievelijk 500 en 1000 mm regenval zou inhouden, zoals ook experimenteel werd aangetoond (Penning de Vries & Djitéye, 1982).

Ondanks het feit dat de beschikbaarheid van N of P dus groeibeperkend is bij meer dan 300 mm regen, blijkt er toch geen evenredigheid tussen de geproduceerde biomassa (figuur 32b) en de voorraden totaal-N en -P (figuur 32b). De voornaamste reden is dat planten bij toenemende tekorten aan N en P deze elementen zuiniger gaan gebruiken, door ze al groeiend te verdunnen. Dit is een belangrijke kwestie waarop wordt teruggekomen.

Figuur 32 is een grote simplificatie van de werkelijkheid, omdat slechts gemiddelde waarden gepresenteerd worden, terwijl in werkelijkheid een grote spreiding wordt gevonden, waarvoor de volgende redenen genoemd kunnen worden:

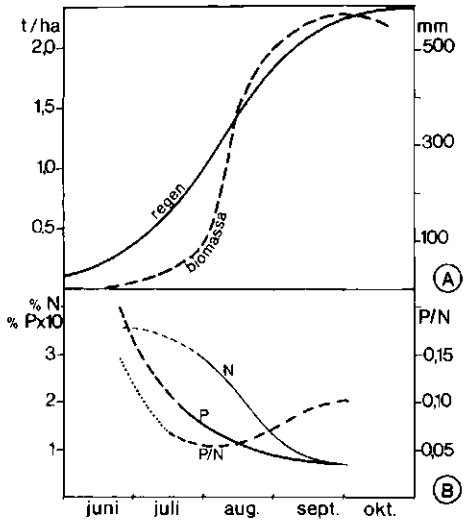
- De aanwezigheid van vegetatie in de Sahara varieert van plaats tot plaats: stuivende duinkammen en regs kunnen helemaal kaal zijn, sommige wadi's hebben een permanente begroeiing.
- De beschikbaarheid van water varieert van plaats tot plaats door afstroming en infiltratie, als gevolg van verschillen in doorlatendheid en vocht vasthoudend vermogen van de bodem. Textuur, helling en diepte zijn daarbij belangrijke variabelen. Daar bovenop komt de jaarlijkse variatie in regenval, die groter wordt bij afnemende gemiddelden. De kans dat de hoeveelheid regen kleiner of gelijk is aan de helft van de normale, is 1 % in de regio met 750 mm gemiddelde regen, tegen 10 % bij 100 mm regen.
- De beschikbaarheid van N en P is een aspect van de vruchtbaarheid van de bodem; het totale gehalte is daarbij niet zozeer van directe betekenis. Slechts een

fractie van de N komt in minerale of gemakkelijk te mineraliseren vorm voor. De fractie opneembare P ten opzichte van P-totaal is nog veel kleiner. De Sahelbodems bevatten alleen al in de bovenste 20 cm ± 600 kg · ha^{-1} N, de beschikbaarheid is echter slechts 10 à 20 kg · ha^{-1}. Totaal is er aan P in dezelfde laag 150 kg · ha^{-1} gemiddeld, de beschikbaarheid is 1 à 2 kg · ha^{-1}.

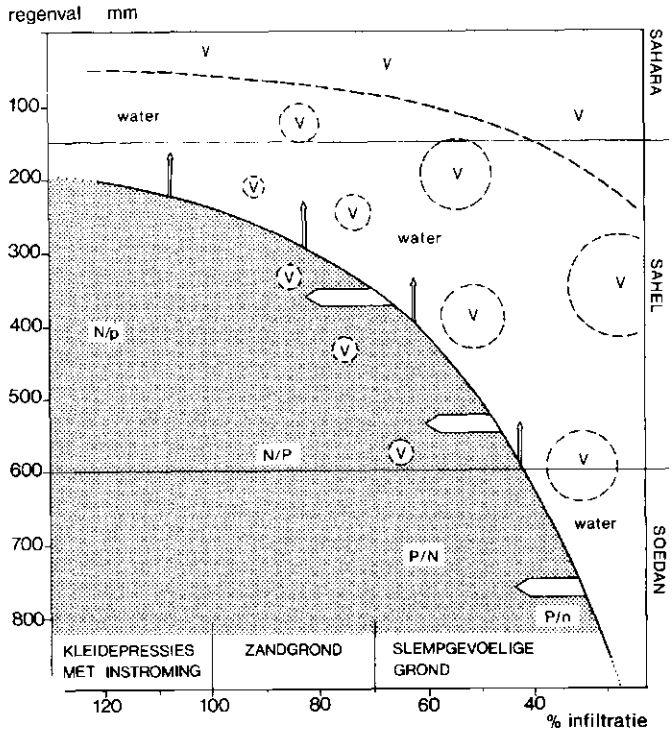
Onderlinge afhankelijkheid

Naast variatie in beschikbaarheid van de groeibepalende bodemfactoren is er sprake van onderlinge afhankelijkheid. N kan door planten slechts opgenomen worden in een bepaalde minerale vorm, bij voorbeeld als nitraat. Er is dan ook afbraak en microbiële mineralisatie van organische stof in de bodem nodig. Dit vraagt om water en daarmee is de beschikbaarheid van N sterk gekoppeld aan die van water. Daarbij komt nog dat er in de regen zelf een hoeveelheid N zit, en deze bijdrage is in regio's met arme gronden zoals in de Sahel niet te verwaarlozen. De beschikbaarheid van P wordt bepaald door water en vegetatie; fosfaat is slecht oplosbaar en daardoor weinig mobiel, in tegenstelling tot nitraat. Er is dan ook wortelgroei nodig voor fosfaatopname. De beschikbaarheid van N en P is zeer nauw gekoppeld. Alleen al voor P-opname is groei nodig, dus water en N, maar ook omdat N-fixerende micro-organismen snel beperkt worden door P-tekort is de N- en P-opname onderling afhankelijk.

Gezien het voorgaande wordt er nog eens op gewezen dat ook de verticale lijnen in figuur 32, de grenzen tussen regio's met verschillende groeibeperkende factoren,



Figuur 33. Het verloop van de gemiddelde biomassatoename van de weiden in het regenseizoen aan de zuidflank van de Sahel (575 mm regen) naast de cumulatieve regenval (A), en het verloop van het N- en P-gehalte van die biomassa en de P/N-verhouding gedurende de groei (B).



Figuur 34. De beschikbaarheid van water, zoals bepaald door de gemiddelde jaarlijkse regenval en de mate van infiltratie van het regenwater, als criterium bij het vaststellen van de dominerende groeibepalende factor voor weiden in de Sahellanden, namelijk N, P, water of vegetatie (v), met een indicatie van de mogelijke verschuivingen bij overbeweiding (fysische bodemdegradatie; chemische bodemuitputting; vegetatie destructie. N.B. beide laatste pijlen indiceren een verschuiving van de aangegeven grenzen, de eerste pijl geeft aan dat een toenemend areaal waterbeperkte groei zal kennen, de grens in kwestie verandert daardoor echter niet).

een grove simplificatie van de werkelijkheid zijn. Er is geen sprake van absolute begrenzingen tussen gebieden met verschillende beperkende factoren. Er is slechts sprake van min of meer domineren van een van de factoren. Deze dominantie kan zelfs in de loop van een groeiseizoen nog overgaan van de ene op de andere factor. Zo is in de Sahel vaak eerst water de beperkende factor (kiemplanten gaan massaal verloren door te langdurige droogteperioden tussen de eerste buien), vervolgens P en ten slotte N.

Figuur 33 illustreert dit aan de hand van de groeicurve in relatie tot de cumulatieve (gladgestreken) regenval, waarbij zijn aangegeven het P- en N-gehalte van het groeiende materiaal en hun onderlinge verhouding. Deze verhouding is belangrijk omdat ze eveneens beperking van groei voorspelt. Bij een waarde beneden 0,05 is P sterk bepalend en bij een P/N-verhouding van 0,15 à 0,20 belemmert N de groei.

In figuur 34 is een aantal van de bovengenoemde nuanceringen bij figuur 32 in beeld gebracht, met bijzondere nadruk op de beschikbaarheid van water in relatie tot de regenval, dus op de mate van infiltratie van regenwater. De horizontale as van figuur 32 (gemiddelde jaarlijkse regenval) staat nu verticaal, terwijl horizontaal de mate van infiltratie wordt aangegeven. In figuur 32 wordt gesuggereerd dat de regen die valt ter plekke geheel infiltreert. In werkelijkheid is er echter vaak sprake van gedeeltelijke afstroming (infiltratie $<$ 100 %), waardoor er plaatselijk meer water infiltreert dan er aan regen valt (infiltratie $>$ 100 %). De scheidingen tussen gebieden met verschillende groeibeperkende factoren worden daardoor in figuur 34 gebogen lijnen.

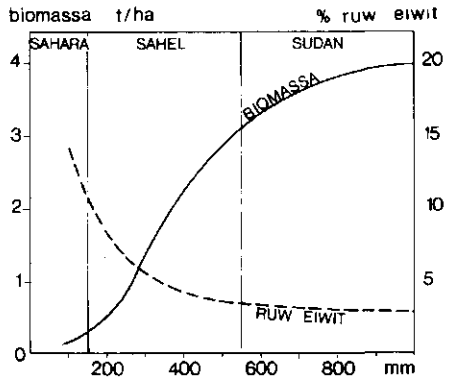
Figuur 34 laat verder zien dat vegetatie toch ook nog de beperkende groeifactor kan zijn in de gebieden waar waterbeperking domineert, zoals rond putten en dorpen. Water kan zo tot in de savannezone beperkend zijn, hoewel in het algemeen nutriëntentekort er belangrijker is, en wel door afstroming, die met name sterk is op hellingen en op verslempte gronden. De figuur geeft aan dat geen van de aangegeven grenzen vastligt. Het gebied met vegetatie als belangrijkste beperkende factor heeft de neiging groter te worden ten koste van de zone met water als beperkende factor, speciaal daar waar sprake is van veel afstroming. Nutriëntentekort krijgt een sterker aandeel als groeibeperkende factor in gebieden met goede waterinfiltratie, op de grens met het gebied met waterbeperkende groei. Bij slechte waterinfiltratie is de kans op het omgekeerde veel groter (open pijlen in figuur 34). Dergelijke verschuivingen worden onder andere door begrazing veroorzaakt. Het is niet altijd eenvoudig te achterhalen welke factor groeibeperkend is.

Een eerste indicator is de kwaliteit van het geproduceerde aan het einde van het groeiseizoen. Een nauwkeuriger, maar toch relatief snelle methode werd gebruikt in de Sahelstudie PPS. Het principe daarbij is dat het effect op de produktie wordt nagegaan van vergroting van de beschikbaarheid van vegetatie (zaad!), water en nutriënten, apart of in combinaties (Penning de Vries & Djitéye, 1982).

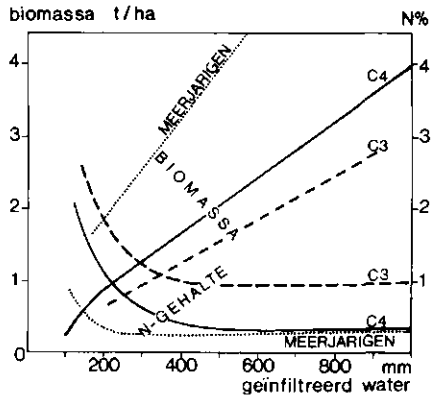
Consequenties voor voederkwaliteit

De vraag naar de belangrijkste produktiebepalende factor(en) is niet slechts van belang voor inzicht in het systeem en voor het schatten van de effecten van verschillende ingrepen om de produktie te verhogen. Deze factoren beïnvloeden ook de voedselkwaliteit van de geproduceerde biomassa.

Figuur 35 laat zien dat in z'n algemeenheid voor de Sahelregio globaal geldt, dat de stijgende produktie bij toenemende regenval gepaard gaat met een afnemend eiwitgehalte. Daarnaast is er ook sprake van een afnemend P-gehalte en een afnemende verteerbaarheid, bij een toenemend gehalte aan ruwe celstof. Met andere woorden, de plantaardige produktie stijgt, maar de kwaliteit als veevoeder neemt sterk af: kwaliteit staat haaks op kwantiteit. Daarbij moet men bedenken dat het verschil in biomassa wordt veroorzaakt door variatie in de werkelijke regenval, of door afstroming of infiltratie of door het op verschillende momenten afbreken van de groei! In figuur 36 is een impressie gegeven van de manier waarop produktie en kwaliteit samenhangen. De figuur laat zien dat bij één en dezelfde gemiddelde



Figuur 35. Schets van de relatie tussen de gemiddelde totale bovengrondse biomassa, het gemiddelde eiwitgehalte ervan aan het einde van het groeiseizoen en de gemiddelde regenval.



Figuur 36. De gemiddelde biomassa en het N-gehalte ervan aan het einde van het groeiseizoen, in relatie tot de gemiddelde (ter plaatse geïnfiltreerde) regenval, voor een vegetatie gedomineerd door meerjarige grassen (.....), eenjarige C_4-soorten (——) of eenjarige C_3-soorten (---).

regenval steeds lagere produktie wordt geleverd door respectievelijk meerjarige grassen, eenjarige snelkiemende C_4-soorten, of eenjarige meestal langzaamkiemende C_3-soorten, terwijl het percentage N in dezelfde richting toeneemt. Het kwaliteitsverloop gedurende de plantontwikkeling vertoont een zekere parallel met de geschetste regengradiënt en met de lengte van de levenscycli van de verschillende soorten, maar ook kan dezelfde soort op een bepaalde plek in het ene jaar (veel regen) een veel slechtere kwaliteit hebben dan in het andere jaar (weinig regen). Toeareg geven planten, gezien hun voederwaarde voor het vee, zelfs een andere naam bij voorbeeld wanneer ze dood zijn gegaan voor ze hun cyclus konden voltooien. Hoewel de indicatorwaarde van plantesoorten niet verwaarloosd mag worden is het, gezien het voorgaande zeer gevaarlijk de voederkwaliteit van een bepaald weidege-

Tabel 20. De biomassa en het N-gehalte aan het einde van het groeiseizoen van drie Sahelgrassen in het geval ze de vegetatie sterk domineren, in relatie tot hun verspreidingsgebied (begrensd door gemiddelde jaarlijkse regenval) en de lengte van hun vegetatieve groeiperiode.

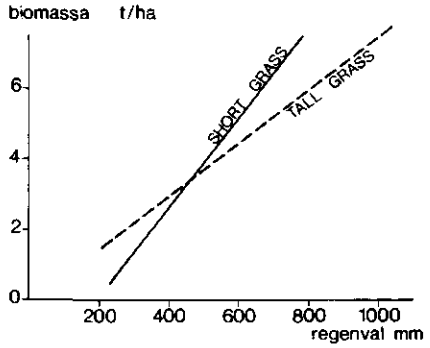
Grassoorten	Verspreidings-gebied (mm)	Lengte groeicyclus (dagen)	Biomassa ($t \cdot ha^{-1}$)			N-concentratie (%)		
			min.	gem.	max.	min.	gem.	max.
Cenchrus biflorus	100–500	20–30	0,1	0,7	3,0	0,7	1,1	1,7
Schoenefeldia gracilis	300–700	30–40	0,2	1,2	4,0	0,7	0,9	1,5
Dihiteropogon hagerupii	400–900	35–55	0,5	2,5	5,0	0,4	0,5	0,9

bied af te leiden uit de plantesoorten die er in een bepaald jaar worden aangetroffen (tabel 20) (Breman et al., 1980).

Generalisatie

De boven beschreven situatie van de Sahel verdient te meer de aandacht omdat ze geenszins op zichzelf staat. De behandelde wetmatigheden gelden overal ter wereld. Seizoensgebonden regenval is algemeen bekend als een belangrijke oorzaak van sterke variaties in de voedersituatie. Vers jong groen in het begin van de regentijd betekent kwalitatief goed voer, maar voortgaande groei en ontwikkeling gaan gepaard met een afname van het eiwitgehalte en de verteerbaarheid. Deze omgekeerde evenredige relatie tussen kwaliteit en kwantiteit vinden we terug in associatie met regengradiënten.

Zo vond Sinclair (1975) in de Serengeti dat de benutting op de zogenaamde 'short grasslands' veel hoger was dan op de 'tall grasslands' terwijl de jaarlijkse produktie op de eerstgenoemde geringer was, respectievelijk 4,7 en 7 ton $\cdot$ ha^{-1}. Het verschil in



Figuur 37. De produktie van 'short grass'- en 'long grass'- savannen in Oost-Afrika in relatie tot de hoeveelheid regen gedurende een bepaalde periode (vrij naar Sinclair, 1975).

de kwaliteit van het geproduceerde op 'tall grasslands' en 'short grasslands' is waarschijnlijk terug te voeren op het verschil in relatieve beschikbaarheid van water en nutriënten zoals dat ook het geval is in de Sahel.

Uit een figuur van Sinclair (figuur 37) blijkt dat per 100 mm regen op 'short grass' 1300 kg · ha^{-1} geproduceerd wordt, tegen 740 kg · ha^{-1} op 'tall grasslands'. Uitgaande van een behoefte van 250 liter water voor de produktie van 1 kg droge stof, is er per kg produktie dus respectievelijk 770 en 1350 liter water nodig, hetgeen wijst op een gebruik van 30 % en 20 % van het regenwater. Het nutriëntentekort doet zich dan ook het sterkst voelen op 'tall grasslands', maar in veel mindere mate dan in de Westafrikaanse savanne. Dit is geschetst in figuur 32. Dit verschil wijst op een grotere vruchtbaarheid van Sinclairs Oostafrikaanse studiegebied.

Complicaties

Men kan zich afvragen waarom een verband dat zo duidelijk lijkt, zo weinig wordt opgemerkt. De reden is dat men zich gemakkelijk blind staart op het totale effect van een aantal gelijktijdig veranderende factoren. Met de regenval veranderen dikwijls andere klimaatsfactoren, terwijl zich in verschillende klimaatszones verschillende bodems ontwikkelden vanuit vaak verschillend uitgangsmateriaal. Het is nodig steeds te letten op de absolute waarden van de beschikbaarheid van water en nutriënten en op de onderlinge verhouding. Daarbij moet waterbeschikbaarheid niet gelijk gesteld worden aan regenval, noch nutriëntenbeschikbaarheid aan de totale

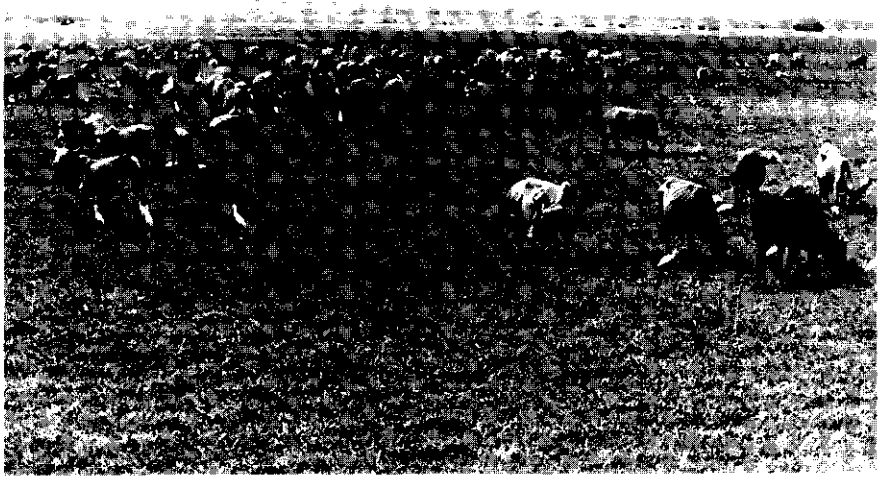


Foto 25. Grazende zeboe-runderen op een Sahelweide.

bodemvoorraad. Zo heeft regen in een klimaat met een lage potentiële verdamping een relatief hoge produktie-efficiëntie: 100 mm in de Negevwoestijn met winterregens zijn even effectief als 200 mm in de Sahel met zomerregens.

De beschikbaarheid van N kan groot zijn bij een grote P-beschikbaarheid: deze maakt een voortdurende N-fixatie mogelijk. In andere milieus zijn door langzame afbraak van organisch materiaal bij gematigde temperatuur en/of lage exploitatiedruk grote voorraden organische N in de bodem gevormd. In het eerste geval (goede N-fixatie) zal ook onder begrazing de N-beschikbaarheid op peil blijven, waarbij de bodemvoorraad niet eens hoog hoeft te zijn. In het tweede geval (grote voorraad) zal de N-beschikbaarheid onder intensieve exploitatie snel afnemen door het afnemen van de voorraad gemakkelijk mineraliseerbare organische N waarbij de totale hoeveelheid organisch gebonden N relatief hoog blijft. Een andere belangrijke complicatie is dat niet altijd N en P de dominerende groeibeperkende nutriënten zijn. Is een ander voedingselement beperkend, bij voorbeeld kalium, dan kan ondanks overmaat aan water de groei beperkt blijven, terwijl het hoge eiwitgehalte een door water beperkte groei suggereert.

Ten slotte gaan we in op de verkeerde indruk die een vegetatie van meerjarige grassen in vergelijking met een eenjarige vegetatie kan geven voor wat betreft het produktiepotentieel van beide. Er werd reeds op gewezen dat de biomassa van de meerjarige grassen aan het einde van het regenseizoen in de Sahel hoger is dan die van eenjarige soorten, op een zelfde bodem, bij dezelfde regenval. Dit is hoofdzakelijk te danken aan de eigen voorraad van nutriënten bij de meerjarige grassen. Aan het einde van het groeiseizoen wordt een deel van de N, P, etc. uit de bovengrondse biomassa afgevoerd, en opgeslagen in het wortelstelsel. Aan de zuidflank van de Sahel hebben meerjarige grassen zo'n 10 à 20 kg · ha^{-1} N extra ter beschikking, boven de 15 kg · ha^{-1} die eenjarige soorten in een regenseizoen uit de bodem kunnen opnemen (Penning de Vries & Djitéye, 1982). Bij ongestoorde groei en bij gelijke mate van uitverdunning van N zal voor meerjarigen de jaarproduktie het dubbele zijn van die van eenjarigen. De exploiteerbare hoeveelheid is echter gelijk, want bij intenser gebruik van de meerjarigen wordt de interne terugvoer van nutriënten naar de wortels evenredig verminderd (Cissé & Breman, 1980).

Degradatie door begrazing

Bij begrazing vindt op drie manieren beïnvloeding van het oecosysteem plaats. Deze invloeden, te weten fysische, chemische en biotische, worden hieronder beschreven.

Fysische bodemdegradatie

Begrazing kan leiden tot fysische bodemdegradatie door een directe beïnvloeding van de bodem (tred) en indirect door de vergrote invloed van wind en water, door beschadiging en vermindering van de bodembeschermende vegetatie. Vooral afhankelijk van de bodemtextuur kan dit toenemende verslemping of erosie van de bodem betekenen. Het eerste proces verloopt vaak op lemige gronden, het tweede vooral

op grove zanden. In het eerste, waarschijnlijk het meest schadelijke geval, is er sprake van afnemende beschikbaarheid van water. En minder water betekent minder produktie, dus minder bovengrondse bodembeschermende biomassa en minder ondergrondse biomassa voor de natuurlijke regeneratie van de bodemstructuur.

Bij een gelijkblijvende vraag (populatiegrootte van de herbivoren constant) zal daarop de resterende biomassa het volgende groeiseizoen weer minder zijn. Zo start een neergaande spiraal die op complete vernieling van het systeem uitloopt, tenzij niet-eetbare vegetatie tijdig de bodembeschermende rol van de begraasde biomassa kan overnemen. Die tijd is er niet wanneer jaren van meer dan normale regenval en een daardoor toegenomen populatie herbivoren, worden gevolgd door droogte. Volgens schatting is onder Sahelcondities 2000 kg · ha^{-1} bodembeschermende biomassa nodig op de meest slempgevoelige gronden bij 500 mm gemiddelde jaarlijkse regenval, 1600 bij 400 en 700 kg · ha^{-1} bij 250 mm (Penning de Vries & Djitéye, 1982).

Het tweede proces van fysische bodemdegradatie is dat van mobilisatie van de grond. Grove zanden worden niet zo aangetast door begrazing als de lemige gronden: de waterinfiltratie blijft goed, hoe zwaar ook wordt gegraasd, en kiemingsmogelijkheden voor planten kunnen in bepaalde gevallen door tred zelfs verbeteren, maar dan moeten kiemende planten zich wel kunnen vestigen en dat stuit bij permanente begrazing lokaal op moeilijkheden. Zo gauw de dagelijkse vraag van grazers aan het begin van het groeiseizoen groter wordt dan de biomassa aan kiemplanten en uitlopende meerjarigen, dan gaat het absoluut mis. Zo valt te berekenen dat rond een put in de Sahel waar 500 TVE (tropische vee-eenheden, standaarddieren van 250 kg) zich in de droge tijd ophouden, een gebied van ten minste 30, 45 en 150 ha kaal moet worden bij respectievelijk gemiddeld 300, 200 en 100 mm jaarlijkse regenval, gezien de realiseerbare biomassa en zaadproduktie bij die regen. Er ontstaan halo's met een straal van ten minste 300, 400 en 700 m (de cirkelvormige gebiedjes met 'vegetatie beperkte groei' van figuur 34).

Elders, buiten de gebieden met een dergelijke zware dierdruk, blijken in de praktijk jaarprodukties van enige honderden kg · ha^{-1} voldoende om het zand stabiel te houden. En dan mag die bovengrondse biomassa in de droge tijd nog grotendeels verdwijnen ook (Dasmann et al., 1979). De resten van de wortelstelsels en de bodemstructuur van de bovenste laag vormen kennelijk een voldoende bescherming tegen winderosie.

Chemische bodemuitputting

Begrazing komt vaak neer op een horizontaal transport van nutriënten via zich verplaatsende, mest producerende dieren. Dit veroorzaakt een steeds heterogener verdeling van nutriënten, omdat dieren vaak vaste rust- en drinkplaatsen hebben, waar een groot deel van hun mest wordt gedeponeerd. Waar het vee betreft is er sprake van duidelijke bodemgradiënten met toenemende P-concentraties in de richting van put of dorp. In Australië, met slechts een korte graasgeschiedenis van gedomesticeerd vee, is P-tekort op weidegronden vaak al een serieus probleem. De P-beschikbaarheid is waarschijnlijk van nature nog lager dan in de Sahel.

Foto 26. Ondanks de beschermende werking van stekels en dichte takkenmassa's kunnen geiten een sterke invloed op de struiken uitoefenen.

Vegetatieverandering

De vegetatie wordt indirect zowel als direct door begrazing beïnvloed. De indirecte beïnvloeding is in de praktijk sterk gekoppeld aan de bovengenoemde fysische en chemische veranderingen. Welbekend zijn de zogenaamde 'nitrofiele' soorten, waarvan het aandeel toeneemt op plaatsen waar sprake is van concentratie van nutriënten door mest. Men moet echter oppassen voor te snelle naamgeving, want er kan bij voorbeeld evengoed sprake zijn van 'fosforfilie'. Dit bleek bij onderzoek in de Sahel waar een grassoort die veel rond drinkplaatsen voorkwam ook snel verscheen in met P-bemeste weiden.

Ook de fysische degradatie gaat gepaard met een verandering van het soortenspectrum. Daar waar bodemverslemping optreedt is er sprake van een meer en meer heterogene waterverdeling en een afnemende beschikbaarheid van water in absolute zin, door (1) meer verdamping bij afstroming zowel als toestroming, en door (2) percolatie tot buiten bereik van de wortels. Het gevolg is een steeds heterogenere vegetatie, met een toenemend aantal soorten. Er komen meer langzaam en gespreider kiemende soorten op de plaatsen met afstroming. Daar komen ook soorten met kortere groeicycli, terwijl op plaatsen met toestroming juist soorten met langere groeicycli zich vestigen. Hier krijgen ook meerjarige kruiden en bomen en struiken meer kans, maar het totale effect is toch een afname van de gemiddelde cycluslengte en van de kiemsnelheid. Daardoor wordt deze indirecte beïnvloeding

van de vegetatie vaak aangezien voor een directe beïnvloeding, via het verhinderen van de vestiging van soorten met een snelle kieming, en het verminderen van de zaadproduktie van soorten met een lange cyclus. Een dergelijk proces kan niet zomaar algemeen, dit wil zeggen over een geheel weide-areaal optreden en veel soorten beïnvloeden.

Voor overleving van de herbivoren moet er immers voor een heel jaar voer zijn en gedurende het meestal korte groeiseizoen zal maar een fractie van de vegetatie voor grazen gebruikt kunnen worden. Echte, directe beïnvloeding, met als gevolg soorten met kortere cycli en/of onbegraasbare generatieve stadia (stekels!), komen vaak voor gekoppeld aan de halo's met lokale verstuiving.

Een vegetatieverandering die zowel een directe als een indirecte begrazingscomponent heeft, is de stimulering van door tannine of stekels oneetbare bomen en struiken. Dit zowel op plaatsen waar door toegenomen toestroming meer en meer water buiten het bereik van de kruidlaag komt, als daar waar door kaalgrazen (rond dorp of put) meerjarige houtige gewassen een overlevingskans krijgen (voldoende lang en voldoende water), waar anders de kruidlaag sterk concurrerend zou zijn. Dit kan in de Sahellanden worden waargenomen tot de 100-mm-regenlijn!

Gevolgen voor de primaire produktie

De gevolgen van de fysische, de chemische en de biotische aspecten van beïnvloeding van het oecosysteem onder invloed van grazen zijn dus verminderde beschikbaarheid van nutriënten, van water en van vegetatie. Voor de steeds heterogener wordende verdeling van nutriënten geldt in principe hetzelfde als aangeduid voor water: de gemiddelde beschikbaarheid wordt lager door toenemende verliezen en verminderde effectiviteit bij concentratie.

Niet elk van deze effecten op de plantaardige produktie bepalende factoren is overal en altijd even sterk, zoals eerder is vermeld en reeds aangegeven in figuur 34. Verplaatsing van nutriënten is het meest algemeen. De afnemende gemiddelde beschikbaarheid veroorzaakt een opschuiven van de lijn die de zone met nutriënten als dominante plantaardige produktie bepalende factor scheidt van de door water beperkte produktiezone. De effecten zullen het sterkst zijn via nutriënten die al in hun minimum zijn, echter in afhankelijkheid van natuurlijke aanvullingsprocessen: fixatie (N!), verwering, transport door wind en water. Op P-arme gronden zal er naast verschuiving van genoemde lijn ook meer en meer vervanging van N door P als dominante groeibepalende factor optreden, want N-fixatie en -input via regen zijn effectiever dan verwering van P-arm moedergesteente.

Op slempgevoelige gronden wordt het voorgaande proces overheerst door afnemende beschikbaarheid van water via verslemping. Het gevolg is dat de groei sterker door water en minder door nutriëntenaanbod bepaald wordt, waardoor de kwaliteit van het geproduceerde stijgt, een effect omgekeerd aan dat van het vorige proces.

Het effect op de vegetatie, soorten met steeds kortere groeicycli, betekent minder biomassaproduktie en minder zaad, dus een vergroting van de halo's en verschuiving van de lijn tussen door vegetatie en door water beperkte groei naar het zuiden. Ook

hier is het effect kwaliteitsverhoging, door minder produktie bij gelijkblijvende beschikbaarheid aan nutriënten.

Begrazing geeft dus een globale kwaliteitsverhoging in beide laatste gevallen, maar zelfs daar waar nutriënten de groeibeperkende factoren zijn, is er sprake van lokale kwaliteitsverbetering; namelijk daar waar de nutriënten geconcentreerd worden en waar bijna steeds ook de verschuiving van meerjarigen, via eenjarige snelkiemende C_4-soorten naar langzaam kiemende C_3-soorten optreedt. Dit betekent ondanks een gemiddelde daling van de nutriëntenbeschikbaarheid toch vaak een vergrote voedselbeschikbaarheid, want bij lage voedselkwaliteit is selectie van levensbelang, en de selecteerbaarheid neemt toe. De conclusie is dan ook dat door grazen de begraasbaarheid toeneemt.

Een goede illustratie vormt tabel 21, waar een bijna ongebruikt gebied vergeleken wordt met een sterk door vee geëxploiteerde zone in dezelfde regio, bij dezelfde gemiddelde regenval (500 mm). Het betreft een parkachtig landschap, een mozaïek van open vlakten ('erme') en lichte depressies met bomen en struiken ('fourré'). Ook zonder beweiding is er sprake van een zekere afstroming van regenwater van de 'erme' naar de 'fourré', en de produktie van de kruidlaag is dan ook het hoogst in de 'fourré' (ondanks de aanwezige bomen en struiken). De kwaliteit van het geproduceerde is in beide gevallen laag door een laag aanbod van N en P. Bij zware exploitatie treedt in toenemende mate verslemping en afstroming op op de 'erme'. De waterbeschikbaarheid neemt daarbij sneller af dan de nutriëntenbeschikbaarheid, de produktie neemt sterk af maar de kwaliteit neemt belangrijk toe.

In de 'fourré' neemt de waterbeschikbaarheid zowel als de nutriëntenbeschikbaarheid sterk toe; veel van de mest die op de 'erme' valt, komt immers in de 'fourré' terecht. De boomgroei wordt zo sterk gestimuleerd dat de kruidlaag last van concurrentie krijgt (licht!). De produktie is wat lager dan zonder exploitatie, maar de kwaliteit van het geproduceerde is ook hier hoger.

Maar er zijn grenzen aan de toenemende bruikbaarheid van weiden door kwali-

Tabel 21. De invloed van gegrazing op de weideproduktie gezien de ongeëxploiteerde biomassa aan het einde van het groeiseizoen, het N- en P-gehalte van de biomassa en de N- en P-opbrengst voor een mozaïeklandschap van lemige open vlakten ('ermé') en kleiïge beboste depressies ('fourré'), met 500 mm gemiddelde jaarlijkse regenval.

		Te verwaarlozen exploitatie		Zeer intensieve exploitatie	
		erme	fourré	erme	fourré
Droge stof	(kg · ha^{-1})	1600	2700	600	2200
N	(kg · ha^{-1})	10	12	5	23
	(%)	0,7	0,5	1,3	0,9
P	(kg · ha^{-1})	1,0	1,5	0,3	4,3
	(%)	0,06	0,06	0,08	0,18

teitsverhoging bij toenemende beweidingsintensiteit. Er zijn daarvoor verschillende oorzaken aan te wijzen:
- De vegetatie gaat meer en meer uit 'oneetbare' soorten bestaan. Een fenomeen dat optreedt daar waar vegetaties de tijd hebben te veranderen, dit wil zeggen gebieden met relatief veel water. Dus in regenrijke gebieden, op plaatsen met instroming en op zeer goed waterabsorberende gronden. In al deze gevallen kan 'bush encroachment' optreden; verschuiving naar voor vee oneetbare kruidachtigen is slechts van lokale betekenis.
- De vervanging van meerjarige grassen door een kruidlaag van eenjarigen heeft weliswaar kwaliteitsverhoging tot gevolg, maar dat hoeft niet op te wegen tegen het verlies van de hergroei van de meerjarigen als voer voor de droge tijd. Speciaal op zeer arme bodems bij een relatief hoge jaarlijkse regenval kan de kwaliteitsverhoging onvoldoende zijn om in de droge tijd 'hooi op stam' te hebben van eenjarigen, dat gezien zijn kwaliteit dieren op peil kan houden. En wanneer dat homogene vegetaties betreft hebben de dieren minder mogelijkheden tot selectie dan bij de meerjarigen met een gemiddeld lagere kwaliteit.
- De biomassa wordt zo laag dat grazen niet meer interessant is, de kosten (energie in lopen en grazen) worden hoger dan de baten (produktie). Iets dergelijks is slechts (theoretisch?) te verwachten aan woestijnranden, maar een produktie van 200–300 $kg \cdot ha^{-1} \cdot jaar^{-1}$ is nodig om gronden tegen verstuiving te beschermen, en deze blijkt nog interessant om te begrazen (Breman, 1982a). Dus is lage biomassa als zodanig waarschijnlijk geen mechanisme om begrazingsinvloed te keren. Wel is het een etappe op de weg naar complete fysische bodemdegradatie (korstvorming, verlies structuur, mobilisatie). En dat stopt de toename van exploitatie definitief.

Evenwicht?

Na het voorgaande is de vraag of de neergaande spiraal: exploitatie leidt tot toenemende beweidbaarheid, welke steeds hoger veebezetting uitlokt, op tijd door remmende processen kan worden afgestopt, of dat degradatie onvermijdelijk is. Kan er sprake zijn van een evenwicht tussen grazers en de rest van het oecosysteem? Het antwoord is plaatsgebonden.

N en/of P beperkend

De situatie is betreffende N het minst problematisch. Bij elke exploitatie-intensiteit is een evenwicht denkbaar, bij een bepaalde N-voorraad in de bodem. De N-verliezen zullen in een evenwichtssituatie gelijk zijn aan de jaarlijkse 'N-input' (via fixatie en regen). Zonder exploitatie bouwt zich een voorraad organische N in de bodem op, totdat de fractie die daarvan jaarlijks na mineralisatie en denitrificatie (en eventueel door vuur) vervluchtigt, in absolute zin gelijk is aan de 'input'. Bij een bepaalde exploitatiedruk zal een deel van de N via de begrazing verloren gaan. Bij gelijke 'input' moet de vervluchtiging minder worden, hetgeen kan via een evenredige daling van de voorraad N in de bodem. Dus hoe groter de exploitatie-intensiteit, hoe lager de bodemvoorraad en de jaarlijks daaruit door mineralisatie voor plantengroei

beschikbaar komende N! (Penning de Vries & Djitéye, 1982; Breman, 1982b). Juist hierdoor hebben goed tegen vuur en beweiding beschermde percelen vaak zoveel biomassa, 'standing crop'. Deze mag absoluut niet verward worden met 'cropable stand'. In theorie is dus voor N als produktie- beperkende factor een evenwicht denkbaar bij elke exploitatiedruk van 0 tot 100 % benutting van de plantaardige produktie, maar in de praktijk zal op den duur door unilaterale verplaatsing, de P-beschikbaarheid beperkend worden, waardoor ook de 'N-input' zakt door verlaagde fixatie. De exploitatiedruk zal dan noodgedwongen afnemen tot op het niveau waarop de P-verrijking door verwering en via stof en regen gelijk wordt aan P-transport door de grazers. Dan is opnieuw een evenwicht mogelijk, tenzij de erbij behorende jaarlijkse biomassaproduktie onvoldoende is om de bodem effectief tegen erosie te beschermen. Voor jonge P-rijke vulkanische gronden, voorkomend in bij voorbeeld Oost-Afrika, is dat risico veel kleiner dan voor de P-arme Sahelbodems.

Water beperkend

Op gronden met voldoende neerslag en een goede waterabsorptiecapaciteit is een begrazingsevenwicht goed denkbaar. De waterbeschikbaarheid wordt namelijk hooguit in positieve zin beïnvloed, omdat onder invloed van grazen de transpiratie wat zal dalen terwijl de evaporatie niet veranderen zal, maar op slempgevoelige gronden kan zich geen echt evenwicht instellen. De in de praktijk gehanteerde begrazingsintensiteit (het voor dat jaar maximale aantal dieren) leidt tot degradatie in een neerwaartse spiraal. Slechts een schijnevenwicht is mogelijk, nl. wanneer de vraag gaat variëren met het aanbod, dit wil zeggen wanneer op gezette tijden de druk van begrazing door sterfte afneemt. Natuurlijk herstel van de vegetaties in kwestie is erg langzaam doordat een verslempte bodem zich moeilijk herstelt (Le Houérou, 1980).

Vegetatie beperkend

Exploitatie in evenwicht met het milieu is mogelijk, maar staat in relatie tot de mate waarin een deel van de groei-initiërende biomassa (houtige delen, rizomen, bollen, zaden, etc.) aan begrazing kan ontsnappen (Noy-Meir, 1975). Een goed voorbeeld is de dwerggroei van bomen en struiken rond dorpen en putten in (semi-)aride gebieden. Stekels en dichte takkenmassa's beschermen de planten tegen definitieve uitroeiing door begrazing. Er is voortdurende fotosythese van groene takken of bladeren in het 'inwendige' van de planten, want hier is water 'te over' door het ontbreken van een concurrerende kruidlaag. En het hele jaar valt er groen aan de buitenkant weg te knabbelen. Het is de houtbehoefte van de mens die voor een dergelijk evenwicht fataal is.

Gesloten en open oecosystemen

Uit het voorgaande zal duidelijk zijn dat vormen van evenwicht slechts in meer gesloten oecosystemen mogelijk zijn. Bij open systemen met export van dieren of

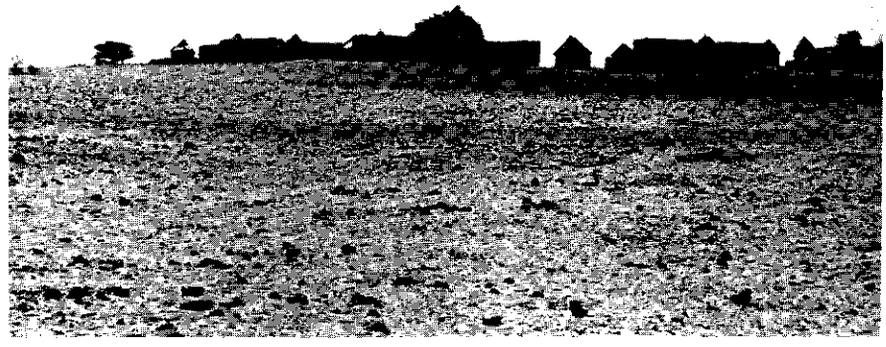


Foto 27. Rond de dorpen in de Sahel zijn de effecten van overbegrazing overduidelijk zichtbaar.

dierlijke produkten zijn evenwichten meestal schijn. Bij toename van export door een toenemende vraag van een groeiende bevolking gaan ze stuk, soms onherstelbaar, soms ook maakt de natuur ze tijdig onbruikbaar, bij voorbeeld door 'bush enchroachment'.

Consequenties voor beheer en interventies

Voor zowel beheersplannen als voor het opzetten van interventies is het van essentieel belang te weten wat de bepalende factor voor de plantaardige produktie is. Ook dient men te weten welke consequentie daaraan verbonden is voor de kwaliteit van die produktie en voor de exploiteerbare hoeveelheid. Alleen zo kan voorkomen worden dat de waarde van de biomassa wordt overschat, waardoor interventies ten onrechte voor rendabel worden gehouden.

De vraag naar een optimale exploitatie-intensiteit hoeft niet overal en altijd door 'trial' en 'error' of via draagkracht-experimenten te worden bepaald. Gevraagd moet worden of de beperkende factor negatief beïnvloed wordt. Zo niet, of een andere factor beperkend kan worden. De belangrijkste te voorkomen negatieve ontwikkelingen verschillen per regio, zoals reeds aangegeven in figuur 34:

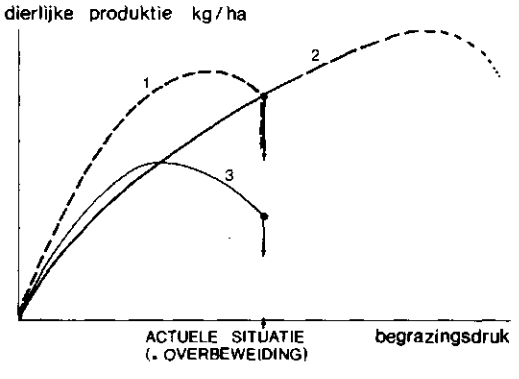
- In de zone waar nutriëntentekort de plantaardige produktie beperkt moet verdere uitputting worden tegengegaan en 'bush enchroachment' worden voorkomen.
- Daar waar water beperkend is, moet verslemping bestreden worden, erosie door water is er het grootste gevaar.

- In de zone waar vegetatie reeds beperkend is, moeten overblijvende plantdelen en generatieve structuren gespaard worden, en het substraat moet tegen winderosie worden beschermd.

Twee stereotype generalisaties vormen de basis van onhaalbare ontwikkelingsprojecten, waarin de bovenstaande verschillen praktisch worden genegeerd.

De eerste is dat voor een goed weidebeheer een bepaalde fractie van de plantaardige produktiebiomassa gespaard moet worden om de produktie van de weide op peil te houden. Dat gaat slechts op in het geval nutriënten produktiebeperkend zijn. Bij water of vegetatie als beperkende factor moet een bepaalde hoeveelheid bodembeschermende biomassa onbegraasd blijven. Deze hoeveelheid is vooral afhankelijk van de textuur van de bodem en van de jaarlijkse regenval (Penning de Vries & Djitéye, 1982). Deze hoeveelheid is principieel geen fractie maar een absolute hoeveelheid, omdat de plantaardige produktie erg variabel is door wisselende regenval en omdat begrazing de produktie beïnvloedt.

Een tweede generalisatie is dat bij 'overbeweiding' een verminderde dierdruk voor een hogere plantaardige zowel als een dierlijke produktie kan zorgen. Het waarheidsgehalte van deze stelling hangt samen met wat onder 'overbeweiding' wordt verstaan. De stelling is uiteraard juist indien gerefereerd wordt aan een situatie waarbij in een gebied met stijging van de dierbezetting de dierlijke produktie per eenheid van oppervlakte eerst evenredig met het aantal dieren toeneemt, vervolgens bij toenemend aantal dieren steeds langzamer stijgt, om na een maximum eerst geleidelijk, daarna bruusk af te nemen en zelfs compleet in te storten (figuur 38). In dat geval neemt vanaf een bepaalde dierbezetting de produktie per dier progressief af, terwijl op een gegeven ogenblik vegetatie en bodem zwaar degraderen, maar vaak wordt ten onrechte uit een lage produktie per dier en uit het optreden van de eerder behandelde reacties van vegetatie en bodem op zware beweiding, geconcludeerd dat men te maken heeft met een dierdruk rechts van het produktiemaximum van figuur



Figuur 38. Schematische weergave van de relatie tussen dierlijke produktie en exploitatie-intensiteit van de weiden:
1. Veronderstelde weergave aan de basis van veel ontwikkelingsprojecten;
2. Waarschijnlijke relatie zolang (semi-)nomadische veehouderij overheerst;
3. Relatie bij sedentaire veehouderij.

38. De degradatie van bodem en vegetatie zou echter bij (semi-)nomadische veehouderij ook kunnen optreden bij een dierbezetting links van dat maximum. En in een dergelijk geval betekent een lagere dierbezetting weliswaar een herstellende vegetatie en een toenemende plantaardige produktie, maar de dierlijke produktie per eenheid van oppervlak neemt af. In een gebied als de Sahel is deze situatie te verwachten en projecten die de pastorale bevolking meer melk en vlees met minder vee beloven verkopen knollen voor citroenen. Een dergelijk risico bestaat ook elders in (semi-)aride gebieden met arme bodems. Hoe groter de beschikbaarheid van water en nutriënten en hoe belangrijker meerjarige vegetatie-elementen, des te meer kans is er echter dat een strak gecontroleerde dierdruk positieve effecten zal hebben op de dierlijk produktie.

Niet slechts bij het beheer van weiden en dierpopulaties, maar ook bij interventies via 'inputs' dient men rekening te houden met de factoren die de plantaardige produktie bepalen. Wanneer de dierlijke produktie grotendeels bepaald wordt door de beschikbaarheid en de kwaliteit van het voer, zoals in de beschreven Sahelsituatie (Noy-Meir, 1975), dan ligt de sleutel van dierlijke produktieverhoging in verbetering van de plantaardige produktie. Met andere woorden: in de door figuur 34 geschetste situatie moet, afhankelijk van de zone, het nutriëntentekort worden opgeheven, de waterbeschikbaarheid worden verhoogd of voor meer vegetatie worden gezorgd.

Theoretisch zijn dergelijke interventies mogelijk. In de praktijk is de rentabiliteit het grootste struikelblok. De minste kans van slagen hebben beide laatste acties, gezien de kosten en gezien de geringe effectiviteit omdat de plantaardige produktie snel door de andere factor (respectievelijk water en nutriënten) wordt beperkt. Behalve in rijke oliestaten, wordt de weideproduktie in de praktijk slechts vergroot via 'inputs' in gebieden waar nutriëntentekorten die produktie sterk bepalen. En daar geldt dat bij toenemende bemesting een groeiende fractie van de produktie equivalent wordt aan voer voor grazers.

Wildbenutting: het gebruik van de dierlijke produktie

C. Geerling & S. de Bie

Inleiding

Wildbenutting is het gebruik door de mens van in het wild levende dieren. Overal op onze aarde vindt deze benutting plaats. Enkele voorbeelden uit een lange reeks zijn de jacht op rendieren, zeehonden en walvissen door de Inuit (het zogenaamde 'Native hunting'), de commerciële walvisvaart, de rendierhouderij in Eurazië, de 'game ranches' in Oost-Afrika en Zuidelijk Afrika, de zogenaamde traditionele jacht in grote delen van de tropen en niet te vergeten de visserij die vrijwel overal ter wereld plaatsvindt (Eltringham, 1984).

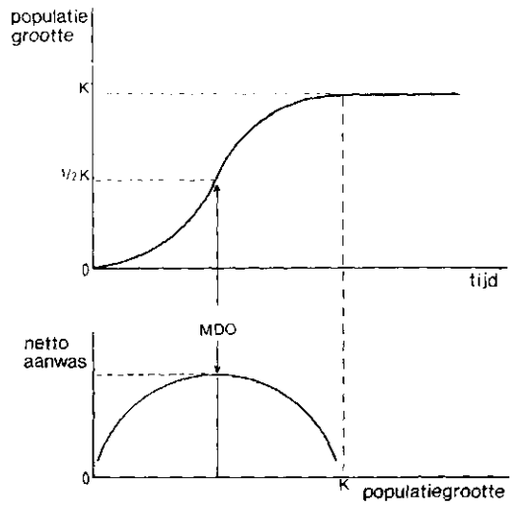
Steeds staat bij de benutting het gebruiksdoel voorop. Dit kan variëren van vlees voor voedsel en van huiden voor de fabrikage van gebruiksvoorwerpen zoals schoeisel, tot hoorns en geweien voor afrodisiaca of als trofee en ivoor voor luxe goederen. Niet-consumptieve benutting van dieren zoals fotosafari's wordt hier buiten beschouwing gelaten. Voor deze doeleinden worden veel soorten dieren benut. Als het gaat om voedsel ligt de preferentie van de mens slechts bij een aantal groepen als vissen, knaagdieren, zeehond- en walvisachtigen en hoefdieren (vooral Bovidae en Suidae).

De wijze van exploitatie loopt uiteen van het gebruik van vallen, strikken en netten en het jagen met pijl en boog tot het gebruik van moderne geweren, granaatharpoenen, koelwagens en -schepen. Het 'beheer' van het te oogsten wild varieert van 'niets doen' behalve het oogsten, tot exploitatievormen die de intensieve veehouderij benaderen.

In deze bijdrage wordt de behandeling van wildbenutting beperkt tot die in Afrika. Daar worden met name de grotere herbivoren gebruikt. Globaal geldt echter hetzelfde voor andere diergroepen en de benutting ervan in andere delen van de wereld.

Dierlijke produktie: de basis voor wildbenutting

Uitgangspunt van elke vorm van wildbenutting dient te zijn dat de betreffende soorten dieren niet in hun voortbestaan worden bedreigd. Dit betekent dat in feite alleen de netto produktie aan dierlijke biomassa uit populaties valt af te romen. Dierpopulaties die in evenwicht met hun omgeving leven zonder dat benutting plaatsvindt worden gekenmerkt door een netto produktie die nul is. Mortaliteit en nataliteit zijn in evenwicht: de populatie groeit niet. Zij bevindt zich op het niveau



Figuur 39. Theoretisch verband tussen de aantalsontwikkeling van een populatie herbivoren en het aantal duurzaam te oogsten dieren uit deze populatie. MDO = maximaal duurzaam te oogsten aantal (maximum sustained yield).

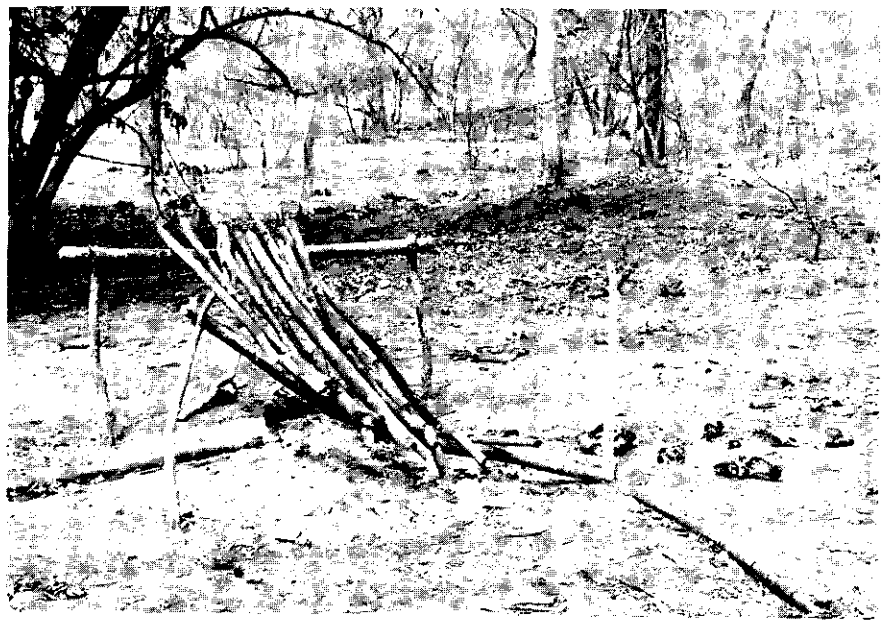
van de oecologische draagkracht van het oecosysteem (zie de bijdrage van De Bie). Een netto produktie treffen we alleen aan bij populaties die in aantal toenemen (figuur 39).

Theoretisch is de produktie in aantallen maximaal wanneer een populatie een omvang heeft die de helft is van de omvang behorende bij de oecologische draagkracht, zie Eltringham (1984) en Riney (1982). De netto produktie qua biomassa vertoont een zelfde curve als die van de aantallen; zij is echter enigszins naar rechts verschoven, waardoor haar maximum bij een wat grotere populatieomvang ligt.

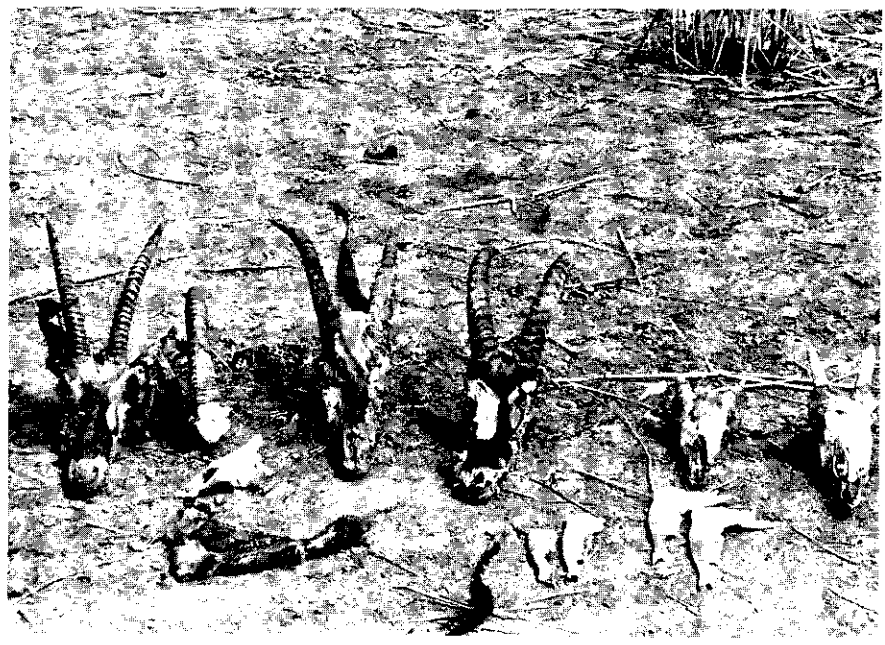
In de praktijk verloopt de groei van een dierpopulatie meestal niet zo fraai als in figuur 39 is getekend. Vaak is niet eens bekend hoe deze toename verloopt waardoor ook het punt waarop de netto produktie maximaal is (in aantallen dan wel in biomassa) niet bekend is. Dit vormt een groot obstakel bij het vaststellen van het jaarlijkse quotum (het af te schieten deel van de populatie). Diverse studies zijn hiernaar verricht, zie bij voorbeeld Caughley (1976) en Stocker & Walters (1984). Vaak komt het erop neer dat op basis van praktijkervaring elders of via 'trial and error' de omvang van de quota wordt vastgesteld. Een vaak gebruikte vuistregel is jaarlijks 10 % van de betreffende populatie af te schieten en door nauwgezet volgen van de reactie van de populatie deze norm al dan niet bij te stellen (Riney, 1982; De Bie et al., 1987).

Systemen van wildbenutting

In Afrika kunnen naar de mate van ingrijpen in het oecosysteem ten behoeve van wildbenutting en verbetering van zijn produktie de volgende systemen worden



A



B

Foto 28. Stroperij is een veel voorkomende vorm van game cropping. Hier een inderhaast verlaten stroperskamp (A) met resten van de buit (B).

onderscheiden (De Bie et al., 1987):
- *cropping*: het oogsten van vrijlevende dierpopulaties zonder ingrijpende maatregelen ten aanzien van het beheer van biotoop of populaties. De traditionele jacht in door de mens dunbevolkte gebieden in West-Afrika en in de Kalahari (Bosjesmannen) zijn hier voorbeelden van.
- *ranching*: ten behoeve van een grotere opbrengst worden maatregelen genomen met name voor wat betreft het biotoopbeheer: vergroting van de beschikbaarheid van water, branden van de vegetatie, soms ook het afschot van predatoren.
- *farming*: verstrekkende maatregelen voor een grotere dierlijke produktie worden genomen: van beïnvloeding van de geslachtsverhouding tot het min of meer domesticeren van wilde dieren (bij voorbeeld de struisvogelhouderij in Zuid-Afrika).

Cropping komt vrijwel in geheel Afrika voor, al heeft het doordat het vrijwel overal verboden is, het etiket stropen opgeplakt gekregen.

Ranching wordt vooral aangetroffen in Oost-Afrika en Zuidelijk Afrika. Particulier grondbezit zoals daar voorkomt, geeft zekerheid: de toegenomen opbrengst als gevolg van investeringen komen ook bij de investeerders terecht. Vaak is game ranching een secondaire activiteit naast veehouderij. Het wild profiteert van de voor vee toegepaste biotoopverbeteringen. Daarentegen wordt de aanwezigheid van (bepaalde soorten) wild actief bevorderd omdat hij veehouderij ten goede komt, bij voorbeeld doordat het wild de groei van struiken op de weidegronden binnen de perken houdt. Het oogsten van wild wordt dan en passant uitgeoefend.

Game farming als primaire bestaansbron komt weinig voor, alleen in Zuid(elijk) Afrika (Luxmoore, 1985). Een duidelijke afgrenzing met ranching is niet te geven op grond van de aard van de produktieverbeterende maatregelen. De termen 'ranching' en 'farming' worden dan ook door elkaar gebruikt.

Regelmatig komt men in de literatuur de term 'culling' tegen als zijnde een systeem van wildbenutting. Culling is het afschieten van dieren als beheersmaatregel ter voorkoming van wildschade of van terreindegradatie door overbevolking (bij voorbeeld van olifanten in enkele natuurgebieden in Afrika). Aangezien het primaire doel populatieregulatie is en niet het verkrijgen van een produkt als bij voorbeeld vlees, moet culling niet als systeem van wildbenutting worden bezien.

Vergelijking tussen wildbenutting en veehouderij

Cropping en ranching als systemen van wildbenutting zijn vergelijkbaar met extensieve veehouderij. In beide gevallen is er sprake van de exploitatie van de natuurlijke vegetatie zonder ingrijpende maatregelen. In het hiernavolgende worden beide exploitatievormen vergeleken uitgaande van een duurzame dierlijke produktie.

Er zijn twee grote verschillen tussen wildbenutting en veehouderij. Allereerst is daar het aantal soorten dieren dat wordt benut: dit is groot bij wildbenutting (tabel 22) en slechts gering in de veehouderij. Daarnaast vormt de (soms) grote mate waarin manipulatie plaatsvindt van geslachtsverhouding van de dieren en van de kuddegrootte in de veehouderij een tweede belangrijk verschil. Deze verschillen komen tot uiting in de karakteristieken van de betrokken diersoorten.

Tabel 22. Diergroepen die bejaagd en gegeten worden in West-Afrika. (Uit Roth et al., 1981.)

Diergroep	Aantal bejaagde/ gegeten soorten	Opmerkingen
Haasachtigen	1	Alleen in de savanne
Knaagdieren		
Eekhoorns	6+	Voornamelijk in het bos
Hamsters	3+	Nabij menselijke agglomeraties; niet in alle landen
Rietratten	2	Overal en zeer gewaardeerd
Stekelvarkens	2	Zeer gewaardeerd
Vleermuizen	10+	Alleen de grote vruchtenetende soorten
Aardvarkens	1	Een lekkernij in Ghana
Schubdieren	3	—
Halfapen		
Potto's	3	Zo nu en dan bejaagd
Smalneusapen	9+	Alle soorten, voorkomend in bos
Colobusapen		worden gewaardeerd en regelmatig gegeten
Mensapen	1	Regelmatig gegeten in Liberia
Olifantachtigen	1	Regelmatig bejaagd
Klipdasachtigen	2	—
Zeekoeien	1	Sterk bejaagd door vissers vanwege het vlees
Evenhoevigen		
Nijlpaarden	2	Zo nu en dan bejaagd
Zwijnen	3	—
Muskusdieren	1	—
Holhoornigen	20+	Alle soorten worden gewaardeerd en regelmatig gegeten; buffel en waterbok lijken lokaal soms minder gewaardeerd te worden.
Giraffen		

Voedsel

Het wild wordt gekenmerkt door een grote variatie in type voedsel dat wordt gegeten en in de wijze waarop dit wordt gezocht (zie de bijdrage van Van Wieren). Vertegenwoordigers van het hele traject 'concentrate selector'–'bulk & roughage feeder' (Hofmann, 1973) zijn aanwezig in tegenstelling tot in de veehouderij. De daar gebruikte diersoorten zijn met uitzondering van de geit steeds echte grazers. Wild exploiteert de vegetatie dan ook anders en bij vergelijkbare biomassa is de druk op de vegetatie gelijkmatiger verdeeld dan bij vee.

Water

Alle soorten vee hebben regelmatig dus 1 × per 1–3 dagen water nodig om te drinken. Wild vertoont grote verschillen betreffende de afhankelijkheid van water.

Soorten die leven in aride gebieden kunnen vrijwel of geheel zonder water (addax, spiesbok) en 's nachts grazen komt veel voor. Soorten die leven in vochtiger streken laten een ruime variatie in waterafhankelijkheid zien. Binnen de soorten die wel regelmatig water nodig hebben is verschil in gedrag waarneembaar. Zo worden waterbok en kob nooit ver van water aangetroffen. Doodstil in dekking staan is hun afweer tegen de zich bij water ophoudende predatoren. Hartebeesten en paardantilopen komen alleen bij water om te drinken en verwijderen zich daarna weer snel. Hun antipredatiestrategie, namelijk vluchten, is door de vaak dichtere begroeiing niet effectief nabij water. Deze variaties in gedrag bevorderen een gelijkmatige benutting van de vegetatie in een gegeven gebied. Door het domesticatieproces ontbreekt dit gedrag bij vee; het begint dan ook vaak te grazen bij het eerste gras wat het tegenkomt. Overbeweiding rond drinkplaatsen is dan ook een frequent voorkomend fenomeen.

Dekking

Verschillende soorten wild stellen specifieke eisen aan de structuur van de vegetatie en bodem ter voorkoming van predatie of van klimaatsinvloeden. De waterbok komt zelden uit de buurt van bomen en struiken: de verwante kob daarentegen zoekt open terreinen op. Wrattenzwijnen brengen de nacht en het heetst van de dag door

Foto 29. Impala's zijn geschikt om benut te worden voor game farming vanwege hun beperkte home-range.

in holen. Elke soort stelt zo zijn eigen eisen. Wanneer hieraan niet kan worden voldaan is het gebied ongeschikt voor de betreffende soort ook al voldoet het aan alle andere eisen. Gedurende het proces van domesticatie en selectie heeft vee deze aanpassingen verloren en het stelt dan ook weinig eisen.

Sociale gedrag

Door de aanwezigheid van verschillende systemen van sociale organisatie (territoria, exclusieve home-ranges, etc. (Leuthold, 1977)) heeft wild meestal geen hoge dichtheid. Hierdoor is voor een levensvatbare wildpopulatie een vrij grote oppervlakte terrein noodzakelijk. Enerzijds beperkt dit de te oogsten hoeveelheid, anderzijds vormt het een garantie tegen overbevolking, in tegenstelling tot vee waar dergelijke sociale systemen ontbreken. Wel is hierdoor voor vee de mogelijkheid geopend om een versnipperd voorkomende voedselbron volledig te benutten, zij het dat een actieve begeleiding door de veehouder hiervoor een voorwaarde is.

Ziekten

Wild is over het algemeen beter bestand tegen inheemse ziekten, zoals slaapziekte, dan vee. Veterinaire zorg is wat dit betreft niet nodig. Van geïmporteerde ziekten als runderpest heeft wild echter in gelijke mate last als vee. Het ontbreken van sociale systemen bij vee leidt ertoe dat overbrenging van ziekten sneller plaatsvindt en over grote afstanden. Grootschalige inentingsprogramma's hebben het voorkomen van epidemieën sterk beperkt met als bijkomend effect dat afweermechanismen bij wild tegen bij voorbeeld runderpest steeds minder geactiveerd worden (Dobson & Hudson, 1986). De kwetsbaarheid van wild neemt daardoor toe. Een plotselinge uitbraak van een dergelijke ziekte kan dan ook een grote sterfte bij wild veroorzaken. Omdat wild steeds meer discontinu verspreid voorkomt, op 'eilanden', is de kans op uitwisseling en overbrenging van ziekte verkleind.

Produktiviteit

Bij vergelijkbare lichaamsgrootte zijn vrouwelijke dieren van wilde herbivoren eerder geslachtsrijp dan die van vee; zij dragen dus eerder bij aan de (re)produktie. Dit voordeel werkt echter niet altijd door tot op het niveau van de populatie of kudde. Vaak ligt namelijk bij vee de geslachtsverhouding gunstiger (meer vrouwtjes dan mannetjes). Het vermogen om per individueel dier aan lichaamsgewicht te winnen lijkt voor wild en vee niet duidelijk te verschillen. Wild kent een hoger uitslachtingspercentage dan vee: $\pm$ 60 % tegen $\pm$ 45–50 %. Dit voordeel wordt met name bij game cropping grotendeels teniet gedaan door oogstverliezen. Wild loopt niet zoals vee naar het abattoir, maar moet geschoten worden. De kwaliteit van 'wild' vlees is hoger dan dat van vee: meer % eiwit, minder % vet. Dit wordt echter negatief beïnvloed wanneer het vlees van wild slecht of op een primitieve manier wordt geconserveerd.

Geconcludeerd kan worden dat wild een grotere schakering vertoond in behoeften

Foto 30. Wanneer men wilde soorten tracht te benutten voor game farming dan doen zich soms onverwachte problemen voor. Een ogenschijnlijk geschikte antilope als het Hartebeest kan bij game farming last krijgen van parasieten waar in de vrije natuur de grote home range-besmetting voorkomt.

aan voedsel, water, dekking en dergelijke dan vee. Het gebruik van het oecosysteem door wilde dieren is daardoor vollediger dan bij vee. Bij wild zijn duidelijke remmen ingebouwd ter voorkoming van overbevolking en degradatie van het systeem. Veel permanente degradatie in savannegebieden kan worden toegeschreven aan vee (te grote kudden) en niet aan wild. Gaat men wild in dezelfde omstandigheden houden als vee, dan verdwijnen veelal de ingebouwde systemen ter afweer van bij voorbeeld ziekten als gevolg van beperking van de bewegingsvrijheid en/of als gevolg van het proces van domesticatie.

Traditionele jacht

Wild werd en wordt in Afrika (maar niet alleen daar) beschouwd als 'res nullius': iets dat zonder rechtmatige bezitter is en dat pas eigendom wordt wanneer het eenmaal verworven is. Als er al afspraken bestaan, betreffen deze vrijwel alleen het

verwerven van bepaalde diersoorten of het jagen in bepaalde gebieden. Wie er jaagt was en is niet via afstamming bepaald. Het is een persoonlijke voorkeur waarvan de ontwikkeling bepaald wordt door de omringende cultuur en natuur. Wel zijn er categorieën jagers te onderscheiden afhankelijk van de aandacht die men aan de jacht geeft. Jagers, als kenners van de voor anderen gevaarlijke wildernis, hebben steeds een bepaalde status van stoerheid, van magie. Hoewel er wel regels bestaan ten aanzien van wat men schoot (geen drachtige vrouwtjes, geen kalveren, en dergelijke) waren er geen afspraken ten aanzien van de hoeveelheid die geschoten kon worden. Geringe bevolkingsdruk en relatief primitieve vangsttechnieken stonden overbejaging in de weg.

Hedentendage zijn al deze aspecten sterk aan slijtage onderhevig. Nog steeds wordt het wild als een gave Gods bezien en dus als algemeen goed. De handel in 'wild'vlees heeft haar intrede gedaan waardoor betere wapens ter beschikking komen. Beroepscode, -eer en jachtorganisaties verdwijnen of tenminste hun invloed wordt geringer. De traditionele jacht, van oudsher voornamelijk op eigen voedselvoorziening gericht (of op die van het dorp), is veranderd in een op commercie gerichte onderneming waarin veel niet-jagers (handelaren, restaurateurs, militairen) invloed hebben. Men schiet wat men tegenkomt en overbejaging van wild is een welbekend fenomeen in vrijwel geheel Afrika. Zelfs in de nationale parken en reservaten wordt wild geschoten (stroperij) en optreden hiertegen vraagt meer dan alleen maar geld.

Wildbenuttingsprojecten

Enkele ontwikkelingen en feiten hebben ertoe geleid dat in de jaren zestig en zeventig vrij veel aandacht is besteed aan wildbenutting in Afrika. Allereerst was daar het idee dat door diersoorten 'verstandig' te benutten hun bescherming was verzekerd. Veel 'conservationists' zagen tal van dierpopulaties in snel tempo achteruitgaan door overbejaging, verkleining van het areaal voor akkerbouw, veeteelt en dergelijke. Benutting van het wild werd gepropageerd als garantie voor bescherming. Daarnaast waren de vaak vermeende 'betere' produktiviteit van wild ten opzichte van vee en 'beter' gebruik van het biotoop redenen om wildbenutting te propageren. Ook het feit dat niet-bejaagd wild in nationale parken en reservaten eigenlijk een luxe was, stimuleerde het idee van wildbenutting.

Projecten voor game cropping zijn vooral in Oost-Afrika en Zuidelijk Afrika van de grond gekomen. Bijna alle zijn zij mislukt. Redenen hiervoor zijn talrijk, zie Eltringham (1984) en De Bie et al. (1987). Enkele zijn:

- vrijwel alle projecten hebben de talrijkheid van het wild als uitgangspunt waarop grote verwachtingen ten aanzien van de oogst werden gebaseerd. Residente populaties zijn kleiner dan migrerende populaties. De oogstbare hoeveelheid is wel kleiner, maar kan constant zijn in tegenstelling tot migrerende populaties waar de quota in korte tijd binnengehaald moeten worden met bijbehorende problemen van slacht, vleesopslag, transport en onevenwichtige marktsituatie.
- soms zijn er tegen wildbenutting opponerende natuurbeschermers (!)
- geen project schijnt gebaseerd te zijn op een complete analyse van de oecologische, sociaal-economische, politieke en juridische voorwaarden en mogelijkheden.

- een markt die verzadigd is met vlees van vee: veeboeren opponeren dan ook sterk tegen het openstellen van de markt voor 'wild' vlees.
- projecten waarin de wildbenutting geen relaties heeft met andere vormen van landgebruik, leiden vaak tot conflicten met andere landgebruikers.

Er zijn echter ook projecten die een succesvol verloop hebben zoals het oogsten van buffels in het complex van Naromen (Mozambique) (Bindernagel, 1980).

Alleen projecten gericht op game ranching en farming hebben meer succes. Dit succes wordt vooral bepaald door het in eerste instantie uitvoeren van wildbenutting als onderdeel van een reeds bestaand systeem van landgebruik met name de veehouderij (bij voorbeeld Hoppcraft, 1986). In latere jaren bouwt men dit dan uit, soms zelfs tot wild de belangrijkste vorm van inkomsten is geworden.

Toekomst van wildbenutting

Benutten van in het wild levende dieren is zo oud als de mensheid. Nieuw is echter dat de mens door zijn toename in aantal, en zijn steeds verder ontwikkelde technologische kennis zijn omringend milieu beïnvloedt, zowel in positieve als in negatieve zin. Steeds minder ruimte voor wild is hiervan het gevolg. Tevens draagt de vergrote technologische kennis ertoe bij dat de benutting in toenemende mate het karakter krijgt van roofbouw. Het wild wordt van een vernieuwbare meer en meer een unieke bron voor voedsel en andere produkten. De consequentie is dat, wil er van duurzaam gebruik van wild sprake zijn, dit wild niet meer als een eenvoudig aan te boren 'bron' beschouwd kan worden die altijd wel produkt zal blijven leveren. Wil duurzame benutting een kans maken dan dient zij als een volwaardige vorm van landgebruik te worden bezien zoals iedere andere vorm van landgebruik, bij voorbeeld veehouderij, akkerbouw en bosbouw.

Een alles omvattende analyse van de voorwaarden waaronder duurzame benutting van wild kan worden uitgevoerd is een absolute vereiste voor het slagen ervan. Het betreft niet alleen oecologische, maar ook sociale, economische en technologische aspecten. De commerciële visserij op de Noordzee kan als voorbeeld worden genoemd. Internationale afspraken zoals op technologisch gebied (motorvermogen, maaswijdte, en dergelijke) naast jaarlijkse afspraken over de omvang van de te vangen hoeveelheid en de periode waarin gevangen kan worden, hebben ertoe geleid dat de visserij in de Noordzee zich van roofbouw tot een meer duurzame vorm van zeebenutting lijkt te gaan ontwikkelen. Anderzijds geeft de praktijk van de walvisvaart aan hoe zwaar korte-termijnbelangen op economisch en politiek terrein kunnen wegen en dat ze zo duurzame benutting (indien al gewenst) in de weg kunnen staan.

Bij de benutting van terrestrisch wild is een aanpassing van de wetgeving nodig. Wildbenutting is iets anders dan jagen en ook niet gelijk aan natuurbescherming. De erkenning van wildbenutting als vorm van landgebruik dient in de wet formeel te worden vastgelegd. Alleen dan heeft wildbenutting een solide fundament van waaruit vergelijkingen met andere landgebruiksvormen mogelijk zijn. Opbrengsten dienen steeds op basis van duurzaamheid berekend en vergeleken te worden. Zowel met de belangen van de overheid (bij voorbeeld financiële) als met die van de regio en van het dorp (bij voorbeeld sociaal-economische) dient rekening gehouden te

worden bij de afweging wat waar te laten doen en door wie.

Uit de analyse van veel projecten voor wildbenutting (De Bie et al., 1987) blijkt dat wildbenutting de grootste kans van slagen heeft wanneer het aansluit bij bestaande tradities en landgebruik. Zo heeft in West-Afrika, waar particulier grootgrondbezit bijna geheel ontbreekt, wildbenutting van bij voorbeeld hoefdieren een grote kans op succes wanneer het aansluit bij de traditionele individuele jacht en gericht wordt op de lokale markt: cropping als exploitatiesysteem dus. Voor grote delen van tropisch Amerika en Azië geldt hetzelfde. In feite is de jacht op diverse soorten hoefdieren in de gematigde en polaire streken hier een voorbeeld van. De overheid dient de quota jaarlijks vast te stellen en de particuliere jager oogst. De rol van de overheid moet bij cropping er één zijn van voorwaarden scheppen (wetgeving!), reguleren en controleren.

In Oost-Afrika en Zuidelijk Afrika, Australië en Nieuw-Zeeland waar grootgrondbezit van particulieren (of ook van de staat!) algemeen zijn, zijn de mogelijkheden voor wildbenutting gunstiger wanneer bij het bestaande op die terreinen uitgeoefende veehouderij-systeem wordt aangesloten: game ranching/farming. De afzetmarkt kan dan ook (inter)nationaal zijn, meer dan regionaal. Dit stelt dezelfde eisen aan verwerking, conservering en transport als bij de exploitatie van vee. Goede voorbeelden hiervan zijn bij voorbeeld de ranching van edelherten in Nieuw-Zeeland en van struisvogels in Zuid-Afrika.

In grote lijnen geldt bovenstaande ook voor de visserij. Waar geen particulier eigendom is zoals op zee is cropping het exploitatiesysteem. De overheid dient hierbij actief betrokken te zijn om de duurzaamheid te kunnen garanderen, of het nu garnalen of walvissen betreft. Bij particuliere ondernemingen bij voorbeeld viskwekerijen (te vergelijken met game farming) is de duurzaamheid niet de directe zorg voor de overheid en beperkt diens rol zich voornamelijk tot wetgeving. Ook bij de visserij geldt dat aanpassing aan bestaande tradities en exploitatievormen de grootste garantie voor duurzame exploitatie is.

In een beleid gericht op duurzaam landgebruik is zeker plaats voor wildbenutting. Door de ongestuurde ontwikkelingen in de laatste decennia heeft de mens zijn milieu zodanig beïnvloed dat aan de eisen van het wild: grotere ononderbroken oppervlakten, schoon water, en dergelijke in steeds mindere mate tegemoet gekomen kan worden. De mogelijkheden voor wildbenutting worden dan ook steeds beperkter, zowel op zee als te land.

Intensieve melkveehouderij in Nederland

J.A.C. Meijs

Inleiding

Een bijzondere vorm van begrazing treffen we aan in de vaderlandse melkveehouderij. In deze bedrijfstak wordt een voor de nederlandse economie zeer belangrijke bijdrage geleverd door de weidende melkkoe. Betrekkelijk veel onderzoek begeleidt de nog steeds verder gaande ontwikkeling naar een steeds rendabeler systeem. Zo is tussen 1970 en 1980 het aantal melk- en kalfkoeien met 24% toegenomen. Het aantal bedrijven is in deze periode echter sterk afgenomen. De technische ontwikkelingen, maar ook de vrij slechte inkomenspositie op kleine bedrijven hebben voor een belangrijk deel bijgedragen aan deze ontwikkeling. Tevens heeft een sterke ontmenging van de veehouderijbedrijven plaatsgevonden. De combinatie van

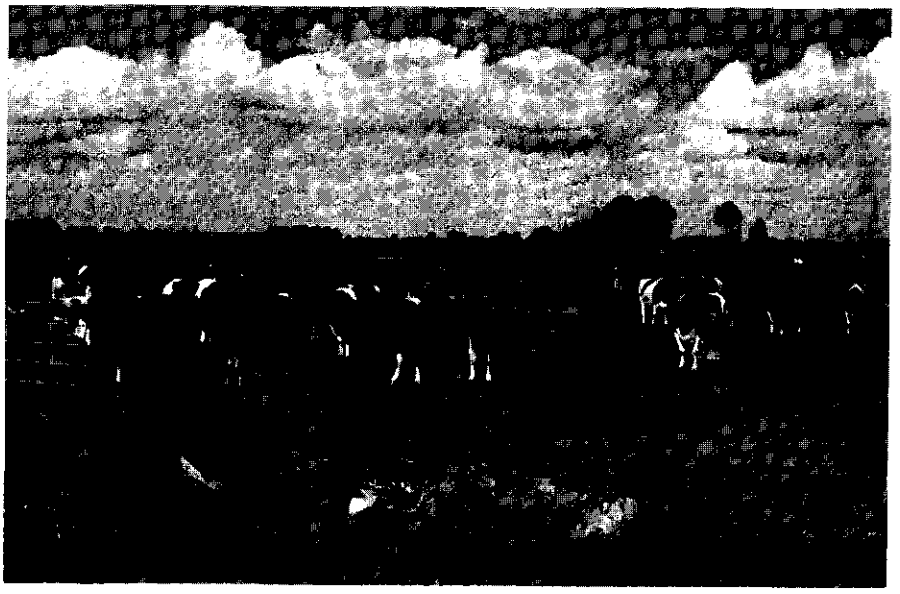


Foto 31. Koeien in de wei onder oer-Hollandse luchten.

melkveehouderij met akkerbouw en/of varkens- en pluimveehouderij komt momenteel veel minder voor dan tien jaar geleden.

Tengevolge van de groei van de melkveestapel en de afname van het aantal bedrijven is het aantal dieren per bedrijf in het laatste decennium meer dan verdubbeld. De meeste rundveebedrijven zijn gezinsbedrijven. Op 75 % van de bedrijven worden de koeien 's winters traditioneel vastgezet op aanbindstallen. Op deze arbeidsintensieve bedrijven worden meestal minder dan 40 koeien gehouden en ze omvatten in totaal ongeveer 40 % van de koeien. Zestig procent van de koeien is gehuisvest op de overige 25 % van de bedrijven; deze beschikken over een ligboxenstal waarin de koeien vrij kunnen rondlopen.

Grasland

Areaal en veebezetting

Het areaal grasland liep in de periode 1970–1980 terug van $1334 \cdot 10^3$ naar $1198 \cdot 10^3$ ha. Deze afname wordt echter gecompenseerd door een toename van het snijmaïsareaal van $6 \cdot 10^3$ naar $140 \cdot 10^3$ ha. De totale oppervlakte land voor de rundveehouderij heeft daardoor in deze periode nauwelijks wijziging ondergaan. Dit constant blijvende areaal enerzijds en de daling van het aantal bedrijven met melkvee anderzijds ging samen met een vergroting van de gemiddelde bedrijfsoppervlakte (tabel 23). De toename van de melkveestapel, gecombineerd met een gelijkblijvend areaal grasland en voedergewassen betekende een verhoging van de veebezetting. Door de afname van het graslandareaal komt dit vooral tot uiting in de veebezetting per hectare grasland (tabel 23).

Tabel 23. Recente ontwikkelingen in de rundveehouderij.

	1970	1980
Aantal bedrijven met melkvee (× 1000)	116	67
Totaal aantal melkkoeien (× 1000)	1896	2356
Aantal melkkoeien per bedrijf	16,4	35
Totale oppervlakte grasland (× 1000 ha)	1334	1198
Graslandoppervlakte per bedrijf	11,5	17,9
Aantal koeien per ha grasland	1,43	1,96
Aantal koeien per ha grasland + voedergewassen	1,40	1,76
Melkproduktie per koe (kg)	4390	5080
Melkproduktie (× 1000 ton)	8323	11968
Areaal grasland + voedergewassen (× 1000 ha)	1349	1338
Melkproduktie per ha grasland + voedergewassen (kg)	6170	8945
Krachtvoergebruik door rundvee, paarden en schapen (×1000 ton)	2066	4842
Idem per ha (kg)	1532	3619
Krachtvoergebruik door melkkoeien (× 1000 ton)	1650	4485
Idem per ha (kg)	1223	3352
Krachtvoer per koe (kg)	870	1904

Gebruik

Tijdens het groeiseizoen moet zowel gras voor onmiddellijke consumptie als te conserveren gras voor de stalperiode worden geteeld. In het verleden werd dit vooral bereikt door de percelen bij huis te beweiden en de percelen op afstand te maaien. Tegenwoordig wordt beweiden en maaien meestal geïntegreerd toegepast, waarbij elk perceel 1 à 2 keer per jaar wordt gemaaid en 4 à 6 keer per jaar beweid. Na het beweiden of maaien wordt het gras bemest en 15–30 dagen met rust gelaten, totdat weer een oogstbare hoeveelheid gras beschikbaar is.

Op 60 % van de bedrijven wordt dag en nacht beweiding toegepast met een beweidingsduur per perceel van 2–6 dagen. Op de grotere bedrijven worden de koeien 's nachts op stal gehouden en bijgevoerd met snijmaïssilage of krachtvoer. Uit recente bedrijfseconomische berekeningen (Laeven, 1982) blijkt dat bij een bedrijfsoppervlakte beneden 20 ha 's nachts opstallen met bijvoedering de hoogste arbeidsopbrengst gaf. Bij een bedrijfsoppervlakte groter dan 20 ha werd de hoogste arbeidsopbrengst verkregen bij dag en nacht beweiding. In deze studie bleek ook dat zomerstalvoedering met vers gras vanwege de hoge arbeids- en mechanisatiekosten bij alle bedrijfsoppervlakten een economisch onaantrekkelijk systeem is; op zo'n 10 % van de bedrijven is zomerstalvoedering echter de enige mogelijkheid door een slechte verkaveling.

Conservering van gras vond voornamelijk plaats in de vorm van hooi en silage. Werd in 1970 nog 65 % van de gemaaide oppervlakte bestemd voor hooien en 30 % voor ensileren (inkuilen), in 1980 was dit beeld volledig omgedraaid. Vooral de ontwikkeling van de voordroogmethode heeft hiertoe bijgedragen. Bij deze methode blijft het gras na het maaien 2 tot 5 dagen op het veld liggen totdat na regelmatig schudden van het gewas een droge- stofgehalte (ds) van 40–50 % is bereikt. De belangrijkste voordelen van voordrogen zijn het terugbrengen van het weerrisico, het versnellen van de hergroei en het beperken van de verliezen ten opzichte van die bij de hooiwinning.

Stikstofvoorziening

Het gemiddelde N-verbruik uit kunstmest op grasland nam de afgelopen 30 jaren zeer regelmatig toe met gemiddeld 7 kg · ha^{-1} per jaar. In 1980 werd gemiddeld 260 kg · ha^{-1} gegeven. Uit onderzoek is gebleken dat de grootste opbrengsteffecten van N bereikt worden bij giften tot 300 kg N · ha^{-1} (Van Steenbergen, 1977).

Een te hoog nitraatgehalte in ruwvoer kan aanleiding geven tot nitraatvergiftiging bij melkkoeien (Kemp et al., 1978). Het risico is sterk afhankelijk van de opnamesnelheid: bij geconserveerd voer dat in korte perioden wordt opgenomen kan het voeren van nitraatrijk ruwvoer complicaties geven. Bij beweiding van extreem nitraatrijk gras werden echter geen negatieve effecten op de diergezondheid vastgesteld, omdat het ruwvoer gespreid over de dag werd opgenomen (Den Boer, 1980). Deinum & Sibma (1980) toonden aan dat er bij giften kunstmest-N tot 400 kg · ha^{-1} zelden ophoping van nitraat in de plant plaatsvindt. Toch komen hoge nitraatgehalten in ruwvoer soms voor in de praktijk, vooral op nieuw ingezaaid grasland door mineralisatie van de organische stof uit de oude zode en uit de organische stof van

soms te veel drijfmest.

Tot giften van 425–500 kg · ha^{-1} is er geen gevaar voor uitspoeling omdat de opname van N door het gras ten minste gelijk is aan de kunstmestgift (Van Steenbergen, 1977). Dit komt overeen met de resultaten van Prins (1980), die tot giften van 400 kg · ha^{-1} geen toename van minerale N in de bodem vond. Bij de huidige gemiddelde giften van 260 kg · ha^{-1} hoeft op grond van deze resultaten geen waterverontreiniging te worden verwacht. Naast N heeft de grasplant behoefte aan fosfaat (P) en kalium (K). Deze kunnen worden toegediend na de organische mest of als kunstmest. Door de toename van de veebezetting is de organische mestproduktie de laatste 20 jaar gestegen. Bovendien wordt met aangekocht krachtvoer ook P en K op de bedrijven ingevoerd. Het is daarom niet verwonderlijk dat met name op de intensievere bedrijven nauwelijks P en K als kunstmest worden gegeven.

Met de ontwikkeling van de ligboxenstallen is er een grote verschuiving opgetreden van vaste organische mest en gier naar drijfmest. De bemestingswaarde van drijfmest zou het best tot zijn recht komen als de drijfmest tijdens het groeiseizoen kan worden aangewend. Dit leidt echter tot een aanzienlijke vermindering van de opname van met name vers gras door het vee. Daarom wordt veel drijfmest in herfst en winter uitgereden. Omdat een gedeelte van de mineralen dan niet door de plant wordt opgenomen en in het milieu terecht kan komen is dit geen aantrekkelijke oplossing. Veel aandacht wordt momenteel in het onderzoek besteed aan mogelijkheden om de drijfmest tijdens het groeiseizoen op het grasland aan te kunnen wenden, bij voorbeeld via drijfmestinjectie in de grond of via beregenen met sterk verdunde drijfmest.

Water

Water en stikstof zijn in Nederland de belangrijkste factoren die de grasgroei bepalen. Bij droog weer is er een positieve stikstof-waterinteractie. Wieling et al. (1977) berekenden als effect van beregening 22,5 en 29,5 kg droge stof (DS) · ha^{-1} per jaar per mm vochttekort, bij N-bemestingen van respectievelijk 200 en 400 kg · ha^{-1} per jaar. De droge jaren 1975 en 1976 en de ontwikkeling van verbeterde regeninstallaties hebben aanleiding gegeven tot een uitbreiding van beregening. Kon in 1965 nog maar 15 000 ha grasland beregend worden, nu is genoeg materiaal beschikbaar om 180 000 ha te kunnen beregenen (Van Burg et al., 1980).

Grasproduktie en krachtvoer

Er is veel informatie over de produktie van graslanden uit onderzoek op maaiproefvelden. Omdat bij beweiding de produktie veel moeilijker te meten is, zijn hierover vrij weinig gegevens verzameld. In de praktijk echter is beweiding de belangrijkste benuttingsvorm van vers gras. Door het Proefstation voor de Rundveehouderij zijn schattingen gemaakt van de produktiviteitsstijging van grasland in de periode 1970–1980, gebaseerd op gegevens van een klein aantal bedrijven (Anoniem, 1980). De resultaten geven aan dat de opbrengst aan netto energie jaarlijks met 1,8 % is toegenomen.

Omdat graslandprodukten de belangrijkste rantsoencomponenten zijn van het Nederlandse vee (65 % van de netto opgenomen energie komt uit graslandprodukten) kan uit de afgeleverde melk en het graslandareaal ook een schatting worden gemaakt van de graslandproduktie. De totale Nederlandse melkproduktie is tussen 1970 en 1980 met 44 % gestegen door een toename van het aantal koeien (tabel 23) en een sterke stijging van de produktie per koe. Het verminderde areaal grasland tussen 1970 en 1980 wordt gecompenseerd door het toegenomen areaal voedergewassen (vooral snijmaïs). Als we alle melkproduktie toerekenen aan de grond nodig om ruwvoeder te telen dan nam de melkproduktie per ha grasland en voedergewassen van 1970 tot 1980 toe met 45 %. Deze stijging is opgebouwd uit enerzijds een verbeterde produktiviteit en benutting van het grasland en de voedergewassen anderzijds uit een verhoogd krachtvoergebruik (tabel 23). In het tweede deel van dit hoofdstuk zal blijken dat met ruwvoeder alleen de genetische potentie van de koeien in de praktijk niet volledig kan worden uitgebuit. Door bijvoedering van energierijk krachtvoer lukt dit wel. De inkomsten in de veehouderij zijn laag en door intensivering probeert de boer de stijgende produktiekosten de baas te blijven. Intensivering leidt vaak tot het houden van meer vee per ha (tabel 23). Vaak is er dan onvoldoende ruwvoer ter beschikking en wordt krachtvoer bijgevoerd. In ons land met zijn goedkope aanvoer over zee en zijn uitstekende distributiemogelijkheden bestaat dat bijvoer gewoonlijk uit celluloserijke, voor de mens niet aantrekkelijke bijprodukten van de levensmiddelenindustrie, in ruime mate te krijgen en betrekkelijk goedkoop.

De stijging van de melkproduktie per koe en de toename van de veebezetting per ha zijn mede mogelijk geworden door een stijging van het krachtvoergebruik. Ook de gunstige prijsverhouding van melk en krachtvoer heeft de verhoging van dit gebruik bevorderd. In de periode 1970–1980 is het krachtvoergebruik per koe meer dan verdubbeld (tabel 23). Het krachtvoergebruik per ha is mede door de toenemende veebezetting relatief nog sterker toegenomen.

Fysiologische aspecten van de melkvee-voeding

Hogere dieren zijn zelf niet in staat de enzymen te vormen die nodig zijn voor het verteren van de cellulose en hemicellulose in de celwanden van de planten. Daardoor zouden die dieren in beginsel van veel van hun plantaardig voedsel niet kunnen profiteren, temeer daar de cellulose en hemicellulose de vertering van de ingesloten plantaardige suikers, zetmeel, eiwitten en vetten bemoeilijken. De in het maagdarmkanaal optredende fermentatie ontsluit echter de genoemde componenten in verregaande mate, waarbij de celwanden aan de energievoorziening bijdragen.

Fermentatie bij begrazing

De fermentatie van gras in de pens van de Nederlandse melkkoe verloopt meestal snel omdat het jong gras betreft, dat gegroeid is bij relatief lage temperaturen. Hoge temperaturen en hoge zonlichtintensiteit hebben tot gevolg, dat grasachtigen sneller verouderen en eerder van het vegetatieve in het generatieve stadium overgaan. Dit

brengt met zich mee, dat het gehalte aan celwanden van de vegetatie en de verstrengeling van de diverse verbindingen in de celwanden sterk toenemen, zodat de verteerbaarheid daalt. Het gevolg is dat de passagesnelheid van het materiaal door de voormagen daalt; het duurt lang voordat het materiaal voldoende fijn is om doorgelaten te worden. De voederopname neemt dan af en de resorptie van nutriënten nog meer. Zelfs in ons land met een gematigd klimaat is dat te merken: 's zomers is de verteerbaarheid van het gras en soms ook de opname, lager dan in het voorjaar, met name in onbemeste graslanden. Door de niet zeer hoge gemiddelde temperatuur en het inscharen in jong gras, neemt de Nederlandse koe een zeer gemakkelijk fermenteerbaar materiaal op. Dit wordt snel omgezet en de voormagen raken niet snel vol, temeer daar de opname goed verdeeld is over de dag. Een koe graast in totaal zo'n 8 à 10 uur per etmaal, onderbroken door 3 tot 5 rustperioden. Grazen is een relatief trage wijze van voedsel opnemen en in de rustperioden wordt ook nog herkauwd. Dat is gunstig voor het fermentatieproces, want daardoor geeft het gemakkelijk fermenteerbare materiaal toch geen aanleiding tot verzuring in de voormagen.

De voortschrijdende intensivering van de melkveehouderij leidt nog steeds tot het houden van meer vee per ha. Vaak is er onvoldoende gras beschikbaar en wordt bijgevoederd met krachtvoer. Dit krachtvoer wordt meestal tijdens het melken zeer snel opgenomen. Het is gewoonlijk gemakkelijk fermenteerbaar; samen met het ook al gemakkelijk fermenteerbare gras kan dit tot te grote zuurvorming in de voorma-

Foto 32. Moderne agrarische bedrijfsvoering: een ligboxenstal.

gen leiden. Het gevolg is, dat er minder gras opgenomen wordt: het bijvoer 'verdringt' de grasopname, hetgeen veelal ook het doel van het bijvoeren is.

Fermentatie bij stalvoedering

In vrijwel alle gematigde zones is er een periode in het jaar waarin er weinig of geen gras groeit of het grasland zo nat is, dat beweiding de grasmat ernstig beschadigt. Ook in die periode moet het vee eten. Voor die periode uitsluitend krachtvoer aankopen en voeren is niet alleen te duur, maar ook gezien de fysiologie van de herkauwer ongewenst. Het krachtvoer wordt snel gegeten en in de voormagen afgebroken en levert dus veel vetzuren. Buffering daarvan ter handhaving van de pH boven 6,0 is gering door een lage speekselproduktie, omdat er weinig te kauwen en te herkauwen is en ook omdat de prikkels daartoe door de afwezigheid van stengelig materiaal in de voormagen, ontbreken. Het is dus noodzakelijk aan vee tevens een vrij grote hoeveelheid geconserveerd ruwvoer – gras- of maïssilage, hooi, kunstmatig gedroogd gras of luzerne – te verstrekken. Voor een optimale fermentatie dient ten minste 40 % van de droge stof van het rantsoen van ruwvoer afkomstig te zijn. Ook hier geldt weer, dat er ten behoeve van een hoge voeropname nodig voor hoge melkprodukties, gezorgd wordt voor een optimaal leefmilieu van de voormaagmicroben. Het ruwvoer dient dus van goede kwaliteit te zijn en afkomstig van niet te oud materiaal. De afbraak kost anders te veel tijd en dat verhindert hernieuwde voederopname. Het krachtvoer dient geen aanleiding te geven tot de snellere verzuring; dit wordt voorkomen door de grote hoeveelheden over de dag verspreid te verstrekken ofwel het krachtvoer zodanig samen te stellen, dat de microbiële afbraak ervan niet explosief verloopt. In West-Duitsland hanteert men veelal de eerste manier. In ons land hanteert men gewoonlijk de tweede, omdat wij beschikken over een grote variatie van over zee aangevoerde, vrij goedkope krachtvoedergrondstoffen, afkomstig van de levensmiddelenindustrie. Daaruit kiest men dan de cellulose- en hemicelluloserijkere. Die zijn uitermate geschikt voor het rund, mede door hun wat tragere afbraak in de voormagen.

Voeding van weidend melkvee

Voor een goede melkproduktie van koeien is een ruime voorziening met energie, eiwit, mineralen en vitaminen noodzakelijk. Bij weidend melkvee is de energievoorziening meestal de meest beperkende factor voor de melkproduktie. Van de voeding van de weidende melkkoe zal hier dan ook slechts het energieaspect worden besproken, waarbij met name het afstemmen van de opname aan energie op de behoefte aan energie aan de orde is. De opname wordt bepaald door de opgenomen hoeveelheid voer en door de energetische waarde ervan. Besproken wordt ook of het melkvee in de huidige situatie en in de toekomst voldoende energie kan opnemen uit vers gras, wanneer dit als enig voedermiddel wordt verstrekt.

Energie en voederwaarde van het opgenomen gras

Niet alle energie in een voedermiddel komt het dier ten goede. Er treden namelijk verliezen op in de mest en urine, naast methaanverliezen (pensoprispingen) en warmteverliezen. De netto energie die overblijft voor lichaamsonderhoud en produktie wordt bij het melkvee uitgedrukt in voedereenheden melk, kortweg VEM (1 VEM = 6,93 kJ netto energie) (Benedictus, 1977).

De energiewaarde van gras wordt voor een belangrijk deel bepaald door de verteerbaarheid. De verteerbaarheid van gras is onder andere afhankelijk van de grassoort, de ouderdom, het weer en het seizoen (Deinum & Dirven, 1974). Door de hoge verteerbaarheid en ook gezien de hoge energiewaarde neemt het Engels raaigras in de huidige graszaadmengsels een dominante plaats in. Bij veroudering van een vegetatief grasgewas neemt de verteerbaarheid slechts met 0,15 % per dag af. In een generatief stadium echter neemt de verteerbaarheid met 0,4 % per dag af. Vooral in de voorzomer dient gras dus beweid te worden in een jong stadium van hergroei (2000 kg DS · ha^{-1} boven 4,5 cm stoppel). De belangrijkste milieufactor die de verteerbaarheid beïnvloedt is de omgevingstemperatuur: bij hogere temperaturen neemt de grasverteerbaarheid altijd af.

De grasopname is enerzijds afhankelijk van de behoefte aan voedende bestanddelen, die bepaald wordt door diergebonden factoren, anderzijds van de mogelijkheid om naar behoefte te vreten. Voor het laatste zijn de hoeveelheid en de kwaliteit van het aangeboden gras van belang. Er zijn echter in de literatuur aanwijzingen dat de grasopname pas beïnvloed wordt door de verteerbaarheid, wanneer deze beneden de 70 % daalt, bij voorbeeld door veroudering van een weidebestand (Meijs, 1981). Het aanbieden van meer gras verhoogt de grasopname per koe per dag significant, maar lang niet evenredig met het extra aanbod. Hierdoor nemen de weideresten toe bij hoger aanbod. Het effect van deze weideresten op de hergroei, waar we later nog op ingaan, is in een onderzoek van Kleter (1972) gekwantificeerd. Van land dat tevoren één keer beweid was, werd door ossen ongeveer 10 % minder gras opgenomen dan van gemaaid land. Het effect van vaker dan één keer voorafgaand beweiden op de opname was relatief gering.

Het effect van het lactatiestadium op de grasopname is nagegaan door 't Hart (1979). Als een verschil in lactatiestadium slechts geringe verschillen in melkproduktie veroorzaakte, kon geen significant effect van het lactatiestadium op de grasopname worden aangetoond. Als de verschillen in dagelijkse melkproduktie groot waren (3 kg · dag^{-1}) waren er ook verschillen in grasopname. Dit was echter veel minder dan op grond van het verschil in melkproduktie kon worden verwacht.

Welke grasopname mag nu worden verwacht bij voorjaarskalvende koeien met een melkproduktie van 6000 kg melk? Uit gegevens van 't Hart (1979), Hijink (1978) en Meijs (1981) afkomstig van proeven met percelen Engels raaigras, is te concluderen, dat op een gemaaid perceel, bij een grasaanbod van 20 kg organische stof (OS) · $dier^{-1}$ · dag^{-1}, boven 4,5 cm stoppel, een grasopname van 117 g · dag^{-1} per $kg^{0,75}$ wordt bereikt. Dit komt bij een koe van 550 kg overeen met een opname van 13,3 kg OS · dag^{-1}. De voederwaarde van het aangeboden Engels raaigras (hoogte 4,5 cm) was gemiddeld over het seizoen 1070 VEM per kg DS. Bij een aanname dat

de voederwaarde van het opgenomen gras een factor 1,03 hoger is dan die van het aangeboden gras (Meijs, 1981), was de voederwaarde van de opname gemiddeld 14 800 VEM · dag^{-1}.

Energiebehoefte

De behoefte aan energie wordt bepaald door behoeften voor onderhoud, lichamelijke activiteiten, jeugdgroei, foetus- en melkproduktie. De onderhoudsbehoefte van een 'warmbloedig' dier is gecorreleerd met diens lichaamsgewicht in kg tot de macht 0,75. Dat verband met de macht 0,75 hangt vermoedelijk samen met de grootte van de belangrijkste energievragende organen (hart, lever, nieren, hersenen, maagdarmkanaal) die bij kleinere dieren een relatief groot deel van het lichaam uitmaken. Jongere dieren lijken een wat hogere onderhoudsbehoefte te hebben, wellicht mede door meer lichaamsactiviteit. De energiebehoefte voor de overige processen hangt af van de omvang ervan. Er is een rangorde voor wat betreft de dekking van de energiebehoefte: eerst de foetus, dan het onderhoud en vervolgens de jeugdgroei en de melkproduktie, desnoods ten koste van de vetreserves. Deze reservedepots (buik- en onderhoudsvet) fungeren duidelijk als sluitpost. Bij de volwassen melkkoe wordt de energiebehoefte bepaald door het lichaamsgewicht (onderhoud), de melkproduktie en de eventuele drachtigheid. De energiebehoefte wordt ook uitgedrukt in VEM. Formules ter berekening van de energiebehoefte zijn gegeven door Benedictus (1977). Uit deze formules kan worden afgeleid dat de boven berekende energieopname van 14 800 VEM voldoende is om een koe van 550 kg per dag 22 kg melk te laten produceren met een vetgehalte van 4 % (meetmelk of fat corrected milk = FCM).

De gemiddelde Nederlandse melkkoe, waarvan de melkproduktie wordt geregistreerd door de Centrale Melkcontrole Dienst, produceert momenteel 5600 kg melk · $jaar^{-1}$. Deze produktie wordt verzorgd door een topproduktie van circa 28 kg in de 5e week van de lactatie gevolgd door een daling van de melkproduktie met gemiddeld 0,6 kg · $week^{-1}$. Een produktie van 22 kg · dag^{-1} wordt ongeveer bereikt in de 18e lactatieweek. In de eerste 6–8 weken van de lactatie produceert een koe meer melk dan op grond van energieopname mogelijk is door het mobiliseren van vetreserves, maar de volgende 10–12 weken kan de genoemde hoeveelheid melk niet uit gras worden geproduceerd. Dit zijn de maanden mei t/m juli voor de in februari t/m april afkalvende koeien (zo'n 30 % van de kalveren wordt dan geboren). In de praktijk wordt dit 'energietekort' opgevangen door het verstrekken van onder andere meer krachtvoer. Uit het bovenstaande blijkt dat de huidige melkproduktie per koe niet zou kunnen worden gerealiseerd met voorjaarskalvende koeien uit alleen maar graslandprodukten, omdat dan de energietoevoer voor de melkproduktie gedurende 10–12 weken te laag zou blijven.

Energievoorziening van de toekomstige weidende melkkoe

De ontwikkeling van de melkproduktie en het krachtvoergebruik van de gemiddelde Nederlandse koe is vermeld in tabel 23. De melkproduktie steeg in de laatste 10 jaren met zo'n 1000 kg per koe. Van de Nederlandse zwartbonte produceert nu ruim 30 % van de dieren meer dan 6000 kg melk en ruim 10 % meer dan 7000

kg. Verwacht wordt dat deze stijging van de melkproduktie per koe mede onder genetische invloed van de Amerikaanse Holstein-Friesian zich verder zal voortzetten. Of de energievoorziening van de weidende melkkoe daarbij in de toekomst een groter probleem wordt, hangt af van de mogelijkheid of de meestal grotere dieren met een hogere melkproduktie ook evenredig meer ruwvoeder kunnen opnemen.

Verband tussen melkproduktie en ruwvoederopname

Het effect van de door genetische aanleg bepaalde melkproduktie op de grasopname van weidende koeien is onderzocht bij laag- en hoogproduktieve groepen melkkoeien bij hetzelfde lactatiestadium ('t Hart, 1979). De gemiddelde grasopname van groepen melkkoeien nam duidelijk toe bij een hogere dagproduktie. Gemiddeld nam de opname uit gras met 443 VEM toe per kg extra geproduceerde melk. Dit getal kwam goed overeen met de theoretische behoefte van 450 VEM per kg meetmelk. De hoogste dagproduktie van 24 kg in lactatieweek 14 komt overeen met een jaarproduktie van ongeveer 5600 kg melk. Uit deze proef kunnen we concluderen dat bij jaarprodukties tussen 4000 en 6000 kg melk groepen weidende melkkoeien gras opnemen naar hun energiebehoefte. Het is natuurlijk de grote vraag of dit verband even sterk is bij hogere jaarprodukties van 7000–10 000 kg melk. Hierover is nog geen onderzoek bekend, maar voorbereidingen zijn getroffen om twee groepen koeien met nagestreefde dagprodukties in lactatieweek 14 van circa 24 kg (jaarproduktie 5600 kg) en 30 tot 35 kg (jaarproduktie 7500–9000 kg) te vergelijken.

In tabel 24 is aangegeven hoeveel gras hoogproduktieve koeien zouden moeten eten om dezelfde relatieve energievoorziening te verkrijgen als de huidige 5700-kg producerende koe. Stel dat de grasopname verloopt als geschetst in dit model, dan wordt de voeding van de weidende melkkoe niet moeilijker dan nu en zal het ruim beschikbaar stellen van jong, niet bevuild Engels raaigras gedurende dag en nacht noodzakelijk zijn, maar als de grasopname minder toeneemt dan nodig is om de energiebehoefte te dekken, dan wordt de voeding van de melkkoe in de toekomst moeilijker. De volgende mogelijkheden om dit probleem op te lossen worden hieronder behandeld:

Tabel 24. Melkproduktie (meetmelk) in lactatieweek 18 en benodigde grasopname bij energieopname naar behoefte.

Jaarproduktie (kg)	Meetmelk (kg · dag^{-1})	(grasopname (kg · dag^{-1})	
	OS	DS	
5700	22	13,3	14,6
7500	28	15,7	17,3
9000	33	17,7	19,5

- het verhogen van de energieopname uit gras
- het verlagen van de energiebehoefte tijdens het weideseizoen
- bijvoeren

Mogelijkheden voor hogere energieopname

Een hogere energieopname zou bereikt kunnen worden door een hogere energie-inhoud van het gras en/of door een verhoogde grasopname per koe. De energetische voederwaarde van het aangeboden Engels raaigras (hoogte 4,5 cm) was gemiddeld over het seizoen 1070 VEM per kg OS bij een gemiddelde verteerbaarheid van de organische stof van 78 %. Er lijken weinig mogelijkheden voorhanden om de verteerbaarheid van dit jonge, goed bemeste Engels raaigras nog meer te verbeteren. Afhankelijk van de mate van selectie door de dieren ligt de voederwaarde van opgenomen gras 3 tot 6 % hoger dan van het aangeboden gras, dus op 1100–1130 VEM per kg droge stof. Een nog sterker effect zou bereikt kunnen worden met 'toppenvreters', waarbij een selectie-effect van 6 % mag worden verwacht. De energetische voederwaarde van dit opgenomen, goed verteerbare Engels raaigras komt dan zeer dicht bij de voederwaarde van ons standaard rundveekrachtvoer te liggen (1160 VEM per kg OS).

De grasopname per dier kan nog worden verhoogd door een verhoging van het grasaanbod per dier per dag; per kg aanbod nam de grasopname met 0,15–0,30 kg droge stof toe (Meijs, 1981). De negatieve effecten van een hoger aanbod per dier op de grasopname per oppervlakte kunnen worden gecompenseerd door de betere hergroei van de hogere weideresten (tabel 25). Uit de gecombineerde resultaten van de beweiding- en hergroeiperiode (met voeren op stal van het gras dat in de hergroeiperiode is gegroeid) kan worden afgeleid dat zowel de grasopname per dier per dag als de grasopname per oppervlakte positief wordt beïnvloed door een hoger aanbod per dier per dag. Het lijkt erop dat deze resultaten niet kunnen worden geëxtrapoleerd naar percelen met herhaalde beweiding tijdens het seizoen. Een uitgebreider onderzoek is nodig.

Een andere toepassing van een hoger grasaanbod per dier per dag is het na elkaar weiden van 'toppen'- en 'stoppel'vreters. Hierbij wordt naast een hoge opname per dier van gras met een hoge voederwaarde bij de toppenvreters ook een hoge grasbenutting bereikt door de weideresten van de toppenvreters te laten afweiden door de stoppelvreters. Eén van de systemen die met succes werden toegepast door Boxem (1980) is het weiden van droogstaande melkkoeien en pinken achter produktieve

Tabel 25. Het effect van het grasaanbod per dier tijdens de hergroeiperiode in de voorzomer.

Rustperiode (dagen)	19	19
Grasaanbod per dier (kg · ha^{-1})	15	30
Netto hergroei (kg · ha^{-1})	1500	2400
Grasopbrengst na hergroei (kg · ha^{-1})	2000	3900
Idem + grasopname per oppervlakte bij beweiding	4200	5200

melkkoeien aan. Op grote bedrijven zou men zodoende produktiegroepen (voorjaars/herfstkalveren) kunnen vormen. Het is gewenst dat het onderzoek met toppen- en stoppelvreters wordt voortgezet met gebruikmaking van voorjaarskalvende, hoogproduktieve koeien.

Spreiding van de energiebehoefte

De voeding van de melkkoe zou aanzienlijk eenvoudiger worden als het beeld van de lactatielijn zou verschuiven van een hoge topproduktie met een steile daling erna naar een lagere topproduktie met een matige daling tijdens de lactatie. In het extreme geval van een vlakke curve zou een jaarproduktie van 7500 kg al bereikt worden bij een voeding toereikend voor een dagelijkse melkproduktie van 25 kg. Het huidige selectiebeleid is echter nog niet gericht op het fokken van in dit opzicht 'persistente' koeien.

Verschuiving van het afkalfpatroon kan ook meehelpen om de voeding van de weidende melkkoe te vergemakkelijken. Bijna de helft van de koeien kalft af in het vroege voorjaar (De Boer, 1977). Er is de laatste jaren een tendens tot daling van geboorten in het vroege voorjaar ten gunste van augustus/september. Opmerkelijk is het geringe aantal kalvergeboorten in oktober/november, ondanks de dan hoge prijzen voor melk en vee. Op grond van verwachte gunstige effecten voor de produktieketen in zijn geheel (melkproduktie, vleesproduktie, verwerkende industrieën)

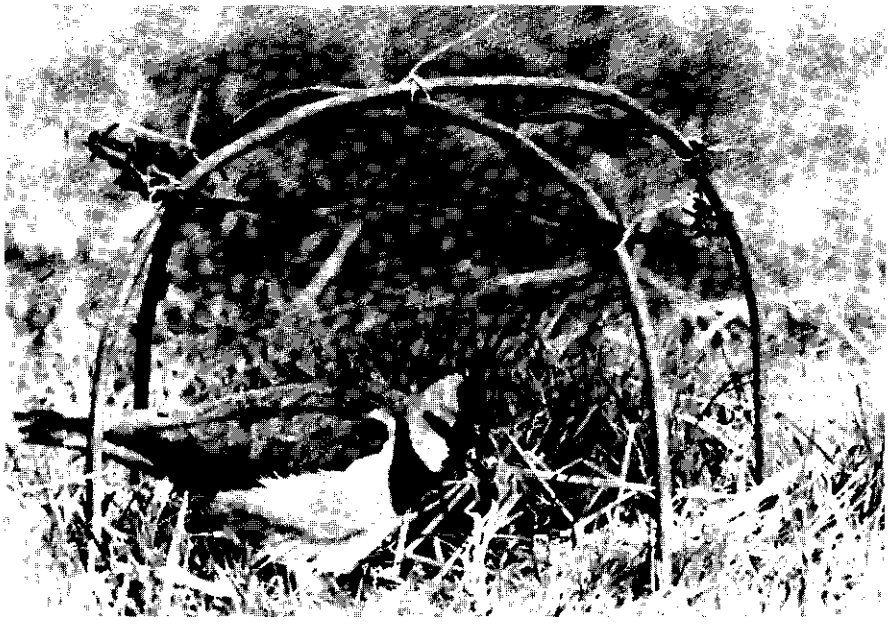


Foto 33. In het intensief beheerde cultuurgrasland worden soms maatregelen genomen ter bescherming van natuurwaarden; hier in de vorm van een nestbeschermer rond een kievitsnest.

zoals geschetst door De Boer (1977), lijkt een toename van het afkalven in de herfst aantrekkelijk. Bij een ruwvoederopname van 7 à 8 kg droge stof bleek het mogelijk om op stal dagprodukties boven 30 kg meetmelk te realiseren bij een hoge krachtvoeropname met een aangepaste samenstelling, namelijk energierijk (Rijpkema & De Visser, 1982) of met veel moeilijker aantastbare koolhydraten (De Visser, 1980).

Bijvoedering in de toekomst

Het effect van krachtvoer op de grasopname door weidend melkvee (tabel 26) hing duidelijk af van het grasaanbod; hoe hoger het grasaanbod hoe hoger de verdringing van gras door krachtvoer. Uit deze gegevens kan voorlopig worden geconcludeerd dat bij een grasaanbod, dat in de praktijk beneden 20 kg OS · dier^{-1} · dag^{-1} zal zijn, de verdringing van gras door krachtvoer gering is: in de orde van 0,2 tot 0,3 gras per kg krachtvoer.

In de meeste produktieproeven is krachtvoer bijgevoerd aan melkkoeien bij een gemiddeld of hoog grasaanbod: in deze proeven was de respons dan ook klein (0,2–0,3 kg melk per kg krachtvoer). Op grond van de bovengenoemde opnameproeven mag een hogere respons worden verwacht bij een laag grasaanbod. Immers de verdringing van gras door krachtvoer is dan gering. Om dit te toetsen werd een produktieproef uitgevoerd waarbij gedurende 15 weken 1 of 5 kg krachtvoer werd verstrekt aan 2 groepen van 10 voorjaarskalvende koeien bij een extreem laag

Tabel 26. Effect van krachtvoerbijvoedering op de grasopname (voorspelling uit regressie-analyse van gegevens 1981 en 1982, IVVO).

Grasaanbod per dier (kg OS · dag^{-1})	15	25
Krachtvoeropname per dier (kg OS · dag^{-1})		
0,8	10,9	14,8
2,4	10,7	14,0
4,0	10,5	13,2
5,6	10,4	12,4
Verdringing	0,11	0,50

Tabel 27. Effect van krachtvoerbijvoedering op de dierlijke produktie bij een laag grasaanbod met laagproduktieve en hoogproduktieve koeien. (Uit IVVO, 1982.)

	Laagproduktief (22 kg · dag^{-1})		Hoogproduktief (30 kg · dag^{-1})	
Krachtvoeropname (kg · dag^{-1})	1	5	1	5
Melk (kg · dag^{-1})	16,6	16,6	21,2	25,1
Vet (%)	4,2	3,9	4,1	3,7
Meetmelk (kg · dag^{-1})	17,2	16,2	21,4	23,9
Groei (g · dag^{-1})	+17	+487	-64	+104
Aantal dieren	5	5	5	5

grasaanbod van 15 kg OS · $dier^{-1}$ · dag^{-1} boven 4,5 cm stoppel. De voorlopige resultaten zijn vermeld in tabel 27, waarbij de koeien in 2 groepen van 5 werden opgesplitst naar het produktieniveau in de voorperiode van de proef.

De melkrespons bleek afhankelijk te zijn van dit produktieniveau. Bij de laagproduktieve koeien was de meetmelkrespons negatief en de groeirespons positief. De hoogproduktieve koeien vertoonden een positief meetmelkrespons bij meer krachtvoer. Het is nog niet duidelijk waardoor de verschillen in respons werden veroorzaakt.

Bij stalproeven is het belang van de samenstelling van het krachtvoer op pensfermentatie en melkproduktie duidelijk aangetoond door De Visser (1980). Een laag gehalte aan gemakkelijk aantastbare zetmeel en suikers bleek bij de huidige mengvoeders erg belangrijk. Onderzoek naar het effect van de krachtvoersamenstelling bij weidegang is nog niet uitgevoerd.

Bij beperking van het aantal uren beweiding per dag zal de grasopname minder worden en de voeding van de koe moeilijker. Harmsen en Willemsen (1971) vonden bij 's nachts opstallen, dat laagproduktieve koeien (dagproduktie tussen 15 en 19 kg melk) door bijvoedering met 1,5 kg droge stof aan krachtvoer evenveel melk gaven als niet bijgevoerde koeien bij dag en nacht beweiden. Vergelijkende proeven over de grasopname bij beperkt respectievelijk onbeperkt weidende melkkoeien zijn echter niet bekend; onderzoek hiernaar met hoogproduktieve dieren is gewenst. De verdringing van gras door krachtvoer of snijmaïssilage op stal (Hijink, persoonlijke mededeling) nam af bij het beperkt verstrekken van gras (onder andere bij 's nachts opstallen). De energievoorziening van de melkkoe wordt dan echter amper beter omdat de grasopname evenredig met de beperking van de tijdsduur van grasverstrekking verminderde.

Diversiteit in de vegetatie door begrazing

J.P. Bakker

Inleiding

Dit hoofdstuk is gewijd aan fundamentele aspecten van de relatie tussen botanische diversiteit en begrazing. Het is bekend dat stopzetten van op produktie gericht graslandbeheer leidt tot verruiging en achteruitgang van de botanische diversiteit. Marginale landbouwgronden die tot voor kort bemest werden en daardoor een geringe diversiteit hebben gekregen, komen vaak in handen van natuurbeschermingsorganisaties. Uitgaande van zo'n verruigde of bemeste situatie kunnen maaien en begrazen diversiteit verhogen, maar het blijkt dat begrazen leidt tot een grotere

Foto 34. Oud cultuurgrasland van het Westerholt (april 1982) met in het begraasde deel een duidelijk micro-patroon dat in het gemaaide deel, links van het raster, niet is ontstaan.

diversiteit dan maaien, omdat extra variatie teweeg wordt gebracht via beïnvloedingsgradiënten.

Omdat begrazen en maaien overeenkomsten en verschillen vertonen met betrekking tot hun invloed op de diversiteit worden hier beide maatregelen vergeleken aan de hand van onderzoek vanuit de Vakgroep Plantenoecologie van de Rijksuniversiteit Groningen en van derden. Als voorbeeld van een verruigd terrein is de Oosterkwelder op Schiermonnikoog genomen. Een deel van deze kwelder is van 1958 tot 1972 aan zijn lot overgelaten met als gevolg een soortenarme vegetatie met flinke strooiselophoping. Begrazing startte opnieuw in 1972 (1,7 koeien · ha^{-1} gedurende vijf zomermaanden); een deel wordt gehooid in augustus. Een regelmatig aangehaald voorbeeld van marginale landbouwgrond is het Westerholt (Stroomdallandschap Drentsche A). Het is in de jaren veertig en vijftig ontgonnen uit heide en was tot 1970 bemest, produktief grasland. Het grootste deel van dit terrein wordt 's zomers begraasd door 30 ('s winters door 25) Schoonebeeker schapen (gemiddeld 2 schapen · ha^{-1}). Een klein deel van het terrein wordt in juli gehooid.

Over diversiteit

Het streven naar een grote diversiteit (het scheppen van levensvoorwaarden voor grote aantallen verschillende organismen) is in het algemeen een van de doelstellingen van het natuurbehoud in Nederland. Aantallen soorten en plantengemeenschappen van een gebied vormen de parameters waarmee over het algemeen de diversiteit wordt gekarakteriseerd. De combinatie van soorts- en gemeenschapsdiversiteit kan ertoe leiden dat voor op zichzelf soortenarme vegetatietypen in landschappelijke samenhang met soortenrijke typen toch hoge totale diversiteitswaarden kunnen worden gevonden. In het kader van het natuurbehoud betekent dit, dat het niet altijd zinvol is te streven naar zoveel mogelijk soorten per oppervlakte-eenheid. De zeldzaamheid van de verschillende vegetatietypen weegt dan eveneens mee.

Vegetatiestructuur en beheer

De laatste jaren wordt nadruk gelegd op de relatie tussen diversiteit en structuur van de vegetatie: hoogte, dichtheid, aandeel van strooisel in de vegetatie etc.

Om zich te kunnen vestigen in een 'gesloten' grasland, heeft een soort een open plaats nodig ('gap'). Een van de verklaringen voor een hoge soortsdiversiteit is volgens Grubb (1977) de zeer grote variatie in 'gaps'. Grime (1979) relateert diversiteit aan bovengrondse biomassa inclusief strooisel. Grote breedbladige soorten kunnen de groei van kleinere soorten door hun blad of strooisel hinderen, wat een lage soortsdiversiteit tot gevolg heeft. Dit verschijnsel kan ook optreden in sterk bemeste situaties, waarin een enkele snel groeiende soort langzamer groeiende soorten wegconcurreert (zie de bijdrage van Joenje).

Huston (1979) vat het bovenstaande als volgt samen. Zowel bij een erg lage groeisnelheid van afzonderlijke soorten (bij voorbeeld als gevolg van zeer voedselarme milieuomstandigheden) als bij een erg hoge groeisnelheid (bij voorbeeld bij

sterke bemesting) is de soortsdiversiteit laag. Daarnaast is de soortsdiversiteit afhankelijk van de frequentie waarmee de bovengrondse biomassa wordt verwijderd (bij voorbeeld door grazen of maaien). Als dit te vaak gebeurt gaat een soort die snel regenereert overheersen en als het te weinig gebeurt ontstaat het door Grime beschreven effect. Bovendien moet een maairegime consequent worden uitgevoerd, dat wil zeggen tijdstip en frequentie moeten vastliggen. Ook een begrazingspatroon moet niet steeds wisselen, met andere woorden kort afgegraasde terreingedeelten moeten steeds kort worden gehouden en ruigere terreingedeelten moeten ruig blijven.

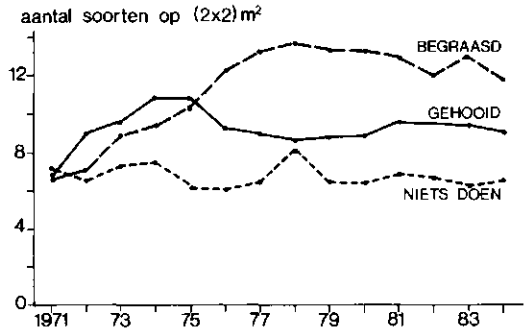
Begrazen tegenover maaien

Wanneer het doel van natuurbeheer is het verhogen of in stand houden van een grote botanische diversiteit, kan gezien het voorgaande worden geconcludeerd dat maaien en begrazen in onbemeste situaties goede natuurtechnische beheersmaatregelen zijn. Deze maatregelen gaan immers successie tegen en voorkomen de ophoping van strooisel. Branden kan overigens hetzelfde effect hebben.

Diversiteit en strooiselophoping

De relatie tussen diversiteit en strooiselophoping zal aan de hand van een aantal voorbeelden worden vergeleken voor begrazen en maaien.

Willems (1983) vergeleek niets doen, maaien en begrazen met enkele schapen · ha^{-1} gedurende het grootste deel van het jaar, op een zwaar bemest kalkgrasland *(Arrhenatherion elatioris)* in Zuid-Limburg. De bemesting werd gestaakt bij het begin van de proef. Na tien jaar was in permanente kwadraten (1,5 × 1,5 m^2) bij niets doen het aantal soorten gedaald van 37 tot 33 en bestond in de zomer de bovengrondse biomassa voor 30-60% uit strooisel. Bij maaien en begrazen was de vegetatie veranderd in een laagproduktief kalkgrasland *(Mesobromion erecti)*, waarbij het soortental steeg van 28 tot 40 bij maaien en van 31 tot 42 bij grazen. Onder het graasregime verschenen meer kenmerkende kalkgraslandsoorten dan bij maaien.



Figuur 40. Veranderingen in het aantal plantesoorten per oppervlakte-eenheid bij verschillende beheersmaatregelen in enkele vegetatietypen van de middelhoge kwelder op de Oosterkwelder van Schiermonnikoog.

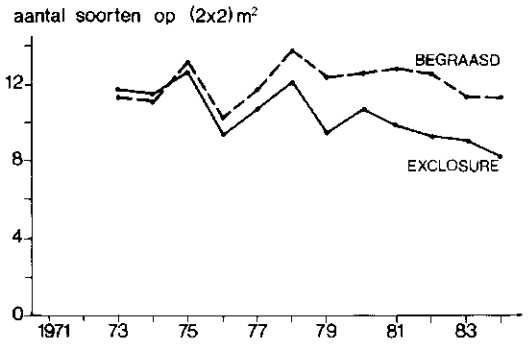
Onder het graasregime verschenen meer kenmerkende kalkgraslandsoorten dan bij maaien.

Wanneer een gedurende dertien jaar onbegraasde, soortenarme kwelder (Schiermonnikoog) met een flink strooiselpakket, gemaaid of begraasd wordt (1,7 koeien · ha^{-1} gedurende vijf maanden), treden na tien jaar verschillen op in soortsdiversiteit (figuur 40). Bij maaien nam het aantal soorten snel toe, omdat in het eerste jaar het strooisel werd afgevoerd. Het vee had daarentegen enige tijd nodig om het strooisel via vertrapping tot omzetting te laten komen, maar toen dat eenmaal was gebeurd, werd het soortental hoger dan bij maaien, onder andere dank zij het plaatselijk kaaltrappen van de bodem en het daarmee creëren van nieuwe gaps. Bij maaien nam het aantal soorten zelfs weer wat af, nadat een dichte mat van roodzwenkgras *(Festuca rubra)* was gevormd. Het uit begrazing nemen van de bovengenoemde kwelder leidde pas na een aantal jaren tot enige afname in soortsdiversiteit (figuur 41). Ook in dit geval bleven heel lang enkele spruiten van overblijvende soorten aanwezig, waardoor de soortsdiversiteit niet afneemt. In dergelijke gevallen is equitabiliteit (de verdeling over het aantal individuen over de vookomende soorten) een betere maat voor diversiteit, omdat daarbij wel rekening wordt gehouden met de verhouding tussen het aantal individuen, of de verdeling van de biomassa over het aantal soorten.

In zijn algemeenheid kan worden geconcludeerd dat niets doen leidt tot strooiselophoping en daarmee gepaard gaande afname van soortsdiversiteit. Dit proces kan zowel worden omgekeerd door begrazen als door maaien, in overeenstemming met hetgeen Grime (1979) en Huston (1979) voorspellen. Begrazen lijkt te kunnen leiden tot een iets grotere soortsdiversiteit onder meer als gevolg van lokaal kaaltrappen van de bodem, hetgeen bij maaien achterwege blijft.

Diversiteit en voedselrijkdom van de bodem

Uit opvattingen van Grime (1979) en Huston (1979) kan worden afgeleid dat de soortsdiversiteit toeneemt wanneer de voedselrijkdom van de bodem daalt. Als



Figuur 41. Veranderingen in het aantal plantesoorten per oppervlakte-eenheid na het stoppen van beweiding in enkele vegetatietypen van de middelhoge kwelder op de Oosterkwelder van Schiermonnikoog.

Tabel 28. Hoeveelheid mineralen, verwijderd van april–augustus 1975, bij maaien en begrazen, zoals gemeten op het Westerholt (zie tekst). Bij grazen is alleen de terugkeer van mineralen via de mest bepaald.

	Verwijderd gewas (drooggewicht $g \cdot m^{-1}$)	Mineralen *in* gewas (drooggewicht $mg \cdot g^{-1}$)		Verwijderde mineralen ($g \cdot m^{-2}$)	
		P_{tot}	N_{tot}	P_{tot}	N_{tot}
Maaien	400	5	10	1,8	3,5
Grazen	150	8	22	0,6 (1,2–0,6)	2,2 (3,3–1,1)

bemesting achterwege blijft en de vegetatie begraasd of gemaaid wordt is er meestal sprake van een verschralend beheer. In hoeverre verschillen begrazen en maaien ten aanzien van verschraling? Als voorbeeld wordt het in de inleiding genoemde ontginningsgrasland van het Westerholt behandeld en vergeleken met een aantal andere situaties. Uitgaande van een uniforme vegetatie, bleek tussen 1972 en 1977 de gemeenschapsdiversiteit op het Westerholt toe te nemen.

De gegevens in tabel 28 duiden erop dat bij maaien meer nutriënten aan het systeem werden onttrokken dan bij begrazen. De verschillen waren in werkelijkheid nog groter, omdat de via de urine terugkerende nutriënten niet zijn bepaald. Hoewel duidelijk uiteenlopende hoeveelheden nutriënten verdwenen uit het systeem, reflecteren bodemchemische analyses deze verschillen maar zeer ten dele. De met neerslag naar beneden komende nutriënten spelen ook nog een rol, omdat per jaar enkele grammen N per m^2 naar beneden komen. Dat wil zeggen de input ligt in dezelfde orde van grootte als de afvoer via maaien. Wind (1980) vond, uitgaande van ingezaaid cultuurgrasland in Gelderland, na tien jaar alleen voor kalium de verwachte sterkere afname bij maaien in vergelijking met begrazen. Het voor planten beschikbare fosfaat was bij begrazen duidelijk toegenomen. Hierbij speelt een versnelde afbraak van organisch materiaal via mest en urine ongetwijfeld een rol.

Floate et al. (in Harrison, 1978) constateerden, dat bij begrazing van een borstelgras-vegetatie *(Nardus stricta)* op een podzolbodem met dikke strooisellaag in Groot-Brittannië, de beschikbaarheid van fosfaat vertienvoudigd werd. Hoewel bij maaien in vergelijking met begrazen meer nutriënten worden afgevoerd, zoals verwacht mocht worden, weerspiegelen bodemchemische analyses, met uitzondering van kalium, deze gegevens niet. Gezien de veranderingen in de vegetatiesamenstelling, waarbij soorten verschijnen die een lagere bodemvruchtbaarheid indiceren (Wind, 1980), lijkt echter wel een afname in beschikbaarheid van nutriënten op te treden. In de volgende paragraaf wordt nader op deze discrepantie ingegaan.

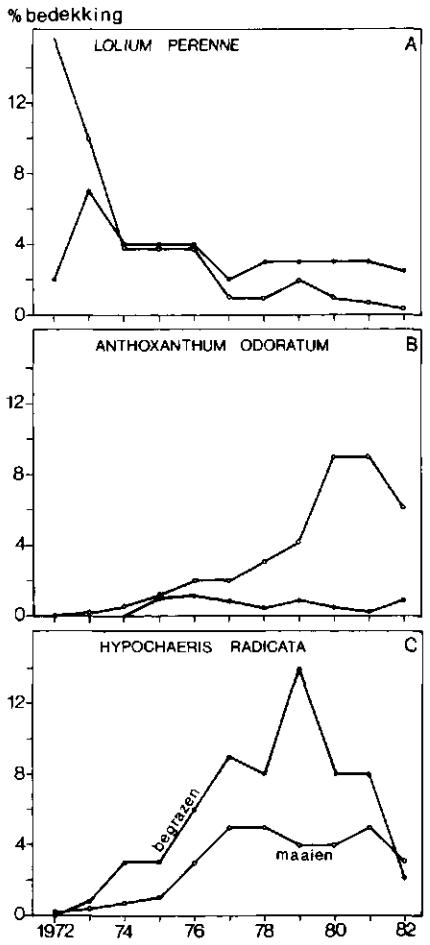
Voedselrijkdom van de bodem of structuur van de vegetatie?

Vermoedelijk zijn de gebruikte bemonsteringstechnieken voor analyse van stikstof en fosfor als gehanteerd in vorige paragraaf, te grof om bodemchemische verschillen op te sporen. Een andere mogelijkheid is dat de voorraad van totaal in de bodem aanwezige hoeveelheden van deze nutriënten zo groot is, dat afname door grazen of maaien is te verwaarlozen. Perkins et al. (1978) berekenden de verdeling van macro-nutriënten in de compartimenten bodem (0–30 cm), strooisel en vegetatie. Men stelde vast dat ruim 98 % van de aanwezige N zich in de bodem bevond, terwijl dat voor P en K bijna 100 % was. Uit de daling in gewasopbrengsten is op indirecte wijze af te leiden dat toch van een afname in beschikbare nutriënten sprake moet zijn. De gewasopbrengsten blijken, na stopzetten van bemesting, bij maaien sterker te dalen dan bij begrazing, zoals verwacht mocht worden op basis van de afgevoerde mineralen (tabel 28).

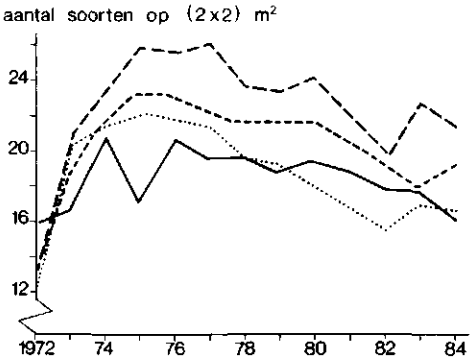
Een hulpmiddel om na te gaan of de beschikbaarheid van nutriënten daalt na het beëindigen van bemesting, is het hanteren van de indicatiewaarden van afzonderlijke soorten. Over het algemeen worden hierbij de stikstofklassen van Klapp (1965) en van Ellenberg (1974) en het P-getal van Kruijne et al. (1967) gebruikt. Engels raaigras *(Lolium perenne)* indiceert een hoge mate van bodemvruchtbaarheid. De bedekking met deze soort daalt op het ontginningsgrasland van het Westerholt na het achterwege laten van bemesting, maar de soort handhaaft zich bij begrazen op een hoger niveau dan bij maaien (figuur 42A). In overeenstemming is de veel sterkere toename in bedekking met reukgras *(Anthoxanthum odoratum)*, een soort die een geringere mate van bodemvruchtbaarheid indiceert, bij maaien in vergelijking tot begrazen (figuur 42B). Samenvattend lijkt het duidelijk dat bij maaien de beschikbaarheid van nutriënten sneller daalt dan bij begrazen.

Schijnbaar strijdig met het voorafgaande is, dat de bedekking met biggekruid *(Hypochaeris radicata)*, een nog geringere mate van voedselrijkdom indicerend dan reukgras, bij begrazen uiteindeljk hoger is dan bij maaien (figuur 42C). Bovendien stijgt de bedekking van biggekruid bij begrazing eerder dan bij maaien, terwijl bij beide maatregelen het tegen de bodem aangedrukte rozet niet wordt beschadigd. Bij beide beheersmaatregelen kan biggekruid zaad produceren, omdat het maaitijdstip na de bloei valt en de bloeiwijzen maar gedeeltelijk gegeten worden. Bij begrazen wordt de vegetatie vanaf het begin van het experiment kort en open gehouden, hetgeen handhaving en uitbreiding van laag groeiende soorten inhoudt. Bij maaien duurt het een aantal jaren voor de bovengrondse biomassa zodanig is afgenomen, dat een voldoende open zode ontstaat voor uitbreiding van biggekruid. De hoeveelheid (en wellicht de kwaliteit van) op de bodem vallend licht lijkt hierbij een rol te spelen, zoals Molgaard (1977) voor de paardebloem *(Taraxacum officinale)* aangeeft. Een korte, open vegetatie, naast het opentrappen van de zode, verklaart daarom waarschijnlijk de snellere toename van de soortsdiversiteit bij begrazen in vergelijking met maaien (figuur 43).

Op korte termijn lijkt tijdens het proces van het teruglopen van de hoeveelheid beschikbare nutriënten, het kort en open houden van de vegetatie belangrijker om relatief langzaam groeiende soorten een kans te geven, dan het afvoeren van mineralen zelf. Dit laatste zal op wat langere termijn uiteraard wel een rol spelen.



Figuur 42. Verloop van de bedekking onder toepassing van de beheersmaatregelen begrazen en maaien op het oude cultuurgrasland van het Westerholt (zie tekst) voor (A) *Lolium perenne*, (B) *Anthoxanthum odoratum* en (C) *Hypochaeris radicata*, gemeten in permanente kwadraten van 2×2 m^2.



Figuur 43. Verloop van de soortsdiversiteit op het Westerholt (zie tekst) bij maaien (——) en begrazen, gemeten in permanente kwadraten van 2×2 m^2. Bedekking door dood materiaal (positief gecorreleerd met de dikte van het strooiselpakket): ---- 0–35 %, ----- 35–70 %, ... 70–100 %.

Uit het bovenstaande concluderen we dat de soortsdiversiteit toeneemt onder een verschralend beheer, zowel bij begrazen als bij maaien. De soortensamenstelling zal op de lange duur uiteen gaan lopen. Bij extensieve begrazing mag verwacht worden dat de vegetatie niet overal even sterk wordt afgegraasd, waardoor de diversiteit in vegetatietypen kan toenemen vergeleken met die bij maaien. In een volgende paragraaf zal het belang van het bepalen van de lokale begrazingsintensiteit worden besproken.

Begrazingsintensiteit

Diversiteit en begrazingsintensiteit

Wanneer in een door konijnen begraasd kalkgrasland een exclosure wordt geplaatst, kan in het ene geval het aantal soorten afnemen (Watt, 1960), zoals op grond van het voorgaande verwacht mag worden en kan in een ander geval het aantal soorten toenemen (Watt, 1962). Deze schijnbare tegenstrijdigheid wordt vermoedelijk veroorzaakt, doordat in het tweede geval de begrazingsintensiteit erg hoog was, zodat soorten met een relatief gering regeneratievermogen niet voorkomen (Huston, 1979). Watt geeft echter geen begrazingsintensiteit aan.

De vraag rijst of er een optimale begrazingsintensiteit bestaat in relatie tot diversiteit. Afgaande op de resultaten van Zeevalking & Fresco (1977) moet het antwoord bevestigend zijn. Zij vonden voor duingraslanden, bij een moment-opname, dat een matige begrazingsintensiteit door konijnen met samenging een hogere soortenrijkdom dan een relatief lage of hoge intensiteit. Om dit vast te kunnen stellen was het noodzakelijk de begrazingsintensiteit te kwantificeren. Over de wijze waarop dit het beste kan, is de discussie volop gaande. Er bestaan directe methoden waarbij wordt nagegaan hoeveel gewas op een bepaalde plaats wordt geconsumeerd. Daarnaast worden indirecte methoden gehanteerd die nu eerst besproken worden.

Begrazingsintensiteit: terreingebruik

In het bovenstaande voorbeeld van Zeevalking & Fresco (1977) werd de begrazingsintensiteit bepaald met een graasindex, die aangaf in welke mate de aanwezige plantesoorten waren aangevreten tijdens het zomerseizoen.

De hoeveelheid kan binnen een bepaald vegetatietype eveneens een indicatie geven van de begrazingsintensiteit. Job & Taylor (1978) constateerden in Wales in door schapen begraasde heuvels, dat op plaatsen waar vrijwel de hele produktie werd opgegeten en weinig strooisel ontstond, de diversiteit groter was dan op plaatsen waar een groot deel van de produktie strooisel werd. Uitgaande van een homogene vegetatie op het eerder genoemde oude cultuurgrasland van het Westerholt, ontstond de grootste soortsdiversiteit bij de hoogste begrazingsintensiteit, gemeten aan de hoeveelheid strooisel (weinig strooisel), en de laagste soortsdiversiteit bij de laagste begrazingsintensiteit (veel strooisel) (figuur 43).

Rechtstreekse waarnemingen aan gedrag en plaats is een veel toegepaste methode om de intensiteit van begrazing vast te stellen, maar deze is zeer arbeidsintensief. Een geheel andere weg om de begrazingsintensiteit vast te stellen ligt in het periodiek

kwantificeren van de geproduceerde mest. Deze techniek wordt toegepast voor allerlei soorten grazers. Een nieuw probleem is dat dan niet meer te achterhalen is welke activiteiten de dieren op bepaalde plaatsen hebben verricht, bij voorbeeld grazen of rusten. Hoe noodzakelijk het onderscheid tussen verschillende activiteiten is, wordt aangegeven door Oosterveld (1976). Ponys graasden vooral in een hoek van het onderzoeksterrein, terwijl ze veel mestten in een ander deel van het terrein.

Dit alles betekent dat mest als maatstaf kan dienen voor de presentie van dieren en alleen een indicatie geeft van het terreinbezoek.

Begrazingsrendement

Begrazingsintensiteit dient te worden gekwantificeerd als de hoeveelheid verdwenen gewas gerelateerd aan de gewasgroei in een bepaalde periode (Hodgson, 1979). De hoeveelheid verdwenen gewas is de som van gewas dat echt opgegeten wordt en de hoeveelheid die tijdens het eten wordt vertrapt of onder mest is verdwenen. Bij de gehanteerde meettechnieken in het veld is niet rechtstreeks te bepalen hoeveel gewas wordt gegeten. Bij een dichtheid van 3 schapen · ha^{-1} treden op het ontginningsgrasland van het Westerholt heel duidelijke verschillen op in begrazingsintensiteit: 0,89 in de herfstleeuwetand-vegetatie *(Leontodon autumnalis)*, 0,30 in de gestreepte witbol-vegetatie *(Holcus lanatus)* en 0,09 in de gewoon struisgras-vegetatie *(Agrostis capillaris)*.

Het bepalen van de groei en het verdwijnen van gewas is erg arbeidsintensief, omdat exclosures verplaatst en vegetaties geknipt moeten worden. Daardoor kan ook nooit op een zelfde punt worden gemeten, hetgeen methodische problemen met zich meebrengt (De Leeuw & Bakker, 1986).

Aan het slot van deze paragraaf kunnen we constateren dat, evenals de samenstelling van de vegetatie wordt beïnvloed door het tijdstip en de frequentie van maaien, de intensiteit van begrazen van groot belang is voor de samenstelling van de vegetatie. Welke veedichtheid tot de grootste diversiteit leidt is niet kortweg aan te geven, omdat de begrazingsintensiteit voor verschillende vegetatietypen binnen een reservaat nogal uiteen kan lopen en ook per diersoort zal verschillen (zie bijdrage van Van Wieren). Op het Westerholt leidde dit bij voorbeeld tot een klein oppervlak (13 %) met een korte zode (15 cm), een groter oppervlak (18 %) met ruigte (36 cm) en een groot oppervlak (63 %) met een intermediaire vegetatiehoogte (De Leeuw & Bakker, 1986). Oosterveld (1979b) geeft als algemene regel voor begrazing op grote terreinen, dat slechts een zeer klein oppervlak sterk wordt beïnvloed, terwijl grote delen van het terrein nauwelijks worden beïnvloed.

Dit leidt tot de conclusie dat idealiter de veedichtheid wordt vastgesteld aan de hand van de gewasgroei van de vegetatietypen in een reservaat, de energiebehoefte van de in te zetten soort grazer, de vertrappingsverliezen en de door de beheerder gewenste verhouding tussen korte grasmat, ruigte, struweel en eventueel bos.

Constantie van begrazing

Voorwaarde voor een grote diversiteit is dat de eerder genoemde beïnvloedingspatronen constant zijn. Op een week organisch substraat met een wat hardere

ondergrond (bij voorbeeld een kalkbodem) kunnen koeien micro-reliëf tot stand brengen, zoals in kalkmoerassen in Zuid-Zweden. Het patroon van bulten en laagten wordt hier door de koeien in stand gehouden. Van 117 waargenomen stappen werden 106 in de laagte, 6 op de bult en 5 intermediair geplaatst (Regnell, 1980). In de laagte komt een betrekkelijk gering aantal soorten voor met slechts een enkele kenmerkende soort. De bulten daarentegen zijn zeer soortenrijk en bevatten vele alleen daar voorkomende soorten, waaronder zeer zeldzame.

De aanwezigheid van een nachtverblijf kan een vast punt zijn van waaruit een betredings- en/of bemestingsgradiënt ontstaat. Rosen (1973) beschreef een transect van 400 m in de 'alvar' (steppe-achtig kalkgrasland) op Vland. Dichtbij de stal kwamen enkele ruderale soorten voor, na 70 m verschenen mossen, na 120 m korstmossen. De soortsdiversiteit bereikte een optimum bij 100 m.

Uit het bovenstaande kan worden afgeleid dat beïnvloedingspatronen op heel uiteenlopende schaal, van honderden meters tot enkele decimeters kunnen worden aangetroffen. Gezien de ermee samenhangende verschillen in vegetatiesamenstelling moet de conclusie zijn dat deze beïnvloedingspatronen een duurzaam karakter hebben. In de volgende paragrafen gaan we nader in op patronen in de vegetatie en de interactie met begrazingspatronen.

Macro-patronen in de vegetatie

Uiteenlopende consumptie binnen een begraasd terrein werd door verschillende auteurs geconstateerd. Job & Taylor (1978) vonden grote verschillen van zo'n 80 % tot 10 % voor begrazing door schapen in respectievelijk tot grasland ontgonnen heide en een pijpestrootje-vegetatie *(Molinia caerulea)* in Wales. Charles et al. (1977) vonden dat herten veel meer aten op grasland dan op heide in Schotland.

De boven gegeven voorbeelden zijn, gezien de enorme verschillen in de vegetatie, niet zo verbazingwekkend. Interessanter zijn de patronen afkomstig van relatief homogene uitgangssituaties. Op een deel van de kwelder van Schiermonnikoog kwam voor het opnieuw in begrazing nemen een hoog opgaande vegetatie met veel strooisel voor, vooral bestaande uit onder andere strandkweek *(Elymus pycnanthus)*, roodzwenkgras *(Festuca rubra)* en zeerus *(Juncus maritimus)*. Na een vijftal jaren waren strandkweek en roodzwenkgras kort afgevreten en waren de zeerusklonen als het ware uitgeprepareerd door de koeien (foto 35), met als gevolg een relatief grofkorrelig vegetatiepatroon met elementen in de grootte-orde van enkele tientallen meters. Op de zeerus-vegetatie na worden alle vegetatietypen op deze kwelder gemillimeterd als op een golfterrein. De veedichtheid is hier zo hoog dat alleen selectie optreedt op de aanwezigheid van vers geproduceerd gewas en niet op de kwaliteit ervan. Dat blijkt uit de gemeten verschillen in ruw-eiwitgehalte en verteerbaarheid van ruwe celstof.

Een ander geval is een uitgangssituatie met een relatief homogeen oud cultuurgrasland op het Westerholt (Bakker et al., 1983). In de natste terreingedeelten met pitrus *(Juncus effusus)* kwamen de schapen weinig met als gevolg een sterke toename van pitrus, strooiselophoping en een afname in soortental, terwijl bij maaien het aantal soorten gelijk bleef. De drogere terreingedeelten met veel gestreepte witbol

A

B

Foto 35. Voor het in begrazing nemen (1971, A) van een deel van de Oosterkwelder op Schiermonnikoog wordt het vegetatiebeeld door strandkweek *(Elytrigia pungens)* bepaald. Na vijf jaar begrazing (1976, B) zijn de zeerus-pollen *(Juncus maritimus)* en het micro-reliëf als het ware uitgeprepareerd en bestaat de grasmat voornamelijk uit roodzwenkgras *(Festuca rubra)*.

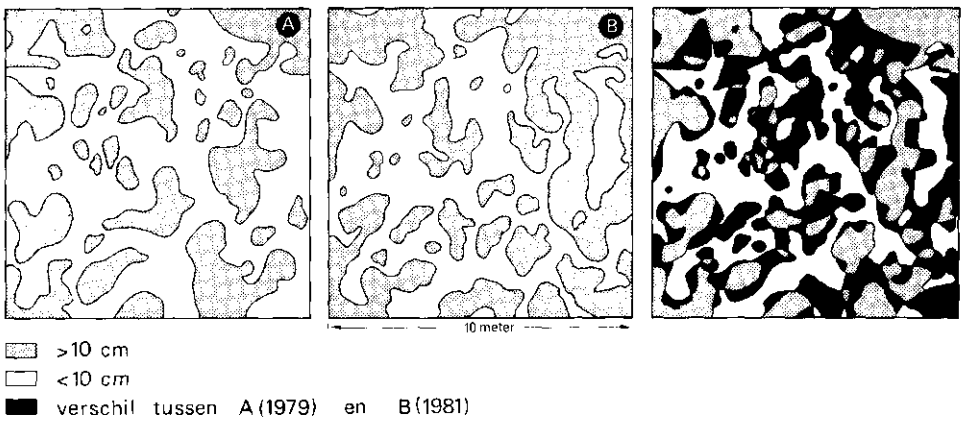
werden relatief veel bezocht, hetgeen samenging met een toenemend aantal soorten, evenals in het gemaaide vergelijkingsobject. Vermoedelijk is hier de slechte kwaliteit, zoals op de kwelder bij de zeerus, de verklaring voor het ontstaan en handhaven van relatief grofkorrelige vegetatiepatronen met elementafmetingen van enkele tientallen meters.

De geschetste vegetatiepatronen hebben ongetwijfeld te maken met de voedselkwaliteit van enkele dominante soorten die geprefereerd dan wel gemeden worden. De grazers keren steeds terug naar de plaatsen met voedsel van goede kwaliteit, hetgeen leidt tot twee uitersten: een permanent kort gehouden vegetatie en een vegetatie die aan zijn lot overgelaten wordt. Een dergelijk grofkorrelig vegetatiepatroon zou ook wel door maaien bewerkstelligd kunnen worden. In de volgende paragraaf worden echter vegetatiepatronen besproken die niet door maaimachines onderhouden kunnen worden.

Micro-patronen in de vegetatie

In de relatief veel bezochte terreingedeelden op het Westerholt is een micropatroon ontstaan op de schaal van vierkante meters, dat in het gemaaide deel ontbreekt (foto 36). Dit patroon bleef over vier jaar vrijwel stabiel (figuur 44); de kernen van de minder afgevreten hogere vegetatie bleven steeds hoog (Bakker et al., 1984). Deze hogere vegetatievlekken breiden zich in het groeiseizoen enigszins uit,

Foto 36. Door jarenlange begrazing met schapen ontstaan micro-patronen in de vegetatie met duidelijke verschillen tussen de hoge en de lage delen.



Figuur 44. Micro-patroon (10 × 10 m²) in de graslandvegetatie op het Westerholt (zie tekst) in 1979 (A) en in 1981 (B). (naar Bakker et al., 1984).

waarna de schapen in het vroege najaar vanuit de steeds kort afgevreten lagere vegetatie de aangegroeide randen weer opruimen. Er is dus sprake van een soort pulserend systeem, dat bestaat bij de gratie van een geringe veebezetting. Hierbij ziet het ernaar uit, dat zowel landbouwkundig hoog- als laaggewaardeerde soorten in gelijke mate worden gegeten en/of gemeden. Dit kan verklaard worden door het relatief hoge ruw-eiwitgehalte in de korte vegetatie, waar de schapen hun eigen voedsel als het ware kwalitatief op een goed peil houden. Bovendien 'manipuleren' de schapen de structuur van de vegetatie in die zin dat de blad/stengel-verhouding zeer veel groter is dan in de hoge vegetatie.

Na tien jaar zijn er nog geen verschillen in soortensamenstelling van de korte en de hoge vegetatie. Toch zijn deze in de toekomst wel te verwachten. In de korte en hogere vegetatie zijn namelijk zaaiproeven uitgevoerd met een aantal 'heischrale' soorten die zich naar verwachting zullen vestigen, maar in de vegetatie (nog) niet aanwezig zijn. Er verschenen meer kiemplanten van roodzwenkgras, borstelgras *(Nardus stricta)*, beenbreek *(Narthecium ossifragum)*, tandjesgras *(Danthonia decumbens)*, struikheide *(Calluna vulgaris)*, dopheide *(Erica tetralix)* en klokjesgentiaan *(Gentiana pneumonanthe)* in de korte dan in de hogere vegetatie. Roodzwenkgras, borstelgras en tandjesgras overleefden ook het best in de korte vegetatie. Kieming en overleving was positief gecorreleerd met de hoeveelheid kale bodem en negatief gecorreleerd ($P < 0,05$) met de totale bedekking van levend en dood materiaal. De ingezaaide soorten ontbraken grotendeels in de zadenbank. Het feit dat ze wel kiemden en gedeeltelijk overleefden in het veld duidt erop dat hun afwezigheid in de vegetatie eerder bepaald wordt door verspreiding dan door kieming en vestiging.

De beschreven micro-patronen in de vegetatie onstonden bij een begrazing met schapen. In hoeverre vergelijkbare verschijnselen optreden onder invloed van andere herbivoren is uit de literatuur niet bekend. De essenties van de wisselwerking tussen begrazingspatronen en het handhaven van een goede kwaliteit van het voedsel lijken

Foto 37. De Schoonebeker is een taai heideschaap dat op eigen kracht de winter zonder problemen doorkomt.

echter generaliseerbaar. Hierbij speelt de structuur van de vegetatie vermoedelijk een belangrijke rol: een goed 'onderhouden', dat wil zeggen korte vegetatie, heeft een gunstige blad/stengel-verhouding met daardoor relatief veel eiwit en maakt een grote voedselopname per hap mogelijk. Voor de diversiteit is vooral het effect van de verschillen in structuur van belang: door uiteenlopende vestigingsmogelijkheden voor nieuwe soorten kan zich op den duur in een homogene uitgangssituatie een gevarieerde vegetatie ontwikkelen die met maaien niet gerealiseerd kan worden.

Slotopmerkingen

Om de soortsdiversiteit te laten toenemen is het nodig dat soorten zich kunnen vestigen, hetzij via zaad van buiten (wind, mensen, dieren), hetzij via zaad dat al lang in de bodem aanwezig is. De kieming en vestiging worden vooral beïnvloed door de hoeveelheid en de kwaliteit van beschikbaar licht. De factor licht is afhankelijk van de structuur (hoogte, dichtheid) van de vegetatie, die weer gerelateerd is aan de hoeveelheid nutriënten. Op langere termijn kan de begrazing de bodemvruchtbaarheid beïnvloeden, op korte termijn beïnvloedt zij vooral de vegetatiestructuur. Een complicatie is dat het grondwaterregime de beschikbaarheid van nutriënten zeer sterk kan beïnvloeden.

Als voor begrazingsintensiteit maaitijdstip en/of maaifrequentie wordt ingevuld (Bakker, 1982) blijkt op het eerste gezicht de vergelijkbaarheid van maaien en

begrazen. In het bovenstaande is echter duidelijk geïllustreerd dat begrazen een veel variabeler invloed heeft op de vegetatie dan maaien.

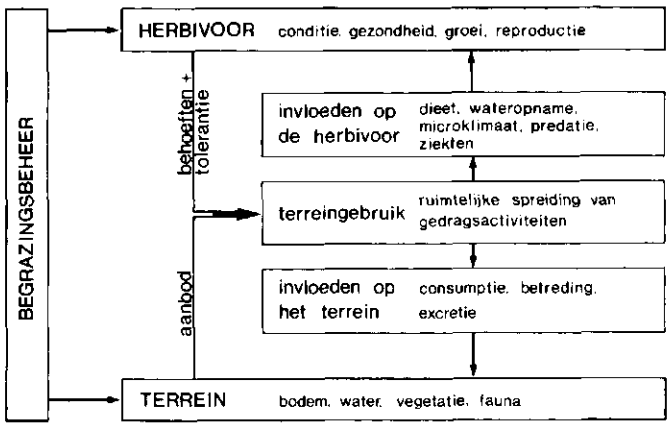
Foerageergedrag van jongvee in het Junner Koeland in relatie tot het voedselaanbod

J. Bokdam

Inleiding

Bij begrazingsbeheer gaat het er in het algemeen om hoe bepaalde, nauwkeurig omschreven doelstellingen voor een gebied het beste met begrazing kunnen worden gerealiseerd. Met andere woorden, met welke combinatie van beheersvariabelen (diersoort en -ras, aantal, periode) deze bereikt kunnen worden. De beheerder van een begraasd terrein moet daarom niet alleen beschikken over kennis van de interacties tussen herbivoren en de rest van het oecosysteem, maar vooral over methoden om de effecten van beheersvarianten te voorspellen. De ontwikkeling van deze methoden vormt het doel van het begrazingsonderzoek van de Vakgroep Natuurbeheer van de Landbouwuniversiteit.

In de praktijk van het natuurbeheer zijn uitdrukkelijk zowel de effecten op het terrein als de effecten op de herbivoor belangrijk. Het onderzoek in het Junner Koeland is vooral op het eerste gericht. Herbivoor en terrein (grondwater, bodem, vegetatie en fauna) staan echter in een voortdurende wisselwerking. Landschappen kunnen als interactief complex van componenten en oecotopen op verschillende ruimtelijke schaalniveaus en op verschillende tijdschalen worden bestudeerd. Lagere



Figuur 45. Een vereenvoudigd conceptueel model voor de verklaring en voorspelling van de dynamiek van een begraasd oecosysteem.

ruimtelijke schaalniveaus verklaren hogere. Variaties op korte termijn kunnen verklaringen bieden voor de lange termijn. De denkstappen in de voorspelling kunnen schematisch worden weergegeven (figuur 45).

Voorspelling van effecten op het terrein vereist een antwoord op de volgende vragen:

- Welke factoren bepalen het terreingebruik van de herbivoor?
- Hoe werkt het terreingebruik door op het oecosysteem? Kan terreingebruik worden vertaald of omgerekend in meetbare invloeden zoals consumptie, betredingsdruk en mest- en urinedepositie?
- Welke dosis-effectrelaties bestaan er tussen de bovengenoemde invloeden enerzijds en de vegetatie en fauna anderzijds?

Begrazingsonderzoek in het Junner Koeland

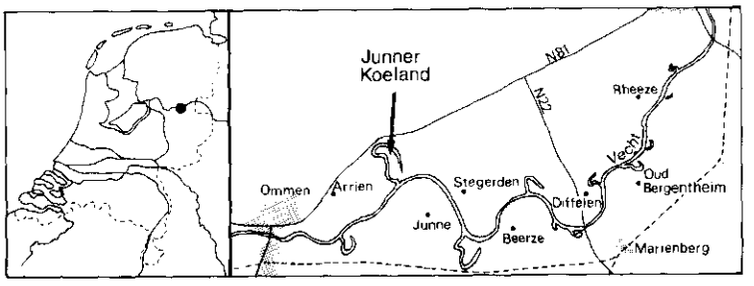
In 1977 startte de Vakgroep Natuurbeheer een landschapsoecologisch onderzoek in het dal van de Overijsselse Vecht tussen Ommen en Hardenberg. Een belangrijk concentratiegebied is het Junner Koeland, waar vanaf 1979 onderzoek is uitgevoerd naar het terreingebruik van Fries-Hollands jongvee en hun invloeden en effecten op de vegetatie. Aan dit onderzoek werden door doctoraalstudenten bijdragen geleverd: Beck & De Graaf (1979), Van der Mey (1984), Beens, Haacke & Wallis de Vries (1985), Van der Kolk & De Groot (1986) en Wennink (1987). De vegetatieontwikkeling is vanaf 1980 gevolgd.

Hieronder worden de resultaten van het onderzoek betreffende het foerageergedrag besproken, waarna wordt bezien in hoeverre de verklarende factoren ook in een voorspellend model bruikbaar zijn.

Junner Koeland als onderzoeksgebied

Het Junner Koeland is een van de vele koelanden in het dal van de Overijsselse Vecht ten oosten van Ommen (figuur 46). Het gebruik ervan als gemeenschappelijke weide voor het hoeden van rundvee gaat zeker tot op de Middeleeuwen en waarschijnlijk tot nog vroeger datum terug (Bastiaens, 1979). Het terrein vertoont de opbouw van een typische kronkelwaard, met sikkelvormige ruggen en slenken. Daartussen liggen enkele met veen opgevulde oude meanders. De door de kanalisatie afgesneden oude Vecht voert eutroof water uit de omgeving af naar de nieuwe Vecht. Door verstuiving zijn op de hoge ruggen rivierduinen ontstaan, vooral in het zuiden en op beperkte oppervlakte in het noorden van het 47,5 ha grote terrein. Het gebied overstroomt 's winters gedurende korte tijd, maar in de lage slenken en oude meanders staat maandenlang water, mede gevoed door neerslag en kwel. Het resultaat is een abiotisch gevarieerd terrein met veel verschillende fysiotopen (abiotische ruimtelijke eenheden, figuur 48).

Omstreeks 1900 is door de kanalisatie het terrein geïsoleerd geraakt en is de grondwaterstand gedaald. Hoewel aanvankelijk het traditionele hoedesysteem dank zij een brug kon worden voortgezet vanuit Junne is deze gebruiksvorm later vervangen door een standweidesysteem. Vanaf 1967 wordt het Junner Koeland door het Staatsbosbeheer beheerd door middel van inscharing van Fries-Hollands jongvee



Figuur 46. Ligging van het Junner Koeland in het dal van de Overijsselse Vecht tussen Ommen en Hardenberg.

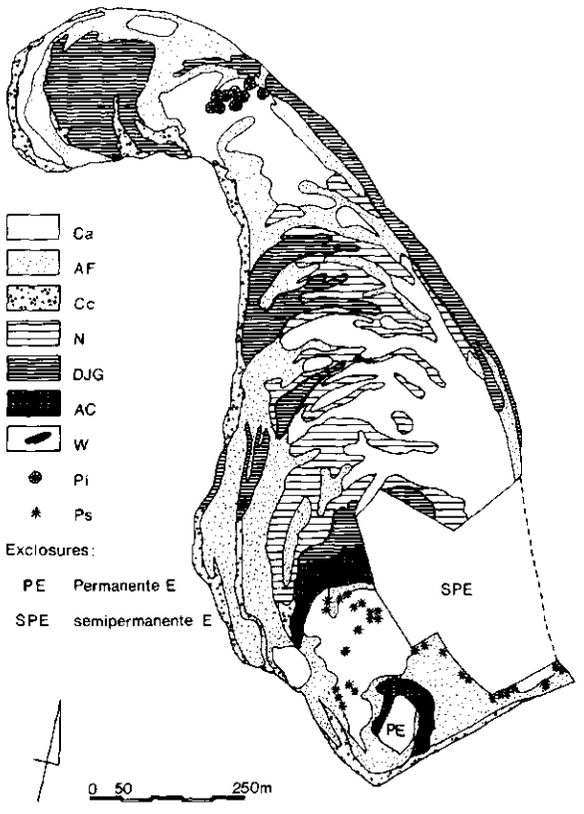
(pinken, vrouwelijke dieren van circa 14–20 maanden). Een kleine permanente exclosure (PE, 0,5 ha) en een semi-permanente exclosure (SPE, 5 ha, alleen in september open) zijn uitgerasterd ter bescherming van het aanwezige struweel. De netto begraasde oppervlakte bedraagt 42 ha. De veebezetting is circa 1 pink · ha^{-1} en de begrazingsperiode duurt van 1 mei tot 31 oktober.

Als natuurreservaat maakt het Junner Koeland thans deel uit van een groter, aaneengesloten bezit, bestaande uit het JK-Centraal (47,5 ha), JK- West (50 ha) en JK-Oost (26,5 ha). De laatste twee gedeelten liggen grotendeels op het hogere, pleistocene dekzand.

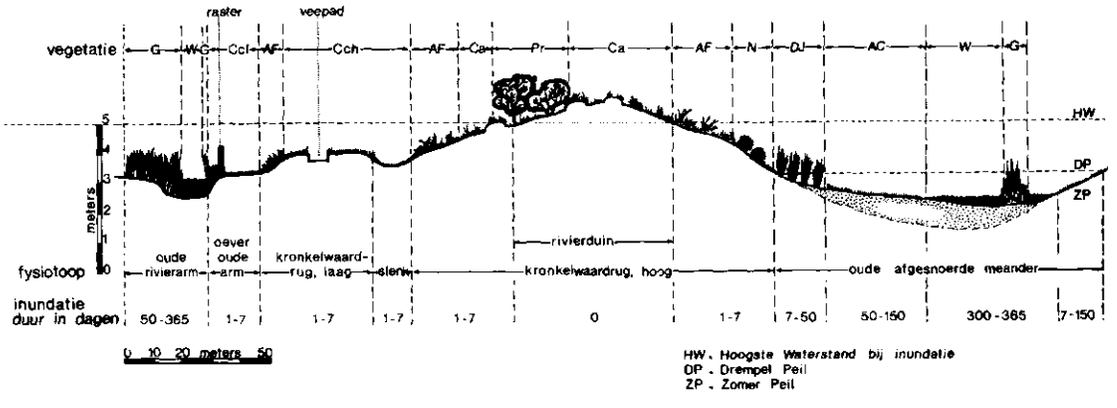
Onder invloed van meer dan 1000 jaar onafgeboken beweiding en dank zij de natuurbeschermers van het Staatsbosbeheer die ontginning voorkwamen en het begrazingsbeheer continueerden, is het Junner Koeland thans een natuurgebied met een hoge biologische rijkdom (onder andere circa 270 soorten zaadplanten). Het effect van de kanalisatie is niet meer te achterhalen. De vegetatie wekt de indruk nu weer ongeveer in evenwicht te zijn met de langjarige gemiddelden van de milieufactoren. Een uitzondering hierop vormen de sleedoornstruwelen. De beperkte vestiging en vegetatieve uitbreiding ervan vindt vooral plaats in de lagere delen. Het oude struweel ligt hoger in het landschap, zodat er waarschijnlijk sprake is van een langzame verschuiving.

Op korte termijn (1–10 jaar) is er echter zeker sprake van dynamiek. Oorzaken hiervan zijn wisselingen in het weer, in tijdstip en duur van inundatie en in de begrazingsdruk van konijnen. Deze kunnen mogelijk lange- termijnveranderingen versluieren. Een botanische evaluatie zal mogelijk effecten aantonen van langetermijnveranderingen in het milieu, zoals de toegenomen stikstofdepositie, de verzuring van de neerslag, de veranderingen in het inundatiewater en een permanent hogere konijnenstand als gevolg van een toegenomen immuniteit van konijnen tegen myxomatose.

In 1982 is een vegetatiekaart 1 : 1000 vervaardigd op structuur- en floristische kenmerken. Deze heeft als basis bij het begrazingsonderzoek gefungeerd. Op een vereenvoudigde versie (figuur 47) en een schematische dwarsdoorsnede (figuur 48) is de ligging van de vegetatietypen in het terrein aangegeven. De PE en SPE zijn niet gekarteerd, omdat het gebruik van het SPE door het jongvee verwaarloosbaar is. De belangrijkste kenmerken van de vegetatietypen worden hieronder kort samen-



Figuur 47. Vegetatiekaart van het Junner Koeland, vereenvoudigd. Voor verklaring van de codes, zie tekst.



Figuur 48. De ruimtelijke relatie tussen fysiotopen en vegetatietypen in het Junner Koeland.

gevat.

Ca = *Carex arenaria*-type. Zeer droog, half open-gesloten, neutraal grasland met meer dan 10 % *Carex arenaria*-bedekking en verder vooral *Festuca ovina*, *Poa pratensis*, *Agrostis vinealis* en *A. capillaris*. Het **Ca**-type vertoont een sterk ontwikkeld micro-patroon met plaatselijk mierenbulten en komt voor op hoge kronkelwaardruggen en rivierduinen (foto 38).

AF = *Agrostis/Festuca*-type. Droog, gesloten neutraal grasland, met veel *Agrostis capillaris*, *Festuca rubra*, op middelhoge ruggen. Micro-patroon met korte en ruige plekken.

Cch = *Cynosurus*-hoog-type. Droog vochtig neutraal grasland met veel **AF**-soorten maar tevens indicatoren van hoge begrazingsdruk, zoals *Trifolium repens* en *Bellis perennis*. Korte zode, weinig tot geen micro-patroon. Op lage ruggen en in ondiepe slenken langs de Westrand van het terrein.

Ccl = *Cynosurus*-laag-type. Vochtig-nat, neutraal grasland met korte zode en weinig tot geen micro-patroon, met *Cynosurus cristatus*, *Lolium perenne*, *Poa trivialis*, *Trifolium repens*, *Bellis perennis* en *Leontodon nudicaulis*. Op jaarlijks kortdurend geïnundeerde oevers langs de oude Vechtarm aan de westzijde van het terrein met veel slibafzetting.

N = *Nardus*-type. Droog-vochtig, zuur grasland op de flanken van ruggen en in ondiepe slenken in het centrale gedeelte van het Junner Koeland. Vaak als overgang tussen **AF**- en **DJ**-type. Met 10 % *Nardus stricta* die het micro-patroon

Foto 38. Jongvee grazend in het *Carex arenaria*-type. De mierenbulten van de gele weidemier *(Lasius flavus)* worden wel begraasd, maar niet betreden. Ook de mest en urine vallen hoofdzakelijk tussen de mierenbulten op de korte, grazige vegetatie (september 1984).

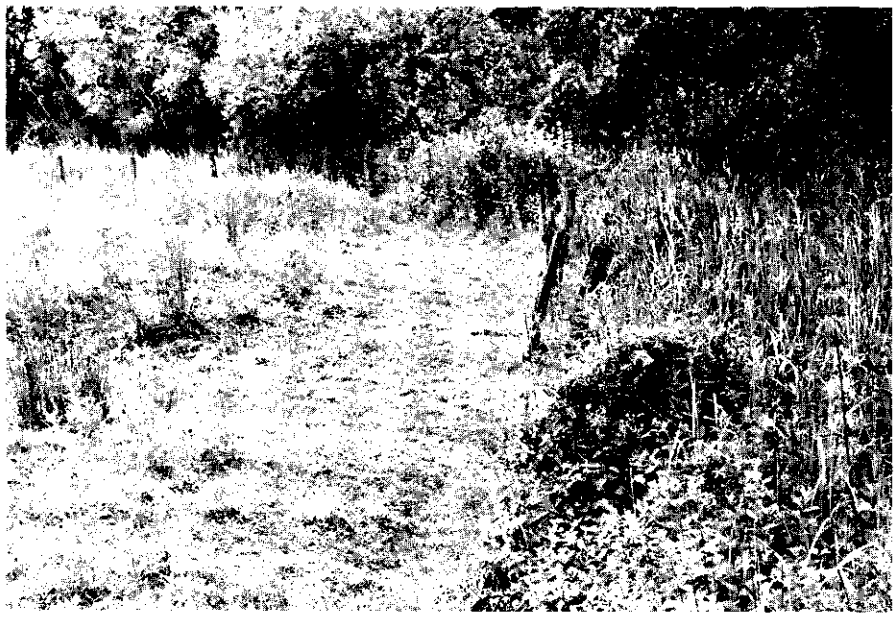


Foto 39. Intensieve begrazing leidt tot een hoge voedselkwaliteit in het *Cynosurus cristatus*-laag-type.

bepaalt en verder vooral *Festuca rubra*, *Holcus lanatus*, *Succisa pratensis* en *Potentilla erecta*.

DJ = *Deschampsia/Juncus*-type. Vochtige-natte ruigtekruidenvegetaties met plaatselijk korte graslandvegetaties met soorten uit het **N**- en **AC**-type. Op de lage flanken en in middeldiepe slenken in het centrale gedeelte van Junner Koeland.

G = *Glyceria*-type. Natte ruigtekruidenvegetatie, met *Glyceria maxima*, *Acorus calamus* en grote zegges als massabepalende soorten. In diepe, langdurig of permanent geïnundeerde slenken met voedselrijk water langs de randen van het terrein.

AC = *Agrostis canina/Carex nigra*-type. Nat, ± zuur grasland op de vlakke bodem van brede, met slib en veen opgevulde oude meanders en brede slenken. Korte vegetatie zonder micro-patroon, met *Agrostis canina*, *A. stolonifera*, *Carex nigra*, *Eleocharis palustris* en *Potentilla anserina*.

Ps = *Prunus spinosa*-type. Struweel met vooral *Prunus spinosa*. Vooral op het rivierduin in het zuiden (foto 40).

Op het rivierduin in het noorden staat een groepje grove dennen, waaronder het jongvee vaak overnacht. Open water is er op diverse plaatsen in het terrein. Ook in de oude Vechtarm is water beschikbaar. In het **Ps**-struweel in het zuiden staan hier en daar meidoorns, vlierstruiken en lijsterbessen, waaronder gerust wordt.

Het gevarieerde aanbod en de uitgesproken seizoensdynamiek maken het Junner Koeland tot een terrein waarin de plaatskeuze tijdens het foerageren en rusten goed

kan worden bestudeerd. Jaar tot jaar variaties kunnen worden beschouwd als 'steady-state' dynamiek, die door herhalingen van het onderzoek zichtbaar gemaakt worden. Ruimtelijke variaties in bodem en vegetatie in van oorsprong homogene substraten kunnen bovendien in het Junner Koeland relatief eenvoudig worden herleid tot effecten van de begrazing (Jenster & Wallis de Vries, 1985; Coops, 1987) omdat geen bodembewerking heeft plaatsgehad. Dit geldt in het bijzonder voor de micro-patronen.

Lokatie-selectie

Bij het onderzoek van de ruimtelijke spreiding van het foerageergedrag is het zaak om duidelijk onderscheid te maken tussen een puur ruimtelijke benadering (lokatie-selectie) en een benadering, waarbij het gaat om de spreiding over oecologisch relevante eenheden, zoals vegetatietypen, micro-patroonelementen, plantesoorten of plantedelen. Milne et al. (1979) onderscheiden in deze tweede benadering 'site selection' en 'bite selection', afhankelijk van de schaal. De keuze van de kwantificeringsmethode (graasduur of aantal happen) hangt hier ook mee samen.

De spreiding van de graasduur en graasdruk (tabel 29) over lokaties en typen is van 1982 tot en met 1984 maandelijks vastgelegd. Dit is gebeurd door middel van directe observaties op circa 10 m afstand, gedurende de periode van zonsopgang tot het begin van de nachtrustperiode (1982, 1983) en gedurende 24 uursperioden (1983,

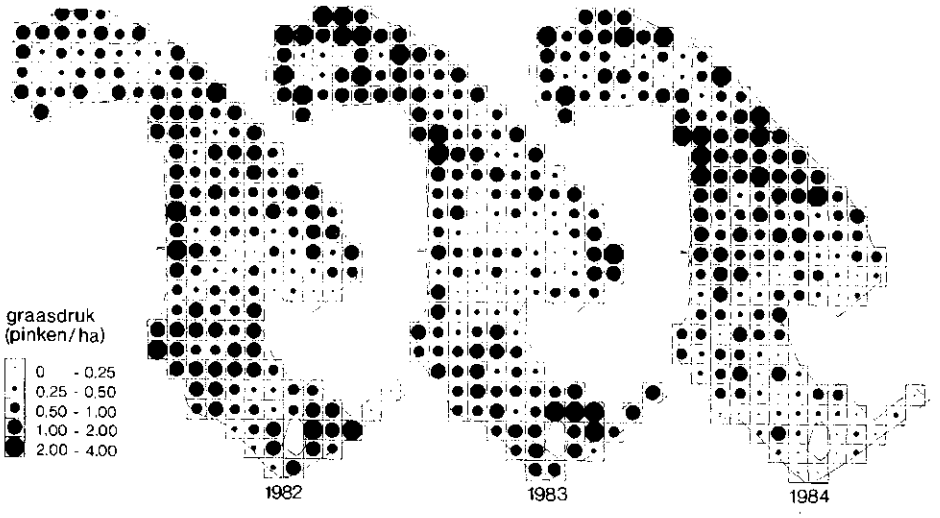
Foto 40. Voor het jongvee is juni 'browsemaand'. Sleedoornstruweel, gelegen op het zuidelijk rivierduin, met hondsroos, vlier en lijsterbes (juni 1982).

Tabel 29. Parameters met betrekking tot voedselaanbod en graasdruk in het Junner Koeland.

1.	GP_{im}	=	Graasdruk (pinkequivalent · ha^{-1}) in vegetatietype iu en maand (of periode) m
	GP_{im}	=	$\frac{GT_{im}/GT_{m}}{Opp_{i}/Opp_{tot}} \times$ veebezetting
	GT_{m}	=	Graastijd of -duur (minuten) in type i en periode m
	GT_{m}	=	Graastijd in alle typen samen in periode m
	Opp_{i}	=	Oppervlakte van type i (ha)
	Opp_{tot}	=	Oppervlakte van alle typen samen (ha)
	Veebezetting = aantal dieren (pinken) per hectare; dit komt overeen met de gemiddelde graasdruk van het gehele begraasde terrein = GPj		
2.	GP_{ij}	=	Graasdruk in type i, gemiddeld over het jaar (hier: begrazingsperiode van 6 maanden)
3.	C_{im}	=	Berekende co nsumptie in type i en maand m (kg · ha^{-1})
	C_{im}	=	$GP_{im} \times 200$ kg (droge stof)
4.	C_{ij}	=	Berekende consumptie in type i over het jaar (hier begrazingsperiode mei t/m oktober)
	C_{ij}	=	$GP_{ij} \times 1200$ kg (droge stof)
5.	P_{im}	=	Produktie van type i in maand m. Bepaald als toename van de fytomassa onder uitsluiting van begrazing gedurende 1 maand (kg · ha^{-1} of ton · ha^{-1})
6.	P_{ij}	=	Produktie van type i in maand m. Berekend door sommatie van Pim-waarden over de begrazingsperiode mei t/m oktober
7.	F_{im}	=	Bovengrondse Fytomassa (standing crop), gerekend en geoogst vanaf grondniveau (mineraal- of strooisellaag) in type i en maand m
8.	F_{im}	=	Gemiddelde Bovengrondse Fytomassa in type i, berekend als gemiddelde van de F_{im}-waarden over de begrazingsperiode (kg · ha^{-1})
9.	V_{os}	=	Verteerbaarheid van de organische stof, bepaald in vitro maar omgerekend naar in-vivowaarden met behulp van 4 standaardmonsters in het traject van de bepaalde waarden.
10.	As	=	As-gehalte, bepaald via drogestof-gloeiverlies. Een gedeelte hiervan kan op in plaats van in de plant aanwezig zijn geweest

1984). 's Nachts grazen komt, zo werd vastgesteld, in het zomerhalfjaar nauwelijks voor met uitzondering van september en oktober. Per maand werd gedurende 4 verspreide of aaneengesloten dagen geobserveerd. Hierbij is met 10-minuten-intervallen het gedrag genoteerd van de hele kudde (1982, 1983) of van individuen (1983, 1984). In 1984 zijn steeds 2 dieren 2 dagen geobserveerd. Verder is elke 10 minuten de lokatie, de afgelegde route en het vegetatietype genoteerd met de daartoe vervaardigde vegetatiekaart (1 : 1000).

In figuur 49 zijn de resultaten van het onderzoek naar de ruimtelijke spreiding weergegeven. Het eerste wat opvalt is de ongelijke verdeling van de jaarlijkse



Figuur 49. De ruimtelijke spreiding van de graasdruk van Fries-Hollands jongvee in het Junner Koeland in 1982, 1983 en 1984. Gridgrootte 0,25 ha.

graasdruk over het terrein. Een vergelijking met de vegetatiekaart brengt al gemakkelijk enkele overeenkomsten aan het licht: lage begrazingsdruk in de droge graslandtypen en natte ruigtkruidenvegetaties en hoge begrazingsdruk in de vochtige, natte graslanden. De waarden variëren van 0 tot 3,5 pinkequivalent · ha^{-1}. Tevens valt op de hoge graasdruk in de randen van het terrein, waar mogelijk randeffecten en vochtige graslanden samenvallen.

De voor de hand liggende vraag 'Is er een verband met het vegetatiepatroon' is in het materiaal van 1984 nader onderzocht. Op grond van de bekende graasdruk per vegetatietype (tabel 30) is de vegetatiekaart uit 1982 'vertaald' in een graasdrukkaart. Vervolgens is deze vergeleken met de werkelijke graasdrukkaart. In ongeveer de helft van het aantal grids (10 m × 10 m) bleek de voorspelling te kloppen (Van der Kolk & De Groot, 1986). Wat hierbij opviel is dat het aantal overschatte grids in de zuidelijke helft veel groter is dan het aantal onderschatte grids. Dat wil zeggen dat de werkelijke graasdruk in het zuiden veel lager is geweest in 1984 dan op grond van de gemiddelde graasdrukwaarde voor het type mocht worden verwacht. Het sterkst geldt dit voor de vochtige en natte AC- en Cc-typen. Hiermee samenhangend zijn in de noordelijke helft daarentegen juist veel onderschattingen gemaakt. Een vergelijking van de stippenkaarten van de drie jaren toont een ander verschijnsel, namelijk een geleidelijk afnemen van de graasdruk in de zuidelijke helft van het Junner Koeland. De runderen mijden kennelijk na 1982 en vooral na 1983 de zuidelijke helft.

De verklaring hiervoor is het verminderde voedselaanbod als gevolg van de konijnen, die zich na 1982 explosief hebben uitgebreid van circa 30 stuks tot meer dan 300 in 1984. In 1985 werden zelfs aantallen van meer dan 1100 geteld in de

Tabel 30. Graasdruk (GP_{ij}, pinkequivalenten · ha^{-1}) in 9 vegetatietypen in het Junner Koeland in 1982, 1983 en 1984.

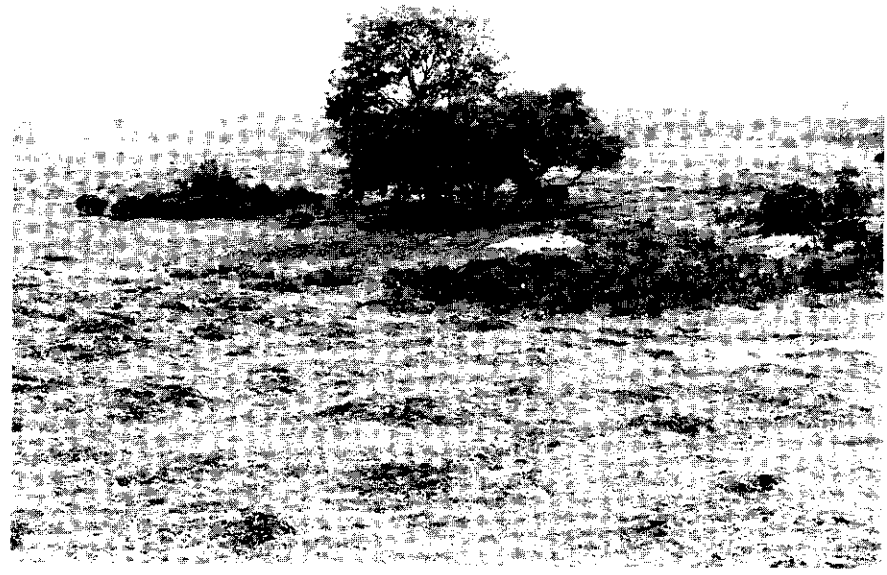
Vegetatietypen			GP_{ij}		
code	oppervlakte		1982	1983	1984
	ha	%			
Ca	12,26	29,19	0,62	0,66	0,54
AF	12,70	30,24	0,87	1,15	0,91
Cch	1,21	2,88	2,08	2,28	1,15
Ccl	1,06	2,52	2,38	2,58	1,47
N	5,67	13,50	0,79	0,63	1,29
AC	1,16	2,76	3,31	1,53	0,23
DJ	6,28	14,95	1,02	0,91	0,95
G	1,11	2,64	0,99	1,46	0,73
Ps	0,36	0,85	1,11	2,12	3,20
Water	0,18	0,42			
JK	42,00	99,85	0,96	0,99	0,91

zomer. Met een concentratie van burchten in het zuidelijk rivierduin, vooral in de semi-permanente exclosure en de permanente exclosure, is er een grazer bijgekomen die het jongvee wegconcurreert. De dagelijkse consumptie van een konijn van 1,25 kg wordt geschat op 4 % van het lichaamsgewicht = 50 gram droge stof (Van Dyne et al., 1980). Op jaarbasis vreten 60 konijnen dus evenveel als 1 pink in een half jaar, namelijk 1200 kg. Dat betekent dat de graasdruk van de konijnen op de droge graslanden in het zuiden veel hoger is dan die van de pinken in de rest van het Junner Koeland. In vrijwel alle graslandvegetaties in het zuiden is na 1983 de vegetatie zeer kort gehouden (vergelijk foto 41A en 41B).

De conclusie is dat er behalve het vegetatietype meer nodig is voor de verklaring van de ruimtelijke spreiding. Voor de hand liggende factoren zijn fytomassa, kwaliteit, positie ten opzichte van drinkplaatsen, rustplaatsen, looppaden en andere geprefereerde lokaties (Low et al., 1981a, 1981b; Senft et al., 1983, 1985). Wat deze factoren betreft wordt momenteel een multipele regressie analyse uitgevoerd, waarbij ook aandacht wordt besteed aan methodische aspecten zoals optimale gridgrootte en waarnemingsfrequentie. Op de factoren fytomassa en kwaliteit wordt hieronder nader ingegaan.

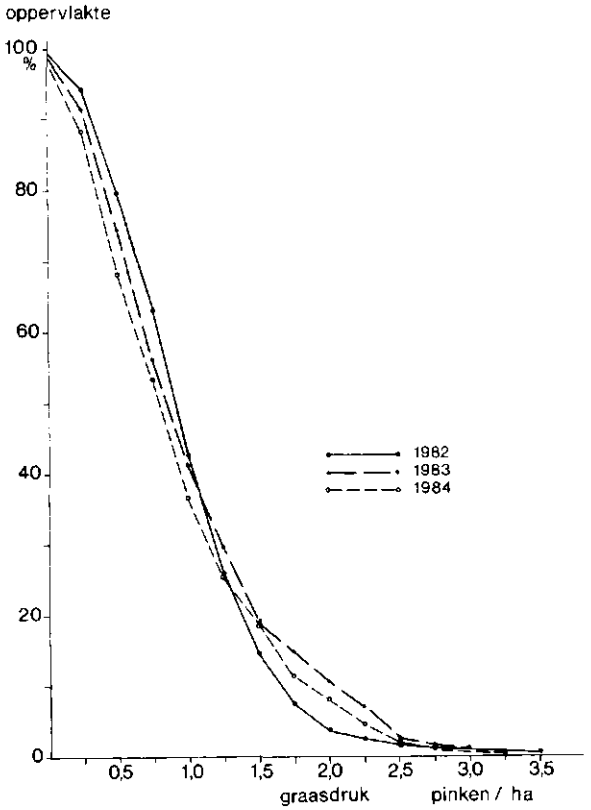
De lokatieveranderingen van 1982 t/m 1984 leidden ook tot een verandering in de verdeling van de graasdruk over de oppervlakte (figuur 50). Er vindt een verschuiving plaats van oppervlakte (hectaren) van gemiddelde waarden naar extreem lage en hoge (pink)graasdrukwaarden. De intensief begraasde oppervlakte wordt klaarblijkelijk verplaatst van het **AC**- en **Cc**-type naar het **AF**-type en zou op den duur kunnen leiden tot de retrogressie van **AF** naar **Ccl**.

A



B

Foto 41. Effect van de toegenomen konijnenstand op de vegetatiestructuur en het voedselaanbod in het *Carex arenaria*-type op het zuidelijk rivierduin tussen augustus 1982 (A) en juli 1985 (B). Let ook op de toegenomen graverij en ontbladering van de lage struwelen.



Figuur 50. Cumulatieve verdeling van de graasdruk over de oppervlakte van het Junner Koeland in 1982, 1983 en 1984. X-as: graasdruk; Y-as: oppervlakte (%) met een graasdruk > x.

Type-selectie

Hoewel, zoals wij zagen, de selectie van vegetatietypen niet àlle variatie in de ruimtelijke spreiding van de graasdruk verklaart, wordt, mede op grond van de steady-state situatie in het Junner Koeland verwacht dat dit over langere perioden gezien toch wel een belangrijke verklarende factor zal zijn. Als we het ruimtelijk graasgedrag met behulp van type- selectie willen voorspellen, betekent dit dat we de vraag anders moeten stellen. Daarom is parallel aan de lokatie-selectie ook de type-selectie onderzocht. Allereerst bleken er grote verschillen in graasdruk tussen de typen (tabel 30) zoals op grond van de vegetatiestructuur reeds verwacht werd. De vraag is waardoor?

Op grond van literatuur (Van Dyne et al., 1980; Arnold, 1981; Christian, 1981; Freer, 1981; Dudzinsky et al., 1982; Senft et al., 1984; Hobbs et al., 1985; Scarnecchia et al., 1985) en een analyse van de primaire functie van het grazen is een beperkt aantal aanbodsvariabelen gedefinieerd en maandelijks bepaald, waarvan werd ver-

moed dat ze sturend zouden werken op de type-selectie: fytomassa, beschikbare energie (V_{os} %) en mineralengehalte (as %). Omdat het ruw eiwit-gehalte in alle typen in het hele seizoen boven de 10 % ligt, werd van deze factor geen sturende werking verwacht (Van Soest, 1982). Deze factor is daarom niet in de beschouwing betrokken.

Een vraag is hoe de aanbodsvariabelen moeten worden gekwantificeerd in relatie tot de graasdruk. In het bijzonder geldt dit voor de fytomassa. Gekozen is voor zowel een statische benadering door middel van de fytomassa (F_{im}) op het moment van graasdrukbepaling als voor een dynamische: de omvang van de lopende produktie in de maand van de observatie (P_{im}). De lopende produktie kan bovendien ook als een kwaliteitsklasse in de totale beschikbare fytomassa worden opgevat (Hobbs et al., 1985). Als derde mogelijkheid om het kwantitatieve aanbod te benaderen is de ($P_{im}+R_{im-1}$)-waarde berekend, waarbij R_{im-1} staat voor de niet geconsumeerde rest van de produktie van de maand, voorafgaande aan de observatiemaand.

- De fytomassa (F) is bemonsterd vanaf grondniveau met 8–16 knipmonsters (oppervlakte 25 cm × 25 cm of 40 cm × 40 cm per type).
- De maandelijkse produktie (P_{im} is bepaald als fytomassatoename onder maandelijks verplaatste graaskooien (1982, 1983) en door hergroeimetingen (maandelijks geknipt op dezelfde monsterplaats, 50 cm × 50 cm) onder graaskooien. Sommatie van de hergroei levert de jaarlijkse produktie (P_{ij}). Voor de weinig begraasde typen met een hoge standing crop (**Ca, AF, N**) is de maximale standing crop genomen als schatting voor de jaarlijkse produktie in 1982 en 1983, omdat de methode met de verplaatste graaskooien in heterogene graslanden met hoge fytomassa's en lage produkties onbetrouwbaar bleek te zijn.
- Aan de maandelijkse F_{im}-monsters zijn chemische gewasanalyses uitgevoerd: V_{os} = Verteerbaarheid Organische Stof, omgerekend naar in-vivo waarden; as-gehalten (droge stof minus gloeiverlies).

De graasdruk is omgerekend in consumptie, door de graasdruk (pinkequivalent · ha^{-1}) te vermenigvuldigen met een geschatte constante, vegetatie-onafhankelijke consumptie van 200 kg droge stof (per dier) per maand, of 2400 kg per jaar (Van Dyne et al., 1980). Het voordeel hiervan is dat de graasdruk zo beter kan worden geïnterpreteerd ten opzichte van het aanbod, zowel absoluut als relatief in C/P-(consumptie/produktie) en C/F-(consumptie/fytomassa)ratio's.

De werkelijke consumptie is niet bekend. Voor berekening van de werkelijke consumptie op basis van de graasduur zijn metingen nodig van de opnamesnelheid in verschillende vegetatiestructuurtypen. De opnamesnelheid is van die structuur afhankelijk (Hodgson, 1982).

De eerste vraag die we onder de loep nemen is die naar de oorzaken van de verschillen tussen de jaargemiddelden van de graasdruk en consumptie van typen (tabel 30). Met het beschikbare materiaal zijn correlatieberekeningen uitgevoerd voor de vegetatietypen **Ca**, **AF**, **Cch**, **Ccl**, **N** en **AC** van de jaren 1982 en 1983 (tabel 31).

Alle onderzochte opname parameters zijn negatief gecorreleerd met de fytomassa. De vraag is of een lage fytomassa oorzaak of gevolg of beide is. De opname vertoont een weinig significante, maar wel consistente positieve correlatie met het V_{os}-niveau,

Tabel 31. Verband tussen voedselaanbod (Y) en graasdruk (X) in het Junner Koeland, bepaald door lineaire regressie (Y = AX + B), berekend op jaarbasis van de gemiddelden van de 6 graslandvegetatietypen **Ca**, **AF**, **Cch**, **Ccl**, **N** en **AC** in 1982 en 1983.

Graasdrukvariabelen			Aanbodsvariabelen													
parameter	dimensie	jaar	kwantiteit/fytomassa F_{im} (jaargemiddelde; ton · ha^{-1}) (droge stof)					kwaliteit/verteerbaarheid Vos_{im} (jaargemiddelde)					kwaliteit/asgehalte As_{im} (jaargemiddelde)				
			n	r^2	sign.	A	B	n	r^2	sign.	A	B	n	r^2	sign.	A	B
C_{ij}	ton · ha^{-1}	1982	6	0,65	*	–1,01	4,50	6	0,06	–	0,07	–3,15	6	0,55	**	0,66	–3,35
C_{ij}	ton · ha^{-}	1983	6	0,77	**	–0,67	3,48	6	0,64	*	0,28	–17,31	6	0,82	***	1,08	–6,38
Cij/P_{ij}	–	1982	6	0,84	***	–0,31	1,28	6	0,22	–	0,04	–1,97	6	0,79	***	0,21	–1,20
Cij/P_{ij}	–	1983	6	0,67	**	–0,10	0,60	6	0,55	*	0,04	–2,59	6	0,58	*	0,15	–0,79
C_{im}/F_{im}	–	1982	.	.		.	.	6	0,42	–	0,03	–1,56	6	0,87	****	0,11	–0,72
C_{im}/F_{im}	–	1983	.	.		.	.	6	0,47	–	0,05	–2,97	6	0,77	**	0,20	–1,34
C_{im}/F_{im}	–	1982 en 1983	.	.		.	.	12	0,42	***	0,03	–1,85	12	0,66	****	0,10	–0,58
Vos_{im}	–	1982	6	0,56	*	–3,26	78,10	.	.		.	.	6	0,67	**	2,52	49,59
Vos_{im}	–	1983	6	0,59	*	–1,96	72,71	.	.		.	.	6	0,35		2,03	53,06
As_{im}	–	1982	6	0,91	****	–1,35	11,43	.	.		.	.	.	.	–	.	.
As_{im}	–	1983	.	0,39	–	–0,40	8,55	.	.		.	.	.	.	–	.	.

Verklaring der symbolen:
voor parameters graasdruk en aanbod: zie tabel 29; index-letters: i = vegetatietype i; j = begrazingsperiode (6 maanden); m = periode (maand).
n = aantal waarnemingen;
r^2 = kwadraat van de regressiecoëfficiënt; verklaarde deel van de variantie;
Significantie: * $p < 0,1$
** $p < 0,05$
*** $p < 0,02$
**** $p < 0,01$
– niet significant
A = richtingscoëfficiënt;
B = Y-intercept.

in 1983 beter dan in 1982. Het V_{os}-niveau is negatief gecorreleerd met het F-niveau. Alle opnameparameters vertonen een meer of minder significante positieve correlatie met het asgehalte dat varieert van 6,5–10,4%. Ook het asgehalte is negatief gecorreleerd met de F-waarden, maar positief met het V_{os}-gehalte.

Op grond van deze correlatieberekeningen en de r^2-waarden wordt geconcludeerd dat het mineralengehalte van de fytomassa de belangrijkste sturende factor is in de type-selectie in het Junner Koeland. Dit geldt voor de consumptie ($r^2 = 0,55$ in 1982 en 0,82 in 1983), voor de consumptie/produktie ratio ($r^2 = 0,79$ respectievelijk 0,58) en voor de consumptie/fytomassa ratio ($r^2 = 0,87$ respectievelijk 0,77). De causale

Tabel 32. Minimale niveaus van dieetcomponenten in gewichtspercentage van de droge stof voor onderhoud, respectievelijk voor groei van 0,5 kg · d^{-1} voor runderen.

Kwaliteitsparameter	Onderhoud	Bron	0,5 kg groei · d^{-1}	Bron
Energie				
Vos (%)	40–45	4	45–50	4
Eiwit				
eiwit (%)	6–7	1	8–9	2
stikstof (%)	0,9–1,2	4	1,3–1,5	4
Macromineralen (%)				
fosfor	0,15 (0,12)	1	0,22	1
	0,2	3	0,12	1
kalium	0,6	3	0,6	3
natrium	0,075	1	0,070	1
	0,05–0,18	3	0,05–0,18	3
calcium	0,4	1	0,43	1
	0,23	2	0,40	2
magnesium	1,7	1	1,5	1
chloride	0,05–0,3	3	0,15	3
zwavel	0,1	1	0,1	1
Micromineralen (mg per kg droge stof)				
zink	20–30	3	12-20	3
			20–30	
koper	5–10	3	8–14	3
mangaan	10	3	10–20	1
cobalt	0,07–0,11	3	0,11	3
selenium	0,1	3	0,03–0,05	1
jodium	0,08	3	0,5	1
ijzer	30–60	3	.	
molybdeen	<0,1	3	.	

Bronnen:
1. Little, 1982
2. ARC, 1980
3. Van Soest, 1982
4. Holechek et al., 1986.

relatie kan plausibel worden gemaakt met enige aanvullende informatie (tabel 32). De relatief geringe invloed van de V_{os}-waarde op de type-selectie kan worden verklaard uit de relatief hoge V_{os}-waarden. Vrijwel in alle beschouwde typen ligt de V_{os} van het aanbod het hele jaar rondom of boven de 67,5 %, wat ruim voldoende is voor een groei van 0,5 kg · d^{-1} (tabel 32). Bij V_{os} = 65–70 % bereikt de droge stof-opname z'n maximum en de opname van verteerbare energie een plafond-waarde (Van Soest, 1982; Holechek, 1986). De energievoorziening van de pinken in het Junner Koeland kan in principe vanuit alle typen plaatsvinden.

Voor de mineralenvoorziening is dit lang niet zeker. Aanvullend onderzoek leerde dat bij voorbeeld fosfor deficiënt is in de zomermaanden in het **AF**-type (0,11-0,16 %) (Vels, in voorber.) en waarschijnlijk ook in het **Ca**-type. Het mineralengehalte in de fytomassa van de droge typen vertoont evenals de produktie een midzomerdepressie. Verwacht wordt dat ook andere essentiële mineralen in de droge graslandtypen 's zomers onder het voor groei of onderhoud vereiste niveau zullen zitten (tabel 32).

In dit kader is het ook interessant om de verschuivingen in de graasdruk over 1982, 1983 en 1984 nader te analyseren. Het blijkt dat de verdringing van de runderen door konijnen het sterkst is op de mineraalrijkste vegetaties **Ccl** en **AC**. De runderen wijken niet alleen uit naar het **N**-type maar gaan ook veel meer 'browse' opnemen van de sleedoornstruwelen (tabel 30). Het vermoeden bestaat dat dit laatste verband houdt met de mineralenbehoefte. Nader onderzoek wordt hieraan verricht, omdat dit grote beheerskundige consequenties heeft.

Seizoensvariatie in de type-selectie

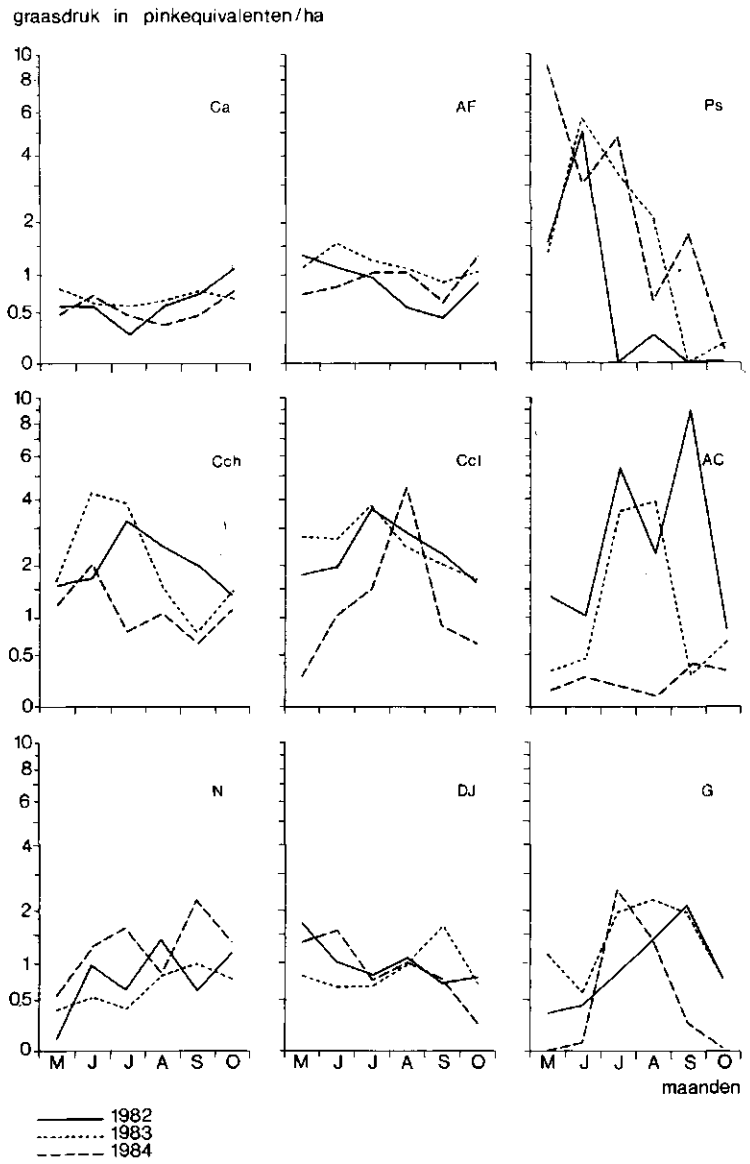
Behalve uit de verschillen in graasdruk tussen de vegetatietypen op jaarbasis, is er ook, en misschien nog wel meer informatie te putten uit het seizoensverloop van de graasdrukverdeling. Figuur 51 laat zien dat over de 6 maanden van de begrazingsperiode de graasdruk in de typen varieert. Het verloop verschilt per type, maar is over de 3 onderzochte jaren in grote lijnen consistent binnen de typen, met enkele uitzonderingen (**AC**-type en **Ps**-type). Op grond hiervan kunnen de vegetatietypen in 3 groepen worden verdeeld.

- Vegetatietypen met een midzomerdepressie in de graasdruk.

Deze groep wordt gevormd door de droge graslandtypen **Ca** en **AF**. De midzomerdepressie in het **Ca**-type begint door de eerder optredende groeistagnatie als gevolg van vochttekort vroeger dan in het **AF**-type, maar de graasdruk neemt er ook eerder weer toe, dank zij het aanbod en de consumptie van *Carex arenaria*. Deze soort blijft ook bij droogte groen. Beide typen, **Ca** en **AF** worden vooral in de voorzomer en herfst begraasd en dan in het bijzonder het korte micro-patroonelement.

- Vegetatietypen met een midzomermaximum in de graasdruk.

In de eerste plaats zijn dit de kort afgevreten vochtige natte grasland-typen **Cch**, **Ccl** en **AC** (foto 42). In deze typen reflecteert het graasdrukverloop de primaire produktie. Het **Cch**-type piekt vroeger in het seizoen en tendeert naar een late zomerdepressie met een hergroei in september–oktober; het kan als overgangstype tussen groep



Figuur 51. Seizoensvariatie in de graasdruk in 9 vegetatietypen in het Junner Koeland in 1982, 1983 en 1984.

A

Foto 42. Het in de oude meander gelegen *Agrostis canina/Carex nigra*-type staat soms tot mei onder water. De produktie komt er laat op gang (A, mei 1984). Vrijwel alle produktie wordt geconsumeerd, waardoor een gazonstructuur ontstaat (B, september 1982).

a en b worden beschouwd. In het natte ruigtkruidentype **G** worden *Glyceria maxima* en *Acorus calamus* in de tweede helft van de zomer intensief begraasd.

- Vegetatietypen zonder een duidelijk maximum of minimum in de midzomerperiode.

In deze groep vinden we typen met een minder duidelijk seizoensverloop. Het **N**-type vertoont een geleidelijk toenemende begrazingsdruk over het seizoen. Het levert vooral in de tweede helft van het seizoen z'n bijdrage aan het menu van de runderen in de vorm van *Festuca rubra, Holcus lanatus* en *Agrostis capillaris*. De soort *Nardus stricta* wordt sterk gemeden. In het **DJ**-type verloopt - met wisselingen - de graasdruk overwegend complementair aan die van het vorige type, met een over het seizoen dalende lijn. Van het sleedoorn-struweel (**Ps**) wordt het meest in de voorzomer gevreten met soms een kleine opleving in de nazomer. Opvallend in dit type is dat de toename in de begrazingsdruk per jaar van 1982 naar 1984 gepaard gaat met een vervroeging in het seizoen, hetgeen mogelijk duidt op toegenomen mineralentekort in het dieet.

Fluctuaties in de graasdruk kunnen op 2 manieren worden vergeleken met het aanbodsverloop, door vergelijking binnen één type over het seizoen en door vergelijking van typen binnen één maand. De eerste exercitie levert alleen een positief verband op tussen de graasdruk en de lopende produktie in de sterk begraasde korte vegetatietypen van de tweede groep. Een positief verband met de V_{os} en as-percen-

B

tages in de fytomassa werd in 1982 en 1983 gevonden met het **AF**-type.

Interessanter in dit kader is de tweede vergelijking. Immers, de herbivoor staat als het ware elke maand (of dag) opnieuw voor de keuze waar hoelang te grazen. De uiteindelijke graasdruk per type of lokatie per jaar vormt de resultante van deze steeds opnieuw terugkerende beslissingen. Uit de vergelijking van de graasdruk en het aanbod over de vegetatietypen per maand blijkt een significante positieve correlatie van het asgehalte (variërend tussen 5,4 en 12,0 %) met de graasdruk. Het V_{os}-gehalte geeft eveneens een positief verband, maar dit is niet significant. Het beeld, dat naar voren kwam uit de type-selectie op jaarbasis wordt hierdoor nog eens versterkt: het mineralengehalte vormt de primaire factor, maar er is zeker ook sprake van selectie op V_{os}.

Maximalisatie van de mineralenopname

Zijn deze resultaten plausibel? Wanneer we er vanuit gaan dat de mineralenopname voornamelijk via de consumptie van plantemateriaal verloopt en niet via de opname van grond of drinkwater, dan kan de netto-opname worden gekwantificeerd met:

netto mineralenopname = droge stof-opname × mineralengehalte van de droge stof
× benuttingsgraad van de mineralen

Maximalisatie van de netto mineralenopname is mogelijk door maximalisatie van de opname van droge stof en maximalisatie van de mineralengehalten, als we uitgaan

van een constante benuttingsgraad. Uit de resultaten van het Junner Koeland onderzoek blijkt dat de dieren – passief of actief – selecteren op een mineralengehalte hoger dan 6,5 %, maar hoe staat het met de eerstgenoemde variabele, de droge stof-opname?

De opname van droge stof kan worden beschouwd als een transfer van materie van de vegetatie naar de pens. Deze stroom kan bij herkauwers in principe aan 2 kanten gelimiteerd worden. Enerzijds is er sprake van een beperkte bergingscapaciteit in de pens, anderzijds heeft het dier een beperkte consumptiecapaciteit samenhangend met de eigenschappen van de bek en de vegetatie. De bergingscapaciteit (de 'voluntary daily intake', of de hoeveelheid die per dag kan worden geborgen) van de pens is afhankelijk van de ledigingssnelheid ervan via vertering, de doorstroming van onverteerde delen en van de verdichtingssnelheid van de droge stof in de pens. Zowel de verteringssnelheid als de doorstromingssnelheid zijn positief gecorreleerd met de V_{os} van het menu. Met andere woorden, door selectie op V_{os} vergroot de herkauwer de verteringssnelheid en de doorstromingssnelheid, dus de bergingscapaciteit en dus de droge stof-opname en daardoor de bruto mineralenopname, althans bij gelijkblijvende of stijgende concentratie. Het is daarom aannemelijk dat er in geval van mineralendeficiëntie en een beperkte bergingscapaciteit niet alleen op het mineralengehalte wordt geselecteerd maar ook op het V_{os}-gehalte. Dit laatste heeft dan mogelijk niet meer als primaire functie de maximalisering van de opname van verteerbare energie, maar de maximalisering van de droge stof-opname. De mineralen komen immers grotendeels vrij bij de vertering van de celinhoud. De benutting van de mineralen is veel minder afhankelijk van de vertering van de celwand, die voor de energiebenutting wel erg belangrijk is, althans bij typische grazers (zie bijdrage Prins). De maximale droge stof-opname wordt bij runderen gerealiseerd bij een V_{os}-gehalte tussen 65 en 70 % (Van Soest, 1982).

Ten slotte speelt het V_{os}-gehalte indirect een rol bij de tweede limiterende factor. De consumptiecapaciteit is de hoeveelheid droge stof die per dag kan worden opgenomen als er geen sprake is van beperking door de bergingscapaciteit. De consumptie kan in dit geval worden gekwantificeerd met:

opname = graastijd × hapsnelheid × hapgrootte

De graastijd (uren per dag per dier) in het Junner Koeland stijgt in het seizoen van circa 7 uur in de voorzomer tot circa 9,5 uur in de herfst. Dat wil zeggen dat de maximum graasduur van runderen (10–12 uur) nog niet is bereikt. De hapsnelheid en de hapgrootte, die samen de opnamesnelheid bepalen, zijn beide afhankelijk van de vegetatiestructuur en -textuur (Scarnecchia et al., 1985). Goed verteerbaar jong materiaal, mits niet te kort, is beter opneembaar dan lang, oud en stengelig materiaal. Het breekt makkelijker af en hoeft minder gekauwd te worden. Selectie op een hoog V_{os}-gehalte zal – binnen bepaalde grenzen van fytomassa en hoogte – dan ook een verhoging van opnamesnelheid betekenen, zowel van droge stof als van mineralen.

Conclusies

De belangrijkste verklarende factor in de selectie van vegetatietypen en mogelijk ook in de lokatie-selectie van het grazend jongvee lijkt in het Junner Koeland het mineralenaanbod. Nader onderzoek moet uitwijzen of het alleen om fosfor gaat of dat ook deficiënties van andere mineralen in het geding zijn. Het mineralengehalte van vegetaties is afhankelijk van de bodem, maar ook van de soortensamenstelling (successiestadium) en het fenologisch stadium van de vegetatie en dus van de graasdruk op langere en kortere termijn. De bodemgebonden factoren bepalen slechts de potentie, de graasdruk bepaalt de realisering. Aangezien in het algemeen de mineralengehalten van groeiende, korte vegetaties hoger zijn en/of langer in het seizoen hoog zijn dan van ruigtkruidenvegetaties of verruigd grasland op dezelfde standplaats, betekent dit dat het handhaven van een hoge graasdruk tot 'facilitatie' leidt. Hetzelfde geldt mutatis mutandis ook voor de V_{os}-gehalten.

Mineralengehalten in de vegetatie van een vervangingsreeks lijken relatief eenvoudig te voorspellen. Op grond hiervan wordt verwacht dat de bodem geen absolute maar wel een belangrijke voorspeller zal blijken te zijn van de ruimtelijke verdeling van de gemiddelde jaarlijkse graasdruk. Het Junner Koeland biedt een unieke kans om dit te verifiëren door vergelijking van graasdrukvegetatie- en bodempatronen.

Het gevonden significant positieve verband tussen graasdruk en het V_{os}-gehalte in de fytomassa kan worden geïnterpreteerd als maximalisatie van de energieopname, maar evengoed als maximilisatie van de droge stof-opname en daarmee van de mineralenopname. Beide interpretaties sluiten elkaar niet uit.

Toename van de fytomassa en van de produktie leidt alleen tot een toenemende graasdruk als er sprake is van een kwalitatief goed aanbod. Voor het overige is er een negatief verband tussen de begrazingsdruk en de fytomassa.

Konijnen blijken runderen van hun meest aantrekkelijke foerageergebied te kunnen verdringen door voedselconcurrentie. In het Junner Koeland betekent dit een aanzienlijke reductie van de voor het jongvee beschikbare oppervlakte mineraalrijk grasland (**Ccl**; **AC**). Opvallend is dat dit leidt tot een verhoogde vraatdruk op sleedoorn-struwelen in de maanden mei en juni.

Op grond van de resultaten van het onderzoek naar het foerageergedrag en terreingebruik door jongvee in het Junner Koeland kunnen meer algemeen geldende conslusies worden getrokken.

Verklaring en voorspelling van selectie tijdens het foerageergedrag van grote herbivoren zal in de eerste plaats moeten worden gebaseerd op de vaststelling van de limiterende factor of factoren. Van elke factor moet bekend zijn: het relatieve belang van de factor voor het dier ten opzichte van andere factoren (importantie) en het verschil tussen behoefte(norm) en beschikbaarheid in het dier, het voedsel of het milieu (deficiet). Importantie en deficiet zullen in theorie maatgevend zijn voor de drijvende kracht achter de selectie.

In de tweede plaats moet worden vastgesteld wat het aanbod is van de limiterende voedselcomponent in het terrein. Door middel van simulatie kan worden nagegaan in hoeverre bij alternatieve foerageerstrategieën de behoeften (tekorten) gedekt kunnen worden. Uitgaande van optimaal foerageergedrag zal het dier die foerageerstrategie kiezen die z'n tekorten (deficiet $\times$ importantie) het meeste opheft.

Bij simulaties van terreingebruik op langere termijn moet worden betrokken dat terrein en herbivoor onder invloed van een bepaald langdurig terreingebruik veranderen. Dit betekent dat een gedragsimulatie-model moet worden gecompleteerd met een vegetatiesuccessie-model en een herbivoor-performance-model (figuur 45). Zonder een realistisch conceptueel model zal een mathematische uitwerking nooit praktische betekenis kunnen krijgen.

Invloed van grote grazers in het New Forest

R.J. Putman

Inleiding

Het New Forest in Hampshire, Zuid-Engeland, is een gevarieerd gebied van 37 500 ha dat in de 11e eeuw tot een zogenaamd Royal Hunting Forest werd bestemd. Sinds die tijd is het steeds intensief begraasd geweest door herten en door grote populaties vrij levende runderen en pony's volgens een gemeenschappelijk beweidingssysteem (zogenaamde 'Common Rights', Tubbs, 1968; Putman, 1986).

De gevarieerde levensgemeenschappen van het New Forest zijn ontwikkeld onder invloed van eeuwen zeer intensieve begrazing. Daarmee is het New Forest een ideaal studiegebied om zowel lange- als korte-termijneffecten van begrazing op de vegetatie te bestuderen. Er leven momenteel zo'n 2500 herten (edelhert, sikahert, damhert, ree) in het gebied en daarnaast grazen er nog 3500 pony's en 2000 stuks rundvee. Van de hertesoorten hebben het edel- en het sikahert een zeer lokale verspreiding terwijl het ree weinig voorkomt; alleen damherten zijn overal in ruime aantallen aanwezig. De grootste effecten op de vegetatie worden dan ook veroorzaakt door damherten, rundvee en pony's.

In dit hoofdstuk wordt eerst het terreingebruik van deze drie soorten behandeld; vervolgens wordt getracht om de graasdruk op de vegetatie te kwantificeren. Daarna komen de effecten van begrazing op de verschillende plantengemeenschappen aan de orde.

New Forest

Binnen het hele New Forest gebied van 37 500 ha wordt ongeveer 17 500 ha met een raster tegen begrazing beschermd. Dit omrasterde deel wordt gebruikt voor landbouw of commerciële houtproduktie. Momenteel is 2610 ha bedekt met loofbos, 4500 ha met naaldbos en 1175 ha met gemengd bos. De resterende 9000 ha bestaat uit landbouwgebied, steden en dorpen. Terwijl voor de herten het hele New Forest toegankelijk is, zijn de runderen en de pony's uitsluitend op de niet ingerasterde 20 000 ha aangewezen.

De diversiteit aan vegetatietypen in dit zogenaamde 'Open Forest' is groter dan voor een dergelijk oppervlak verwacht kan worden. Dit kan worden toegeschreven aan een grote variatie in bodemfactoren. Sterk uitgespoelde en zeer arme plateaus van grind en grove zanden komen veel voor, met name in het noordelijk deel. Hierop groeien door struikheide *Calluna vulgaris* gedomineerde droge heidegezelschappen.

Foto 43. Heidelandschap in het New Forest.

In de lagere delen en waar het grindplateau is geërodeerd bevinden zich op vruchtbare klei- en leemgronden gemengde loofbossen. Deze bestaan voornamelijk uit beuk en eik met een ondergroei van hulst. De open plekken in het bos worden gekoloniseerd door gewoon struisgras, *Agrostis capillaris*. Veel van de rijkere bossen zijn in de afgelopen 100 jaar afgerasterd en bestaan nu uit een commerciële beplanting. Op de rijkere gronden komt ook een reeks van zure graslandgezelschappen voor, die gedomineerd worden door het ruwe gras *Agrostis curtisii* en minder door pijpestrootje, *Molinia caerulea*. Deze graslanden worden gedomineerd door adelaarsvaren *Pteridium aquilinum* en, met name in het zuiden, door gaspeldoorn *(Ulex europaeus)*. Waar de drainage stagneert in dalen neemt de dominantie van Calluna af en neemt de soortenrijkdom van de heidevegetatie toe. Er is een duidelijke overgang van de droge hei, via een vochtige naar een natte heidegemeenschap met een toenemende abundantie van dophei, *Erica tetralix* en pijpestrootje. Ook verschijnen hier echte 'natte' soorten als beenbreek *(Narthecium ossifragum)* en diverse *Juncus*-soorten. De overgang eindigt vaak in moerasgezelschappen. De moerassige dalen bevatten enkele van de soortenrijkste vegetatietypen van het New Forest.

De soortensamenstelling varieert aanzienlijk in relatie tot de voedselrijkdom van het aangevoerde grondwater en verschillende vegetatietypen kunnen worden onderscheiden. Het vegetatietype met de grootste verspreiding wordt gedomineerd door pollen Molinia met *Eriophorum angustifolium* en veenmossoorten tussen de pollen. In sommige natte dalen hebben zich bossen ontwikkeld met de wilg *Salix atrocinerea*, zwarte els *Frangula alnus*, vuilboom *Alnus glutinosa* en andere boom-

soorten en met een gevarieerde kruidlaag waaronder de grote polvormende zeggesoort *Carex paniculata*. Waar het terrein goed afgewaterd wordt door een van de vele kleine stroompjes die het New Forest doorsnijden, eindigt de heidevegetatie abrupt aan de rand van smalle alluviale stroken langs de riviertjes. Deze beekafzettingen dragen grasland, meestal gedomineerd door kruipend struisgras *Agrostis canina*, afgewisseld met stukken rivierbos. Deze zogenaamde 'streamside lawns' zijn erg voedselrijk doordat ze regelmatig overstroomd worden door basen-rijk water.

In het New Forest komt praktisch geen natuurlijke vegetatie meer voor en de meeste gebieden zijn in de loop van de tijd onderworpen aan menselijk beheer. Dit heeft geleid tot het ontstaan van een aantal nieuwe vegetatietypen, waarvan de meest opvallende de zogenaamde 'reseeded lawns' zijn. Dit zijn stukken ruig grasland die tijdens de tweede wereldoorlog werden ingerasterd, geploegd, bemest, en waar aardappelen en haver werden verbouwd. Aan het einde van de oorlog werden ze ingezaaid met gras, waarna het raster werd weggehaald. Veel van de ingezaaide soorten zijn sindsdien uit de grasmat verdwenen. Natuurlijke graslandsoorten zijn teruggekomen, maar de gebieden hebben nog steeds een eigen vegetatietype. Rond 1970 werden nog andere pogingen gedaan om de graslanden te verbeteren door bepaalde delen vrij van adelaarsvarens te maken en het grasland te bekalken. Deze verbeterde terreinen vormen weer een andere karakteristieke vegetatie-eenheid (de zogenaamde 'Commoners Improved Grasslands').

Ten slotte vond ook op de heidevegetaties voortdurend actief beheer plaats. Er werd gemaaid of gebrand binnen een rotatiesysteem, zodat elk stuk hei van behoorlijke afmeting uit een mozaïek bestond van deelgemeenschappen in ouderdom variërend van 0–12 jaar. Een meer volledige beschrijving van het gebied is te vinden in Tubbs (1968) en Putman (1986).

Herbivoren

Zoals in de inleiding reeds is gezegd, worden de grootste effecten op de vegetatie veroorzaakt door de 1800 damherten, de 2000 runderen en de 3500 pony's. Van deze soorten hebben de pony's de grootste invloed. Als enige niet-herkauwer tussen de herbivoren, is het eenmagige paard aangepast aan een voedselselectiestrategie die berust op een grote doorstroming van minder goed verteerbaar materiaal. Samen met het vermogen om veel dichter bij de grond te kunnen grazen dan andere soorten, maakt dit de pony wellicht tot de soort met de grootste enkelvoudige invloed op de New Forest vegetatie (Putman, 1986).

Begrazingsdruk

Berekend kan worden dat het New Forest als geheel op dit moment ongeveer 2500 ton herbivore biomassa herbergt op een oppervlak van ongeveer 20 000 ha. Dit getal geeft echter geen realistisch beeld van de werkelijke invloed op de verschillende vegetatietypen, omdat de invloed van de herbivoren geenszins uniform over het gebied is verdeeld. Sommige vegetatietypen worden slechts zelden bezocht; andere zijn speciaal in trek als schuilplaats en dus sterk onderhevig aan betreding; weer

andere zijn favoriete foerageergebieden en dus zowel onderhevig aan graasdruk als aan betreding. Bovendien vertoont de gebruiksintensiteit een sterke seizoensvariatie.

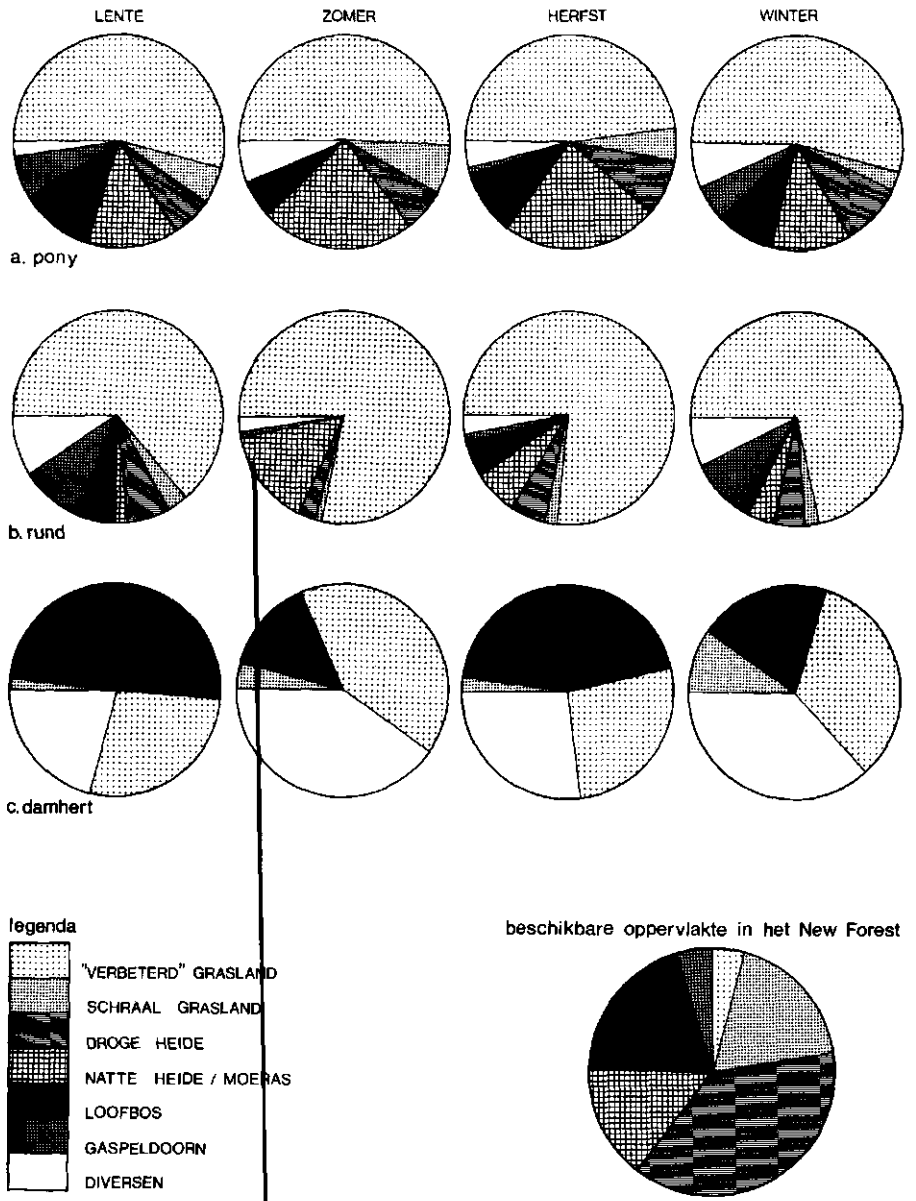
Om de werkelijke invloed van de grote herbivoren op de vegetatie duidelijk voor ogen te krijgen is het nodig om eerst het patroon van het terreingebruik voor elke soort te evalueren. Sinds 1977 zijn gedetailleerde studies verricht naar het gedrag en de oecologie van de belangrijkste soorten (runderen en pony's: Putman et al., 1982a, 1982b, 1986; Pratt et al., 1986; damherten: Jackson, 1974; Putman, 1986; sikaherten: Mann, 1983; Putman, 1986). Uit deze studies kunnen we een beeld verkrijgen van het soortspecifieke patroon van het terreingebruik van elke soort. Bovendien kan uit studies over de samenstelling van het dieet of het foerageergedrag in vegetatietypen het belang van elk vegetatietype in termen van voedselproduktie verduidelijkt worden. Met deze benadering kan de druk van de herbivoren op een gebied tamelijk precies berekend worden: in termen van dier-minuten, of dier-graasminuten per oppervlakte-eenheid van de verschillende vegetatietypen.

Het belang van het kwantificeren van de effectieve begrazingsdruk kan duidelijk gedemonstreerd worden aan de hand van een analyse van het gebruik dat pony's maken van de verschillende vegetatietypen (figuur 52a, uit Putman et al., 1982a, 1982b). Dit illustreert heel duidelijk dat de gebruiksintensiteit nogal verschilt per vegetatietype. Heidevelden en moerasgebieden worden zeer weinig benut. Bossen (met name loofbossen) worden het hele jaar voor beschutting en ook om te foerageren gebruikt; maar het meest intensief geëxploiteerd zijn de verschillende, zogenaamde verbeterde graslanden 'improved lawns', die soms een extreem hoge begrazingsdruk kennen. In feite zijn de pony's bijna de helft van de tijd (over het hele jaar genomen) op deze graslanden te vinden. Het percentage waarnemingen (van het totaal aantal waargenomen dieren op alle vegetatietypen) schommelt steeds tussen de 35 en 50 %. Hetzelfde beeld wordt verkregen uit een analyse van het graasgedrag van de pony's. Bijna 50 % van alle pony-graastijd is geconcentreerd op slechts ongeveer 1140 ha verbeterd grasland. Een dergelijk verschil in gebruik van vegetatietypen is ook waargenomen bij de andere soorten herbivoren (figuur 52b en 52c) en benadrukt het belang van analyses van het terreingebruik.

Een alternatieve benadering om gebruiksintensiteit te meten is om de dieetsamenstelling van de verschillende grazers te analyseren (onder andere Jackson, 1977; Putman et al., 1986) en om te bepalen hoeveel van de verschillende voedselplanten

Tabel 33. Totale bovengrondse produktie en consumptie in verschillende New Forest graslanden tijdens het groeiseizoen van 1979 (in $g \cdot m^{-2}$).

Vegetatietype	Produktie	Consumptie	Consumptie als % van produktie
Reseeded lawns	215	212	98,6
Streamside lawns	472	372	78,8
Common improved grassland	310	268	86,5
Acid grassland	151	167	110,6



Figuur 52. Het gebruik van verschillende habitats voor grazen door pony's en runderen in het New Forest.

Foto 44. De beekbegeleidende graslanden worden bijzonder intensief begraasd door zowel de pony's als de runderen.

gegeten is (Putman, 1986). Het gezamenlijk effect van alle herbivoren kan echter eenvoudiger bepaald worden door de totale bovengrondse plantaardige produktie en het percentage dat daarvan gegeten wordt te meten. Deze benadering levert een onafhankelijke maat voor de begrazingsdruk. Uit tabel 33 blijkt welk een groot percentage van de produktie gegeten wordt op de verschillende graslandtypen. Zelfs gedurende het groeiseizoen kan 80–100 % van de maandelijkse primaire produktie door de grazers worden opgenomen.

Effecten van begrazing op de vegetatie

De potentiële effecten van intensieve begrazing op de vegetatie kunnen als volgt worden samengevat (zie de bijdrage van Bakker):

- verandering in soortensamenstelling door het verlies van begrazings- gevoelige soorten en/of een toename van begrazings-tolerante soorten
- verandering in structuur: intensieve begrazing resulteert in een verlies aan structuurdiversiteit
- mogelijke omzetting van de ene levensgemeenschap in een andere
- verandering in de nutriënten-cyclus zowel binnen als tussen plantengemeenschappen
- stimuleren of juist doen verminderen van de primaire produktie

Elk van deze effecten kan geïllustreerd worden aan de hand van voorbeelden uit het begrazingssysteem van het New Forest.

Zelfs bij matige begrazingsdruk kunnen bepaalde graas-gevoelige plantesoorten al uit de vegetatie verdwijnen. Zo is gebleken dat veel arctische soorten coniferen (bij voorbeeld de fijnspar) bijzonder gevoelig kunnen zijn, zòzeer zelfs dat ze al dood gaan bij een heel licht niveau van begrazing (J. Bryant, pers. med.). Dit geldt ook voor bepaalde gematigde loofhoutsoorten zoals de lijsterbes *(Sorbus aucuparia).*

Bij een zware begrazingsdruk kunnen zelfs matig graas-resistente soorten uitgeroeid worden als ze erg lekker zijn. Soorten kunnen dus uit de vegetatie verdwijnen als ze òf heel smakelijk zijn, òf graas-intolerant zijn. Daarentegen kunnen soorten in het voordeel komen als ze erg graas- resistent zijn (door morfologische of chemische verdediging) of als ze graas-tolerant zijn (door morfologische of fysiologische aanpassing). Begrazing beperkt de verspreiding en het succes van potentieel competitieve soorten, bevordert de uitbreiding van bestaande graastolerante of graas- resistente soorten en bevordert de vestiging van nieuwe soorten. In bijna alle vegetatietypen binnen het New Forest is het mogelijk om deze effecten te demonstreren.

De zogenaamde 'reseeded lawns', in de jaren vijftig ontstaan door inzaaien van graslandmengsels (met als belangrijkste soorten kropaar *(Dactylis glomerata)* en witte klaver *(Trifolium repens)*, hebben een enorme verandering in soortensamenstelling laten zien in de opeenvolgende jaren. Veel van de oorspronkelijk aanwezige geprefereerde soorten zijn al bijna helemaal verdwenen, terwijl gewoon struisgras een steeds groter oppervlak inneemt (tabel 34). Vergelijkbare effecten treden op in de bodemflora van de loofbossen en nog het meest opvallend in de struiklaag in de bossen (Mann, 1978; Putman, 1986). Gewone struiklaag-soorten als meidoorn *(Crataegus monogyna)*, sleedoorn *(Prunus spinosa)*, berk (*Betula* sp.) en andere struiken zijn vrijwel volledig afwezig in het New Forest. Door de zeer intensieve begrazing zijn deze soorten bijna volledig uitgeroeid (tabel 35). Aan de andere kant heeft hulst *(Ilex aquifolium)*, een resistentere soort, een veel grotere verspreiding en abundantie in het New Forest in vergelijking met overeenkomstige bosgebieden elders.

Het is echter niet alleen door het grazen zelf dat grote herbivoren de soortensamenstelling van de vegetatie kunnen veranderen. Betreding heeft een direct effect en urine en mest kunnen ook veranderingen veroorzaken doordat lokaal de bodemgesteldheid sterk gewijzigd kan worden. Heideplanten bij voorbeeld kunnen gemakkelijk beschadigd worden door betreding en de scheuten gemakkelijk gedood worden als ze in contact komen met urine. Soorten als blauwe zegge *(Carex panicea)*, pijpestrootje en gewoon struisgras kunnen, hoewel ze kunnen verbranden in direct contact met urine, snel herstellen en daarmee beter groeien in de verrijkte bodem. Zo kunnen ook in de heideterreinen betreding, urine en faeces soortsveranderingen induceren.

Wellicht het mooiste voorbeeld wordt gevonden op de 'verbeterde graslanden' waar vegetatietypen onderscheiden kunnen worden, corresponderend met gebieden waar dieren grazen en mesten. Als pony's dergelijke graslanden gebruiken, vestigen ze op bepaalde plekken latrines, waar ze steeds heen gaan om te defaeceren. Geen

Tabel 34. Soortensamenstelling (% bedekking) in een (in 1958) 'reseeded lawn' in 1963 en 1979. (Uit Putman et al., 1982a, 1982b.)

Soort	1958[1]	1963	1979
Agrostis canina		1,5	
A. capillaris		47,8	51
Cynosurus cristatus		1,2	0,9
Dactylis glomerata	58	6,8	2,4
Festuca rubra		2,9	
Holcus lanatus		1,1	1,2
Lolium perenne		2,0	2,5
Poa annua		0,2	0,7
Poa sp.		0,9	0,9
Sieglingia decumbens		0,6	0,6
Vulpia bromoides		5,3	0,1
Bellis perennis		4,7	6,3
Cerastium holosteoides		0,6	0,2
Hieracium pilosella		0,2	0,3
Hypochoeris radicata		3,2	3,8
Leontodon autumnalis		3,7	1,8
Lazula campestris		0,8	2,0
Plantago lanceolata		0,3	7,4
P. major		0,2	
Potentilla erecta		0,3	0,1
Prunella vulgaris		0,9	0,6
Ranunculus sp.		0,5	0,4
Sagina procumbens		1,2	0,4
Senecio jacobaea		0,3	0,1
Taraxacum officinale		0,5	1,6
Trifolium dubium		0,4	0,3
T. pratense	10	0,6	
T. repens	32	12,8	3,2

1. Aandeel (%) in zaaimengsel

enkele herbivoor foerageert in de onmiddellijke nabijheid van eigensoortige verse mest en als resultaat ontstaat er een mozaïek van gebieden met kort gras waar de pony's grazen en onbegraasde maar voedselrijke latrinegebieden (vergelijk ook Odberg & Francis Smith, 1976, 1977; Archer, 1973). Het is niet te verwachten dat dit effect blijvend is in een meersoortig graassysteem, maar de activiteiten van de andere herbivoren tasten het mozaïekpatroon hier niet wezenlijk aan. De belangrijkste andere herbivoren zijn de runderen. Door hun gebitsstructuur kunnen ze niet op de door de pony's gecreëerde korte grasmat foerageren, maar worden ze gedwongen te grazen in de latrine gebieden. Daar de runderen zelf geen traditionele latrines hebben blijft ook hun mest voornamelijk in de pony-latrinegebieden. Het resultaat

Tabel 35. Aantal bomen in een cirkel met straal van 10 m in een begraasd en een onbegraasd bosperceel.

Soort	Begraasd	Onbegraasd
Fagus sylvatica	2,54	22,4
Quercus sp.	1,75	12,9
Pinus sylvestris	1,0	43,25
Larix sp.	0,35	6,3
Betula sp.	0,25	65,25
Pseudotsuga menziesii	0,15	13,6
Ulex europaeus		19,66
Ilex aquifolium		17,05
Crataegus monogyna		0,96
Prunus spinosa		0,6
Salix sp.		23,8

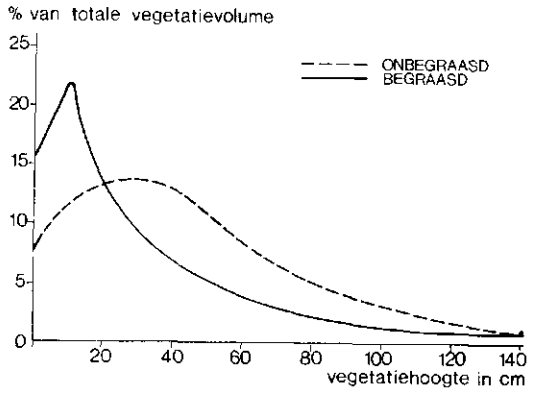
is nog een extra bemestend effect en de soortensamenstelling van de latrine gebieden verschilt dan ook sterk van de intensief begraasde foerageergebieden van de pony's (Edwards & Hollis, 1982).

Structuurveranderingen

Een van de meest duidelijke effecten van intensieve begrazing is een reductie in de structuurdiversiteit van de vegetatie. De zeer kort afgegraasde gebieden in de 'verbeterde graslanden' bevatten geen plantenmateriaal hoger dan enkele millimeters en zij missen dus veel van de structuurlagen van een ontwikkeld, onbegraasd grasland. Bovendien wordt ook de structuur in de bossen genivelleerd door het verdwijnen van de meeste struiken.

De effecten van begrazing op de structuur van de vegetatie zijn echter niet beperkt tot het simpel verdwijnen van biomassa op een bepaald structuurniveau. De al eerder besproken soortsveranderingen op zichzelf betekenen al een structuurverandering. De zich uitbreidende resistente soorten hebben vaak een 'laag-bij-de-grondse' groeivorm zoals het zodevormende gewoon struisgras en de rozetvormende soorten madeliefje *Bellis perennis* en smalle weegbree *Plantago lanceolata* (tabel 34). Dergelijke veranderingen in groeivorm in begraasde graslanden zijn ook door andere auteurs beschreven (onder andere McNaughton, 1979a). Vergelijkbare effecten zijn ook in de bossen waar te nemen. Hoewel hier het ontbreken van ondergroei, behalve hulst, en ook de aanwezigheid van een scherpe graaslijn op een hoogte van 1,8 meter het meest opvallend is, zijn er andere meer subtiele structuurverschillen. Mann (1978) vergeleek de biomassastructuur van de struiklaag in een begraasd bos met die in een onbegraasd bos in het New Forest (figuur 53). Onder invloed van begrazing neemt de hoeveelheid biomassa in de lagere hoogteklassen toe.

Door hoge begrazingsdruk is bosregeneratie onmogelijk. Alleen wanneer door de



Figuur 53. Het verloop van het door de vegetatie ingenomen volume met de hoogte in begraasde en onbegraasde vegetatie.

Foto 45. Het eten aan bomen levert een duidelijke graaslijn op terwijl er in de bossen praktisch geen natuurlijke verjonging plaatsvindt.

Foto 46. De hoge begrazingsdruk in het New Forest heeft een sterk remmende werking op de successie van de vegetatie naar bos.

een of de andere oorzaak de graasdruk veel lager is, kunnen zaailingen zich vestigen, zodat regeneratie kan optreden. Het gevolg is dat de loofbossen een merkwaardige leeftijdsopbouw vertonen met slechts drie leeftijdsklassen: gekiemd tussen 1663–1763, 1860–1910 en 1930–1945 (Peterken & Tubbs, 1965). In deze perioden was het aantal grazende dieren sterk verminderd. De regeneratie van 1860–1910 volgde op het afschieten van de meeste herten, nadat de kroon afstand had gedaan van haar jachtrechten in 1851; die van 1930–1945 viel samen met lagere marktprijzen van vee in de economische recessie van die tijd.

Vervanging van vegetatiegezelschappen

Als veranderingen in de soortensamenstelling van vegetatietypen, als gevolg van grazen, betreden en bemesten, een langere periode aanhouden. kunnen er grote verschuivingen in structuur van de gemeenschap optreden. Zelfs zodanig dat er vervanging plaatsvindt van het ene gezelschap door een ander. Het voortdurend gebruik van bossen zonder aandacht voor regeneratie zou uiteindelijk kunnen leiden tot de vorming van graslanden, net als bij de parkachtige savannen in Afrika, die hun successie niet kunnen voortzetten door vuur en de periodiek sterke invloed van olifanten.

Over een kortere periode vinden er subtielere veranderingen plaats. Urineplekken

in de heide kunnen leiden tot het verlies van bepaalde basen- intolerante soorten als struikheide, dopheide en *Agrostis curtisii* en tot de vestiging van andere als gewoon strukgras. Doordat de heide, grenzend aan de graslanden, door de pony's als latrines gebruikt wordt, neemt het graslandoppervlak steeds toe. Naarmate het aantal zuurminnende soorten daar afneemt en vervangen wordt door grassen zullen deze gebieden uiteindelijk ook als graasgebieden benut worden. Voortdurende begrazing versterkt de grasmat en voorkomt successie naar heide. Dezelfde factoren beïnvloeden de ontwikkeling van plekken met gaspeldoorn die zich ook aan de randen van de graslanden bevinden (Putman et al., 1982a, 1982b).

Veranderingen in de nutriëntencyclus

Omdat het New Forest een enorme biomassa aan grazende herbivoren draagt, is steeds een groot deel van de beschikbare hoeveelheid nutriënten gebonden in dierlijk weefsel. Nutriëntencycli worden als het ware verkort en het systeem wordt kwetsbaarder (Putman & Wratten, 1983). Bodem en vegetatie worden armer aan nutriënten. Bovenop deze algemene effecten komt dan nog het actuele begrazings- en bemestingspatroon waardoor er verplaatsing optreedt van nutriënten van de ene plantengemeenschap naar de andere. Dit is duidelijk geïllustreerd aan de hand van het al genoemde gebruik door pony's en runderen van de verbeterde graslanden.

Tussen de door de pony's onderhouden graas- en latrinegebieden vindt een groot transport van nutriënten plaats. Continu worden nutriënten getransporteerd naar de latrinegebieden en continu worden nutriënten verwijderd van de graasgebieden. De activiteiten van de runderen beïnvloeden deze nutriëntenstroom niet, omdat ze voornamelijk in de pony- latrines grazen en defaeceren. De meest consistente verschillen zijn gevonden in de fosfor- en kaliumgehalten van de bodem. In de latrinegebieden was het P-gehalte een factor 1,2 hoger en het K-gehalte een factor 1,7 hoger (Putman et al., 1982a). Ook het gehalte aan organische stof is in de latrinegebieden steeds een beetje hoger. Alleen wanneer door periodieke overstromingen de mest beter wordt gespreid wordt het nutriëntentransport teniet gedaan.

Veranderingen in primaire produktie

Een verstoring van de nutriëntencyclus of het continu verminderen van de beschikbare nutriënten in een gebied zal niet alleen leiden tot een verandering in de vegetatiesamenstelling, maar ook tot een vermindering van de produktiviteit (Putman et al., 1982a, 1982b). Bovendien heeft het grazen zelf ook directe effecten op de produktiviteit. In verschillende studies (bij voorbeeld Grant & Hunter, 1966; Krefting et al., 1966; Hodgson, 1974; Wolff, 1978) is gevonden dat grazen en 'browsen' de produktiviteit beïnvloedt. Lage begrazingsniveaus stimuleren hergroei en bevorderen de produktiviteit, maar een hoge begrazingsintensiteit onderdrukt de groei doordat het fotosynthetisch oppervlak beneden een bepaalde waarde komt.

In het New Forest wordt in de bossen slechts een gering deel van de produktie gegeten en kunnen er geen veranderingen in de produktie aangetoond worden. Op de graslanden ligt dit heel anders. Hier zijn de effecten van de begrazingsdruk

onderzocht door produktiviteitsmetingen in natuurlijke graslanden onder een verschillende begrazingsdruk met elkaar te vergelijken. De eerste resultaten wijzen erop dat de produktiviteit van de graslanden, door de huidige hoge begrazingsintensiteit, minder dan de helft (tot soms slechts 1/10e) is van het niveau bij geen of veel minder intensieve begrazing (Putman, 1986).

Conclusie

Het New Forest omvat een systeem van plantengezelschappen dat zich ontwikkeld heeft in een periode van 900 jaar, onder invloed van een ongewoon hoge begrazingsdruk van grote herbivoren. De effecten zijn dramatisch, maar benadrukken slechts extra de processen die zich in elke gemeenschap met grote herbivoren voordoen. De resultaten laten duidelijk zien hoe belangrijk grote grazers zijn in het structureren en handhaven van het oecosysteem waar ze deel van uitmaken. Het beheer van deze grazers en het beheer van de vegetatie zijn nauw met elkaar verbonden, omdat immers de dieren zelf de belangrijkste milieufactor voor de vegetatie vormen.

Grote herbivoren in het natuurbeheer

S.E. van Wieren

Inleiding

Het beantwoorden van de vraag welke herbivoren of combinatie van herbivoren geschikt is om in te zetten in een natuurterrein wordt sterk bepaald door de doelstelling van dit terrein. Een doelstelling gericht op de regeneratie van bos vereist waarschijnlijk een ander soort beheer met herbivoren dan een doelstelling gericht op weidevogels. Hoewel er in de afgelopen 10 jaar veel veldervaring is opgedaan blijkt het toch nog vaak moeilijk om goede antwoorden op bovengenoemde vraag te vinden. Uit de analyse van het begrazingsbeheer bij Natuurmonumenten (Kuiper et al., 1981) en bij het Staatsbosbeheer (Batterink, 1984) kunnen hiervoor onder meer de volgende oorzaken genoemd worden:

- In de helft van de begrazingsobjecten van het Staatsbosbeheer is het begrazingsbeheer gestart in de jaren tachtig, zodat evaluatie nog nauwelijks mogelijk is.
- Veelal is de uitgangssituatie niet vastgelegd en is de beheersregistratie gebrekkig of afwezig. Onderzoek vindt slechts in enkele terreinen plaats. Doordat ook vaak andere oorzaken een rol spelen (bij voorbeeld ontwatering, uitspoeling van nutriënten), is het moeilijk om het herbivorenaandeel in de effecten te bepalen.
- Ook wordt het beheer regelmatig bijgesteld en vindt er veelal aanvullend beheer plaats (zoals maaien).
- Er zijn andere dan in de praktijk gehanteerde hoofddoelstellingen mogelijk. Zo ontbreekt de natuurlijke ontwikkeling als doelstelling, terwijl deze term toch al regelmatig opduikt in beleidsvoornemens (structuurschema Natuur- en Landschapsbehoud, 1985).
- Interessant is ook dat de wilde herbivoren (en de natuurgebieden waar ze voorkomen) volledig onbesproken blijven in elke tot op heden uitgevoerde evaluatie. Kennelijk worden deze dieren in de grote bos- en heidecomplexen (onder andere Veluwezoom, Planken-Wambuis, Staatswildreservaat) nog steeds geacht buiten het begrazingsbeheer te behoren. Uiteraard ontbreken ook herbivoren waarvan herintroductie overwogen zou kunnen worden, zoals de wisent *(Bison bonasus)* en de eland *(Alces alces)*.

Gelukkig zijn er ook enkele goed onderzochte terreinen (zie onder andere bijdragen van Bakker en van Bokdam; De Laar & Slim, 1979; Slim & Oosterveld, 1985; Batterink & Wijffels, 1983; Stockmann, 1986). In deze bijdrage zal een thematisch overzicht worden gegeven van gehanteerde en mogelijke doelstellingen waarbij begrazing een rol kan spelen, alsmede een overzicht van de mogelijk in

aanmerking komende herbivoren. Ten slotte zal voor een aantal veel gehanteerde beheersdoelen de keuze voor de meest geschikte grazer(s) worden besproken.

Typologie van doelstellingen

Er is een tamelijk grote verscheidenheid aan beheersdoelstellingen waarbij herbivoren een sleutelrol wordt toegedacht. Doelstellingen kunnen meer of minder specifiek zijn. Naarmate ze specifieker zijn (zoals bij het tegengaan van bosopslag) zijn de effecten beter te evalueren, maar krijgt het beheer van het gebied als geheel een steeds minder 'natuurlijk' karakter.

Aan de andere kant wordt het beheer gemakkelijker en natuurlijker als het doel gericht is op het handhaven of stimuleren van spontane ontwikkelingen in het gebied als geheel. Een eindresultaat kan dan vaak slechts bij benadering tevoren worden aangegeven. Deze laatste doelstelling, gericht op zo natuurlijk mogelijke oecosystemen, komt in Nederland (nog) niet voor.

Een overzicht van enkele veel voorkomende beheersdoelstellingen waarbij begrazing een rol speelt wordt gegeven in tabel 36. Alvorens een bespreking te wijden aan de mogelijkheden om deze doelstellingen met herbivoren te verwezenlijken, volgt eerst een overzicht van potentieel bruikbare herbivoren en hun mogelijkheden en beperkingen.

Foto 47. Rotganzen in de polder. Begrazing door grote grazers is een uitstekend middel om grazige open landschappen te handhaven voor waterwild.

Tabel 36. Enkele veel voorkomende beheersdoelen en habitat-typen waarbij begrazing een belangrijke rol speelt.

Beheersdoel	Habitat-typen						
	heide-terreinen	graslanden	kwelders	duinen	bossen	voormalige landbouw-gronden	polders
Soortsbescherming	×	×	×	×	—	—	×
Tegen vergrassing	×	—	—	—	×	—	—
Tegen verruiging en bosopslag	×	×	×	×	—	×	×
Verschraling	—	×	—	—	—	×	×
Handhaven/regeneratie van heidevegetatie	×	—	—	—	—	×	—
Handhaven/ontwikkelen van (half-)open landschap	×	—	—	—	—	×	×

Typologie van herbivoren

Bij de meeste doelstellingen kan de functie die de herbivoren dienen te vervullen worden teruggebracht tot de effecten van hun eetgedrag. Zij moeten ruigte opruimen, bosopslag tegen gaan, terreinen open houden, strooiselophoping en/of veroudering van de heide voorkomen, etc. Een bespreking van het eetgedrag alleen is niet voldoende, de aard en omvang van het effect hangen ook van andere factoren af zoals de lichaamsgrootte en de sociale organisatie van de betrokken diersoorten. Soms zijn er ook minder gewenste, soortspecifieke effecten. Tevens kunnen combinaties van diverse soorten grazers gewenst zijn om de beoogde effecten te bereiken. De diersoorten die in principe in aanmerking komen zijn: ree, damhert, edelhert, schaap, geit, eland, paard en rund.

Voedselselectiestrategie

De figuren 54 en 55 geven weer hoe de verschillende herbivoren ingedeeld kunnen worden volgens hun voedselzoekgedrag en hoe vele studies naar de dieetsamenstelling op jaarbasis deze indeling aardig bevestigen (zie de bijdragen van Prins en van Van Wieren). Uit deze figuren kan ook voorspeld worden dat onder omstandigheden een aantal herbivoren een behoorlijke overlap in het dieet laat zien. Figuur 55 laat ook de spreiding zien in het dieet binnen een soort, afhankelijk van het terreintype en waarschijnlijk van verschillen in voedselaanbod. Vooral bij schapen is die spreiding erg groot en is het denkbaar dat dit onder meer wordt veroorzaakt door structurele anatomische en fysiologische verschillen tussen schaperassen. Als de weergegeven jaargemiddelden opgesplitst zouden worden voor de verschillende seizoenen, zou er een veel grotere spreiding zichtbaar worden binnen de meeste soorten.

Naast verschillen tussen soorten kunnen de verschillen binnen een soort per terreintype erg groot zijn (zo gedraagt een edelhert zich op een plek zoals een ree zich gedraagt op een andere plek (figuur 55)) en veelal is bij een soort de seizoensvariatie in een bepaald terrein erg groot (waardoor een typische grazer als het rund wel meer dan 50 % browse in zijn dieet kan hebben in de winter). Het is te verwachten dat de dieet-overlap het grootst zal zijn in terreinen met slechts weinig geschikte voedselplanten.

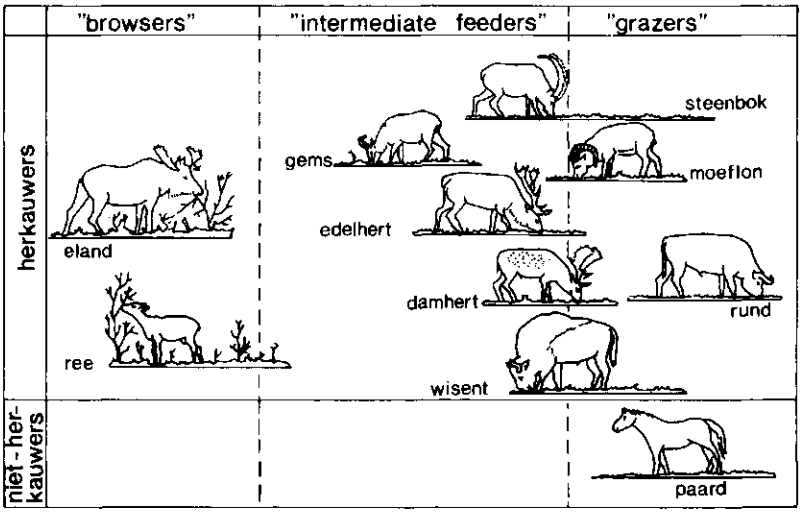
Naast deze meer globale indeling naar voedselkeuze zijn er ook soortsspecifieke (en misschien wel rasspecifieke) eigenschappen van het graasgedrag waarin de herbivoren van elkaar verschillen.

Geiten hebben zeer beweeglijke monddelen waardoor ze zeer selectief kunnen foerageren en daardoor bij voorbeeld in de tropen in de droge tijd nauwelijks gewicht verliezen (Van Soest, 1982). Geiten kunnen ook goed klimmen en op de achterpoten staan.

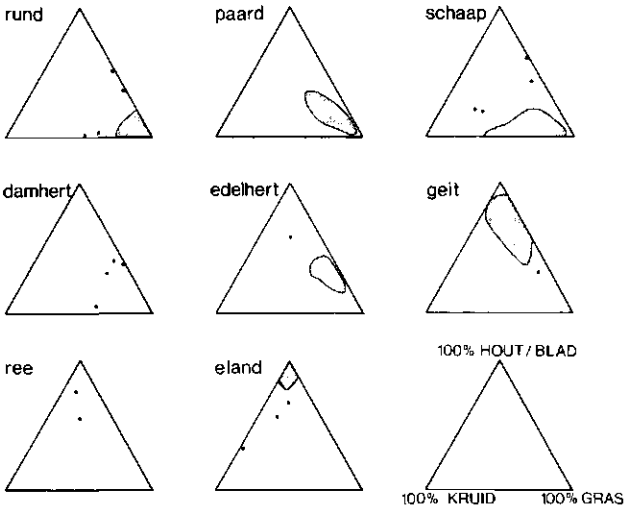
Ondanks hun afmeting kunnen paarden van erg korte begroeiing nog grazen. Zo kunnen ze nog eten van een door runderen geheel afgeweide vegetatie (zie de bijdrage van Putman).

Kampioen bast-eter is ongetwijfeld de wisent. Ook edelherten en in sommige gevallen paarden (Stockmann, 1986), kunnen in de winter duchtig bomen schillen.

New Forest-pony's schillen daarentegen niet. Runderen schillen soms ook (Weerribben), maar de Schotse Hooglanders op de Imbos doen dat niet. Deze verschillen in eetgedrag dragen bij tot niche-differentiatie tussen deze herbivoren. De kleine, hier verder niet te bespreken, herbivoren als hazen en konijnen kunnen ook behoorlijk schillen en lokaal een sterke invloed op de vegetatie uitoefenen (zie de bijdrage van Bokdam).



Figuur 54. Typologie van de Europese herkauwers en het paard.



Figuur 55. Dieetsamenstelling op jaarbasis van enkele soorten herbivoren; naar Breymeyer & Van Dyne (1980) aangevuld met gegevens ontleend aan Mitchell et al. (1977; edelhert), Van de Veen (1979; edelhert, damhert), Dijkman (1985; damhert), Putman (1986; damhert), Cederlund et al. (1980; ree, eland), Kossak (1983; ree), Van Wieren (1985; rund).

Lichaamsgrootte en sociale organisatie

Lichaamsgrootte en sociale organisatie kunnen een indruk geven van de invloed die een grazer lokaal zal uitoefenen. Hoewel kleine herkauwers per kg lichaamsgewicht wat meer eten dan grote, is hun lokale invloed vaak niet erg groot. Zeker niet als de kern van hun sociale organisatie het individu is dat leeft in territoria en/of duidelijke home-ranges. Zo is van het ree (20 kg) niet te verwachten dat deze sterk de vegetatieontwikkeling zal kunnen sturen. Toch is ook van reeën gemeld dat ze het dichtgroeien van een vochtige heide met berken konden verhinderen (Ellenberg, 1963).

De eland (400 kg), een grote uitvoering van het ree, leeft eveneens solitair, maar kan doordat hij groot is en voornamelijk houtige gewassen eet (figuur 55) de bosstructuur lokaal sterk beïnvloeden.

Bij zowel het edelhert (circa 100 kg) als bij het damhert (circa 40 kg) leven de seksen voor het grootste deel van het jaar gescheiden. Voor beide soorten zijn gemiddelde groepsgroottes van ongeveer 6 dieren vastgesteld. 's Winters zijn de groepen wat groter, wat bij edelherten mede wordt veroorzaakt door het bijvoeren. Damherten hebben een flexibele, complexe sociale organisatie en kunnen soms zeer grote groepen vormen, tot 100 dieren of meer (Putman, 1986).

Geiten en wisenten leven in kleinere familiegroepen. Terwijl ook bij schapen de familiegroep de kern van sociale organisatie is, kunnen deze familiegroepen zich tot een grote kudde samenvoegen en als zodanig een grote invloed op de vegetatie uitoefenen.

Paarden hebben een haremsysteem waarbij een volwassen hengst samenleeft met 4–5 merries met hun veulens en tot 2 jaar oude dieren. De jonge mannetjes leven apart in vrijgezellengroepen (Duncan, 1983).

Runderen leven in kuddeverband samengesteld uit familiegroepen. De kudden kunnen sterk wisselen in grootte (Schloeth, 1961), maar het zal duidelijk zijn dat de combinatie van zware lijven en het leven in kuddeverband grote (plaatselijke) effecten op de vegetatie tot gevolg kan hebben, met name door de vertrapping. Het aangeboren sociale gedrag komt niet altijd tot uitdrukking. Een klein terrein, een kleine groep dieren, bijvoedering en schuwheid van soorten beïnvloeden de sociale organisatie.

Soortsspecifieke gedragingen en combinaties van herbivoren

Typisch voor paarden is dat ze zogenaamde latrine-gebieden in gebruik kunnen hebben waar ze hun mest deponeren (zie de bijdrage van Putman). Dit leidt tot lokale verrijking en een mozaïekpatroon in de vegetatie. Niet altijd worden latrines gevormd (de Koniks op de Ennemaborg (Gr.) doen het niet). Bij schapen kunnen vergelijkbare effecten optreden wanneer ze er vaste nachtrustplaatsen op na houden waar dan relatief veel mest terechtkomt. Waargenomen is dat schapen 's nachts steeds op hetzelfde plekje gingen liggen (De Bie, 1976). In heideterreinen kan dit verschijnsel tot vergrassing leiden. In graslanden creëren schapen door hun graaspreferentie vaak micro-patronen met duidelijke verschillen in structuur en soortensamenstelling tussen de ontstane hoge en lage delen in de vegetatie (zie

bijdrage Bakker). Bij lage dichtheden creëren runderen ook mozaïekstructuren maar die zijn dan wat groter, met minder scherpe overgangen tussen de hoge en lage delen. Het gezamenlijk effect van een combinatie van herbivoren is meestal groter dan het effect van een enkele soort.

Naarmate de voedselselectiestrategieën van soorten meer op elkaar gaan lijken is er een grotere dieetoverlap te verwachten. Nu is het niet eenvoudig om te voorspellen wat er dan zal gebeuren. Het is mogelijk dat er *concurrentie* om voedsel optreedt. Deze concurrentie kan tot uitsluiting van soorten leiden, maar dat hoeft geenszins het geval te zijn, onder meer omdat de dieetoverlap vaak seizoensgebonden is en er bij lage dichtheden voor beide soorten voldoende voedsel is.

Naast concurrentie kan ook *facilitatie* optreden: een soort profiteert dan op de een of andere manier van de gedragingen van een andere soort. Facilitatie kan optreden via effecten op de vegetatiestructuur en/of via effecten op de kwaliteit en beschikbaarheid van voedselplanten. In het algemeen doen herbivoren verschillende dingen waardoor, als de dichtheden niet te hoog zijn, de gezamenlijke aanwezigheid van meer soorten een milieudifferentiatie teweeg zal brengen.

Welke grazer voor welk doel?

Wanneer voor een bepaald terrein een doelstelling is geformuleerd kan onderzocht worden in hoeverre herbivoren daartoe kunnen worden benut. We zullen ons hier moeten beperken tot een aantal veel voorkomende beheersdoelen (tabel 36). Uitgangspunt is dat, gegeven de doelstelling, zoveel mogelijk gebruik wordt gemaakt van natuurlijke middelen en processen. Dat wil onder meer zeggen dat de voorkeur uitgaat naar:

- jaarrond beweiding boven seizoensbeweiding
- natuurlijke dichtheden boven bij voorbeeld hoge dichtheden
- niet bijvoeren boven bijvoeren
- het achterwege laten van aanvullende beheersmaatregelen
- het gebruik van inheemse soorten die oecologisch in het terrein passen.

Natuurlijk zijn er vaak allerlei beperkingen om het beheer van een terrein zo optimaal mogelijk uit te voeren, maar als het goed is zal dat ook weerspiegeld zijn in de doelstelling die voor dat terrein geformuleerd is. Ook dan zullen soms aanvullende maatregelen nodig zijn waarbij nogmaals benadrukt wordt dat het beheer meer menselijk ingrijpen met zich mee brengt naarmate het doel specifieker is, waarbij tevens het gewenste doel meer zal kunnen afwijken van het resultaat van een natuurlijke ontwikkeling.

Bij de volgende bespreking van een aantal verschillende beheersdoelstellingen (tabel 36) dient bedacht te worden dat veelal diverse doelstellingen tegelijkertijd gelden voor een zelfde terrein.

Soortsbescherming

Op veel graslanden, sommige kwelders en bij voorbeeld de Lauwerszeepolder is het beheer gericht op broedvogels of overwinteraars (bij voorbeeld ganzen). In de meeste van deze gebieden vindt seizoensbeweiding plaats via het inscharingssysteem.

Foto 48. De Zwolse anjer *(Dianthus deltoides)* in het Junner Koeland.

Bij broedende weidevogels is het moment van inscharen cruciaal en als het gaat om voldoende voedsel voor grazend waterwild in de winter is de dichtheid van het grazende vee en de einddatum van belang. Ten eerste moet de dichtheid hoog genoeg zijn om te voorkomen dat het gebied dichtgroeit met bos, maar ook moet de consumptie niet zo hoog zijn dat er niet voldoende voedsel overblijft. Ook hier zullen echte grazers het meest geschikt zijn.

Begrazing wordt soms aangewend om specifieke leefmilieus van zeldzame of anderszins gewenste plantesoorten te waarborgen. Zo dient het graasbeheer in het Junner Koeland mede ter bescherming van de zeldzame Zwolse anjer *(Dianthus deltoides).*

Vergrassing

Naast de vergrassing van onze heideterreinen (zie onder) treedt dit verschijnsel op in een deel van de bossen op de drogere zandgronden. Wanneer het de bedoeling is om in deze bossen de regeneratie plaats te laten vinden door middel van het proces van natuurlijke bosverjonging, kan vergrassing een probleem vormen. Door het ontbreken van voldoende vraat kan er in voedselarme milieus een sterke ophoping plaatsvinden van organisch materiaal wat een remmend effect heeft op de kieming van boomsoorten. Grote grazers als runderen zijn bij uitstek geschikt om te voorkomen dat dergelijke viltpakketten ontstaan (Van Wieren, 1985).

Verruiging en bosopslag

Wanneer gestopt wordt met een bepaalde beheersmaatregel in een terrein treden meestal ongewenste ontwikkelingen op. In het verleden is dit nogal eens gebeurd, bij voorbeeld wanneer het vroegere agrarische beheer stopte. Hierdoor viel de rem weg op de vegetatiesuccessie waarna een ontwikkeling naar bos op gang kwam of en sterke verruiging optrad en sommige ongewenste soorten de overhand dreigden te krijgen.

Als in de laatstgenoemde situaties de begrazing weer wordt hervat, wordt de verruiging teruggedrongen, zoals op de Groede op Terschelling en op de kwelders van Schiermonnikoog (zie de bijdrage van Bakker). Grote grazers als runderen en paarden zijn zeer geschikt om ruigtevegetaties aan te pakken. Tegen bosopslag kunnen beter 'intermediate feeders' als geiten en herten ingezet worden, terwijl (heide)schapen een tussenpositie innemen.

Verruiging komt ook voor in duingebieden bij voorbeeld in de duinen van het Zeepe, waar het duinriet *(Calamagrostis epigeios)* uitgestrekte monotone grasvegetaties vormt. Begrazing met pony's moet hier verbetering brengen.

Verschraling

Op voormalige landbouwgronden en sommige graslanden is verschraling een veel gehanteerd beheersdoel. Hoewel begrazing weinig bijdraagt tot afvoer van nutriënten uit het systeem, ontstaat er veelal wel een 'schrale' vegetatie (zie de bijdrage van Bakker). Naast uitspoeling van nutriënten spelen ook de directe graaseffecten hierbij een belangrijke rol (zie de bijdrage van Putman). Daar het hier meestal gaat om grasvegetaties zullen vooral bij de echte grazers als rund, paard en schaap de grootste effecten verwacht mogen worden. Paarden en schapen brengen meer dan runderen een horizontaal nutriëntentransport teweeg, hetgeen lokaal tot de verschraling bijdraagt maar elders uiteraard tot verrijking leidt.

Verschraling door begrazing is ook wel gepropageerd om regeneratie van heide vanuit een vergraste situatie te bewerkstelligen. Dit is nooit goed gelukt. Naast de geringe afvoer zou ook de tegenwoordig relatief grote aanvoer van voedingsstoffen (uit de lucht) hierbij een rol kunnen spelen, waardoor de concurrentieverhoudingen tussen plantesoorten als bochtige smele, pijpestrootje en struikhei ten gunste van de grassen zijn verschoven (Heil, 1984).

Heidebeheer

Op de pure paarse heide is nogal wat veranderd. Echte monotone struikheide-vegetaties zijn er nog maar weinig. Bijna overal is door een reeks van oorzaken (onder andere wegvallen van vroeger agrarisch beheer, ontwatering, eutrofiëring) de heide vergrast met pijpestrootje of bochtige smele. Nu het instandhouden of weer creëren van de paarse heide op de meeste plaatsen bijna onmogelijk is geworden en soms ook minder gewenst is, lijkt de beheersdoelstelling ook meegeëvolueerd. Deze is nu vaak gericht op 'het handhaven van of het streven naar een zo groot mogelijke verscheidenheid aan planten en dieren die gebonden zijn aan het heide milieu' (Diemont et al., 1984). Dit doel wordt voornamelijk nagestreefd met een begrazing door schapen. Kenmerken van het beoogde beheer zijn onder andere een vrij grote component hei en een vrijwel geheel open landschap.

In de praktijk blijkt het niet eenvoudig om met de huidige middelen een dergelijk systeem te creëren of te handhaven. Op sommige terreinen is de bosontwikkeling nauwelijks te stuiten terwijl een voortgaande vergrassing de heidecomponent steeds kleiner maakt.

Heidevelden kunnen ruwweg getypeerd worden door de mate en de aard van de vergrassing. In de droge hei is bochtige smele de belangrijkste grassoort en in natte hei is dit pijpestrootje. Verschillende typen heide kunnen zo onderscheiden worden en het zou wel eens kunnen dat de beheersresultaten verschillen per heidetype.

Voor het instandhouden van de struikheide-component zelf is het nodig dat een flink deel van de jaarlijkse produktie ervan wordt geconsumeerd. In principe kan hier het beste resultaat worden verwacht van een intermediate feeder. Zij kunnen het hele jaar door een flinke hoeveelheid struikhei in hun dieet opnemen. De wisent lijkt dus een uitstekende struikheide-beheerder, maar ook het edelhert en het heideschaap gooien hoge ogen.

Of er in werkelijkheid ook veel hei gegeten wordt hangt er maar van af. Struikhei is kwalitatief niet zo'n hoogwaardige voedselplant en de voorkeur gaat al snel naar andere planten uit, als ze er zijn. Een terrein met naast struikhei slechts pijpestrootje is ongeschikt voor jaarrond begrazing. Hier zal het uitermate moeilijk zijn om met begrazing de doelstelling te halen. Ten eerste komt dit omdat pijpestrootje erg resistent is. In de tweede plaats wordt de soort alleen gegeten door de echte grazers die het in de zomer dan ook prefereren boven struikhei, zodat van de laatste dan weinig wordt gegeten. Misschien kan dan echter een combinatie van grazers en geiten nog iets uitrichten. Ook zijn er mogelijkheden in een verlenging van het graasseizoen. Pijpestrootje begint pas laat te groeien, terwijl de kwaliteit begin september al sterk achteruitgaat. Buiten deze periode zullen de grazers wel gedwongen zijn om hei te eten. Interessant zou zijn om na te gaan in hoeverre een wisent zich in een dergelijk systeem zou kunnen handhaven.

Een terrein met naast struikhei ook veel bochtige smele biedt wel mogelijkheden voor jaarrond-begrazing. Bochtige smele is het hele jaar een geschikte voedselplant. Een jaarrondsysteem lijkt het beste, omdat dan vooral 's winters de struikhei veel gegeten wordt. Hier kan van de wisent het grootste effect verwacht worden, maar ook edelhert, schaap en mogelijk zelfs paard en rund zouden het goed doen. In

dezelfde volgorde zal ook het te verwachten effect op de bosopslag zijn.

Uiteindelijk zou kunnen blijken dat op de meeste terreinen de doelstelling met geen enkel type begrazingsbeheer gehaald kan worden. In dat geval is aanvullend beheer nodig, of het doel van het beheer moet worden aangepast. Sommige heideterreinen, met name op de Veluwe, die de grotere boscomplexen begrenzen zouden een deel kunnen vormen van een mogelijk in te stellen Grote Eenheid Natuur (GEN) met als primair doel een natuurlijke ontwikkeling onder een begrazingsbeheer.

Handhaven of ontwikkelen van 'park'landschappen

Het laten ontstaan van een parklandschap met stukken bos, open delen en fraaie overgangsvegetatie tussen bos en open terrein door middel van begrazing is een veel gehanteerde doelstelling. Voorbeelden die vaak worden aangehaald zijn het New Forest, het Borkener Paradies en het Junner Koeland. In polders (Lauwersmeer) en kwelders (Slikken van Flakkee) kan het parklandschap een belangrijke nevendoelstelling zijn van het soortsbeheer. Daar zal men dergelijke gevarieerde landschappen nog moeten ontwikkelen vanuit een open terrein. Essentieel voor het beheer is, naast de keuze van de herbivoor, het bepalen van de begrazingsdichtheid. Bij een geringe begrazingsdruk leidt de ontwikkeling tot bos en als de druk te hoog is blijft het gebied te veel open.

In de beginfase is het nog niet moeilijk: bij een niet al te intensieve jaarrondbeweiding met grazers zal er bijna overal een ontwikkeling naar bos op gang komen. Daarna zal het steeds lastiger worden om de ontwikkeling naar bos tegen te gaan, vooral wanneer echte grazers dit moeten bewerkstelligen. Zij kunnen een positief effect op de bosregeneratie hebben, omdat ze maar betrekkelijk weinig hout eten (Van Wijk & Oosterveld, 1984). De Koniks op de Ennemaborg daarentegen schillen veel bomen en hebben daarmee een grote invloed op de bosstructuur (Stockmann, 1986). Toch blijft ook daar regeneratie plaatsvinden. Helaas duren de Nederlandse experimenten nog te kort om de uitkomst op langere termijn te kunnen voorspellen. Het fraaist zou zijn om het doel te bereiken met een jaarrond begrazingsregime. Misschien biedt op de lange duur een combinatie van grazers en intermediate feeders de beste perspectieven. Voor het bepalen van de juiste combinatie en de dichtheden is echter nog veel onderzoek nodig, want er zijn nog maar zeer weinig draagkrachtstudies en studies naar 'dosis-effect'- relaties uitgevoerd.

Natuurlijke ontwikkeling

De doelstelling 'Natuurlijke ontwikkeling' betekent dat gestreefd wordt naar een zo compleet mogelijk oecosysteem dat zoveel mogelijk zelfregulerend is. Ofschoon dit beheer in Nederland nog nergens wordt toegepast, is het al wel een onderdeel van het rijksbeleid (Meerjarenplan Bosbouw) waarbij het dan gaat over natuurlijk bosbeheer op vele tienduizenden hectaren. Bos zal daar aspectbepalend zijn en een belangrijke randvoorwaarde is een aanzienlijke minimumgrootte. Het zal duidelijk zijn dat deze doelstelling de meest strenge eisen stelt aan het beheer: zo weinig mogelijk menselijk ingrijpen. Twee fasen kunnen worden onderscheiden, een omvor-

Foto 49. Begrazing van bos: Schotse Hooglandrunderen op de Veluwe.

mingsfase en een latere structurele beheersfase.

De omvormingsfase is tijdelijk en gericht op het creëren van verscheidenheid, bij voorbeeld in een monotoon produktiebos. De duur van deze fase en de omvang en intensiteit van toegestane ingrepen is aan discussie onderhevig. In deze fase zal veelal ook herintroductie moeten plaatsvinden van diersoorten die van nature in het ter plekke verwachte systeem thuishoren. Waarschijnlijk zal deze herintroductie gefaseerd moeten verlopen omdat de verschillende stadia mogelijk nog niet geschikt zullen zijn voor alle soorten die er uiteindelijk zullen passen.

Bij een tamelijk compleet zelf-regulerend oecosysteem is de beheersinspanning in het eindstadium minimaal. Naarmate het systeem minder compleet is, is meer beheer nodig. Bij afwezigheid van grote predatoren zal aantalsreductie nodig zijn. Tevens zal het dan nodig worden om gewenste dichtheden te bepalen van herbivoren. Het onderzoek hiernaar staat nog in de kinderschoenen.

Uiteindelijk zou ook hier kunnen blijken dat het inzetten van grazers alleen niet voldoende is en dat aanvullende maatregelen nodig zijn. In het New Forest is de graasdruk zo hoog, dat regeneratie van bos slechts plaats kan vinden in exclosures. Ook in het Borkener Paradies is de situatie niet stabiel en grijpen boeren af en toe in om uitbreiding van de stekelige zoomvegetatie en bos terug te brengen.

Doel, middelen en randvoorwaarden

Ten slotte worden nog enkele randvoorwaarden besproken die de keuze van doelstelling en in te zetten herbivoren voor een terrein beïnvloeden. Deze randvoorwaarden zijn vaak van doorslaggevende betekenis voor hetgeen mogelijk en haalbaar is in een bepaald terrein.

Terreingrootte

Volgens Oosterveld (1977) is een terrein van 10 ha aan de kleine kant voor een succesvol begrazingsbeheer. Bij het Staatsbosbeheer is 30 % van het aantal begraasde objecten kleiner dan 10 ha, de helft is kleiner dan 20 ha en slechts 8 % is groter dan 100 ha (Batterink, 1984). Naarmate een hogere graad van natuurlijkheid wordt beoogd, is een steeds groter gebied nodig. Een zelfregulerend oecosysteem inclusief de aanwezigheid van grote predatoren heeft een ondergrens van ongeveer 40 000 ha, terwijl bij afwezigheid van grote predatoren toch wel aan een gebied in de orde van 500–5000 ha gedacht moet worden (Van de Veen & Van Wieren, 1980).

Terreingesteldheid

Terreinen die 's winters erg nat zijn, zijn minder geschikt voor jaarrond begrazing met landbouwhuisdieren. Naast veterinaire aspecten (zie onder) kan de beschikbaarheid van voedsel te laag worden, met name voor de echte grazers. Bovendien lijkt veelal de voedselkwaliteit in natte terreinen gemiddeld slechter dan in droge. Dit nog nader te onderzoeken verschijnsel zou een gevolg kunnen zijn van verschillen in plantstrategieën. Natte terreinen zijn vaak tamelijk voedselrijk en belangrijke voedselplanten als bij voorbeeld riet vormen gezelschappen, gekenmerkt door snelle groei en massaal bovengronds afsterven, waarbij de kwaliteit erg laag wordt. Droge en voedselarme terreinen daarentegen worden gekenmerkt door stress-tolerante plantesoorten. Een belangrijke aanpassing tegen stress is het 's winters groen blijven en dat maakt deze soorten, vooral grassen, in de winter als voedsel geschikt voor grotere herbivoren. In een terrein kunnen giftige planten voorkomen waar herbivoren een verschillende gevoeligheid hebben. Zo kunnen schapen doodgaan door het eten van Amerikaanse vogelkers en van adelaarsvaren (zie de bijdrage van Joenje).

Meer algemeen is het 'krenten-in-de-pap'-probleem. Hiermee wordt bedoeld dat herbivoren een sterke voorkeur kunnen hebben voor en ook een sterke negatieve invloed kunnen hebben op soorten die juist gewenst zijn (zie de bijdrage van Putman). Dit speelt vooral wanneer de betreffende soort een geringe abundantie heeft, of wanneer het gaat om het bevorderen van bosontwikkeling (lijsterbes, zachte berk). Het probleem is eigenlijk dat er binnen één gebied verschillende begrazingsdrukken nodig zijn om de verschillende vegetatiecomponenten optimaal te beheren.

Bijvoeren

Bijvoeren bij een jaarrond-begrazingssysteem vindt vooral 's winters plaats. Gezien de hier gehanteerde beheersuitgangspunten dient er zo weinig mogelijk bijgevoerd te worden. Naast de besproken principiële uitgangspunten kan bijvoeren een sterk nivellerend effect hebben op het terreingebruik, worden er voedingsstoffen in het systeem gebracht en kunnen de dichtheden ver boven de draagkracht van het terrein komen. Ook wordt het effect van de natuurlijke selectie geringer omdat ook de zwakkere dieren overleven. In principe kan voor elk terrein onderzocht worden in hoeverre een jaarrond beweiding mogelijk is. Bij tijdelijke tekorten is het beter om selectief voedingsstoffen bij te geven (bij voorbeeld via likstenen) dan om complete menu's aan te bieden.

Soorts- en rassenkeuze

Het hier gehanteerde uitgangspunt voor het beheer impliceert ook randvoorwaarden ten aanzien van de keuze van soorten of rassen. Zo zijn winterharde rassen beter dan niet-winterharde. Hierbij gaat het voornamelijk om schaap, paard en rund. Bij schapen zijn de heiderassen zeer geschikt. Ze zijn taai, krijgen maar één lam per jaar en kunnen 's winters vrij veel houtig materiaal in hun dieet opnemen. De meeste pony-rassen zijn ook winterhard. Van de drie typen herbivoren kunnen pony's misschien wel op het slechtste voedsel overleven. Zeer geschikte rassen zijn

Foto 50. Konikpaarden bij de Ennemaborg in Groningen.

de Konik, de Exmoor-, de IJslandse en de New Forest-pony. Ook bij runderen komen veel geharde rassen voor die geschikt zijn. Bekend zijn onder andere het Heckrund, het Schotse-Hooglandrund en speciaal geschikt voor vochtige terreinen, de Galloway en het fjellrund.

Naarmate het beheersdoel 'natuurlijker' is worden de aan de herbivoren te stellen eisen ook strenger. Zo komen schapen en geiten van nature niet in Nederland voor en horen ze niet in onze (te ontwikkelen) natuurlijke oecosystemen thuis. De positie van het damhert is nog discutabel.

Wanneer gestreefd wordt naar een zo natuurlijk mogelijk oecosysteem dan moeten de eisen ten aanzien van de keuze voor rund en paard nog enigszins worden opgeschroefd. Hoewel de beide oervormen (respectievelijk de oeros en de tarpan) zijn uitgestorven, zou gestreefd kunnen worden naar rassen met de kortste domesticatiegeschiedenis. Bij het paard is dit vermoedelijk de Konik, een muisgrijze pony met nog vrij veel tarpanbloed en een zeer korte domesticatiegeschiedenis. Bij het rund is het moeilijk te zeggen welk ras het meest primitief is. De bovengenoemde rassen komen in aanmerking, waarbij het Heckrund een speciaal geval is. Dit ras is in deze eeuw gefokt via kruisingsexperimenten, waarbij verschillende primitieve (en ook enkele niet primitieve) rassen gebruikt zijn. Het resultaat is een ras dat uiterlijk veel op de oeros lijkt – het is wel een stuk kleiner – maar waarvan nog niet geheel duidelijk is hoe 'primitief' het is in oecologisch en ethologisch opzicht.

Ook veterinaire overwegingen kunnen de soorts- en/of rassenkeuze beïnvloeden. Voor wat betreft het voorkomen van ziekten concludeert Maathuis (1977) dat er weinig verschil is tussen de in het natuurbeheer gebruikte herbivoren. Volgens Batterink (1984) hebben schapen het meest last van ziekten. Vooral in natte terreinen kunnen problemen voorkomen (leverbot, klauwaandoeningen). In grote gebieden en in gebieden met een hoofddoelstelling natuurontwikkeling kan de jaarlijks verplichte veterinaire controle bij landbouwhuisdieren problemen opleveren. In grote onoverzichtelijke terreinen is het vaak moeilijk om alle dieren te vangen, terwijl in terreinen met als doel natuurontwikkeling veterinaire ingrepen minder goed passen in het te voeren beheer. Men zou dan soorten en rassen moeten gebruiken die niet onder de Veewet vallen. Dit is bij voorbeeld het geval bij het Heckrund.

Literatuur

Aart, P.J.M. van der, 1987. Natuurbescherming in de toekomst. De Levende Natuur 88: 36–41.

Agricultural Research Council, 1984. The nutrient requirements of ruminant livestock. 2nd edn.

Alexander, K.I. & K. Thompson, 1982. The effect of clipping frequency on the competitive interaction between two perennial grass species. Oecologia 53: 251–254.

Allden, W.G. & I.A.Md. Whittaker, 1970. The determinants of herbage intake by sheep: the interrelationship of factors influencing herbage intake and availability. Austr. J. Agri. 21: 755–766.

Anoniem, 1980. Nota Melkveehouderij. Ministerie Landbouw & Visserij, Directie Veehouderij en Zuivel.

Archer, M., 1973. Variations in potash levels in pastures grazed by horses. Equine Vet. J. 5: 45–46.

Arman, P. & C.R. Field, 1973. Digestion in the Hippopotamus. E. Afr. Wildl. J. 11: 9–17.

Arnold, G.W., 1981. Grazing behaviour. In: F.H.W. Morley (ed.). Grazing animals, World Animal Science. Elsevier Amsterdam. pp. 79–104.

Bakker, J.P., 1982. Verandering in vochtige graslandvegetaties onder invloed van hooien zonder bemesting. Vakblad voor Biologen 62: 43–48.

Bakker, J.P., S. de Bie, J.H. Dallinga, P. Tjaden & Y. de Vries, 1983. Sheep-grazing as a management tool for heathland conservation and regeneration in the Netherlands. J. Appl. Ecol. 20: 451–560.

Bakker, J.P., J. de Leeuw & S.E. van Wieren, 1984. Micro-patterns in grassland vegetation created and sustained by sheep-grazing. Vegetatio 55: 153–161.

Bastiaens, H., 1979. Historisch geografische verkenning van het gebied van de Overijsselse Vecht tussen Ommen en Hardenberg. Verslag nr. 483, Vakgroep Natuurbeheer, LU Wageningen.

Batterink, M., 1984. Praktische aspekten van begrazing. Staatsbosbeheer, Utrecht.

Batterink, M. & G. Wijffels, 1983. Een vergelijkend vegetatiekundig onderzoek naar de typologie en invloeden van het beheer van 1973 tot 1982 in de duinweilanden op Terschelling. LU Wageningen.

Bauchop, T., 1977. Foregut fermentation. In: R.T.J. Clarke & T. Bauchop (eds). Microbial ecology of the gut. Academic Press, London/New York/San Francisco, pp. 223–250.

Beck, R. & P. de Graaf, 1979. Beweiding als beheersmaatregel van het Junner Koeland. Verslag nr. 491, Vakgroep Natuurbeheer, LU Wageningen.

Beekman, J., K. van Dijk & Sj. Dirksen, 1981. De begrazing van fonteinkruidvelden in de Lauwersmeer door de Kleine zwaan *(Cygnus beweckii)*. Rapport Zool. Lab. RU Groningen.

Beens, J.Th.H., D. Haacke & M.F. Wallis de Vries, 1985. Activiteitenpatroon en habitatkeuze van jongvee op het Junner Koeland in 1983. Verslag nr. 807, Vakgroep Natuurbeheer, LU Wageningen.

Bell, R.H.V., 1970. The use of the herb layer by grazing ungulates in the Serengeti. In: A. Watson (ed.). Animal populations in relation to their food resources. Oxford, Blackwell. pp. 113–123.

Bell, R.H.V., 1971. A grazing ecosystem in the Serengeti. Sci. Am. 224: 86–93.

Bell, R.H.V., 1982. The effect of soil nutrient availability on community structure in African ecosystems. In: B.J. Huntley & B.H. Walker (eds). Ecology of Tropical Savannas. Ecol. Studies, Vol. 42. Springer-Verlag Berlin. pp. 193–216.

Bell, R.H.V., 1984. Carrying capacity and off-take quotas. In: R.H.V. Bell & E. McShane-Caluzi (eds). Conservation and management in Africa. Proc. Workshop, US Peace Corps, Kasungu NP/Malawi. pp. 147–181

Belowsky, G.E., 1978. Diet optimization in a generalist herbivore: the moose. Theor. Pop. Biol. 14: 105–134.

Benedictus, N., 1977. Een nieuw netto-energiesysteem voor herkauwers. Bedrijfsontw. 8: 29.

Bie, S. de, 1976. Onderzoek naar beweiding als natuurtechnische beheersmaatregel op het 'Westerholt' (Drentse A). Groningen/Leersum.

Bie, S. de & S.E. van Wieren, 1980. Mortality patterns in wild reindeer on Edgeøya (Svalbard). In: E. Reimers, E. Gaare & S. Skjenneberg (eds). Proceedings Second Int. Reindeer/Caribou Symp.; Røros, Norway, 1979. pp. 605–610.

Bie, S. de, C. Geerling & A. Heringa, 1987. Rapport B–1: Utilisation du gibier. In: C. Geerling & M.D. Diakité (eds). Ressources Sahélo- soudaniennes. Rapport Final du Projet 'Recherche pour l'Utilisation Rationnelle du Gibier au Sahel'. Direction Nationale des Eaux et Forêts, Bamako, Mali/Section Aménagement de la Nature, Université Agronomique, Wageningen, Pays-Bas.

Bindernagel, I.A., 1980. Multiple use of natural resources in the Marroman Complex, Mozambique, with special reference to wildlife utilization. FAO/Rome, FO: MOZ/76/007.

Boer, P.B. de, 1977. Het afkalfpatroon in de Nederlandse melkveehouderij. Publicatie nr. 9, Proefstation voor de Rundveehouderij, Lelystad.

Boer, D.J. den, 1980. Nitraatgehaltes in gras en de gezondheid van weidend melkvee bij extreme stikstofbemesting. Stikstof 80: 230.

Boxem, Tj., 1980. Jongvee achter melkvee aan weiden. Bedrijfsontw. 11: 569.

Breman, H., 1982a. Signification de la capacité de charge théorique pour la pratique de l'élevage. In: La capacité de charge des pâturages sahéliens pour les systémes d'élevage de la région. Compte-rendu de la table ronde, CABO, 26 et 27 janvier 1982, Wageningen. Misc. paper CABO, M430.

Breman, H., 1982b. De Acacia en de geit sparen. Verslag studiedag ecologie en ontwikkelingssamenwerking, Den Haag. Stuurgroep World Conservation Strategy, Utrecht.

Breman, H. & P.W.J. Uithol, 1984. The Primary Production in the Sahel (PPS) project - a bird's eye view. CABO, Wageningen.
Breman, H., A.M. Cisse, M.A. Djitèye & W.Th. Elberse, 1980. Pasture dynamics and forage availability in the Sahel. Isr. J. Bot. 28: 227–251.
Breymeyer, A.I. & G.M. van Dyne (eds), 1980. Grasslands, systems analysis and man. I.B.P. 19. Cambridge University Press, Cambridge.
Bryant, J.P. & P.J. Kuropat, 1980. Selection of winterforage by subarctic browsing vertebrates: The role of plant chemistry. Ann. Rev. Ecol. Syst. 11: 261–285.
Burg, P.F.J. van, M.L. 't Hart & J. Thomas, 1980. Nitrogen and grassland. Past and present situation in the Netherlands. Proc. Int. Symp. E.G.F.: 15. PUDOC, Wageningen.
Cates, R.G. & D.F. Rhoades, 1977. Patterns in the production of anti-herbivore chemical defences in plant communities. Biochemistry and Systematic Ecology 5: 185–194.
Caughley, G., 1976. Wildlife management and the dynamics of ungulate populations. Appl. Biol. 1: 183–246.
Caughley, G., 1980. What is this thing called carrying capacity. In: M.S. Boyce & L.D. Hayden-Wing (eds). North American Elk: ecology, behaviour and management. The University of Wyoming. pp. 2–8.
Cederlund, G., H. Ljundqvist, G. Markgren & F. Stälfelt, 1980. Foods of Moose and Roe deer at Grimsö in Central Sweden. Results of rumen content analysis. Swedish Wildlife Research 'Viltrevy' 11: 171–224.
Charles, W.N., D. McCowan & K. East, 1977. Selection of upland swards by Red Deer (*Cervus elaphus* L.) in Rhum. J. Appl. Ecol. 14: 55–64.
Chapin, F.S. & M. Slack, 1979. Effect of defoliation upon root growth, phosphate absorption and respiration in nutrient-limited tundra graminoids. Oecologia 42: 67–79.
Chew, R.M., 1974. Consumers as regulators of ecosystems: an alternative to energetics. The Ohio Journ. of Science 74: 359–370.
Christian, K.R., 1981. Simulation of grazing systems. In: F.H.W. Morley (ed.). Grazing animals, Chapt. 20. Elsevier, Amsterdam. pp. 361–378.
Cisse, A.M. & H. Breman, 1980. Influence de l'exploitation sur un pâturage à *Andropogon gayanus* Kunth var. *tridentatus*. Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop. 33: 407–416.
Clutton-Brock, T.H., F.E. Guinness & S.D. Albon, 1982. Red deer: behaviour and ecology of two sexes. Edinburgh University Press.
Coe, M.J., D.H. Cumming & J. Phillipson, 1976. Biomass and production of large African herbivores in relation to rainfall and primary production. Oecologia 22: 341–354.
Colin, G.C., 1986. Traité de physiologie comparée des animaux. Balière et Fils, Paris.
Condon, R.W., 1968. Estimation of grazing capacity on acid grazing lands. In: G.A. Stewart (ed.). Land evaluation. MacMillan/Melbourne. pp. 112–124.
Coops, H., 1987. Effekten van begrazing op struktuur en diversiteit van een graslandvegetatie. Verslag nr. 895, Vakgroep Natuurbeheer, LU Wageningen.

Crawley, M.J., 1983. Herbivory. Studies in Ecology, Vol. 10. Blackwell Sc. Publ. London.
Darwin, C., 1859. The origin of species. John Murray, London.
Dasmann, R.F., J.P. Milton & P.H. Freeman, 1979. Ecological Priciples for Economic Development, I.U.C.N., John Wiley & Sons, London.
Deinum, B. & J.G.P. Dirven, 1974. A model for the description of the effects of different environmental factors on the nutritive value of forages. Proc. XII Int. Grassl. Congr.: 338.
Deinum, B. & L. Sibma, 1980. Nitrate content in relation to fertilization and management. Proc. Int. Symp. E.G.F.: 95. PUDOC, Wageningen.
Deursen, M. van & W. Strik, 1984. De invloed van de beweiding met pinken op de vegetatie van de Schildhoek en de Pampusplaat. Rapport Rijksdienst IJsselmeerpolders, 208 Abw.
Diemont, W.H., P. Oosterveld & J.T. de Smidt, 1984. Effekten van begrazing. In: Grazers op de Heide. Verslag Derde Studiedag Ede. pp. 15–27.
Dijkman, W., 1985. Over het beheer van grote grazers in de wildbaan van het Deelerwoud. LU Wageningen.
Dobson, A.P. & P.J. Hudson, 1986. Parasites, disease and the structure of ecological communities. Trends in Ecology and Evolution 1: 11–15.
Duncan, P., 1975. Topi and their food supply. Ph. D. Thesis. University of Nairobi.
Duncan, P., 1983. Determinants of the use of habitat by horses in a Mediterranean wetland. J. Anim. Ecol. 52: 93–109.
Dyer, M.I., 1980. Mammalian epidermal growth factor promotes plant growth. Proc. Natl Acad. Sci. USA 77: 4836–4837.
Dyne, G.M. van, N.R. Brockington, Z. Szocs, J. Duck & C.A. Ribic, 1980. Large herbivore subsystem. In: A.I. Breymeyer & G.M. van Dyne (eds). Grasslands, system analysis and man. I.B.P. no. 19. Cambridge University Press. pp. 269–537.
East, R., 1984. Rainfall, soil nutrient status and biomass of large African savanna mammals. Afr. J. Ecol. 22: 245–270.
Edwards, P.J. & S. Hollis, 1982. The distribution of excreta on New Forest grassland used by cattle, ponies and deer. J. Appl. Ecol. 19: 953–964.
Ehrlich, P.R. & P.H. Raven, 1965. Butterflies and plants: a study in coevolution. Evolution 18: 586–608.
Ellenberg, H., 1963. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Einführung in die Phytologie IV (2): 1–943.
Ellenberg, H., 1974. Indicator value of vascular plants in Central Europe. Scripta Geobotanica 9. Goltze, Göttingen
Eltringham, S.K., 1984. Wildlife resources and economic development. John Wiley & Sons/Chichester.
Estes, R.D., 1974. Social organization of the African Bovidae. In: V. Geist & F. Walther (eds). The behaviour of ungulates and its relation to management. Vol 1: 166–205.
Feeney, P., 1976. Plant apparency and chemical defence. Recent advances in Phytochemistry 10: 168–213.
Freeland, W.J. & D.H. Janzen, 1974. Strategies in herbivory by animals: the role of plant secondary compounds. Am. Naturalist 108: 269–289.

Freer, M., 1981. The control of food intake by grazing animals. In: F.H.W. Morley (ed.). Grazing animals. pp. 105–124.
Frettwell, S.D. & H.L. Lucas, 1970. On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. Acta Biotheoretica 19: 16–36.
Geist, V., 1974. On the relationship of social evolution and ecology in ungulates. Am. Zool. 14: 205–220.
Gifford, R.M. & C. Marshall, 1973. Photosynthesis and assimilate distribution in *Lolium multiflorum* Lam. following differential tiller defoliation. Anst. J. Biol. Sci. 26: 517–526.
Gils, H. van & I.S. Zonneveld, 1982. Vegetation and rangeland survey. Lecture Note N–7, ITC Enschede.
Goering, H.K. & P.J. van Soest, 1970. Forage fiber analysis USDA. Agric. Handbook 379.
Grant, S.A. & R.F. Hunter, 1966. The effects of frequency and season of clipping on the morphology, productivity and chemical composition of *Calluna vulgaris*. New Phytol. 65: 125–133.
Gray, A.J., R.S. Parsell & R. Scott, 1979. The genetic structure of plant populations in relation to the development of salt marshes. In: R.L. Jefferies & A.J. Davy (eds). Ecological processes in coastal environments. Blackwell Sc. Publ., Oxford. pp. 43–64.
Grime, J.P., 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley & Sons, Chichester.
Grime, J.P., 1984. The ecology of Species, Families and Communities of the contemporary British Flora. New Phytol. 98: 15–33.
Grubb, P.J., 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biol. Rev. 52: 107– 145.
Harmsen, H.E. & W. Willemsen, 1971. Het melkvee 's nachts op stal. Bedrijfsontw. 2: 31.
Harrison, A.F., 1978. Phosphorus cycles of forest upland grassland ecosystems and some effects of land management practices. In: R. Porter & D.W. Fitzsimmons (eds). Phosphorus in the environment: its chemistry and biochemistry. Elsevier, Amsterdam, pp. 175–199.
Hart, M.L. 't, 1979. Experiments on the relation between milk production of dairy cows and herbage consumption at pasture. Stencil Landbouwuniversiteit, III European Grazing Workshop.
Heil, G., 1984. Voedingsstoffen en begrazing. In: Grazers op de Heide. Verslag Derde Studiedag Ede. pp. 28–35.
Hiernaux, P., 1982. Méthode d'évaluation du potentiel fourrager des parcours sahéliens proposés par les chercheurs du C.I.P.E.A. In: H. Breman (ed.). La capacité de charge des pâturages sahéliens pour les systèmes d'élevage de la région. CABO, Wageningen.
Hijink, J.W.F., 1978. Supplementary feeding of maize silage to dairy cows during the grazing season. Publ. nr. 12. PR Lelystad.
Hilbert, D.W., D.M. Swift, J.K. Detling & M.I. Dyer, 1981. Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis. Oecologia 51: 14–18.

Hobbs, N.Th. & D.M. Swift, 1985. Estimates of habitat carrying capacity incorporating explicit nutritional constraints. J. Wildl. Management 49: 814–822.
Hodgson, J., 1974. The effect of the grazing animal on herbage quality and utilization. Växtodling 28: 74–80.
Hodgson, J., 1979. Nomenclature and definitions in grazing studies. Grass and Forage Science 34: 11–18.
Hodgson, J., 1982. Factors limiting herbage intake by the grazing animal. In: J.B. Hacker (ed). Nutritional limits to animal production from pastures. C.A.B. Farnham-Royal, U.K. pp. 153–166.
Hofmann, R.R., 1973. The ruminant stomach. East Afr. Literature Bureau/Nairobi.
Hofmann, R.R. & D.R.M. Stewart, 1972. Grazer or browser: a classification based on the stomach-structure and feeding habits of East African ruminants. Mammalia 36: 226–240.
Holechek, J.L. & C.H. Herbel, 1986. Supplementing range livestock. Rangelands 8: 29–33.
Hopcraft, D., 1986. Game ranching: a practical natural landuse system. 8th Working Party on Wildlife Management and Nat. Parks/Bamako. FO: AFC/WL: 86/6.1.
Huston, M., 1979. A general hypothesis of species diversity. Am. Naturalist 113: 81–101.
Jackson, J.E., 1974. The feeding ecology of Fallow deer *(Dama dama)* in the New Forest. Diss. University of Southampton.
Jackson, J.E., 1977. The annual diet of the Fallow deer *(Dama dama)* in the New Forest, Hampshire, as determined by rumen content analysis. J. Zool. (Lond.) 181: 465–473.
Jager, Tj., 1982. Soils of the Serengeti Woodlands, Tanzania. (Proefschrift LU Wageningen) Agric. Res. Rep. (Versl. Landb. Onderz.) 912. PUDOC, Wageningen.
Jarman, P., 1974. The social organization of antelopes in relation to their ecology. Behaviour 48: 215–267.
Jenster, B.J. & M.F. Wallis de Vries, 1985. Samenstelling en soortsdiversiteit van vegetaties onder verschillende begrazingsdruk in het Junner Koeland. Verslag Vakgroep Vegetatiekunde, Plantenoecologie en Onkruidkunde, LU Wageningen.
Job, D.A. & J.A. Taylor, 1978. The production, utilization and management of upland grazing on Plynlimon, Wales. J. Biogeography 5: 173–191.
Joenje, W., 1985. The significance of waterfowl grazing in the primary vegetation succession on embanked sandflats. Vegetatio 62: 399–406.
Kametaka, M., 1973. Mikrobiologie des Verdauung beim Kaninchen. In: D. Giesecke & H.K. Henderickx (eds). Biologie und Biochemie der Mikrobiellen Verdauung. BLV Verlagsgesellschaft, München, pp. 283–292.
Kay, R.N.B., W.V. Engelhardt & R.G. White, 1980. The digestive physiology of wild ruminants. In: Y. Ruckebush & P. Thivend (eds). Digestive physiology and metabolism in ruminants. pp. 743–761.

Kemp, A., J.H. Geurink, A. Malestein & A.Th. van 't Klooster, 1978. Grassland production and nitrate poisoning in cattle. Proc. 7th gen. meeting E.G.F., Gent: 9.
Kik, C., 1987. On the ecological genetics of the clonal perennial *Agrostis stolonifera* L. Dissertatie RU Groningen.
Klapp, E., 1965. Grünlandvegetation und ihre Standort. Parey, Berlin.
Kleiber, M., 1961. The fire of life. John Wiley & Sons, Ltd., New York.
Kleter, H.J., 1972. Voederopname en produktie van weidend vee. II Onderzoekingen over de invloed van voorafgaand graslandgebruik op de voederopname en produktie van rundvee. Bedrijfsontw. 3: 353.
Kolk, A. van der & B. de Groot, 1986. Terreingebruik door runderen. Een analyse van voedselselectie en lokatiekeuze op basis van gedragswaarnemingen aan individuele dieren. Verslag nr. 867, Vakgroep Natuurbeheer, LU Wageningen.
Kossak, S., 1983. Trophic relations of roe deer in a fresh deciduous forest. Acta Theriologica 28: 83–127.
Krefting, L.W., M.H. Stenlund & R.K. Seemel, 1966. Effect of simulated and natural browsing on mountain maple. J. Wildl. Management 30: 481–488.
Kreulen, D.A., 1975. Wildebeest habitat selection on the Serengeti plains, Tanzania, in relation to calcium and lactation: a preliminary report. E. Afr. Wildl. J. 13: 297–304.
Kreulen, D.A. & P.P. Hoppe, 1979. Diurnal trends and relationship to forage quality of ruminal volatile fatty acid concentration, pH and osmolarity in wildebeest on dry range in Tanzania. Afr. J. Ecol. 17: 53–63.
Kruijne, A.A., D.M. de Vries & H. Mooi, 1967. Bijdrage tot de oecologie van Nederlandse graslandplanten. Versl. van Landb. Onderz. 696. PUDOC, Wageningen.
Kuiper, E., A. de Graaf & H. Vos, 1981. Ervaringen met begrazing bij de Vereniging tot behoud van Natuurmonumenten in Nederland. Scriptie, HBLS, Velp.
Laar, J.A.J. van & P.A. Slim, 1979. Veranderingen in flora en vegetatie van de verlaten landbouwgronden in het CRM-reservaat Baronie Cranendonck na vijf jaar begrazing door IJslandse pony's (1972–1977). Leersum.
Laeven, A., 1982. Graslandverbruikssystemen en arbeidsopbrengsten. Gebundelde verslagen, N.V.W.V.
Langer, P., 1976. Functional anatomy of the stomach of *Hippopotamus amphibius* L. 1758. Afr. J. Sci. 72: 12–16.
Langer, P., 1978. Anatomy of the stomach of the collared peccary, *Dicotyles tajacu* (L. 1758) (Artiodactyla: Mammalia). Z. Saugetierk. 43: 42–59.
Leeuw, J. de & J.P. Bakker, 1986. Sheep-grazing with different foraging efficiencies in a Dutch mixed grassland. J. Appl. Ecol. 23: 781–793.
Leeuwen, C.G. van, 1967. Tussen observatie en conservatie. Tien jaren botanisch onderzoek ten dienste van het natuurbehoud. In: 10 jaren RIVON, RIVON-verhandeling 4. pp. 38–58.
Le Houérou, H.N., 1980. The role of browse in the Sahelian and Sudanian zones. In: H.N. Le Houérou (ed.). Browse in Africa, the current state of knowledge. ILCA, Addis Abeba.

Leng, R.A., 1970. Formation and production of volatile fatty acids in the rumen. In: Physiology of digestion and metabolism in the ruminant. Oriel Press, Newcastle upon Tyne. pp. 406–421.
Leuthold, W., 1977. African ungulates. Springer Verlag, Berlin/New York.
Little, D.A., 1982. Utilization of minerals. In: J.B. Hacker (ed). Nutritional limits to animal production from pastures. C.A.B. Farnham- Royal, U.K. pp. 259–283.
Loth, P.E. & H.H.Th. Prins, 1986. The landscape ecology of the Lake Manyara National Park: spatial patterns. ITC Journal 1986: 115–130.
Lotz, B. & H. Poorter, 1983. Natuurtechnische begrazing. Een aanzet tot een modelmatige benadering. RIN Rapport 83/2.
Low, W.A., M.L. Dudzinski & W.I. Müller, 1981a. The influence of forage and climatic condition on range community preferences of shorthorn cattle in Central Australia. J. Appl. Ecol. 18: 11–26.
Low, W.A., R.L. Tweedie, C.B.H. Edwards, R.M. Hodder, K.W.J. Malafant & R.B. Cunningham, 1981b. The influence of environment on daily maintenance behaviour of free-ranging shorthorn cows in Central Australia. I, II, III. Appl. Anim. Eth. 7: 1–56.
Luxmoore, R., 1985. Game farming in South Africa as a force in conservation. Oryx 19: 225–231.
Maathuis, J.F.G., 1977. Enkele veterinaire aspekten van dieren die grazen op cultuurlandschappen. RU Utrecht.
McArthur, R.H. & E.R. Pianka, 1966. On optimal use of a patchy environment. Am. Naturalist 100: 603–609.
McCown, R.L., P. Gillard, L. Winks & W.T. Williams, 1981. The climatic potential for beef cattle in tropical Australia. Part II: Live weight change in relation to agroclimatic variables. Agricultural Systems 7: 1–10.
McNaughton, S.J., 1979a. Grassland-herbivore dynamics. In: A.R.E. Sinclair & M. Norton-Griffiths (eds). Serengeti: Dynamics of an Ecosystem. pp. 46– 81.
McNaughton, S.J., 1979b. Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. Am. Naturalist 113: 691–703.
McNaughton, S.J., 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. Oikos 40: 329–336.
McNaughton, S.J., 1984. Grazing lawns: animals in herds, plant form and coevolution. Am. Naturalist 124: 863–886.
Mann, J.C.E., 1978. An investigation into the vegetational differences between an ungrazed and a grazed area of New Forest woodland. B. Sc. Honours thesis (Biology), University of Southampton.
Mann, J.C.E., 1983. The social organization and ecology of the Japanese Sika deer *(Cervus nippon)* in Southern England. Diss., University of Southampton.
Mattson, W.J., 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. Ann. Rev. Ecol. Syst. 11: 119–161.
Meijs, J.A.C., 1981. Herbage intake by grazing dairy cows. Agric. Res. Rep. 909. PUDOC, Wageningen.

Mey, J. van der, 1984. Begrazing in het Junner Koeland. Een studie naar de wederzijdse beïnvloeding van vegetatie en grazers in een onbemest grasland langs de Overijsselse Vecht. Verslag nr. 720, Vakgroep Natuurbeheer, LU Wageningen.
Milne, J.A., L. Bagley & S.A. Grant, 1979. Effects of season and level of grazing on the utilization of heather by sheep. 2. Diet selection and intake. Grass and Forage Science Vol. 34: 45–53.
Mitchell, B., B.W. Staines & D. Welch, 1977. Ecology of Red Deer. Institute of Terrestrial Ecology, Banchory.
Moen, A.N., 1980. The biology and management of wild ruminants. Parts I– VII. Corner Brook Press, Lansing, New York.
Moire, R.J., 1968. Ruminants digestion and evolution. In: C.F. Code (ed.). Handbook of physiology, American physiological Society, Washington, Section 6, Vol. 5, pp. 2673–2694.
Molgaard, P., 1977. Competitive effects on establishment and performance of *Taraxacum officinale*. Oikos 29: 370–382.
Mooney, H.A., 1972. The carbon balance of plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 3: 315–346.
Moore, I., 1966. Grass and grasslands. The New Naturalist Series, Collins, London.
Nolan, J.V., 1975. Quantitative models of nitrogen metabolism in sheep. In: I.W. McDonald & A.C.I. Warner (eds). Digestion and metabolism in the ruminant. University of New England Publishing Unit., Armidale. pp. 416– 431.
Noy-Meir, I., 1975. Stability of grazing systems: an application of predator-prey graphs. J. Ecol. 63: 459–481.
Odberg, F.O. & K. Francis-Smith, 1976. A study on eliminative and grazing behaviour: the use of the field by captive horses. Equine Vet. J. 8: 147– 149.
Odberg, F.O. & K. Francis-Smith, 1977. Studies on the formation of ungrazed eliminative areas in fields used by horses. Appl. Anim. Ethol. 3: 27–34.
Oosterveld, P., 1975. Beheer en ontwikkeling van natuurreservaten door begrazing. Natuur en Landschap 29: 161–171.
Oosterveld, P., 1976. Integratie van voormalige landbouwgronden d.m.v. een extensief graasbeheer van IJslandse pony's in de Baronie Cranendonck. Contactblad voor Oecologen 12: 99–109.
Oosterveld, P., 1977. Beheer en ontwikkeling van natuurreservaten door begrazing. I, II en III. Bosbouwvoorlichting 16, pp. 18–21, 66–68 en 94– 98.
Oosterveld, P., 1979a. Beheer en ontwikkeling van natuurreservaten door begrazing (III). Bosbouwvoorlichting 16: 94–98.
Oosterveld, P., 1979b. Maaien, grazen of stuiven. Via natuurbeheer naar meer natuur. Duin 2: 3–8.
Owen-Smith, N., 1982. Factors influencing the consumption of plant products by large herbivores. In: B.I. Huntley & B.H. Walker (eds). Ecological Studies, Vol. 42. Ecology of tropical savannas. Springer Verlag, Berlin. pp. 359–404.
Pellew, R., 1984. The feeding ecology of a selective browser, the Giraffe (*Giraffa camelopardalis* Tippelskirchi). J. Zool. (Lond). 202: 57– 81.

Penning de Vries, F.W.T. & M.A. Djitèye (eds). 1982. La productivité des pâturages sahéliens, une étude des sols, des végétations et de l'exploitation de cette ressource naturelle. PUDOC, Wageningen.
Perkins, D.F., V. Jones, R.D. Millar & P. Neep, 1978. Primary production, mineral nutrients and litter decomposition in the grassland ecosystem. In: O.W. Heal & D.F. Perkins (eds). Production ecology of British moors and montane grasslands. Springer, Berlin, pp. 304–331.
Peterken, G.F. & C.R. Tubbs, 1965. Woodland regeneration in the New Forest, Hampshire, since 1650. J. Appl. Ecol. 2: 159–170.
Peterson, R.O., 1977. Wolf ecology and prey relationships on Isle Royale. Nat. Park Serv. Scient. Monogr. Ser. no. 11.
Platteeuw, M. & B. Spaans, 1983. Beweiding: een zinvol beheer ten behoeve van waterwild? Doctoraalverslag Vakgroep Plantenoecologie, RU Groningen.
Pratt, R.M., R.J. Putman, J.R. Ekins & P.J. Edwards, 1986. Use of habitat by free-ranging cattle and ponies in the New Forest, Southern England. J. Appl. Ecol. 23: 539–558.
Prins, H.H.Th., 1987. Nature conservation as an integral part of optimal land use in East Africa: The case of the Masai ecosystem of Northern Tanzania. Biol. Cons. (in druk).
Prins, H.H.Th. & F.J. Beyerhaeuser, 1987. Epidemics in populations of wild ruminants: anthrax and impala, rinderpest and buffalo in Lake Manyara National Park, Tanzania. Oikos (in druk).
Prins, H.H.Th., R.C. Ydenberg & R.H. Drent, 1980. The interaction of brent geese *Branta bernicla* and sea plantain *Plantago maritima* during spring staging: field observations and experiments. Acta Bot. Neerl. 29: 585–596.
Prins, R.A. & M.J.H. Geelen, 1971. Rumen characteristics of red deer, fallow deer and roe deer. J. Wild. Managem. 35: 673–680.
Prins, W.H., 1980. Changes in quantity of mineral nitrogen in three grassland soils as affected by intensity of nitrogen fertilization. Fertilizers research 1: 51.
Putman, R.J., 1986. Grazing in temperate ecosystems: Large herbivores and the ecology of the New Forest. Croom Helm, London.
Putman, R.J. & S.D. Wratten, 1983. Principles of Ecology. Croom Helm International.
Putman, R.J., P.J. Edwards, J.R. Ekins & R.M. Pratt, 1982a. Food and feeding behaviour of cattle and ponies in the New Forest, Hampshire. Report Nature Conservancy Council.
Putman, R.J., R.M. Pratt, J.R. Ekins & P.J. Edwards, 1982b. Habitat use and grazing by free-ranging cattle and ponies in the New Forest Hampshire and impact upon the Forest vegetation. Proc. III Int. Theriol. Congress, Helsinki, August 1982.
Putman, R.J., R.M. Pratt, J.R. Ekins & P.J. Edwards, 1986. Food and feeding behaviour of cattle and ponies in the New Forest, Hampshire.
Pyke, G.H., 1983. Animal movements: an optimal foraging approach. In: I.R. Swingland & P.I. Greenwood (eds). The ecology of animal movements. Clarendon Press, London. pp. 7–31.

Pyke, G.H., H.R. Pulliam & E.L. Charnov, 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. Quarterly Rev. Biology 52: 137–154.
Regnell, G., 1980. A numerical study of successions in an abandoned, damp calcareous meadow in S. Sweden. Vegetatio 43: 123–130.
Rhoades, D.F., 1979. Evolution of plant chemical defense against herbivores. In: G.A. Rosenthal & D.H. Janzen (eds). Herbivores, their interaction with secondary plant metabolites. Acad. Press, London. pp. 3– 54.
Rhoades, D.F. & R.G. Cates, 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. Rec. Adv. in Phytochem. 10: 168–213.
Riney, T., 1982. Study and management of large mammals. John Wiley & Sons, Chichester.
Rijpkema, Y.S. & H. de Visser, 1982. Rundvet in krachtvoer voor melkkoeien. Bedrijfsontw. 12: 39.
Roath, L.R. & W.C. Krueger, 1982. Cattle grazing and behaviour on a forested range. J.R.M. 35: 332–338.
Rosen, E., 1973. Sheep grazing and changes of vegetation on the limestone heath of Öland. Zoon, Suppl. 1: 137–151.
Rosenthal, G.A. & D.H. Janzen (eds), 1979. Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites. Academic Press, New York.
Roth, H.H., M. Muhlenberg & P. Goedicke, 1981. Rapport spécial sur les possibilités d'utilisation rationnelle des populations d'animaux sauvages dans les zones de savane de Côte d'Ivoire en vue de la production controlée de viande du gibier. FGU/Kronberg.
Rothschild, M., 1972. Some observations on the relationships between plants, toxic insects and birds. In: J.B. Harborne (ed.). Phytochemical ecology. Acad. Press, New York. pp. 2–12.
Scarnecchia, D.L., A.S. Nastis & J.C. Malechek, 1985. Effects of forage availability on grazing behaviour of heifers. J.R.M. 38: 177–180.
Schloeth, R., 1961. Das Sozialleben der Camarque-Rinder. Zeitschrift für Tierpsychol. 18: 575–627.
Schoener, T.W., 1971. Theory of feeding strategies. Ann. Rev. Ecol. System. 2: 369–404.
Schuring, F., 1984. Habitatkeuze van jongvee in het natuurreservaat 'Het Junner Koeland'. Verslag nr. 746, Vakgroep Natuurbeheer, LU Wageningen.
Senft, R.L., L.R. Rittenhouse & R.G. Woodmansel, 1983. The use of regression models to predict spatial patterns of cattle behaviour. J.R.M. 36: 553–557.
Senft, R.L., L.R. Rittenhouse & M.A. Stillwell, 1984. Diets selected by cattle from plant communities in shortgrass range. Proc. Western Section, Am. Soc. An. Sc. 35: 180–183.
Senft, R.L., L.R. Rittenhouse & R.G. Woodmansel, 1985. Factors influencing patterns of cattle grazing behaviour on shortgrass steppe. J.R.M. 38: 82–87.
Short, H.L., R.M. Blair & C.A. Segelquist, 1974. Fiber and digestability by small ruminants. J. Wildl. Management 38: 197–209.
Sinclair, A.R.E., 1975. The resource limitation of trophic levels in tropical grasslands ecosystems. Journ. of Animal Ecology 44: 497–520.

Sinclair, A.R.E., 1977. The African Buffalo. A study of resource limitation of populations. University of Chicago Press, Chicago.
Sinclair, A.R.E. & M.S. Norton-Griffiths (eds), 1979. Serengeti: Dynamics of an ecosystem. University of Chicago Press, Chicago.
Slim, P.A. & P. Oosterveld, 1985. Vegetation and development on newly embanked sandflats in the Grevelingen (The Netherlands) under different management practices. Vegetatio 62: 407–414.
Soest, P.J. van, 1982. Nutritional ecology of the ruminant. O&B Books. Corvallis.
Soldaat, L.L. & L.K. Slager, 1985. Grauwe ganzen en fioringras: de consumptie van aren van fioringras *(Agrostis stolonifera)* door grauwe ganzen *(Anser anser)* in de Lauwersmeer. RIJP-Rapport 50 abw, Lelystad.
Southgate, D.A.T. & J.V.G.A. Durin, 1970. Caloric Conversion factors. An experimental reassessment of the factors used in the calculation of the energy of human diets. Br. J. Nutr. 24: 517–535.
Spedding, C.R.W., 1976. Grassland ecology. Clarendon Press, Oxford.
Stace, C.A., 1965. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. Bulletin of the British Museum of Natural History, Botany 4: 3–78.
Staines, B.W., J.M. Cripp & T. Parish, 1981. Differences in the quality of food eaten by red deer *(Cervus elaphus)* stags and hinds in winter. J. Appl. Ecol. 19: 65–77.
Stark, R.W., 1965. Recent trends in forest entomology. Ann. Rev. Entomol. 10: 303–324.
Steenbergen, T. van, 1977. Invloed van grondsoort en jaar op het effect van stikstofbemesting op de graslandopbrengst. Stikstof 85: 9.
Stenseth, N.C., 1981. Optimal food selection: some further considerations with special reference to the grazer-hunter distinction. Am. Naturalist 117: 457–475.
Stobbs, T.H., 1973a. The effect of plant structure on the intake of tropical pastures. I. Variation in the bite size of grazing cattle. Austr. J. Agric. Res. 24: 809–819.
Stobbs, T.H., 1973b. The effect of plant structure on the intake of tropical pastures. II. Differences in sward structure, nutritive value, and bite size of animals grazing *Setaria anceps* and *Chloris gavana* at various stages of growth. Austr. J. Agric. Res. 24: 821– 829.
Stocker, M. & C.J. Walters, 1984. Dynamics of a vegetation-ungulate system and its optimal exploitation. Ecological Modelling 25: 151–165.
Stockmann, G.L., 1986. Over terreingebruik, voedselkeuze en gedrag van Koniks binnen het noordelijk raster van het natuurgebied van het landgoed de Ennemaborg. Rapport Stichting Het Groninger Landschap.
Stoddart, L.A., A.D. Smith & T.W. Box, 1975. Range Management. McGraw-Hill Book Comp., 3rd ed.
Struktuurschema Natuur- en Landschapsbehoud. 1985. Deel D: regeringsbeslissing. Staatsuitgeverij Den Haag.
Swain, T., 1978. Plant-animal coevolution: A synoptic view of the paleozoic and mesozoic. In: J.B. Harborne (ed). Biochemical aspects of plant and animal coevolution.
Thalen, D.C.P., 1979. Ecology and utilization of desert shrub rangelands in Iraq. (Proefschrift RU Groningen) Dr. W. Junk bv. Uitg., Den Haag.

Thalen, D.C.P., 1981. Grote grazers en snelle snoeiers, het beheer van vegetaties. Verslag van het Veluwe-Symposium gehouden op 9 mei 1980 te Arnhem. Gelderse Milieufederatie. pp. 21–39.
Thalen, D.C.P., 1984. Large animals as tools in the conservation of diverse habitats. Acta Zool. Fennica 172: 159–163.
Tubbs, C.R., 1968. The New Forest: an ecological history. David Charles, Newton Abbott.
Veen, H.E. van de, 1975. De Veluwe natuurlijk? Uitgave Gelderse Milieuraad, Arnhem.
Veen, H.E. van de, 1979. Food selection and habitat use in the red deer (*Cervus elaphus* L.). Proefschrift RU Groningen.
Veen, H.E. van de, 1985. Natuurontwikkelingsbeleid en bosbegrazing. Landschap 2: 14–28.
Veen, H.E. van de & S.E. van Wieren, 1980. Van grote grazers, kieskeurige fijnproevers en opportunistische gelegenheidsvreters; over het gebruik van grote herbivoren bij de ontwikkeling en duurzame instandhouding van natuurwaarden. Rapport 80/11 Instituut voor Milieuvraagstukken, VU Amsterdam.
Vink, A.P.A. (red.), 1971. Criteria voor milieubeheer. Verslag van de studieconferentie 'Criteria voor milieubeheer in het dichtstbevolkte land van Europa', gehouden op 14, 15 en 16 oktober 1970 aan de Universiteit van Amsterdam. A. Oosthoek's Uitgeversmaatschappij N.V., Utrecht.
Vels, L., 1987. Opbrengst van droge stof, verteerbare organische stof, ruw eiwit en mineralen in 3 contrasterende vegetatietypen in het Junner Koeland bij verschillende kniphoogtes en knipfrekwenties. Verslag Vakgroep Natuurbeheer, LU Wageningen (in druk).
Visser, H. de, 1980. Het effect van het percentage zetmeel en suikers in rundveevoeders op de voederopname. Doc. rapport nr. 65, IVVO, Lelystad (tevens voordracht CLO-dagen, 1980).
Watt, A.S., 1960. The effect of excluding rabbits from acidiphilous grassland in Breckland. J. Ecol. 48: 601–604.
Watt, A.S., 1962. The effect of excluding rabbits from Grassland A (Xerobrometum) in Breckland, 1936–60. J. Ecol. 50: 181–198.
Wennink, B., 1987. Produktie en consumptie in half-natuurlijke graslanden van het Junner Koeland. Een synthese. Verslag nr. 909, Vakgroep Natuurbeheer, LU Wageningen.
Westinga, E. & D.C.P. Thalen, 1980. A survey and problem analysis of the rangelands in the Rada District, Yemen Arab Republic. Rada Integrated Rural Development Project Technical note no. 5, ILACO, Arnhem.
Westhoff, V., 1945. Biologische problemen der natuurbescherming. In: Voordrachten gehouden op de natuurbeschermingsconferentie van de N.J.N. te Drachten op 15 augustus 1945. pp. 18–30.
Westhoff, V., 1952. De betekenis van natuurgebieden voor wetenschap en praktijk. Rede, gehouden op de plenaire vergadering van de Contactcommissie voor Natuur- en Landschapsbescherming in 1951. Amsterdam.
Westhoff, V., 1953. Het botanisch beheer van natuurreservaten. Jaarboek Natuurmonumenten 1950–1953, Amsterdam. pp. 104–113.

Westhoff, V., 1969. Verandering en duur. Beschouwingen over dynamiek van vegetatie. Inaugurele rede, Nijmegen. Den Haag.
Westoby, M., 1974. An analysis of diet selectory large generalist herbivores. Am. Naturalist 108: 290–304.
Wieling, H., A.H. Koops, L.E.M. Rompelberg & S. de Jong, 1977. Normen voor de voedervoorziening. Proefstation voor de Rundveehouderij, rapport nr. 57: 56.
Wiens, J.A., 1976. Population responses to patchy environments. Ann. Rev. Ecol. System. 7: 81–120.
Wieren, S.E. van, 1985. Begrazingsproef met Schotse Hoogland-runderen in het natuurgebied de Imbos. Tweede voortgangsrapport. Instituut voor Milieuvraagstukken, Amsterdam.
Wieren, S.E. van & S. de Bie, 1980. Sexual segregation in wild reindeer on Edgeøya (Svalbard). In: E. Reimers, E. Gaare & S. Skjenneberg (eds). Proceedings Second Int. Reindeer/Caribou Symp.; Røros, Norway 1979. pp. 550–553.
Wiersema, G.J., 1983a. Project Ibex: Ibex habitat inventory and mapping in the European Alps. Mountain Research and Development 3. pp. 303–305.
Wiersema, G.J., 1983b. Ibex habitat analysis using Landsat imagery. ITC Journal 1983-2: 139–147.
Wijk, B. van & P. Oosterveld, 1984. Veranderingen in een grasheide- vegetatie tijdens en na het stoppen van begrazing. In: Grazers op de Heide. Verslag Derde Studiedag Ede. pp. 82–89.
Wijngaarden, W. van, 1985. Elephants – Trees – Grass – Grazers, relationships between climate, soil, vegetation and large herbivores in a semi-arid savanna ecosystem (Tsavo, Kenya). ITC Publication Number 4, ITC, Enschede.
Wilkins, H.L., R.P. Bates, R.P. Hewson, J. Lindahl & R.E. Davies, 1953. Tannin and palatability in *Sericea lespedeza*. Agronomy Journal 45: 335–336.
Willems, J.H., 1983. Species composition and above ground phytomass in chalk grassland with different management. Vegetatio 52: 171–180.
Wilson, E.O., 1975. Sociobiology: The new synthesis. Cambridge, Mass. Harvard University Press.
Wind, K., 1980. Botanische samenstelling van grasland bij extensivering van het gebruik. Med. 52. Vakgroep Landbouwplantenteelt en Graslandkunde, LU Wageningen.
Wit, H.A. de, 1978. Soils and grasslands types of the Serengeti Plain (Tanzania). Proefschrift, LU Wageningen. Mededelingen Landbouwhogeschool.
Wolff, J.O., 1978. Burning and browsing effects on willow growth in interior Alaska. J. Wildl. Management 42: 135–140.
Zeevalking, H.J. & L.F.M. Fresco, 1977. Rabbit grazing and species diversity in a dune area. Vegetatio 35: 193–196.