

Dynamische interacties tussen hoefdieren en vegetatie in de Oostvaardersplassen

Fluiv 1999



G.W.T.A. Groot Bruinderink,
J.M. Baveco
K. Kramer
A.T. Kuiters
D.R. Lammertsma
S. Wijdeven

P. Cornelissen
J. Th. Vulink

H.H.T. Prins
S.E. van Wieren

F. de Roder
V. Wigbels



IBN-DLO



RWS RIZA-IHO



LUW



staatsbosbeheer

IBN-rapport nummer: 436
ISSN: 0928-6888

Veel leesgenot!

R. O. M. 13/19/99

Geet.

Dynamische interactiestussen hoefdieren en vegetatie in de Oostvaardersplassen

G.W.T.A. Groot Bruinderink¹⁾, D.R. Lammertsma¹⁾,
K. Kramer¹⁾, S. Wijdeven¹⁾, J.M. Baveco¹⁾,
A.T. Kuiters¹⁾, P. Cornelissen²⁾, J. Th. Vulink²⁾,
H.H.T. Prins³⁾, S.E. van Wieren³⁾, F. de Roder⁴⁾ &
V. Wigbels⁴⁾

- 1) Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO), Postbus 23, 6700 AA Wageningen
- 2) Rijksinstituut voor Integraal Zoetwaterbeheer en Afvalwaterbehandeling (RIZA), Postbus 17, 8200 AA Lelystad
- 3) Landbouwuniversiteit Wageningen, Bornsesteeg 69, 6708 PD Wageningen
- 4) Staatsbosbeheer, Regio Flevoland/Overijssel, Postbus 716, 8000 AS Zwolle

Inhoud

	PAGINA
VOORWOORD	5
SAMENVATTING	6
1 INLEIDING EN VRAAGSTELLING	8
2 GEBIEDSBESCHRIJVING	11
3 HOEFDIEREN	15
3.1 Verschillen tussen hoefdieren	15
3.2 Aantalsontwikkeling bij hoefdieren	16
3.3 Interacties en hypothese	29
4 HET MODEL WETSPACE	45
5 MODELSCENARIO'S EN EVALUATIE	58
6 UITBREIDING VAN HET GEBIED	74
7 INTRODUCTIE VAN NIEUWE SOORTEN	76
7.1 Het wilde zwijn	76
7.2 De eland	81
7.3 De wisent	91
8 POPULATIEBEHEER	96
9 DISCUSSIE	101
10 CONCLUSIES EN AANBEVELINGEN	106
DANKWOORD	107
LITERATUUR	108
COMMENTAAR REFERENTEN	120

Voorwoord

De discussie over de inzet van landbouwhuisdieren als ecologisch equivalent voor uitgestorven soorten in natuurgebieden, laaide hoog op in de 80-er en begin 90-er jaren. In diezelfde periode gingen beheerders deze dieren meer zien als natuurlijk onderdeel van het ecosysteem, in plaats van louter als middel om een bepaald landschappelijk of vegetatiekundig doel te bereiken. In de gebieden met jaarrondbegrazing nam intussen de omvang van de kuddes runderen en paarden toe en rezen vragen over de effecten van een langdurige hoge graasdruk op de diversiteit van die gebieden en over mogelijke omvangrijke sterfte in de nawinter. In de meeste gevallen werden om die reden dieren verwijderd, maar in drie gebieden werd de nadruk gelegd op zo extensief mogelijk beheer en zelfregulering. Het betrof de kudde Schotse Hooglandrunderen in het Nationaal Park Veluwezoom, de Heckrunderen op de Slikken van Flakkee en de Heckrunderen en Konikpaarden in de Oostvaardersplassen. Op de Slikken van Flakkee en in de Veluwezoom werd het idee van zelfregulering al spoedig verlaten en werd overgegaan op aantalscontrole en bijvoeding. De enige overgebleven, niet beheerde runderen en paarden zijn de populaties in de Oostvaardersplassen. Hier wordt, binnen de kaders van de beheerdoelstelling en van de door de maatschappij gestelde grenzen, zoveel mogelijk ruimte gegeven aan natuurlijke processen. De discussie concentreert zich thans op de vraag of en hoe beheerders moeten ingrijpen nu een toenemend aantal hoefdieren dreigt te sterven als gevolg van bijvoorbeeld voedselgebrek. Het gaat daarbij niet langer alleen om ecologisch interessante ontwikkelingen, maar ook om aspecten van gezondheid, welzijn en ethiek.

De populaties runderen, paarden en edelherten in de Oostvaardersplassen bevinden zich in een fase van exponentiële groei. Het Staatsbosbeheer, verantwoordelijk voor het beheer van dit 5.500 ha grote gebied, is geïnteresseerd in het antwoord op de vraag wat er gebeurt met de hoefdierpopulaties als er niet ingegrepen wordt. Zal er in de nabije toekomst sprake zijn van een evenwichtsituatie en zal een eventueel evenwicht er uitzien: stabiel of oscillerend? Ook wil de beheerder graag inzicht in de vraag of hoefdiersoorten elkaar zullen verdringen en of er een calamiteit in de zin van massale sterfte zal optreden alvorens zich een evenwicht instelt. Daartoe is deze studie verricht en een simulatiemodel ontwikkeld. Binnen het kader van dit project kon dit model niet worden getoetst. Mede daarom is twee externe referenten om commentaar gevraagd. Dit commentaar is als bijlage opgenomen.

Samenvatting

In de Oostvaardersplassen vervullen Heckrunderen, Konikpaarden en in mindere mate edelherten, een belangrijke rol bij de handhaving van de kortgrazige vegetatie. Dit is in het bijzonder van belang voor de tienduizenden ruiende grauwe ganzen die in de zomer in dit gebied verblijven. De hoefdierpopulaties bevinden zich in een stadium van exponentiële groei en de vraag doet zich voor wat de gevolgen kunnen zijn van bepaalde ingrepen, inclusief 'niets doen', zowel voor die hoefdieren als voor de vegetatie. Om de middellangetermijngevolgen van uiteenlopende beheeropties inzichtelijk te maken werd het model WetSpace ontwikkeld. Bovendien werd aandacht besteed aan de vraag in hoeverre introductie van eland, wild zwijn en wisent haalbaar en wenselijk is. Het ree is niet in het model opgenomen vanwege zijn marginale rol in het gebied.

Met behulp van WetSpace werden diverse scenario's bestudeerd, telkens voor een periode van 20 jaar. In het 'all-scenario' werden de gevolgen van 'niets doen' bestudeerd. In het relatieve reductiescenario 'rdcrel' en het absolute reductiescenario 'rdcabs' werd onderzocht wat de gevolgen kunnen zijn van een aantalsreductie respectievelijk met 30% en tot een niveau van 100 individuen per soort. Ook werd gekeken naar de gevolgen van scenario's zonder rund of met enkel runderen of paarden of edelherten. In de scenario's waarbij slechts één hoefdiersoort aanwezig is, neemt die soort sterk in aantal toe, totdat een afname in reproductie en een toename in de sterfte optreedt. Bij runderen en paarden gebeurt dit na circa 160 maanden, terwijl de ontwikkeling van de edelhertenpopulatie pas na circa 240 maanden een afvlakking begint te vertonen. Bij het all-scenario zal over ongeveer 10 jaar sprake zijn van tamelijk constante aantallen runderen en paarden; voor edelherten ligt dat moment nog verder in de tijd. Bij de constante aantallen hoort een jaarlijkse mortaliteit van enkele tientallen runderen, paarden en edelherten; pieken naar boven en naar beneden komen daarbij voor. Er zijn geen grote verschillen in mortaliteit tussen het all- en het rdcrel-scenario. Het rdcabs-scenario resulteert wel in een aanzienlijk lagere sterfte binnen de simulatieperiode (maar die verwijderde dieren sterven natuurlijk wel elders). In het all-scenario wordt het snelst een tamelijk constante situatie bereikt. Opvallend is dat in dit scenario de totale hoefdierbiomassa groter kan worden dan in de scenario's waarbij een of meerdere hoefdier-soorten verwijderd worden. Dit kan duiden op facilitatie. De draagkracht van een gebied, in termen van mogelijke populatiegroottes, hangt dus, behalve van de vegetatie, eveneens af van de combinatie van hoefdiersoorten. Het rdcrel- en rdcabs-scenario resulteren in een vertraging van de geschetste ontwikkelingen met respectievelijk 5 en 15 jaar.

Op middellange termijn profiteert riet van de afwezigheid van paarden en vlier van de afwezigheid van rund en edelhert. Het verwijderen van paard en edelhert uit het systeem heeft, eveneens voor de duur van de simulatie, een gering effect op de vegetatieontwikkeling. Uitsluiting van runderen heeft nauwelijks effect op de relatieve bedekking van de vegetatietypen en leidt tot ontwikkelingen vergelijkbaar met die in het rdcrel- en het rdcabs-scenario. Wat betreft de reactiesnelheid in de verschillende scenario's blijkt dat de vegetatiesamenstelling sneller stabiliseert dan de hoefdierpopulaties. In alle scenario's treedt uitbreiding op van het structuurtype 'kortgrazig', ten koste van vlierstruweel en ruigte. De ontwikkelingen in de vegetatie in de verschillende scenario's hebben geen nadelige effecten op het voedselaanbod voor de ruiende ganzen.

Het natuurgebied de Oostvaardersplassen kan worden uitgebreid met aangrenzende bos- en natuurterreinen. Het nieuwe gebied zal waarschijnlijk een aanzuigend effect hebben op de reeën en edelherten uit het huidige Oostvaardersplassengebied, in het bijzonder in de winter. Ook de runderen en paarden zullen profiteren van uitbreiding van met name het areaal grasland, waardoor het risico ontstaat van verruiging van het grasland in de huidige Oostvaardersplassen. In het bosgedeelte van het uitbreidingsgebied zullen bomen door rund, edelhert en paard geschild en/of geveegd worden, waardoor naar verwachting open plekken zullen ontstaan. Als gevolg hiervan zal de structuur en soortenrijkdom in deze bossen toenemen.

In het nieuwe gebied ontstaat ruimte voor levensvatbare populaties wilde zwijnen en wisenten. Voor elanden lijkt het minder geschikt, in het bijzonder vanwege het geringe aanbod aan wintervoedsel. Voor alle soorten geldt, dat bij de studie naar de kansen op een succesvolle introductie geen rekening kon worden gehouden met mogelijk onderlinge effecten van competitie of facilitatie. Daarmee vervalt een belangrijke basis voor uitspraken over mogelijke populatiegroottes. Ook kan een mogelijk verstorend effect van geïntroduceerde wilde zwijnen op een doelsoort als de grauwe gans en daarmee een conflict met de huidige beheerdoelstelling, niet worden uitgesloten. Introductie van de wisent is echter een haalbare en belangrijke optie, mede in het licht van de Europese natuurbescherming.

1. Inleiding en vraagstelling

G.W.T.A. Groot Bruinderink, D.R. Lammertsma, K. Kramer, S. Wijdeven, A.T. Kuiters, P. Cornelissen, J.Th. Vulink, H.H.T. Prins, S.E. van Wieren, F. de Roder & V. Wigbels

Door de rijksoverheid gepubliceerde toekomststudies laten zien, dat het beleid voor het landelijk gebied is gericht op het realiseren van een zo goed mogelijk evenwicht tussen landbouw, natuur, bos en recreatie. Realisatie en versterking van de EHS vormen een centraal thema in toekomstig 'natuurbeleid'. Daarnaast wordt de realisatie van grote, nieuwe natuurgebieden en de vergroting van de ecologische kwaliteit in de bestaande natuurgebieden van belang geacht. Dit komt onder meer omdat uit onderzoek is gebleken dat de keuze voor zoveel mogelijk grote(re) eenheden natuur een aanzienlijke meerwaarde oplevert voor duurzame populaties vogels en zoogdieren, ten opzichte van de huidige EHS (Natuurverkenning 97 1997). Vanuit het beleid wordt benadrukt dat het duurzaam beheer van dergelijke grootschalige natuurgebieden, vaak gericht op zelfregulerende ecosystemen, professioneel dient te worden verzorgd door bijvoorbeeld Staatsbosbeheer en Natuurmonumenten (Anon. 1995). Naast behoud, herstel en ontwikkeling van natuurwaarden vormt de beheersing van risico's op het terrein van de diergezondheidszorg daarbij een punt van aandacht (Anon. 1995; Anon. 1997a; 1997b; Nederland 2030 1997).

Hoefdieren in natuurgebieden in Nederland

Aantalsregulering of beter populatielimitering, in dit geval van hoefdieren, is een onlosmakelijk onderdeel van zelfregulering in natuurlijke ecosystemen. Van nature verloopt dit proces door zowel dichtheidsafhankelijke factoren (migratie, dispersie, reproductie, parasitaire belasting, voedseltekorten) als door dichtheidsonafhankelijke factoren (klimaat) of door interacties van beide. De rol van predatie is niet eenduidig. In Nederland is het begrip 'zelfregulering' in het geval van de grote hoefdieren in natuurgebieden inflatoir. De Nederlandse natuurgebieden van schaal herbergen geen natuurlijke top-predatoren, zijn ondanks de suggestieve kwalificatie, beperkt van omvang en worden begrensd door, wat in beleidsjargon heet 'gebruiksnatuur' of door de harde grenzen van agrarisch gebied die migratie de facto onmogelijk maken. Binnen de grenzen van de natuurgebieden worden bovendien soms door de beheerder vrij harde voorwaarden gesteld aan de begrazingsdruk (bijvoorbeeld in relatie tot spontane verjonging van het bos of het open houden van grazig gebied). Dit harde gegeven moet dan in de praktijk worden gecombineerd met de wens van een laag niveau van menselijke bemoeienis. Het begrip 'zelfredzaam' is feitelijk zelfs niet aan de orde wanneer sprake is van populaties die in enigerlei opzicht door de mens worden gereguleerd, bijvoorbeeld door afschot, vangst en bijvoeding. De problematiek van zelfregulering van hoefdieren in natuurgebieden, zelfs natuurgebieden van schaal in Nederland, is daarmee teruggebracht tot de vraag hoe, binnen de door de mens vastgestelde kaders, nog ruimte kan worden gegeven aan de hierboven genoemde natuurlijke processen.

Vraagstelling

Het Staatsbosbeheer beheert het internationaal belangrijke wetland 'de Oostvaardersplassen', een naar Nederlandse maatstaven grootschalig natuurgebied. Uit dien hoofde is het Staatsbosbeheer verantwoordelijk voor implementatie van het natuurbeleid van de rijksoverheid, zoals hier boven uiteengezet.

Naast de oppervlakte 'water' en 'open water met begroeiing', worden in het drogere gedeelte van de Oostvaardersplassen als aspectbepalende ecotopen onderscheiden 'kortgrazig nat', 'kortgrazig droog' en 'riet-ruigte-struweel'. Het areaal kortgrazig grasland biedt zowel 's zomers als 's winters foerageermogelijkheid aan duizenden ganzen. Met name de tienduizenden ruiende grauwe ganzen (*Anser anser*) die 's zomers het gebied bevolken, vervullen een centrale rol in het ecosysteem Oostvaardersplassen vanwege hun differentiërend effect op het moerasgebied. In de periode juni-juli zijn deze ruiers voor hun voedsel in belangrijke mate aangewezen op het areaal grasland binnen de Oostvaardersplassen. Voor dit ecotooptype wordt een extensief beheer voorgestaan, waarin Heckrunderen (*Bos taurus*), Konikpaarden (*Equus caballus*) en edelherten (*Cervus elaphus*) een belangrijke rol vervullen; in mindere mate geldt dit voor het ree (*Capreolus capreolus*). De populaties van deze dieren werden tot op heden niet beheerd en bevinden zich thans, met uitzondering van het ree, in een fase van exponentiële groei. Thans dringt zich de vraag op of, en zo ja hoe in de aantallen hoefdieren moet worden ingegrepen. Daarbij doet zich een spanningsveld voor in de beheerdoelstellingen:

- het behoud van de kortgrazige vegetatie voor in het bijzonder de ruiende ganzen door middel van begrazing door grote hoefdieren;
- de hiermee samenhangende wens om de draagkracht van de Oostvaardersplassen voor de grote hoefdieren maximaal te benutten;
- het zo min mogelijk ingrijpen in het natuurlijke aantalsverloop van de grote hoefdieren en
- het voorkómen van grootschalige sterfte onder de grote hoefdieren door tijdige signalering en het nemen van gepaste maatregelen.

Om het gewenste beheer vorm te geven schieten de huidige kennis en ervaring tekort. De beheerder wil weten wat de gevolgen van bepaalde ingrepen zijn, inclusief niet-ingrijpen. Bij deze afweging kan een dynamisch model, dat de interacties beschrijft tussen vegetatie en grote grazers, een hulpmiddel zijn. Als grazers worden in deze studie in beschouwing genomen de Heckrunderen, de Konikpaarden, de edelherten en de ganzen. Het effect van 'grazers' als reeën, veldmuizen (*Microtus arvalis*), rosse woelmuizen (*Clethrionomys glareolus*), bevers (*Castor fiber*) en konijnen (*Oryctolagus cuniculus*) worden in deze studie niet meegenomen.

De literatuur moet inzicht geven in de vraag welke de gepaste maatregelen zouden kunnen zijn en wat dit voor de Oostvaardersplassen betekent. In dit licht moet ook de aanvullende vraag worden gezien, die betrekking heeft op de gevolgen van een mogelijke uitbreiding van de huidige Oostvaardersplassen met aangrenzende bosrijke gebieden. Tenslotte is het Staatsbosbeheer geïnteresseerd in het antwoord op de vraag, in hoeverre de Oostvaardersplassen geschikt biotoop vormt voor het wilde zwijn (*Sus scrofa*), de eland (*Alces alces*) en de wisent (*Bison bonasus*).

Het Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO) werd in de zomer van 1997 gevraagd om de beheerder in deze behulpzaam te zijn en mee te denken over mogelijke oplossingen. Dit heeft geresulteerd in de vorming van een team van deskundigen afkomstig van het Staatsbosbeheer, het IBN-DLO, het Rijksinstituut voor Integraal Zoetwaterbeheer en Afvalwaterbehandeling RIZA en de Landbouwuniversiteit Wageningen. De dynamiek in het diersoortspecifiek voedselaanbod alsmede de aantalsontwikkeling van de grote herbivoren en de voorwaarde ten aanzien van de instandhouding van het areaal kortgrazig grasland, noopten daarbij tot een modelmatige aanpak. Aard en opzet van het te vervaardigen model worden uitvoerig beschreven in het rapport dat aan dit eindrapport voorafging en als titel droeg 'Draagkracht van de Oostvaardersplassen voor grote herbivoren' (Groot Bruinderink et al. 1998a).



Vlierstruweel in de Oostvaarderplassen met vlier en boomgroepen met voornamelijk wilg. Foto: Biofaan

2. Gebiedsbeschrijving

G.W.T.A. Groot Bruinderink, D.R. Lammertsma, K. Kramer, S. Wijdeven, A.T. Kuiters, P. Cornelissen, J. Th. Vulink, H.H.T. Prins, S.E. van Wieren, F. de Roder & V. Wigbels

De Oostvaardersplassen zijn in 1968 ontstaan na inpoldering van Zuidelijk Flevoland. Om te voorkomen dat het, inmiddels vogelrijke gebied zou uitdrogen, werd in 1975 een kade aangelegd. Hierdoor ontstonden een 'natte' moeraszone en een 'droge' randzone (Fig. 1). De bovengrond in de randzone is vrij homogeen en bestaat voornamelijk uit kalkrijke lichte klei. Het waterpeil in de moeraszone is regelbaar. De voeding vindt voornamelijk plaats door neerslag, maar er kan ook water worden ingelaten. In de afgelopen jaren is het waterpeil gebruikt als een van de belangrijkste stuurvariabelen bij de ontwikkeling en het beheer van de moeraszone; thans is het peil voornamelijk neerslag-gestuurd. Het natuurgebied kan worden omschreven als een jong moeras-ecosysteem met een hoge mate van spontane ontwikkeling en met een hoge natuurwaarde (Cornelissen & Vulink 1996a). Het gebied bestaat uit nat en droog rietland, natte en droge graslanden, natte en droge ruigtes, vlierstruwelen en wilgenbossen (Jans & Drost 1995; Knotters & Severijn 1998; Tabel 1).

Tabel 1. Oppervlakte (ha) van vegetatietypes in de Oostvaardersplassen en uitbreidingsgebieden.

vegetatietype	Oost-vaarders- plassen	Hollandse Hout (open te stellen deel)	Fluitbos	Praamweg- gebied	Kotterbos
Kaal	3				
Pionier	162				
Lisdodde	19				
Ruigte nat	6				
Riet begraasd	363				
Riet onbegraasd	1612				
Wilgenstruweel	329				
Ruigte droog	617				
Duinriet ruigte	6				
Grasland	783	71	65	162	58
Grazig ruig	152				
Vlierstruweel	253				
Water	1189	4		20	16
Akker					28
Moeras			21		
Hardhoutbos1)		236		50	60
Zachthoutbos2)		437		85	230
Naaldbos		42			
Bos		715	247	151	232
totaal	5494	790	333	332	334

1) Met 'hardhoutbos' wordt bedoeld bos bestaande uit langzaam groeiende soorten als eik (*Quercus* sp.), beuk (*Fagus sylvatica*), linde (*Tilia* sp.), iep (*Ulmus* sp.), gewone esdoorn (*Acer pseudoplatanus*), zoete kers (*Prunus avium*), es (*Fraxinus excelsior*) en berk (*Betula* sp.).

2) Met 'zachthoutbos' wordt bos bedoeld dat bestaat uit snelle groeiers als populier (*Populus* sp.), wilg (*Salix* sp.) en els (*Alnus* sp.).



Fig. 1. Ligging van de Oostvaardersplassen en mogelijke uitbreidingsgebieden.
(Bron: Biofaan)

De moeraszone (3.600 ha) bestaat momenteel voor ca 34% uit open water en voor ca 54% uit gesloten rietvegetatie (*Phragmites australis*). In het open water worden soorten aangetroffen als klein kroos (*Lemna minor*), draadwier en grote kroosvaren (*Azolla filiculoides*). De rest van de moeraszone wordt ingenomen door

- pionier-moerasvegetatie (180 ha) met soorten als moerasandijvie (*Senecio congestus*), grote lisdodde (*Typha latifolia*), goudzuring (*Rumex maritimus*), blaartrekkende boterbloem (*Ranunculus sceleratus*), greppelrus (*Juncus bufonius*) en rode ganzevoet (*Chenopodium rubrum*),
- gesloten rietvegetatie (1.975 ha) met hier en daar wilgenopslag en kruiden als wolfs-poot (*Lycopus europaeus*), haagwinde (*Calystegia sepium*), bitterzoet (*Solanum dulcamara*) en watermunt (*Mentha aquatica*),
- wilgenstruweel (330 ha) met vlierstruweel en ruigtekruiden als grote brandnetel (*Urtica dioica*), kleeftkruid (*Galium aparine*), koninginnekruid (*Eupatorium cannabinum*), harig wilgenroosje (*Epilobium hirsutum*), duinriet (*Calamagrostis epigeios*) en beemdgras (*Poa trivialis*) en tenslotte
- wilgenbos met schietwilg (*Salix alba*) en amandelwilg (*S. triandra*).

De plassen zijn nergens dieper dan 1 m. Als gevolg van het troebele water hebben zich geen ondergedoken waterplanten gevestigd. Binnen het rietland van de moeraszone is onderscheid te maken tussen geïnundeerd rietland, dat in het voorjaar begraasd wordt door ruiende ganzen en rietland dat niet door ganzen wordt begraasd.

De randzone (1.800 ha) bestaat uit:

- droge en natte graslanden (780 ha). De droge graslanden bestaan voornamelijk uit Engels raaigras (*Lolium perenne*), timoteegras (*Phleum pratense*), kropaar (*Dactylis glomerata*), ruw beemdgras en de natte graslanden uit ruw beemdgras, fioningras (*Agrostis stolonifera*) en geknikte vossenstaart (*Alopecurus geniculatus*);
- droge ruigte (620 ha) bestaande uit grote brandnetel, akkerdistel (*Cirsium arvense*), ruw beemdgras en koninginnekruid;
- vlierstruweel (255 ha) met vlier (*Sambucus nigra*), hoofdzakelijk uit de beginjaren van de begrazing en boomgroepen met voornamelijk wilg uit de beginjaren van het gebied.
- poelen (100 ha) die op diverse plaatsen in de afgelopen jaren werden gegraven, onder meer ten behoeve van visetende watervogels.

Voor een uitgebreide beschrijving van de onderscheiden vegetatietypen zie Jans & Drost (1995) en Knotters & Severijn (1998).

In de eerste visie op het beheer van de Oostvaardersplassen lag het accent van het beheer op de ontwikkeling en het behoud van de verschillende landschapstypen die als habitat dienden voor met name verschillende vogelsoorten. Begrazing met Heckrunderen en Konikpaarden werd gezien als middel om dit doel te bereiken. In de tachtiger jaren ging de aandacht meer uit naar systeemgericht beheer en werden de grote hoefdieren steeds meer gezien als onderdeel van dat systeem. Gevolg was een toenemende belangstelling voor jaarrondbegrazing. Er ontstond behoefte aan een grazer die zich, naast het ree, meer op houtigen zou concentreren: het edelhert (Cornelissen & Vulink 1996b). Destijds speelde hierbij een rol dat men vond dat deze diersoort van nature thuishoort in een moeras-ecosysteem als de Oostvaardersplassen. Dit geldt ook voor de eland en het wilde zwijn. Een mogelijke introductie van de twee laatstgenoemde soorten vormt onderdeel van voorliggende studie.

Ligging en beschrijving van mogelijke uitbreidingen

In alle 'uitbreidingsgebieden' komen van nature reeën voor (de Roder & Kleinstra 1994).

Hollandse Hout

Het gebied is gelegen aan de oostzijde van de Oostvaardersplassen. Het werd aangeplant in de jaren 70 met overwegend snel groeiende loofboomsoorten. Een deel van het hardhoutbos bestaat uit jonge eiken. De oudste eiken zijn thans ongeveer 20 jaar en beginnen mast te dragen. De ondergroei bestaat uit een brandnetel-kleefkruid vegetatie met lokaal grassen, kornoelje (*Cornus* sp.), vogelkers (*Prunus* sp.), meidoorn (*Crataegus* sp.) en sleedoorn (*Prunus spinosa*). De ondergroei in het Fluitbos en het Praamweggebied komt in grote lijnen hiermee overeen. In de 40 ha naaldbos vinden de grote hoefdieren geen voedsel.

Fluitbos

Dit bos werd aangeplant in de jaren tachtig en bestaat hoofdzakelijk uit eik, populier en es. Het Fluitbos is inmiddels (januari 1999) toegevoegd aan de Oostvaardersplassen. Het is slechts toegankelijk voor edelherten en niet voor Koniks en Heckrunderen. De verbindingzone met de Oostvaardersplassen bestaat in hoofdzaak uit rietruigte.

Praamweggebied

Het gebied is gelegen ten zuidwesten van de Oostvaardersplassen en bestaat voor ruim de helft uit grasland. Het bosgedeelte is aangeplant in het midden van de jaren 90. Het spontaan opgeslagen wilgenbos is thans ongeveer 30 jaar oud en raakt in verval. Plaatselijk ontstaat daardoor meer lichtinval op de bosbodem waardoor het aandeel gras toeneemt. De verbindingzone met het Kotterbos bestaat in hoofdzaak uit vlier- en brandnetelruigte. In dit gebied zijn enkele bevers aanwezig.

Kotterbos

Dit bos is gelegen ten zuidwesten van de Oostvaardersplassen. Dit bos bestaat grotendeels uit jong, structuurrijk bos met wilgenruigte. Belangrijkste soorten zijn populier, eik, hazelaar, vlier en es. het bos is ongeveer 10 jaar oud. Een camping zorgt voor hoge recreatiedruk.

3. Hoefdieren

3.1 Verschillen tussen hoefdieren

G.W.T.A. Groot Bruinderink, D.R. Lammertsma, K. Kramer, S. Wijdeven, A.T. Kuiters, P. Cornelissen, J. Th. Vulink, H.H.T. Prins, S.E. van Wieren, F. de Roder & V. Wigbels

Een belangrijke bouwsteen van planten is cellulose, veruit het meest voorkomende koolhydraat dat dient ter versteviging van de celwand en de belangrijkste energiebron vormt voor de herbivore zoogdieren. Voor de benutting van cellulose is de herbivoor aangewezen op micro-organismen die het afbreken tot stoffen die door de gastheer kunnen worden benut. Herkauwers beschikken over een relatief grote maag die uit vier samenhangende delen bestaat: pens, netmaag, boekmaag en lebmaag. De wanden van de maag zijn bezet met papillen die zorgen voor een belangrijke oppervlaktevergroting waardoor absorptie van bijvoorbeeld vrije vetzuren goed mogelijk wordt (Hofmann 1989). De dieren kunnen de doorstroomsnelheid van het voedsel van de pens-netmaag naar de boekmaag reguleren. Binnen de groep herkauwers wordt nog eens onderscheid gemaakt in drie hoofdstrategieën (Hofmann 1989):

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

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

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

In de mondholte bevinden zich speekselklieren die bij browsers relatief gezien groter zijn

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

Een groot lichaam vraagt in absolute zin om meer voedsel dan een klein lichaam. Die grotere hoeveelheid voedsel blijft naar verhouding lang in het spijsverteringskanaal en kan dus beter worden verteerd. Grotere dieren kunnen daardoor meer met kwalitatief slecht voedsel dan kleinere dieren en hoeven dan ook niet zo kieskeurig te zijn. Dit voordeel verdwijnt echter bij het schaarser worden van het voedsel. Voor een uitgebreider beschrijving van de verschillen tussen hoefdieren wordt verwezen naar Groot Bruinderink et al. (1997).

3.2 Aantalsontwikkeling bij hoefdieren

S.E. van Wieren, H.H.T. Prins, G.W.T.A. Groot Bruinderink, D.R. Lammertsma, K. Kramer, S. Wijdeven, A.T. Kuiters, P. Cornelissen, J.Th. Vulink, F. de Roder & V. Wigbels

Het doel van dit hoofdstuk is om, aan de hand van literatuurgegevens, proberen te voorspellen hoe de populaties hoefdieren in de Oostvaardersplassen zich in de toekomst zullen ontwikkelen. Zal er een evenwicht worden bereikt? Hoe zal een eventueel evenwicht er uit zien: stabiel, oscillerend? Zal er een crash optreden alvorens een evenwicht zich instelt? Zal overbegrazing plaatsvinden? Voor alle duidelijkheid: deze notitie geeft geen exact antwoord op bovenstaande vragen maar poogt slechts een zo goed mogelijke inschatting te maken. Ook kan op grond van de literatuur alleen niet berekend worden op welk niveau van populatieomvang eventuele evenwichten zich in de Oostvaardersplassen zullen instellen. In de Hoofdstukken 4 en 5 wordt hier nader op ingegaan.

Bij de discussie zal rekening worden gehouden met het volgende:

- de Oostvaardersplassen vormen een klein, jong gebied
- er is sprake van een eilandsituatie
- er zijn geen grote predatoren
- er zijn 4 soorten hoefdieren.

Wat het laatste punt betreft: in dit hoofdstuk wordt de nadruk gelegd op edelhert, rund en paard en niet op het ree. De ontwikkeling van het ree wordt in een aparte paragraaf bekeken vanwege de marginale positie die het ree in dit systeem inneemt.

De overige soorten hebben alle, vanuit populatiedynamisch oogpunt, een vergelijkbare voortplantingsstrategie, namelijk in potentie 1 jong per vrouwtje per jaar. Dit maakt hen tot duidelijke zogenaamde K-soorten. In de populatiedynamica wordt onderscheid gemaakt tussen zogenaamde K-geselecteerde en r-geselecteerde soorten. De parameters K en r bepalen samen de vorm van de logistische groeicurve van soorten. Soorten kunnen worden gekarakteriseerd door het relatieve belang van r (groeisnelheid) en K (verzadigingsdichtheid) in hun levenscycli. Kenmerkende eigenschappen van K-soorten zijn: het

leven in een voorspelbaar milieu, sterfte wordt vooral door dichtheidsafhankelijke factoren bepaald, een tamelijk constante populatieomvang, een trage ontwikkeling van de individuen, een groot competitief vermogen, een groot lichaamsgewicht en een lange levensduur.

Verder wordt hier aangenomen dat er geen interactie tussen de soorten plaatsvindt. In werkelijkheid is dit waarschijnlijk wel het geval en kunnen er zowel facilitatieve- als competitieve interacties worden verondersteld. In de Hoofdstukken 4 en 5 wordt ook hierop nader ingegaan.

Limiterende factoren

Populaties groeien niet tot in de hemel maar worden op een gegeven moment afgeremd door beperkende factoren. Belangrijke beperkende factoren zijn voedselgebrek en predatie (Sinclair 1989), maar ook parasieten, ziekten en weersinvloeden kunnen een rol spelen.

We onderscheiden dichtheidsafhankelijke en dichtheidsonafhankelijke factoren.

Dichtheidsonafhankelijke factoren zijn meestal klimaatsparameters als regenval, temperatuur en sneeuwdikte die sterk stochastisch zijn, terwijl dichtheidsafhankelijke factoren variëren met de dichtheid. Dichtheidsafhankelijke factoren kunnen een lineair verband vertonen met dichtheid maar ze kunnen ook niet-lineair zijn. In het laatste geval neemt hun sterkte toe met toenemende dichtheid.

Het aantalsverloop van een groeiende populatie wordt meestal weergegeven door een logistische kromme, uitmondend in een evenwichtsdichtheid die K genoemd wordt. Bij de standaard logistische curve neemt de intrinsieke groeisnelheid (de per capita groeisnelheid van een populatie die een stabiele leeftijdsopbouw heeft bereikt zonder dat competitie of andere beperkingen een rol spelen) lineair af met de dichtheid (Fig. 2

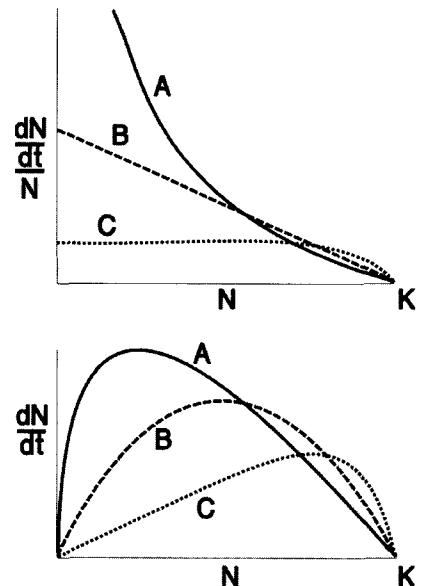


Fig. 2. Drie typen groeicurve. De bovenste figuur toont de netto per capita groeisnelheid, de onderste de netto veranderingen in populatieomvang. K: de populatieomvang bij evenwicht (bewerkt naar Fowler 1981).

boven, B) en wordt de grootste groeisnelheid bereikt bij $1/2K$ (Fig. 2 beneden, B). Veel populaties vertonen echter een van de 'standaard' afwijkende groeicurve. Typische r-soorten vertonen, om een aantal hier niet verder te bespreken redenen, meer een gedrag als weergegeven in de curves A in figuur 2. Typische K-soorten vertonen veel meer het gedrag van de C-curves uit figuur 2. Grote, langzaam groeiende soorten, die sterk afhankelijk zijn van hun hulpbronnen, kunnen heel lang doorgaan met hun energie te besteden aan het onderhouden van mechanismen die bijdragen aan een lagere sterfte. Dit betekent dat de werking van de dichtheidsafhankelijke factoren het sterkst is bij hoge N en in de buurt van K en ook dat daar de groeisnelheid van de populatie het hoogst is (Fig. 2, curve C, boven en onder). Het geschetste groeiverloop van K-soorten is ook voorspeld op grond van trofische interacties (een trofisch niveau is een positie in de voedselketen die bepaald wordt door het aantal energie-omzettingstappen om dat niveau te bereiken; een plant-herbivoor interactie is dus een voorbeeld van een trofische interactie) door May (1973) en Caugley (1979), en op grond van competitie en sociale dynamiek door Gilpin & Ayala (1973). In figuur 3, boven, is het verschil tussen K' (het evenwicht als gevolg van uitsluitend beperking van natuurlijke hulpbronnen) en K (het evenwicht als gevolg van beperking van natuurlijke hulpbronnen en predatie en milieu-variatie) klein. Grotere dieren zijn hier dus vooral beperkt door natuurlijke hulpbronnen. Ze zijn gebufferd en hebben een geringe variatie rond het lange-termijn-gemiddelde van het populatieniveau (Fig. 4).

Uit het bovenstaande volgt de voorspelling dat de meeste dichtheidsafhankelijke veranderingen bij deze K-soorten niet-lineair zullen verlopen en dat de grootste veranderingen bij hoge N (aantallen) plaatsvinden mede door een synergistisch en een sterker effect van meerdere factoren die gezamenlijk een exponentieel toenemende weerstand produceren tegen verdere aantalstoename.

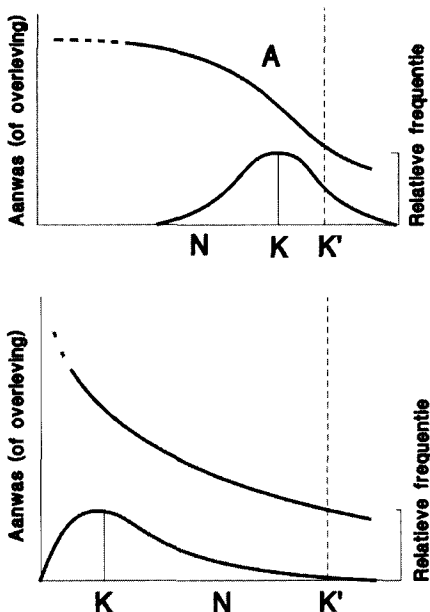


Fig. 3. Aanwas (of overleving) ten opzichte van de populatieomvang N, voor twee typen diersoorten. A: soorten met hoge levensverwachting, lage voortplantingssnelheid met populaties voornamelijk beperkt door beschikbaarheid van natuurlijke hulpbronnen. B: soorten met een hoge voortplantingssnelheid, lage levensverwachting met populaties die onder de limiet blijven die wordt gesteld door beschikbare hulpbronnen. K: evenwicht als gevolg van 'resource'-beperking in combinatie met omgevingsstochastiteit, predatie en andere omgevingsfactoren. K' : evenwicht als gevolg van louter resourcebeperking (bewerkt naar Fowler 1981).

De rol van dichtheidsafhankelijke factoren

Dichtheidsafhankelijke factoren werken in op reproductie en sterfte, waarbij eventueel onderscheid gemaakt kan worden tussen leeftijdsklassen en sekse.

Bij reproductie gaat het vooral om de leeftijd waarop begonnen wordt met de voortplanting (van de vrouwtjes), ovulatiefrequentie en de frequentie waarmee vrouwtjes drachtig worden (fertiliteit), en het aantal jongen per vrouwtje. Bij sterfte kan onderscheid gemaakt worden in neonatale- en juveniele wintersterfte (neonataal is tot kort (enkele weken) na de geboorte; juveniel is van enkele weken na de geboorte tot 1 jaar na geboorte), en adulte (winter)sterfte, eventueel gesplitst naar geslacht.

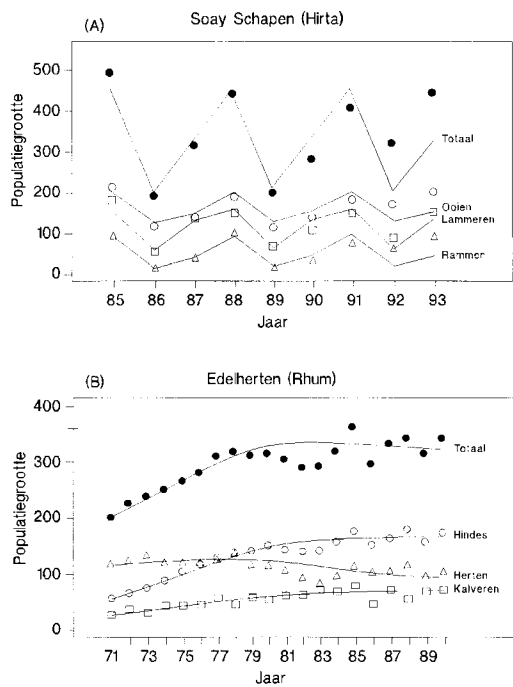


Fig. 4. Aantalsverloop van Soay schapen op Hirta (A) en edelherten op Rhum (B) (bewerkt naar Clutton-Brock et al. 1997).

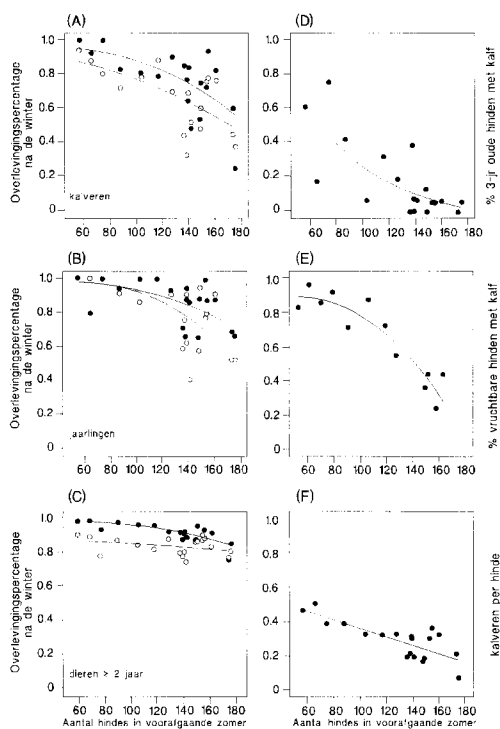


Fig. 5. Het effect van de populatieomvang op de overleving en vruchtbaarheid van edelherten op Rhum, 1972-1990. A. overlevingspercentage mannelijke en vrouwelijke kalveren; B. overlevingspercentage jaarlingen; C. overlevingspercentage volwassen dieren; D. aandeel drie jaar oude hinds met kalf; E. aandeel vruchtbare hinds met kalf. Met vruchtbare hinde 'milk hinde' wordt bedoeld een hinde die het jaar daarvoor met succes een kalf grootbracht; F. verhouding kalf:hinde (bewerkt naar Clutton-Brock et al. 1997).

Er zijn vele dichtheidsafhankelijke effecten gevonden bij hoefdieren, te veel om hier allemaal samen te vatten (zie daarvoor Fowler 1987). Hieronder volgt slechts een kleine selectie als illustratie van de algehele trend. Voorbeelden worden gegeven in de figuren 4, 5, 6, 7, 8 en 9.

Bij edelherten op Rhum leidde een hogere dichtheid tot een uitgestelde puberteit (Clutton-Brock et al 1997), net als bij de wapiti's in Yellowstone (Singer et al 1997). In Schotland neemt bij edelherten de vruchtbaarheid van de vrouwtjes bij hogere dichtheden af. Ze krijgen dan ongeveer één kalf per twee jaar. Er zijn zogenaamde milk-hinds, lacterende vrouwtjes die het jaar daarop door een geringere conditie geen kalf krijgen (vermoedelijk door niet te ovuleren), en yeld-hinds, die het in het volgende jaar wel een kalf krijgen (Putman et al 1996). Bij Schotse Hooglanders op de Imbos is eenzelfde trend geconstateerd (Van Wieren 1988). Ook bij de edelherten op Rhum nam de vruchtbaarheid af bij hogere dichtheid (Clutton-Brock et al 1997, Fig. 4 en 5), net als bij de wapiti's in Yellowstone (Singer et al 1997, Fig. 6).

Bij adulte vrouwelijke Soay schapen trad vrijwel geen vermindering in fertiliteit op bij hogere dichtheid (Clutton-Brock et al 1997), wel nam het percentage tweelingen af (Fig. 7). Ook bij verwilderde ezels was de vruchtbaarheid van adulte vrouwtjes gelijk in groeiende populaties en populaties bij K (Freeland & Choquenot 1990).

Bij Soay schapen werd een groot niet-lineair dichtheidsafhankelijk effect gemeten op het percentage lammeren dat een lam krijgt.

Bij rendieren in Noorwegen nam bij toenemende dichtheid de vruchtbaarheid bij jonge vrouwtjes veel sterker af dan bij oudere vrouwtjes (Skogland 1985, Fig. 8)

Neonatale sterfte

Bij de Soay schapen op Hirta doet zich elke 3-4 jaar een populatie-crash voor waarbij 65% van de populatie sterft (Fig. 4). Hiervan is 90% lam met een eerste piek in de eerste 10

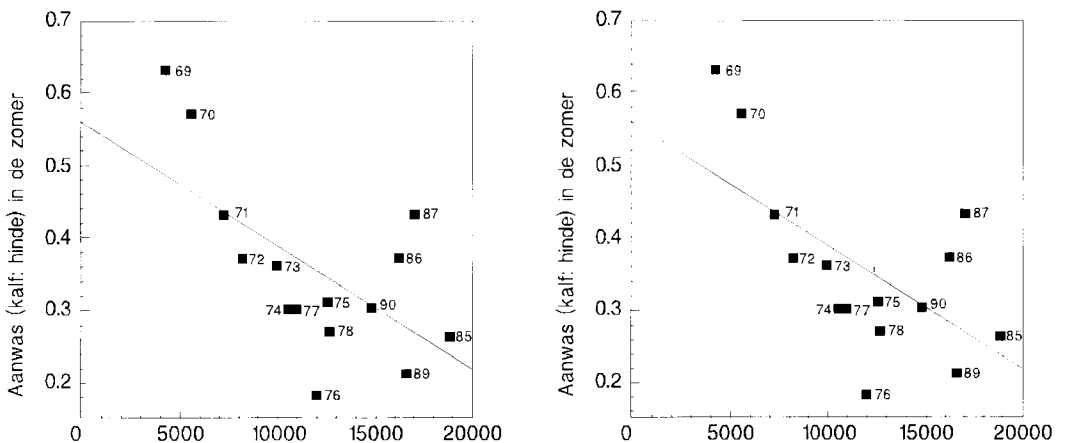


Fig. 6. Aantal kalveren in de zomer en kalversterfte in de winter in relatie tot de omvang van de populatie wapiti's in Yellowstone National Park (bewerkt naar Coughenour & Singer 1996).

dagen na geboorte en een tweede aan het eind van de winter (Clutton-Brock et al 1992). De neonatale sterfte is gekoppeld aan het geboortegewicht, terwijl het geboortegewicht gerelateerd is aan de dichtheid (via een niet-lineair verband).

Bij edelherten op Rhum werd geen dichtheidsafhankelijke neonatale sterfte gevonden (Clutton-Brock et al 1997). Bij de wapiti's (elk) in Yellowstone was de neonatale sterfte dichtheidsafhankelijk en duidelijk gecorreleerd met het lichaamsgewicht (Singer et al 1997).

Bij zeer hoge dichtheden van witstaartherten kan de neonatale sterfte in de eerste drie weken 70-90% bedragen (Sams et al 1996, McCullough 1979). Deze sterfte is in belangrijke mate dichtheidsafhankelijk (maar niet uitsluitend) en loopt voor een deel door een geringere immuniteitsbescherming door de moeder van het kalf vanwege een vertraagde en uitgestelde lactatie (Sams et al 1996).

Juvenile sterfte

Freeland & Choquenot (1990) bestudeerden verwilderde ezels in Australië. Bij groeiende populaties was de juvenile sterfte tot 6 maanden 38% en bij populaties op K 79%. Bij de Soay schapen treedt tijdens crashes een grote juvenile (zowel lammeren als jaarlingen) sterfte op als direct gevolg van de dichtheid. Bij edelherten op Rhum werd een lineair dichtheidsafhankelijke sterfte bij kalveren en jaarlingen gevonden (Clutton-Brock et al 1997). Bij wapiti's in Yellowstone was de juvenile wintersterfte dichtheidsafhankelijk en het verband was lineair (Singer et al 1997).

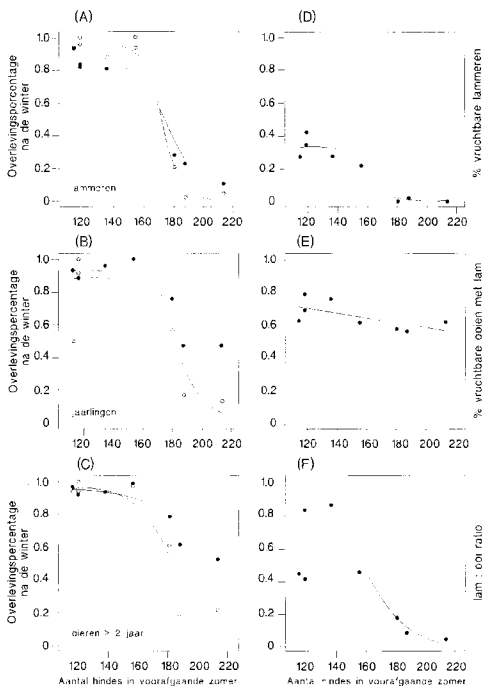


Fig. 7. Het effect van de populatieomvang op de overleving en vruchtbaarheid van Soay schapen op Hirta, 1985-1993. A. overlevingspercentage mannelijke en vrouwelijke lammeren; B. overlevingspercentage jaarlingen; C. overlevingspercentage volwassen dieren; D. aandeel lammeren dat zelf een lam kreeg op een leeftijd van ongeveer 12 maanden; E. aandeel vruchtbare ooien met lam. Met vruchtbare ooi 'milk ewe' wordt bedoeld een ooi die het jaar daarvoor met succes een lam grootbracht; F. verhouding lam:ooi (bewerkt naar Clutton-Brock et al. 1997).

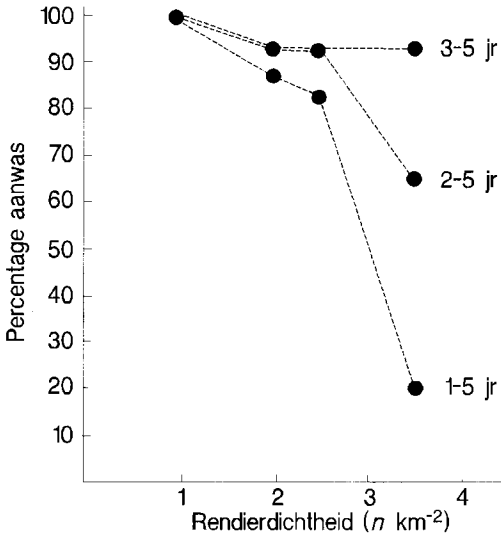


Fig. 8. Leeftijdsafhankelijk voortplantingssucces bij verschillende dichtheden van rendieren (bewerkt naar Skogland 1985).

Adulte sterfte

Bij de Soay schapen op Hirta was de adulte sterfte dichtheidsafhankelijk en hoog (50%) tijdens crashes (Clutton-Brock et al 1992).

Verder werden er in de literatuur weinig goed gedocumenteerde gevallen gevonden van duidelijke dichtheidsafhankelijke sterfte bij adulten.

Uit het vele onderzoek blijkt dat dichtheidsafhankelijkheid veel voorkomt bij een reeks van hoefdieren: o.m. bij witstaartherten, rendieren, elanden, reeën, edelherten, ezels, schapen, runderen (o.a. Putman et al 1996). Er zijn zowel lineaire als niet-lineaire verbanden gevonden waarbij het opvallend is dat de meeste lineaire verbanden vooral gevonden worden bij typische K-soorten als het edelhert en de meeste niet-lineaire verbanden bij meer r-soorten als schapen en witstaartherten.

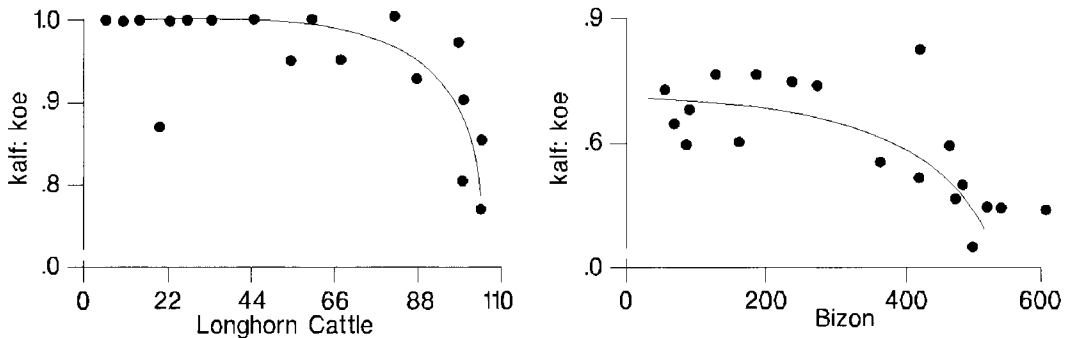


Fig. 9. Voortplantingssucces bij 'vrijlevend' Longhorn cattle en Amerikaanse bizon bij verschillende populatieomvang. In beide gevallen een niet-lineair dichtheidsafhankelijk verband (bewerkt naar Clutton-Brock et al. 1997).

Via welk mechanisme werkt het dichtheidsafhankelijke effect? Het blijkt dat de sleutel-factor het lichaamsgewicht is. Er blijkt een kritisch gewicht te zijn voor zowel de frequentie van ovulatie als voor overleving (Putman et al 1996, Clutton-Brock et al 1982; 1991).

We kunnen ons nu het proces ongeveer als volgt voorstellen. Bij hogere dichtheid neemt de intraspecifieke competitie om voedsel toe. Hierdoor neemt de voedselopname per dier af, zowel in kwantitatieve als kwalitatieve zin. Freeland & Choquenot (1990) vonden bijvoorbeeld dat intraspecifieke competitie leidde tot de opname van een meer vezelrijk dieet met lagere eiwit- en mineralenconcentraties. De conditie van de moeder neemt af en het gewicht daalt. Dit kan leiden tot een reeks van effecten bijvoorbeeld:

1. Er vindt geen ovulatie plaats.
2. Er vindt wel ovulatie en bevruchting plaats (soms later). De dracht wordt in de winter afgebroken als gevolg van een slechte conditie.
3. Er vindt conceptie plaats maar er wordt (soms laat) een klein jong geboren. Het jong is te zwak en sterft in de eerste weken. Als het jong de eerste periode overleeft kan nog de lactatie (niet genoeg, uitgesteld) te gering zijn. Er kan te weinig immuniteitoverdracht plaatsvinden van de moeder naar het jong (Sams et al 1996) en het jong kan te weinig reserves opbouwen voor de winter, waarna het in de winter sterft.
4. Het kleinere jong overleeft wel maar doet er langer over om het kritisch gewicht voor ovulatie te bereiken en het duurt dan dus langer alvorens het aan de voortplanting deelneemt.

Op basis van studies bij drie hertachtigen (reeën, edelherten en damherten) concludeerden Putman et al (1996) dat de volgorde van de dichtheidsafhankelijke respons als volgt was:

1. eerst en belangrijkste was de uitgestelde puberteit,
2. vervolgens trad het effect op van een verminderde ovulatiefrequentie bij adulte vrouwtjes omdat ze onder een kritische gewichtsdrempel komen,
3. daarna kwam de wintersterfte bij kalveren en jaarlingen,
4. tenslotte gevolgd door de adulte sterfte.

Dat het vertragen van de puberteit als eerste effect optreedt wordt ook gemeld door Saether et al (1996) (eland), Skogland (1990) (rendieren), en Gaillard et al (in druk) (reeën). Tevens wordt door deze auteurs het belang van 'een jaar overslaan' benadrukt.

Bij de Soay schapen was over de gehele populatie genomen de wintersterfte de belangrijkste beperkende factor terwijl alleen voor de vrouwelijke lammeren ook de verminderde vruchtbaarheid een belangrijke rol speelde (Clutton-Brock et al 1991). Sterfte van jongen was ook het belangrijkste dichtheidsafhankelijke mechanisme om populaties te reguleren bij witstaartherten (McCullough 1979).

De conclusie dat de adulte sterfte minder gevoelig is voor dichtheid wordt door anderen onderschreven (Skogland 1985, Fowler 1987, Owen-Smith 1990).

We kunnen dus concluderen dat dichtheidsafhankelijke factoren vooral werken via (niet)-lineaire juveniele sterfte en juveniele reproductie. Bij dit laatste is uitgestelde puberteit de belangrijkste reden (Putman et al 1996) en Gaillard et al (1992) concluderen dat er bij hoefdieren zowel sprake is van een minimale leeftijd als van een minimaal

gewicht voor de puberteit. Welke factor de overhand heeft lijkt afhankelijk van de voortplantingsstrategie. Bij de meer r-soorten (witstaarthert, schaap) ligt de nadruk op juveniele sterfte en bij meer K-soorten op juveniele reproductie.

De rol van dichtheidsonafhankelijke factoren

Het effect van dichtheidsonafhankelijke factoren is vooral gelegen in een hogere sterfte als gevolg van weersinvloeden. Onderscheid kan worden gemaakt in zomersterfte bij voornamelijk pasgeborenen door regen en kou, en wintersterfte als gevolg van lange koude winters en lange perioden met veel sneeuw. De sterfte als gevolg van het weer kan aanzienlijk zijn.

Neonatale sterfte

Een groot deel van de variatie in neonatale sterfte bij reeën kon worden verklaard door de regenval in de periode kort nadat de kalveren geboren waren (Gaillard, in druk). Ook bij damhert en edelhert kunnen ongunstige weersomstandigheden voor grote neonatale sterfte zorgen (Putman et al 1996, Coughenour & Singer 1996, Clutton-Brock et al 1982).

Adulte sterfte

Bij de wapiti's in Yellowstone kan de sterfte bij strenge winters groot zijn. Er zijn duidelijke jaren aan te wijzen met een disproportionele wintersterfte als gevolg van langdurige, diepe sneeuw. Opvallend is dat vooral mannetjes hiervoor gevoelig zijn (Coughenour & Singer 1996).

Het weer is ook een belangrijke sterftefactor bij witstaartherten en elanden (Messier 1991). Bij elanden is een duidelijk maar licht dichtheidsonafhankelijk effect geconstateerd van een langdurige periode met diepe sneeuw op de vruchtbaarheid. Door de strenge winter was het effect op het gewicht zodanig dat de gemiddelde reproductiesnelheid achteruit liep (Saether et al 1996).

Vaak is er ook een duidelijke interactie tussen een hoge dichtheid en bijvoorbeeld strenge winters. Als bijvoorbeeld door sneeuw voedsel beperkend wordt, is er bij hoge dichtheid meer intraspecifieke competitie dan bij lage dichtheid en in die zin kan er dan sprake zijn van dichtheidsafhankelijkheid.

De situatie rond K

Uit het voorgaande is duidelijk geworden dat bij toenemende dichtheid verschillende factoren *limiterend* kunnen werken op hoefdierpopulaties. Of ze echter ook *regulerend* werken hangt af van de kracht van de terugkoppeling. Er moet dan ook een onderscheid worden gemaakt tussen limitering en regulering. Hier worden de omschrijvingen van Messier (1991) gevolgd:

- limitering is elk proces dat een kwantitatief effect heeft op de populatiegroei; limiterende factoren zijn verantwoordelijk voor jaar tot jaar veranderingen en zorgen dus voor schommelingen in de dichtheid; ze zijn meestal stochastisch van aard maar kunnen ook dichtheidsafhankelijk zijn.

- regulering is elk dichtheidsafhankelijk proces dat uiteindelijk de populatie binnen een bepaalde range houdt; regulerende factoren zijn dus een subset van limiterende factoren gekarakteriseerd door negatieve feedback mechanismen die de populatie-groei beperken als de dichtheid toeneemt.

(Dynamische) evenwichten kunnen dus uitsluitend bereikt worden d.m.v. dichtheidsafhankelijke factoren. Veel hoefdierpopulaties zijn tamelijk stabiel, d.w.z. ze vertonen weinig schommelingen, (Clutton-Brock et al 1982, Fowler 1987 voor overzicht, Sinclair 1989), terwijl andere meer oscilleren (Clutton-Brock et al 1997 voor overzicht), en ook komt persistente instabiliteit (d.w.z. dat er geen enkel patroon te ontdekken valt in de schommelingen) voor bijvoorbeeld bij de verwilderde Soay schapen op Hirta en verwilderde geiten op Rhum (Fig. 4). Wat zorgt er voor dat evenwichten tamelijk stabiel zijn of juist grote schommelingen vertonen?

1. Het is duidelijk dat dichtheidsonafhankelijke factoren zorgen voor instabiliteit en schommelingen. Hoe onvoorspelbaarder het milieu hoe kleiner de kans op een stabiel evenwicht. Crashes worden niet alleen veroorzaakt door ongunstige weersomstandigheden, maar ook door het optreden van ziekten, epidemieën (die ook dichtheidsafhankelijke aspecten kunnen hebben) en door menselijk handelen (branden, stropen etc).
2. Dichtheidsonafhankelijke factoren kunnen in combinatie met dichtheidsafhankelijke factoren voor schommelingen zorgen. Een mooi voorbeeld is de situatie van de wapiti's in Yellowstone (Coughenour & Singer 1996). Hier was een vrij slechte correlatie tussen de per capita groeisnelheid en de dichtheid maar wel een goede correlatie tussen de fluctuaties in het voedselaanbod (veroorzaakt door variatie in regenval), waardoor werd voorkomen dat een statisch evenwicht zich kon instellen. De populatiedynamiek was 'density-vague'. Toch stortte de populatie niet in doordat de demografische feedbacks sterk genoeg waren. De totale hoeveelheid voedsel varieerde dichtheidsonafhankelijk maar de hoeveelheid voedsel per wapiti varieerde wel dichtheidsonafhankelijk. Op deze wijze kunnen veel schommelingen rond een bepaald gemiddeld evenwicht worden verklaard. Ook andere auteurs komen tot vergelijkbare conclusies (Caugley 1987, DeAngelis 1992).
3. De kracht waarmee dichtheidsonafhankelijke factoren zelf werkzaam zijn, lijkt van groot belang. Clutton-Brock et al (1997) vergeleken de populatiedynamica van Soay schapen met die van edelherten. Die van de Soay schapen was instabiel en die van de edelherten stabiel. Het belangrijkste verschil zat hem in de vruchtbaarheid en de mate waarin er op tijd begonnen kon worden met de terugkoppeling. De Soay schapen kennen een hoge reproductiesnelheid en groeien snel door tot vlak voor de crash. Dan komt er een sterk niet-lineair dichtheidsonafhankelijk effect dat leidt tot een grote wintersterfte. Deze sterfte ontstaat omdat de draagkracht van het gebied sterk wordt overschreden. Er vindt dus een vertraagde reactie plaats. Bij de edelherten gaat het anders. Bij de langzamer groeiende en langzamer reproducerende edelherten is er een veel groter effect van de conditie van de moeder op de conditie en overleving van het kalf, waardoor er als het ware eerder gas teruggenomen kan worden. Ook het niet elk jaar produceren van een kalf draagt hiertoe bij. Bij de edelherten is de relatieve stabiliteit dus geassocieerd met een min of meer lineaire dichtheidsonafhankelijke sterfte bij de juvenielen en verminderde reproductie. Door wat te spelen met de modellen vonden Clutton-Brock et al (1997) ook dat er veel voor nodig was om de populatie dynamica van de edelherten te destabiliseren maar slechts weinig om die van de Soay schapen te stabiliseren!

Het lijkt erop dat bij veel hoefdierpopulaties dichtheidsafhankelijke factoren pas bij hogere dichtheid gaan werken en dan sterk niet-lineair zijn. Hiermee wordt het oorspronkelijke idee van Fowler (1981) bevestigd. Toch betekent dat niet automatisch dat dan een stabiel evenwicht wordt gegenereerd. Als er namelijk sprake is van een vertraagde respons (en dat is vaak het geval bijvoorbeeld ook bij het belangrijkste effect van de uitgestelde puberteit) dan leidt dat tot een zogenaamde 'time-lag' en dit kan complexe populatiefluctuaties genereren (May 1981). De algemene verwachting dat sterke niet-lineaire relaties leiden tot het dempen van populatiefluctuaties is dus niet altijd waar (May et al 1974, Hassell 1975). Belangrijker nog is dat in zulke gevallen 'range-overshooting' (overbegrazing) plaatsvindt. Of er al dan niet stabiele evenwichten ontstaan hangt dus vooral af van het vermogen van een soort om op tijd het aantal etende bekjes te verminderen. Het lijkt dan ook dat dit vermogen het grootst is bij soorten met een lage reproductiecapaciteit (niet meer dan 1 jong per jaar) en met een, reeds bij lage dichtheden beginnende, dichtheidsafhankelijke reactie die heel goed (en misschien wel typisch) lineair kan zijn. Het is niet toevallig dat overbegrazing (vanuit het oogpunt van voedsel voor de herbivoren) is geconstateerd bij r-soorten als witstaartherten (McCullough 1979), elanden (Peterson 1997) en schapen (Clutton-Brock et al 1997) en niet bij edelherten (Clutton-Brock et al. 1997) en wapiti's (Coughenour & Singer 1996).

Evenwichten die het gevolg zijn van natuurlijke hulpbronbeperking worden gekenmerkt door een vaste verhouding tussen de herbivore biomassa en de standing crop van de vegetatie. Bij beperking van de natuurlijke hulpbronnen worden de herbivoren van onderaf door de plantengroei gecontroleerd. Uit onderzoek blijkt dat er onder veel omstandigheden meerdere stabiele evenwichten mogelijk zijn, meestal twee (Noy-Meier 1975, Van de Koppel 1996). Het ene evenwicht wordt gekenmerkt door een hoge herbivore biomassa bij een lage standing crop en het andere door een lage herbivore biomassa bij een hoge standing crop. Welk evenwicht zich instelt hangt af van de initiële condities. Door stochastische gebeurtenissen kan het systeem "flipfoppen" en van het ene naar het andere evenwicht springen. Voorbeelden van deze modelvoorspellingen zijn ook in de werkelijkheid wel gevonden. Toen de konijnenstand tijdens de eerste myxomatoseplaaig werd gedecimeerd kon de vegetatie in verschillende gebieden doorschieten waarna de konijnenstand zich op een veel lager niveau stabiliseerde. Ook in het olifant-savannesysteem lijken twee evenwichtssituaties voor te komen (Dublin et al 1990). Hierbij lijken interacties tussen verschillende typen herbivoren (groot versus klein, grazer versus browser) tevens een belangrijke rol te spelen (Van de Koppel & Prins 1996).

De ontwikkeling van hoefdierpopulaties in de Oostvaardersplassen

Wat zegt ons het bovenstaande over de situatie in de Oostvaardersplassen? De beschouwde soorten zijn alle K-soorten en alle zijn ze voedselgelimiteerd. Als dichtheidsafhankelijke factoren geen al te grote rol spelen dan is te verwachten dat een evenwicht in een of andere vorm zich zal instellen. Van ongunstige weersomstandigheden worden over het algemeen geen grote effecten verwacht. Dit wil niet zeggen dat een strenge winter met veel sneeuw of een uitzonderlijk natte winter niet incidenteel tot grote sterfte kan leiden. De kans hierop is reëel. Door het geïsoleerde karakter en door het feit dat de Oostvaardersplassen zo klein zijn, is de kans op het optreden van andere dichtheidsonafhankelijke effecten niet denkbeeldig. Gedacht moet worden aan stochastische processen als genetische drift (veranderingen in genfrequenties in een populatie



Konikpaarden op nat grasland. Bron: Biofaan

die meer het gevolg zijn van toevalsprocessen dan van natuurlijke selectie) en het optreden van epidemieën.

Zoals gezegd is de verwachting dat zich wel een evenwicht zal instellen en geen 'stable-limit-cycle' (een patroon van regelmatige fluctuaties in aantallen dat ook weer ontstaat na niet te grote verstoringen) of persistente instabiliteit (vanwege het hoge K-gehalte van de soorten). De vraag is hoe het evenwicht er uit zal zien: zal het redelijk stabiel zijn of grotere en kleinere schommelingen vertonen rond een lange termijn gemiddelde? Voor welke hoefdiersoorten zal het gelden? Zoals boven is beschreven hangt veel af van de kans op 'overshooting' tot boven K. Deze kans werd groter bij een hoge reproductiecapaciteit en bij een versterkte dichtheidsafhankelijke reactie dicht bij K. Wat het eerste betreft zijn de drie soorten duidelijke K-soorten en vallen ze in de categorie 'edelhert' en niet in de categorie 'schaap, witstaarthert of eland'. In hoeverre de soorten in staat moeten worden geacht op tijd gas terug te nemen moet worden afgewacht. Het is waarschijnlijk dat ze hierin niet hetzelfde zullen reageren. Uit het werk van Clutton-Brock weten we dat edelherten het kunnen. Van runderen en paarden weten we het niet. Als Heckrunderen op een vergelijkbare manier reageren als de Schotse Hooglanders op de Imbos, is er een kans dat ze het ook kunnen. De Koniks zijn erg vruchtbaar. In dit verband is een opmerking van Clutton-Brock et al (1997) relevant. Zij stellen dat gedomesticeerde dieren meer vatbaar zijn voor korte-termijn populatiefluctuaties dan wilde doordat ze gefokt en geselecteerd zijn op een hoge reproductiecapaciteit en een snelle ontwikkeling. Zie ook het verschil in effect tussen de Longhorn runderen en bisons in figuur 9.

In dat laatste geval is geen stabiel evenwicht te verwachten en zullen regelmatig schommelingen optreden. Ook als slechts één van de soorten niet in staat is om op tijd te 'dempen' kunnen schommelingen verwacht worden omdat de drie soorten een grote,

weliswaar seizoensgebonden, overlap in het dieet vertonen. In dat opzicht zijn ze als één soort te beschouwen.

Op dit moment kan het systeem van de Oostvaardersplassen gekarakteriseerd worden als tenderend naar een evenwicht met een hoge herbivore biomassa bij een lage standing crop. Vermoedelijk is deze situatie tamelijk stabiel voor een vrij lange periode. Mocht er zich een plotselinge aantalsreductie voordoen, bijvoorbeeld als gevolg van langdurige slechte weersomstandigheden of parasieten, dan wordt niet verwacht dat de vegetatie snel zal doorschieten vanwege het nog betrekkelijk jonge karakter van het systeem waarin houtachtigen nog maar langzaam doordringen. Wel is het denkbaar dat het aandeel van de verschillende vegetatiestructuurtypen zal veranderen, bijvoorbeeld een toename van het aandeel riet in het natte gedeelte, met consequenties voor de dichtheden die na een periode van lage stand mogelijk zijn. Hoe groot dit effect zal zijn is niet bekend. Voorlopig wordt gedacht dat de herbivoren zich zullen herstellen op of in de buurt van het langetermijnevenwicht.

Samenvattend is de verwachting dat in de Oostvaardersplassen zich op termijn een oscillerend evenwicht zal instellen op een niveau gekenmerkt door een hoge herbivoren biomassa bij een lage standing crop.

Het ree in de Oostvaardersplassen

Het ree speelt in dit verhaal geen grote rol omdat de dichtheden in de Oostvaardersplassen laag en redelijk stabiel zijn. Bovendien is het ree geen structuurvormer zoals de andere soorten (althans niet voor de grasvegetatie).

Als we het ree in de discussie betrekken en ons richten op populatiebeperkende invloeden dan zijn er zowel overeenkomsten als verschillen met de andere soorten hoefdieren. Hoewel strikt genomen niet juist, heeft het ree toch meer trekjes van een r-soort dan edelhert, rund of paard doordat de reproductiecapaciteit veel hoger is en daardoor de potentiële groeisnelheid. Reepopulaties kunnen gevoelig zijn voor dichtheidsonafhankelijke weersinvloeden. Als het tijdens de geboortepiek erg nat en koud is dan kan de neonatale sterfte hoog zijn, oplopend tot meer dan 75% (Gaillard et al, in druk). In strenge winters met veel sneeuw vonden Fruzinski & Labudski (1982) een hoge sterfte bij zowel juveniele als adulte dieren.

Net als bij veel andere soorten hoefdieren zijn er bij het ree dichtheidsafhankelijke effecten gevonden op het lichaamsgewicht van juvenielen en (in mindere mate) van adulte dieren (Vincent et al 1995), op de neonatale sterfte, oplopend tot 70% in de eerste 5 dagen (Andersen & Linnell 1997), en op de reproductie (de kalf/adult vrouwje-ratio zakte van 1.42 naar 0.92 bij een toename van de dichtheid van 6-25 reeën/100 ha) (Vincent et al 1995).

In tegenstelling tot de andere hoefdiersoorten zijn reeën, in ieder geval voor een deel van het jaar, territoriaal en het is goed denkbaar dat het sociale systeem van reeën dempend werkt op populatiefluctuaties en zelfs een regulerend effect heeft. Tufto et al (1996) vonden grotere home-ranges bij een geringer voedselaanbod en Bobek (1977) vond een zeer goede correlatie tussen de dichtheid en het voedselaanbod. De vraag is nu hoe het

zit met de 'indrukbaarheid' van de territoria als de dichtheden toenemen. Volgens Bobek (1977) is er, ook bij hoge dichtheden, voldoende voedsel aanwezig in de territoria en is de reproductie onafhankelijk van de dichtheid. Hieruit concludeerde hij dat de dichtheden beperkt werden door een 'sociale draagkracht' en niet zozeer door voedsel.

De lage dichtheden van reeën in de Oostvaardersplassen worden waarschijnlijk veroorzaakt door twee factoren. In de eerste plaats is het biotoop momenteel niet zo geschikt voor grote aantallen reeën omdat er slechts weinig goede houtachtigen beschikbaar zijn. Het grote aandeel gras, gedurende een deel van het jaar, in het menu van het ree in de Oostvaardersplassen is hier een duidelijk teken van. In de tweede plaats is competitieve verdringing door de andere soorten niet denkbeeldig. Ook deze soorten eten immers houtigen maar hebben tevens de mogelijkheid om naar minder goed verteerbaar voedsel te kunnen switchen, iets wat het ree moeilijk kan. Er is veel 'circumstantial evidence' dat reeën verdrongen kunnen worden door grotere herbivoren: New Forest, Frankrijk, Oost Europa, Veluwe (Bokdam, in voorbereiding; Putman 1996). In Hoofdstuk 3.3 wordt derhalve de interactie tussen de vier soorten nader onderzocht.

3.3 Interacties en hypothese

Groot Bruinderink, G.W.T.A., D.R. Lammertsma, P. Cornelissen, J. Th. Vulink, H.H.T. Prins, S.E. van Wieren, K. Kramer, S. Wijdeven, A.T. Kuiters, F. de Roder & V. Wigbels

Inleiding

In ecosystemen met meerdere soorten grote grazers, zijn menukeus, terreingebruik en aantalsontwikkeling onder meer afhankelijk van interspecifieke interacties. Bij de ontwikkeling van de begrazingsmodellen voor deze levensgemeenschappen, moet derhalve met deze interacties rekening worden gehouden. Voor de Oostvaardersplassen komt hier de interactie met de grazende watervogels bij.

Er zijn vier typen van interacties mogelijk tussen soorten: mutualisme en commensalisme (positieve interacties) en competitie en predatie (negatieve interacties). Bij mutualisme is er sprake van wederzijds profijt terwijl bij commensalisme een van de soorten profiteert van de aanwezigheid van de andere soort (maar niet ten koste daarvan). Facilitatie, waarbij de ene soort geen nadeel ondervindt van de interactie met de andere, terwijl omgekeerd die andere er baat bij heeft, is hiervan een voorbeeld.

Bij competitie is er sprake van benadeling van de ene soort door de andere, of van benadeling van beide soorten. Predatie gaat ten koste van de ene soort in het voordeel van de andere (zie review in Dodds 1997).

De meest voorkomende interacties tussen hoefdieren zijn competitie en facilitatie (Wiens 1989; Putman 1996; Prins 1998a).

Competitie

Er zijn twee vormen van competitie te onderscheiden:

Symmetrische- of directe competitie (resource competition): beperkt aanwezige hulp-

bronnen worden gezamenlijk door soorten geëxploiteerd, met als gevolg een negatief effect op één dan wel beide soorten en mogelijk gevolgen voor de populatie(s). Een voorbeeld is het positieve effect van verdwijnen van olifanten (*Loxodonta africana*) uit het Lake Manyara National Park (Tanzania) op de aantallen Afrikaanse buffels (*Syncerus caffer*) (Prins (1996). Een ander voorbeeld is de competitie tussen kangaroes (*Macropus rufus*) en schapen (*Ovis aries*) in Australië (Edwards et al. 1996).

Asymmetrische competitie of 'amensalisme': soort A wordt negatief beïnvloed door soort B, terwijl B daar geen aantoonbaar voordeel bij heeft (interference competition). Een voorbeeld is het Noord-Amerikaans muilnierhert dat zijn favoriete habitat minder gaat gebruiken indien daar runderen aanwezig zijn (Loft et al. 1991). Eenzelfde scheiding van habitats trad op tussen gemzen en geïntroduceerde schapen (Rebollo et al. 1993). Bij deze vorm van competitie gaat het om sociale interacties of veranderingen in het milieu (bijvoorbeeld afname van dekking) waardoor de kwaliteit voor de andere soort afneemt. Soms speelt competitie op de langere termijn via effecten van een soort op de vegetatiestructuur c.q. de draagkracht van het gebied voor een andere soort (habitat modification). Een voorbeeld is het negatief effect van toenemende aantallen megaherbivoren als olifant of neushoorn (*Ceratotherium simum*) op het voorkomen van minder zware soorten als giraffe (*Giraffa camelopardalis*), koedoe (*Tragelaphus strepsicoros*), gerenuk (*Litocranius walleri*) en rietbok (*Redunca redunca*), door verlies aan geschikt habitat (Owen-Smith 1988). Toenemende aantallen megaherbivoren kunnen echter ook een positief effect hebben in de vorm van facilitatie.

Facilitatie

Aansprekende voorbeelden van facilitatie komen uit de open graslandssystemen in Oost Afrika (Sinclair & Norton-Griffith 1982). Bekend is het voorbeeld van interactie tussen zebra (*Equus burchelli*), topi (*Damaliscus lunatus*), wildebeest (*Connochaetus taurinus*) en Thomson gazelle (*Gazella thomsoni*), die successievelijk de grasvlakten in de Serengeti afgrazen (grazing succession), waarbij de soort die eerder komt in die successie een kwalitatief beter gras achterlaat voor de soort die daarna komt (Gwyne & Bell 1968). Hoe complex deze interacties kunnen zijn blijkt uit een studie van De Boer & Prins (1990) waarin facilitatie tussen buffels (*Syncerus caffer*), olifant, Burchell's zebra (*Equus burchelli*) en wildebeest niet werd gevonden.

Dichterbij, op het Schotse eiland Rhum, werd aangetoond dat, als gevolg van begrazing door ingeschaarde runderen in de winter, de kwaliteit van het gras in het voorjaar wordt verhoogd. Vervolgens blijkt dat hinds van het edelhert een voorkeur voor dit kwalitatief betere gras hebben en als gevolg van die kwaliteitsverbetering een hogere reproductie vertonen (Gordon 1988).

Competitie ⇔ facilitatie

Soms liggen facilitatie en competitie dicht bij elkaar. Facilitatie van runderen door edelherten trad op in Noord Amerika wanneer de dichtheid aan edelherten laag was: ze zorgden voor voedsel van iets betere kwaliteit. Bij toenemende dichtheden van het edelhert echter sloeg dit om in competitie, eenvoudig omdat door de edelherten rundervoedsel werd geconsumeerd (Hobbs et al. 1995).

Coëxistentie of symbiosis

In Afrika vinden we aansprekende voorbeelden hoe onder natuurlijke omstandigheden een groot aantal soorten herbivoren naast elkaar kunnen voortbestaan binnen hetzelfde gebied. Voor een deel berust deze coëxistentie op de differentiatie tussen de soorten herbivoren op basis van hun spijsverteringsfysiologie (Hoofdstuk 3.1). Daarnaast bestaan er differentiaties binnen gilden. Binnen het gilde van grasetende herbivoren, in het vervolg grazers, is er een duidelijke correlatie tussen het lichaamsgewicht en de behoefte aan energie en eiwit, en tussen lichaamsgewicht en vermogen om voedsel op te nemen. De voedselopname per eenheid lichaamsgewicht neemt af met het lichaamsgewicht. Theoretische beschouwingen omtrent de relatie tussen de dagelijkse voedselopname van een soort en de kwaliteit van het voedsel, tonen aan dat, bij laag voedselaanbod, de soorten met een relatief gering lichaamsgewicht in het voordeel zijn vanwege een hogere opname per eenheid lichaamsgewicht. Bij een groot voedselaanbod bestaat het risico dat kleinere soorten niet in staat blijken voldoende opname te realiseren, met name vanwege de slechte kwaliteit. Ze kunnen dat wel wanneer het aanbod door een grotere soort wordt gereduceerd tot een lager, kwalitatief hoogwaardiger aanbod. Dit vormt de theoretische basis voor faciliterende dan wel competitieve effecten c.q. argumenten om de coëxistentie van grazers met verschillend lichaamsgewicht te begrijpen (Illius & Gordon 1987).

In hun verhandeling over soortenrijkdom aan grazers van Afrikaanse ecosystemen, gaan Prins & Olff (1998) hier dieper op in. De theorie is als volgt. Wanneer de soorten grazers in een ecosysteem worden gerangschikt naar oplopend gewicht, dan is de (logaritme van de) gewichtsverhouding (WR) tussen opvolgende soorten in het algemeen een constante (veelal tussen 1.5 en 2.0), alhoewel soorten van gelijk gewicht naast elkaar kunnen voorkomen. Het is duidelijk dat hierbij ook habitat- en voedseldifferentiatie een belangrijke rol spelen (Van Wieren 1996). De parameter WR geeft de mate van niche-differentiatie aan tussen grazers binnen het ecosysteem en is een indicatie of competitieve uitsluiting dan wel facilitatie zal optreden. Prins & Olff (1998) veronderstelden dat soorten met een relatief lage WR , niet voldoende kunnen profiteren van facilitatie. Het zou zelfs leiden tot competitieve uitsluiting waarbij waarschijnlijk de (net iets) grotere soort door de kleine wordt uitgesloten. Als daarentegen tussen soorten de WR toeneemt, dan zullen de grotere grazers de biomassa op een zodanig evenwicht houden, dat de kwaliteit ervan te laag is voor de kleinere soorten. Facilitatie treedt in dit geval niet op en de kleinere soorten zullen het gebied moeten verlaten. Voor het optreden van competitie of facilitatie in een gebied is het dus van belang hoe groot de WR tussen de aanwezige soorten grazers is.

Daarnaast zijn de schaal van het gebied, de mate van isolatie en de productiviteit van het grasland van invloed op het aantal soorten dat in een gebied kan leven. In grootschalige gebieden staat de ruimtelijke en temporele heterogeniteit toe dat er meer soorten kunnen coëxisteren dan in kleinschalige gebieden waar competitie en facilitatie een directe rol spelen. De WR in grootschalige gebieden zal daardoor kleiner kunnen zijn dan in kleinschalige gebieden. Toename van isolatie leidt tot verdwijnen van soorten die niet meer wordt gecompenseerd door (her-)kolonisatie. Dit leidt tot een toename van WR met als mogelijk gevolg het uitblijven van facilitatie en het verdwijnen van (nog) meer soorten. Bij lage productiviteit van grasland neemt de WR toe met de productiviteit als

gevolg van facilitatie. In gebieden met een hoge productiviteit (kwaliteit neemt af) zal facilitatie minder optreden en zal de WR afnemen. Bij afnemende schaal en bij toenemende mate van geïsoleerdheid van het systeem, neemt de WR toe en de soortenrijkdom neemt af (Prins & Olff 1998).

Voortbordurend op het hiervoor beschreven principe voor interacties, wijten Prins & Olff (1998) mislukte (her)introducties aan de aanwezigheid van gildeggenoten van ongeveer hetzelfde lichaamsgewicht, met dientengevolge een te gering verschil in ecologische niche, waardoor competitie op de loer ligt. Een aansprekend voorbeeld hiervan is de relatie van muntjac (toename) en ree (afname) in delen van de UK (Chapman et al. 1985). Ook suggereren Prins & Olff (1998) dat bepaalde introducties mislukt kunnen zijn als gevolg van het ontbreken van facilitatie door een reeds aanwezige soort van groter lichaamsgewicht. Als voorbeeld geven zij de introductie van eland en buffel in het Bontebok National park in Zuid Afrika.

Als we kijken naar de huidige hoefdiergemeenschap in de Oostvaardersplassen dan kunnen we edelherten, paarden en runderen als grazers beschouwen. Het ree valt als echte 'browser' in een andere functionele groep. De gewichten van de edelherten, paarden en runderen zijn respectievelijk 125, 340 en 400 kg en de WR van deze groep is 2,3. Volgens de gewichtsrelatietheorie zou samenleven van deze groep goed mogelijk moeten zijn. Binnen deze groep echter hebben runderen en paarden wel een heel vergelijkbaar gewicht en het is dan ook te verwachten dat tussen deze twee soorten competitie zal gaan optreden.

Zoals reeds gezegd heeft het ree te lijden van een steeds meer slinkende belangrijke voedselbron (houtigen), terwijl het niet goed kan overschakelen naar andere, meer voorkomende, voedselplanten.

Nichebreedte en nicheoverlap

Nichebreedte en nicheoverlap worden gebruikt als maat om mogelijke interspecifieke competitie te onderbouwen (Sale 1974). Het product van ecotoop- en dieetoverlap wordt vaak gebruikt als indicatie voor de nicheoverlap (Putman 1996). Een brede niche duidt op een weinig gespecialiseerde soort en een grote nicheoverlap wijst op mogelijke competitie. In zijn algemeenheid is geen kritische grens voor deze nicheoverlap te geven, ook al beweert men soms het tegenovergestelde (MacArthur & Levins 1967). Een hoge mate van overlap kan zoals gezegd inhouden dat er sprake is van competitie, maar alleen dan wanneer het gaat om een beperkt aanbod van datgene wat wordt gebruikt (ruimte, voedsel: resources); zo niet dan kan het een teken zijn van afwezigheid van competitie. Omgekeerd hoeft een geringe mate van overlap niet te duiden op afwezigheid van competitie. Immers, dit kan ook de resultante zijn van strijd om schaarse bronnen (De Boer & Prins 1990; Putman 1996).

Theorie versus praktijk

Putman (1996) heeft in de literatuur gezocht naar voorbeelden waarin interacties tussen hoefdiersoorten in hun natuurlijke omgeving onomstotelijk werden aangetoond. Het resultaat was teleurstellend: veel verder dan een analyse van overlap of similariteit in dieet of terreingebruik komt men zelden. Onderliggende mechanismen of implicaties

van coëxistentie worden vrijwel nergens geanalyseerd. Dit geldt zowel voor studies in savanneachtige, open landschappen in aride gebieden waar een groot aantal soorten hoefdieren kan coëxisteren, als in de gematigde en artische streken. In geen enkel geval wordt duidelijk of de ecologische scheiding tussen soorten duidt op een gebrek aan competitie dan wel het expliciet gevolg is van die competitie. Putmans' uitputtende analyses van populatiedynamica van hoefdiersoorten die het New Forest bevolkten over de afgelopen 40 jaar leveren geen indicatie op omtrent competitie. Ook Jedrzejewska et al. (1996), die beschikten over gegevens van aantallen edelherten, reeën, wisenten, elanden en damherten in Bialowieza (Polen) over een tijdvak van meer dan 100 jaar (!), vinden geen aanwijzingen voor onderlinge effecten op elkaars aanwezigheid, c.q. competitie of facilitatie. Er zijn meer voorbeelden van coëxisterende paarden, runderen, muilnierherten, edelherten, elanden en witstaartherten, waartussen geen competitie kon worden vastgesteld (Salter & Hudson 1980).

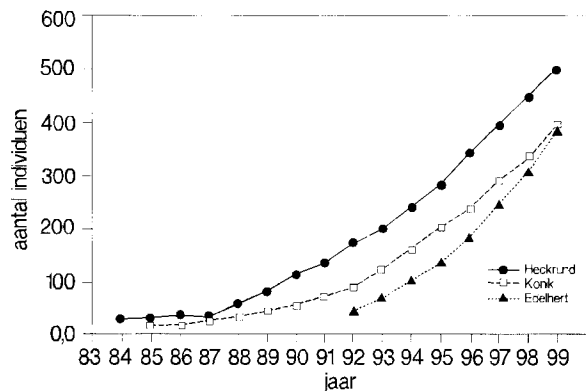
Wanneer de huidige, veelal sterk verarmde hoefdierfauna in de gematigde zone wordt uitgebreid met landbouwhuisdieren als rund, schaap, geit en paard, is het op voorhand onzeker of duurzame coëxistentie zal optreden. De vraag dringt zich op hoe belangrijk de effecten van competitie en facilitatie zullen zijn bij de ecologische scheiding tussen deze soorten, met andere woorden wat voor levensgemeenschappen zullen worden gevormd (De Bie 1991). Met name wanneer migratiemogelijkheden ontbreken, hetgeen in de meeste Nederlandse natuurgebieden het geval is, kan competitie een constante, belangrijke factor worden (De Boer & Prins 1990). Behalve de WR tussen de verschillende soorten spelen ook de aantallen herbivoren en de variatie in het voedselaanbod hierbij een rol (Van Wieren 1996).

De Oostvaardersplassen

Demografie van de grote herbivoren

In 1983 werden 32 Heckrunderen in de Oostvaardersplassen geïntroduceerd, in 1984 18 Koniks en in 1992 50 edelherten (Cornelissen en Vulink, 1996a). Bij de Heckrunderen zijn zowel in 1987 als in 1989 15 dieren aangevoerd en in 1997 en 1998 zijn respectievelijk 25 en 11 runderen afgevoerd in verband met de veterinaire inspectie. Bij de Koniks zijn in 1992 7 paarden aangevoerd en in 1993 zijn 8 paarden afgevoerd, in de andere jaren werden ongeveer evenveel dieren aan- als afgevoerd. Bij de edelherten zijn in 1993 5 dieren aangevoerd.

Fig. 10. Populatieontwikkelingen van Heckrunderen, Koniks en edelherten. Aantallen per 1 januari van ieder jaar. Bij de Heckrunderen zijn in 1987 en 1989 15 dieren aangevoerd. In 1997 en 1998 zijn respectievelijk 25 en 11 runderen afgevoerd. Bij de Koniks zijn in 1992 7 paarden aangevoerd en in 1993 zijn 8 paarden afgevoerd. Bij de edelherten zijn in 1993 5 dieren aangevoerd.



dieren aangevoerd. De reeën zijn uit zichzelf naar de Oostvaardersplassen gekomen en zijn al vanaf de zeventiger jaren vaste bewoners van het gebied. In 1998 zijn in overleg met de dierenarts 3 Heckrunderen en 3 Koniks in het veld afgeschoten om onnodig leiden te voorkomen. Van de edelherten is 1 hert afgeschoten dat uit de Oostvaardersplassen was ontsnapt. Bij de berekening van de groeisnelheden en de sterftepercentages van de dieren van 1 jaar en ouder is hiermee rekening gehouden door de aan- en afvoer niet mee te rekenen en het afschot van de runderen en paarden wel. De aanname hierbij is dat de afgeschoten runderen en paarden ook op natuurlijke wijze in dat zelfde jaar zouden zijn gestorven.

Heckrunderen, Koniks en edelherten

De groei van de populaties Heckrunderen en Koniks verliep na enkele jaren na introductie vrijwel exponentieel (Fig. 10; Cornelissen en Vulink, 1996a). Bij de populatie edelherten gebeurde dit direct na introductie. Dit is vrij normaal voor populaties die zich in een nieuw gebied vestigen, waar in het begin een overvloed aan voedsel is. Ook kan exponentiële groei optreden in een periode met een overmaat aanvoedsel die volgt op een periode waarin de populatiegrootte sterk is afgenomen (Krebs 1994).

In de exponentiële groeifase kan de groei beschreven worden met behulp van de vergelijking (Caughley & Sinclair 1994):

$$N_t = N_o \cdot e^{rt}$$

N_t = aantal individuen op tijdstip t

N_o = aantal individuen op tijdstip $t = 0$ (aanvangspopulatie)

r = exponentiële groeisnelheid

De exponentiële groeisnelheid r kan van jaar tot jaar verschillen als gevolg van veranderingen in geboorte en sterfte, door weersomstandigheden, ziekte of voedselvoorziening. De exponentiële groeisnelheid van de Heckrunderen vertoonde in het begin grote schommelingen, maar was vanaf 1990 vrij constant (Fig. 11). Bij de Koniks vertoonde de groeisnelheid in het begin eveneens grote schommelingen. In de periode 1989-1994 was de

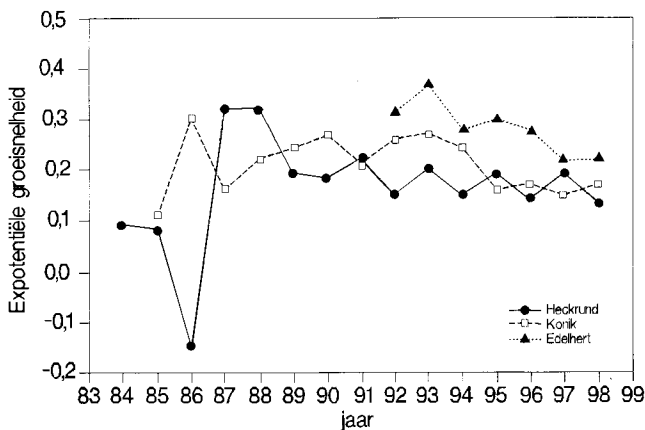
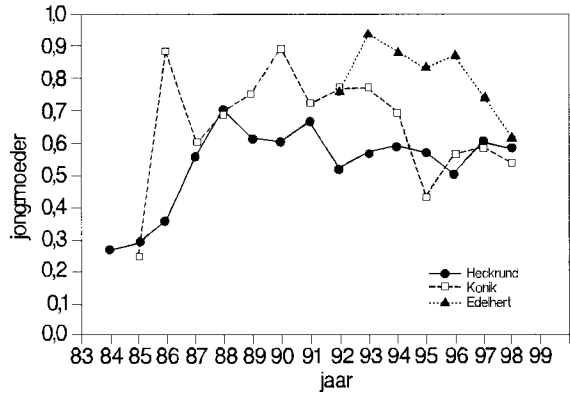


Fig. 11. Exponentiële groeisnelheid van de populaties Heckrunderen, Koniks en edelherten in de Oostvaardersplassen

Fig. 12. Verhouding tussen het aantal overlevende kalveren en veulens en het aantal vrouwelijke dieren van 1 jaar en ouder.

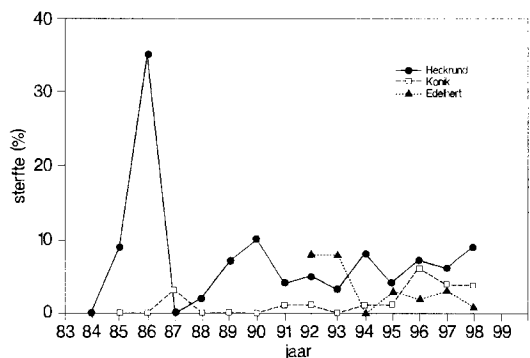


groeisnelheid vrij constant en gemiddeld ca. 0,25. Vanaf 1994 was de groeisnelheid ook vrij constant maar lag gemiddeld lager (ca. 0,15) dan de periode daarvoor. Bij de edelherten was de groeisnelheid in het begin relatief hoog en nam in de loop van de tijd af.

Het aantal overlevende kalveren of veulens en sterfte zijn van invloed op de relatieve groei. Het verloop van de groeisnelheid zal in veel gevallen veroorzaakt worden door een combinatie van deze factoren. Het aantal overlevende kalveren per koe van 1 jaar en ouder was na introductie relatief laag (ca. 0,3) en nam in de loop van tijd toe (ca. 0,7) (Fig. 12). Vanaf 1988 was de verhouding vrij constant (ca. 0,6). Bij de Koniks begon de verhouding ook relatief laag (ca. 0,25) en nam daarna toe. In de periode 1988-1994 was de verhouding vrij constant (ca. 0,75) en lag daarmee gemiddeld hoger dan bij runderen. Na 1994 nam de verhouding af tot 0,5-0,6. Ook bij de edelherten was de kalf:hinde verhouding na introductie relatief laag (ca. 0,75). Van 1993 tot en met 1996 was het vrij stabiel (ca. 0,85), waarna het in de twee daaropvolgende jaren afnam tot ca 0,6 in 1998.

Het aantal gestorven runderen van 1 jaar en ouder varieerde in de beginjaren sterk (Fig. 13). Vanaf 1989 schommelde de relatieve sterfte rond de 6-7%. Er lijkt geen sprake van een trend te zijn. Bij de Koniks was de sterfte gering (0-1%) gedurende een groot aantal jaren. In 1996, 1997 en 1998 vond er een toename van de sterfte plaats naar 4-5%. Hierbij moet rekening worden gehouden dat het aantal paarden met een hogere leeftijd

Fig. 13. Sterfte van dieren van 1 jaar en ouder als % van het totaal van de populatie dieren van 1 jaar en ouder. De percentages zijn gecorrigeerd voor aan- en afvoer en afschot van dieren, waarbij wordt aangenomen dat de afgeschoten dieren in datzelfde jaar op een natuurlijke wijze zouden zijn gestorven.



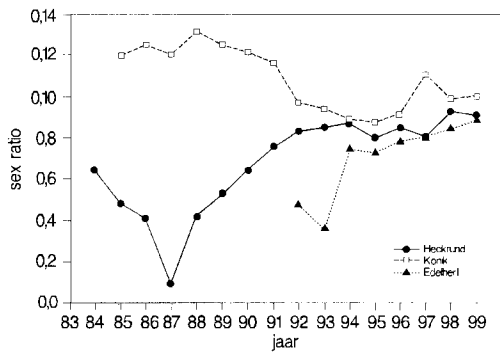


Fig. 14. Verhouding tussen het aantal mannelijke en vrouwelijke dieren van 1 jaar en ouder.

toeneemt en daarmee ook de sterfte van oudere dieren. Bij de edelherten was de sterfte na introductie relatief hoog (8%), daarna nam het af. De afgelopen drie jaren was de sterfte vrij constant (ca. 2%). Combinatie van de figuren 12 en 13 met de momenten van aan- en afvoer van dieren laten zien waar de schommelingen of een vrij constant verloop van de exponentiële groeisnelheid mee samen hangen. Zo hangt de sterke toename bij runderen in 1987 samen met de aanvoer van 15 dieren, toenemende geboorte en geen sterfte. Het vrij constante verloop vanaf 1990 hangt samen met de vrij constante verlopen van de kalf:koef verhouding en percentage sterfte. Bij de Koniks en edelherten kunnen op de zelfde wijze veranderingen in de exponentiële groeisnelheid worden verklaard. Zo zijn de relatief lagere groeisnelheden van de populatie Koniks in de laatste drie jaren te verklaren uit een relatief lagere veulen:merrif verhouding in 1995 en relatief hogere sterfte in 1996 en 1997. Bij de Heckrunderen en Koniks is er nog geen sprake van een trend die zou kunnen wijzen op het bereiken van de draagkracht van het gebied. De groeisnelheden en jong:moeder verhoudingen zijn vrij constant, hoewel bij de Koniks de gemiddelde groeisnelheid en veulen:merrif verhouding in de afgelopen vier jaren lager ligt dan de jaren daarvoor. Alleen bij de edelherten is er sprake van een duidelijke afname van de groeisnelheid in de afgelopen twee jaren, die samenhangt met een afname in de kalf:hinde verhouding. Of dit echter een trend is die samen zou kunnen hangen met het bereiken van de draagkracht of schommelingen rond een gemiddelde kan op basis van deze gegevens niet worden aangegeven. Tellingen in de toekomst zullen hier een antwoord op moeten geven.

Een factor die rekenkundig van invloed is op de exponentiële groeisnelheid, is de seks-ratio. Relatief veel vrouwelijke dieren leiden rekenkundig tot een grotere exponentiële groeisnelheid dan bij gelijke seks-ratio. Bij meer mannelijke dieren is de exponentiële groeisnelheid kleiner dan bij een gelijke seks-ratio. Bij de introductie van de grote herbivoren lag de sex ratio scheef (Fig. 14). Vanaf 1992 was de sex ratio bij Heckrunderen en Koniks ongeveer gelijk aan 1 en vrij constant. Bij de edelherten was de seks-ratio vanaf 1994 vrij constant. Dit geeft aan dat de veranderingen in de exponentiële groeisnelheid in de afgelopen 5-7 jaren niet of nauwelijks rekenkundig beïnvloed werden door de seks-ratio.

Reeën

De ontwikkeling van de populatie reeën in de Oostvaardersplassen is niet aan te geven. In de tachtiger jaren werden door medewerkers van het terreinbeheer van de Oost-

vaardersplassen tijdens tellingen in de randzone ca. 150 individuën waargenomen. Geschat werd dat de totale populatie in de Oostvaardersplassen uit ca. 250 individuen bestond. Vanaf 1993 worden de reeën 's winters geteld langs een vaste route (Cornelissen en Vulink 1996b). Het aantal getelde reeën is daarbij afgenomen van ca. 111 individuen in 1993 tot ca. 50 individuen in de jaren 1995, 1996 en 1997 (Tabel 2). Het is waarschijnlijk dat de afname van de houtigen, een belangrijke voedselbron voor reeën, hierin een rol speelt en dat de soort niet goed kan overschakelen naar andere, meer voorkomende, voedselplanten als grassen. In 1998 werden ca. 30 reeën geteld. Opnieuw een afname dus, waarschijnlijk mede veroorzaakt doordat grote delen van de grazige ruigte onder water stonden als gevolg van de herinrichting. In voorgaande jaren werden op deze kavels 10 tot 20 reeën geteld.

Tabel 2. Aantal getelde reeën langs een vaste route in de randzone van de Oostvaardersplassen. Aantallen gebaseerd op maximaal aantal waargenomen geiten, bokken, kalveren. Tellingen vonden plaats in de winter (jan-mrt). N.B. Deze getallen geven niet de omvang van de totale populatie reeën in de Oostvaardersplassen weer, maar geven slechts een beeld van de relatieve ontwikkelingen in de tijd.

jaar	1993	1994	1995	1996	1997	1998
aantal	111	78	54	59	50	30

Facilitatie in de Oostvaardersplassen

In de Oostvaardersplassen kan sprake zijn van directe of indirecte facilitatie (van der Wal 1998). Directe facilitatie vindt plaats wanneer als gevolg van begrazing uitstel van veroudering van grassen en/of stimulering van groei plaatsvindt. Hiervan hebben zowel grote grazers zelf als edelherten, reeën of ganzen voordeel. Indirecte facilitatie kan voorkomen wanneer twee soorten herbivoren foerageren op verschillende maar concurrerende voedselplanten, zoals riet en grassen. Grote grazers houden bijvoorbeeld groot-schalig grasland in stand als foerageergebied voor ganzen, doordat zij voorkomen dat grasland overgroeit raakt met riet (Huijser et al. 1996).

Directe facilitatie tussen de verschillende grazers komt voornamelijk voor op de graslanden. Door het begrazen van grasland houden runderen en paarden de grassen in het groeistadium. Hierdoor blijft de kwaliteit van het grasland jaarrond relatief hoog. In de winter is dit in het voordeel van alle herbivoren, die op dat moment hoogwaardig voedsel aantreffen op de graslanden. Zonder runderen en/of paarden zouden de graslanden ruig de winter ingaan met een lage kwaliteit (lage verteerbaarheid c.q. laag energiegehalte, laag eiwitgehalte en een hoog gehalte aan vezels).

In het voorjaar als de productie van het grasland op gang komt, kunnen de runderen en paarden de productie bijhouden (Huijser et al. 1996). Veroudering van het grasland wordt dan tegengegaan. Dit is voor ruiende grauwe ganzen van belang die in mei in de Oostvaardersplassen arriveren en reserves moeten aanleggen voor de rui (Loonen et al. 1991). Zonder begrazing zouden de graslanden in mei al te ver verouderd zijn en voor ganzen geen goede kwaliteit meer leveren. Na de rui in juni-juli maken de ganzen geen gebruik meer van het droge grasland (Huijser et al. 1996). De productie op die graslanden is dan zo hoog dat de runderen en paarden de productie niet meer kunnen bijhouden. De graslanden verouderen dan waardoor de biomassa toeneemt en de

kwaliteit afneemt. De ganzen vertonen dan voorkeur voor nat grasland. Door een latere start van de productie op nat grasland als gevolg van hoge grondwaterstanden in het voorjaar, verkeert dat grasland in juni in een jong groeistadium met een lagere biomassa en relatief hoge kwaliteit (Huijser et al. 1996).

Ook indirecte facilitatie komt in de Oostvaardersplassen voor. Runderen en paarden kunnen door begrazing laag kwalitatieve graslanden met ruige grassen als riet en duinriet omzetten in kortgrazige hoog kwalitatieve graslanden door het wegvreten van deze ruige grassen. In de Oostvaardersplassen zijn grote delen van het droge rietland, direct grenzend aan de graslanden, op deze manier omgezet in kortgrazig grasland ten gunste van alle herbivoren (Cornelissen & Vulink 1996a).

De afgelopen jaren hebben de paarden gedurende de winter grote delen van ruigten opgerold door massaal wortels van riet, akkerdistel en brandnetels op te graven en te consumeren. In het daaropvolgende jaar ontstonden daar grazige ruigten (Cornelissen, ongepubliceerd). Doordat de graasdruk in de Oostvaardersplassen in de loop van de tijd is toegenomen, werden deze grazige ruigten door runderen en paarden omgezet in graslanden. Dit is enerzijds in het voordeel van de runderen en paarden zelf en voor edelherten, reeën en ganzen in de winterperiode, maar anderzijds in het nadeel van edelherten en reeën in de zomerperiode. Het gaat daarbij niet direct om verlies aan voedsel, maar meer om verlies aan een landschapstype dat beschutting en luwte biedt en waar deze herbivoren in de zomer voorkeur voor hebben (Cornelissen & vulink 1996b). In het algemeen kunnen runderen, edelherten en reeën verbossing in de Oostvaardersplassen tegengaan door zaailingen van gewone vlier en wilgen weg te vreten. Paarden nemen een bijzondere positie in. Zij kunnen niet alle houtigen aanpakken, omdat zij niet in staat zijn antivraatstoffen te detoxificeren. Soorten met veel antivraatstoffen, zoals gewone vlier, zullen zij laten staan (Cornelissen & Vulink 1996a). Wilgen daarentegen worden wel door paarden opgenomen. Door het wegvreten van zaailingen worden graslanden opengehouden. Dit is in het voordeel van deze herbivoren zelf, maar ook in het voordeel van ganzen die gebaat zijn bij grootschalige open graslanden. Het lokaal opruimen van bestaand struweel en bos, waarna dit kan worden omgezet in graslanden, moet vooral aan edelherten worden toegeschreven. Runderen ruimen delen van struweel en bos op die grenzen aan de graslanden waar de graasdruk relatief hoog is. Bij relatief lage graasdruk zijn ook runderen niet in staat vlierstruweel te onderdrukken. Zij kunnen de vlierontwikkeling slechts vertragen. De invloed van paarden en reeën op bestaand struweel en bos is gering.

De traditionele benadering: nichebreedte van en nicheoverlap tussen de hoefdiersoorten van de Oostvaardersplassen

De Oostvaardersplassen vormen een relatief jonge levensgemeenschap die volop in ontwikkeling is, zowel wat betreft de vegetatiesuccessie als de aantallen hoefdieren en de structuur van hun populaties. De navolgende exercitie, gebaseerd op gegevens uit de jaren negentig, kan derhalve het best worden gezien als een momentopname waarbij geen rekening wordt gehouden met deze dynamiek. De hierna volgende, traditionele ecologische benadering, geeft niet alleen inzicht in de problematiek maar is tevens illustratief voor de noodzaak van een modelmatige aanpak.

Dieetkeus

De dieetsamenstelling werd onderzocht met behulp van fecesanalyse (de Jong et al 1997). Rund en paard werden van 1992 t/m 1993 bemonsterd, edelhert van 1993 t/m 1996 en reeën van 1994 t/m 1996. Om de gegevens in overeenstemming te brengen met de gegevens omtrent het terreingebruik en tevens om over voldoende monsters per periode te kunnen beschikken, werd de dieetsamenstelling vastgesteld voor 4 fenologische perioden. Aanname is dat het dieet van de runderen en paarden niet werd beïnvloed door bijvoorbeeld gebiedsuitbreiding en vegetatiesuccesie en in dit opzicht goed te vergelijken was met de later vastgestelde menukeus van edelhert en ree. De categorie 'rest' bestond uit niet determineerbare fragmenten van monocotyle- en dicotyle soorten en bedroeg soms 25%. Deze categorie werd naar rato verdeeld over de vijf onderscheiden categorieën (Tabel 3).

Tabel 3. Het dieet (%%) van rund, paard, edelhert en ree in de Oostvaardersplassen (naar de Jong et al. 1997, bewerkt door P. Cornelissen).

rund		gras	riet	wilg	vlier	kruid
	winter	41	15	40	1	4
	lente	43	47	9	0	1
	zomer	46	34	19	0	1
herfst	79	4	14	0	2	
paard		gras	riet	wilg	vlier	kruid
	winter	65	27	4	0	4
	lente	58	32	7	0	3
	zomer	45	39	14	0	2
herfst	85	5	9	0	2	
edelhert		gras	riet	wilg	vlier	kruid
	winter	84	2	4	3	8
	lente	26	5	11	47	10
	zomer	23	7	9	40	21
herfst	69	2	5	4	20	
ree		gras	riet	wilg	vlier	kruid
	winter	69	1	6	7	18
	lente	29	3	15	37	16
	zomer	7	0	25	25	44
herfst	43	7	2	5	43	

Terreingebruik

De gegevens met betrekking tot het terreingebruik, uitgedrukt in het relatieve gebruik van de onderscheiden ecotopen per seizoen, zijn voor rund en paard verzameld in de periode 1996 t/m 1997; voor edelherten en ree van 1991 t/m 1997. Het betreft in alle gevallen waarnemingen van dieren bij daglicht. Winter, lente, zomer en herfst hebben respectievelijk betrekking op de perioden januari-maart, april-juni, juli-september en oktober-december. In de zomer is er volop voedsel aanwezig van goede kwaliteit en bouwen de hoefdieren hun vet en spierweefsel op. In de herfst neemt het voedsel-aanbod in hoeveelheid en in kwaliteit af en moeten die reserves zoveel mogelijk worden vastgehouden. In de winter is er voor alle soorten onvoldoende voedsel en is de kwaliteit

van het beschikbare voedsel minimaal: de reserves worden aangesproken. Uit onderzoek in de Oostvaardersplassen maar ook daarbuiten is gebleken dat de conditie van de dieren in de (na-)winter een minimum bereikt. Wanneer de vetreserves op zijn en moet worden ingeteerd op spierweefsel, is dit veelal onomkeerbaar (Hershberger & Cushwa 1983). Vanwege het beperkt aantal waarnemingen van edelhert en ree, werden voor het terreingebruik slechts drie ecotopen onderscheiden: droog grasland, nat grasland (inclusief rietgras) en riet-ruigte-struweel (Cornelissen en Vulink 1996a). Aangenomen werd dat de edelherten en reeën die niet werden waargenomen zich in het riet-ruigte-struweel bevonden (Tabel 4).

Tabel 4. Terreingebruik per seizoen en ecotooptype van rund, paard, edelhert en ree in de Oostvaardersplassen (% van de waargenomen dieren). Ecotoop 'droog' en 'nat': droog en nat grasland; ecotoop 'ruig': riet-ruigte-struweel

seizoen	ecotoop	rund	paard	edelhert	ree
winter	droog	68	26	21	18
winter	nat	4	9	0	0
winter	ruig	29	66	79	82
lente	droog	82	68	12	8
lente	nat	1	12	0	1
lente	ruig	17	21	88	91
zomer	droog	86	58	9	8
zomer	nat	8	31	1	2
zomer	ruig	7	12	89	90
herfst	droog	81	58	22	6
herfst	nat	3	12	0	1
herfst	ruig	17	29	78	93

De nichebreedte voor terreingebruik en dieetsamenstelling werd berekend volgens Levins (1968):

$$B = \frac{1}{\sum P_{i,j}^2}$$

Waarin:

B = nichebreedte (variërend van 1 tot N, het aantal categorieën)

$P_{i,j}$ = relatieve waarnemingsfrequentie (%) van diersoort (j) in ecotoop/voedseltype (i)

Op basis van de door Cornelissen en Vulink (1996a; 1996b) verzamelde gegevens van terreingebruik kan met behulp van een door Pianka (1973) beschreven formule de overlap in terreingebruik tussen soorten berekend worden. De overlap (in dieetkeus of terreingebruik) volgens Pianka (1973) wordt als volgt berekend:

$$\alpha = \frac{\sum (P_{i,j} * P_{i,k})}{\sqrt{(\sum (P_{i,j}^2) * (\sum (P_{i,k}^2))}$$

Waarin:

α = overlap (%), variërend tussen 0 (geen overlap) en 1 (volledige overlap);

$P_{i,j}$ = relatieve waarnemingsfrequentie (%) van diersoort (j) in ecotoop/voedsel type (i);

$P_{i,k}$ = relatieve waarnemingsfrequentie (%) van diersoort (k) in hetzelfde ecotoop/voedsel type (i).

Nichebreedte

De nichebreedte op basis van dieetkeus kon, met 5 categorieën voedsel, variëren tussen 1 en 5; Tabel 5); de nichebreedte op basis van terreingebruik derhalve tussen 1 en 3 (Tabel 6).

Tabel 5. Nichebreedte op basis van dieetkeus voor rund, paard, edelhert en ree in de Oostvaardersplassen.

	rund	paard	hert	ree
lente	2,83	2,01	1,40	1,93
zomer	2,42	2,25	3,19	3,70
herfst	2,75	2,67	3,70	3,09
winter	1,54	1,36	1,92	2,65

Tabel 6. Nichebreedte op basis van terreingebruik voor rund, paard, edelhert en ree in de Oostvaardersplassen.

	rund	paard	hert	ree
lente	1,82	1,96	1,49	1,41
zomer	1,43	1,92	1,27	1,21
herfst	1,33	2,24	1,25	1,22
winter	1,46	2,30	1,53	1,16

Op het gebied van dieetkeus waren edelhert en ree, met uitzondering van de lente, meer generalist dan het gespecialiseerde rund en paard. De lage waarde bij ree in het voorjaar stemt overeen met de literatuur (Petrač 1992). Rund en paard bereikten de laagste dieet-nichebreedte in de winter, edelhert en ree in de lente.

Bij de ecotoop-nichebreedte was juist sprake van het omgekeerde. Opvallend groot was de ecotoop-nichebreedte van het paard, met name in de winter. Ook in andere studies werd dit vastgesteld (Salter & Hudson 1980). Voor het overige waren de seizoensverschillen in ecotoop-nichebreedte niet groot. Met uitzondering van een negatief verband bij het edelhert ($R^2 = 0,89$), werd geen verband gevonden tussen dieet- en ecotoop-nichebreedte.

Nicheoverlap

EH-RU en RU-RE

Ondanks een grote overlap in dieetkeus in de herfst, vonden we, gelet op de gecombineerde nicheoverlap, de grootste ecologische scheiding in de Oostvaardersplassen tussen rund en edelhert en tussen rund en ree (Tabel 7).

PA-EH en PA-RE

Als gevolg van een toename in overlap van zowel dieetkeus als in ecotoopkeus, vertoonde het paard in de loop van de winter een stijgende nicheoverlap met edelhert en ree. Het paard verruilde daarbij het ecotoop 'droog grasland' deels voor 'ruigte'. Gedurende de rest van het jaar was de ecologische scheiding tussen enerzijds paard en anderzijds edelhert en ree groot.

Tabel 7. Nicheoverlap op basis van dieetkeus, ecotoopkeus en gecombineerde nicheopverlap (%) tussen Heckrunderen (ru), Konikpaarden (pa), edelherten (eh) en reeën (re) in de Oostvaardersplassen.

dieetkeus	eh-ru	eh-re	ru-pa	ru-re	pa-re	pa-eh
lente	41	97	95	46	56	48
zomer	48	78	99	25	22	46
herfst	96	87	100	72	72	97
winter	73	99	78	74	91	93
ecotoopkeus	eh-ru	eh-re	ru-pa	ru-re	pa-re	pa-eh
lente	33	100	98	29	38	41
zomer	18	100	92	17	26	27
herfst	46	98	96	27	50	66
winter	61	100	70	58	98	99
gecombineerd	eh-ru	eh-re	ru-pa	ru-re	pa-re	pa-eh
lente	14	97	93	13	21	20
zomer	9	78	91	4	6	13
herfst	44	86	96	20	36	64
winter	44	98	54	43	89	92

RU-PA

Met uitzondering van de winter vertoonden rund en paard, tengevolge van hun gras- en rietconsumptie in het ecotoop 'droog grasland', jaarrond een grote nicheoverlap.

's Winters at het rund, in tegenstelling tot het paard, opvallend veel wilg in het ecotoop 'droog grasland', terwijl het paard, zoals gezegd, opschoof naar het ecotoop 'ruigte'.

EH-RE

Er bestond jaarrond een grote mate van overlap tussen edelhert en ree. Ze aten bijna hetzelfde en gebruikten dezelfde ecotopen.

De zeer grote overlap tussen rund en paard en minder tussen rund en edelhert en paard en edelhert wordt bevestigd door de literatuur (Hubbard & Hansen 1976; Hansen & Clark 1977; Barret 1980; McInnis & Vavra 1986). De overlap tussen ree en edelhert is op de Veluwe lager, gemiddeld 55% (Worm 1998).

Gordon & Illius (1989) vonden juist in de winter de meest 'extensive resource partitioning', wij vinden dan, met uitzondering van rund en paard, juist de geringste resource partitioning.

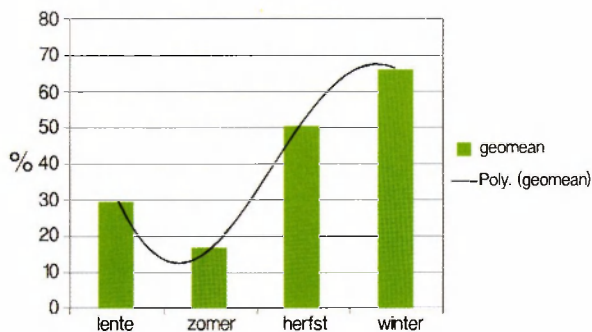


Fig. 15. Geometrisch gemiddelde van de gecombineerde nicheoverlap tussen ree, edelhert, rund en paard in de Oostvaardersplassen.

Het geometrisch gemiddelde van de gecombineerde nicheoverlap tussen alle soorten vertoont een sinusoïde patroon met de hoogste waarden in de herfst en winter (Fig. 15). In het licht van het bovenstaande houdt dit in, dat met name gedurende de winter de kans op competitie tussen de vier soorten het grootst is. Wat zou er volgens deze benadering kunnen gebeuren bij stijgende aantallen hoefdieren?

Een hypothese

In de zomer en herfst is er thans nog voedsel in overvloed. In de winter, wanneer het voedselaanbod minimaal is en van slechte kwaliteit, vinden we de hoogste gecombineerde nicheoverlap tussen EH-RE, PA-RE en PA-EH. De dieetkeus-generalisten edelhert en ree zijn daarbij in het voordeel op de specialisten rund en paard. Het ecotoop 'droog grasland' is in de loop van herfst en winter dusdanig kort afgegrast dat het onvoldoende voedsel biedt aan rund en paard (grote soorten, zie Illius & Gordon 1987; Prins & Olff 1998). Op het gebied van ecotoopkeus is het ree specialist, paard generalist en edelhert en rund zitten daartussen. Dit zou al een gevolg kunnen zijn van competitie van het paard met de andere hoefdiersoorten in het gebied. Misschien ook van sociale interacties maar daar weten we te weinig van. Wat betreft veranderingen in ecotoopnichebreedte zijn de specialisten in het nadeel en zullen als eerste de wijk moeten nemen. De specialisten rund en in het bijzonder het paard, gaan nu gebruikmaken van het ecotoop 'ruigte', het belangrijkste ecotoop van edelhert en ree. De nicheoverlap tussen edelhert, ree en paard neemt dan toe en het ecotoop 'droog grasland' wordt erg belangrijk voor edelhert en ree (kleine soorten, zie Illius & Gordon 1987; Prins & Olff 1998). Ook in het New Forest werd een negatieve relatie aangetoond tussen landbouwhuisdieren en ree (Putman & Sharma 1987; zie ook Hoofdstuk 3.2). Er zou 'competitive exclusion' kunnen optreden.

Het rund heeft met het paard gemeen dat de dieet-nichebreedte 's winters minimaal is, maar, in tegenstelling tot het paard, reageert het niet met het vergroten van de ecotoop-nichebreedte. Dit kan betekenen dat er voor het rund geen alternatief ecotoop dan wel een alternatieve voedselbron is, met uitzondering van een beperkte hoeveelheid wilg. Aan de andere kant is bekend dat het rund beter in staat is om het beperkte voedselaanbod te benutten dan het paard in verband met een hogere verteringsefficiëntie en derhalve ook niet hoeft te veranderen van ecotoop (Duncan et al. 1990; Illius & Gordon 1992).

Alhoewel de oorzaak van deze veranderingen een tijdelijke, periodieke terugval in de kwaliteit van het voedsel kan zijn (Taber & Dasman, 1957), ligt het voor de hand te veronderstellen dat op dit moment de competitie toeneemt tussen enerzijds de groep [edelhert + ree] en anderzijds de groep [paard + rund], en binnen die groepen tussen edelhert en ree en tussen paard en rund. Bij stijgende dichtheden zullen dieren en misschien zelfs soorten verdwijnen als gevolg van verschillende vormen van competitie in de winterperiode (Salter & Hudson 1980; Lucich & Hansen 1981; Kie et al. 1991; Hobbs et al. 1995).

De overlevingsstrategie van de runderen bestaat uit opvetten in de zomer/herfst en interen gedurende de winter, zonder verschuiving in dieetkeus of terreingebruik. De strategie van edelhert, ree en paard bestaat voor een deel eveneens uit opvetten in de zomer/herfst en interen in de winter. Edelherten, maar waarschijnlijk ook paarden en

reeën, hebben echter van nature een geringe vetopslag in vergelijking met runderen (Van der Kolk et al. 1994; Webster 1999). Zij moeten derhalve 's winters ook in hun energiebehoefte voorzien door consumptie van het dan beschikbare voedsel. Voor dit laatste is een switch in menukeus en terreingebruik noodzakelijk.

Het paard, nog meer als rund een typische graseter (Putman 1996; Groot Bruinderink et al. 1997), schuift daarbij op naar het ecotoop ruigte, niet langer in staat om, zoals het edelhert, zijn energiebehoefte met het inmiddels zeer korte gras te dekken. Het ree gaat opvallend veel gras eten op het ecotoop 'droog grasland'. Voor een soort die als browser getypeerd staat, is dit zeer uitzonderlijk (Van Wieren 1996; Putman 1996; Groot Bruinderink et al. 1997). Paarden hebben als (dikke) darm-fermenteerders een compleet andere spijsverteringssysteem dan herkauwers. Paarden gaan minder efficiënt om met gras dan runderen, maar kunnen daarvoor compenseren door meer op te nemen. Omdat bij het rund de doorstromingsnelheid van het voedsel afneemt met de verteerbaarheid, zijn runderen 's winters niet in staat een voldoende hoge droge stofopname te realiseren (Van Wieren 1996; Vulink, ongepubl. gegevens). De voorspelling luidt dat paarden daar minder moeite mee zullen hebben mits er voldoende voedsel (van slechte kwaliteit weliswaar) aanwezig is. In dit licht moet de overstap van het paard naar een ander ecotoop worden gezien als een voordelige en niet als een 'armoedebod' zoals bij het ree.

De conclusie, volgens de traditionele benadering, op basis van de thans beschikbare gegevens luidt, dat ree, meer nog dan paard, moeite zal hebben om zich binnen het ecosysteem Oostvaardersplassen te handhaven. We trokken eerder een vergelijkbare conclusie op basis van gewichtratio-theorieën van o.a. Prins & Olff (1998).



Wilgenbos in de Oostvaardersplassen. Foto: Biofaan

4. Het model Wetspace

K. Kramer, S. Wijdeven, J.M. Baveco, G.W.T.A. Groot Bruinderink, A.T. Kuiters, D.R. Lammertsma, P. Cornelissen, J.Th. Vulink, H.H.T. Prins, S.E. van Wieren, F. de Roder & V. Wigbels

Doel van WetSpace

Het model heeft tot doel de langetermijngevolgen (20 jaar) van verschillende beheeropties ten aanzien van het populatiebeheer van edelhert, rund en paard in de Oostvaardersplassen inzichtelijk te maken. Dit gebeurt door middel van een ruimtelijk expliciete, dynamische procesmodellering van de vegetatie-herbivoren interacties. WetSpace beschrijft hoe de successie van het grasland van de Oostvaardersplassen wordt beïnvloed door begrazing door runderen, paarden en edelherten. Dit maakt het mogelijk uitspraken te doen over de draagkracht van het gebied voor deze hoefdieren. De Oostvaardersplassen vormen een belangrijk gebied voor wilde ganzen. De aanwezigheid van de hoefdieren beïnvloedt de vegetatie zodanig, dat een kortgrazig gebied in stand blijft dat geschikt is voor begrazing door ganzen, met name voor de tienduizenden ruiende grauwe ganzen in juni en juli. Omgekeerd begrazen ganzen dezelfde vegetatie tot een hoogte waarbij het niet meer bereikbaar is voor de hoefdieren. Het model kan daarmee beheersbeslissingen ondersteunen over de aantallen hoefdieren die in het gebied kunnen voorkomen onder invloed van de aanwezige aantallen ganzen.

Beschrijving van WetSpace

Algemeen

Er wordt een rasterbenadering gehanteerd waarbij het relevante deel van de Oostvaardersplassen in cellen van 1 hectare wordt opgedeeld. Een belangrijk kenmerk van een cel is de vochtigheidsklasse: droog of nat. De ruimtelijke benadering biedt het voordeel dat de ruimtelijke variatie van de vegetatie op een conceptueel nette en gemakkelijk te interpreteren wijze wordt weergegeven. De beginsituatie wordt afgeleid uit de huidige ruimtelijke informatie. De ruimtelijke weergave biedt verder een kapstok voor verfijning van het model, bijvoorbeeld met betrekking tot de voorkeur van grazers voor bepaalde delen van het terrein (statisch: droog/nat, of dynamisch: clusters van voedselrijke cellen). Een criterium voor het aantal te onderscheiden cellen is dat dit voldoende moet zijn om de ruimtelijke variatie in de vegetatie en het terreingebruik van de hoefdieren weer te geven. WetSpace is ontwikkeld in PCRaster, een Geografisch Informatie Systeem (GIS) waarmee op een eenvoudige manier ruimtelijke simulatiemodellen kunnen worden ontwikkeld.

Het model WetSpace beschrijft de belangrijkste processen die ten grondslag liggen aan de dynamiek van planten en hoefdieren, en bevat beslisregels over zowel discrete gebeurtenissen als kwalitatieve eigenschappen van hoefdieren en planten. Dit resulteert in interacties tussen plantensoorten onderling door de concurrentie om licht, tussen de hoefdiersoorten door de concurrentie om voedsel, en tussen hoefdieren en planten middels voedselbeschikbaarheid voor de hoefdieren en de verandering in biomassa, hoogte en bedekking van planten als gevolg van begrazing. Een gedetailleerde

plantensoorten die zich binnen het bereik van het hoefdier bevindt en van de verteerbaarheid ervan. De toestandvariabelen die per diersoort worden bijgehouden zijn het gewicht van de juveniele- (0-1 jaar) en adulte- (1-maximale leeftijd) populatie en de aantallen per leeftijdsklasse (0-maximale leeftijd). Hierbij wordt ervan uitgegaan, dat volwassen individuen in alle leeftijdsklassen hetzelfde gewicht hebben. Dit geldt ook voor de juveniele dieren die slechts uit één leeftijdsklasse bestaat.

Planten

Planten zetten CO₂ en water om in assimilaten (suikers), afhankelijk van de hoeveelheid energie die onderschept wordt in de vorm van licht. De assimilaten worden gebruikt voor het onderhoud van levend plantenweefsel (ademhaling) en groei. Fotosynthese en ademhaling hangen af van temperatuur volgens respectievelijk een optimum curve en een exponentieel stijgende functie. De bruto-fotosynthese hangt af van de hoeveelheid onderschept licht, volgens een fotosynthese-lichtcurve. Temperatuur en licht worden in WetSpace opgelegd aan de hand van een sinusoid verloop over het jaar. De hoeveelheid onderschept licht hangt af van de hoeveelheid blad, die beschreven wordt met de leaf-area index (LAI). De LAI wordt per plantensoort en per vegetatielaag (kruid- of struiklaag) berekend. De uitdoving van licht van de bovenste vegetatielaag naar beneden, heeft een exponentieel verloop als functie van de LAI en een uitdovingscoëfficiënt. Via de fotosynthese-lichtcurve kan de hoeveelheid geproduceerde assimilaten bij de heersende temperatuur worden bepaald. In WetSpace worden twee lagen in de vegetatie onderscheiden, te weten de kruid- en de struiklaag. Iedere laag kan uit één of meer plantensoorten zijn samengesteld. De totale hoeveelheid suikers die in een laag wordt geproduceerd, wordt over de soorten in die laag verdeeld afhankelijk van de relatieve LAI. Voor toename in biomassa moeten eerst de kosten voor zowel groei- als onderhoudsademhaling worden gedekt. De onderhoudsademhaling is gebaseerd op de biomassa van de reserves, het blad en de respirerende biomassa. De plantendelen verschillen in hun groeisnelheid afhankelijk van de hoeveelheid assimilaten die ernaar gealloceerd wordt, en zodoende in de verandering van hun biomassa. De allocatie naar de reserves heeft prioriteit boven die naar andere plantendelen en hangt af van de mate waarin het maximale reserveniveau is bereikt. Dit maximale niveau neemt toe met de levende biomassa van de plant. De allocatie naar het blad gaat door totdat de maximale LAI van de soort is bereikt. De rest van de assimilaten wordt toegekend aan de overige plantencomponenten op grond van vaste verdeelsleutels.

Behalve de biomassa veranderen structurele eigenschappen van de vegetatie zoals hoogte en bedekking. De hoogtegroeï is een soortspecifieke functie. De verandering in bedekking van een soort per laag is het gevolg van concurrentie om resterende ruimte. De mate van concurrentie hangt af van de maximale en gerealiseerde LAI. Voor de soorten in de kruidlaag hangt dit verder af van de snelheid waarmee de soort in bedekking kan toenemen, wat weer afhangt van het bodemtype. Voor de struiksoorten hangt het af van de maximale en gerealiseerde omvang van de kroon. De bedekking op haar beurt beïnvloedt weer de hoeveelheid licht die door de soort in die laag onderschept wordt, en daarmee de groei.

WetSpace onderscheidt geen individuele planten maar houdt per cel de toestandvariabelen van iedere soort bij. Dit betekent dat een soort in principe slechts in één laag

tegelijkertijd aanwezig kan zijn. Om toch doorgroei van soorten uit de kruid- en de struiklaag te kunnen weergeven, wordt gebruik gemaakt van zogenaamde 'pseudosoorten' per laag. Zo kan bijvoorbeeld de pseudosoort 'wilg van de kruidlaag' doorgroeien naar de struiklaag als deze pseudosoort zijn maximale hoogte in de kruidlaag heeft bereikt en er geen 'wilg van de struiklaag' voorkomt. Zo niet, dan blijft de - pseudosoort van de kruidlaag aanwezig totdat de bovenliggende laag vrijkomt voor deze soort.

Dispersie is de verspreiding van zaden van de ene cel naar een andere. In de huidige versie van WetSpace vindt er alleen dispersie plaats naar aangrenzende cellen binnen het beschouwde gebied, zodat er geen rekening gehouden wordt met vestiging van nieuwe soorten van buiten het gebied. Kieming en vestiging vinden plaats indien de soort niet in de kruidlaag aanwezig is, er voldoende licht beschikbaar is en als de totale bedekking in de kruidlaag niet volledig is. Wordt hieraan voldaan, dan worden de toestandsvariabelen van de soort in de kruidlaag van de cel geïnitieerd.

Sterfte bij planten en struiken treedt op indien alle reserves uitgeput raken, doordat de fotosynthese gedurende langere tijd niet kan voldoen aan de kosten voor ademhaling. Dit kan bijvoorbeeld het gevolg zijn van het verwijderen van blad door begrazing. Afgestorven plantendelen komen in de strooisellaag terecht waar ze afgebroken worden.

Tabel 8. Fenologie van planten, uitgedrukt in hoogtegroeï (m/maand). Hoogtegroeï van 0 m/maand betekent de bladloze periode.

	Slx	Smb	Phr	Urt	GrD	GrW	RgD	RgW
Jan	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00
Feb	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00
Mar	0,00	0,00	0,00	0,01	0,02	0,00	0,00	0,00
Apr	0,07	0,07	0,20	0,10	0,03	0,03	0,05	0,05
May	0,07	0,07	0,90	0,50	0,12	0,12	0,45	0,45
Jun	0,07	0,07	0,45	0,50	0,08	0,08	0,60	0,60
Jul	0,07	0,07	0,25	0,25	0,06	0,06	0,20	0,20
Aug	0,07	0,07	0,25	0,10	0,06	0,06	0,07	0,07
Sep	0,07	0,07	0,25	0,05	0,09	0,09	0,03	0,03
Oct	0,00	0,00	0,20	0,05	0,04	0,04	0,00	0,00
Nov	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00
Dec	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00

Het begin van het groeiseizoen is voor het natte gebied één maand later dan voor het droge gebied van de Oostvaardersplassen (Cornelissen & Vulink 1996). Dit bepaalt mede de fenologie van de vegetatie. De fenologie van de vegetatie betreft het doorschieten van gras en kruidachtigen, en de verdeling van groei over de verschillende plantendelen. Voor het doorschieten van de vegetatie wordt een tabel ingelezen waarin per maand de hoogtegroeï staat aangegeven (Tabel 8). De mate van groei van blad, stengels, wortels en reserves hangt af van het moment in het jaar. Wat betreft het blad is er groei mogelijk vanaf het begin tot het einde van het groeiseizoen. Verdwijnt er gedurende die periode bladbiomassa door begrazing, dan wordt dit opnieuw ontwikkeld totdat er een maximale waarde van de LAI (bladoppervlak per eenheid grondoppervlak) is bereikt.

De voedselbeschikbaarheid in een cel wordt bepaald door de hoeveelheid droge stof en de verteerbaarheid ervan voor een hoefdier-soort. Hiertoe wordt de vegetatie van de verschillende cellen, op een consistente, diersoortspecifieke wijze gedefinieerd in het aanbod aan metaboliseerbare energie (ME). De verteerbaarheid van een voedselbron verandert gedurende het jaar (Tabel 9). Er wordt in het model echter geen rekening gehouden met de verteerbaarheid van de verschillende plantendelen. Er wordt verondersteld dat de 'stengel' de in het geheel niet verteerbare bovengrondse plantenbiomassa is, en het 'blad' alle verteerbare bovengrondse plantenbiomassa, inclusief 'twijgen'. Voor de beschikbaarheid van 'twijgen' bij houtige plantensoorten wordt een vaste verhouding tussen het blad en de bijbehorende twijgbiomassa verondersteld. Het blad valt af aan het einde van het groeiseizoen, terwijl de twijg beschikbaar blijft voor die hoefdieren die het kunnen verteren.

Hoefdieren

De verandering in biomassa van een hoefdierpopulatie wordt bepaald door de hoeveelheid voedsel (energie) die de populatie opneemt en de kosten van ademhaling, lactatie en dracht. Er wordt geen rekening gehouden met de kosten die nodig zijn om een voedselbron te bereiken. Als de energieopname onvoldoende is, teren de dieren in op hun reserves waardoor het lichaamsgewicht afneemt. De consumptie wordt bepaald door het aanbod door de vegetatie en door de maximale hoeveelheid die een hoefdier per dag kan opnemen.

Het aantal juveniele en adulte dieren wordt afgeleid van de biomassa van beide deel-populaties. Van alle juveniele en adulte individuen wordt verondersteld dat ze hetzelfde gewicht hebben. Voor de adulte dieren wordt verder per jaarklasse het aantal dieren bijgehouden. Dit gebeurt aan de hand van het 'doorschuiven' van juvenielen naar twee-dejaars, adulte dieren. Op dezelfde manier wordt in de maand waarin de jongen geboren worden, ieder cohort doorgeschoven naar een volgende cohort totdat de maximale leeftijd bereikt is. Leeftijdsafhankelijke sterfte treedt op doordat het cohort in de hoogste leeftijdsklasse uit de populatie verdwijnt. Gegevens omtrent de maximale leeftijd voor rund, paard en edelhert werden ontleend aan Kalchreuter (1994).

Sterfte treedt ook op als het individuele lichaamsgewicht (populatiegewicht gedeeld door het aantal dieren) van de juvenielen en adulten kleiner wordt dan het minimum toegestane lichaamsgewicht. Voor adulte dieren is dit een vast gegeven, voor juvenielen neemt deze drempelwaarde toe van het geboortegewicht tot een minimum lichaamsgewicht van een juveniel dier van één jaar. De sterfte van de adulten wordt leeftijdsafhankelijk toegepast: vanaf de hoogste jaarklasse naar steeds jongere jaarklassen wordt de sterfte verrekend, totdat het vastgestelde aantal is gerealiseerd. Het aantal jongen dat geboren wordt hangt af van de conditie van de moeder. Het maximale aantal jongen per worp is een soortspecifiek kenmerk; dit aantal neemt vanaf het gemiddelde lichaamsgewicht lineair af naar nul, naarmate de individuen in de adulte populatie het minimumgewicht naderen. Daarbij wordt rekening gehouden met het feit dat jongen geboren worden vanaf en tot een soortspecifieke leeftijd van het moederdier. In het specifieke geval van de Konikpaarden houdt het model rekening met sterfte van een fractie van de jongen kort na de geboorte, als gevolg van vertrapping.

In WetSpace wordt aangenomen dat de voedselvoorkeur van een hoefdier uitsluitend wordt bepaald door het gehalte aan metaboliseerbare energie van een plant. Er wordt

Tabel 9. Verteerbaarheid, uitgedrukt in percentage van de droge stof, van de eetbare delen van een plantensoort voor hoefdieren.

Rund													
mnd	Slx	lit.	Smb lit.	Phr lit.	Urt	lit.	GrD lit	GrW lit.	RgD lit	RgW lit.			
1	35	3,4	40	25	3	10	3	65	2	40	2	10	25
2	35		40	25	3	10	3	60	2	40	2	10	25
3	35		40	25	3	10	3	65	2	40	2	10	25
4	55	3,4	40	70	3	70	3	70	2	50	2	70	70
5	55	3,4	40	70	3	60	3	80	2	65	2	60	70
6	55	3,4	40	60	3	60	3	75	2	70	2	60	60
7	50	3,4	40	60	3	50	3	75	2	70	2	50	60
8	45	3,4	40	50	3	45	3	75	2	65	2	45	50
9	40	3,4	40	40	3	40	3	75	2	50	2	40	40
10		40	40	40	3	10	3	70	2	50	2	10	40
11	35	3,4	40	25	3	10	3	65	2	50	2	10	25
12		35	40	25	3	10	3	65	2	40	2	10	25

Paard													
mnd	Slx	lit.	Smb lit.	Phr lit.	Urt	Urtwortel lit.	GrD lit.	GrW lit.	RgD lit.	RgW lit.			
1	35		0	20	2	10	50	55	2	40	2	10	20
2	35		0	20	2	10	50	55	2	40	2	10	20
3	35		0	20	2	10	50	80	2	40	2	10	20
4	55		0	20	2	70	50	80	2	40	2	70	20
5	55		0	20	2	60	50	80	2	65	2	60	20
6	55		0	70	2	60	50	70	2	70	2	60	70
7	50		0	65	2	50	50	70	2	70	2	50	65
8	40	1	0	55	2	45	50	70	2	60	2	45	55
9	40		0	50	2	40	50	65	2	55	2	40	50
10	40		0	50	2	10	50	65	2	50	2	10	50
11	35		0	50	2	10	50	65	2	50	2	10	50
12	35		0	20	2	10	50	60	2	40	2	10	20

Edelhert												
mnd	Slx	lit	Smb lit.	Phr lit.	Urt	lit.	GrD lit.	GrW lit.	RgD lit.	RgW lit		
1	40		55	25		10	65	40	10	25		
2	40		55	25		10	60	40	10	25		
3	40		55	25		10	65	40	10	25		
4	70		55	60		70	70	50	70	70		
5	70		65	60		60	80	65	60	70		
6	60		65	50		60	75	70	60	60		
7	50		65	50		55	75	70	50	60		
8	40	1	75	45		50	75	65	45	50		
9	40		75	40		45	75	50	40	40		
10	40		75	35		10	70	50	10	40		
11	40		55	25		10	65	50	10	25		
12	40		55	25		10	65	40	10	25		

1. Van Wieren, S.E. 1996. Ph.D. thesis.

2. Cornelissen, P. & J.T. Vulink 1995. Begrazing in jonge wetlands. Flevobericht 367.

3. J.T. Vulink 1991. Nutritional characteristics of cattle forage plants in the eutrophic nature reserve Oostvaardersplassen, Netherlands. Neth. Journ. Agric. Sc. 39.

4. J.T. Vulink et al. 1995. Jaarrond begrazing op de Zoutkamperplaat. Intern rapport RWS. Voor het overige zijn de getallen de uitkomst van 'expert judgement', zie tekst.

dus geen rekening gehouden met een voedselvoorkeur op grond van minerale samenstelling (Ca, P, Na etc.) en/of het ruw-eiwit gehalte van de verschillende plantensoorten. De terreinkeuze volgt uit de aanname dat een hoefdier zijn energie-opname maximaliseert en dus steeds de meest voedselrijke cellen kiest totdat de maximale opname is bereikt (optimal foraging; Belovski 1984). Dit betekent eveneens dat wordt verondersteld, dat de hoefdieren een perfecte kennis van hun leefgebied hebben en in staat zijn voortdurend de cel met de hoogste kwaliteit te kiezen. De kwaliteit van een cel wordt daarbij uitgedrukt als relatieve beschikbaarheid van metaboliseerbare energie van alle aanwezige planten ten opzichte van de cel met de hoogste beschikbaarheid van metaboliseerbare energie. De kwaliteit van een cel is niet hetzelfde voor de verschillende diersoorten aangezien de verteerbaarheid van plantensoorten en plantendelen verschilt per hoefdiersoort (Tabel 9). Voor de verschillende hoefdieren is in een cel slechts dat voedsel bereikbaar, dat aanwezig is boven de minimale en onder de maximale graashoogte van de soort. Begrazing beïnvloedt de vegetatie doordat er biomassa wordt verwijderd, maar ook doordat hoogte en bedekking van de vegetatie veranderen. Verder wordt door begrazing de vegetatie opengetrapt waardoor de successie beïnvloed wordt door dichtgroei van het opengetrapte deel en door nieuwe vestigingsmogelijkheden. Dit mechanisme wordt beschreven door te veronderstellen, dat de bedekking van de vegetatie in een cel afneemt in evenredigheid met de fractie biomassa die door begrazing weggenomen wordt ten opzichte van de totale bovengrondse biomassa. Van een geselecteerde cel wordt de begrazing verdeeld over de plantensoorten in evenredigheid met het aandeel dat de plant levert aan het totale aanbod aan energie (ME) van de cel voor het hoefdier. Binnen de cel is er dus niet expliciet een voedselkeuze van hoog- naar laag-energetische plantensoorten, maar is dit afgeleid van de selectie van de cel en de bijdrage van de plant aan de kwaliteit van de cel. Als een cel gelijktijdig wordt geselecteerd door meerdere hoefdiersoorten, dan wordt de beschikbare plantenbiomassa verdeeld in evenredigheid met de beschikbare hoeveelheid en de verteerbaarheid die de plantendelen voor de hoefdieren hebben. De verandering in bedekking is het gevolg van de verwijdering van blad, waardoor de concurrentie om ruimte en licht vermindert. Paarden verschillen van de andere hoefdiersoorten doordat ze wortels van riet en brandnetel eten, die ze verkrijgen door de grond open te krabben. Dit kan voor

Tabel 10. Parameterwaarden voor ganzen.

	Gans dagen / maand	Maximale opname kg DS / maand	Maximale graashoogte m	Minimale graashoogte m	Energiegehalte 'gras nat' MJ/kg	Energiegehalte 'gras droog' MJ/kg
Jan	341000	0,240	0,06	0,015	7,02	8,58
Feb	322000	0,240	0,06	0,015	7,02	8,58
Mrt	279000	0,270	0,06	0,015	7,02	9,36
Apr	135000	0,225	0,06	0,015	6,24	7,80
Mei	35000	0,180	0,06	0,030	5,46	6,24
Jun	140000	0,225	0,06	0,030	6,24	4,68
Jul	140000	0,225	0,06	0,030	6,24	4,68
Aug	155000	0,225	0,06	0,030	6,24	6,24
Sep	150000	0,240	0,06	0,030	6,24	6,24
Okt	77500	0,240	0,06	0,015	6,24	6,24
Nov	225000	0,240	0,06	0,015	7,02	8,58
Dec	341000	0,240	0,06	0,015	7,02	8,58

deze soort een belangrijke voedselbron zijn in de nawinter. Er wordt in het model verondersteld dat de bedekking van riet en brandnetel in evenredigheid met de hoeveelheid begraasde wortels afneemt. Verder wordt verondersteld dat paarden alleen aan de randen de riet- en brandnetelvegetatie 'oprollen' door aan de wortels te 'grazen'.

Ganzen

De interactie tussen ganzen en de vegetatie wordt op dezelfde manier beschreven als bij de hoefdieren, met dit verschil dat de plantenbiomassa die in de Oostvaardersplassen wordt opgenomen niet het aantal aanwezige ganzen bepaalt. De aantallen worden opgelegd via een tabel waarin het aantal gansdagen per maand vermeld staat (Tabel 10). De reden voor deze benadering is, dat de populatiegrootte van ganzen slechts ten dele door het voedselaanbod van de Oostvaardersplassen wordt bepaald. Andere factoren die in de broedgebieden spelen en voedsel buiten de Oostvaardersplassen, spelen ook een belangrijke rol in de omvang van de ganzenpopulatie. Dit betekent dat bij onvoldoende voedselaanbod in de Oostvaardersplassen de aantallen niet veranderen, maar dat ze hun voedsel buiten het gebied bemachtigen.

Er wordt aangenomen dat ganzen uitsluitend gras eten in zowel het droge als het natte gebied. Voor de terreinkeuze door ganzen wordt bovendien verondersteld dat wanneer een cel voor meer dan 50% bedekt is met vlier of wilg, deze niet bezocht wordt door ganzen ondanks het mogelijk aanwezige gras (mond. med. F. de Roder SBB).

De minimale en maximale hoogte waartussen het gras als voedselbron voor ganzen beschikbaar is, verschilt tussen de ganzensoorten en tussen de maanden, omdat ze het gebied niet gelijktijdig en in dezelfde aantallen aandoen. Ook de maandelijks opname

Tabel 11. Specificatie van de indices van hoefdieren en plantensoorten zoals gebruikt in deze studie.

Hoefdier		Plant	
<i>Soort</i>	<i>h</i>	<i>Species</i>	<i>p</i>
Heckrund	Bv	Salix	Slx
Edelhert	Dr	Sambucus	Smb
Konik paard	Hr	Phragmites	Phr
		Urtica Ur	
		Gras, droge gebied	GrD
		Gras, natte gebied	GrW
<i>Leeftijdsklasse</i>	<i>a</i>	Ruigte, droge gebied	RgD
Juveniel	Jv	Ruigte, natte gebied	RgW
Adult (2 MaxAge)	Ad		
		<i>Vegetatie laag</i>	<i>l</i>
		Kruidlaag	kl
		Struiklaag	sl
		Boomlaag	tl
		Plantencomponent	c
		Blad ¹⁾	fl
		Stam/stengel	st
		Wortel	rt
		Reserves	rs

¹⁾ onder 'blad' wordt zin zowel de bladeren als dat deel van de twijg/stengel verstaan dat gegeten wordt. Dit is met name voor de bepaling van de hoeveelheid beschikbaar wintervoedsel van belang. De stam c.q. stengel is in het geheel niet verteerbaar.

varieert dus tussen de maanden. Omdat er in het model met slechts één stereotype ganzensoort rekening gehouden kan worden, zijn de parameterwaarden het gemiddelde van de ganzensoorten die het gebied in een gegeven maand bezoeken. De verdeling van voedsel tussen ganzen en hoefdieren gaat identiek als de verdeling ervan tussen hoefdiersoorten, namelijk gewogen naar verteerbaarheid en hoeveelheid voedsel.

Invoergegevens

Kaartmateriaal

Op grond van een recente vegetatiekaart van de Oostvaardersplassen (Drost 1995) is er een zogenaamde 'clone-map' gemaakt. Deze kaart bepaalt hoe het gebied eruit ziet en in welke cellen van 1 ha gerekend wordt. Er wordt niet gerekend met de legenda-eenheden 'water' en 'kaal'. Dit heeft tot gevolg dat de grenzen hiervan ook niet kunnen veranderen. Een waterpeilkaart van 1997 (archief SBB) werd gebruikt voor de differentiatie in natte en droge cellen.

Vervolgens zijn er per vegetatietype kaarten gemaakt van de bedekking per cel van 1 ha. Dit is gedaan door de aangeleverde kaart te 'vergriden' met een resolutie van 1 x 1 m. Voor iedere m² is vastgesteld tot welk van de 19 legenda-eenheden (17 vegetatietypen, water, kaal) het behoort. Vervolgens is dit opgeschaald naar een resolutie van 1 ha voor iedere legenda-eenheid, en weergegeven als bedekking (0-1). Deze bedekking is vastgesteld door per vegetatietype het aantal m² in de cel van 1 ha te tellen. Door te werken met cellen van 1 ha zijn er langs de randen van het gebied cellen waarvoor deels geen informatie over de vegetatie beschikbaar is. Als norm is aangehouden dat de cellen langs de randen tenminste voor 50% 'gevuld' moeten zijn. De bedekking sommeert in deze gevallen dus niet tot 1, zonder dat het tot het oorspronkelijke legendatype 'kaal' behoort. In de Oostvaardersplassen liggen bovendien een aantal poelen met een totale oppervlakte van ca. 100 ha. Hiermee is rekening gehouden door in de cellen waar dergelijke poelen liggen de maximaal mogelijke bedekking te verminderen met de fractie van de cel die bedekt wordt door de poel. Het totale areaal waar hoefdieren kunnen grazen neemt daardoor af. Er wordt verondersteld dat gedurende de simulatieduur (20 jaar) het oppervlak van deze poelen niet verandert.

Tabel 12. Onderscheiden structuurtypen in de Oostvaardersplassen

Structuur type	Legenda-eenheden ¹⁾	Typering
Salix	W	Wilgenstruweel
Sambucus	V	Vlierstruweel
Phragmites	Rb	Rietvegetatie begraasd
Urtica	Gbr	Grazige grote brandnetel ruigte
Gras, droge gebied	Rg, Kg	Kropaar-, Engelsraai-grasgrasland
Gras, natte gebied	Ng	Fioringras-, geknikte vossestaart- en greppelrus grasland
Ruigte, droge gebied	Gar, Gb	Grazige akkerdistel ruigte, grote brandnetelruigte
Ruigte, natte gebied	Nr, Hw	Natte ruigte, harig wilgenroosje/haagwinde ruigte
Onbegraasd	Water, Kaal, P, Ro, Gl, A, D	Water, Pionier, riet onbegraasd, lisdodde, distelruigte, duinrietruigte

¹⁾ Zie: Knotters & Severijn 1998. Toelichting bij de vegetatiekartering Oostvaardersplassen 1996. Meetkundige Dienst, Rijkswaterstaat, MD-GAE-R-9802

Tabel 13. Namen van parameters.

Naam	Beschrijving	Eenheid
<i>Hoefdier</i>		
CAvWghInd,h,Ad	gemiddeld gewicht per individueel adult dier	kg/dier
CBgnPrg,h	begin van dracht	maand
CBrtWghInd,h,Jv	geboortegewicht	kg/dier
CDgs,h,p,Tbl	metaboliseerbare energie van voedselbron voor een hoefdiersoort, als tabel met maandelijkse waarden	MJ/kg plant DM
CEndLct,h	einde van melkgift	maand
CEndPrg,h	eide van dracht	maand
CGrw,h	coëfficiënt voor kosten voor groei	MJ/kg
CLct,h	coëfficiënt voor kosten van melkgift	MJ/kg ^{0.81}
CMnHgh,h	minimum graashoogte	m
CMnMnt,h	minimale onderhoudskosten	MJ/kg ^{0.75} /dag
CMnWghInd,h,Ad	minimum gewicht van adult	kg/dier
CMnWghInd,h,Fy	minimum gewicht van jaarling	kg/dier
CMxFPrg,h	coëfficiënt voor maximum van populatie dat drachtig kan zijn	-
CMxMnt,h	maximale kosten voor onderhoud	MJ/kg ^{0.75} /dag
CMxNtk,h,Ad	maximum voedsel opname van adult kg	DM/dier/dag
CMxNYng,h	maximum aantal jongen per moeder dier	-
CMxWghInd,h,Jv	maximum gewicht van gespeend jong	kg/dier
CPrg,h	coëfficiënt voor kosten van dracht	MJ/kg ^{0.71}
<i>Plant</i>		
CAmx,p	maximale assimilatiesnelheid	kg CO ₂ /m ² blad /dag
CGRsp,p	kosten voor groei respiratie	kg DM/kg CO ₂ /dag
CLue,p	licht benuttings-efficiëntie	kg CO ₂ /J (PAR)
CMRsp,p	kosten voor onderhoudsrespiratie	kg CO ₂ /dag/kg DM
CMxHgh,p	maximale hoogte	m
CMxLai,p	maximale leaf area index	m ² blad/m ² grond
CMxMnWrs,p	coëfficiënt van ratio maximum-minimum reserve nivo	-
CPGrm,p,Tbl	kiemingskans, afhankelijk van bodemtype	-
CRHgh,p	hoogtegroeisnelheid	m/dag
CRng,p	dispersie afstand	m
CSla,p	specific leaf area	m ² blad/kg DM blad
<i>Cel</i>		
CMxLai	maximale leaf area index	m ² blad/m ² grond
SoilType	bodem type	-
<i>Gebied</i>		
CDcm	coëfficiënt voor decompositie van dode plantenbiomassa	1/dag
CExt	uitdoving van licht in het kronendak	-
CMnTmpPht	minimum temperatuur voor fotosynthese	°C
CMxTmpPht	maximum temperatuur voor fotosynthese	°C
CQ10	effect of temperatuur op respiratie	-
CrfTmp	referentie temperatuur voor CQ10	°C
PlotSize	grootte van de cel	m ²
TimeStep	stapgrootte voor berekeningen	dagen

Vervolgens zijn de 8 vegetatiestructuurtypen samengesteld zoals die voor dit project zijn gedefinieerd (Tabel 11 en 12). De feitelijke invoer voor het model bestaat uit 8 kaarten, voor ieder structuurtype één, waarin per cel de bedekking wordt weergegeven. Op deze manier kunnen er dus per cel meerdere structuurtypen voorkomen. Verder worden er twee lagen per structuurtype onderscheiden: de kruid- en de struiklaag. De struiklaag bevat alleen vlier, wilg en riet met een hoogte van 1 m of meer. De kruidlaag bevat riet, brandnetel, 'gras droog', 'gras nat', 'ruigte droog', en ruigte nat', en vlier en wilg lager dan 1 m. Een cel kan dus uit verschillende soorten en lagen bestaan, maar de som van de bedekking per laag kan niet groter zijn dan 1. Kleiner dan 1 kan natuurlijk wel, wanneer de kruidlaag niet volledig oppervlaktebedekkend is; ook de struiklaag zal in veel gevallen niet volledig gesloten zijn. Naast de bedekking van de verschillende structuurtypen, is informatie over de ruimtelijke verdeling van de initiële hoogte noodzakelijk. Deze werd door De Roder en Kramer in het veld vastgesteld.

Parameterwaarden voor planten

De plantensoorten en de verschillen daartussen worden gekenmerkt door een aantal parameters. De belangrijkste parameters waarin de soorten verschillen zijn: hoogtegroei-snelheid, maximale hoogte en horizontale uitbreidingsnelheid. Daarnaast zijn er in WetSpace parameters die de volgende aspecten karakteriseren: fotosynthese, lichtonderschepping, respiratie en allocatie (Tabel 13). Deze processen zullen elders in detail beschreven worden (IBN Scientific Report, in prep.). De parameterwaarden van de planten zijn zodanig ingesteld, dat in het droge gebied, bij afwezigheid van begrazing, de successiereeks verloopt van 'gras droog' met 'ruigte droog' en brandnetel naar vlier. In het natte gebied verloopt de reeks van 'gras nat' met 'ruigte nat' naar riet en wilg (Tabel 14 en Appendices van Modelscenario's in Hoofdstuk 5). Voor de parameters in

Tabel 14. Parameterwaarden voor planten.

	Slx	Smb	Phr	Urt	GrD	GrW	RgD	RgW
CAMx	0.38	0.38	0.50	0.50	0.50	0.50	0.50	0.50
CFBrFl	0.1	0.1						
CFBrWsw	0.2	0.2						
CFHwHgh	0.229	0.229						
CFRtSh	0.5	0.5	0.5	0.5	0.2	0.2	0.2	0.2
CFRtSw	0.272	0.272						
CFSwHgh	0.1	0.1						
CGrsp	0.67	0.67	0.67	0.67	0.67	0.67	0.67	0.67
CLue	1.E-8	1.E-8	1.E-8	1.E-8	1.E-8	1.E-8	1.E-8	1.E-8
CMrsp	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6
CMrspSw	0.1	0.1						
CMxHgh	15	8	3	1	0.5	1	1	1
CMxLai	5	5	4	4	4	4	4	4
CMxMnWrs	2	2	4	4	4	4	4	4
CRng	200	200	200	200	200	200	200	200
CRRds	0.15	0.15	0.20	0.20	0.20	0.20	0.25	0.25
CSla	20	20	15	15	15	15	15	15
CTrnWbr	0.08	0.08						
CTrnWrt	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08
CTrnWst			0.0					
CWnw	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1

Tabel 14 waren er geen gegevens beschikbaar voor de Oostvaardersplassen. Deze waarden zijn gekozen op basis van expert kennis en literatuur. Verder is er voor gekozen de soorten niet te laten verschillen in parameterwaarden, tenzij de verschillen bekend zijn. De hoogtegroeiselheid (Tabel 8) is berekend op grond van literatuurgegevens, expert kennis en op basis van gegevens die in de Oostvaardersplassen zijn verzameld. De belangrijkste sturing van de vegetatiesuccessie, komt tot stand door verschillen in voedselvoorkeur tussen de hoefdieren (Tabel 9).

Parameterwaarden voor hoefdieren

De aantallen hoefdieren per soort waarmee WetSpace wordt geïnitieerd, corresponderen met de werkelijke aantallen in de Oostvaardersplassen in het voorjaar van 1998. In de groep ouder dan 1 jaar worden 10 jaarklassen onderscheiden die qua aantal even groot zijn. De oudste dieren zijn dus 11 jaar oud. De parameters van de hoefdieren zijn beschreven in Tabel 13 terwijl de waarden ervan in Tabel 15 staan. Hieronder is een verantwoording per parameter weergegeven (Bv = Heckrund; Dr = edelhert; Hr = Konik paard).

CAvWghInd. Het gemiddeld lichaamsgewicht (kg) van individuen (veronderstelde seks-ratio 1:1, leeftijd >12 maanden) werd verkregen uit eigen data over Dr. Voor Bv gebruikten we data van van Wieren (1988). Voor Hr gebruikten we data van Cornelissen et al. (1995).

CBgnPrg. Voor de maand waarop de dracht begint gebruikten we voor Dr Niethammer & Krapp (1986), voor Bv Reinhardt et al. (1986), en voor Hr Sasimowski et al. (1994).

CBrtWghInd. Voor het geboortegewicht (kg) van Dr gebruikten we Niethammer & Krapp (1986), voor Bv Gotschall et al. (1996); we veronderstelden dat het geboortegewicht van Hr identiek is aan Bv.

CendLct. Voor de parametrisatie van de spendatum gebruikten we voor Dr Niethammer & Krapp (1986), Bv veronderstelden we identiek aan Hr, voor Hr gebruikten we Wetering et al. (1992).

CendPrg. Voor de begindatum van de dracht voor Dr gebruikten we Niethammer & Krapp (1986), voor Bv gebruikten we Reinhardt et al. (1986), en voor Hr Sasimowski et al. (1994).

CGrw. Voor groeirespiratie in MJ/kg groei gebruikte we voor Dr Fennessy et al. (1981). Voor Bv veronderstelden we dat CGrw identiek is aan Dr, voor Hr gebruikten we Tisserand (1988).

CLct. Voor alle hoefdieren gebruikten we een algemene formule ($ME = 25.06 * BM^{0.81}$) voor de totale hoeveelheid energie die gebruikt wordt gedurende de lactatieperiode (Hudson & White 1985). De formule werd aangepast voor de periode waarin de verschillende hoefdiersoorten lacteren.

CMnHgh. We veronderstelden dat de minimale graashoogte 1 cm is voor alle hoefdiersoorten.

CMnMnt. Voor de minimale onderhoudskosten in MJ/kg van Dr en Bv gebruikten we formules van Hudson & White (1985) over rustmetabolisme. We namen aan dat Hr gelijk zijn aan Dr.

CmnWghInd. Het maximale gewicht van individuen (sex ratio 1:1, leeftijd >12 maanden) werd verkregen uit eigen data voor Dr. Voor Bv gebruikten we data van van Wieren (1988). Voor Hr gebruikten we data van Cornelissen et al. (1995). We berekenden het minimum gewicht (sterfte punt) als 50% van het maximum gewicht, gebaseerd op data van Wolkers (1993), Young & Scrimshaw (1971), DeCalesta et al. (1975), Adamczewski et al. (1987), Reimers et al. (1982), Torbit et al. (1985) en van Wieren (1988).

CMxFPrg. Het maximum aantal drachtige vrouwtjes is 50%, omdat we de seks-ratio 1:1 veronderstellen.

CMxHgh. We schatten de maximale graashoogte op 2 m voor Dr, Bv en Hr

CMxMnt. Onderhoudsbehoeften in MJ/kg werden getransformeerd naar behoeftes op maandbasis. Voor Dr gebruikten we Silver et al. (1969) met een uit zomer en winter onderhoudsbehoefte berekende waarde van $0.5 \text{ MJ/kg}^{0.75}/\text{dag}$ op jaarbasis. De onderhoudsbehoefte voor Bv is $0.466 \text{ MJ/kg}^{0.75}/\text{dag}$ (Hudson & White 1985), en voor Hr $0.648 \text{ MJ/kg}^{0.75}/\text{dag}$ (NRC 1978).

CMxNtk. De maximaal mogelijke voedselopname in kg DS per maand van hoefdieren hangt af van de kwaliteit van het dieet in termen van verteerbaarheid en energieinhoud. We berekenden de kwaliteit van het dieet op jaarbasis voor Dr als 8.375 MJ/kg en Hr 8.375 MJ/kg. We gebruikten hiervoor onze eigen data (Groot Bruinderink et al. 1998b) en data van van Wieren over verteerbaarheid. De gemiddelde voedselopname van een adult werd geschat voor een gemiddeld dier, na berekening van behoefte voor onderhoud, groei en reproductie. De maximale opname voor Bv is 9 kg ds/dag (van Wieren 1988), hetgeen overeenkomt met 150% van de benodigde opname voor onderhoud, groei en reproductie. We berekenden CMxNtk als 150% van de gemiddelde voedsel opname.

Voor juvenielen volgden we dezelfde procedure, gebruikmakend van het gewicht tussen het spenen en 1 jaar, behalve voor Bv waarvoor we gewichten gebruikten tussen spenen en 3 jaar (Dr 57 kg, Bv 222 kg).

We veronderstelden het gewicht van Hr gelijk aan Bv.

CMxNYng. We stelden het maximum aantal jongen voor Dr, Bv en Hr op 1.

CmxWghInd. Voor referenties voor het maximum juveniele gewicht na het spenen zie CMxNtk.

CPrg. Voor de kosten van dracht gebruikten de algemene formule van Hudson & White (1985) $ME\ preg = 7.6 * BM^{0.71} MJ$.

De voedselkeuze van de hoefdieren wordt in het model gestuurd door de verteerbaarheid van de plantensoort voor een diersoort. Deze is gedurende het jaar niet constant. De verteerbaarheid van de verschillende plantensoorten per hoefdiersoort is uitgedrukt in Percentage Dry Organic Matter (Tabel 9). Deze tabel is samengesteld op basis van 'best expert judgement' (Cornelissen, Groot Bruinderink, Lammertsma, Van Wieren). Dit is gebaseerd op gegevens die in de Oostvaardersplassen en andere gebieden in Nederland verzameld zijn en op literatuurgegevens. Deze tabel maakt duidelijk dat in veel gevallen de benodigde gegevens op dit moment ontbreken.

Tabel 15. Parameterwaarden voor hoefdieren.

	Bv		Dr		Hr	
	Ad	Jv	Ad	Jv	Ad	Jv
CAvWghInd	343	–	106	–	340	–
CBgnPrg	6	–	10	–	6	–
CBrtWghInd	–	29	–	7	–	30
CEndLct	9	–	9	–	9	–
CEndPrg	4	–	5	–	4	–
CGrw	37	37	37	37	35	35
CLct	5.02	–	5.02	–	5.02	–
CMnHgh	0.03	0.03	0.02	0.02	0.02	0.01
CMnMnt	10	10	11	11	11	11
CMnWghInd	210	–	75	–	210	–
CMxFPrg	0.5	–	0.5	–	0.5	–
CMxHgh	2	–	2	–	2	–
CMxMnt	14	14	15	15	19	19
CMxNtk	270	135	120	66	330	132
CMxNYng	1	–	1	–	1	–
CMxWghInd	222	–	85	–	22	–
CPrg	7.6	–	7.6	–	7.6	–

5. Modelscenario's en evaluatie

K. Kramer, S. Wijdeven, G.W.T.A. Groot Bruinderink, D.R. Lammertsma, J.M. Baveco, A.T. Kuiters, P. Cornelissen, J.Th. Vulink, H.H.T. Prins, S.E. van Wieren, F. de Roder & V. Wigbels

Scenario's

WetSpace verschaft inzicht in ontwikkelingen in de vegetatie en hoefdierpopulaties in de Oostvaardersplassen, afhankelijk van het gekozen beheer. In overleg met de opdrachtgever is gekozen voor zeven scenario's, variërend van een ongestoorde ontwikkeling vanuit de huidige situatie, tot diverse ingrepen in de hoefdierpopulaties (Tabel 16). Met 'huidige situatie' of 'beginsituatie' wordt gerefereerd aan de situatie zoals die was in 1996, wat betreft de ruimtelijke verdeling van de vegetatiestructuurtypen en de aantallen hoefdieren. De invoer van vegetatiebedekking en hoefdierpopulatiegrootte zijn beschreven in het voorgaande hoofdstuk.

Tabel 16. Scenario's voor de Oostvaardersplassen.

Naam	Omschrijving scenario's
all	Ongestoorde ontwikkeling vanuit beginsituatie: 'niets doen'
rdcrel	Hoefdierpopulaties worden op een bepaald moment gereduceerd met 30%
rdcabs	Hoefdierpopulaties worden op een bepaald moment gereduceerd tot 100 individuen per soort
nobv	Hoefdierpopulaties bestaan uitsluitend uit paarden en edelherten
bv	Hoefdierpopulatie bestaat uitsluitend uit runderen
hr	Hoefdierpopulatie bestaat uitsluitend uit paarden
dr	Hoefdierpopulatie bestaat uitsluitend uit edelherten

Aan de hand van de scenario's komen (o.a.) de volgende vragen aan de orde:

- Hoe verloopt de populatieontwikkeling van de hoefdiersoorten?
- Hoe verloopt de vegetatieontwikkeling?
- Wat is de draagkracht van het gebied voor hoefdiersoorten?
- Wat zijn de effecten van ingrepen in de hoefdierpopulaties op populatiedynamiek en op vegetatieontwikkeling?
- Wat zijn de consequenties voor de vegetatieontwikkeling bij uitsluiting van bepaalde hoefdiersoorten?
- Wat zijn de consequenties van hoefdiersamenstelling en populatiegrootte voor de voedselbeschikbaarheid van ganzen?

Scenario-runs zijn uitgevoerd voor een periode van 20 jaar. In de reductiescenario's (rdcrel en rdcabs) is op een arbitrair tijdstip, na 75 maanden, ingegrepen in de populatiegrootte. In het scenario 'rdcrel' is van beide leeftijdsklassen per hoefdiersoort het aantal met 30% gereduceerd. In het scenario 'rdcabs' blijven er per hoefdiersoort 100 individuen over. Deze individuen bestaan uit adulten in de leeftijd van 2 tot 11 jaar. In de scenario's waarbij slechts een of twee hoefdiersoorten voorkomen (bv, hr, dr, nobv) is de populatiegrootte in 1996 van het desbetreffende hoefdier als invoer gebruikt.

Hoefdieren

Populatieontwikkelingen

In figuur 17, 18 en 19 zijn de populatieontwikkelingen van de drie afzonderlijke hoefdiersoorten, in de scenario's waarbij slechts één soort aanwezig is, weergegeven. Elke hoefdiersoort neemt sterk in aantal toe, waarbij op een gegeven moment een evenwicht tussen reproductie en sterfte optreedt. Bij runderen en paarden gebeurt dit na circa 160 maanden, terwijl de edelhertenpopulatie pas na circa 240 maanden een afvlakking begint te vertonen. Deze ontwikkelingen houden verband met het individueel lichaamsgewicht van de diersoort, het reproductievermogen en de voedselbeschikbaarheid. Bij een hogere dichtheid daalt de voedselbeschikbaarheid per individu, wat resulteert in een lager individueel lichaamsgewicht en lagere reproductie. Dit komt duidelijk in de figuren naar voren; op het moment dat de populatiegrootte constant begint te worden, daalt het lichaamsgewicht en vertoont grotere schommelingen. Deze schommelingen worden met name veroorzaakt door voedselgebrek in de winter, wanneer lichaamsreserves worden aangesproken

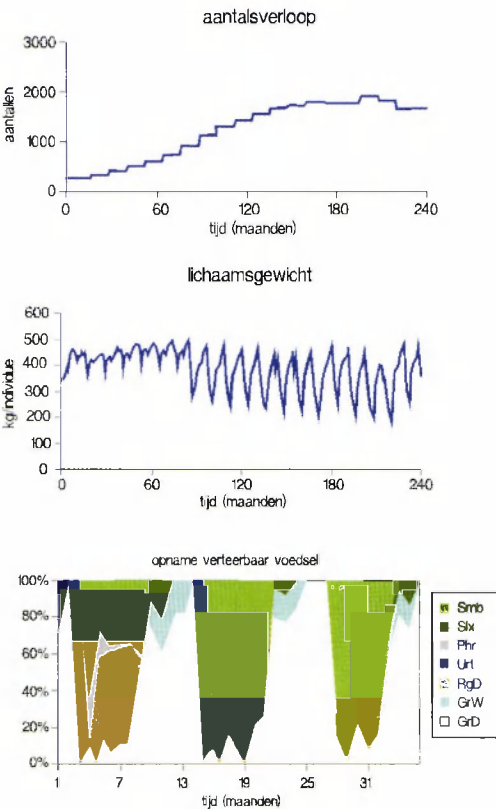


Fig. 17. Populatieontwikkeling en voedselkeuze van adulte runderen in het bv-scenario: *alleen runderen* aanwezig.

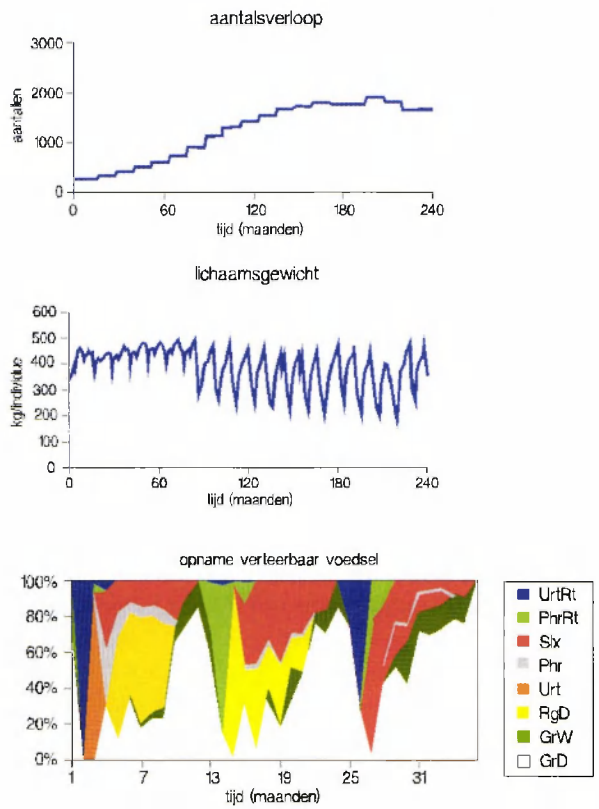


Fig. 18. Populatieontwikkeling en voedselkeuze van adulte paarden in het hr-scenario: *alleen paarden* aanwezig.

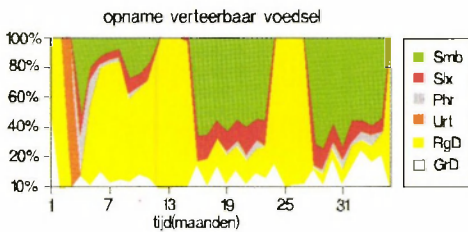
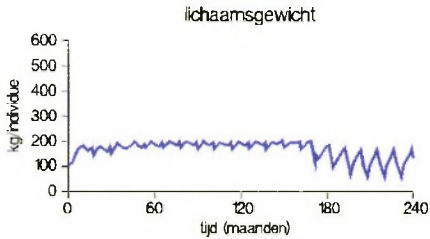
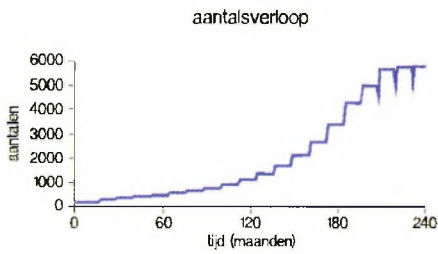


Fig. 19. Populatieontwikkeling en voedselkeuze van adulte edelherten in het dr-scenario: *alleen edelherten* aanwezig.

In de scenario's waarbij alle drie de hoefdiersoorten aanwezig zijn, zijn er duidelijke verschillen in aantalsontwikkeling waarneembaar, zowel tussen de hoefdiersoorten als tussen de verschillende scenario's (Fig. 20, 21 en 22). Het blijkt dat in het all-scenario na 120 maanden de populatietoename van runderen en paarden afvlakt, terwijl de populatie edelherten blijft toenemen (Fig. 20). Het individueel lichaamsgewicht, door het voedselaanbod bepaald, vertoont vrijwel direct grotere schommelingen, met name voor rund en paard. Worden de aantallen runderen, paarden en edelherten na 75 maanden met 30% gereduceerd (Fig. 21) dan zien we een vergelijkbaar patroon. De aantallen in dit scenario benaderen echter later de aantallen van het all-scenario waar niet ingegrepen wordt. In het scenario waar een reductie tot 100 individuen per soort optreedt, blijven de hoefdierpopulaties toenemen gedurende de simulatie periode (Fig. 22). De reductie heeft een groot effect op het individueel lichaamsgewicht van rund en paard. Na de reductie is er tijdelijk voedsel in overvloed, wat resulteert in een stijging in individueel lichaamsgewicht. Bij edelherten is dit patroon minder geprononceerd, alhoewel er lagere schommelingen zijn in lichaamsgewicht. Een toename van het individueel lichaamsgewicht na de ingreep is niet waarneembaar in het rdcrel-scenario.

Fig. 20. Populatieontwikkeling en verloop van het lichaamsgewicht aan de hand van de adulte dieren in het all-scenario: *runderen*, *paarden* en *edelherten* aanwezig.

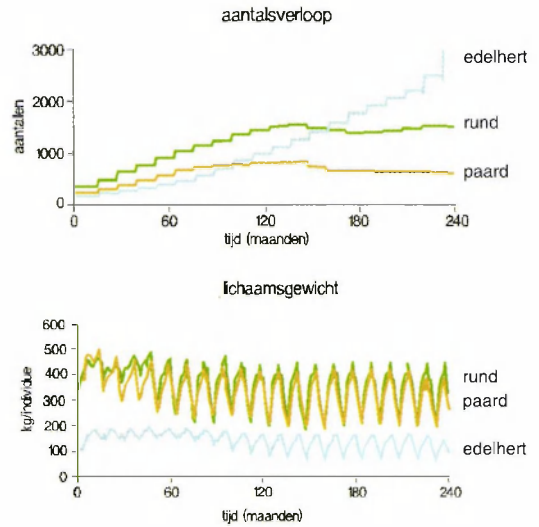


Fig. 21. Populatieontwikkeling en verloop van het lichaamsgewicht aan de hand van de adulte dieren in het rdcrel-scenario: *runderen*, *paarden* en *edelherten* aanwezig met een aantalsreductie van 30% na 75 maanden.

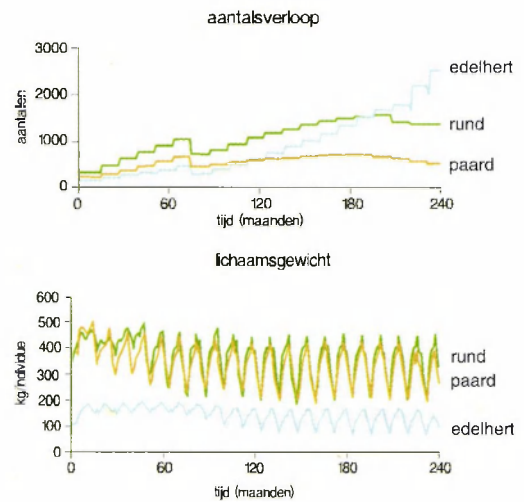
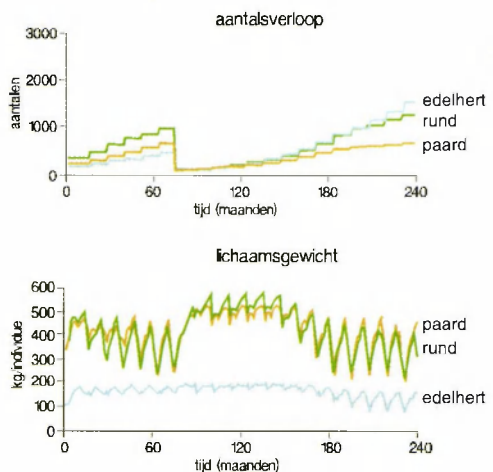


Fig. 22. Populatieontwikkeling en verloop van het lichaamsgewicht aan de hand van de adulte dieren in het rdscabs-scenario: *runderen*, *paarden* en *edelherten* aanwezig met een reductie tot 100 individuen per soort na 75 maanden.



Voedselkeuze

De drie hoefdiersoorten hebben een verschillend patroon in de opname van verteerbaar voedsel (Fig. 17, 18 en 19). Runderen eten met name gras, vlier en ruigte, waarbij grassen gedurende de winter het merendeel van het verteerbare dieet vormen. Paarden eten hoofdzakelijk gras, wilg en ruigte, waarbij in de winter wortels van riet en brandnetel een belangrijk deel van het voedsel vormen. Edelherten consumeren voornamelijk ruigte en vlier, waarbij ruigtesoorten de belangrijkste voedselbron in de winter vormen. In de figuren zijn de eerste 3 jaar van opname van verteerbaar voedsel gepresenteerd. Deze patronen blijken te gelden voor alle scenario's. Na verloop van tijd ontstaan er tekorten aan verteerbaar voedsel in de winter. Bij afwezigheid van ander voedsel consumeren runderen relatief meer brandnetel, edelherten meer grassen terwijl paarden hoofdzakelijk wortels van brandnetel consumeren.



Fig. 23. Geboorte en sterfte van de hoefdieren in het all-, rdcvel en rdcabs-scenario. De reductie met 30% en tot een restant van 100 individuen per soort, zijn niet bij de sterfte betrokken.

Reproductie en sterfte

De veranderingen in de aantalsontwikkeling zijn het resultaat van veranderingen in reproductie en sterfte. Dit patroon werd geanalyseerd voor de scenario's waarbij alle hoefdieren aanwezig zijn (all, rdcrel en rdcabs-scenario; Fig. 23). Bij de runderen en de paarden zien we in het all- en het rdcrel-scenario een duidelijke afname van het aantal juvenielen gedurende de simulatieperiode. In het rdcabs-scenario is er per definitie aanvankelijk een afname van het aantal juvenielen na de reductie, waarna een stijging optreedt tot een niveau minstens zo hoog of hoger dan in het all- en rdcrel-scenario. Het is mogelijk dat dit wordt veroorzaakt door compensatoire groei. Na verloop van tijd daalt het aantal juvenielen weer. In het model komt sterfte uitsluitend voor door ouderdom of voedselgebrek. De sterfte is zeer dynamisch, met incidentele pieken bij runderen en paarden. Het rdcabs-scenario leidt bij beide soorten tot geringere sterfte binnen de simulatieperiode.

De populatie edelherten neemt gedurende de simulatieperiode toe (Fig. 20, 21). Dit wordt veroorzaakt door een stijging in het aantal nakomelingen, welke geldt voor alle scenario's. Vanaf 2004 neemt in het 'all-scenario' de sterfte toe, terwijl in beide reductiescenario's dit proces pas later inzet. In de edelhertenpopulatie is er een vrij constante toename van sterfte tot het moment waarop de totale populatiegroei af begint te nemen. Op dat moment krijgt de mortaliteit onder edelherten eveneens een dynamisch karakter.

Totaal hoefdiergewicht

De totaal aanwezige biomassa van hoefdieren in de verschillende scenario's is gepresenteerd in figuur 24. In het scenario waarin niet ingegrepen wordt (all-scenario) is het totale hoefdiergewicht hoger dan in de andere scenario's. Dit is hoofdzakelijk te verklaren doordat in situaties waar ingegrepen wordt de populatie edelherten en in mindere mate de populatie runderen achterlopen in toename, doordat deze op een lager niveau zijn gezet bij de ingrepen. De populatieomvang van paarden wordt gedurende de simulatieperiode in de genoemde scenario's al min of meer constant.

In de scenario's waarbij een of twee hoefdiersoorten verwijderd zijn is de totale biomassa lager dan in de scenario's met alle drie de soorten aanwezig. In het geval waarin runderen verwijderd worden benadert het totale hoefdiergewicht de 700 ton. Dit geldt eveneens voor de scenario's waarbij slechts één soort aanwezig is (niet afgebeeld).

Wat voor de populatiegrootte geldt, geldt eveneens voor de totaal aanwezige biomassa aan hoefdieren. Per soort is er een hoger totaal hoefdiergewicht aanwezig als de betreffende soort alleen voorkomt (bv, hr, dr scenario) of met één andere soort (nobv

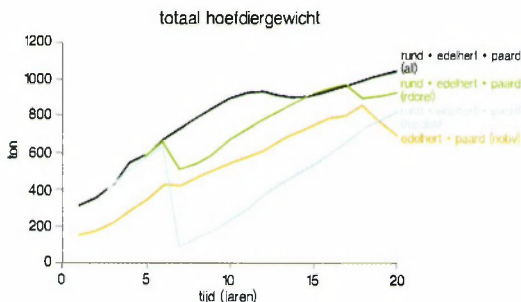


Fig. 24. Het totaal hoefdiergewicht (adulten in juni) in de verschillende scenario's.

scenario). In de scenario's waarin alle drie de hoefdiersoorten aanwezig zijn, is het patroon in totaal hoefdiergewicht per soort vergelijkbaar met het patroon in de populatiegroottes.

Vegetatie

Ten opzichte van de huidige situatie is er in het algemeen een duidelijke trend waarneembaar naar een toename van grassen en een afname van ruigte en riet (Fig. 25). Er zijn geen grote verschillen te verwachten in bedekkingen van vegetatietypen tussen de scenario's waarbij alle drie de hoefdiersoorten voorkomen (all, rdcrel en rdcabs-scenario). In het all-scenario is de bedekking van vlier en wilg na 20 jaar iets lager dan in de situaties waar ingegrepen wordt. Opvallend is dat de open ruimte in de kruidlaag door ingrepen in de hoefdierpopulaties wordt opgevuld door grassen. De lichte daling van vlier in de kruidlaag wordt deels veroorzaakt omdat de soort doorgroeit naar de struiklaag. Er treden duidelijke effecten op van de afzonderlijke diersoorten op de ontwikkelingen in bedekking van vegetatietypen. Bij afwezigheid van paarden is de bedekking van riet aanzienlijk hoger, en bij afwezigheid van rund en edelhert is de bedekking van vlier aanzienlijk hoger. Komen er alleen runderen voor dan heeft dat, in vergelijking met de scenario's waarbij alle soorten aanwezig zijn en niet wordt ingegrepen, een gering effect op de ontwikkelingen in vegetatietypen. Bij uitsluiting van alleen runderen zijn de ontwikkelingen vergelijkbaar met die in het all-, rdcrel- en rdcabs-scenario.

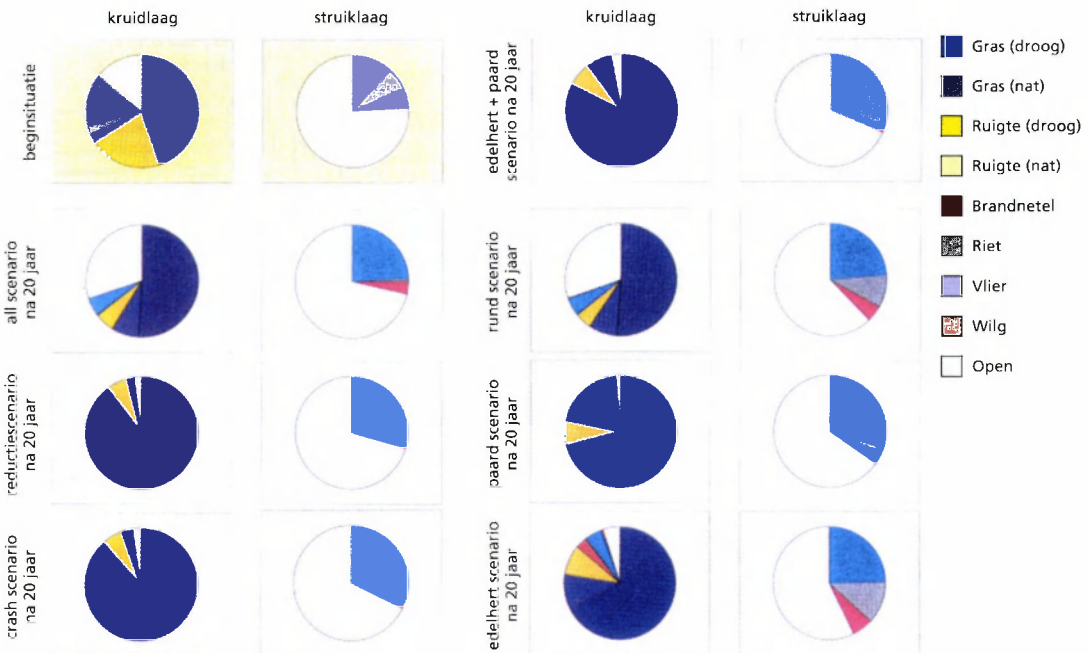


Fig. 25. De bedekking van de onderscheiden vegetatiestructuurtypen in de beginsituatie en voor de verschillende scenario's na 20 jaar. De bedekkingen zijn opgesplitst naar kruidlaag (hoogte 0 tot 1m) en struiklaag (hoogte 1-8 m).

Ruimtelijke patronen

Op grovere, ruimtelijke schaal is er eveneens een aanzienlijke mate van vergrassing waarneembaar, voornamelijk ten koste van vlier, wilg, riet en ruigte (Fig. 26 t/m 32). Hierbij dient echter vermeld te worden dat de ruimtelijke patronen in vegetatietypen op hectare schaal zijn weergegeven. Effecten van aantalsreductie zijn op landschapsschaal gering en worden bovendien binnen 5 à 10 jaar opgevangen (Fig. 26, 27 en 28). In dit opzicht bereikt de vegetatie sneller een evenwicht na ingrijpen dan de hoefdierpopulaties.

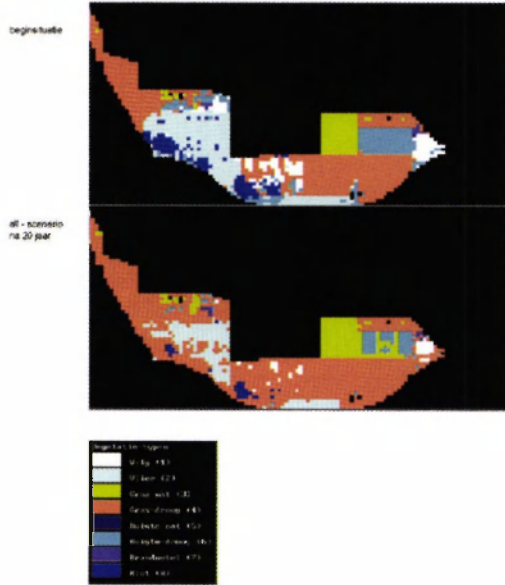


Fig. 26. Ruimtelijke patronen in de bedekking van vegetatiestructuurtypen in de huidige situatie en voor het all-scenario (na 20 jaar): alle hoefdiersoorten aanwezig, geen ingrepen. Per plot van 1 ha is het structuurtype met de hoogste bedekingsgraad weergegeven.

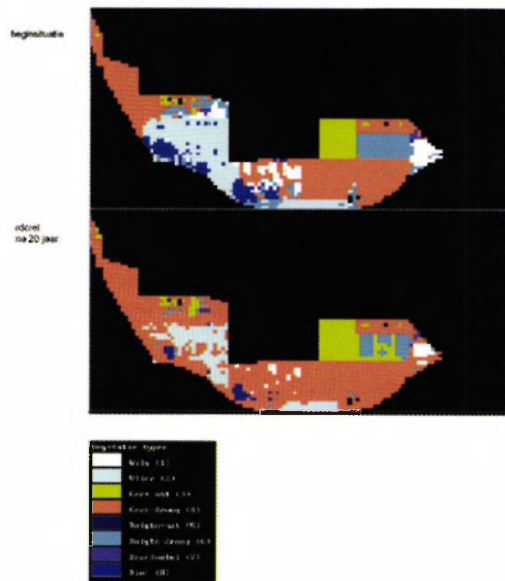


Fig. 27. Ruimtelijke patronen in de bedekking van vegetatiestructuurtypen in de huidige situatie en voor het rdcrel-scenario (na 20 jaar): alle hoefdiersoorten aanwezig, 30% aantalsreductie na 75 maanden. Per plot van 1 ha is het structuurtype met de hoogste bedekingsgraad weergegeven.

De effecten van de afzonderlijke hoefdiersoorten op de vegetatie zijn meer gepronon- ceerd (Fig. 30, 31 en 32). Er treedt minder vergrassing op en vlier, riet en wilg behouden een hogere bedekking. Op ruimtelijke schaal komt het scenario waarbij runderen worden uitgesloten (Fig. 29) sterk overeen met de patronen in de scenario's waarin alleen paarden of edelherten aanwezig zijn. Wat betreft reactiesnelheid op verschillende scenario's blijkt dat de vegetatie sneller een evenwicht bereikt dan de hoefdierpopulaties.

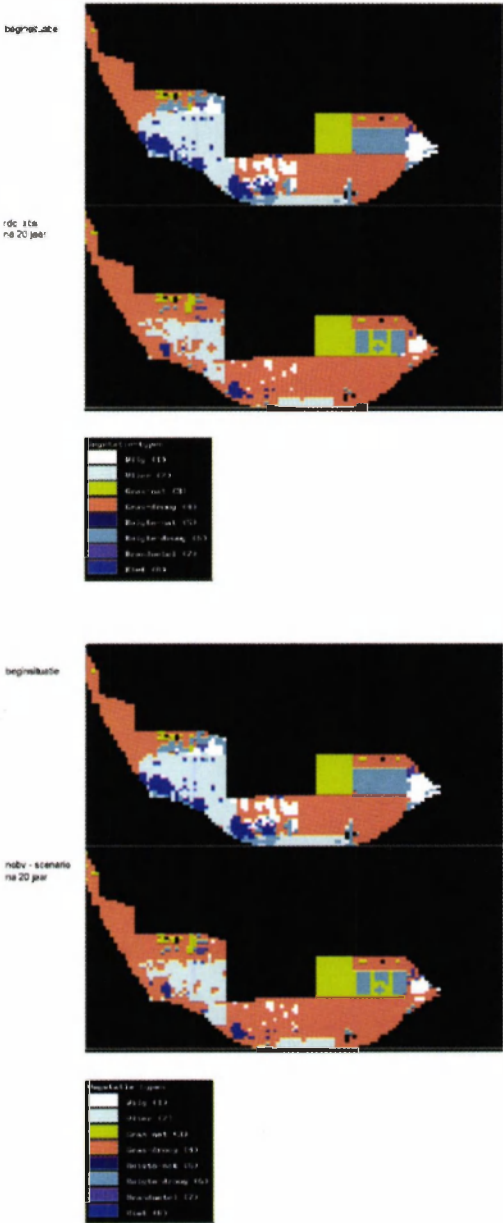


Fig. 28. Ruimtelijke patronen in de bedekking van vegetatiestructuurtypen in de huidige situatie en voor het rdcabs-scenario (na 20 jaar): *alle hoefdiersoorten* aanwezig, aantalsreductie tot 100 individuen per soort na 75 maanden. Per plot van 1 ha is het structuurtype met de hoogste bedek- kingsgraad weergegeven.

Fig. 29. Ruimtelijke patronen in de bedekking van vegetatiestructuurtypen in de huidige situatie en voor het nobv-scenario (na 20 jaar): *alleen paard* en *edelhert* aanwezig, geen ingrepen. Per plot van 1 ha is het structuurtype met de hoogste bedek- kingsgraad weergegeven.

Fig. 30. Ruimtelijke patronen in de bedekking van vegetatiestructuurtypen in de huidige situatie en voor het bv-scenario (na 20 jaar): *alleen runderen* aanwezig, geen ingrepen. Per plot van 1 ha is het structuurtype met de hoogste bedekkingsgraad weergegeven.

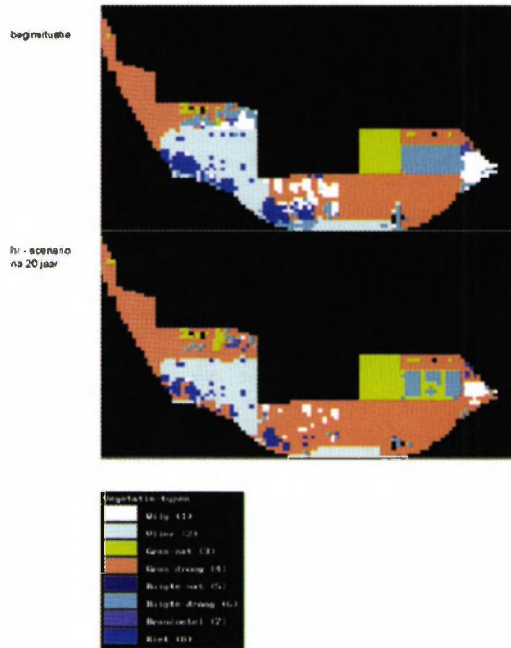
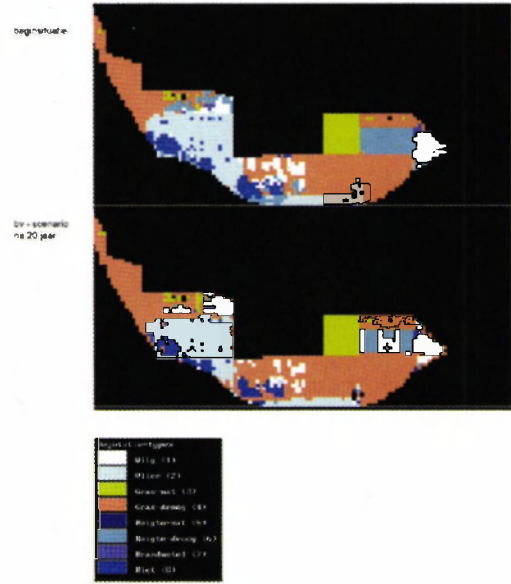


Fig. 31. Ruimtelijke patronen in de bedekking van vegetatie-structuurtypen in de huidige situatie en voor het hr-scenario (na 20 jaar): *alleen paarden* aanwezig, geen ingrepen. Per plot van 1 ha is het structuurtype met de hoogste bedekkingsgraad weergegeven.

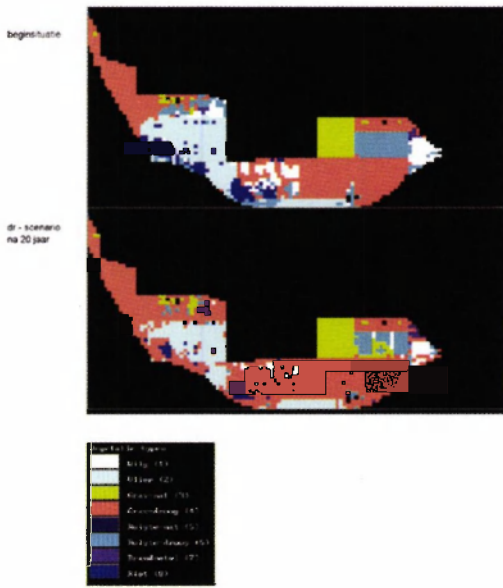


Fig. 32. Ruimtelijke patronen in de bedekking van vegetatiestructuurtypen in de huidige situatie en voor het dr-scenario (na 20 jaar): *alleen edelherten* aanwezig, geen ingrepen. Per plot van 1 ha is het structuurtype met de hoogste bedekkingsgraad weergegeven.

Genzen

In WetSpace is er een vaste begrazingsdruk door ganzen opgelegd. Uit de analyses van alle scenario's blijkt dat de ganzen volledig in hun voedselbehoefte aan kortgrazig gras kunnen voorzien in voorjaar, zomer en najaar. Dit is de belangrijkste periode voor ruiende ganzen. In de winter is de beschikbare hoeveelheid voedsel gering (Fig. 33). De simulaties duiden op een toename in de bedekking van grassen en zelfs een extra toename in de reductie-scenario's. Naar verwachting neemt daarmee het voedselaanbod voor de ganzen gedurende het voorjaar, zomer en najaar toe.

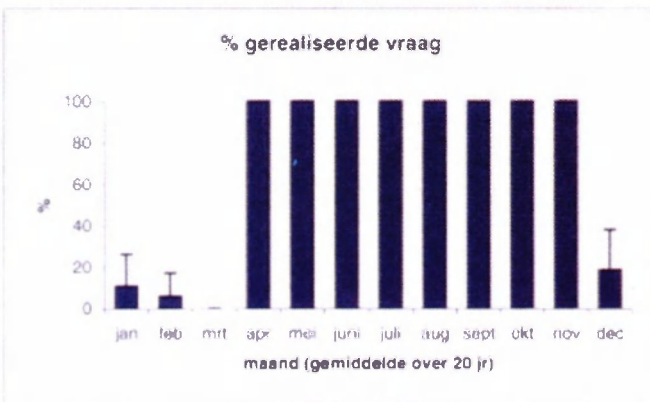


Fig. 33. Percentage van de totale behoefte aan gras van de ganzen die in de Oostvaardersplassen op de kortgrazige vegetatiestructuurtypen worden waargenomen, dat feitelijk in het gebied kan worden gerealiseerd. Het percentage is een gemiddelde over een periode van 20 jaar.

Toets van het modelgedrag

Om het gedrag van het model te beoordelen op basis van vegetatie- en populatieontwikkelingen zijn twee tests uitgevoerd. Deze tests bestaan uit:

- simulaties van ontwikkelingen in vegetatiestructuurtypen en begrazingsdrukken
- vergelijking van de groei van de hoefdierpopulaties met werkelijke aantallen

Simulaties fictieve gebieden

Voor twee fictieve gebieden van 250 ha zijn verschillende simulaties uitgevoerd. Een areaal bestaande uit een droog gebied en een areaal bestaande uit een nat gebied. Per gebied zijn zowel de bedekkingen van vegetatiestructuurtypen als de begrazingsdruk per simulatie gevarieerd. Modelruns omvatten een tijdsbestek van 20 jaar. Er is telkens gekozen voor een totale initiële bedekking van 0.6 (bedekking tussen 0 en 1), in evenredigheid verdeeld over de verschillende vegetatietypen, en voor een initiële hoogte van 10 cm voor elk van de vegetatietypen. Per simulatie is er een constante begrazingsdruk door runderen opgelegd, die varieert tussen de simulaties. Op deze wijze krijgt men inzicht in het gedrag van het model in termen van vegetatieontwikkelingen waarbij twee of meerdere vegetatietypen concurreren onder verschillende begrazingsdrukken. In figuur 35 en 36 zijn de resultaten gepresenteerd voor respectievelijk het droge en natte gebied. Aan de hand van de initiële bedekking en hoogte van de vegetatie in combinatie

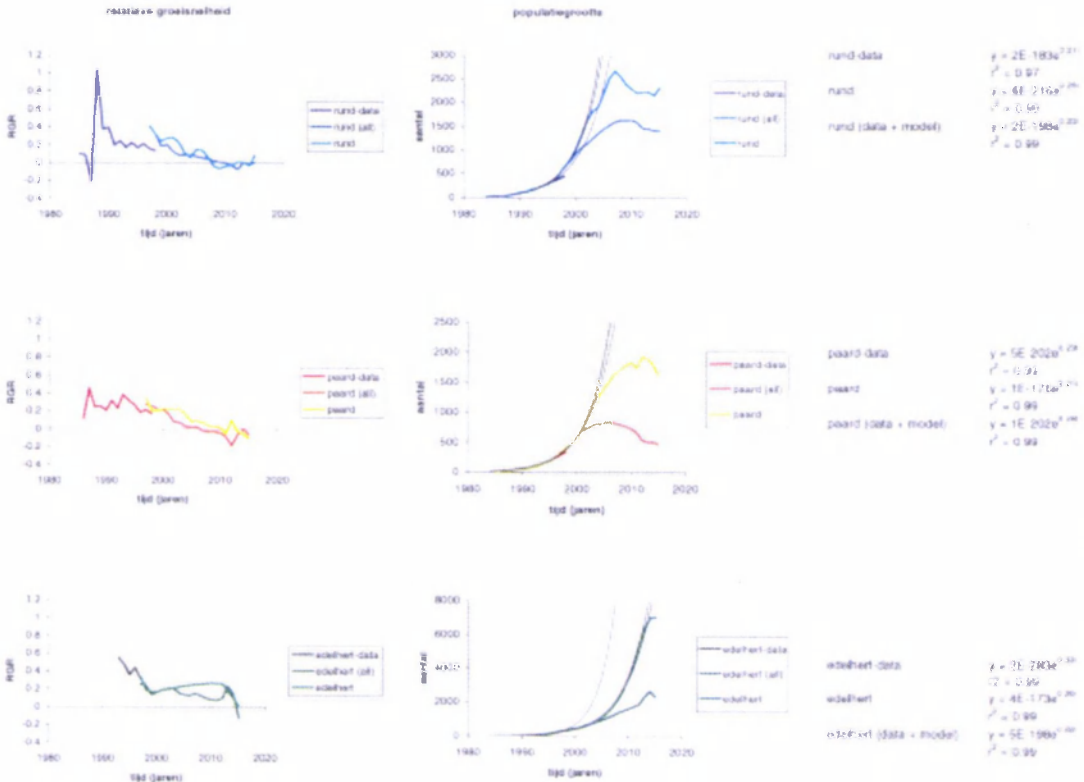


Fig. 34. Populatiegroei van de hoefdieren volgens het model, vergeleken met de werkelijke aantallen.

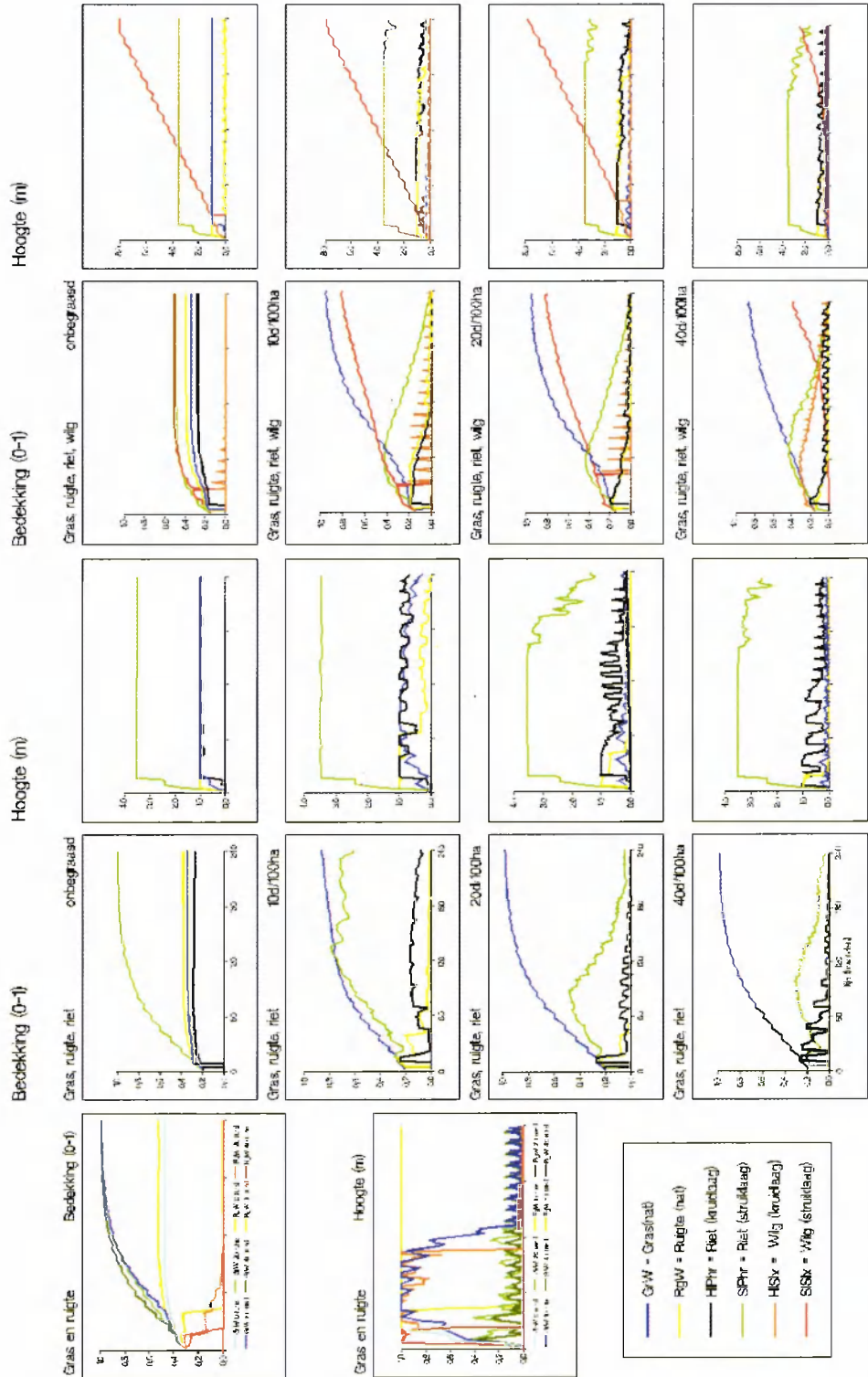


Fig. 35. Bedekking en hoogte van de vegetatie in het natte gebied bij verschillende initiële vegetaties en een opgelegde begrazingsdruk door runderen. Het testgebied bestaat uit 1 bodemtype en is 250 ha groot. De gemiddelde bedekking en hoogte is berekend over de totale oppervlakte. Kieming van aanwezige soorten is mogelijk.

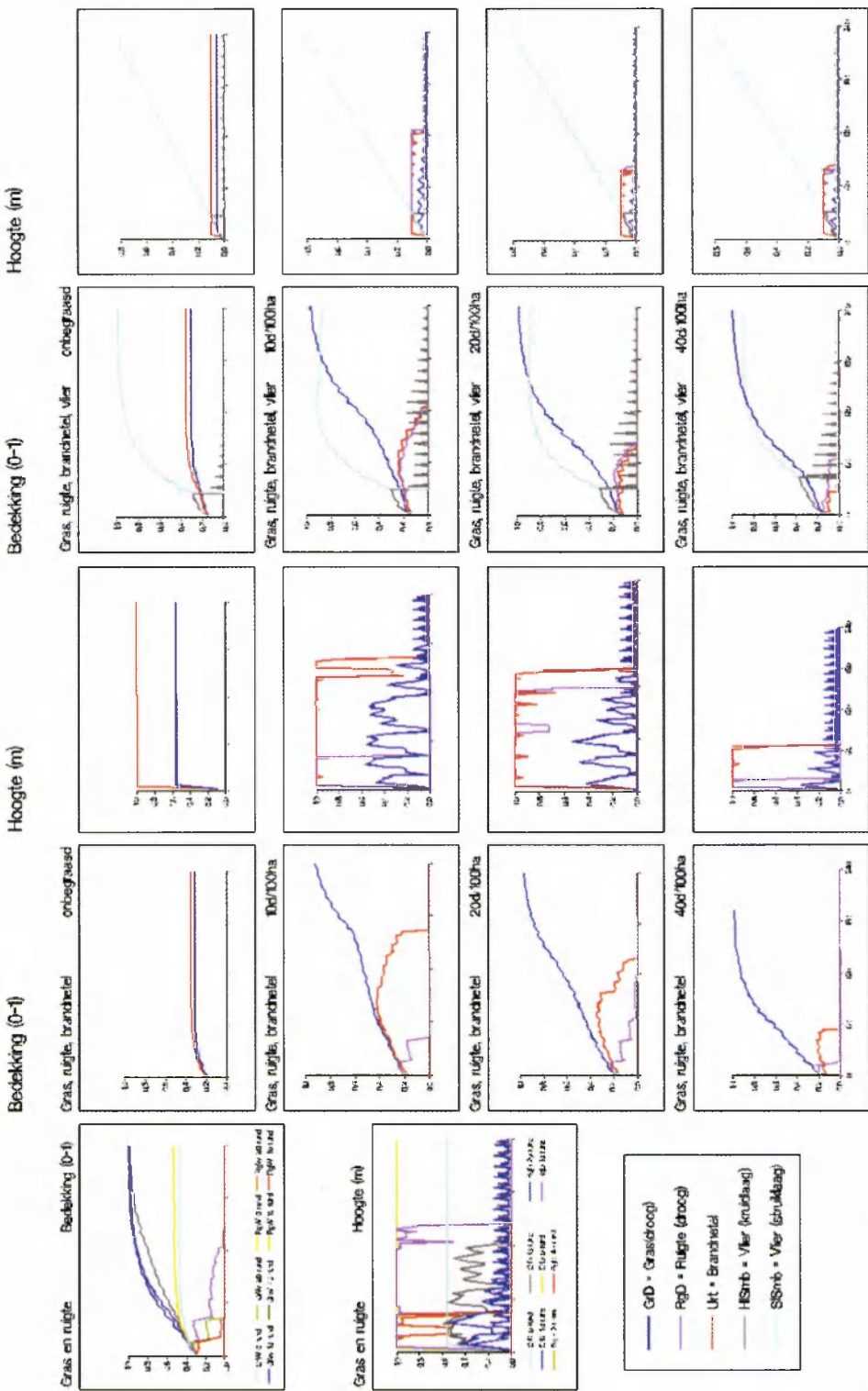


Fig. 36. Bedekking en hoogte van de vegetatie in het droge gebied bij verschillende initiële vegetaties en een opgelegde begrazingsdruk door runderen. Het testgebied bestaat uit 1 bodemtype en is 250 ha groot. De gemiddelde bedekking en hoogte is berekend over de totale oppervlakte. Kieming van aanwezige soorten is mogelijk.

met de opgelegde begrazingsdruk is de vegetatieontwikkeling in bedekking en hoogte gedurende de tijd afgebeeld.

In afwezigheid van begrazing blijven de vegetatietypen gras en ruigte in beide gebieden aanwezig. Bij een toenemende begrazingsdruk (van 10 tot 40 dieren per 100 ha) neemt de bedekking van gras toe en de bedekking van ruigte af. Dit geldt in meer of mindere mate eveneens voor brandnetel en riet. Vlier neemt in bedekking toe ongeacht de begrazingsdruk en blijft zich verjongen. In eerste instantie neemt de wilg in bedekking toe bij een toenemende begrazingsdruk. Bij de hoogste begrazingsdruk duurt het echter langer voordat wilg van de kruidlaag door kan groeien in de struiklaag. Vanaf dat moment neemt deze eveneens in bedekking toe.

Op basis van expert judgement in de projectgroep concluderen wij dat deze modelresultaten de vegetatieontwikkelingen in redelijke mate simuleren. Er is te verwachten dat vegetaties in onbegraste situatie zich ontwikkelen richting een landschap bestaande uit struik- en ruigtevegetaties. Een grote graasdruk van runderen bevordert de ontwikkeling van grassen en struiken, ten koste van ruigtesoorten en riet.

Populatiegroei

De populatiegroei van de drie hoefdiersoorten is vergeleken met de werkelijke populatieontwikkelingen in de Oostvaardersplassen van 1984 tot 1998 (Hoofdstuk 3.3). Het model start de simulatie in 1996. Vergeleken zijn de trends in populatieontwikkeling en relatieve groeisnelheid (Fig. 34). Hieruit blijkt dat de simulaties door het model goed overeenkomen met de waargenomen ontwikkelingen. De grote variatie in relatieve groeisnelheid bij werkelijke aantallen runderen en paarden in de tachtiger jaren komt doordat er nieuwe individuen aan de populaties zijn toegevoegd. Op basis van modelsimulaties kan een maximale groeisnelheid van populaties berekend worden. In een gebied waarin zich nieuwe populaties vestigen is er een overvloed aan voedsel waardoor een maximale groei mogelijk is. Op basis van een maximale groei kan een intrinsieke groeisnelheid van een diersoort afgeleid worden (Hoofdstuk 3.3; Cornelissen & Vulink 1996b). In de scenario's waarbij de hoefdiersoorten afzonderlijk voorkomen (bv, hr, dr scenario) is de langste duur van maximale populatiegroei te verwachten. Op twee manieren is de intrinsieke groei bepaald: (1) op basis van modelsimulaties met een hoefdiersoort aanwezig over het traject van maximale toename, en (2) een combinatie van werkelijke aantallen tot 1996 en een verdere (maximale) populatieontwikkeling gebaseerd op modelsimulaties vanaf 1996. Hieruit blijkt dat de groeisnelheid van runderen tussen de 0,23 en 0,25 ligt, voor paarden tussen de 0,21 en 0,24, en voor edelherten tussen 0,20 en 0,22. Voor rund en paard komen de gevonden waarden overeen met de berekeningen gebaseerd op tellingen van 1983 t/m 1996 (rund 0,21, paard 0,23; Cornelissen & Vulink 1996b). De schattingen van de groeisnelheid voor edelherten volgens het model wijken echter aanzienlijk af van de berekende 0,35 van Cornelissen & Vulink (1996b). Dit is waarschijnlijk te verklaren doordat Cornelissen & Vulink (1996b) zich baseerden op een relatief kort tijdstraject van 6 jaar, met nagenoeg lineaire groei, waardoor de groeisnelheid met een exponentiële functie overschat wordt.

Conclusies

Binnen de randvoorwaarden van het model (Hoofdstuk 4) kunnen op basis van de verschillende scenario's een aantal conclusies getrokken worden:

In het all-scenario ('niets doen'):

- zal pas over ongeveer 10 jaar sprake zijn van een evenwicht in de aantallen runderen en paarden. Voor edelherten ligt dit moment nog verder in de tijd;
- zal sprake zijn van een grillig sterfjepatroon, waarbij jaren met weinig dode dieren afwisselen met jaren waarin meer dan honderd dieren zullen sterven.
- wordt het snelst een situatie bereikt van min of meer constante aantallen runderen en paarden;
- is de draagkracht in termen van totale hoefdierbiomassa het grootst.

De reductie-scenario's:

- resulteren in een vertraging van deze ontwikkelingen van respectievelijk 5 en 15 jaar.

De belangrijkste conclusies met betrekking tot de ontwikkeling van de vegetatie zijn:

- er treedt uitbreiding op van het structuurtype 'kortgrazig' in alle scenario's, ten koste van vlier en ruigte;
- eenmalig ingrijpen in de aantallen hoefdieren, heeft weinig effect op de vegetatie;
- de ontwikkelingen in de vegetatie in de verschillende scenario's hebben geen nadelige effecten op het voedselaanbod voor ruiende ganzen in de zomer.



Tienduizenden, ruiende grauwe ganzen hebben een sterk differntiërend effect op het moerasgebied in de Oostvaardersplassen. Foto: Biofaan

6. Uitbreiding van het gebied

G.W.T.A. Groot Bruinderink, D.R. Lammertsma, K. Kramer, S. Wijdeven, A.T. Kuiters, P. Cornelissen, J. Th. Vulink, H.H.T. Prins, S.E. van Wieren, F. de Roder & V. Wigbels

Uitbreiding van het huidige Oostvaardersplassengebied met de Hollandse Hout, het Fluitbos, het Praamweggebied en het Kotterbos (kortweg 'uitbreidingsgebied') betekent vergroting van het areaal water (met 3%) en grasland (met 48%) en tevens toevoeging van een 'nieuw' ecotoop, namelijk bos (1343 ha; Tabel 17).

Tabel 17. Samenstelling van het uitbreidingsgebied van de Oostvaardersplassen in ha.

vegetatietype	Hollandse Hout	Fluitbos	Praamweggebied	Kotterbos	Totaal
Grasland	88	65	162	58	373
Water			20	16	36
Akker				28	28
Moeras		21			21
Hardhoutbos	155		50	60	265
Zachthoutbos	530		85	230	845
Naaldbos	40				40
Bos	713	247	151	232	1343

Een uitvoeriger beschrijving van het uitbreidingsgebied en de rol die dit zou vervullen in het geval van introductie van wilde zwijnen, elanden en wisenten wordt in de desbetreffende hoofdstukken gegeven.

Reeën kunnen in principe nu al via poortjes wisselen tussen de Oostvaardersplassen en het uitbreidingsgebied: het betreft feitelijk één populatie van honderden dieren. Een tamelijk constante fractie van ongeveer 50 stuks verblijft binnen het raster van de Oostvaardersplassen (Hoofdstuk 3.3). Het aaneensmeden van beide gebieden heeft dan ook naar verwachting weinig effect op de populatie reeën, behalve misschien een aanzuigend effect op de reeën van het huidige Oostvaardersplassengebied in de winter, vanuit de behoefte om het grote aandeel gras te vervangen door knoppen en twijgen van bomen en struiken.

De runderen, paarden en edelherten in het huidige Oostvaardersplassengebied zijn in de huidige situatie voor hun overleving in hoge mate afhankelijk van het ecotoop grasland. Ze zullen alle drie profiteren van uitbreiding van dit areaal en het zal langer duren voordat voedseltekort een remmend effect op hun aantallen zal hebben. Andersom houden de drie grote hoefdiersoorten in belangrijke mate het areaal grasland in stand. Combinatie met het uitbreidingsgebied betekent, zeker gedurende een aantal jaren, een verlaging van de begrazingsdruk op het huidige areaal grasland. Ofschoon daar bij totale uitsluiting van begrazing in hoog tempo verruiging kan optreden (Jans & Drost 1995; Huijser et al. 1996), zal dit, gelet op het modelresultaat, naar verwachting bij een reductie van de begrazingsdruk niet het geval zijn.

Voor het intermediere edelhert in het bijzonder betekent uitbreiding van het huidige leefgebied met 1300 ha jong loofbos met ondergroei, nog eens een substantiële toename van het voedselaanbod (Groot Bruinderink et al. 1997). Deze soort zal dan ook

naar verwachting het meest baat hebben bij de uitbreiding. Deze conclusie wordt versterkt door de aanwezigheid van het aandeel eikenbos: de mast vormt een belangrijke voedselbron voor het edelhert en veel minder voor rund en paard.

In het bosgedeelte van het uitbreidingsgebied zullen bomen door rund, edelhert en paard geschild en geveegd worden. Hierdoor zullen op den duur open plekken ontstaan in het thans nog grotendeels aaneengesloten bos. Het zonlicht op de bosbodem leidt tot vestiging van kruiden en grassen die de herbivoren zullen aantrekken. In het Praambos begint het natuurlijke wilgenbos te vervallen en kan dit verschijnsel worden waargenomen. Meidoorn en sleedoornstruwelen zouden een rol kunnen gaan spelen in het proces van spontane bosverjonging doordat ze jonge loofbomen mechanisch tegen vraat beschermen. Theorieën dienaangaande zouden in die situatie getoetst kunnen worden (Vera 1997). Algemeen mag worden verwacht dat de structuur en soortenrijkdom in deze bossen zal toenemen.

Jong naaldbos levert slechts goede dekking, maar daaraan is ook in de huidige situatie al geen gebrek. Voor alle gebieden geldt dat behalve openheid ook recreatief medegebruik de aantrekkelijkheid voor met name edelhert en ree vermindert. Met uitzondering van het bosgedeelte is het Praamweggebied in dit opzicht het minst geschikt.



Heckrunderen op droog grasland. Foto: Biofaan

7. Introductie van nieuwe soorten

7.1 Het wilde zwijn

D.R. Lammertsma, G.W.T.A. Groot Bruinderink, A.T. Kuiters, P. Cornelissen, K. Kramer, S. Wijdeven, H.H.T. Prins, F. de Roder, J.Th. Vulink, S.E. van Wieren, V. Wigbels

Op verzoek van het Staatsbosbeheer wordt in het navolgende ingegaan op de mogelijkheid en de gevolgen van introductie van wilde zwijnen in de Oostvaardersplassen en in de potentiële uitbreidingsgebieden.

De vroegste vondst in Nederland van het wilde zwijn komt uit opgravingen van neolithische nederzettingen bij Swifterbant (Clason 1985). Zo'n 3400 jaar voor Christus kwam de soort dus reeds in Flevoland voor. Dat het wilde zwijn thuishoort in een moerasesecosysteem als de Oostvaardersplassen werd reeds eerder beargumenteerd (Van Wieren & Groot Bruinderink 1989).

De effecten van de aanwezigheid van wilde zwijnen op de (biotische en abiotische) omgeving, hangen nauw samen met de vraat- en wroetintensiteit en die hangt weer samen met de dichtheid. Daarom wordt in de literatuur nu eens hoog opgegeven van wilde zwijnen en dan weer wordt de introductie betreurd. Zwijnen kunnen een negatief effect hebben op de landbouw (Merrigi & Sacchi 1992), de kieming en groei van eik en beuk (Groot Bruinderink & Hazebroek 1996), de diversiteit aan plantensoorten en macro-evertebratenfauna in de bodem (Howe et al. 1981), het voorkomen van kleine zoogdieren (Singer & Ackermann 1981; Singer et al. 1984) en het broedsucces van bodembroeders (Calderon 1977). Wroetactiviteiten kunnen een positief effect hebben op de decompositiesnelheid in de strooisellaag (Jezierski & Myrcha 1975), kieming en groei van de fijnspar (Brownlow 1994) en op de diversiteit aan plantensoorten (Welander 1995).

De door ons gekozen benadering is analoog aan de gevolgde procedure bij de eland en de wisent: wat eten ze, is daarvan in de Oostvaardersplassen genoeg voorhanden en hoe groot zou, bij benadering, de groep wilde zwijnen kunnen zijn die van dit aanbod zou kunnen leven. In dit geval, in tegenstelling tot bij de eland en de wisent, kon gebruik worden gemaakt van een bestaand model waarmee mogelijke aantallen kunnen worden berekend. Tevens gaat de aandacht uit naar het effect van uitbreiding van het gebied met de Hollandse Hout, het Praamweggebied, het Kotterbos en het Fluitbos en naar mogelijke effecten van wilde zwijnen op de flora en fauna.

Voedselkeus

Algemeen geldt dat het menu van wilde zwijnen voor ongeveer 90% uit plantaardig materiaal bestaat (Heptner et al. 1966; Briedermann 1990; Groot Bruinderink et al. 1994; Howells & Edwards-Jones 1997). Omdat ze minder goed in staat zijn om celluloserijk materiaal te verteren, gaat bovendien de voorkeur uit naar energetisch hoogwaardig, goed verteerbaar materiaal. Natuurlijk is de dieetsamenstelling seizoensgebonden, maar

voor de herfst en winter geldt dat mast (eikels, beukennotjes, walnoten, kastanjes) het voorkeursvoedsel is. Als dit er niet (meer) is, dan worden vooral breedbladige, goed verteerbare grassen gegeten, aangevuld met ondergrondse plantendelen zoals wortels van riet, gras, biezen, adelaarsvaren, paardebloem en wilgenroosje (Oloff 1951; Dardaillon 1987; Briedermann 1990; Groot Bruinderink et al. 1994). Mogelijkerwijs ligt het aandeel van wortels in het dieet hoger dan door deze auteurs wordt aangenomen, omdat maaginhoudanalyses voor wortels niet betrouwbaar zijn. Zwijnen kunnen namelijk de wortels uitkauwen en de slecht verteerbare resten uitspugen (Wood & Roark 1980). Dierlijk voedsel wordt vooral in het voorjaar en in de vroege zomer gegeten. Kalveren van edelhert en ree, kadavers alsmede ongewervelden, muizen, konijnen, vogels (plus eieren) en in beperkte mate amfibieën maken deel uit van de dierlijke voedselcomponent (Briedermann 1990; Groot Bruinderink et al. 1994).

In de Oostvaardersplassen zullen grassen naar verwachting de belangrijkste voedselbron in de winter zijn (januari-maart), aangevuld met ondergrondse plantendelen (o.a. wortels van brandnetel en riet). In het groeiseizoen zullen vooral groene plantendelen, voor het merendeel opnieuw van grassen, maar tevens kruiden, zaden en vruchten worden gegeten. Rietscheuten worden wel gegeten in het vroege voorjaar zolang ze onder de grond zitten, maar worden geen stapelvoedsel wanneer er alternatieven zijn (Dardaillon 1987; Briedermann 1990; Massei et al. 1996). Als die alternatieven ontbreken kunnen zwijnen echter wel overleven op riet als stapelvoedsel. Dit is het geval in de Wolgadelta en rond meren en rivieren in Midden-Azië (Heptner et al. 1966).

Het omnivore, opportunistische wilde zwijn reageert onmiddellijk op plotseling opduikende aantrekkelijke voedselbronnen, zoals mast en kadavers (Oloff 1951; Genov 1981; Groot Bruinderink et al. 1998c). Eventuele zoogdierkadavers met bijbehorende insectenlarven zullen dan ook direct worden verorberd. Vermoedelijk geldt hetzelfde voor de eieren en jongen van bodembroeders in de moeraszone van de Oostvaardersplassen.

Terreinkeus

Wilde zwijnen kunnen gedurende de dag overal aangetroffen worden waar rust heerst, bijvoorbeeld in dicht, jong naaldbos, uitgestrekte rietvelden, maar ook op de heide. Wanneer ze in de avondschemering actief worden kunnen ze, trekkend naar hun foerageergebieden, vanzelfsprekend overal worden aangetroffen. De belangrijkste foerageergebieden in bosesystemen zijn oude loofbossen en, bij voorkeur eveneens oude graslanden.

De dichte rietstruwelen in de moeraszone van de Oostvaardersplassen zullen waarschijnlijk vooral gebruikt worden voor de aanleg van legers. Met name hier zullen de zwijnen overdag verblijven (Dardaillon 1986). Foerageren zal in belangrijke mate zomer en winter op het grasland geschieden. Dit wordt anders wanneer in de herfst het bos mast gaat leveren.

Oppervlak leefgebied en aantallen wilde zwijnen

Een draagkrachtmodel

Vanaf 1987 t/m 1997 werd onderzoek verricht naar de menukeuze en de conditie van niet bijgevoerde wilde zwijnen in een tweetal gebieden op de Veluwe. Uit dit onderzoek kwam naar voren dat, wanneer de zwijnen niet worden bijgevoerd, de hoeveelheid mast bepalend is voor de conditie van de dieren in de herfst en winter en voor het slagen van de reproductie in het jaar daarop. Breedbladige grassen boden een alternatief bij het ontbreken van mast (Groot Bruinderink et al. 1994).

De dichtheid van de zwijnen werd uitgedrukt in het aantal kilogrammen metabolisch lichaamsgewicht per 100 ha, een maat die rechtstreeks in verband kan worden gebracht met de energiebehoefte van de populatie. De snelheid waarmee de mast opdraakte bleek dichtheidsafhankelijk en dit gold ook voor de mate waarin de conditie 's winters afnam. Er kon een drempelwaarde worden berekend van de dichtheid, waarboven de conditie snel verslechterde. Deze drempelwaarde vormt een indicatie van de aantallen wilde zwijnen die duurzaam in het gebied kunnen leven op basis van het natuurlijk voedselaanbod, ook wel draagkracht genoemd (Groot Bruinderink & Hazebroek 1995). Omdat de productie aan mast voor beuk en eik per ha kon worden vastgesteld, kon een draagkrachtgetal worden berekend voor een ha van de ecotopen beuk, eik en grasland. Naast dit oppervlaktespect is ook de leeftijd van de opstanden van belang. Hoewel eiken en beuken in uitzonderingsgevallen op jonge leeftijd reeds vrucht kunnen dragen (Brown 1953; Aas & Weinreich 1993), wordt aangenomen dat eiken pas vanaf hun 25e levensjaar mast dragen (Houtzagers 1956; Goodrum et al. 1971). Beuken produceren pas mast vanaf hun 60e levensjaar tot over de 200 jaar, waarna de mastproductie afneemt (Brown 1953; Evans 1988). Het model houdt rekening met deze leeftijdsafhankelijkheid in mastproductie (Groot Bruinderink et al. 1999a).

De ecotopen die bijdragen aan de draagkracht van de Oostvaardersplassen zijn (mastdragende) eik, beuk, walnoot, tamme kastanje en grasland. De Oostvaardersplassen bevatten op dit moment geen mastdragend bos (Tabel 18). De draagkracht voor wilde zwijnen wordt dan ook vooral bepaald door de oppervlakte grasland, grazige ruigte en droge ruigte (met een aandeel grassen van 40% (Jans & Drost 1995). Van de overige voedselbronnen (wortels, dierlijk voedsel e.d.) wordt verondersteld dat ze niet limiterend zijn. De draagkracht op basis van het model bedraagt voor grasland met een productie van januari tot april van ongeveer 1000 kg ds/ha, 22 volwassen en jonge zwijnen/100 ha (voorjaarsstand aan volwassen dieren). Wanneer we er vanuit gaan dat het aantal biggen dat de winter doorkomt gelijk is aan de helft van de aantallen volwassen dieren, dus 11/100 ha grasland, kan de totale voorjaarsstand bepaald worden (Tabel 18). Bij de aantalschatting is geen rekening gehouden met een aandeel van riet en brandnetelwortels in het dieet. Als de draagkracht (mede) bepaald wordt door riet en brandnetelwortels dan komt deze schatting aanzienlijk hoger uit. Uit een kleine steekproef van de ondergrondse winterbiomassa van riet- en brandnetelwortels in de droge ruigte bleek dat dit gemiddeld resp. 1110 (+/- 200) en 3570 (+/- 1680) kg ds/ha bedroeg. Hier staat tegenover dat ook geen rekening is gehouden met competitie met andere soorten hoefdieren.

In de beoogde uitbreidingsgebieden, met een groot aandeel loofbos (Tabel 18) wordt de draagkracht bepaald door het areaal grasland en mastdragende soorten als eik en beuk.

Soorten als tamme kastanje en walnoot zijn slechts aanwezig in het Fluitbos met een oppervlak van resp. 0,6 en 0,7 ha. Tamme kastanje en walnoot zijn in te geringe mate aanwezig om een rol van betekenis te kunnen spelen.

Slechts in één van de uitbreidingsgebieden komen momenteel mastdragende eiken voor. Het Hollandse Hout bevat 53 ha eik die ouder is dan 25 jaar (Tabel 18). De draagkracht voor eiken van 25-50 jaar bedraagt in het model 3,9 volwassen dieren/ 100 ha en nog eens 1,95 biggen/100 ha, hetgeen leidt tot de aantallen in tabel 18.

Tabel 18. Totaal oppervlak (ha) van grasland (incl. grazig ruigte en droge ruigte), mastdragende eik, niet mastdragende eik en beuk en de berekende voorjaarsstand van zwijnen (volwassen dieren en overjarige biggen).

Gebied	gras	mast eik	nm eik	nm beuk	aantal
Oostvaardersplassen	1182				390
Hollandse Hout	71	53		26	35
Fluitbos	65		50	4	21
Praamweggebied	162				52
Kotterbos	86		8		28
Totaal	1583	53	58	30	526

De aantalsberekening komt neer op een geschatte voorjaarsdichtheid voor de Oostvaardersplassen van 7/100 ha voor de hele Oostvaardersplassen (5494 ha) en 9/100 ha voor het droge gebied (4305 ha).

Dit wijst volgens Oloff (1951) en Briedermann (1986) op zeer gunstige voedsel-omstandigheden. In gebieden waar de soort als exoot voorkomt kunnen echter zeer hoge voorjaarsdichtheden bereikt worden van 9/100 ha (Singer 1981). In Polen in oude loofbossen, een optimaal biotoop voor zwijnen, is de winterstand (januari) 5,9/100 ha op de lange termijn, met uitschieters in mastrijke jaren naar 24/100 ha (Jedrzejewska et al. 1994). In een Italiaans kustgebied, waarin reeën, damherten en runderen aanwezig zijn werden voorjaarsdichtheden bereikt van 13/100 ha. Na een crash door voedselgebrek liepen de dichtheden terug naar 3/100 ha (Massei et al. 1996). De zwijnen eten hier voornamelijk grassen (*Carex* sp. en in beperkte mate riet), eikels, olijven, jeneverbessen, dennenzaden, en vruchten. Ook in de Franse Camarque worden voorjaarsdichtheden van 3-4/100 ha bereikt, in een gebied van 1500 ha, waarbij mast ontbreekt, breedbladige grassen schaars zijn en de dieren afhankelijk zijn van zeebies (*Scirpus maritimus*), zaden, vruchten en scheuten van riet (Dardaillon 1986). In Kazachstan en Midden-Azië worden in gunstige jaren (zonder overstromingen en vorst) dichtheden bereikt van 5-6/100 ha in rietmoerassen aan de oevers van rivieren en meren (Heptner et al. 1966).

Verwachte effecten op de vegetatie

Het periodiek oprollen van wortelknol/stokvormende soorten, zoals bv. riet, rietgras, brandnetel en wilgenroosje (Oloff 1951; Briedermann 1990), zal de dynamiek in bedekking en vegetatiesamenstelling verhogen. Het gecombineerde effect van zwijnen, paarden en runderen, kan zelfs tot gevolg hebben dat over grotere oppervlakten de successie een halt wordt toegeroepen en lokaal zelfs wordt teruggezet. Vermoedelijk

zullen de wroetactiviteiten resulteren in een afname van het oppervlak kortgrazige vegetatie c.q. van het voedselaanbod voor bijvoorbeeld de ruiende grauwe ganzen. Waar meer licht op de bodem valt en de minerale grond als gevolg van wroeten is blootgelegd, kunnen soorten verdwijnen en nieuwe soorten zich vestigen. Er kunnen zelfs vanuit oorspronkelijk ruige gedeelten weer soortenrijkere, grazige vegetaties ontstaan, mede afhankelijk van begrazing door edelhert, rund, ree en paard. Wanneer andere voedselbronnen schaars worden, zal de druk op de zone met riet en natte ruigte toenemen. Tengevolge van vraat, wroeten en het maken van wissels en legers, zal de structuurvariatie in die zone toenemen.

Samenvattend: door vraat en wroetactiviteit zal er een grotere variatie in bodem- en vegetatiestructuur ontstaan.

Verwachte effecten op de fauna

Vermoedelijk zullen de wroetactiviteiten resulteren in een afname van het oppervlak kortgrazige vegetatie. Dit betekent een afname van het voedselaanbod voor bijvoorbeeld ganzen en smienten. Met betrekking tot de broedvogels kan predatie door het wilde zwijn met name de kolonievormende bodembroeders treffen. Bijvoorbeeld aalscholvers (*Phalacrocorax carbo*), lepelaars (*Platalea leucorodia*) en grauwe ganzen (*Anser anser*; mond. med. Przemek Chylarecki, Slonsk reservaat, Polen). Voor andere vogelsoorten geldt in het algemeen dat slechts toevallige vondsten geconsumeerd worden; een invloed op populatieniveau kon niet worden aangetoond (Wood & Barrett 1979; Tisdell 1982; Briedermann 1990). Een hoge druk op de rietvegetatie zal ten koste gaan van de broedgelegenheid voor watervogels en rietbewoners als blauwborst (*Luscinia svecica*), rietzanger (*Acrocephalus schoenobaenus*), kleine karekiet (*A. scirpaceus*) en rietgors (*Emberiza schoeniclus*). Aan de andere kant profiteren lepelaar en blauwe reiger (*Ardea cinerea*) als zichtjagers van een afnemende rietbedekking in de moeraszone. Reigerachtigen die vanuit de dekking jagen, zoals de roerdomp (*Botaurus stellaris*) worden benadeeld. Ook broedende watervogels zoals de dodaars krijgen minder broedgelegenheid in open rietvegetaties (Cornelissen & Vulink 1996a).

De mate van overlap in dieet- en terreinkeus met de andere, reeds aanwezige hoefdiersoorten hangt af van respectievelijk het voedsel- en ecotoopaanbod. Het is uit dien hoofde zinloos om overlapcijfers uit andere gebieden te presenteren. Vanwege de verwachte grasconsumptie zal het wilde zwijn in de Oostvaardersplassen een grote dieetoverlap vertonen met edelherten, runderen en paarden. Het grasaanbod zal aanvankelijk ruim voldoende zijn om op te vetten en in goede conditie de winter in te gaan. Wanneer echter als gevolg van wroetactiviteiten het areaal grasland afneemt, zullen met name rund en paard (en zoals gezegd grasetende watervogels) hiervan de negatieve gevolgen ondervinden (Barrett 1980; Tisdell 1982). De wilde zwijnen zelf zullen hier waarschijnlijk minder last van hebben omdat ze ondergronds materiaal en kadavers van rund en paard kunnen benutten. Anderzijds is het denkbaar dat zwijnen door het oprollen van brandnetelvegetaties, rietruigte en moerasvegetatie faciliterend kunnen werken voor de in het gebied aanwezige hoefdieren.

Als het gebied wordt uitgebreid met de Hollandse Hout, Praamweg gebied, Fluitbos en Kotterbos zal er, naarmate de bomen verouderen en de mastproductie toeneemt,

competitie om eikels met edelherten op gaan treden. Naarmate de zwijnen meer afhankelijk worden van het mastaanbod, zullen hun aantallen sterker gaan fluctueren als reactie op de fluctuaties in het mastaanbod. Dit betekent dat ook de interacties met de andere hoefdiersoorten in de tijd in intensiteit zullen wisselen en hetzelfde geldt natuurlijk ook in relatie tot bijvoorbeeld bodembroeders. Introductie van het wilde zwijn is dus introductie van dynamiek.

Conclusie

Het wilde zwijn is een opportunistische omnivoor en in staat om in veel gebiedstypen (zoet, zout, droog, nat etc.) te leven. De Oostvaardersplassen vormen op zich geschikt leefgebied voor het wilde zwijn, en bieden ruimte aan een populatie die groot genoeg lijkt om duurzaam als zelfstandige populatie te kunnen voortbestaan. Hoe het effect op bodem en vegetatie precies zal zijn is niet aan te geven.

Aangezien er in het gebied reeds grote aantallen edelherten, runderen en paarden aanwezig zijn, de dieetkeus van het opportunistische wilde zwijn niet te voorspellen is, en er omtrent de interacties tussen zwijnen en de andere hoefdieren weinig bekend is, is het onmogelijk om aan te geven hoeveel zwijnen op termijn duurzaam in het gebied zullen kunnen leven. Duidelijk is wel dat er met wilde zwijnen een zeer dynamische factor in het systeem wordt geïntroduceerd.

In de 'jonge' uitbreidingsgebieden Hollandse Hout, Praamweggebied, Fluitbos en Kotterbos is de mastproductie nog gering. Desondanks is de inschatting dat er alleen al in de uitbreidingsgebieden, met name vanwege het grote aanbod aan gras, plaats is voor een voorjaarsstand van 140 wilde zwijnen (7,8/100 ha). De uitkomst van Population Viability PVA-analyses varieert sterk, onder meer omdat de bekende studies uiteenlopende waarden voor de invoerparameters hanteren en daardoor wisselende uitkomsten opleveren. Bij een gestelde eis van meer dan 95% kans op overleven gedurende 50 jaar, wisselt de vereiste populatieomvang tussen 300 (Howells & Edwards-Jones 1997), 50 (Leaper et al. in press) en 100-150 stuks (Den Boer 1988).

Aanvallen op mensen zijn van eventueel geïntroduceerde wilde zwijnen niet te verwachten. Slechts gewonde zwijnen en zeugen met biggen kunnen incidenteel een afweerreactie vertonen (Briedermann 1990).

7.2 De eland

A.T. Kuiters, D.R. Lammertsma, G.W.T.A. Groot Bruinderink, K. Kramer, S. Wijdeven, P. Cornelissen, J.Th. Vulink, H.H.T. Prins, S.E. van Wieren, F. de Roder & V. Wigbels

Inleiding

Na introductie van Heckrond en Konikpaard in 1983 en 1984 en het edelhert in 1992, is de afgelopen jaren van diverse kanten gepleit voor introductie van de eland in de Oostvaardersplassen (Poortinga 1987, Vera 1988, Helmer 1996). Uitgangspunt is dat grote herbivoren een sturende werking hebben op de vegetatieontwikkeling, met name op de heterogeniteit in de vegetatiestructuur. Daarbij heeft iedere soort een eigen, soortspecifiek effect op de vegetatie, als gevolg van een verschil in terreingebruik en voedsel-

keuze, samenhangend met onder meer een verschil in lichaamsgrootte (Prins & Olff 1998). Het Staatsbosbeheer, de huidige beheerder van de Oostvaardersplassen, wil een antwoord op de vraag in hoeverre het huidige gebied een geschikt leefgebied vormt voor de eland. Op basis van bestaande kennis van de ecologie van de soort, in het bijzonder van voedselkeuze en terreinkeuze, en op basis van de huidige vegetatieontwikkelingen in de Oostvaardersplassen, wordt nagegaan of introductie van de eland thans verantwoord is. Daarbij gaat het specifiek om een antwoord te vinden op de volgende vragen:

- a) voldoet het huidige gebied aan de minimale voorwaarden voor een levensvatbare populatie elanden?
- b) welke effecten zijn te verwachten ten aanzien van de vegetatieontwikkeling in het gebied?
- c) wat zijn de te verwachten effecten voor de aanwezige grazers, Heckrund, Konikpaard, edelhert en ree?

De Europese eland

De Europese eland¹⁾ *Alces alces* L. is met een gemiddeld lichaamsgewicht van 350-500 kg voor de stieren en 300-400 kg voor de koeien, thans de grootste vertegenwoordiger van de hertachtigen, de *Cervidae*. Tussen de Europese populaties bestaan grote verschillen in gewicht (Heptner & Nasimowitsch 1967), waarbij Zweedse populaties met een gewicht van 170 en 260 kg voor respectievelijk koeien en stieren aanzienlijk lichter zijn dan populaties uit Rusland en Siberië met gemiddeld 450 tot 530 kg voor koeien en stieren. De Amerikaanse eland *A. a. gigas* is aanzienlijk groter dan zijn Europese verwant. Het gewicht van een stier bedraagt gemiddeld 800 kg. Ze zijn volgroeid vanaf hun zesde levensjaar. Elanden verlaten zich voornamelijk op hun gehoor en reukzin, aangezien hun gezichtsvermogen zwak is ontwikkeld. De belangrijkste predatoren van de eland in zijn Europese verspreidingsgebied zijn de beer (*Ursus arctos*), de wolf (*Canis lupus*) en mogelijk ook de lynx (*Lynx lynx*). Elanden zijn uitstekende zwemmers.

Vroegere en huidige geografische verspreiding

Het oorspronkelijk verspreidingsgebied van de eland was enorm uitgestrekt en omvatte voornamelijk de boszones van Europa, Azië en Noord Amerika. Het gebied bestond grotendeels uit de noordelijke naalddwouden, de taiga, met uitgestrekte moerassen en meer naar het zuiden uit loofbossen. Tot in de 9de eeuw, kwam de eland op uitgebreide schaal in West Europa voor tot zelfs op de Britse eilanden (Whitehead 1972). Met uitzondering van Scandinavië, Polen en Rusland werd de eland in Europa in de Middeleeuwen uitgeroeid. Dit hing in belangrijke mate samen met de grootschalige ontbossing op het centraal Europese continent. Uit onderzoek aan fossiele elandresten in ons land kwam naar voren, dat de eland sinds het einde van de laatste ijstijd tot de vroege Middeleeuwen, ca de 8^e eeuw na Chr., in bescheiden aantallen is voorgekomen (Clason, ongepubl.). De huidige verspreiding van de eland beperkt zich voornamelijk tot Noordwest en Noordoost Europa t.w. Scandinavië, delen van Polen, de Baltische Staten en een groot deel van Rusland tussen de 52^e en 70^e breedtegraad (Whitehead 1972). Het betreft de

¹⁾ De eland wordt in het Engels aangeduid als 'elk', maar wordt in Amerika 'moose' genoemd. In het Amerikaans wordt 'elk' gebruikt voor de Wapiti, *Cervus canadensis*.

ondersoort *Alces alces alces* die verder naar het oosten in Siberië wordt vervangen door *Alces alces cameloides* die zijn verspreidingsgebied heeft tot in Mongolië en China. Ook in Noord-Amerika komt de eland voor, maar daar betreft het vier andere ondersoorten, t.w. *A.a. americana* (Oost Canada en Noordoost Amerika), *A.a. gigas* (Alaska en Yukon), *A.a. shirasi* (Wyoming) en *A.a. andersoni* (West Canada). In Scandinavië nemen de aantallen sinds de jaren '70 sterk toe (Cederlund & Markgren 1987; Østgård 1987), met lokaal dichtheden van 3-4 dieren per km². Dit zou onder meer samenhangen met een sterke uitbreiding van jonge bosopstanden (<20 jaar oud) op kaalkapterreinen, waardoor het voedselaanbod aanzienlijk is toegenomen.

In Polen is de eland pas in de 18de eeuw uitgestorven, maar eind 19de eeuw is herkolonisatie opgetreden vanuit Wit-Rusland. Gedurende WO-I en WO-II raakte de eland in Polen bijna opnieuw uitgestorven, maar door strikte bescherming vanaf 1948 heeft de soort zich, mede dankzij een herintroductieprogramma, geleidelijk uitgebreid vanuit het Rajgród district (Czerwone Bagno bos), waar in 1945 nog slechts een groepje van 10 dieren aanwezig was (Bobek & Morow 1987). In de Biebrza, met 200.000 ha een van de grootste en best geconserveerde moerasgebieden van Europa, komt thans weer een populatie van meer dan 800 dieren voor (Gebczynska & Raczynski 1984). Het verspreidingsgebied heeft zich de laatste decennia door remigratie gestaag uitgebreid naar het zuiden van Polen tot in de Karpaten en over de grens met Tsechië tot zelfs in Oostenrijk (Heptner & Nasimowitsch 1967). Er komen op beperkte schaal ook elanden voor in Estland, Letland en Litouwen. In Rusland komt de eland op uitgebreide schaal voor van de Oeral in het oosten (boven de 57^e breedtegraad) tot de grens met Finland en Litouwen in het westen. In vroegere eeuwen kwam de eland ook voor in Oekraïne en in het noorden van de Kaukasus (Heptner & Nasimowitsch 1967).

Terreingebruik

In zijn huidige verspreidingsgebied komt de eland voor zowel in droge bosrijke gebieden als in moerasgebieden en rivierbegeleidende bossen. In Rusland worden ze in sterk uiteenlopende landschapstypen aangetroffen, zoals bos, toendra, bossteppe tot zelfs semi-woestijnlandschap (Kuznetsov 1987). Zomer- en winterhabitat kunnen honderden kilometers van elkaar verwijderd liggen. In open landschappen hebben ze een duidelijk voorkeur voor struweeleilanden en bosschages.

In zomers met veel stekende insecten, zoals veelvuldig voorkomend in de bossteppen van Rusland en Siberië, concentreren elanden zich hoofdzakelijk in de nabijheid van water. Bij koel weer en minder insecten verwijderen ze zich verder van open water. Bij frequente verstoring door mensen heeft de eland de gewoonte zich terug te trekken in de dekking van naald- en loofbossen met een dichte ondergroei (Heptner & Nasimowitsch 1967).

Met uitzondering van de bronsttijd zijn elanden min of meer gebiedstrouw. In de zomer is het individuele foerageergebied groter dan in de winter. De gemiddelde homerange van een elandstier wordt in grote, uitgestrekte leefgebieden geschat op ca. 2 tot 7 km² voor respectievelijk een elandkoe met kalveren en een elandstier (Heptner & Nasimowitsch 1967). Er is geen sprake van duidelijke territoria. Gedurende de zomer komen de dieren verspreid over het leefgebied voor. 's Winters kan er concentratie plaatsvinden op plaatsen waar veel voedsel aanwezig is.

Gedurende de winter hebben elanden een voorkeur voor drogere delen van het leefgebied. Graslanden overgroeid door wilgenstruweel vormen een geschikt winterhabitat, evenals brand- of kapvlakten met jonge opslag van berk (Ahlén 1975).

Voedselkeuze

Elanden hebben een voorkeur voor jonge struweel- en bosvegetaties. Elzen- en berkenbroekbossen worden graag door elanden bezocht. Favoriet voedsel vormen bladeren, twijgen en bast van verschillende boom- en struiksoorten. Vooral wilgen zijn geliefd. In Oost-Pruisen bleken elanden van de meer dan twintig wilgensoorten die daar voorkomen, vooral soorten te prefereren met een zachte bast, zoals geoorde wilg (*Salix aurita*), grauwe wilg (*S. cinerea*) en (*S. caprea x cinerea*). Minder geliefd zijn wilgensoorten met harder hout en steviger bast, zoals bittere wilg (*S. purpurea*), laurierwilg en amandelwilg (*S. triandra*). Andere geliefde boomsoorten zijn populier, kers, eik, gewone lijsterbes (*Sorbus aucuparia*), sporkehout (*Rhamnus frangula*) en berk (*Betula* spp.) (Heptner & Nasimowitsch 1967; Hjeljord 1987, Homolka 1989; Kossak 1992). Naalden van grove den (*Pinus sylvestris*) worden op uitgebreide schaal gegeten, vooral 's winters, (bv. in Scandinavië), terwijl fijnspar (*Picea abies*) geheel wordt gemeden (Bergström & Hjeljord 1987). Linde (*Tilia* spp.), iep, es (*Fraxinus excelsior*), hazelaar (*Corylus avellana*) en zwarte els (*Alnus glutinosa*) worden in veel mindere mate gegeten (Heptner & Nasimowitsch 1967). Gewone vlier (*Sambucus* spp.) wordt slechts incidenteel gegeten (Dzieciolowski 1974). Er worden twijgen gegeten tot een lengte van 20-30 cm. Elanden reiken gemakkelijk tot een hoogte van 250 tot 275 cm, op hun achterpoten zelfs tot 350 cm. Ook bast wordt frequent geschild vooral van wilg (*Salix* spp.), populier (*Populus* spp.) en eik (*Quercus* spp.) en in mindere mate van iep (*Ulmus* spp.) en kers (*Prunus* spp.). Daarbij gaat de voorkeur uit naar relatief jonge boompjes in de leeftijd van 10 tot 25 jaar. Geliefd zijn bomen die door bevers zijn omgeknaagd. In winters met minder dan 5 cm sneeuw kunnen dwergstruiken, waaronder struikhei (*Calluna vulgaris*), een belangrijk aandeel hebben in het dieet. Bij een sneeuwdikte van meer dan 30 cm schakelen elanden over op struweel- en boomlaag. De eland is bijzonder flexibel wat betreft voedselkeuze, zeker in vergelijking tot veel andere hoefdiersoorten (Belovsky 1981, Kossak 1992). Terwijl gedurende de winterperiode knoppen en twijgen van struik- en boomsoorten het belangrijkste voedsel vormen, neemt in het voorjaar het aandeel grassen, zegen en kruiden in het dieet snel toe. Kortgrazig gras speelt in het dieet nauwelijks een rol. Gedurende voorjaar en zomer consumeren elanden in moerasgebieden veel drijvende of ondergedoken waterplanten, met een aandeel van 10-30% van het dieet (Peek 1974; Crête 1989; MacCracken et al. 1993). Het betreft paardestaartachtigen (*Equisetum* spp.), dotterbloem (*Caltha palustris*), boterbloem (*Ranunculus* spp.), wortelstokken van riet (*Phragmites* spp.) en grote lisdodde (*Typha latifolia*) (Heptner & Nasimowitsch 1967). Niettemin blijft gedurende de zomerperiode loof en twijgen een belangrijke component van het dieet, tot meer dan 50% (Cederlund et al. 1980). In de herfst en de vroege winter staat ook grote brandnetel (*Urtica dioica*) op het menu. In bossen op arme groeiplaatsen zijn vooral het gewone wilgeroosje (*Chamaerion angustifolium*) en dwergstruiken als blauwe bosbes (*Vaccinium myrtillus*) en rode bosbes (*V. vitis-idaea*) favoriet voedsel, vooral in de nazomer en vroege herfst, waarbij ook de bessen worden gegeten (Heptner & Nasimowitsch 1967). De eland is een herkauwer en een typische 'concentrate selector' in het classificatiesysteem van Hofmann (1985). Dit verklaart hun uitgesproken voorkeur voor waterplanten, kruiden en knoppen, bladeren en twijgen van houtigen. In vergelijking tot een andere typische concentrate selector, het ree, kunnen ze voedsel van mindere kwaliteit aan door de herkauwtijd en de retentietijd van het voedsel in het darmstelsel te verlengen (Histø & Hjeljord 1993).

De waterhuishouding van elanden is 's winters bijzonder efficiënt. Gedurende de

sneeuwvrije periode zijn moerasgebieden en vochtige bossen de uitgesproken voorkeursgebieden. Natuurlijke likplaatsen met een concentratie van minerale zouten, worden door elanden regelmatig bezocht.

De dagelijkse voedselopname van een volwassen eland met een lichaamsgewicht van 400 kg bedraagt gemiddeld over het jaar 5,5 kg droge stof; in de zomerperiode neemt de voedselopname toe tot ca. 11 kg droge stof per dag, terwijl deze in de winterperiode afneemt tot ca. 3,4 kg. Dit is gebaseerd op onderstaande formule (Renecker & Hudson 1985; Schwartz *et al.* 1987; 1988):

$$DI = 60 \times LW^{0,75}$$

waarbij:

DI: de voedselopname in g droge stof/dag

LW: het lichaamsgewicht in kg

Herbivoren consumeren doorgaans niet meer dan 10% van de primaire productie (Hobbs 1996).

Voortplanting

De bronst speelt zich vooral af op open vlaktes (Heptner & Nasimowitsch 1967). Gedurende de bronst leven elanden paarsgewijze, vaak op een oppervlak van slechts enkele honderden ha dat wordt verdedigd tegen soortgenoten. De bronst begint de eerste helft van september en duurt enkele weken. In koudere klimaatszones begint de bronst gemiddeld later en worden de kalveren derhalve later geboren. De draagtijd bedraagt 230-240 dagen en vanaf half mei worden de kalveren geboren, waarbij een tweelinggeboorte niet ongebruikelijk is en in zeldzame gevallen worden er zelfs drie kalveren geboren (Cederlund 1987; Sand 1996). Na het 10-12^e levensjaar neemt de vruchtbaarheid van elandkoeien af. Bij hoge dichtheden en verminderde conditie worden niet alle koeien bevrucht. Een kalf weegt bij de geboorte 6 kg (bij tweelinggeboortes) tot 16 kg. De lactatieperiode duurt vier maanden tot het begin van de bronstperiode. De kalverensterfte is het hoogst in de eerste levensmaanden en bedraagt gemiddeld 15-25%, maar is sterk afhankelijk van lokale (wel of geen predatoren) en weersomstandigheden. Doorgaans worden elanden in hun derde levensjaar geslachtsrijp, soms al na twee jaar. Bij hoge dichtheden en verminderde conditie wordt de geslachtsrijpheid uitgesteld. Elandkoeien bereiken hun maximale gewicht na 6 tot 8 jaar, terwijl elandstieren vaak nog doorgroeien tot hun 11^e of 12^e levensjaar. Het terugzetten van het gewei begint vaak na het 10^e levensjaar. Tijdens de bronst kunnen stieren ca. 15-20% van hun gewicht verliezen. De gewichtsafname gedurende de winterperiode bedraagt bij stieren soms meer dan 20% en bij vrouwelijke dieren gemiddeld 15-20% (Schwartz *et al.* 1987). Elanden kunnen een leeftijd bereiken van meer dan 20 jaar.

Sociale structuur en dichtheden

In tegenstelling tot veel andere hoefdiersoorten is de eland geen kuddedier. Solitaire stieren, koeien met kalveren en jaarlingen of kleine groepjes van 2 tot 3 volwassen dieren worden het meest aangetroffen. De rustplaatsen liggen doorgaans tenminste 50 tot 100 m

uit elkaar. Grotere groepen komen slechts incidenteel voor, zoals 's winters bij een hoog sneeuwdek, waarbij de dieren zich concentreren op de meest voedselrijke plekken. Tijdens de bronst komen mannelijke en vrouwelijke dieren paarsgewijze voor. De geslachtsverhouding is doorgaans 1:1, soms is er een klein overwicht aan vrouwelijke dieren.

In zijn natuurlijke verspreidingsgebied worden veelal 0.2-0.5 elanden per km² aangetroffen, zelden meer dan 1.0 per km² (Heptner & Nasimowitsch 1967). In Scandinavië komen gemiddelde dichtheden voor van 0,1-0,2 dieren per km² (Cederlund & Markgren 1987, Østgård 1987). Afhankelijk van de voedselrijke delen van het leefgebied kunnen de lokale dichtheden hoger zijn, tot 3-4 dieren per km². Op Isle Royale National Park (Noord-Amerika), waar het de enige hoefdiersoort is, komen dichtheden voor van 0,5-2 per km² (Krefting 1974). Bij hoge dichtheden treden dichtheidsafhankelijke mechanismen op, waarbij de puberteit wordt uitgesteld, de kalverensterfte toeneemt en de vruchtbaarheid van vrouwelijke dieren afneemt (Sand 1996). Onder natuurlijke omstandigheden treedt bij elanden soms massale sterfte op, waarbij in bepaalde gevallen miltvuur, mond- en klauwzeer of Pasteurellose de oorzaak zijn. Verder kunnen bij elanden ook runderpest, runderbrucellose en tuberculose voorkomen (Heptner & Nasomowitsch 1967, Anderson & Lankester 1974).

De Oostvaardersplassen als potentieel leefgebied

De Oostvaardersplassen, bestaande uit een moeraszone en een randzone van in totaal ca. 5.500 ha, ontwikkelt zich vanaf haar ontstaan in 1967 als een samenhangend kleimoerasstelsel (Jans & Drost 1995). Voor een karakteristiek van het gebied wordt verwezen naar Hoofdstuk 2.

Op ecologische gronden, in het bijzonder wat betreft terreinkeuze en seizoensafhankelijke voedselvoorkeur, kan worden geconcludeerd dat een kleimoeras als de Oostvaardersplassen geschikt is als leefgebied voor de eland. Gezien de grote nutriëntrijkdom van de bodem zijn mineraaldeficiënties niet waarschijnlijk. Ofschoon op voorhand moeilijk valt te voorspellen hoe elanden het gebied zullen gebruiken, kan op basis van wat bekend is van voedselvoorkeur en terreingebruik in andere gebieden, met enig voorbehoud een voorspelling worden gemaakt welk deel van het gebied bij elanden de voorkeur zal genieten als foerageergebied.

De *moeraszone* zal slechts in beperkte mate aantrekkelijk foerageergebied voor elanden zijn. Waterplanten komen nauwelijks voor en de pioniermoerasvegetaties (vnl. *Iris*) en de onbegraasde rietvegetaties vormen een weinig aantrekkelijke voedselbron. De begraasde rietvegetaties bieden slechts gedurende een periode van enkele weken dat ze door de ruiende grauwe ganzen worden begraasd geschikt voedsel. De kwaliteit van het riet loopt daarna snel terug en verliest zijn aantrekkelijkheid voor elanden. Ook de ervaringen in het Natuurpark Lelystad (Mengerink & van Tellingen 1996) wijzen in deze richting. Alleen de natte ruigte en de wilgenstruwelen bieden geschikt voedsel, maar deze laatste zijn van beperkte omvang (ca. 330 ha).

De randzone zal evenmin favoriet foerageergebied zijn voor elanden. Ten eerste bestaat deze zone voor een belangrijk deel uit kortgrazig grasland, dat voor elanden geen geschikt voedsel biedt. Alleen de droge en grazige ruigte en struweel met een oppervlakte van ca. 1.025 ha zijn in principe aantrekkelijk, onder meer vanwege het aanbod aan loof en twijgen van vlier en wilgensoorten.

Het totale oppervlak potentieel geschikt foerageergebied wordt daarmee geschat op ca.

1.360 ha. Hoe moet dit worden beoordeeld wat betreft het aantal dieren dat hier kan voorkomen? Daarvoor zijn aantal benaderingen mogelijk:

1. Maximale dichtheid per oppervlak leefgebied

Bij deze benadering wordt uitgegaan van een maximale dichtheid van 2,5 dieren per km² geschikt leefgebied²⁾. Dit getal is gebaseerd op een waarde uit de literatuur voor gebieden met een relatief hoge productiviteit (zie voorgaande). Het oppervlak geschikt foerageergebied wordt geschat op 1.360 ha en bestaat uit in hoofdzaak uit natte, droge en grazige ruigte en wilgen- en vlierstruweel. Dit komt overeen met een aantal van 34 dieren voor het huidige gebied (Tabel 19). Enerzijds zijn argumenten aan te voeren waarom deze schatting vermoedelijk conservatief is. De primaire productie in een klei-moerasgebied als de Oostvaardersplassen is bijzonder hoog en vergeleken met gebieden waaraan de maximale dichtheidswaarde is ontleend duurt het groeiseizoen langer en zijn er minder strenge winters. Anderzijds moet rekening worden gehouden met de aanwezigheid van de andere hoefdiersoorten (Heckrunder, Konikpaard, edelhert en ree) die reeds in betrekkelijk hoge dichtheden aanwezig zijn (in totaal meer dan 1000 dieren) en gebruik maken van grotendeels dezelfde voedselbronnen.

2. Consumptie versus aanbod geschikt voedsel

Er kan ook worden uitgegaan van het geschatte aanbod aan geschikt voedsel en dit relateren aan consumptiewaarden van de eland (traditionele benadering met betrekking tot draagkracht):

- a) afhankelijk van het begroeiingstype wordt de productiviteit van de vegetatie geschat op 5 tot 15 ton droge stof per ha per jaar, rekeninghoudend met het relatieve aandeel van de verschillende begroeiingstypen, wordt de totale productie geschat op 54.000 ton droge stof per jaar (Tabel 19);
- b) slechts een deel hiervan is voor elanden als (geschikt) voedsel beschikbaar: een deel is onbereikbaar (te laag of te hoog) of bestaat uit componenten die voor elanden minder geschikt zijn als voedsel, zoals gras, dikkere twijgen en takken of vezelrijk materiaal;
- c) de gemiddelde voedselbehoefte van een eland bedraagt op jaarbasis ca. 2 ton droge stof, uitgaande van een dagelijkse voedselbehoefte van gemiddeld 5,5 kg droge stof;
- d) de totale hoeveelheid voor elanden beschikbaar voedsel op jaarbasis wordt geschat op ruim 9.000 ton droge stof; daarbij wordt voor de struweelvegetaties ervan uitgegaan dat 25% van de biomassa aanwezig is beneden de vraatlijn van elanden. Indien daarnaast ervan wordt uitgegaan dat 1% van de beschikbare hoeveelheid voedsel kan worden geconsumeerd door elanden³⁾, dan zou er voedsel aanwezig zijn voor 46 elanden.

²⁾ Er wordt uitgegaan van oppervlakte geschikt foerageergebied en niet totaal leefgebied, omdat het hier een begrensd, relatief klein terrein betreft. De dichtheidswaarden in de literatuur hebben betrekking op uitgebreide leefgebieden, waar niet-geschikte terreingedeelten als open water minder gewicht in de schaal leggen. In de OVP maakt alleen open water al meer dan 20% van het gebied uit.

³⁾ De thans aanwezige hoefdierbiomassa bedraagt ca. 360.000 kg en consumeert op jaarbasis naar schatting ca. 2.600 ton droge stof. Dit staat gelijk aan ca. 5% van de primaire productie. Het is derhalve gerechtvaardigd de voor elanden beschikbare hoeveelheid voedsel op maximaal 1% van de productie te stellen.

3. Dynamische draagkrachtbenadering

Traditionele draagkrachtschattingen zoals bij benadering 2, houden geen rekening met de dynamische interactie tussen hoefdieren en de vegetatie. Hiervoor zijn dynamische graasmodellen onontbeerlijk. Toepassing van het begrazingsmodel WetSpace voor het Oostvaardersplassengebied voor rund, paard en edelhert laat zien dat de hoefdierbiomassa, die door de vegetatie kan worden gedragen, groter is in situaties dat meerdere soorten grazers naast elkaar in het gebied aanwezig zijn (Hoofdstuk 5). Helaas is het niet mogelijk dergelijke scenarioberekeningen ook voor de eland te maken, aangezien de daarvoor benodigde parameterwaarden in onvoldoende mate voorhanden zijn.

Tabel 19. Schattingen van de draagkracht van het huidige gebied en van de uitbreidingsgebieden voor elanden op basis van a) een dichtheid van 2,5 dieren per km² geschikt leefgebied (benadering 1) en b) van de hoeveelheid beschikbaar voedsel (benadering 2) en c) voedselbeschikbaarheid gedurende de winterperiode. (N.b. De oppervlakten van de begroeiingstypen zijn gebaseerd op de vegetatiekaart van 1997).

Gebiedsdeel	Begroeiingstype	totale opp. geschikt biotoop 2,5 per km ²			prim. productie	jaarlijkse productie	voedselaanbod	1% consumptie	aantal 3,4 kg ds/dag
		ha	ha	aantal	ton ds/ha	ton ds/jr	ton ds/jr	aantal	
		BENADERING 1			BENADERING 2				WINTER PERIODE
Huidig gebied									
Moeraszone	open water	1.190			0	0			
	kaal	5			0	0			
	pionier-moerasvegetatie	180			5	900			
	natte ruigte	5	6	0	10	50	50	0	
	rietvegetatie onbegraasd	1.1610			15	24.150			
Droge randzone	rietvegetatie begraasd	365			15	5.475			
	wilgstruweel	330	330	8	5	1.650	413	2	6
	droge ruigte	620	620	16	10	6.200	6.200	31	
	grasland	780			15	11.700			
	grazige ruigte	150	150	4	15	2.250	2.250	11	
	vlierstruweel	255	255	6	5	1.275	319	2	5
totaal huidig gebied		5.490	1.360	34		53.650	9.231	46	11
Uitbreidingsgebied									
Hollandse Hout	loofbos	710	710	18	5	3.550	888	4	13
	grasland	90		0	15	1.350			
Praambos	loofbos	150	150	4	5	750	188	1	3
	grasland	160		0	15	2.400			
	water	20		0	0	0			
Kotterbos	loofbos	230	230	6	5	1.150	288	1	4
	grasland	60		0	15	900			
	water/akker	45		0	0	0			
Fluitbos	loofbos	250	250	6	5	1.250	313	2	5
	grasland	65		0	15	975			
	moerasvegetatie	20		0	5	100			
totaal uitbreidingsgebied		1.800	1.340	34		11.350	1.675	8	24
Huidig plus uitbreidingsgebied		7.290	2.70	68		65.000	10.906	54	35

4. *Bottleneck: winteraanbod knoppen en twijgen*

De cruciale vraag is op welke wijze de dieren de winterperiode zullen overbruggen. In het voorgaande is reeds aangegeven, dat het wintervoedsel van elanden in hoofdzaak bestaat uit knoppen en twijgen van struweel- en boomsoorten, vooral wilgen. Ruigtekruiden komen in het wintermenu nauwelijks voor. Ervaringen in het Natuurpark Lelystad bevestigen dit beeld (Mengerink & Tellingen 1996). Het is de vraag of elanden, net als edelherten, vlier zullen eten. In het Natuurpark kon (sporadisch) wel vraat aan vlier worden vastgesteld.

In het relatief jonge gebied van de Oostvaardersplassen zijn betrekkelijk weinig knoppen, bladeren en twijgen van soorten als wilg en populier aanwezig. Het areaal nat wilgenstruweel in de moeraszone is al vele jaren min of meer constant (ca. 330 ha) en in de randzone breidt het struweel zich vanwege de relatief hoge graasdruk van rund en edelhert niet of nauwelijks uit en bestrijkt ca. 255 ha (Cornelissen & Vulink 1996a). Het totale beschikbare en bereikbare aanbod aan knoppen en twijgen van wilg- en vlierstruweel (totale oppervlakte 585 ha) wordt geschat op ca. 700 ton droge stof per jaar. Uitgaande van een gemiddelde dagelijkse consumptie gedurende de winterperiode van 3,4 kg d.s./dag zou er voedsel zijn voor maximaal ca. 11 elanden. Een deel van het aanbod aan knoppen en twijgen wordt in de zomer geconsumeerd door ree en edelhert. Gedurende de winter foerageren thans ook de runderen in belangrijke mate op de wilg- en vlierstruwelen (De Jong et al. 1997). Feitelijk is er 's winters dus nog minder biomassa beschikbaar. De winterdraagkracht van het huidige gebied wordt derhalve geschat op minder dan 11 dieren.

Belang van de potentiële uitbreidingsgebieden

Er wordt vanuit gegaan dat elanden in het gebied in sterke mate afhankelijk zullen zijn van het voedselaanbod in de vorm van knoppen, loof en twijgen van houtigen en dat het beperkte aanbod van deze voedselcategorie met name gedurende de winterperiode een bottleneck zal vormen. Het is derhalve van belang dat de potentiële uitbreidingsgebieden, t.w. de Hollandse Hout, Fluitbos, Praambos en Kotterbos, bij het gebied worden getrokken. Dit zijn voor elanden de meer aantrekkelijke gebieden, aangezien het voedselrijke en productieve bossen betreft waar veel jonge wilgen, populieren, eiken, vlieren en tal van struweelsoorten voorkomen. Uitbreiding van de Oostvaardersplassen met deze gebieden betekent dat het totale aanbod aan knoppen, bladeren en twijgen meer dan verdubbelt. Er zou daarmee tevens een extra voedselcomponent beschikbaar komen in de vorm van mast (eikels), die voor de meeste hoefdiersoorten, inclusief de eland, een uitstekende voedselbron vormt en bijdraagt aan de opbouw van vetreserves (Groot Bruinderink et al. 1997). Indien de gebieden aan het huidige terrein worden toegevoegd, moet er rekening mee worden gehouden dat het uiterlijk van deze bosrijke stukken aanzienlijk zich zal kunnen wijzigen als gevolg van vraat en het gedeeltelijk schillen van de bomen door de aanwezige hoefdiersoorten.

Implicaties voor de overige hoefdiersoorten

Bij introductie van elanden in het gebied zal de voedseloverlap in het zomerhalfjaar het grootst zijn met edelhert en ree, waarbij het edelhert meer flexibel is en naast loof en twijgen veel gras kan consumeren. 's Winters bestaat de grootste voedseloverlap met de

runderen die in deze periode veel van het struweel eten (Tabel 20).

In sommige leefgebieden is waargenomen dat met een sterke toename van het aantal edelherten, het aantal elanden afneemt (Heptner & Nasimowitsch 1967). Deze afname kan zeer drastisch zijn. Ook in het Bialowieza bosreservaat in Polen is er een negatieve relatie gevonden tussen het aantal elanden en de aantallen van de overige hoefdier-soorten (Jedrzejewska et al. 1997). Het is ten eerste de vraag of het relatief grote aantal Heckrunderen (480 stuks) en edelherten (370 stuks) dat thans in het gebied aanwezig is, de vestiging van een groep elanden niet zal bemoeilijken, mede vanwege de veronderstelde grote voedseloverlap met de edelherten en de Heckrunderen in respectievelijk zomer- en winterperiode. De huidige graasdruk voorkomt reeds dat soorten als vlier en wilg zich uitbreiden. Toevoegen van een nieuwe hoefdier-soort zal de graasdruk op struweel- en bosvormende soorten nog verder doen toenemen, waardoor het niet erg waarschijnlijk is dat er facilitatie tussen de soorten zal optreden. Er zal eerder sprake zijn van competitie om dezelfde bronnen (Hoofdstuk 3.3).

Wat de gevolgen zijn voor de aantalontwikkeling van de afzonderlijke hoefdier-soorten is op voorhand niet goed aan te geven. Vanwege de vermoedelijke concurrentie om houtigen zou de jaarlijkse aanwas van de rund- en edelhertpopulatie, die nu nog exponentieel verloopt, kunnen afvlakken. Over de populatiedynamica van hoefdier-soorten onder zelfregulerende omstandigheden is echter betrekkelijk weinig bekend (Hoofdstuk 2).

Tabel 20. Dieetkeuze van edelhert, ree, Heckrund en Konikpaard in de Oostvaardersplassen gedurende het zomer- (april-half oktober) en winterhalfjaar (half oktober-maart; De Jong et al. 1997). zo: zomerperiode en wi: winterperiode.

	edelhert		ree		Heckrund		Konikpaard	
	zo	wi	zo	wi	zo	wi	zo	wi
grassen	23	71	10	47	41	55	48	69
riet	5	2	1	3	39	9	35	19
vlier/wilg	49	6	47	9	14	22	9	7
kruiden/rest	23	21	41	41	6	14	8	8

Conclusies en aanbevelingen

Op basis van de huidige vegetatiekundige samenstelling van de Oostvaardersplassen, de kwaliteit van het voedsel, de productiviteit van het gebied en de wijze waarop de reeds aanwezige hoefdier-soorten het gebied benutten, kan worden geconcludeerd dat het huidige gebied weliswaar geschikt is voor de eland, maar dat het aanbod aan voedsel in met name de winterperiode beperkt is, waardoor er naar schatting niet meer dan 10 dieren kunnen leven. Het wilgen- en vlierstruweel bestrijkt in het nog jonge gebied een betrekkelijk geringe oppervlakte en moet in de winterperiode bovendien worden gedeeld met vooral de runderen (De Jong et al. 1997). Introductie van elanden lijkt derhalve slechts verantwoord op voorwaarde dat de potentiële uitbreidingsgebieden als Hollandse Hout, Praambos en Kotterbos (het Fluitbos is reeds toegevoegd) bij het gebied worden betrokken (in totaal 1.800 ha). Dit zou gedurende de winterperiode het voedselaanbod voor elanden aanzienlijk kunnen vergroten. De uitbreidingsgebieden en het huidige gebied samen zouden ruimte kunnen bieden aan naar schatting 35 dieren.

Teneinde de risico's van genetische erosie (inteeft) zo beperkt mogelijk te houden, dient te worden gestreefd naar een effectieve populatiegrootte van tenminste 50 dieren (Soulé 1987). Als dit niet kan worden gerealiseerd zullen periodiek dieren aan de groep moeten worden toegevoegd ('re-stocking').

Het is ten eerste de vraag of het relatief grote aantal Heckrunderen (480 stuks) en edelherten (370 stuks) dat thans in het gebied aanwezig is, de vestiging van een groep elanden niet zal bemoeilijken, mede vanwege de veronderstelde grote voedseloverlap met de edelherten en de Heckrunderen in respectievelijk zomer- en winterperiode. Als gekozen zou worden voor introductie van de eland, dan dient serieus te worden overwogen de aantallen van de overige hoefdiersoorten tijdelijk te verlagen.

Er zou op korte termijn een praktijkexperiment kunnen worden gestart met een groep van 10-15 elanden bij voorkeur in een van de potentiële uitbreidingsgebieden, met dieren die zijn aangepast aan vergelijkbare klimatologische omstandigheden. Daarvoor komen in eerste instantie dieren in aanmerking afkomstig uit gebieden in Oost-Europa.

7.3 De wisent

G.W.T.A. Groot Bruinderink, D.R. Lammertsma, A.T. Kuiters, K. Kramer, S. Wijdeven, P. Cornelissen, J. Th. Vulink, H.H.T. Prins, S.E. van Wieren, F. de Roder & V. Wigbels

Inleiding en vraagstelling

De wisent is thans de grootste runderachtige (*Bovidae*) van Europa. De stieren kunnen een gewicht bereiken van zo'n 600-1000 kg, de koeien zijn een stuk lichter (350- 600 kg). Oorspronkelijk had de soort een groot verspreidingsgebied in Europa dat zich uitstreckte van Zuid-Engeland, Zuid-Zweden, Zuid-Frankrijk tot in Siberië (Pucek 1986). Uit Nederland zijn weliswaar geen fossiele resten bekend (Bottema 1987), maar gezien zijn grote verspreidingsgebied is het niet uit te sluiten dat de soort hier wel voorkwam. Daarbij komt dat archeozoölogische resten slechts geconserveerd worden in natte bodems; in bodems die boven het grondwaterpeil liggen vergaat het materiaal snel (Zeiler & Kooistra 1998). Naarmate Europa verder in cultuur werd gebracht namen de aantallen steeds verder af, waarbij de soort op de rand van uitsterven werd gebracht. De laatste in het wild levende Europese wisent werd in 1919 in Polen (Bialowieza) geschoten. Door een uitgebreid fokprogramma en gerichte herintroductieprogramma's lag het aantal wisenten in 1994 weer op 3368 stuks waarvan 1887 in de vrije wildbaan (Raczynski 1995). Het huidig verspreidingsgebied is daarbij beperkt tot Polen, Wit-Rusland, Rusland en de Oekraïne. Hoewel de soort niet meer direct met uitsterven wordt bedreigd, zouden politieke instabiliteit, oorlogshandelingen of het uitbreken van een epidemie (bv. mond en klauwzeer) de soort alsnog kunnen doen uitsterven. Illustratief hiervoor is dat het uitroeien van de wisent tijdens de 1^e wereldoorlog in Polen slechts 4 jaar duurde (van 700 naar 0 wisenten; Jedrzejewska et al. 1997). Herintroductie in andere delen van Europa zou de kans op uitsterven van de soort verder minimaliseren.

Staatsbosbeheer wil weten of de Oostvaardersplassen een geschikt leefgebied vormt voor deze soort. Op basis van bestaande kennis van ecologie en gedrag, gecombineerd met kennis omtrent de vegetatie in de Oostvaardersplassen, wordt nagegaan of introductie van de wisent verantwoord is.

Daarbij gaat het specifiek om een antwoord te vinden op de volgende vragen:

1. voldoen de Oostvaardersplassen, eventueel na uitbreiding met de Hollands Hout, het Praamweggebied, het Kotterbos en het Fluitbos, aan de minimale levensvoorwaarden van een levensvatbare populatie wisenten?
2. welke effecten zijn te verwachten ten aanzien van de vegetatieontwikkeling in het gebied?
3. wat zijn de te verwachten effecten voor de aanwezige hoefdiersoorten?

Dieetkeus

De wisent is een soort die als intermediate feeder (Hofmann 1989) geclassificeerd kan worden, een positie ergens tussen het edelhert (eveneens een intermediate feeder) en het rund (een grote grazer). Naast grote hoeveelheden grassen bestaat een belangrijk deel van het menu uit houtigen. Uit maaginhoudanalyses door Gebczynska et al. (1991) bleek dat de wisenten in Bialowieza voor 90% grassen, zegges en kruiden eten, en voor 10% houtigen. Een opvallend verschil met het edelhert en het rund is dat van de houtigen zo'n 80% uit bast en slechts een klein deel uit "browse" bestaat (Borowski & Kossak 1972). Vooral in de wintermaanden zou er veel geschild worden. Alle studies over de dieetkeus van wisenten zijn van populaties die al eeuwenlang worden bijgevoerd met hooi in de wintermaanden. Over de dieetkeus in de winter zijn dan ook geen betrouwbare uitspraken te doen. Gebczynska & Krasinska (1972) vonden tijdens cafeteria experimenten dat altijd eerst de bast werd geschild van het aangeboden voedsel in de winter, vervolgens werden bladeren en kruiden en als laatste de twijgen gegeten. 's Zomers werden vooral kruiden en grassen alsmede blad en twijgen geconsumeerd. Vrijwel alle soorten die werden aangeboden werden ook gegeten. Favoriet voedsel bestond uit goed verteerbare grassen totdat ze doorschieten, vervolgens scheuten en jonge bladeren van bomen. Soorten als spar (*Picea excelsa*) en grove den (*Pinus sylvestris*) werden nauwelijks gegeten, vlier (*Sambucus nigra*) werd niet gegeten. Borowski & Kossak (1972) concludeerden op basis van vratsporen dat het dieet van wisenten voor 61,3% uit grassen en zegges, 6,4 % uit browse, 26,6 % uit bast en voor 5,7% uit kruiden bestaat. Grote brandnetel (*Urtica dioica*) vormde daarbij 13% van de kruidenconsumptie maar ook zevenblad (*Aegopodium podagaria*), boterbloem (*Ranunculus lanuginosus*) en moesdistel (*Cirsium oleraceum*) werden frequent gegeten. Wisenten vertoonden verschillend fourageergedrag t.a.v. loofhout. Eik (*Quercus robur*) werd vrijwel alleen geschild terwijl boswilg (*Salix caprea*) daarentegen vooral "gebrowse" werd. Vooral bomen van 4-15 cm diameter worden geschild. Ze prefereerden boomsoorten als haagbeuk (*Carpinus betulus*), boswilg, es (*Fraxinus excelsior*), en zachte berk (*Betula pubescens*). Van de grassen en zegges werden rietgras (*Calamagrostis arundinacea*), boszegge (*Carex sylvatica*), en ruige zegge (*C. hirta*) geprefereerd. Volgens Heptner et al. (1966) worden ook eikels in geringe mate gegeten. Geschild wordt vooral in het vroege voorjaar, verder bestaat het dieet voor zo'n 80% uit grassen en kruiden en 20% uit houtigen (maaginhoudanalyses in de zomer). Wisenten zijn in staat om ondergronds voedsel (aardappels, knollen en topinambur) op te graven.

Terreingebruik

Wisenten, zowel in Bialowieza als in Borecka, foerageren in zo'n 30-40% van de observaties in open gebied (weide, kapvlakte, aanplant tot 10 jaar oud en cultuurgrond) en voor 60-70% in loofbos en gemengde bos (Krasinska et al. 1987; Krasinski & Krasinska 1992;

Krasinska & Krasinski 1995). Er is geen verschil tussen stiergroepen en gemengde groepen. Vooral opstanden die ouder zijn dan 20 jaar worden geprefereerd, dichte opstanden die tussen de 10-20 jaar oud zijn worden slechts zelden bezocht (in alle onderzoeken <10% van de waarnemingen). Naaldbos en vochtig loofbos wordt gemedend. In vochtige loofbossen (els, wilg en es) werden minder dan 10% van de waarnemingen gedaan terwijl het oppervlakte aandeel 28% bedroeg. In droge loofbossen werden daar-entegen 42,8% van de waarnemingen gedaan terwijl het aanbod slechts 16% bedroeg.

Oppervlak geschikt ecotoop en mogelijke aantallen

In het Poolse bos van Borecka werden in 1970 wisenten geïntroduceerd. Er leefden (de stand werd teruggebracht door jacht) in 1984 maximaal 71 stuks en dichtheden lagen tussen 1976 en 1991 tussen de 0,6 en 0,8 per 100 ha (Krasinski & Krasinska 1992), waarbij een gebied werd benut van 8700 ha. In het ook in Polen gelegen bosgebied Pila werden in 1980 wisenten losgelaten. Op 6700 ha leven tussen de 7 en 14 wisenten dus maximaal 0,2 per 100 ha (Krasinski 1991).

Bialowieza, op de grens van Polen en Wit-Rusland, heeft een oppervlak van 125000 ha waarvan op het Poolse deel 53000 ha ligt. In 1952 werd de wisent hier geïntroduceerd (Krasinska et al. 1987). De gemiddelde dichtheid bedraagt thans 0,6 wisenten per 100 ha. Maximale dichtheden worden bereikt van 1,7 per 100 ha in die delen met een hoog aandeel (63-78%) loofbos (Jedrzejewska et al 1994). Krasinski (1987) geeft een gemiddelde dichtheid van 0,17 en een maximale dichtheid van 0,34 per 100 ha in de periode van exponentiële groei, waarbij, met uitzondering van voersuppletie, geen actief beheer werd gevoerd. Aangezien slechts een beperkt deel van het gebied werd benut lag de werkelijke dichtheid veel hoger, namelijk 1,2 per 100 ha. Deze dichtheid komt overeen met de hoogste dichtheid bekend uit de periode vóór het uitsterven van de wisent in 1919. In 1857 werd een dichtheid bereikt van 1,5 wisent op 100 ha (Graczyk 1981). Deze dichtheid verklaart de auteur door een hoge mate van menselijk ingrijpen. Maar zoals Jedrzejewska et al (1997) constateren lijken inter- en intraspecifieke competitie een rol te spelen bij de dichtheden die wisenten bereiken. Zo namen na 1860 de aantallen runderen en het areaal dat beweid werd toe en waren voor 1890 edelherten afwezig in het gebied. De aantallen wisenten namen in een periode van 10 jaar (1857-1868) af met een factor 3, tegelijkertijd met de toename van de runderbegrazing.

Sociale structuur

Zowel in Bialowieza als in het bos van Borecka, worden stieren in 62-68% van de gevallen solitair aangetroffen, in ongeveer 30% van de waarnemingen betreft het tot 3 stieren in een groep en slechts in zo'n 5% van de gevallen komen grotere stiergroepen voor met 4-9 individuen (Krasinska & Krasinski 1995; Krasinski & Krasinska 1992). Gemengde groepen bestaan gemiddeld uit 12 dieren, waarbij in 90% van de waarnemingen groepen uit minder dan 20 dieren bestaan. In Bialowieza bedraagt de maximale homerange in mei 2802 ha voor een gemengde groep (Krasinska et al. 1987). Theoretisch kan dus één gemengde groep van 12 dieren het gehele droge gedeelte van de Oostvaardersplassen bestrijken.

De Oostvaardersplassen als leefgebied voor wisenten

Hoeveel wisenten in de Oostvaardersplassen en in de uitbreidingsgebieden kunnen leven wordt middels 3 benaderingen aangegeven. Bij alle benaderingen geldt dat er geen rekening wordt gehouden met de reeds aanwezige andere hoefdieren, waardoor de werkelijke draagkracht aanzienlijk lager/ hoger uit kan vallen door competitie/ facilitatie.

Benadering 1: dichtheidsbenadering

Wanneer we uitgaan van een geschikt oppervlak van 2500 ha in de Oostvaardersplassen, bestaande uit begraasd rietland, wilgenstruweel, droge ruigte, duinriet ruigte, grasland, grazige ruigte en vlierstruweel (Tabel 1) en een maximale dichtheid, op basis van de bovenvermelde dichtheden, van 0,8-1,5 per 100 ha, dan is er plaats voor 20-38 wisenten in de Oostvaardersplassen. Wanneer de beoogde uitbreidingsgebieden, met in totaal 1650 ha grasland en bos, worden toegevoegd aan de Oostvaardersplassen is er ruimte voor nog eens 13-25 wisenten.

Deze schatting is conservatief omdat de primaire productie in een klei-moerasgebied als de Oostvaardersplassen bijzonder hoog is, het groeiseizoen langer duurt en er minder strenge winters zijn vergeleken met de gebieden waaraan de maximale dichtheidswaarden zijn ontleend. De schatting is bovendien conservatief doordat de hier gebruikte dichtheden afkomstig zijn van wisentenpopulaties die door mensen worden gereguleerd (Jedrzejewska et al. 1997).

Benadering 2: consumptie-productie benadering

Uitgebreide experimenten die de berekening van energiebudgetten mogelijk maken werden tot op heden niet gedaan. Gebczynska & Krasinska (1972) geven een schatting op basis van een beperkte steekproef van de energiebehoefte van wisenten. Stieren (2-5 jaar) hebben 's zomers 294 kJ/kg BM/dag nodig, 's winters 170 kJ/kg BM/dag. Koeien van 2-3 jaar hebben 's zomers 241 kJ/kg BM/dag en 's winters 206 kJ/kg BM/dag nodig (BM: lichaamsgewicht). Een gemiddelde wisent weegt 500 kg (Heptner et al. 1966), en heeft derhalve in de zomer een energiebehoefte van 134 MJ. Uitgaande van een energiegehalte van het voedsel van 10 MJ ME/kg is de ds opname dan 13 kg/dag. Dit komt overeen met de door Aleksandrov & Golgovskaja (1965; in Gebczynska & Krasinska (1972) gevonden opname van 10-15 kg ds/dag, 's winters is de opname 7-8 kg ds/dag. Uitgaande van een opname van 12 kg ds/dag eet een wisent 4,5 ton ds per jaar. De totale hoeveelheid beschikbaar voedsel wordt, in analogie van het elandverhaal, geschat op 1% van de totale hoeveelheid beschikbaar voedsel op jaarbasis en bedraagt 537 ton ds in de huidige Oostvaardersplassen en 114 ton ds in de uitbreidingsgebieden. Dit zou voedsel bieden aan 120 wisenten in de huidige Oostvaardersplassen en aan nog eens 25 wisenten in de beoogde uitbreidingsgebieden.

Benadering 3: een wisent is een groot rund

Volgens de laatste inzichten mogen we de wisent beschouwen als een groot rund (R. Hofmann, mond. med. 1999). In het huidige Oostvaardersplassengebied leven thans ongeveer 450 runderen en groei lijkt nog mogelijk. Wanneer we er vanuit gaan dat wisenten slechts zware runderen zijn, biedt het gebied ruimte aan een kudde van mini-

maal 450 stuks wisenten. Dit maakt duidelijk hoe conservatief de twee voorafgaande benaderingen zijn.

Mogelijke effecten op de vegetatie

Doordat wisenten in staat zijn om grote hoeveelheden voedsel op te nemen kunnen de effecten op de vegetatie aanzienlijk zijn. Naast het kort houden van de graslandvegetatie zullen er naar verwachting aanzienlijke hoeveelheden bomen geschild worden. Hierdoor zal in de uitbreidingsgebieden sterfte van bomen optreden, waardoor de variatie in leeftijdsopbouw toeneemt en de ruimtelijke structuur van de bossen verandert. Omdat vooral eiken geschild zullen worden heeft dit tot gevolg dat de draagkracht voor edelherten zal dalen doordat er minder mastproductie is. Doordat wisenten ook ondergronds materiaal kunnen eten zouden ze net als de paarden ook wortels van brandnetels en riet kunnen consumeren. Hierdoor zouden riet en brandnetelruigtes sneller worden opgerold dan nu het geval is, en eerder een grazige vegetatie kunnen ontstaan.

Effecten op de fauna

Indien wisenten in het gebied worden geïntroduceerd zal de voedseloverlap met de reeds aanwezige grote grazers in het zomerhalfjaar het grootst zijn. Het is dan ook de vraag of het grote aantal Heckrunderen en Konikpaarden dat thans in het gebied aanwezig is, de vestiging van een groep wisenten zal bemoeilijken. Een bijkomend probleem kan zijn, dat wisenten en runderen met elkaar kruisen, waardoor de wisent als soort in zijn voortbestaan bedreigd zou worden (Krasinska 1967). Wisenten en runderen kunnen echter coëxisteren in het vrije veld (Jedrzejewska et al. 1997). Wanneer dit in de praktijk problemen oplevert zou één van beide soorten moeten verdwijnen. Problemen met het publiek zijn bij vrijlevende wisenten niet te verwachten. Wisenten gaan normaliter mensen uit de weg. Koeien met kalveren en bronstige stieren kunnen echter wel incidenteel gevaar opleveren wanneer ze te dicht benaderd worden (Cabon-Raczynska et al. 1983; 1987). In dit opzicht wijken wisenten niet af van Heckrunderen.

Conclusie

Er wordt aanbevolen om de uitbreidingsgebieden bij de Oostvaarderplassen te trekken, om het voedselaanbod in de vorm van houtigen te verbeteren. Hoewel er geen betrouwbare aantalschattingen te geven zijn lijkt er ruimte voor enkele honderden wisenten, ruim voldoende om genetische erosie te voorkomen (Soulé 1987). De totale wereldpopulatie van vrijlevende wisenten bevat slechts genotypes van 12 voorouders (Olech 1989). Na 30 jaar was de frequentie van het voorkomen van de vooroudergenen niet veranderd. In de totale populatie van Bialowieza zijn zelfs maar genotypes van 7 voorouders aanwezig.

8. Populatiebeheer

Groot Bruinderink, G.W.T.A., D.R. Lammertsma, P. Cornelissen, K. Kramer, S. Wijdeven, A.T. Kuiters, H.H.T. Prins, F. de Roder, J. Th. Vulink, S.E. van Wieren & V. Wigbels

Controle van de aantallen

In Hoofdstuk 3 is de regulerende rol van het voedselaanbod bij de aantalsontwikkeling en aantalsschommelingen van hoefdieren uiteengezet. De uitkomsten van de modelscenario's maken duidelijk dat na verloop van tijd de aantalsschommelingen geringer worden (Hoofdstuk 5). Ook wordt inzichtelijk gemaakt hoe de populaties zich na diverse vormen van aantalscontrole ontwikkelen en op welk niveau zich nieuwe evenwichten instellen. Na het verwijderen van een deel van de populatie kunnen de omstandigheden voor de resterende dieren zo gunstig worden, dat hun reproductiesnelheid toeneemt (compensatoire groei; zie ook Hoofdstuk 3). Onder natuurlijke omstandigheden zien we dit fenomeen optreden bijvoorbeeld nadat een substantieel gedeelte van de populatie is gestorven (crashes). Garrot & Tayler (1990) beschrijven dit bij paarden waarvan in een strenge winter 50% sterft. Clutton-Brock et al. (1982) constateren een toename van de reproductiesnelheid bij edelherten na afschot van 17% van populatie. Ook kan het oogsten van enkel de juvenielen in een populatie de dichtheidsafhankelijke onderdrukking van de reproductie verminderen (Kojola & Helle 1993). Hoe minder wordt ingegrepen, hoe eerder sprake zal zijn van een evenwichtsituatie voor zowel de hoefdieren als voor de vegetatie. Aantalscontrole kan vrij gemakkelijk leiden tot een noodzakelijke, constante 'oogst'-inspanning (actie is reactie; Ratcliffe 1987), welke haaks staat op de beheerdoelstelling.

De modelscenario's werden gepresenteerd omdat het Staatsbosbeheer aantalscontrole van de hoefdieren in de Oostvaardersplassen niet wil uitsluiten, om redenen uiteengezet in de inleiding van dit rapport. Om diezelfde redenen wordt, op verzoek van het Staatsbosbeheer, in het navolgende ingegaan op factoren die in geval van aantalscontrole, een rol kunnen spelen.

Leeftijdsstructuur

Het typisch, leeftijdsafhankelijke mortaliteitspatroon bij grote zoogdieren is U-vormig: hoge sterfte in de juveniele fase die dan afneemt om vervolgens toe te nemen met hogere leeftijd (Lykke 1974; Clutton-Brock et al. 1982; 1992). Dit patroon geldt zowel bij aan- en afwezigheid van predatoren (Jedrzejewski et al. 1992). Ingeval de beheerder besluit dieren uit het systeem te verwijderen, zou hij om die reden kunnen selecteren op relatief jonge en oude dieren.

Geslachtsstructuur

Onder de runderen in de Oostvaardersplassen is de seks-ratio verschoven van 0,1 in 1987 naar 0,8 in januari 1996. Koniks hadden bij introductie een seks-ratio van 1,3; in 1996 was dit 0,9. Bij de edelherten verschoof de seks-ratio van 0,5 bij introductie naar 0,7 in 1996 (Cornelissen & Vulink 1996a; Cornelissen & Vulink 1996b).

Bij veel hoefdiersoorten is mortaliteit seksespecifiek. Een bepalende factor hierin kan zijn de verhouding tussen gewicht of groeisnelheid van de nakomelingen vs. het gewicht van de moeder. Deze verhouding is in het algemeen lager bij zwaardere hoefdiersoorten (Robbins et al. 1981). Bij sommige polygynische hoefdiersoorten (1 ♂ heeft meerdere ♀♀) met een relatief lage verhouding als hierboven geschetst, groeien zonen sneller dan dochters. Ook het edelhert hoort hierbij (Clutton-Brock et al. 1982) en de verschillen in geboortegewicht worden zelfs geheel overschaduwd door de verschillen in groeisnelheid. Iets dergelijks werd ook aangetoond voor het rund, muil-dierhert, witstaarthert, zwartstaarthert, rendier en caribou. Omdat het gewicht en de conditie aan het begin van de winter bepalend zijn voor de overleving, zijn de jonge, mannelijke dieren in het voordeel (Clutton-Brock et al. 1982; Albon et al. 1987). Bij toenemende leeftijd echter, is bij veel soorten zoogdieren de sterfte onder ♂♂ groter dan onder ♀♀ (Ralls et al. 1980; Ratcliffe 1987). Garrot en Tayler (1990) vonden dat, als gevolg van fatale vechtpartijen, adulte hengsten een lagere overlevingskans hadden dan adulte merries. Gunn et al. (1989) vonden hetzelfde effect bij muskusossen en zochten de oorzaak in de hoge bronstinspanning van de stieren in periode, waarin tevens de vetreserves moeten worden opgebouwd. Dit fenomeen kan met name bij toenemende dichtheid manifest worden. Zo is er onder adulte stieren duidelijker sprake van een dichtheidsafhankelijke sterfte dan bij adulte koeien (Clutton-Brock et al. 1985; Hall & Hall 1988). In zijn algemeenheid kan derhalve worden gesteld dat bij edelhert, rund en paard de geslachtsverhouding (♂♂ : ♀♀) verschuift van ongeveer 1 onder de pre- en neonatale dieren, via > 1 onder de juvenielen naar < 1 onder de adulten (edelhert: Mitchell & Crisp 1981; Clutton-Brock, Guinness & Albon 1982; paard: Berger 1986; Garrott 1991b; rund: Hall & Moore 1986; Daycard 1990; Berteaux & Micol 1992). Voor een eventuele ingreep in de aantallen dieren betekent dit, dat deze het beste 'random' over de seksen kan geschieden. Dus geen selectie gericht op een geslachtsverhouding van 1 in de 'restpopulatie'.

Sociale structuur

Paard

Bij veel hoefdiersoorten zijn typische sociale structuren te herkennen. Zo leven paarden in groepen van stabiele omvang, meestal bestaand uit 1 adult (dominant) ♂ met zijn harem. Daarnaast komen vrijgezelle hengsten voor zonder harem (Berger 1986). Iets dergelijks werd ook gevonden bij zebra (Klingel 1967; Joubert (1972), Przewalski paard (Groves 1974) en ezel (McCort 1980). Typisch voor de Oostvaardersplassen is de geringe omvang van de harem en het voorkomen van meerdere adulte hengsten daarin (Nieuwdorp 1998).

Rund

Bij wilde runderen zijn drie sociale eenheden te herkennen (Hall & Moore 1986; Prins 1987; Daycard 1990):

- nursery herds: adulte ♀♀ met juvenielen en subadulte dieren van beide seksen,
- bachelor herds (stiergroepen) en
- solitary adult ♂♂

In de Oostvaardersplassen konden dezelfde groepen worden onderscheiden (Hoekstra &

Vulink 1994). De stiergroepen en de solitaire ♂♂ beperken zich in hun bewegingen tot een kleiner deel van het terrein en tot de wat minder goede vegetatietypes dan de kudde. Op het moment dat de kudde zich in de home range van een stier(groep) bevindt, wordt de stier(groep) opgenomen in de kudde. Trekt de kudde verder dan blijven de stiergroepen dan wel de stieren weer achter (Hoekstra & Vulink 1994).

Edelhert

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

Genoemde sociale structuren zijn karakteristiek voor de diverse hoefdierpopulaties en dienen uit dien hoofde bij actief ingrijpen zoveel mogelijk in stand te worden gehouden.

Technieken voor aantalscontrole

Onder natuurlijke omstandigheden kunnen predatie en migratie een rol spelen bij aantalsregulering. Migratie en dispersie zijn mechanismen waardoor de aantallen hoefdieren lokaal en tijdelijk kunnen afnemen. Opschaling van het huidige leefgebied van de Oostvaardersplassen met Hollandse Hout, Praamweggebied, Kotterbos en Fluitbos, alhoewel op zichzelf waardevol (Hoofdstuk 6 en 7), kan in dit opzicht tijdelijk soelaas bieden, maar bij natuurlijke afstanden van migratie en dispersie moet worden gedacht op een andere schaal en aansluiting met de Veluwe dan wel andere grote natuurgebieden ligt dan meer in de rede (Groot Bruinderink et al. 1999b).

Predator-prooi relaties zijn veelal zeer complex (Theberge & Gauthier 1985) en lang niet altijd reguleert de predator de aantallen van zijn prooi (Hoofdstuk 2). In geval van hoefdieren bijvoorbeeld is het effect van predatie veelal ondergeschikt aan het effect van mortaliteit veroorzaakt door klimatologische omstandigheden (Jedrzejewski et al. 1992). Wel kan, onder natuurlijke omstandigheden, predatie aantalfluctuaties dempen waardoor de kans op massale sterfte kleiner wordt (Mech 1970; Okarma et al. 1997). Alhoewel de beheerder dit effect kan trachten na te bootsen, is het zeer de vraag of dit in het geval van de Oostvaardersplassen een relevante optie is. De uitkomsten van de modelscenario's wijzen namelijk in de richting van stabiliteit bij uitblijven van ingrijpen.

Gezien de grootte van de Oostvaardersplassen en de ruimteëisen van grote predatoren is de inzet van predatoren als beer, wolf of lynx niet mogelijk. Indien een verbinding met de Veluwe dan wel met andere natuurgebieden van schaal tot stand zou komen en introductie van predatoren daar gerealiseerd is, ontstaat een nieuwe situatie. Om de aantallen hoefdieren te beperken staan de beheerder in principe een aantal middelen ter beschikking: anticonceptie/sterilisatie, afschot en vangst.

Anticonceptie & sterilisatie

Het gebruik van het hormoon PGF_{2α} veroorzaakt een regressie van het corpus luteum,

waardoor een beëindiging van de dracht wordt veroorzaakt, bijvoorbeeld in 75-93% van de gevallen bij koeien (*Bos taurus*; DeNicola et al. 1997a). Garrott (1991a) bestudeerde modelmatig de invloed van anticonceptie-implantaten met een levensduur van 3, 5 en 10 jaar op paardenpopulaties met jaarlijkse groeisnelheden van 5-20%, waarbij 60-80% van de merries behandeld werden. Bij een jaarlijkse groeisnelheid groter dan 15% bleek het onmogelijk om de populatiegroei te stoppen.

Ook is de wijze van toediening belangrijk. Bij witstaartherten (*Odocoileus virginianus*) reikte de werkzaamheid van 100% bij toediening met een zogenaamde "bio-kogel", tot slechts 38% beëindiging van de dracht bij toediening na vangst (DeNicola et al. 1997b).

Immunocontraceptie, waarbij de eigen afweer in stelling wordt gebracht tegen de reproductieve functies, is een effectieve anticonceptie-methode gebleken bijvoorbeeld bij paard (*Equus caballus*, *E. przewalski*), sikahert (*Cervus nippon*) en wapiti (*Cervus elaphus*). Er is echter weinig bekend over de reversibiliteit van de behandeling, het effect op het bronstgedrag van herten en de gezondheidsstatus van een dier (Muller et al. 1997; Heilmann et al. 1998). Een voordeel van deze techniek is dat specifieke vaccinatie van zowel vrouw als man mogelijk is. Nadelig is dat er meerdere behandelingen nodig zijn.

Sterilisatie is veelal irreversibel. Wanneer er teveel dieren worden behandeld in relatie tot de groeisnelheid van de populatie kan de groei negatief worden. De methode is niet geheel betrouwbaar (Nelson 1980).

Afschot

Afschot van dieren brengt veel onrust teweeg en is een 'individu-vangmiddel' dus arbeidsintensief (Ishmael & Rongstad 1984; Peck & Stahl 1997). Aan het eerste bezwaar kan tegemoet gekomen worden door het gebruik van boog of geweer met geluidsdemper (DeNicola et al. 1997b). Om in noodgevallen lijden van dieren te voorkomen dan wel te bekorten kan afschot vanaf korte afstand een geschikt middel zijn.

Vangst

Bij het vangen van dieren ontstaat de mogelijkheid om te kiezen uit het doden of levend verplaatsen van dieren. Er kan gebruik gemaakt worden van massavangmiddelen (kraal, netten, verdoving met aas, valkuil en gif) of individu-vangmiddelen (klem of strik, kooi, netten en verdoving met pijljes of electrisch). Sommige methoden zijn selectief (op aantals-, soorts-, sekse- en leeftijdsniveau).

Een kraal is geschikt voor de vangst van edelhert, rund en paard. Alle diersoorten kunnen in de nawinter bij voedselschaarste door middel van voersuppletie in de kraal worden gelokt (Jones 1984). Er zijn goede mogelijkheden om dieren te selecteren op soort, aantal, leeftijd en geslacht. Bij een goed ontwerp en geregeld gebruik treedt er weinig stress op (Hartshoorn 1979; Harrington 1990).

Vangen met netten (drijf-, val-) lukt bij kleinere hoefdieren zoals reeën (Jones 1984; Harrington 1990). De methode gaat gepaard met veel stress en is ongeschikt voor het vangen van edelherten, runderen en paarden (Jones 1984; Conner et al. 1987; Dräger & Allen 1988; DeNicola & Swihart 1997).

Het verdoven van dieren is geschikt voor de vangst van edelhert, rund en paard. Deze methode gaat gepaard met weinig stress en is bovendien geruisloos. Er kan gebruik gemaakt worden van verdovingspijltjes die worden afgeschoten met een blaaspijp, kruisboog, geweer of het verdovingsmiddel kan worden toegediend met voedsel. Het eenvoudig terugvinden van dieren is slechts mogelijk wanneer pijltjes met zender gebruikt worden (Kilpatrick et al 1997), hetgeen deze methode duur maakt. Wanneer een verdovend middel met het voedsel wordt verstrekt, is uiteraard het gebruik van zenders onmogelijk en zullen veel dieren niet gevonden worden. Elektrische verdoving (TASER) werd succesvol toegepast op edelherten en witstaartherten. De methode veroorzaakt weinig onrust, is snel en veilig (Jessup et al. 1982). Nadeel van deze methode is de beperkte range (< 30m) en accuraatheid. Bij het gebruik van een strik, klem, valkuil of dodelijk gif is uiteraard geen sekse en soort-specifiek ingrijpen mogelijk, ook niet-doelsoorten (vogels) kunnen het slachtoffer worden.

Samenvatting

De uitkomsten van de modelscenario's wijzen in de richting van constante aantallen hoefdieren op langere termijn, wanneer niet wordt ingegrepen in de aantallen. Controle van de aantallen hoefdieren door de beheerder impliceert herhaaldelijk ingrijpen. De frequentie van ingrijpen wordt mede bepaald door het mechanisme van compensatoire groei. Indien, om welke reden ook, wordt besloten om de aantallen runderen, edelherten en paarden te controleren, geldt in het algemeen het volgende:

- Een kraal is het aangewezen middel om substantiële aantallen te vangen
- Met behulp van een kraal kan soortspecifiek worden gevangen
- De nawinter is het seizoen bij uitstek om te vangen
- Bij voorkeur worden relatief jonge en relatief oude dieren verwijderd
- Dieren worden bij voorkeur random over geslacht verwijderd
- Dieren worden bij voorkeur naar rato over de sociale structuren weggevangen

Voor het vangen van runderen en paarden kunnen mobiele kralen worden gebruikt. Het ontwikkelde model kan inzicht verschaffen in de gevolgen van ingrepen van een bepaalde omvang en frequentie, voor de aantalsontwikkeling van de hoefdieren en voor de vegetatie (Hoofdstuk 5).

9. Discussie

Groot Bruinderink, G.W.T.A., D.R. Lammertsma, P. Cornelissen, K. Kramer, S. Wijdeven, A.T. Kuiters, H.H.T. Prins, F. de Roder, J.Th. Vulink, S.E. van Wieren & V. Wigbels

Hoefdieren

De populaties edelherten, runderen en paarden in de Oostvaardersplassen verkeren sinds introductie in een fase van exponentiële groei. Op theoretische gronden werd verwacht dat limiterende effecten zoals dichtheidsafhankelijke sterfte, die tot een evenwichtssituatie kunnen leiden, pas zouden gaan werken bij hoge dichtheden. Op dat moment zouden de populaties naar verwachting vooral beperkt worden door natuurlijke hulpbronnen en qua omvang redelijk stabiel zijn rond een langetermijngemiddelde. Verwacht werd een relatief hoge herbivoren biomassa bij een lage standing crop (Noy-Meier 1975, Van de Koppel 1996). Uit de modelresultaten blijkt, dat de hoefdierpopulaties nog geruime tijd in omvang kunnen toenemen, onder meer omdat het jonge populaties betreft. De belangrijkste sterfteoorzaak binnen de simulatieduur is voedselgebrek. Toenemende dichtheden leiden tot energietekorten in de winter, waardoor het gewicht van jaarlingen en adulten afneemt tot onder het vastgestelde minimum waarbij ze sterven. Om dichtheidsafhankelijkheid van de reproductie in WetSpace op te nemen, wordt gebruik gemaakt van een kritiek gewicht, waaronder een dier niet meer reproduceert. Tussen die kritieke waarde en de gemiddelde waarde van het gewicht neemt de reproductie lineair toe. Kennelijk is de voedselsituatie op het moment van de voortplanting zelfs na 20 jaar nog dusdanig goed, dat de edelherten dit minimumgewicht niet bereiken en rund en paard wel. Aan het einde van de simulatie namelijk, wanneer de aantallen runderen en paarden min of meer constant zijn, groeit de populatie edelherten nog door. De bij alle soorten gevonden schommelingen in lichaamsgewicht, worden veroorzaakt door voedselgebrek in de winter waardoor lichaamsreserves moeten worden aangesproken. Vanuit een theoretische invalshoek werd verwacht dat zich een oscillerend evenwicht zou instellen. De oscillaties aan het einde van de simulatieduur in de aantallen runderen en paarden zijn gering, met andere woorden 'overshooting' van de populaties tot boven K treedt niet op. Voor het edelhert wordt het niveau ' K ' binnen de simulatieduur niet bereikt. Edelherten 'dempem' echter op tijd de populatiegroei (Clutton-Brock et al. 1997), zodat ook in een later stadium schommelingen van een grotere orde waarschijnlijk niet zullen optreden. Niets wijst dus op dit moment op een risico van substantiële sterfte als gevolg van overbevolking. Wat blijft is de onvoorspelbare rampspoed in de vorm van massale sterfte als gevolg van voedseltekorten door strenge winters, langdurige regenval of droogte, al dan niet in combinatie met elkaar of met epizoötiën. Ook in de gematigde zone bestaan voorbeelden waarbij als gevolg daarvan 50-90% van populaties (wilde) hoefdieren 's winters het loodje legt (Young 1994; Prins 1998b).

Aan het eind van de simulatierun in het all-scenario fluctueert het totaal hoefdiergewicht rond 40 ton/100 ha. Een vergelijking met andere systemen is niet goed te maken. Op hoog productief grasland (kleigrond en stikstofgift) is een standing crop van 120-385 ton/100 ha haalbaar, respectievelijk in de herfst en in het groeiseizoen (Lantinga 1985). In

het Afrikaanse savannesysteem dat rijk is aan soorten en aantallen hoefdieren, is 20 ton/100 ha hoog en beperkt tot gebieden met een grote bodemrijkdom (de Bie 1991). Ook komt hier, als gevolg van droogte, periodiek massale sterfte onder de hoefdieren voor (Young 1994). In het Bialowieza Primeval Forest bedroeg de maximale waarde over de periode 1798-1993 1,2 ton/100 ha (Jedrzejewska et al. 1997) en op de Veluwe over de periode 1985-1999 gemiddeld 0,4 ton/100 ha (Groot Bruinderink et al. 1998c). In beide laatste gebieden echter betreft het geëxploiteerde populaties. Bovendien vormen de Oostvaardersplassen een omrasterd gebied. Het is de vraag of zoveel hoefdieren zo lang op deze plek zouden blijven, indien migratie naar gunstiger omstandigheden een optie zou zijn.

Uit veldwaarnemingen en fecesanalyse bleek dat ree en paard in de winter overstappen naar een ander ecotoop en op een andere voedselsoort. De hypothese was, ingegeven door fysiologische eigenschappen, dat dit voor het ree minder profijtelijk zou zijn dan voor het paard. Reeën zijn zelf geen onderdeel van de modellering, maar uit het modelresultaat wordt duidelijk, dat een belangrijke voedselbron voor reeën, namelijk de houtigen, slinkt als gevolg van begrazing door rund en edelhert. Waarschijnlijk profiteren de reeën onvoldoende van facilitatie maar worden ze het slachtoffer van competitie om een schaarse voedselbron, mede omdat ze in onvoldoende mate kunnen overschakelen naar andere voedselplanten en noodgedwongen 's winters relatief veel gras eten. Een andere theorie omtrent de gestage afname van het aantal reeën in de afgelopen 7 jaar, wijst op de mogelijkheid van de versturende werking van het toenemend aantal andere herbivoren in het voorkeusecotoop van het ree. Onder beheerders heeft deze gedachte algemeen postgevat (mond. med. P. Cornelissen, S. van Wieren).

De door WetSpace voorspelde groei van de populatie paarden, lijkt de theorie te bevestigen dat de paarden met hun overstap van droog grasland naar het riet-ruigte-struweel in de winter, toegang krijgen tot een andere, belangrijke voedselbron, weliswaar van mindere kwaliteit maar waarvan ze meer kunnen opnemen (Van Wieren 1996). Helaas houdt WetSpace nog geen rekening met effecten van doorstroomsnelheden van voedsel, waardoor het vooralsnog onduidelijk blijft of de strategie van het paard op den duur voordeliger is dan die van rund en edelhert, wanneer ook het aanbod aan slecht voedsel minder wordt. De modelscenario's maken duidelijk dat tussen edelhert, rund en paard zowel competitie optreedt als facilitatie. De populaties van de individuele soorten groeien namelijk, wanneer ze alleen aanwezig zijn, tot een veel grotere omvang dan in de aanwezigheid van andere soorten. Dit wijst op competitie. Aan de andere kant wordt de totale hoefdierbiomassa die het gebied kan voeden het grootst bij aanwezigheid van alle hoefdiersoorten. Dit wijst op facilitatie.

Ganzen

In het algemeen is bij alle gevolgde scenario's het voedselaanbod voor de ruiende grauwe ganzen in de zomermaanden in het gebied gegarandeerd. Dit is van belang omdat ruiers niet in staat zijn om voedseltochten naar andere gebieden te ondernemen. 's Winters is er niet altijd voldoende voedsel, maar de ganzen zijn dan in staat het voedsel van buiten het gebied te betrekken.

WetSpace

Het model WetSpace is ontworpen om op landschapsschaal inzicht te verschaffen in de dynamiek in hoefdierpopulaties en vegetatieontwikkelingen en de interacties daartussen op een termijn van enkele tientallen jaren. In het kader van dit project was het niet mogelijk toetsing van de uitkomsten van WetSpace aan veldgegevens uit te voeren. Ofschoon hiermee de geloofwaardigheid van WetSpace in het geding komt, geven de berekende dieet- en terreinkeus, de uitkomsten van de test op 250 ha en de vergelijking van berekende groeisnelheden met waargenomen groeisnelheden, aanleiding tot vertrouwen in de uitkomsten. Er is gekozen voor een 'statisch' model: een gemiddeld klimaat, een beperkt aantal belangrijke vegetatietypen en hoefdierpopulaties die bestaan uit identieke dieren in twee leeftijdsklassen. Er is gebruik gemaakt van een 'statische' invoerkaart uit 1997, die bepaalt welke vegetatietypen waar voor kunnen komen: 'gras droog', 'ruigte droog', brandnetel en vlier op het droge gebied, en 'gras nat', ruigte nat, riet en wilg op het natte gebied. Dit heeft als voordeel dat de langetermijneffecten van verschillende vormen van beheer kunnen worden doorgerekend en de verschillen in de trends zijn dan uitsluitend het gevolg van verschillen in beheer. Nadeel is dat het niet mogelijk is om een erg nauwkeurig verloop van de aantalsontwikkeling van hoefdieren en van de vegetatieontwikkeling te simuleren. Immers, extremen in het weer, zoals perioden met sneeuw en vorst, droogte en overstroming, kunnen wel degelijk een grote rol spelen. Als deze effecten stochastisch in het model opgenomen zouden worden, dan zou het verloop van de aantallen hoefdieren en van de vegetatieontwikkeling weliswaar realistischer gesimuleerd worden, maar blijft het effect van beheersingrepen onduidelijk. In het licht van het bovenstaande moeten de modelresultaten worden geïnterpreteerd als trends waartoe het systeem Oostvaardersplassen kan neigen en niet als absolute getallen.

Onzekerheden

Een onzekere factor bij de parametrisatie van de hoefdieren is de op expert kennis gebaseerde soortspecifieke verteerbaarheid van de verschillende plantensoorten. Ook werden soms waarden uit de literatuur gebruikt die betrekking hebben op bedrijfsmatig gehouden of gefokte dieren, bijvoorbeeld in het geval van de 'gemiddelde maximale leeftijd' van rund, paard en edelhert. De keuze van het 1 ha-grid en de tijdstapgrootte van 1 maand was het maximaal haalbare detailniveau. Waarschijnlijk echter spelen de beslissingen van hoefdieren en ganzen zich af op een kleinere schaal dan 1 ha en binnen de gehanteerde tijdstap van 1 maand. Binnen dit project bestond geen mogelijkheid voor een analyse van de effecten van deze keuze.

De vegetatie werd vrij grof ingedeeld in een beperkt aantal structuurtypen. Binnen die vegetatie spelen diverse processen waarvoor het model gevoelig is, maar waarvan precieze gegevens ontbreken. Voorbeelden zijn:

1. hoogtegroei van voedselbronnen in de winter;
2. horizontale uitbreidingsnelheid van planten;
3. concurrentie tussen plantensoorten om licht, ruimte en nutriënten;
4. het effect van begrazing op de structuur.

Ad 1.

Cijfers over hoogtegroei van de belangrijkste voedselsoorten werden ontleend aan een

beperkt aantal waarnemingen in situ. Die hoogtegroeigedurende het winterhalfjaar bepaalt echter de aantallen hoefdieren die het model voorspelt, omdat de hoefdieren een bepaalde minimum graashoogte hebben, waar beneden eventuele verteerbare plantenbiomassa niet bereikbaar is. Indien de hoogtegroeisnelheid in de winter wordt onderschat, treedt er te snel een voedseltekort op en worden de aanwezige aantallen hoefdieren onderschat. Het risico van overschatting is om dezelfde redenen even reëel.

Ad 2.

Ook de horizontale uitbreidingssnelheid van planten, met andere woorden de snelheid waarmee planten de vrije ruimte in de cel bezetten en daarmee de bedekking van de verschillende plantensoorten in de cel bepalen, werd op expert kennis gebaseerd.

Ad 3.

De concurrentie tussen plantensoorten is in de huidige versie van WetSpace om licht, doordat ze verschillen in maximale hoogte en hoogtegroeisnelheid, en om ruimte doordat ze verschillen in horizontale uitbreidingssnelheid. Het lichtklimaat in de vegetatie is op eenvoudige manier beschreven, terwijl in werkelijkheid concurrentie tussen planten niet alleen om licht plaatsvindt, maar ook om nutriënten en water. De gevolgen van dynamiek hierin voor de bedekking van de verschillende vegetatietypen, wordt in de huidige versie van WetSpace niet beschreven.

Ad 4.

Ten aanzien van het effect van begrazing op de structuur van vegetatie, uitgedrukt in hoogte en bedekking, wordt verondersteld, dat beide evenredig afnemen met de fractie van de begraasde biomassa. Ofschoon dit een redelijke veronderstelling lijkt, is zij niet op veldgegevens gebaseerd. Deze aanname kan echter grote gevolgen hebben, om de eerder vermelde reden dat door de begrazing de hoogte van de vegetatie onder de minimale graashoogte kan komen, afhankelijk van de gerealiseerde hoogtegroeisnelheid.

Er vanuit gaan dat de populaties enkel gereguleerd worden door het voedselaanbod en niet bijvoorbeeld door parasitaire ziekten (Schmitz & Nudds 1994), predatie (Jedrzejewski et al. 1997), klimaat en/of sociale aspecten (Berger 1986; Schaefer & Messier 1995), is een simplificatie met onbekende gevolgen. Populatieregulering is een proces dat afhankelijk is van dit soort, elkaar beïnvloedende factoren (Holmes 1995). Zo stierven, in een kort tijdsbestek, in het vroege voorjaar van 1999 in de Oostvaardersplassen enkele tientallen stieren van 10-15 jaar oud. In de zomer en het najaar daarvoor, de periode van opbouw van reserves, bezetten de dieren een relatief klein gebied met een ongunstig voedselaanbod. Per saldo was als gevolg van een combinatie van extreme regenval en beheeren inrichtingsmaatregelen (rasters, aanleg poelen, waterpeilverhoging door verstopte duikers), voor alle aanwezige hoefdieren slechts 750 van de 2000 ha bereikbaar. Op het moment dat de stieren, gedwongen door voedselgebrek, dit gebied moesten verlaten, ontmoetten zij slechts andere, territoriale stieren zodat ze niet in staat waren een nieuwe, betere plek te bemachtigen (mond. med. J. Griekspoor SBB). De sterfte werd dus veroorzaakt door een combinatie van dichtheidsafhankelijke- en dichtheidsonafhankelijke factoren met effecten van beheersmaatregelen.

Opschaling van het gebied en nieuwe hoefdiersoorten

Uitbreiding van het gebied met het Hollandse Hout, het Fluitbos (gerealiseerd), het Praamweggebied en het Kotterbos, leidt tot verlaging van de begrazingsdruk in het huidige gebied. De reductiescenario's wijzen uit dat de gevolgen hiervan voor de

vegetatie op middellangetermijn gering zullen zijn. Wanneer echter het grasland, de voedselbron voor de ruiende ganzen, zou verruigen met bijvoorbeeld riet of wilg, dan doet dit geweld aan de beheerdoelstelling. Hierbij is waakzaamheid geboden, daar het de vraag is of dit proces tijdig een halt zal worden toegeeroepen door de grazers zelf (Huijser et al. 1996).

Op basis van hun ecologie en van de vegetatiesamenstelling van de Oostvaardersplassen, kan worden geconcludeerd dat het huidige gebied geschikt is als leefgebied voor wilde zwijnen, wisenten en in mindere mate voor elanden. Introductie van een of meer van deze soorten heeft naar verwachting een positief effect op de structuur en soortenrijkdom van het gebied. De hierboven aangehaalde gebiedsuitbreiding zou de kans op succesvolle introductie vergroten. Vanwege mogelijk faciliterende en competitieve effecten tussen de hoefdiersoorten, is het niet mogelijk om aan te geven of en op welk niveau zich een evenwicht in de omvang van hoefdierpopulaties en/of samenstelling en ruimtelijke verdeling van de vegetatie zal instellen. Hetzelfde geldt voor de gevolgen voor overige fauna. In het beheer van de Oostvaardersplassen gaat bijzondere aandacht uit naar lepelaars, grauwe ganzen, steltlopers, reigerachtigen, eendachtigen en aalscholvers (Beheerscommissie Oostvaardersplassen 1995). Het is duidelijk dat er een spanningsveld kan bestaan tussen de aanwezigheid van wilde zwijnen en de wens om deze doelsoorten in het beheer ter wille te zijn. Ofschoon wilde zwijnen thuishoren in moeras-ecosystemen, is introductie in het licht van de huidige beheerdoelstelling vanuit een 'precaution-principle' niet aan te raden.

Het is onzeker in hoeverre het relatief grote aantal Heckrunderen, Konikpaarden en edelherten dat thans in het gebied aanwezig is, de vestiging van nieuwe soorten zal bemoeilijken, mede vanwege de veronderstelde grote voedseloverlap. Als gekozen zou worden voor introductie van welke soort dan ook, dan dient serieus te worden overwogen de aantallen van de overige hoefdiersoorten te verlagen. In het bijzonder geldt dit bij introductie van de eland die in belangrijke mate afhankelijk zal zijn van het aanbod aan wilgen- en vlierstruweel en dit in de winterperiode zal moeten delen met rund, edelhert en ree.



Runderen en edelherten in het vegetatiestructuurtype 'droge ruigte': noch ruimtelijk noch temporeel sluiten ze elkaar uit. Foto: Biofaan

10. Conclusies en aanbevelingen

Groot Bruinderink, G.W.T.A., D.R. Lammertsma, P. Cornelissen, K. Kramer, S. Wijdeven, A.T. Kuiters, H.H.T. Prins, F. de Roder, J. Th. Vulink, S.E. van Wieren & V. Wigbels

De ervaringen over de afgelopen 15 jaar hebben duidelijk gemaakt dat het natuurgebied De Oostvaardersplassen in haar huidige samenstelling een geschikt leefgebied vormt voor populaties van tenminste enkele honderden Heckrunderen, Konikpaarden en edelherten. WetSpace maakt inzichtelijk dat hierbij competitie en facilitatie een rol spelen. Over enkele jaren zullen de aantallen runderen en paarden een min of meer constant niveau bereiken. De edelherten nemen dan nog in aantal toe. Bij deze ontwikkeling is voedsel voor de ruiende grauwe ganzen in de vorm van kortgrazig grasland gewaarborgd. Hiermee wordt voldaan aan een belangrijke voorwaarde ten aanzien van het beheer. Deze ontwikkeling wordt vertraagd, maar niet wezenlijk anders, door kunstmatige reductie van de aantallen runderen, paarden en edelherten over ongeveer 5 jaar vanaf heden, met 30% of tot 100 individuen per soort.

Uitbreiding van het gebied met de Hollandse Hout, het Fluitbos, het Kotterbos en het Praamweggebied betekent meer voedsel en een grotere variatie in het dieet voor alle hoefdiersoorten. Hierdoor ontstaan nieuwe bestaansmogelijkheden voor de reeds aanwezige populaties runderen, paarden en edelherten. Tevens vergoot uitbreiding van het gebied de kans op succes bij een eventuele introductie van wisent en wild zwijn. Omdat het gebied ook na uitbreiding minder geschikt is voor elanden, zou introductie van deze soort een experimenteel karakter moeten hebben. Een eventuele introductie van wilde zwijnen houdt het risico in van een conflict met de huidige beheerdoelstelling, omdat niet kan worden uitgesloten dat ze de ruiende ganzen gaan verstoren en/of bodembroeders gaan prederen. Ook bestaat onzekerheid ten aanzien van effecten van deze soort op bodem en vegetatie.

De Heckrunderen leverden het bewijs dat de Oostvaardersplassen geschikt leefgebied vormen voor een populatie van enkele honderden runderen. Aangezien de wisent qua dieetkeus feitelijk kan worden beschouwd als een groot rund, vormen de Oostvaardersplassen tevens geschikt leefgebied voor wisenten. Omdat de wisent behoort tot de bedreigde Europese zoogdiersoorten, is het wenselijk om te zoeken naar nieuwe, geschikte leefgebieden (IUCN 1987). Hierdoor zou het belang van de Oostvaardersplassen, nog meer dan reeds het geval is, worden opgeschaald naar Europees niveau.

Wanneer wisent en rund binnen de beperkte ruimte van de Oostvaardersplassen na introductie blijken te hybridiseren zijn de auteurs van mening dat het Heckrund verwijderd moet worden. Modelscenario's tonen aan dat, zelfs bij een plotseling wegvallen van de koppel runderen, de effecten op de vegetatie over 20 jaar gering zijn. Het vervangen van runderen door wisenten in een kort tijdsbestek doet derhalve geen afbreuk aan de geldende doelstelling ten aanzien van de ruiende grauwe ganzen.

Dankwoord

Waardevolle gegevens met betrekking tot de aantallen reeën, edelherten, runderen en ganzen werden verkregen van Jan Griekspoor, boswachter bij het Staatsbosbeheer voor de Oostvaardersplassen. Voor een kritische beschouwing omtrent de aantallen gansdagen en de daarmee samenhangende consumptie van gras, bedanken we Bart Ebbinge en Menno Zijlstra. Ruut Wegman was verantwoordelijk voor het GIS-gedeelte van dit project. Roel van Beek assisteerde bij het maken van figuren.

Literatuur

- Aas, G. & A. Weinreich 1993. Ungewöhnlich frühe Fruktifikation bei Eiche. *Allgemeine Forstzeit.* 18: 940-942.
- Adamczewski, J.Z., C.C. Gates, R.J. Hudson & M.A. Price 1987. Seasonal changes in body composition of mature female caribou and calves (*Rangifer tarandus groenlandicus*) on an arctic island with limited winter resources. *Can. J. Zool.* 65: 1149-1157.
- Ahlén, I. 1975. Winter habitats of moose and deer in relation to land use in Scandinavia. *Vilttrévy* 9: 45-192.
- Albon, S.D., T.H. Clutton-Brock & F.E. Guinness 1987. Early development and population dynamics in red deer. II. Density-independent effects and cohort variation. *J. Anim. Ecol.* 56: 69-81.
- Andersen, R. & J.D.C. Linnell 1997. Variation in maternal investment in a small cervid: the effect of cohort, sex, litter size and time of birth in roe deer (*Capreolus capreolus*) fawns. *Oecologia* 109: 74-79.
- Anderson, R.C. & M.W. Lankester 1974. Infectious and parasitic diseases and arthropod pests of moose in North America. *Natural. Can.* 101: 23-50.
- Anonymus 1995. Dynamiek en Vernieuwing. Beleidsvoornemens op het gebied van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij. Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij, 's-Gravenhage.
- Anonymus 1997a. Beleidsverkenning Landelijk Gebied 21e eeuw. Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij, 's-Gravenhage.
- Anonymus 1997b. Programma Beheer. Het beheer van natuur, bos en landschap binnen en buiten de Ecologische Hoofdstructuur. Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij, 's-Gravenhage.
- Barret, R.H. 1980. Habitat preferences of feral hogs, deer and cattle on a Sierra Foothill Range. *J. Rangeland Manage..* 35: 342-346.
- Beheerscommissie Oostvaardersplassen 1995. De Oostvaardersplassen natuurlijker? Advies over de verdere ontwikkeling en het beheer van het natuurgebied de Oostvaardersplassen. Rijkswaterstaat, Lelystad.
- Belovski, G.E. 1981. Food plant selection by a generalist herbivore: the moose. *Ecology* 62: 1020-1030.
- Belovski, G.E. 1984. Herbivore optimal foraging: a comparative test of three models. *Amer. Nat.* 124: 97-115.
- Berger, J. 1986. Wild horses of the Great Basin: social competition and population size. The University of Chicago Press.
- Bergström, R. & O. Hjeljord 1987. Moose and vegetation interactions in Northwestern Europe and Poland. *Swed. Wild. Res. Suppl.* 1: 213-228.
- Berteaux, D. & T. Micol 1992. Population studies and reproduction of the feral cattle (*Bos taurus*) of Amsterdam Island, Indian Ocean. *J. Zool. Lond.* 228: 265-276.
- Bobek, B. 1977. Summer food as the factor limiting roe deer population size. *Nature* 268: 47-49.
- Bobek, B. & K. Morow 1987. Present status of the moose (*Alces alces*) in Poland. *Swed. Wildl. Res. Suppl.* 1: 69-70.
- Borowski, S. & S. Kossak 1972. The natural food preferences of the European bison in seasons free of snow cover. *Acta Theriol.* 17: 151-169.

- Bottema, S. 1987. De invloed van de vegetatie op de fauna in Nederland gedurende het Laat Quartair. Ned. Bosbouw tijds. 59: 287-294.
- Briedermann, L. 1990. Schwarzwild. VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag, Berlin.
- Brown, J.M.B. 1953. Studies on British beechwoods. Forestry Commission Bulletin 20, London.
- Brownlow, M.J.C. 1994. Towards a framework of understanding for the integration of forestry with domestic pig (*Sus scrofa domestica*) and the European wild boar (*Sus scrofa scrofa*) husbandry in the United Kingdom. Forestry 67: 189-218.
- Cabon-Raczynska, K., M. Krasinska & Z. Krasinski 1983. Behaviour and daily activity rhythm of European bison in winter. Acta Theriol. 28: 273-299.
- Cabon-Raczynska, K., M. Krasinska, Z. Krasinski & J.M. Wojcik 1987. Rhythm of daily activity and behaviour of European bison in The Bialowieza Forest in the period without snow cover. Acta Theriol. 32: 335-372.
- Calderon, J. 1977. El papel de la perdiza roja (*Alectoris rufa*) en la dieta de los predadores ibericos. Donana Acta Vertebrata 4: 61-126.
- Caugley, G. 1979. What is this thing called carrying capacity? In: M.S. Boyce & L.D. Harding Wing (eds). North American elk: ecology, behaviour and management. University of Wyoming. Wyoming: 1-8.
- Caughley, G. 1987. Ecological relationships. In: G. Caughley, N. Sheperd & J. Short (eds.). Kangaroos: their ecology and management in sheep rangelands of Australia. Cambridge University Press. Cambridge:158-187.
- Caughley, G. & A.R.E. Sinclair 1994. Wildlife Ecology and Management. Blackwell Science. Cambridge.
- Cederlund, B. M. 1987. Parturition and early development of moose (*Alces alces* L.) calves. Swed. Wildl. Res. Suppl.1: 399-422.
- Cederlund, G. & G. Markgren 1987. The development of the Swedish moose population, 1970-1983. Swed. Wildl. Res. Suppl. 1: 55-61.
- Cederlund, G., H. Lungquist & G. Markgren 1980. Foods of moose and roe deer at Grimsö in Central Sweden. Results of rumen content analyses. Swed. Wildl. Res. 11: 169-247.
- Chapman, N.G., K. Claydon, M. Claydon & S. Harris 1985. Distribution and habitat selection by muntjac and other species of deer in a coniferous forest. Acta Theriol. 30: 287-303.
- Clason, A.T. 1985. Het wilde zwijn *Sus scrofa* in Nederland sinds de laatste ijstijd. Lutra 28: 130
- Clutton-Brock, T.H., F.E. Guinness & S.D. Albon 1982. Red Deer. Behaviour and ecology of two sexes. Edinburgh University Press.
- Clutton-Brock, T.H., M. Major & F.E. Guinness 1985. Population regulation in male and female red deer. J. Anim. Ecol. 54: 831-846.
- Clutton-Brock, T.H., O.F. Price, S.D. Albon & P.A. Jewell 1991. Persistent instability and population regulation in Soay sheep. J. Anim. Ecol. 60: 593-608.
- Clutton-Brock, T.H., O.F. Price, S.D. Albon & P.A. Jewell 1992. Early development and population fluctuations in Soay sheep. J. Anim. Ecol. 61: 382-396.
- Clutton-Brock, T.H., A.W. Illius, K. Wilson, B.T. Grenfell, A.D.C. MacColl & S.D. Albon 1997. Stability and instability in ungulate populations: an empirical analysis. Amer. Natur. 149: 195-219.
- Conner, M.C., E.C. Soutiere & R.A. Lancia 1987. Drop-netting deer: costs and incidence of capture myopathy. Wildl. Soc. Bull. 15; 434-438.
- Cornelissen, P. & J.T. Vulink 1996a. Grote herbivoren in wetlands. Evaluatie begrazings-beheer Oostvaardersplassen. Flevovericht nr. 399.

- Cornelissen, P. & J.T. Vulink 1996b. Edelherten en reeën in de Oostvaardersplassen. Demografie, terreingebruik en dieet. Ministerie van Verkeer en Waterstaat. Directie IJsselmeergebied. Lelystad. RWS-DIJ. Flevobericht nr. 397.
- Cornelissen, P., E.J.M. van Deursen & J.T. Vulink 1995. Jaarrondbegrazing op de Zoutkamperplaat in het Lauwersmeergebied. Flevobericht 379, Rijkswaterstaat Directie IJsselmeergebied, Lelystad.
- Coughenour, M.B. & F.J. Singer 1996. Elk population processes in Yellowstone National Park under the policy of natural regulation. *Ecol. Appl.* 6:573-593.
- Crite, M. 1989. Approximation of K carrying capacity for moose in eastern Quebec. *Can. J. Zool.* 67: 373-380.
- Dardaillon, M. 1986. Seasonal variations in habitat selection and spatial distribution of wild boar (*Sus scrofa*) in the Camarque, Southern France. *Behavioural Processes* 13: 251-268.
- Dardaillon, M. 1987. Seasonal feeding habits of the wild boar in a mediterranean wetland, the Camarque (Southern France). *Acta Theriol.* 32: 389-401.
- Daycard, L. 1990. Structure sociale de la population de bovins sauvages de l'île Amsterdam, sud de l'ocean indien. *Rev.Ecol. (Terre Vie)* 45: 35-53.
- De Bie, S. 1991. Wildlife resources of the West African Savanna. Proefschrift Landbouwniversiteit, Wageningen.
- De Boer, W.F. & H.H.T. Prins 1990. Large herbivores that strive mightily but eat and drink as friends. *Oecologia* 82: 264-74.
- De Jong, C.B., Cornelissen, P. & J.T. Vulink 1997. Grote grazers in de Oostvaardersplassen. Dieetsamenstelling op basis van faecesanalyse. Werkdoc. 97.114 X.
- De Roder, F.E. & G. Kleinstra 1994. Reeën in de Hollandse Hout. Staatsbosbeheer, intern rapport.
- DeAngelis, D.L. 1992. Dynamics of nutrient cycling and food webs. Chapman and Hall. London.
- DeCalesta, D.S. , J.G. Nagy & J.A. Bailey 1975. Starving and refeeding mule deer. *J. Wildl. Manage.* 39: 663-668.
- Den Boer, M.H. 1988. Populatiegrootte, inteelt en beheer. RIN intern-rapport 88/39
- DeNicola, A.J. & R.K. Swihart 1997. Capture-induced stress in white-tailed deer. *Wildl. Soc. Bull.* 25: 500-503.
- DeNicola, A.J., D.J. Kesler & R.K. Swihart 1997a. Remotely delivered prostaglandin F2a implants terminate pregnancy in white-tailed deer. *Wildl. Soc. Bull.* 25: 527-531.
- DeNicola, A.J., S.J. Weber, C.A. Bridges & J.L. Stokes 1997b. Nontraditional techniques for management of overabundant deer populations. *Wildl. Soc. Bull.* 25: 496-499.
- Deursen, W.P.A. van 1995. Geographical Information Systems and Dynamic models: development and application of a prototype spatial modelling language. Ph.D. Thesis, Utrecht University, NGS 190.
- Dodds, W.K. 1997. Interspecific interactions: constructing a general neutral model for interaction type. *Oikos* 78: 377-383.
- Dräger, N. & N. Allen 1988. Der gebrauch des Netzgewehres (netgun) zum fang Afrikanischer Paarhufer. *Z. Jagdwiss.* 34: 256-260.
- Dublin, H.T., Sinclair, A.R.E. & J. McGlade 1990. Elephants and fire as causes of multiple stable states in the Serengeti-Mara woodlands. *J. Anim. Ecol.* 59: 1147-1164.
- Duncan, P., Foose, T.J., Gordon, I.J., Gakahu, C.G. & M. Lloyd 1990. Comparative nutrient extraction from forages by grazing bovinds and equids: a test of the nutritional model of equids/bovinds competition and coexistence. *Oecologia* 84: 411-418.

- Dzieziolowski, R. 1974. Selection of browse twigs by moose. *Acta Theriol.* 19: 273-281.
- Edwards, G.P., D.B. Croft & T.J. Dawson 1996. Competition between red kangaroo (*Macropus rufus*) and sheep (*Ovis aries*) in the arid rangelands of Australia. *Austr. J. Ecol.* 21: 165-172.
- Evans, J. 1988. Natural regeneration of broadleaves. *Forestry Commission Bulletin* 78, London.
- Fennessy, P.F., G.H. Moore & I.D. Corson 1981. Energy requirements of red deer. *Proc. N.Z. Soc. Anim. Prod.* 41: 167-173.
- Fowler, C.W. 1981. Density dependence as related to life history strategy. *Ecology* 62: 602-610.
- Fowler, C.W. 1987. A review of density dependence in populations of large mammals. *Curr. Mammal.* 1: 401-441.
- Freeland, W.J. & D. Choquenot 1990. Determinants of herbivore carrying capacity: plants, nutrients, and *Equus asinus* in Northern Australia. *Ecology* 7: 589-597.
- Fruzinski, B. & L. Labudski 1982. Demographic processes in a forest roe deer population. *Acta Theriol.* 27: 365-375.
- Gaillard, J.M., J.M. Boutin, G. van Laere & B. Boisabert 1992. Effect of age and body weight on the proportion of females breeding in a population of roe deer (*Capreolus capreolus*). *Can. J. Zool.* 70: 1541-1545.
- Garrot, R.A. & L. Taylor 1990. Dynamics of a feral horse population in Montana. *J. Wildl. Manage.* 54: 603-12.
- Garrott, R.A. 1991a. Feral horse fertility control: potential and limitations. *Wildl. Soc. Bull.* 19: 52-58.
- Garrott, R.A. 1991b. Sex ratios and differential survival of feral horses. *J. Anim. Ecol.* 60: 929-337.
- Gebczynska, Z, M.Gebczynski & E. Martynowicz 1991. Food eaten by the free-living European bison in Bialowieza forest. *Acta Theriol.* 36: 307-313.
- Gebczynska, Z. & M. Krasinska 1972. Food preferences and requirements of the European bison. *Acta Theriol.* 17: 105-117.
- Gebczynska, Z. & J. Raczynski 1984. Habitat preferences and population structure of moose in the Biebrza river valley. *Acta Zool. Fenn.* 172: 93-94.
- Genov, P. 1981. Die Verbreitung des Schwarzwildes (*Sus scrofa* L.) in Eurasien und seine Anpassung an die Nahrungsverhältnisse. *Z. Jagdwiss.* 27: 221-231.
- Gilpin, M.E. & F.J. Ayala 1973. Global models of growth and competition. *Proc. Nat. Acad. Sc. (USA)* 70: 3590-3593.
- Goodrum, P.D., V.H. Reid & C.E. Boyd 1971. Acorn yields, characteristics, and management criteria of oaks for wildlife. *J. Wildl. Manage.* 35: 520-532.
- Gordon, I.J. 1988. Facilitation of red deer grazing by cattle & its impact on red deer performance. *J. Appl. Ecol.* 25: 1-10.
- Gordon, I.J. & A.W. Illius 1989. Resource partitioning by ungulates on the isle of Rhum. *Oecologia* 79: 383-389.
- Gotschall, C.S., J.F.P. Lobato, C. Santos-Gotschall & J.F. Piva-Lobato 1996. Preweaning growth of beef calves from primiparous dams on native pasture at three stocking rates. *Rev. Soc. Bras. Zoot.* 25: 36-45.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A., E. Hazebroek & H. van der Voet 1994. Diet and condition of wild boar, *Sus scrofa scrofa*, without supplementary feeding. *J. Zool. Lond.* 233: 631-648.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A. & E. Hazebroek 1995. Modelling carrying capacity for wild boar *Sus scrofa* in a forest/heathland ecosystem. *Wildl. Biol.* 1: 81-87.

- Groot Bruinderink, G.W.T.A. & E. Hazebroek 1996. Wild boar (*Sus scrofa scrofa* L.) rooting and forest regeneration on podzolic soils in the Netherlands. *For. Ecol. Manage.* 88: 71-80.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A., S.E. van Wieren, E. Hazebroek, M.H. den Boer, F.I.M. Maaskamp, W. Lamers, P.A. Slim & C.B. de Jong 1997. De ecologie van hoefdieren. In: S.E. van Wieren, G.W.T.A. Groot Bruinderink, I.T.M. Jorritsma & A.T. Kuiters (red.). *Hoefdieren in het boslandschap*. Backhuys Publishers, Leiden. 31-70.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A., A.T. Kuiters & D.R. Lammertsma 1998a. Geïntegreerd bos-beheer en grofwild. *Ned. Bosbouw tijdschr.* 69: 50-59.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A., D.R. Lammertsma & E. Hazebroek 1998b. Zelfredzaamheid van edelherten en wilde zwijnen op de Veluwe. IBN-rapport 339. DLO- Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A., D.R. Lammertsma, K. Kramer, J.M. Baveco, A.T. Kuiters, P. Cornelissen, J.Th. Vulink, H.H.T. Prins, S.E. van Wieren, F.E. de Roder & V. Wigbels 1998c. Draagkracht van de Oostvaardersplassen voor grote herbivoren. Deel 1. Concept en beschrijving van het model. Intern rapport IBN-DLO, Wageningen.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A., D.R. Lammertsma & R. Hengeveld 1999a. Het belang van een Noordwest-Europese Ecologische Hoofdstructuur voor grote zoogdieren. *Landschap* (in druk).
- Groot Bruinderink, G.W.T.A., D.R. Lammertsma, H. Baveco, R.M.A. Wegman, A.J. Griffioen & G.J. Spek 1999b. Aantallen wilde zwijnen in het Veluws bos/heidegebied op basis van het natuurlijk voedselaanbod. IBN-rapport 420. DLO- Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.
- Groves, C.P. 1974. *Horses, asses and zebras in the wild*. Hollywood, Fla.: Curtis Books.
- Gunn, A., F. L. Miller & B. McLean 1989. Evidence for and possible causes of increased mortality of bull muskoxen during severe winters. *Can. J. Zool.* 67: 1106-11.
- Gwyne, M.D. & R.H.V. Bell 1968. Selection of vegetation components by grazing ungulates in the Serengeti National Park. *Nature* 220: 390-393.
- Hall, S.J.G. & G.F. Moore 1986. Feral cattle of Swona, Orkney Islands. *Mammal Rev.* 16: 89-96.
- Hall, S.J.G. & J.G. Hall 1988. Inbreeding and population dynamics of the Chillingham cattle (*Bos taurus*). *J. Zool. Lond.* 216: 479-497.
- Hansen, R.M. & R.C. Clarck 1977. Foods of elk and other ungulates at low elevations in Northwestern Colorado. *J. Wildl. Manage.* 41: 76-80.
- Harrington, R. 1990. Guidelines for the capture and handling of deer. In: G.W.T.A. Groot Bruinderink & S.E. van Wieren (eds.). *Methods for the study of large mammals in forest ecosystems*. Proc. Workshop Research Institute for Nature Management, Arnhem, The Netherlands.
- Hassell, M.P. 1975. Density dependence in single species populations. *J. Anim. Ecol.* 44: 283-295.
- Heilmann, T.J., R.A. Garrott, L.L. Cadwell & B.L. Tiller 1998. Behavioral response of free-ranging elk treated with an immunocontraceptive vaccine. *J. Wildl. Manage.* 62: 243-250.
- Helmer, W., 1996. Terugkeer van de eland. In: H.P. Nooteboom (red.). *Voor en tegen van herintroductie van dieren in Nederland*. Nederlandse Cie Intern. Natuurbescherming. Med. 31: 69-73.
- Heptner, W.G. & A.A. Nasimowitsch 1967. *Der Elch (Alces alces L.)*. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.

- Heptner, V.G. , A.A. Nasimovic & A.G. Bannikov 1966. Die Säugetiere de Sowjetunion. Band I: Paarhufer und Unpaarhufer. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Hershberger, T.V. & C.T. Cushwa 1983. The effects of fasting and refeeding on white-tailed deer. Pennsylvania State University, Bull. No. 846 Agricultural Experiment Station.
- Histøl, T. & O. Hjeljord 1993. Winter feeding strategies of migrating and nonmigrating moose. Can. J. Zool. 71: 1421-1428.
- Hjeljord, O. 1987. Research on moose nutrition in the Nordic countries. Swed. Wildl. Res., Suppl. 1: 380-397.
- Hobbs, N.T. 1996. Modification of ecosystems by ungulates. J. Wildl. Manage. 60: 695-713.
- Hobbs, N.T., D.L. Baker, G.D. Bear & D.C. Bowden 1995. Ungulate grazing in sagebrush grassland: mechanisms of resource competition. Ecol. Appl. 6: 200-217.
- Hoekstra, A. & J.T. Vulink 1994. De sociale organisatie van een kudde Heckrunderen; het ontstaan van stiergroepen. Flevovericht 353.
- Hofmann, R.R. 1985. Digestive physiology of deer -their morphophysiological specialization and adaptation. In: P.F. Fennessy & K.R. Drews (eds.). Biology of Deer Production. Royal Soc. New Zealand Bull. 22: 393-408.
- Hofmann, R.R. 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. Oecologia 78: 443-457.
- Holmes, J.C. 1995. Population regulation: a dynamic complex of interactions. Wildl. Res. 22: 11-19.
- Homolka, M. 1989. Dietary analyses in the European elk (*Alces alces*) with a view to its prospects in southern Bohemia. Folia. Zool. 38: 21-29.
- Houtzagers, G. 1956. Houtteelt der gematigde luchtstreek. Tjeenk Willink, Zwolle.
- Howe, T.D., F.J. Singer & B. Ackermann 1981. Forage relationships of European wild boar invading Northern Hardwood forest. J. Wildl. Manage. 45: 343-353.
- Howells, O. & G. Edwards-Jones 1997. A feasibility study of reintroducing wild boar *Sus scrofa* to Scotland: are existing woodlands large enough to support minimum viable populations? Biol. Cons. 81: 77-89.
- Hubbard, R.E. & R.M. Hansen 1976. Diets of wild horses, cattle and mule deer in the Piceance Basin, Colorado. J. Rangeland Manage. 29: 389-392.
- Hudson, J.H. & R.G. White 1985. Bioenergetics of wild herbivores. CRC press, Boca Raton Florida.
- Huijser, M.P., J.Th. Vulink & M. Zijlstra 1996. Begrazing in de Oostvaardersplassen: effecten op de vegetatiestructuur en het terreingebruik van grote herbivoren en ganzen. Intern rapport 1996-5Li. RWS, Directie IJsselmeergebied, Lelystad.
- Illius, A.W. & I.J. Gordon 1987. The allometry of food intake in grazing ruminants. J. Anim. Ecol. 56: 989-999.
- Illius, A.W. & I.J. Gordon 1992. Modelling the nutritional ecology of ungulate herbivores: evolution of body size and comparative interactions. Oecologia 89: 428-434.
- Ishmael, W.E. & O.J. Rongstad 1984. Economics of an urban deer-removal program. Wildl. Soc. Bull. 12: 394-398.
- IUCN 1987. Translocation of living organisms. IUCN-position Statement, as approved by the 22nd meeting of the IUCN Council, Gland, Switzerland.
- Jans, L. & H.J. Drost 1995. De Oostvaardersplassen. 25 jaar vegetatie-onderzoek. Flevovericht 382. Ministerie van Verkeer en Waterstaat, directie IJsselmeergebied, Lelystad.
- Jedrzejewska, B., H. Okarma, W. Jedrzejewski & L. Milkowski 1994. Effects of exploitation and protection on forest structure, ungulate density and wolf predation in Bialowieza Primeval Forest, Poland. J. Appl. Ecol. 31: 664-676.

- Jedrzejewska, B., W. Jedrzejewski, A.N. Bunevich, L. Milkowski & Z.A. Krasinski 1997. Factors shaping population densities and increase rates of ungulates in Bialowieza Primeval Forest (Poland and Belarus) in the 19th and 20th centuries. *Acta Theriol.* 42: 399-451.
- Jedrzejewski, W., B. Jedrzejewska, H. Okarma & A.L. Ruprecht 1992. Wolf predation and snow cover as mortality factors in the ungulate community of the Bialowieza National Park, Poland. *Oecologia* 90: 27-36.
- Jessup, D.A., J.W. Foster & W.E. Clark 1982. An electronic means of immobilizing deer: TASER. *Californian Veterinarian* 1: 31-34.
- Jeziarski, W. & A. Myrcha 1975. Food requirements of a wild boar population. *Polish Ecological Studies* 1: 61-83.
- Jones, D.M. 1984. Physical and chemical methods of capturing deer. *The Veterinary Record* 114: 109-112.
- Jong, C.B. de, P. Cornelissen & J.T. Vulink 1997. Grote grazers in de Oostvaardersplassen. Dieetsamenstelling op basis van faecesanalyse. Ministerie van Verkeer en Waterstaat. Rijkswaterstaat, Werkdocument 97.114X. RIZA, Lelystad.
- Joubert, E. 1972. The social organization and associated behaviour in the Hartmann zebra *Equus zebra hartmannae*. *Madoqua* 8: 49-53.
- Kalchreuter, H. 1994. Jäger und Wildtier. Auswirkungen der Jagd auf Tierpopulationen. Verlag Dieter Hoffmann, Mainz.
- Karssenbergh, D. 1996. PCRaster version2, manual, Department of Physical Geography, University of Utrecht, The Netherlands.
- Kay, R.N.B. 1985. Body size, patterns of growth, and efficiency of production in red deer. In: P.F. Fennessy & K.R. Drew (eds). *Biology of Deer Production*. Royal Soc. New Zealand, Bull. 22: 411-423.
- Kie, J.G., C.J. Evans, E.R. Loft & J.W. Menke 1991. Foraging behavior by mule deer: the influence of cattle grazing. *J. Wildl. Manage.* 55: 665-674.
- Kilpatrick, H.J., S.M. Spohr & A.J. DeNicola 1997. Darting urban deer: techniques and technology. *Wildl. Soc. Bull.* 25: 542-546.
- Klingel, H. 1967. Soziale Organisation und Verhalten freilebender Steppenzebras (*Equus quagga*). *Z. Tierpsychol.* 24: 580-624.
- Knotters, A.G. & F.H. Severijn 1998. Toelichting bij de vegetatiekaart Oostvaardersplassen 1996. Meetkundige Dienst, afdeling GAE, Delft.
- Kojola, I. & T. Helle 1993. Calf harvest and reproductive rate of reindeer in Finland. *J. Wildl. Manage.* 57: 451-453.
- Kolk, J.H. van der, R.A. van Nieuwstadt, R.E. van Dijk & G. Postma 1994. Hertenhouderij. Diergeneeskundig Memorandum 2: 1-44.
- Kossak, S. 1992. Foraging habits and behaviour of moose calves in virgin forests. *Acta Theriol.* 37: 51-61.
- Kramer, H. 1953. Elchwald. BLV Verlagsgesellschaft, München.
- Krasinska, M. 1967. Crosses of wisent and domestic cattle. *Acta Theriol.* 12: 67-79.
- Krasinska, M. & Z.A. Krasinski 1995. Composition, group size, and spatial distribution of European bison bulls in Bialowieza Forest. *Acta Theriol.* 40: 1-21.
- Krasinska, M., K. Cabon-Raczynska & Z.A. Krasinski 1987. Strategy of habitat utilization by European bison in the Bialowieza forest. *Acta Theriol.* 32: 147-202.
- Krasinski, Z.A. 1987. Dynamics and structure of the European bison population in the Bialowieza Primeval Forest. *Acta Theriol.* 23: 3-48.
- Krasinski, Z.A. 1991. Bison a relict of ancient times. Bialowieza.

- Krasinski, Z.A. & M. Krasinska 1992. Free ranging bison in Borecka Forest. *Acta Theriol.* 37: 301-317.
- Krebs, C.J. 1994. *The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Fourth Edition. Harper Collins College Publishers. New York.
- Krefting, L.W. 1974. *The ecology of the Isle Royale moose, with special reference to the habitat*. Agricultural Experimental Station, Univ. Minnesota. Technical Bulletin.
- Kuznetsov, G.V. 1987. Habitats, movements and interactions of moose with forest vegetation in USSR. *Swed. Wildl. Res., Suppl.* 1: 201-211.
- Lantinga, E.A. 1985. *Productivity of grasslands under continuous and rotational grazing*. Ph.D.thesis, Agricultural University, Wageningen.
- Leeper, R., G. Massei, M.L.Gorman & R. Aspinall. The feasibility of reintroducing wild boar (*Sus scrofa*) to Scotland: predictions from a geographical information system and a population viability analysis. *Mammal Review* (in press).
- Levins, R. 1968. *Evolution in changing environments*. Monographs in population biology Vol. 2. Princeton University Press.
- Loft, E.R., J.W. Menke & J.G. Kie 1991. Habitat shifts by mule deer: the influence of cattle grazing. *J. Wildl. Manage.* 55: 16-26.
- Loonen, M.J.J.E., M. Zijlstra & M.R. van Eerden 1991. Timing of wing moult in grey leg geese *Anser anser* in relation to the availability of their food plants. *Ardea* 79: 253-260.
- Lucich, G.C. & R.M. Hansen 1979. Autumn mule deer foods on heavily grazed cattle ranges in Northwestern Colorado. *J. Rangeland Manage.* 34: 72-73.
- Lykke, J. 1974. Moose management in Norway and Sweden. *Naturaliste Can.* 101: 723-735.
- MacArthur, R.H. & R. Levins 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *Amer. Natur.* 101: 377-85.
- MacCracken, J.G., V. van Ballenberghe & J.M. Peek 1993. Use of aquatic plants by moose: sodium hunger or foraging efficiency? *Can. J. Zool.* 71: 2345-2351.
- Massei, G., P.V. Genov & B.W. Staines 1996. Diet, food availability and reproduction of wild boar in a Mediterranean coastal area. *Acta Theriol.* 41: 307-320.
- May, R.M. 1973. *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press. Princeton.
- May, R.M. 1981. Models for single populations. In: R.M. May (ed.). *Theoretical ecology*. Blackwell Scientific. Oxford.
- May, R.M., G.R. Conway, M.P. Hassell & T.R.E. Southwood 1974. Time delays, density dependence and single-species oscillations. *J. Anim. Ecol.* 43: 747-770.
- McCort, W.D. 1980. *The behavior and social organization of feral asses (*Equus asinus*) on Ossabow Island, Georgia*. Ph.D. diss., Pennsylvania State, University Park.
- McCullough, D.R. 1979. *The George reserve deer herd: population ecology of a K-selected species*. University of Michigan Press, Ann Arbor. Michigan.
- McInnis, M.L. & M. Vavra 1986. Dietary relationships among feral horses, cattle and pronghorn in Southeastern Oregon. *J. Rangeland Manage.* 40: 60-66.
- Mech, L.D. 1970. *The wolf, the ecology and behavior of an endangered species*. Garden City, New York. The Natural History Press.
- Mengerink, G.W. & E.H.G. van Tellinggen 1996. *De Nieuwe Beheerder. Introductie van Elanden in de Oostvaardersplassen*. Afstudeerverslag IAHL, Velp.
- Merrigi, A. & O. Sacchi 1992. Habitat selection by wild boars in Northern Apennines (N. Italy). In: F. Spitz, G. Janeau, G. Gonzalez & S. Aulanger (eds). *Ongulés/Ungulates 91*. Proceedings of the international symposium 'Ongulés/Ungulates 91'. S.F.E.P.M.-I.R.G.M., Paris, France: 435-439.

- Messier, F. 1991. The significance of limiting and regulating factors on the demography of moose and white-tailed deer. *J. Anim. Ecol.* 60:377-393.
- Mitchell, B. & J.M. Crisp 1981. Some properties of red deer (*Cervus elaphus*) at exceptionally high population-density in Scotland. *J. Zool. Lond.* 193: 157-169.
- Muller, L.I., R.J. Warren & D.L. Evans 1997. Theory and practice of immunocontraception in wild mammals. *Wildl. Soc. Bull.* 25: 504-514
- Natuurverkenning 97 1997. IKC-N, IBN-DLO, SC-DLO en RIVM. Samson H.D. Tjeenk Willink bv, Alphen aan den Rijn.
- Nederland 2030-Discussienota 1997. Verkenning Ruimtelijke Perspectieven. Ministerie van Volkshuisvesting, Ruimtelijke Ordening en Milieubeheer, 's-Gravenhage.
- Nelson, K.J. 1980. Sterilization of dominant males will not limit the feral horse population. U.S. Forest Service, Rocky Mountains Forest and Range Experiment Station, Research Paper.
- Niethammer, J & F. Krapp 1986. *Handbuch der Säugetiere Europas*. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Nieuwdorp, E. 1998. Koniks in de Oostvaardersplassen: sociale structuur en veulensterfte. Stageverslag Hogeschool Delft.
- Noy-Meier, I. 1975. Stability of grazing systems: an application of predator-prey graphs. *J. Ecol.* 63:459-481.
- NRC, 1978. Subcommittee on Horse nutrition. Nutrient requirements of Horses, fourth revised edition. National Academy Press, Washington.
- Okarma, H., W. Jedrzejewski, K. Schmidt, R. Kowalczyk & B. Jedrzejewska 1997. Predation of Eurasian lynx on roe deer and red deer in Bialowieza Primeval forest, Poland. *Acta Theriol.* 42: 203-224.
- Olech, W. 1989. The participation of ancestral genes in the existing population of European bison. *Acta Theriol.* 34: 397-407
- Oloff, H.B. 1951. *Zur Biologie und Ökologie des Wildschweines*. Beiträge zur Tierkunde und Tierzucht, Band 2. Verlag Dr. Paul Schöps, Frankfurt.
- Østgård J. 1987. Status of moose in Norway in the 1970's and early 1980's. *Swed. Wildl. Res., Suppl.* 1: 63-68.
- Owen-Smith, R.N. 1988. Megaherbivores: the influence of very large body size on ecology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Owen-Smith, N. 1990. Demography of a large herbivore, the greater kudu in relation to rainfall. *J. Anim. Ecol.* 59:893-913.
- Peck, J.L. & J.E. Stahl 1997. Deer management techniques employed by the Columbus and Franklin County Park District, Ohio. *Wildl. Soc. Bull.* 25: 440-442.
- Peek, J.M. 1974. A review of moose food habits in North America. *Natur. Can.* 101: 195-215.
- Peterson, R.O. 1997. Ecological studies of wolves on Isle Royal. IRNHA. Michigan.
- Petrak, M. 1992. Vergleich der Lebensraumnutzung durch Dam- und Rehwild. *Allg. Forstzeitschr.* 6: 280-282.
- Pianka, E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4: 53-77.
- Poortinga, G. 1987. Elanden (*Alces alces*) in Nederland. Twee aanleidingen tot onderzoek naar de ecologie van de eland. *Huid en Haar* 6: 8-17.
- Prins, H.H.T. 1987. The buffalo of Manyara. Ph.D. Thesis, University of Groningen.
- Prins, H.H.T. 1996. Ecology and behaviour of the African Buffalo: social inequality & decision making. Chapman & Hall, London.

- Prins, H.H.T. 1998a. Competition between wildlife and livestock in Africa. In: H.H.T. Prins & J.G. Grootenhuis (eds). Costs and benefits of wildlife utilisation. Kluwer Academic, Boston.
- Prins, H.H.T. 1998b. Sterfte van runderen in natuurgebieden. *De Levende Natuur* 99: 108 - 114.
- Prins, H.H.T. & H. Olf 1998. Species-richness of African grazer assemblages: towards a functional explanation. In: D.M. Newberry, H.H.T. Prins & N.D. Brown (eds). Dynamics of Tropical Communities. Proceedings of the 37th symposium of the British Ecological Society, London. Blackwell Science: 449-490.
- Pucek, Z. 1986. *Bison bonasus* (Linnaeus, 1758). In: J. Niethammer & F. Krapp. Handbuch der Säugetiere Europas. Band II. Paarhufer. Aula Verlag, Wiesbaden.
- Putman, R.J. 1996. Competition and resource partitioning in temperate ungulate assemblages. Chapman & Hall. London.
- Putman, R.J. & S.K. Sharma 1987. Long term changes in New Forest deer populations and correlated environmental change, in Mammal Population Studies (ed. S. Harris), Symposia of the Zoological Society of London, 58: 167-79.
- Putman, R.J., J. Langbein, A.J.M. Hewison & S.K. Sharma 1996. Relative roles of density-dependent and density-independent factors in population dynamics of British deer. *Mammal Rev.* 26: 81-101.
- Raczynski, J. 1995. European bison pedigree book 1994. Bialowieza.
- Ralls, K., R.L. Brownell & J. Ballou 1980. Differential mortality by sex and age in mammals, with specific reference to the sperm whale. *Rep. Int. Whal. Comm (Special Issue 2)*: 233-243.
- Ratcliffe, P.R. 1987. Red deer population changes and the independent assessment of population size. *Symp. Zool. Soc. London* 58: 152-166.
- Rebollo, S., L. Robles & A. Gomez-Sal 1993. The influence of livestock management on land use competition between domestic and wild ungulates: sheep and chamois *Rupicapra pyrenaica parva* Cabrera in the Cantabrian Range. *Pirineos* 141-142: 47-62.
- Reimers, E., T. Ringberg & R. Sørungård 1982. Body composition of Svalbard reindeer. *Can. J. Zool.* 60: 1812-1821.
- Reinhardt, C., A. Reinhardt & V. Reinhardt 1986. Social behaviour and reproductive performance in semi-wild Scottish Highland cattle. *Appl. Anim. Behav. Sc.* 15: 125-136.
- Renecker, L.A. & R.J. Hudson 1985. Estimation of dry matter intake of free ranging moose. *J. Wildl. Manage.* 49: 785-792.
- Robbins, C.T., R.S. Podbielancik-Norman, D.L. Wilson & E.D. Mould 1981. Growth and nutrient composition of elk valves compared to other ungulate species. *J. Wildl. Manage.* 45: 172-186.
- Saether, B.E., R. Andersen, O. Hjeljord & M. Heim 1996. Ecological correlates of regional variation in life history of the moose *Alces alces*. *Ecology* 77: 1493-1500.
- Sale, P.F. 1974. Overlap in resource use and interspecific competition. *Oecologia* 17: 245-256.
- Salter, R.E. & R.J. Hudson 1980. Range relationships of feral horses with wild ungulates and cattle in western Alberta. *J. Rangeland Manage.* 33: 266-271.
- Sams, M.G., R.L. Lochmiller, C.W. Quall, Jr., D. M. Leslie & M. E. Payton 1996. Physiological correlates of neonatal mortality in an overpopulated herd of white-tailed deer. *J. Mammal.* 77: 179-190.

- Sand, H. 1996. Life history strategies in moose (*Alces alces*): geographical and temporal variation in body growth and reproduction. PhD Thesis, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala.
- Sasimowski, E., R. Kolstrung & S. Pietrzak 1994. Wiek pierwszego zabicia młodych kłaczy kuców felińskich, koników polskich i innych warunkach wolnego stanowienia. *Medycyna Weterynaryjna*, 50: 198-200.
- Schaefer, J.A. & F. Messier 1995. Winter foraging by muskoxen: a hierarchical approach to patch residence time and cratering behaviour. *Oecologia* 104: 39-44.
- Schmitz, O.J. & T.D. Nudds 1994. Parasite-mediated competition in deer and moose: how strong is the effect of meningeal worm on moose? *Ecol. Appl.* 4: 91-103.
- Schwartz, C.C., W.L. Regelin & A.W. Franzmann 1987. Seasonal weight dynamics of moose. *Swed. Wildl. Res., Suppl.* 1: 301-310.
- Schwartz, C.C., M.E. Hubbert & A.W. Franzmann 1988. Energy requirements of adult moose for winter maintenance. *J. Wildl. Manage.* 52: 26-33.
- Silver, H., N.F. Colovos, J.B. Holter & H.H. Hayes 1969. Fasting metabolism of white-tailed deer. *J. Wildl. Manage.* 33: 490-498.
- Sinclair, A.R.E. 1989. Population regulation in animals. In: Cherrett, J.M. (ed.). *Ecological concepts*. Blackwell Scientific, Oxford.
- Sinclair, A.R.E. & M. Norton-Griffith 1982. Does competition or facilitation regulate migrant ungulate populations in the Serengeti? A test of hypothesis. *Oecologia* 53: 364-369.
- Singer, F.J. 1981. Wild pig populations in national parks. *Environ. Manage.* 5: 263-270.
- Singer, F.J. & B.B. Ackermann 1981. Food availability, reproduction and condition of wild boar in the Great Smokey Mountains National Park. United States Department of Interior, Upland Field Research Laboratory, report 43.
- Singer, F.J., W.T. Swank & E.E.C. Clebsh 1984. The effects of wild pig rooting in a deciduous forest. *J. Wildl. Manage.* 48: 464-473.
- Singer, F.J., A. Harting, K.K. Symonds & M.B. Coughenour 1997. Density dependence, compensation, and environmental effects on elk calf mortality in Yellowstone National Park. *J. Wildl. Manage.* 61: 12-25.
- Skogland, T. 1985. The effects of density dependent resource limitation on the demography of the wild reindeer. *J. Anim. Ecol.* 54: 359-374.
- Skogland, T. 1990. Density dependence in a fluctuating wild reindeer herd: maternal vs offspring effects. *Oecologia* 84: 442-450.
- Soest, P.J. van 1983. *Nutritional ecology of the ruminant*. O&B Books Inc., Oregon.
- Soulé, M.E. 1987. *Viable populations for conservation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Taber, R.D. & R.F. Dasman 1957. The dynamics of three natural populations of the deer *Odocoileus hemionus columbianus*. *Ecology* 38: 233-246.
- Theberge, J.B. & D.A. Gauthier 1985. Models of wolf-ungulate relationships: when is wolf control justified? *Wildl. Soc. Bull.* 13: 449-58.
- Tisdell, C.A. 1982. *Wild pigs: environmental pest or economic resource?* Pergamon Press, Sydney.
- Tisserand, J.L. 1988. III. 3. Non-ruminant herbivores; horses and rabbits. *Livestock Production Science* 19: 279-288.
- Torbit, S.C., L.H. Carpenter, D.M. Swift & A.W. Alldredge 1985. Differential loss of fat and protein by mule deer during winter. *J. Wildl. Manage.* 49: 80-85.

- Tufto, J., R. Andersen & J. Linnell 1996. Habitat use and ecological correlated home range size in a small cervid: the roe deer. *J. Anim. Ecol.* 65: 715-724.
- Van de Koppel, J. 1996. Trophic interactions in gradients of primary productivity. Proefschrift. RUG. Groningen.
- Van de Koppel, J. & H.H.T. Prins 1996. The importance of herbivore interactions for the dynamics of African savanna woodlands: a hypothesis. In: J. van de Koppel. 1996. Trophic interactions in gradients of primary productivity. Proefschrift. RUG. Groningen.
- Van der Wal, R. 1998. Defending the marsh: herbivores in a dynamic coastal ecosystem. Ph. D. Thesis, University of Groningen.
- Van Wieren, S.E. 1988. Runderen in het bos. IVM-VU. Amsterdam.
- Van Wieren, S.E. 1996. Digestive strategies in ruminants and nonruminants. Ph.D. Thesis, Wageningen University.
- Van Wieren, S.E. & G.W.T.A. Groot Bruinderink 1989. Het edelhert (*Cervus elaphus*) en het wilde zwijn (*Sus scrofa*) in de Oostvaardersplassen. *Huid en Haar* 2/3: 84-89.
- Vera, F. 1988. De Oostvaardersplassen. Van spontane natuuruitbarsting tot gerichte natuurontwikkeling. IVN, Grasduinen-Oberon.
- Vera, F. 1997. Metaforen voor de wildernis. Eik, hazelaar, rund en paard. Diss. Landbouwwuniversiteit Wageningen, Wageningen.
- Vincent, J.P., E. Bideau, A.J.M. Hewison & J.M. Angibault 1995. The influence of increasing density on body weight, kid production, home range and winter groups in roe deer (*Capreolus capreolus*). *J. Zool. Lond.* 236: 371-382.
- Webster, A.J. 1999. Heat exchanges and energy balances of grazing animals. *Deer* 11: 6-8.
- Welander, J. 1995. Are wild boar a future threat to the Swedish flora? *Ibex* 3: 165-167.
- Wetering, B. van de, W.M. van Vliet & J.T. Vulink 1992. Voedseloecologie van Konikpaarden: onderzoek naar dieetsamenstelling, gewicht en tijdsbesteding van drie merries en drie veulens. Intern rapport Rijkswaterstaat, Lelystad.
- Whitehead, G. K. 1972. *Deer of the world*. Constable and Company, London.
- Wiens, J.A. 1989. *The ecology of bird communities*. Vol. 2 Processes and variations. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wolkers, J. 1993. Undernutrition in wild boar (*Sus scrofa*) and red deer (*Cervus elaphus*). PhD thesis, Utrecht University.
- Wood, G.W. & R.H. Barrett 1979. Status of wild pigs in the United States. *Wildl. Soc. Bull.* 7: 237-246.
- Wood, G.W. & D.N. Roark 1980. Food habits of feral hogs in coastal South Carolina. *J. Wildl. Manage.* 44: 506-510.
- Worm, P.B. 1998. Terreingebruik van hoefdieren in het Nationaal Park Veluwezoom. IBN-rapport 344. DLO-Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.
- Young, T.P. 1994. Natural die-offs of large mammals: implications for conservation. *Conserv. Biol.* 8: 410-418.
- Young, V.R. & N.S. Scrimshaw 1971. The Physiology of Starvation. *Scientific American* 225: 14-21.
- Zeiler, J.T. & L.I. Kooistra 1998. Parklandschap of oerbos? Interpretatie van het pre-historische landschap op basis van dieren- en plantenresten. *Lutra* 40: 65-76.

COMMENTAAR REFERENTEN

Referent 1.

Geert Groot Bruinderink
Instituut voor Bos en Natuuronderzoek (IBN-DLO)
Postbus 23,
NL 6700 AA Wageningen.

Datum : 20 mei 1999
Onderwerp : Beoordeling WetSpace model

Beste Geert,

Hierbij mijn commentaar op het WetSpace Model. Ik heb het stuk met veel interesse gelezen. Over het algemeen vind ik het een goede studie, al heb ik wel wat kritiek op een aantal punten. Ik heb daarnaast van Sip van Wieren begrepen dat een belangrijk doel was van deze studie de voedselbeschikbaarheid voor ganzen in onder verschillende beheerscenario's in kaart te brengen. Ik vind dat dit onvoldoende naar voren komt in het rapportdeel wat ik gelezen heb. Ik kreeg zelf de indruk dat het vooral om de hoefdieren ging, en dat de ganzen maar bijzaak waren (zie bijvoorbeeld de nogal korte paragraaf op blz. 59). Deze mening is wel wat gekleurd door mijn eigen interesse in ganzen.

Ik heb aan mijn beoordeling mijn antwoorden op de vragenlijst toegevoegd. Daar ik een aantal vragen niet zo nuttig vind, raad ik jullie aan dit niet toe te voegen aan jullie rapport. Ik heb het bijgevoegd, voor het geval je het interessant vindt.

Indien er nog vragen zijn over mijn stuk, dan ben ik natuurlijk altijd bereid deze te beantwoorden.

Met hartelijke groeten,

Johan van de Koppel,
Rozemarijnstraat 9
4461 BZ Goes.
Tel: 0113-222282

Kwaliteitsbeoordeling van het begrazingsmodel WETSPACE

Hieronder volgt een beoordeling van de opbouw en het functioneren van het model WETSPACE, gebaseerd op een deelrapport van het IBN-DLO waarin dit model beschreven wordt. Het rapport geeft geen wiskundige beschrijving van het model. Ik kan ten dien gevolge de precieze formulering van het model niet beoordelen. Op basis van het rapport kan echter wel de basale opbouw, de aannames die daaraan te grondslag liggen, en de betrouwbaarheid van de voorspellingen geëvalueerd worden.

Algemene indruk

Het model WETSPACE beschrijft de populatieontwikkeling van drie herbivoren en de vegetatie waarop deze herbivoren foerageren, in de Oostvaardersplassen. Het model geeft een grondige beschrijving van de groei van de vegetatie en de populatiedynamiek van hoefdieren. Naar mijn mening kan dit model redelijk betrouwbaar de verschillen tussen de onderzochte scenario's, binnen de onderzochte periode, weergeven.

Ruimtelijke benadering

Het model geeft een ruimtelijk expliciete beschrijving van de vegetatie met een resolutie van 1 ha. Alhoewel ook op een kleinere schaal nog veel ruimtelijke variabiliteit te vinden is, lijkt mij deze schaal een goede keuze. Een exacte beschrijving van vegetatiepatronen vereist hoogstwaarschijnlijk een resolutie van vierkante meters, hetgeen leidt tot een onhanteerbaar groot model. Het model laat heterogeniteit binnen een ruimtelijke eenheid (rastercel) toe door de bedekking van de verschillende vegetatietypen binnen een cel te beschrijven. Hierdoor wordt ruimtelijke variatie op kleinere schaal impliciet meegenomen.

Het model bestaat grofweg uit vier onderdelen: een vegetatiegroei component, een component dat de begrazing door zowel hoefdieren als ganzen beschrijft, en een component dat de populatiedynamiek van de hoefdieren beschrijft.

De vegetatie

Het model voorspelt de productie van de vegetatie als functie van de lichtopname. Hierbij wordt impliciet aangenomen dat de productie van de vegetatie niet gelimiteerd wordt door de beschikbaarheid van nutriënten of water. Het energiegebruik en de allocatie van energie over de verschillende onderdelen van de plant zijn grondig gemodelleerd. Een juiste beschrijving van de allocatie naar verschillende onderdelen van de plant is belangrijk omdat het de structuur, de verteerbaarheid, en de beschikbaarheid van opslagorganen als wintervoedsel voor herbivoren sterk beïnvloedt.

Naar mijn mening onderschat het model de mogelijkheden voor planten om zich over het gebied te verspreiden. Het model beschouwt alleen passieve verspreiding tussen naburige cellen. Herbivoren kunnen echter een belangrijke vector vormen voor de verspreiding van planten via hun vacht, hoeven of feces (Bakker). Daarnaast zou ook kieming vanuit de zaadbank kunnen plaatsvinden wanneer de vegetatie door de hoefdieren wordt opengetrapt. Dit geeft planten de mogelijkheid zich snel over het hele gebied te verspreiden. Ik verwacht echter niet dat dit de voorspelde populatieontwikkeling van de herbivoren belangrijk zal beïnvloeden.

Een gebrekkige kant van het model is het ontbreken van een staand dood organisch materiaal (SDOM) compartiment. SDOM kan een belangrijke belemmerende factor zijn voor begrazing van de vegetatie. Ik kom daar in het volgende onderdeel op terug.

Begrazing

Selectie van cellen door herbivoren, en de begrazingsdruk die daar het gevolg van is, wordt bepaald door de beschikbare hoeveelheid energie in een cel. Dit wordt beïnvloed door de vegetatiebiomassa en -samenstelling. De herbivoren gebruiken de vegetatie naar verhouding van de beschikbare energie. Dit leidt tot een ideaal-vrije verdeling van herbivoren, wat een algemeen geaccepteerde benadering is voor niet-territoriale dieren. Het model houdt ook rekening met de structuur van de vegetatie. Een hoge vegetatie kan de

foerageerefficiëntie van ganzen aanmerkelijk verlagen. In het geval van de ganzen houdt het model rekening met de structuur van de vegetatie door een minimale en maximale begraasbare vegetatiehoogte mee te nemen. Voor de hoefdieren wordt alleen een minimale vegetatiehoogte in beschouwing genomen.

Op één punt blijft het model wat aangaat de modellering van de foerageerefficiëntie in gebreke. Het model houdt geen rekening met de effecten van SDOM op de kwaliteit en structuur van de vegetatie. Vooral door tijdelijk lage begrazingsdruk, zoals in het icrash scenario, kan een grote hoeveelheid dood materiaal accumuleren in relatief korte tijd (1 à 2 jaar). Accumulatie van SDOM leidt tot verdunning van de hoeveelheid verteerbaar voedsel, en kan de foerageerefficiëntie van ganzen aanmerkelijk verlagen (Van der Wal 1998), zelfs wanneer de voedselitems zelf van goede kwaliteit zijn. Het ontbreken van SDOM in het model kan leiden tot een overschatting van de begrazing door en de voedselbeschikbaarheid voor ganzen.

Populatiedynamiek

Het model geeft een uitgebreide beschrijving van de populatiedynamiek van hoefdieren, rekening houdend met de opbouw van vetreserves en verschillen tussen leeftijdklassen. Dit lijkt mij een juiste aanpak. Op deze wijze kan een redelijk betrouwbaar beeld geschetst worden van de toestand van hoefdieren gedurende het jaar, en de effecten van periodes van voedseltekorten op de mortaliteit en op de productie van jongen.

De veranderingen in de aantallen ganzen worden veel minder uitgebreid beschreven. Het model neemt aan dat het gansbezoek onafhankelijk is van de beschikbaarheid van voedsel in het doelgebied. Onderzoek op Schiermonnikoog en andere waddeneilanden heeft uitgewezen dat de dichtheid echter sterk kan variëren in reactie op tijdelijk verschillen in voedselbeschikbaarheid (bijv. Prins en Ydenberg 1985). Om deze reden denk ik dat het model de graasdruk door ganzen gedurende periodes met weinig plantaardige productie of hoge graasdruk door hoefdieren zal overschatten. Dit zal leiden tot een sterker effect van voedselcompetitie op hoefdieren dan in werkelijkheid zal plaatsvinden, vooral wanneer ganzen de vegetatiehoogte terugbrengen tot een niveau dat aanmerkelijk lager is dan de minimale graashoogte van de hoefdieren.

Modelvoorspellingen

Hoefdieren

Het model kan een goed inzicht geven in de verschillen tussen de onderzochte scenario's gedurende de onderzochte periode. Veranderingen in de voorspelde populatiegroottes in het scenario met alle hoefdiersoorten zijn te verwachten wanneer een langere periode gesimuleerd wordt. De edelhertpopulatie is nog niet stabiel na 20 jaar, en een verdere toename van de populatie kan leiden tot afname van de aantallen runderen en/of paarden. Het is echter niet te verwachten dat een van de hoefdiersoorten uit het systeem zal verdwijnen als het gevolg van competitie (in het model), daar er duidelijk nichedifferentiatie optreedt.

Gezien de onzekerheden in parameterwaarden en weerpatronen zijn de absolute waardes van de voorspelling beperkt betrouwbaar (zoals onderkent wordt in het rapport).

Ganzen

Het model voorspelt dat de voedselbeschikbaarheid voor ganzen tijdens het voorjaar, de zomer, en het najaar voldoende is om de aanwezige ganzen van voedsel te voorzien. Gedurende de winterperiode voorspelt het model dat er onvoldoende voedsel aanwezig is. Aan de implicaties voor de ganzen van de verschillende scenario's zou wat meer aandacht geschonken kunnen worden in het rapport. De consequenties van het reductie en crash scenario voor de voedselbeschikbaarheid van ganzen wordt niet toegelicht. Neemt de voedselbeschikbaarheid toe, of juist af door toenemende veruiging?

Betrouwbaarheid

De voorspellingen lijken mij kwalitatief gezien tamelijk robuust. Variaties in het weer en onzekerheden in

de parameterwaardes maken kwantitatieve voorspellingen onzeker.

Zoals ook benadrukt wordt in het rapport, gaat het model uit van een standaard weerpatroon voor elk jaar. Veranderingen in dit patroon kunnen belangrijke gevolgen hebben voor de populatiedynamiek van de herbivoren. Strenge winters met veel sneeuw kunnen de voedselbeschikbaarheid belangrijk beïnvloeden. Zeer natte winters kunnen leiden tot een reductie van het oppervlak dat toegankelijk is voor hoefdieren, en kunnen mogelijk leiden tot een hogere vatbaarheid van herbivoren voor ziektes en parasieten. Het incorporeren van deze aspecten in het model, zoals gesuggereerd door de auteurs, zal de voorspellende kracht van het model nauwelijks verbeteren, omdat weersfluctuaties niet te voorspellen zijn. Alhoewel ik niet verwacht dat de draagkracht van het systeem belangrijk beïnvloed wordt door weersfluctuaties, kunnen weersfluctuaties leiden tot onderschatting van de tijd die nodig is voor het bereiken van de 'maximale' dichtheid aan hoefdieren. Het is wellicht een goede exercitie verschillende winterpatronen te modelleren om een reikwijdte aan te geven waarbinnen de populatieontwikkeling zal vallen.

Waarom niet mechanisch? met landen?

Onzekerheid- en gevoeligheidsanalyse

De onderzoekers geven in het rapport een uitgebreide beschrijving van de onzekerheden in de procesbeschrijving en parameterwaardes. Er wordt echter geen analyse gegeven van de gevolgen van deze onzekerheden op de modelvoorspellingen, bijvoorbeeld met behulp van Monte-Carlo technieken. Dit zijn echter nogal tijdrovende methodes, en ik kan niet beoordelen of daar ruimte voor was binnen het project.

Enkele kanttekeningen bij de eindconclusies van het rapport

De conclusie dat er stabiele populaties ontstaan van runderen en paarden gaat voorbij aan de gevolgen van competitie tussen de soorten op langere termijn, als gevolg van verdere toename van de edelhert populaties. Dit is, voor zover blijkt uit het rapport, nog onvoldoende onderzocht.

De conclusie dat de ontwikkeling in de vegetatie in de verschillende scenario's geen invloed heeft op de voedselbeschikbaarheid wordt beïnvloed door de afwezigheid van staand dood organisch materiaal in het model. Wanneer in de reductiescenario's dood organisch materiaal accumuleert, zal dit de beschikbaarheid van voedsel voor ganzen negatief kunnen beïnvloeden. Dit aspect wordt niet onderkend in dit model.

Genoemde literatuur:

- Prins, H.H.T. & Ydenberg, R.C. 1985. Vegetation growth and a seasonal habitat shift of the barnacle goose (*Branta leucopsis*). *Oecologia* 66:122-125.
- Van der Wal, R., Van de Koppel, J. and Sagel, M. 1998. On the relation between herbivore foraging efficiency and plant standing crop: An experiment with barnacle geese. *Oikos* 82: 123-130.

Ik wil graag benadrukken dat alhoewel ik enige ervaring heb met het modelleren van plant-herbivoor systemen, de echte experts de mensen zijn die dit model gemaakt hebben. Dit vooral omdat zij het systeem veel beter kennen dan ik. Het is verstandig om hen de mogelijkheid te geven te reageren op mijn commentaar.

Hoogachtend,

Dr. Johan van de Koppel,
Rozemarijnstraat 9,
4461 BZ Goes.

**Vragenlijst voor een kwaliteitsbeoordeling van het WETSPACE model.
(Voor intern gebruik binnen het IBN-DLO)**

1. Algemene concepten van het model

- *Onderschrijft u de voorgestane uitgangspunten m.b.t. de dieetkeuze van de grazers?*
De dieetkeuze van de herbivoren wordt per maand bepaald, en is gebaseerd op verschillen in de beschikbaarheid en de metabolische energie tussen de planten. Op deze manier kunnen zowel de effecten van veranderingen in de vegetatie op de herbivoren als de effecten van de herbivoren op de verschillende plantensoorten adequaat gemodelleerd worden.
- *Onderschrijft u de voorgestane benadering t.a.v. het terreingebruik van de grazers?*
De herbivoren gebruiken de vegetatie naar verhouding van de beschikbare energie. Dit leidt tot een ideaal-vrije verdeling van herbivoren, wat een algemeen geaccepteerde benadering is voor niet-territoriale dieren.
- *Onderschrijft u de aannames m.b.t. populatieregulerende en limiterende factoren van de herbivorenpopulaties?*
De populatieregulatie van herbivoren wordt in het model bepaald door de voedselbeschikbaarheid en de vetreserves van de dieren. Dit lijkt me de juiste benadering.

2. Structuur van het model

- *Heeft het model een logische en doorzichtige structuur?*
Een wiskundige beschrijving van het model is mij niet geleverd, en ik kan ten dien gevolge de structuur niet beoordelen.
Beschrijft het model de belangrijkste processen wat betreft de vegetatiedynamiek?
De belangrijkste processen zijn in het model geïncorporeerd, aangenomen dat de groei van de vegetatie alleen bepaald wordt door de lichtopname, en dat nutriëntenlimitatie niet van belang is in de Oostvaardersplassen.
- *Beschrijft het model de belangrijkste processen wat betreft de dynamiek van de herbivorenpopulaties?*
Zie punt 1.3
- *Beschrijft het model de belangrijkste interacties tussen de vegetatie en de grazers?*
De dieetkeuze en de ruimtelijke aspecten van de begrazing worden meegenomen in het model. Het belang van dood organisch materiaal wordt naar mijn mening onderschat.
- *Wordt er adequaat omgegaan met de plaats van ganzen in het systeem?*
Nee. De aanname dat het aantal ganzen onafhankelijk is van de voedselbeschikbaarheid kan leiden tot een overschatting van de consumptie door ganzen. Daarnaast kan het ontbreken van dood materiaal in het model leiden tot een overschatting van de begrazing door en de voedselbeschikbaarheid voor ganzen.
- *Is de mate van detaillering van het model adequaat gezien het ambitieniveau?*
Ja.

3. Ruimtelijke benadering

- *Onderschrijft u het belang van en de noodzaak voor een ruimtelijke benadering?*
Ja. De mogelijkheden voor nichedifferentiatie tussen de hoefdieren zou onderschat kunnen worden wanneer ruimtelijke differentiatie buiten beschouwing gelaten zou zijn.
- *Is de ruimtelijke benadering op de juiste wijze vorm gegeven in het model?*
Over het algemeen wel. De dispersie door planten wordt, naar mijn mening, onderschat in het model. De consequenties hiervan zijn echter beperkt.
- *Is het schaalniveau adequaat gekozen?*
Ja. Verdere verfijning zou leiden tot een onhanteerbaar groot model.

4. Invoerparameters

- *Zijn de belangrijkste invoerparameters benoemd?*
- *Zijn er geen belangrijke invoerparameters over het hoofd gezien?*
(2x dezelfde vraag). Een wiskundige beschrijving van het model is mij niet geleverd, en ik kan daardoor de samenhang van de parameters niet beoordelen.
- *Heeft u vertrouwen in de waarde van de belangrijkste invoerparameters?*

Mijn expertise licht vooral op het vlak van de modellen. De realiteitswaarde van de parameters kan ik daarom niet goed beoordelen.

- *Zijn de belangrijkste invoerparameters voldoende onderbouwd met onderzoeksgegevens?*
De meeste parameterwaardes lijken gebaseerd te zijn op een of enkele studies. Daardoor is het niet mogelijk objectief beeld te verkrijgen (voor de onderzoekers) van de geschiktheid van parameterwaardes. De beschikbaarheid van geschikte parameterwaardes voor ecologische modellen is echter zeer beperkt, en ik heb er vertrouwen in dat de onderzoekers de mogelijkheden optimaal benutten.

5. *Kwaliteit van het model*

- *Hoe kenschetst u de kwaliteit van het model in termen van goed, matig, of slecht?*
Ik verwacht dat het model de verschillen tussen de scenario's redelijk goed beschrijft.
- *Is het model op de juiste wijze gekalibreerd?*
- *Uit het rapport blijkt niet dat het model gekalibreerd behoefde te worden (Dit is een pluspunt!).*
- *Is de gekozen tijdschaal van een maand adequaat?*
Lijkt mij wel.
- *Is er voldoende aandacht besteed aan een gevoeligheidsanalyse?*
- *Is er voldoende aandacht besteed aan een onzekerheidsanalyse?*
(Laatste 2 vragen) De onderzoekers geven in het rapport een uitgebreide beschrijving van de onzekerheden in de procesbeschrijving en parameterwaardes. Er wordt echter geen analyse gegeven van de gevolgen van deze onzekerheden op de modelvoorspellingen, bijvoorbeeld met behulp van Monte-Carlo technieken. Dit zijn echter nogal tijdrovende methodes, en ik weet niet of daar ruimte voor was binnen het project.

6. *Betrouwbaarheid van de modeluitkomsten*

- *Heeft u vertrouwen in de door het model voorspelde vegetatieontwikkelingen onder invloed van de grazers?*
De voorspellingen lijken mij kwalitatief gezien tamelijk robuust. Variaties in het weer en onzekerheden in de parameterwaardes maken kwantitatieve voorspellingen onzeker.
- *Heeft u vertrouwen in de door het model voorspelde aantallen en de dynamiek van de herbivorenpopulaties?*
Zie vorig punt.
- *Zijn de modeluitkomsten plausibel?*
Daar ik zelf geen ervaring heb met de populatiedynamiek van wilde hoefdieren, kan ik daar geen uitspraken over doen.

Referent 2.

Kwaliteitsbeoordeling WETSPACE model

M.F. Wallis de Vries

De Vlinderstichting, Wageningen

Algemene opmerkingen

Het realiseren van een ruimtelijk expliciet model voor interacties tussen vegetatie en herbivoren is een belangrijke uitdaging. Zowel vanuit de beheerspraktijk als vanuit de wetenschap is er grote behoefte aan om meer inzicht te krijgen in de dynamiek van begraasde systemen. Modellen vervullen hierbij een belangrijke rol als toets voor de synthese van kennis en als instrument voor verkenning van dosis-effect relaties en van de werking van interacties tussen factoren. Daarom is de ontwikkeling van het WETSPACE model van harte toe te juichen.

WETSPACE heeft een duidelijke structuur waarbij de belangrijkste processen van ten eerste plantaardige productie en concurrentie, ten tweede de dynamiek van herbivorenpopulaties voor verschillende soorten en ten derde de interacties tussen de twee door het proces van selectieve begrazing in regels worden gevat. Het resultaat is veelbelovend en biedt een goede basis, maar vereist wel nog iets meer ambitie. Bij ambities past echter ook scherpe kritiek. Deze heb ik in het volgende dan ook niet nagelaten en wel op vier hoofdpunten:

Ten eerste is de wetenschappelijke verantwoording minimaal. Er wordt nu erg sterk de nadruk gelegd op de concrete situatie van de Oostvaardersplassen. Een goed model is echter binnen zekere grenzen algemeen geldig, de Oostvaardersplassen vormen 'slechts' een case-study. Indien het streven naar algemene geldigheid teveel op de achtergrond blijft, zal het lot voor het model zijn om beperkt te blijven tot een lokale exercitie, terwijl het de potentie heeft voor een veel groter bereik. De verwijzing naar literatuur in de tekst is met uitzondering van de herkomst van de herbivorenparameters nagenoeg afwezig. Dit maakt het slecht mogelijk om te beoordelen op welke gronden bepaalde principes zijn gebaseerd. Ook zouden de gemaakte keuzes beter verdedigd hebben dienen te worden. Nu wordt het model in de eigen discussie op losse schroeven gezet zonder dat er een verdediging op volgt. Het kan zijn dat de verantwoording nog uitgewerkt moet worden, maar ik kan alleen reageren op de huidige versie.

Ten tweede kan worden geconstateerd dat de presentatie van het model op meer punten onaf oogt. Ook de beschrijving van het model zelf is uiterst matig. Een schematische aanpak met de omschrijving van subroutines en het aangeven van mathematische verbanden tussen belangrijke variabelen was op zijn plaats geweest. Nu blijft er teveel onduidelijk.

Ten derde zijn er natuurlijk onvermijdelijke inhoudelijke punten van kritiek, zoals hieronder toegelicht, maar deze kritiek is relatief mild. Belangrijkste punten hiervan zijn dat er niet is gewerkt met klimatologische variatie tussen jaren en dat de invoerparameters vooral wat betreft de voedselkwaliteit niet voldoende zorgvuldig zijn opgesteld.

Ten vierde, en dit is het belangrijkste punt, is er geen sprake geweest van een fase van validatie van het model. Dit had op onderdelen zeker kunnen gebeuren en dus ook moeten gebeuren. De waarde van het model dreigt hierdoor ernstig te verzwakken. Het gevolg is bijvoorbeeld dat de waarde van de huidige scenario-analyses volstrekt niet te beoordelen is, zodat deze analyses eigenlijk weinig betekenis hebben, behalve dat ze laten zien dat het model plausible resultaten geeft.

Om de bruikbaarheid van WETSPACE te garanderen zal er eerst een fase van validatie en zo nodig bijstelling uitgevoerd moeten worden. Het zou zeer te betreuren zijn als er op grond van een verkeerde zuinigheid geen middelen voor deze essentiële fase beschikbaar zouden zijn. Mocht dit echter lukken dan lijkt WETSPACE veel potentie te hebben. Een volgende stap zou dan zijn om te werken aan een model met een grotere algemene geldigheid dat ook in andersoortige situaties kan worden benut.

Antwoorden vragenlijst

Gekozen gradatie in mogelijke antwoorden: nee, grotendeels niet, matig, niet geheel, ja

1. Algemene concepten

Onderschrijft u:

– *de voorgestane uitgangspunten m.b.t. dieetkeuze grazers?* Niet geheel

Het is binnen dit voedselrijke systeem terecht dat selectie plaats vindt op grond van energie en niet op basis van mineralen. Probleem is dat er naast selectie op verteerbaarheid tussen soorten sprake is van verschillen in preferentie van verschillende soorten, met name van gras en houtigen. Edelherten zijn meer tot browsen geneigd dan runderen en die weer meer dan paarden. Deze preferentie is moeilijk vast te pinnen, behalve door bijvoorbeeld expliciete een preferentie-coëfficiënt in te voeren en deze te betrekken in de weging van het aanbod naar energie. Dit zou een mogelijkheid zijn op grond van bijv. de data van Van Wieren (1996).

In het huidige systeem is deze preferentie echter via een achterdeur opgenomen, want verdisconteerd via de verteerbaarheid (bijv. een verteerbaarheid van nul voor Vlier bij paarden niet omdat dit de werkelijke waarde is, maar omdat paarden een hekel hebben aan Vlier, vermoedelijk vanwege secundaire plantengestoffen). Deze verwerking van de preferentie is natuurlijk te verdedigen, maar dan moet het wel expliciet worden gesteld dat de parameter in Tabel 9 een selectie-index betreft en niet puur de verteerbaarheid. Overigens is het niet geheel duidelijk wat de voedselwaarde van de cel bepaalt: het product van biomassa en verteerbaarheid? In dat geval kan een cel met een erg hoge biomassa van lage verteerbaarheid hogere scoren dan een cel met een matige biomassa van hoge verteerbaarheid. Omdat de opnamesnelheid van energie in de tweede cel hoger is (evenals de uiteindelijke dagelijkse opname) zou de tweede cel het hoogste moeten scoren. Als dat in het model niet zo is, lijkt mij dat het algoritme moet worden aangepast.

Verder is ook onduidelijk wat er bedoeld wordt met de uitleg dat de begrazing per cel wordt verdeeld over de plantensoorten imet het aandeel dat de plant levert aan het totale aanbod aan energie (ME)_i. Hier geldt min of meer dezelfde redenering: de selectie zou op kwaliteit moeten gebeuren tenzij de biomassa beneden een drempelwaarde valt, anders wordt er in veel gevallen alsnog op kwantiteit gekozen.

– *de voorgestane benadering t.a.v. het terreingebruik van de grazers?* Niet geheel

Het is denk ik terecht dat ervan wordt uitgegaan dat de begrazingsdruk grotendeels wordt gestuurd door het voedselaanbod. Sociale interacties zijn niet als aparte factor meegenomen, wat bijv. het voorkomen van perifere individuen uitsluit. De begrazingsdruk zal dus vermoedelijk meer verspreid zijn dan voorspeld wordt. Er bestaat echter onvoldoende kennis om deze effecten te kwantificeren en bovendien bepalen zij waarschijnlijk slechts een kleine fractie van de begrazingsdruk. Hoogstens zou er een spreidingsfactor kunnen worden geïntroduceerd.

Een punt van kritiek is wel dat er wordt gesteld dat selectie plaats vindt op grond van het Marginal Value Theorem. Dit klinkt heel geleerd maar het is fout. Er is namelijk geen enkele afweging tussen energieopname en reistijd, omdat reistijd niet in het model zit - sterker: er vindt geen enkele daadwerkelijke verplaatsing van de dieren plaats (met bijbehorende energiekosten). Nu is het aannemelijk te maken dat op een tijdschaal van een maand verplaatsing niet echt relevant is, maar het opvoeren van het MVT is in elk geval niet aan de orde (het gaat puur om een keuze naar energie-opbrengst). Het is een omissie dat het weglaten van verplaatsing niet wordt verantwoord in de toelichting, ook al is dat zeer wel mogelijk. (zie verder de opmerkingen onder punt 3)

– *de aannames m.b.t. populatieregulerende en limiterende factoren van de herbivorenpopulaties?* Ja

Het is verantwoord om te stellen dat het voedselaanbod de regulerende en limiterende factor is. Predatie is in dit systeem niet van toepassing en zelfs dan is de rol ervan niet per se overheersend. Ziektes en parasieten zullen vermoedelijk niet snel een belangrijke rol spelen.

Het is eveneens terecht om de sterfte vooral bij de juvenielen te laten plaatsvinden. Het blijft echter niet geheel duidelijk hoe de sterfte door voedselgebrek bij adulten optreedt. Uit de toelichting maak ik op dat dit alleen het geval is wanneer er 50% of meer aan gewichtsverlies optreedt. Aangezien er alleen met

gemiddelden wordt gewerkt betekent dit dat dan van 49% op 50% gewichtsverlies de adulte sterfte toeneemt van 0 tot 100%. Dit is natuurlijk niet reëel. Dat er bij minder dan 50% verlies geen sterfte optreedt is onwaarschijnlijk, zeker omdat veel auteurs de drempel al bij 30% verlies leggen. Het lijkt mij beter om een positief curvilineair verband tussen gewichtsverlies en sterfte te veronderstellen, waarbij de sterfte 0 is bij een verlies van minder dan 10% en daarboven toeneemt tot bijv. 100% bij 60% gewichtsverlies.

Overigens is het ook niet geheel duidelijk hoe het gewichtsverlies wordt berekend: als $(\text{opname} - \text{onderhoud}) / \text{CGrw}, h$? Dat geeft een onderschatting omdat er ook warmteverlies optreedt bij het verbruik van de reserves; mogelijk is deze onderschatting niet noemenswaardig, maar er moet wel rekening mee gehouden worden.

Een waarschijnlijk probleem zit 'm in de simplificatie van slechts twee leeftijdsklassen, juvenielen en adulten. Dit maakt het niet mogelijk om rekening te houden met verschillen in vruchtbare leeftijd zowel tussen soorten als in afhankelijkheid van de leeftijd (zie Putman et al 1996). Op p.60 wordt de werkelijke waargenomen waarde van de edelherten-populatiegroei betwijfeld, terwijl de modelwaarde realistischer wordt genoemd. Het mag echter worden verwacht dat de aantallen edelherten sneller groeien dan die van de paarden en runderen, die in de regel later geslachtsrijp zijn. Dit probleem zou te corrigeren zijn door de reproductie via de jaarklassen bij de adulten te verrekenen (de jaarklassen worden ook al bij het bepalen van de sterfte gebruikt dus die differentiatie kan worden benut).

2. Structuur

– *Heeft het model een logische en doorzichtige structuur?* Ja (maar niet echt goed te beoordelen)
Dat wil zeggen: het flow-model is logisch en doorzichtig. Voor de rest kan alleen worden afgegaan op de beschrijving uit de toelichting. Die is eigenlijk onvoldoende. Een uitvoeriger omschrijving met de invulling en functies van subroutines en het aangeven van de mathematische invulling van de kwantitatieve relaties was noodzakelijk geweest voor een volledige beoordeling.

– *Beschrijft het model de belangrijkste processen w.b. de vegetatiedynamiek?* Ja
Het is in principe zeer te waarderen dat het model het proces van vegetatiedynamiek productie-ecologisch benadert met licht- en ruimtebenutting als concurrentiebepalende factoren. Ik ben alleen bang dat door bij de fotosynthese te beginnen en deze vervolgens door te zetten naar allocatie van assimilaten naar verschillende plantendelen het model nodeloos ingewikkeld is geworden en erg moeilijk betrouwbaar te parametriseren valt. Een eenvoudiger benadering met biomassa-productie als uitgangspunt zou minder problematisch zijn geweest en beter hebben gepast bij de vrij grove tijdschaal van 1 maand.

– *Beschrijft het model de belangrijkste processen w.b. de dynamiek van de herbivorenpopulaties?* Ja

– *Beschrijft het model de belangrijkste interacties tussen vegetatie en grazers?* Ja
Helaas wordt nergens melding gemaakt van de output van de standing crop van het voedsel, al is dit ongetwijfeld een onderdeel van de berekeningen. Omdat hier veel gegevens over bekend zijn, zou dit een belangrijk middel zijn om te controleren of de orde van grootte van de uitkomsten juist is. Zie echter de opmerking over tijdlimitatie van de dagelijkse voedselopname bij lage standing crop onder punt 4.

– *Wordt er adequaat omgegaan met de plaats van ganzen in het systeem?* Ja
Het is terecht om de ganzen te zien als consumenten die niet door het plaatselijke aanbod worden geregeerd.

– *Is de mate van detaillering van het model adequaat gezien het ambitieniveau?* Niet geheel
In het algemeen ontbreekt de verantwoording van de gekozen detaillering. De praktische noodzaak lijkt te overheersen, maar dit is geen argument vanuit wetenschappelijk oogpunt. De wetenschappelijke argumenten zijn er echter wel degelijk en hadden het verdient om te worden opgevoerd. Bij de verantwoording van de detaillering zijn aspecten van schaal in ruimte en tijd belangrijk. De veranderingen waarin men is geïnteresseerd spelen zich af op een tijdschaal van jaren en een ruimtelijke schaal van de structuur van het landschap. De gekozen detaillering dient daartoe in de regel een schaalniveau

verfijnder te zijn. Dit is in het model ook te vinden: een tijdschaal van maanden, een ruimtelijke schaal van 1 ha. De ruimtelijke schaal is overigens wel aan de grove kant: een schaal van 25x25 m was ideaal geweest en had de noodzaak tot het formuleren van regels rond randeffecten en poelen (p. 43) overbodig gemaakt.

Punt van kritiek is dat er gewerkt wordt met gemiddelden. Dit is te verantwoorden voor dieren en planten (aangezien aangenomen kan worden dat de variatie de uitkomsten niet wezenlijk zal beïnvloeden), maar niet voor de weergegevens. Het weer verschilt duidelijk van maand tot maand en van jaar tot jaar. Vooral variatie in temperatuur heeft belangrijke consequenties voor productie en kwaliteit van het voedselaanbod. Vooral de lage kwaliteit in strengere winters is een bekende bottleneck, waar nota bene geen enkele aandacht aan wordt besteed! Zonder klimatologische variatie (desnoods beperkt tot een kans op koude en zachte winters met bijbehorend verschil in voedselkwaliteit) blijft het model helaas ver verwijderd van de realiteit.

3. Ruimtelijke benadering

– *Onderschrijft u het belang en de noodzaak voor een ruimtelijke benadering?* Ja

Door de ruimtelijke differentiatie van vegetatietypen en de begrazingsdruk binnen typen is een ruimtelijke benadering essentieel voor een dergelijk model.

– *Is de ruimtelijke benadering op de juiste wijze vorm gegeven?* Matig

Zoals gezegd onder punt 1 is er in het model geen sprake van verplaatsing door herbivoren, hetgeen te verdedigen is wanneer men aanneemt dat exploitatie van het hele gebied over een tijdschaal van een maand en door vele individuen plaatsvindt. De begrazingsdruk in het model is dus onafhankelijk van de ruimtelijke context! Voor de herbivoren had een model met aantallen cellen van een bepaalde samenstelling dus volstaan en was een rasterbenadering onnodig geweest. In feite is de dispersie van planten (redelijk adequaat versimpeld) de enige component waarvoor een ruimtelijk expliciet rastermodel nodig is, maar aangezien dispersie vermoedelijk nauwelijks limiterend zal zijn voor de gekozen soorten, is dit geen dwingende reden voor een rasterbenadering. Blijft over dat een raster praktisch handig is wanneer men met een concreet gebied te maken heeft. Als dit de enige reden is geweest voor een rasterkeuze, heeft men zich m.i. onnodig veel werk op de hals gehaald...

Ik zou voorstellen de rasterbenadering meer inhoud te geven door de exploitatie van een cel ook te koppelen aan de aantrekkelijkheid van omringende cellen. Zo zal een cel met droog grasland in een groter droog graslandgebied zwaarder worden geëxploiteerd dan een cel met droog grasland in een wilgenbos. Uiteraard compliceert dit het model door een extra niveau van voedselkeuze in te brengen, maar het verhoogt m.i. het realisme.

– *Is het schaalniveau adequaat gekozen?* Ja

De argumentatie ontbreekt echter. Formeel gezien had een patroonanalyse dienen te worden uitgevoerd om de grofste schaal vast te stellen waarbij geen noemenswaardig informatieverlies optreedt. Een fijnere ruimtelijke schaal van 25x25 m was wellicht te verkiezen geweest, als een gedetailleerder niveau onder de te beschrijven landschapsschaal (zie punt 2).

4. Invoerparameters

– *Zijn de belangrijkste invoerparameters benoemd?* Niet geheel

De parameters voor de planten in Tabel 14 zijn niet allemaal toegelicht.

– *Zijn er geen belangrijke invoerparameters over het hoofd gezien?* Niet geheel

Preferentie voor plantensoorten (zie punt 1.); maar deze zou kunnen worden geïncorporeerd in de verteerbaarheid.

Een probleem is dat er gewerkt wordt met een maximale dagelijkse opname die slechts door 'gut fill' wordt beperkt. Tijd is echter een andere beperking die werkzaam wordt wanneer de kwantiteit van adequaat voedsel beperkt wordt. Dit kan van belang zijn bij hoge herbivoordichtheden en in de voorjaarsituatie met weinig maar kwalitatief goed voedsel. Om de tijdsbeperking te introduceren zou er een

schatting van de opnamesnelheid gemaakt moeten worden, waarbij beneden een zekere waarde de opname gelimiteerd wordt tot de maximale graasduur (11 uur herkauwers, 16 uur paarden) maal de opnamesnelheid.

– *Heeft u vertrouwen in de waarde van de belangrijkste invoerparameters?* Matig

- a. Plantenparameters: niet toegelicht, dus niet te beoordelen;
- b. Minimale graashoogte 1 cm is erg laag, 2-3 cm is gangbaar, overigens staan in Tabel 15 wel goede waarden, dus betreft het mogelijk slechts een foutje in de toelichting;
- c. 50% als maximaal gewichtsverlies is erg veel (zie punt 1);
- d. Onderhoudsbehoefte is variabel tussen zomer en winter (in ieder geval bij herten), zou meegerekend kunnen worden;
- e. Maximale opname: schaalt met lichaamsgewicht van soort (Owen-Smith 1988) en met verteerbaarheid (zie bijv. WallisDeVries & Schippers 1994) of NDF-gehalte (Mertens 1987), schatting van 150% van gemiddelde lijkt volledig uit de lucht gegrepen. De waarden voor de andere soorten zijn erg hoog en niet goed af te leiden uit de toelichting;
- f. Tabel 8: is dit de hoogtegroei zonder consumptie? De waarden van 0.00 voor grassen in de winter lijken realistischer dan 0.01 en de hogere waarde in september lijkt wat al te hoog.
- g. Tabel 9: Vermenging verteerbaarheid en preferentie werkt verwarrend (zie punt 1). Waarden voor paarden zouden waarschijnlijk lager moeten zijn vanwege mindere verteringscapaciteit niet-herkauwers. Winter-verteerbaarheid van Gras-Droog is abnormaal hoog; dit werkt door in alle voorspellingen van het model!!! Vteerbaarheid Vlier in zomer is hoger: bijv. mei 67, jul 50, sep 57 (WallisDeVries, ongepubl.).
- h. Tabel 12: bij de categorie Onbegrasd zitten m.u.v. water ook typen die in potentie wel begrasd kunnen worden, zeker bij bijv. voortschrijdende successie. Het uitsluiten hiervan lijkt dus niet goed gerechtvaardigd.

– *Zijn de belangrijkste invoerparameters voldoende onderbouwd met onderzoekgegevens?* Matig

- a. Plantenparameters: niet toegelicht, dus niet te beoordelen; zijn deze gebaseerd op het model van Van Oene & Van Deursen (1996)?
- b. Herbivorenparameters: zie boven
- c. Ganzenparameters (Tabel 10): bronnen niet vermeld

5. Kwaliteit

– *Hoe kenschetst u de kwaliteit van het model?* Matig tot goed (cijfer: 7 uit 10)

Het model omvat in hoofdlijnen een goede benadering van de vegetatie-herbivoor interacties op landschapsschaal voor het betreffende gebied. Daarmee vormt het een belangrijke stap op weg naar een inzichtelijke voorspelling van opties voor het begrazingsbeheer in natuurgebieden, i.c. voedselrijke wetlands. Zwakheden betreffen vooral de parametrisatie (inclusief toetsing) en het werken met een klimatologisch gemiddelde in plaats van variatie tussen jaren (in het bijzonder zachte en strenge winters). Het type dynamiek in vegetatie en herbivorenpopulaties lijkt echter plausibel. Bij het wegwerken van de zwakheden en het toewerken naar een algemeen toepasbaar model, in plaats van een specifiek Oostvaardersplassen-model, kan er echter een fraai instrument voor theoretische en praktische verkenningen worden ontwikkeld!

– *Is het model op de juiste wijze gecalibreerd?* Nee

Het is een schande dat er gesteld kan worden dat het in het kader van dit project iniet mogelijk was om deze toetsing uit te voeren (p. 45). Daarmee blijft de bruikbaarheid van het model volledig in het ongewisse!

Er zijn gegevens genoeg om het model op onderdelen te toetsen en te calibreren. Dit vereist uiteraard aanpassingen van de invoermatrices en een set onafhankelijke gegevens. Deze zijn echter voor sommige onderdelen ruim voorhanden. Dit geldt zeker voor bijvoorbeeld de plantaardige productie en de conditie van runderen en paarden (en zelfs herten, zie Clutton-Brock et al. 1982) in relatie tot de voedselkwaliteit in diverse gebieden.

De enig poging tot validatie betreft de simulatie van de populatiegroei van de drie hoefdiersoorten, al

dient te worden opgemerkt dat het hier niet om geheel onafhankelijke gegevens gaat. De analyse is echter, vermoedelijk om praktische redenen, niet goed uitgevoerd. Bij een juiste uitvoering was de beginsituatie van 1984 genomen en was de waargenomen populatiegroei over de periode 1984-1998 vergeleken met de gesimuleerde. Dan zou kunnen worden vastgesteld of de waarnemingen al of niet systematisch van de voorspellingen afwijken. De huidige analyse is helaas volstrekt ontoereikend. Dit kan echter nog worden recht gezet.

– *Is de gekozen tijdschaal van een maand adequaat?* Ja

– *Is er voldoende aandacht besteed aan gevoeligheidsanalyse?* Nee

Er is niet bekeken voor welke parameters de uitkomsten van het model het meest variëren. Het is dus ook niet bekend aan welke parameters extra aandacht geschonken dient te worden voor een betrouwbare vaststelling van de waarde.

– *Is er voldoende aandacht besteed aan onzekerheidsanalyse?* Nee

Voor een aantal parameters is de onzekerheid aangestipt, maar er is niets uitgewerkt zodat er weinig over valt te zeggen. In de discussie ondergraven de auteurs op ijverige wijze enig bestaand vertrouwen in het model. Naar mijn idee zou kunnen blijken dat deze zelfkastijding te streng is, wanneer voldoende aandacht zou worden besteed aan de verantwoording en onderbouwing van de gemaakte keuzes. Helaas blijft deze erg summier.

6. Betrouwbaarheid modeluitkomsten

– *Heeft u vertrouwen in de door het model voorspelde vegetatieontwikkelingen onder invloed van de grazers?* Matig

Gezien de twijfels en onzekerheden rond parameters, het negeren van klimatologische verschillen en het ontbreken van validatie kan de betrouwbaarheid van de voorspellingen hoogstens matig zijn. Mijns inziens is de begrazingsdruk overschat door de te hoge verteerbaarheid en productie van het gras in de winter en de te lage adulte mortaliteit. Daardoor wordt de uitbreiding van de grasvegetatie overschat. Dit is ook in tegenspraak met de voorspellingen van Vulink & Van Eerden (1998), die voorspellen dat het riet en de ruigte zich uitbreiden zonder ingrijpen.

– *Heeft u vertrouwen in de door het model voorspelde aantallen en dynamiek van de herbivorenpopulaties?* Matig

Door de waarschijnlijke overschatting van kwaliteit en kwantiteit van het voedselaanbod in de winter en onderschatting van de adulte mortaliteit wordt de populatiegroei van alle drie soorten vermoedelijk overschat. Er moet dus in de werkelijkheid rekening gehouden worden met het vaker optreden van crashes en lagere maximale dichtheden. De gesimuleerde herbivoren-dichtheden gaan nota bene tot 36.000 kg/km^2 . Zelfs in het rijkste Afrikaanse systeem komen de dichtheden amper boven 20.000 kg/km^2 . Alleen dit illustreert al dat het model of in ieder geval de invoerparameters herzien dienen te worden.

– *Zijn de modeluitkomsten plausibel?* Vrijwel geheel

De uitkomsten zijn zeker plausibel uitgaande van de aannames over het voedselaanbod. De voorspelde veranderingen in vegetatie en herbivorenpopulaties zijn bij deze aannames ook zeker niet ongeloofwaardig. Zoals boven aangegeven, wordt de wintersituatie voor de herbivoren echter waarschijnlijk te gunstig afgeschilderd, waardoor de uitkomsten in de werkelijkheid waarschijnlijk geheel anders zijn. Het model op zich lijkt echter in orde, het zijn de details die bijstelling maar vooral verantwoording behoeven.

Overige opmerkingen

p. 41: onduidelijk is hoe het 'vastgestelde aantal' bij de leeftijdsafhankelijke sterfte wordt berekend.

p. 42: Hoe wordt de consumptie verdeeld over de soorten? Met andere woorden: hoe voorkom je dat het voedsel van een cel drie keer wordt opgegeten? Is er voor een bepaalde cel een volgorde van consumptie tussen soorten (zo ja, dan liever random dan vast)? Dit blijft onduidelijk. Het is een betrekkelijk onbelangrijk probleem maar het moet wel met een duidelijk regeltje worden behandeld.

- p. 43: reduceert een kleinere bedekking van de vegetatiebedekking in een cel ook de aantrekkelijkheid? Dat zou niet correct zijn. Alleen zou de potentieel te consumeren voorraad in zo'n cel sneller opraken.
- p. 46: Het lijkt me niet waarschijnlijk dat de bedekking bij consumptie niet altijd evenredig is met de hoogte. Waarschijnlijker is dat de bedekking pas evenredig afneemt beneden een zekere drempelwaarde in de hoogte (evt. in relatie tot LAI).
- p. 47: Sneeuw zal enerzijds tot gevolg hebben dat de kosten van voedsel zoeken tonemen (dus lager voedingswaarde), anderzijds zal in sterkere mate voedsel van lagere kwaliteit en hogere kwantiteit worden gegeten (zie WallisDeVries 1994 en refs). Bovendien zal in een sneeuwperiode vooral worden bezuinigd op de energieuitgaven door inactief te worden en weinig te gaan eten (zie WallisDeVries 1998; Hfst 9 in Grazing & Conservation Management). Hier zou een regel voor kunnen worden bedacht.
- p. 49. Tabel 9: is de verteerbaarheid van paarden inderdaad die voor deze soort of betreft het de waarde van runderen? De lagere verteringscapaciteit wordt bij paarden weliswaar gecompenseerd door hun grotere opnamecapaciteit, maar dan moet wel worden gerekend met de goede waarden. De paardenwaarden lijken in ieder geval aan de hoge kant.
- p. 61 a): Het model wordt in het eerste deel van de discussie flink onderuit gehaald, maar er volgt geen verdediging op, behalve dat er naar trends moet worden gekeken. Dit is echter een flauw argument, want wie zegt mij dat die trends dan wel zinvol zijn. Een krachtiger verdediging was op zijn plaats (en ook helemaal niet zo moeilijk) geweest!
- p. 61 b): Er wordt gesuggereerd dat er sprake is van facilitatie. Dat lijkt mij onjuist. Bij facilitatie maakt de ene soort resources beschikbaar voor de andere. Behalve door het tegengaan van successie en het vergroten van het graslandareaal is dat niet het geval. Andere mechanismen - zoals het verhogen van de voedselkwaliteit door hergroei na begrazen, een uit de literatuur bekend voorbeeld van facilitatie tussen runderen en edelherten - zijn niet in het model opgenomen en kunnen dus ook niet worden opgevoerd. Overduidelijk is er echter sprake van 'resource partitioning' tussen de soorten: ze verschillen in voedselvoorkeur (of de pseudo-verteerbaarheid in Tabel 9), hetgeen ook blijkt uit fig. 16-18 en benutten dus samen een groter spectrum van de plantaardige biomassa-productie, wat leidt tot een grotere totale hoefdierbiomassa. Graag dus een zorgvuldiger gebruik van theoretische termen.
- p. 62: Alle conclusies m.b.t. de vegetatieontwikkeling zijn zeer discutabel (en in tegenspraak met Vulink & Van Eerden 1998) door de te hoge winterverteerbaarheid, waardoor de begrazingsdruk wordt overschat.