

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

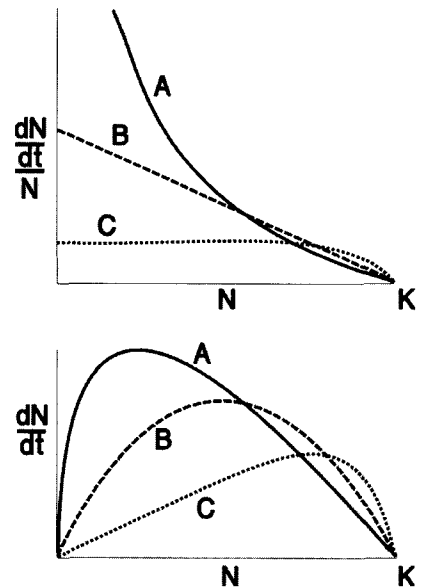


Fig. 2. Drie typen groeicurve. De bovenste figuur toont de netto per capita groeisnelheid, de onderste de netto veranderingen in populatieomvang. K: de populatieomvang bij evenwicht (bewerkt naar Fowler 1981).

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-variantie) 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.

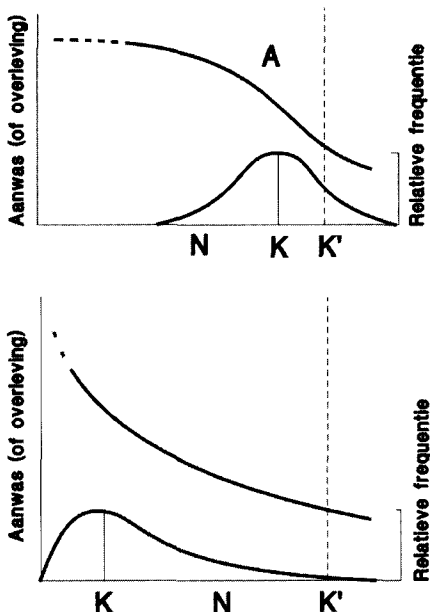


Fig. 3. Aanwas (of overleving) ten opzichte van de populatieomvang N, voor twee typen diersoorten. A: soorten met hoge levensverwachting, lage voortplantingssnelheid met populaties voornamelijk beperkt door beschikbaarheid van natuurlijke hulpbronnen. B: soorten met een hoge voortplantingssnelheid, lage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

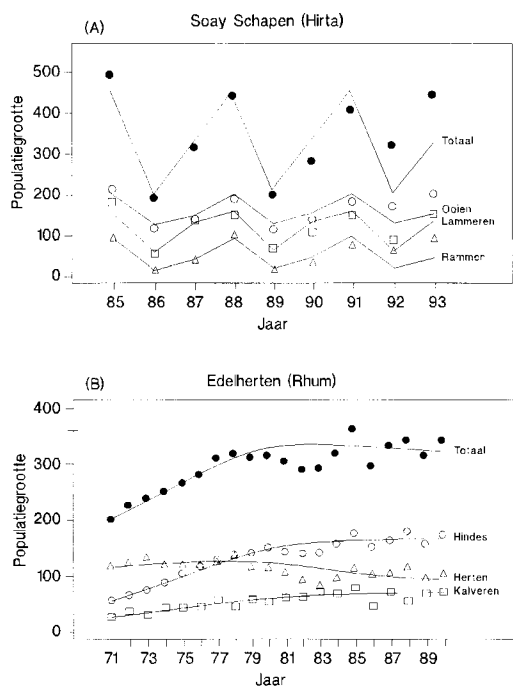


Fig. 4. Aantalsverloop van Soay schapen op Hirta (A) en edelherten op Rhum (B) (bewerkt naar Clutton-Brock et al. 1997).

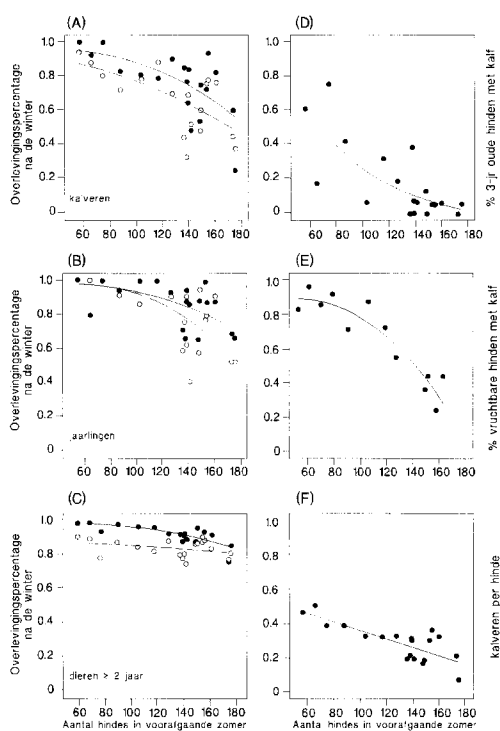


Fig. 5. Het effect van de populatieomvang op de overleving en vruchtbaarheid van edelherten op Rhum, 1972-1990. A. overlevingspercentage mannelijke en vrouwelijke kalveren; B. overlevingspercentage jaarlingen; C. overlevingspercentage volwassen dieren; D. aandeel drie jaar oude hinds met kalf; E. aandeel 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

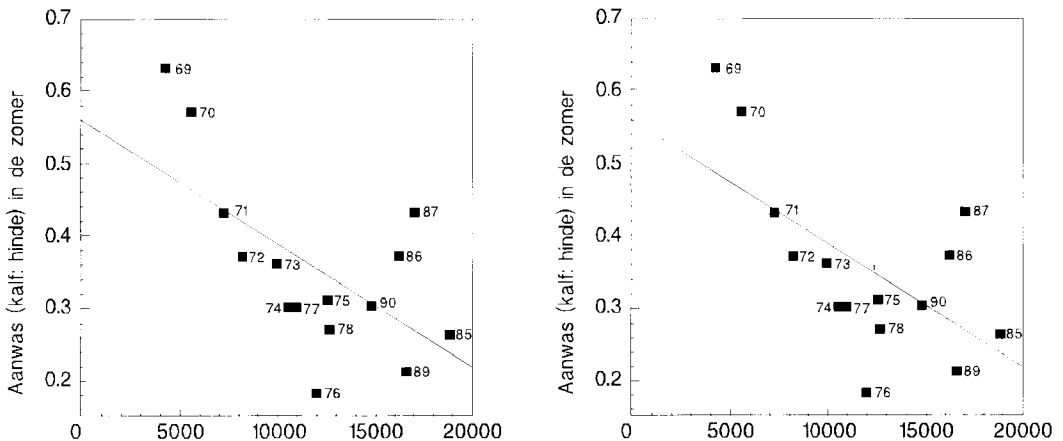


Fig. 6. Aantal kalveren in de zomer en kalversterfte in de winter in relatie tot de omvang van de populatie wapiti's in Yellowstone National Park (bewerkt naar Coughenour & Singer 1996).

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 juveniele sterfte tot 6 maanden 38% en bij populaties op K 79%. Bij de Soay schapen treedt tijdens crashes een grote juveniele (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 juveniele wintersterfte dichtheidsafhankelijk en het verband was lineair (Singer et al 1997).

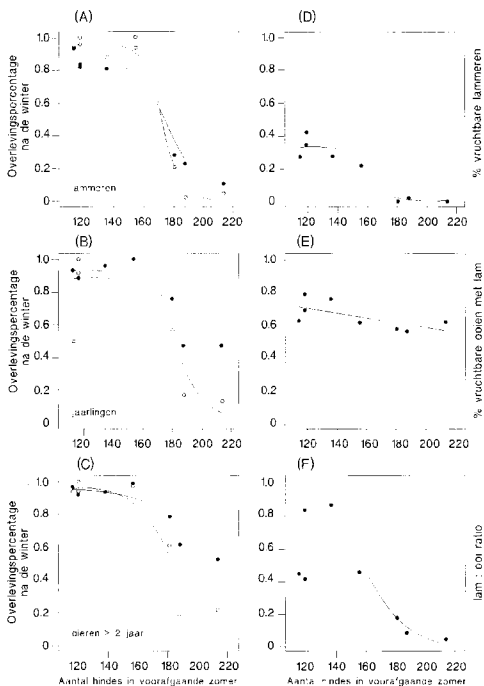


Fig. 7. Het effect van de populatieomvang op de overleving en vruchtbaarheid van Soay schapen op Hirta, 1985-1993. A. overlevingspercentage mannelijke en vrouwelijke lammeren; B. overlevingspercentage jaarlingen; C. overlevingspercentage volwassen dieren; D. aandeel lammeren dat zelf een lam kreeg op 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).

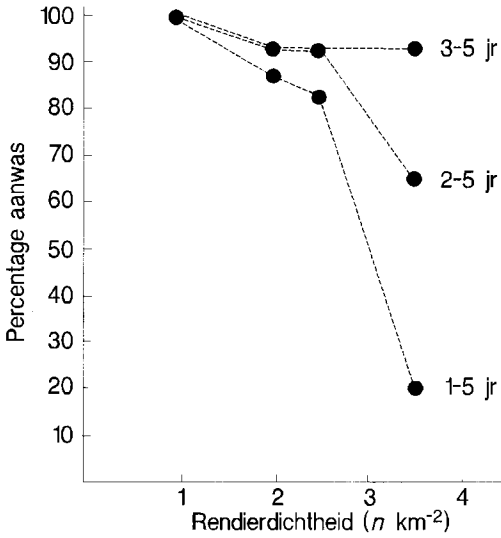


Fig. 8. Leeftijdsafhankelijk voortplantingssucces bij verschillende dichtheden van rendieren (bewerkt naar Skogland 1985).

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.

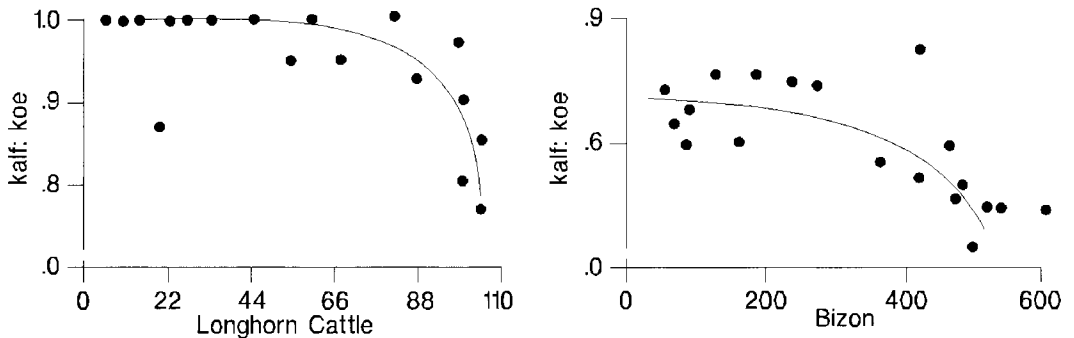


Fig. 9. Voortplantingssucces bij 'vrijlevend' Longhorn cattle en Amerikaanse bizon bij verschillende populatieomvang. In beide gevallen een niet-lineair dichtheidsafhankelijk verband (bewerkt naar Clutton-Brock et al. 1997).

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-