HOEFDIEREN IN HET BOSLANDSCHAP

S.E. van Wieren, G.W.T.A. Groot Bruinderink,
I.T.M. Jorritsma & A.T. Kuiters (red.)

Backhuys Publishers, Leiden 1997

Inhoud

Woord vooraf 9

1 Hoefdieren, bos en begrazingsonderzoek 11
A.T. KUITERS

Inleiding 11
Introductie van hoefdieren in bosgebieden 12
Bosbegrazingsonderzoek 14
Onderzoekvragen 14
Aanpak 16

2 Hoefdieren en het beheer van bosgebieden in een historisch perspectief 19
S.E. VAN WIEREN & H.G.J.M. KOOP

Verandering van het oorspronkelijk boslandschap 19
Van steentijd tot vroege Middeleeuwen 19
Van vroege Middeleeuwen tot ca. 1900 20
Vanaf ca. 1900 tot heden 21
Gedrag en aantalsfluctuaties van hoefdieren in het vroegere boslandschap 22
Trek van hoefdieren 22
Predatie 23
Voedselschaarste 23
Gedrag en aantalsfluctuaties van hoefdieren in het huidige boslandschap 25
Verhindering van de trek 25
Het ontbreken van predatoren 27
Dichtheden en bosverjonging 27
Recente ontwikkelingen in het beheer van bos en hoefdieren 27
Verandering in bossamenstelling en omvormingsbeheer 27
Ontsnippering 29
Natuurlijker beheer 30

3 De ecologie van hoefdieren 31
G.W.T.A. GROOT BRUINDERINK, S.E. VAN WIEREN, E. HAZEBROEK, M.H. DEN BOER, F.I.M. MAASKAMP, W. LAMERS, P.A. SLIM & C.B. DE JONG

Typologie en voedingseisen van hoefdieren 31
Anatomische verschillen 31
Fysiologische verschillen 32
Andere verschillen 34
Voedingseisen 35
Energie- en eiwitbehoefte 36
Mineralenbehoefte 37
Het voedsel op de arme zandgronden 38
Voedselaanbod 38
Kruidlaag 38

Dwergstruiken 39
Boomsoorten 39
Kwaliteit van het voedsel 39
De voedselkeus op de arme zandgronden 46
Pony (konik) 47
Rund (Schotse Hooglander) 48
Edelhert 48
Ree 48
Wild zwijn 48
Overlap in voedselkeuze 50
Zelfredzaamheid van hoefdieren op de arme zandgronden 51
Voedsel 52
Energie 54
Eiwit 56
Mineralen 56
Mineralenstatus van de hoefdieren 59
Conclusies en implicaties voor het beheer 67

4 Bodemontwikkeling onder invloed van runderbegrazing 71
R.H. KEMMERS, P. MEKKINK, J. SEVINK & A. SMIT

Inleiding 71
Begrazing als effectgerichte maatregel 72
De ontwikkeling van de bodem tijdens primaire successie 75
Chemische eigenschappen van strooisellagen 76
Relatie tussen vegetatie- en bodemsuccessie 78
Effecten van atmosferische depositie 79
De mogelijke effecten van begrazing 80
Een begrazingsexperiment 82
Het onderzoekgebied 84
Begrazingsregime 84
Bemonsteringstrategie 86
Resultaten 87
Graadmeters voor veranderingen in het decompositieproces 89
Conclusies en implicaties voor het beheer 95
Effectiviteit van begrazing 96
Kortetermijneffecten in de strooisellaag 96
Gevolgen van kortlopende begrazing 97
Gevolgen van langlopende begrazing 98

5 Spontane bosverjonging en hoefdieren 99
A.T. KUITERS, P.A. SLIM & A.F.M. VAN HEES

Inleiding 99
Pionier- versus climaxsoorten 99
Vestigingskansen 100
Onderzoek: een exclosurestudie 103

Aanpak 103
Onderzoekgebied en graasdruk 105
Spontane bosverjonging in aan- en afwezigheid van hoefdieren 106
Soorten in de verjonging 106
Grove dennenbos 106
Douglasbos 108
Eikenbos 111
Beukenbos 112
Open plek in eiken-beukenbos 113
Kapvlakten 114
Heide 116
Verwachtingen voor de langetermijn 120
Verbraming en begrazing 120
Veranderingen in de groeivorm van de verjonging 121
Methode 121
Effecten op de groeivorm 121
Veranderingen in de kruidlaag in aan- en afwezigheid van hoefdieren 124
Vegetatieopnamen 124
Clustering, gradiënten en begrazingseffecten 124
Conclusies en implicaties voor het beheer 127

6 Wroeten door het wilde zwijn en de gevolgen voor bodem en bosverjonging 131
G.W.T.A. GROOT BRUINDERINK, E. HAZEBROEK & H. VAN DER VOET

Inleiding 131
Waarom wroeten wilde zwijnen? 131
De kiembed-hypothese 132
Wroetonderzoek 134
Onderzoekvragen 134
Beschrijving van de onderzoeklocaties 135
Wroeten in naald- en loofbossen 136
Resultaten 137
Wroeten en bosverjonging 139
Gevolgen van eenmalig wroeten voor bodem en bosverjonging 141
De fenologie van het wroeten 143
Bosverjonging en wilde zwijnen 143
De kiembed-hypothese: waarheid of fictie? 144
Conclusies en implicaties voor het beheer 144

7 Bosontwikkeling in aanwezigheid van hoefdieren: een modelbenadering 147
I.T.M. JORRITSMA, G.M.J. MOHREN, S.E. VAN WIEREN, A.F.M. VAN HEES, H.H. BARTELINK, G.J. NABUURS & P.A. SLIM

Inleiding 147
Modellering van de bosontwikkeling 150
Modelstructuur 150
Lichtklimaat 152

Belangrijke sturende processen 153
Modellering van het voedselaanbod 156
Dynamiek van het voedselaanbod 156
Het idee van de 'voedselbak' 156
Modellering van het dieet 157
Verteerbaarheid van voedselplanten 157
Opnamesnelheid 159
Van verklaring naar voorspelling: de dieetkeuzemodule 161
Gebruik van het bosbegrazingsmodel 163

8 Bosontwikkeling onder invloed van hoefdieren: scenario-analyses 165
I.T.M. JORRITSMA, G.M.J. MOHREN, A.F.M. VAN HEES & G. SEIGERS

Inleiding 165
Verantwoording van de scenario's 166
Gebruikte bostypen in de scenario's 166
Bostypen op stuifzanden en leemarme dekzanden 166
Bostypen op rijkere zandgronden (holtpodzolen) 167
Hoefdierdichtheden in de scenario's 170
Scenario's voor bosontwikkeling in aanwezigheid van hoefdieren 170
Grove den op stuifzand 171
Zomereik op stuifzand 174
Grove den op holtpodzol, zonder adelaarsvaren 176
Grove den op holtpodzol, met adelaarsvaren 178
Zomereik op holtpodzol 180
Beuk op holtpodzol 182
Gemengd bos op holtpodzol 185
Conclusies uit de scenario-analyses 187
Opmerkingen bij de resultaten 190

9 Hoefdieren in het bos-heidelandschap van de hogere zandgronden: evaluatie en perspectieven 193
S.E. VAN WIEREN & A.T. KUITERS

Algemene conclusies 193
Gevolgen voor de langetermijnbosontwikkeling 194
Uitkomsten van de modelscenario's 194
Evaluatie van de modelresultaten 196
Effecten op de strooisellaag en de korte vegetatie 198
Runderbegrazing 198
Wild zwijn 199
Zelfredzaamheid van de hoefdieren 199
Perspectieven voor het beheer 201
Multifunctioneel bos 202
Halfnatuurlijke boslandschappen 202
Boslandschappen met een groot aandeel loofbos 202
Bos-heidelandschappen 205
Zelfregulerende boslandschappen 205

Tot slot 207

Geciteerde literatuur 209

Register 219

Dankwoord 224

Fotoverantwoording 224

Woord vooraf

In 1989 werd op verzoek van de Tweede Kamer door de toenmalige minister van Landbouw en Visserij, ir. G.J.M. Braks een groot bosbegrazingsexperiment toegezegd. Dit naar aanleiding van verontrustende geluiden van met name de kant van bos- en houtproducenten dat de alsmaar toenemende begrazing van bosgebieden de bosinstandhouding op den duur in gevaar zou kunnen brengen. Het onderzoek is in 1990 van start gegaan als het Nationaal Bosbegrazingsonderzoek en is uitgevoerd door een groep onderzoekers van het Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO), het Staring Centrum, Instituut voor Onderzoek van het Landelijk Gebied (SC-DLO) en de Landbouwuniversiteit Wageningen, sectie Dieroecologie en Tropisch Natuurbeheer (LUW-TON). Verder is er nauw samengewerkt met de Faculteit Diergeneeskunde van de Universiteit Utrecht en de Faculteit voor Ruimtelijke Wetenschappen, vakgroep Fysische Geografie en Bodemkunde van de Universiteit van Amsterdam. Naast het ministerie van LNV hebben het Jachtfonds, het Staatsbosbeheer en de Koninklijke Houtvesterij Het Loo financieel aan dit onderzoek bijgedragen. In 1996 werd dit onderzoek afgesloten.

Het onderzoek is begeleid door een vanuit het ministerie van LNV ingestelde Begeleidingscommissie onder leiding van emeritus hoogleraar Graslandkunde, prof.dr.ir. L. 't Mannetje (LUW, vakgroep Agronomie) en ir. E.J. Al (IKC Natuurbeheer) als secretaris. Verder hadden in deze commissie zitting: ing. G. Kuipers (Staatsbosbeheer), drs. L. Berris (Vereniging Natuurmonumenten), ing. T. Roozen (Stichting Het Geldersch Landschap), drs. B. Vreugdenhil (Provincie Gelderland), J.W. Schlimmer (Vereniging van Particuliere Boseigenaren), dr. J.L. van Haaften (Vereniging tot Behoud van het Veluws Hert), wijlen dr. H.E. van de Veen (Instituut voor Milieuvraagstukken, Vrije Universiteit Amsterdam) en prof.dr. R.H. Drent (Rijksuniversiteit Groningen, vakgroep Zoölogie). Het ministerie was vertegenwoordigd door ing. H. Kampf (LNV directie Natuurbeheer) en ir. C. Harmsen (LNV Regiodirectie Zuidwest). Tijdens de uitvoering van het onderzoek is er veelvuldig overleg geweest tussen de begeleidingscommissie en de onderzoekers, hetgeen de kwaliteit en vooral de mate van toepasbaarheid van de uitkomsten ten goede is gekomen.

Er is besloten de onderzoeksresultaten in boekvorm uit te geven waardoor de resultaten toegankelijk zijn voor een breed publiek van terreinbeheerders, beleidsmedewerkers, onderzoekers, docenten, studenten en andere geïnteresseerden.

Hoefdieren, bos en begrazingsonderzoek

A.T. KUITERS

Inleiding

Hoefdieren vormen een wezenlijk onderdeel van het bos in de gematigde streken. Voordat het natuurlandschap van het Atlanticum in Europa veranderde in een overwegend cultuurlandschap, kwamen hoefdieren op uitgebreide schaal voor (Söffner 1982). In de loop der eeuwen is het oorspronkelijke bos vrijwel geheel verdwenen en heeft het moeten wijken voor agrarische activiteiten en later ook voor industriële en stedelijke expansie. Daardoor werd het leefgebied van de Europese wilde hoefdieren sterk aangetast of vernietigd. In Europa zijn er momenteel nog slechts enkele gebieden waar hoefdieren onder min of meer natuurlijke, ongestoorde omstandigheden leven qua ruimtelijke schaal, voedselaanbod, predatoren, migratie-mogelijkheden en dergelijke. Het betreft enkele gebieden in Rusland, Slovenië en Bosnië.

Vanaf eind 19e en begin 20e eeuw is er in veel landen sprake geweest van grootschalige herbebossing, primair ten behoeve van de houtteelt. Het leefgebied voor hoefdieren nam daarmee weliswaar weer toe, maar dit was van een andere kwaliteit dan voorheen. Ook de plaats die hoefdieren in deze bosgebieden thans innemen, in het bijzonder de invloed die ze op hun omgeving uitoefenen, is daardoor sterk veranderd (Van Wieren 1991, 1995, Wallis de Vries 1995). Momenteel komen in het Europese laaglandbos als hoefdiersoorten edelhert, ree, eland en wild zwijn voor (Niethammer & Krapp 1982). De wisent komt slechts voor in enkele bosreservaten in Wit-Rusland en Noordoost-Polen, na een herintroductie in de jaren vijftig (Krasinski 1967). Voor een historische schets van het voorkomen van hoefdieren in het Europese laaglandbos wordt verwezen naar hoofdstuk 2.

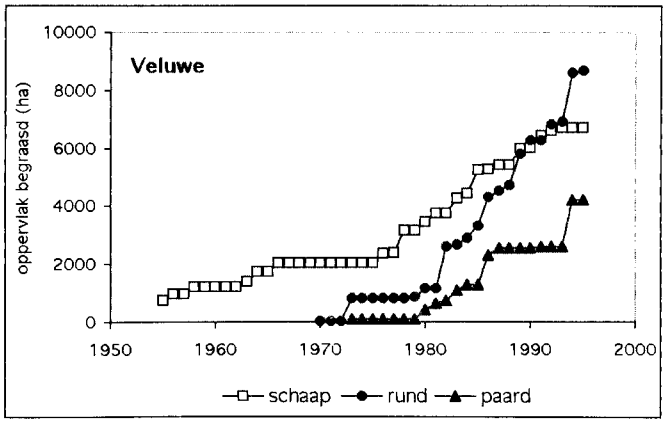
Hoefdieren oefenen met grazen en snoeien een sterke invloed uit op de ontwikkeling en de ruimtelijke structuur van bos, in het bijzonder de bosverjonging (Kuiters et al. 1996). Deze vorm van herbivorie kan een belangrijke sturende factor zijn in de bosontwikkeling, naast begrazing door kleine zoogdieren (muizen, konijnen) en insecten en de invloed van storm en brand. Begrazing door hoefdieren resulteert in het algemeen in een vertraging van de successie (Putman 1986a). Ten gevolge van een sterke voorkeur van hoefdieren voor bepaalde boomsoorten kunnen verschuivingen optreden in de soortensamenstelling van de kroonlaag. Een bekend voorbeeld is de uitbreiding van fijnspar ten koste van de zilverspar in Midden-Europese bossen als gevolg van hoefdierbegrazing (Ellenberg 1986). Doordat hoefdieren het bos meestal niet overal even intensief benutten, treedt er ruimtelijke variatie op in graasintensiteit. Effecten op de ruimtelijke structuur van het bos hebben tevens gevolgen voor de leefomstandigheden voor tal van andere diersoorten

waaronder vogels, kleine zoogdieren en insecten (Peterken & Tubbs 1965; Putman 1986; Hazebroek & Groot Bruinderink 1995). Hoefdieren zorgen verder voor een versnelde kringloop en een ruimtelijk transport van nutriënten in het bos (Putman 1986). Betredingseffecten, met name langs wildpaden en op plaatsen waar hoefdieren veel tijd doorbrengen, hebben een zekere mate van bodemverdichting tot gevolg, waardoor in regenrijke perioden de bosbodem natter is en in droge perioden sneller uitdroogt (Adams 1975). Het voedselaanbod en daarmee de ecologische draagkracht van een bos zijn afhankelijk van de soortensamenstelling en de ontwikkelingsfase van het bos. Grootschalige, vlaktegewijze verjonging vormt doorgaans aantrekkelijke foerage voor hoefdieren vanwege een meestal uitgebreid voedselaanbod, waaronder veel goed verteerbare en smakelijke kapvlakteplanten. Daardoor kan de bosverjonging over langere tijd worden vertraagd met als gevolg dat de bosbouwsector lange tijd het schade-aspect van hoefdieren zo heeft benadrukt (Gill 1992; Putman 1996a). Een kleinschalig kapbeheer kan deze problemen deels voorkomen. Naarmate het bos dichtgroeit en de kroonlaag zich sluit, neemt het voedselaanbod in kruid- en struiklaag door verminderde lichtbeschikbaarheid af (Ratcliffe 1987). In het Europese loofbos vormt de aanbod van mast (eikels, beukennootjes, kastanjes) in herfst en winter een niet te verwaarlozen voedselbron voor de meeste hoefdiersoorten (Falinski 1988; Groot Bruinderink & Hazebroek 1995a,b).

Introductie van hoefdieren in bosgebieden

Sinds de jaren zeventig worden in ons land, maar ook in de ons omringende landen, gedomesticeerde hoefdiersoorten als rund en paard steeds vaker ingezet bij het beheer van bos- en heideterreinen (Kirby et al. 1994; Van Wieren 1995; Kuiters et al. 1996; Fig. 1.1). Daarbij worden verschillende doelstellingen gehanteerd waaronder

Bos-heidelandschap op de hogere zandgronden.



Figuur 1.1.
Veranderingen in de totale oppervlakte begraasde bos- en heideterreinen op de Veluwe sinds 1970. (Bron: Wijnhoven, IBN-DLO).

het voortzetten van een oorspronkelijk beheer in halfnatuurlijke landschappen waar veelal eeuwen extensieve begrazing is toegepast. Ook het tegengaan van vergrassing en het scheppen van gunstige condities voor bosverjonging worden als doelstelling gebruikt. Mede als gevolg van atmosferische depositie is in ons land de vergrassing van bos- en heidegebieden sinds de jaren vijftig enorm toegenomen (Heij & Schneider 1991). Vooral in dennenbossen op de arme zandgronden heeft dit geleid tot een dichte, vervilte grasmat van hoofdzakelijk bochtige smele en pijpestrootje, waar de vertering van organisch materiaal stagneert en de condities voor bosverjonging ongunstig zijn. Het introduceren van 'echte grazers' (rund of paard) naast wilde hoefdiersoorten als edelhert of ree wordt wel gezien als probaat middel om de vergrassing terug te dringen en de grasmat open te breken. Daarmee zou de successie naar gemengd bos met loofboomsoorten worden geholpen (Van Wieren 1988). Een andere doelstelling bij het introduceren van gedomesticeerde grazers is het openhouden van bos- en heidegebieden en parklandschappen. In dit verband wordt een

Roedel edelherten op vergraste heide op de Hoge Veluwe in de jaren zestig.

combinatie van hoefdiersoorten (grazers èn browsers), zoals die ook in het oorspronkelijke natuurlandschap voorkwam, als effectief beschouwd. Daarbij wordt vaak verwezen naar voorbeeldsituaties elders in Europa waar eeuwenlang begrazing heeft plaatsgevonden met runderen of paarden, zoals in het Borkener Paradies in Duitsland en het New Forest in Zuid-Engeland (Bürrichter et al. 1980; Putman 1986, 1996b; Koop 1993), waar in de loop van de tijd een gevarieerd en soortenrijk landschap tot ontwikkeling is gekomen. Ook wordt gerefereerd aan oerbosrestanten zoals het Bialowieza nationaal park in Oost-Polen waar naast edelhert, ree en wild zwijn ook eland en wisent voorkomen in combinatie met wolf en lynx en deze combinatie van zoogdiersoorten bijdraagt aan de instandhouding van een bijzonder soortenrijk bossysteem (Falinski 1988, Okarma et al. 1995).

Daar staat tegenover dat het Veluwse landschap eeuwenlang overbegraasd en overgeëxploiteerd is geweest en na de grootschalige herbebossing van eind vorige eeuw en begin deze eeuw nu in een herstelfase verkeert. De ontwikkeling naar een gemengd bos van inheemse boomsoorten met onder meer zachte berk, ruwe berk, zomereik, wintereik en beuk begint gestalte te krijgen en er worden door sommige terreinbeheerders dan ook kanttekeningen geplaatst bij het op grote schaal introduceren van gedomesticeerde grazers op de Veluwe. Men vreest dat de ontwikkeling van dennenbos naar gemengd bos zal worden verhinderd door naast edelhert, ree en wild zwijn die ook hun invloed op de bosverjonging hebben, extra grazers in het bos te introduceren. Verder zijn er aanwijzingen dat gedomesticeerde grazers in oude bossen aanleiding kunnen geven tot de achteruitgang en verdwijning van typische bosplanten (Peterken & Game 1984; Chytry & Danihelka 1993). Voor diverse groepen van bosbodem-bewonende ongewervelden wordt van de aanwezigheid van 'grote grazers' een ongunstig effect verondersteld (Baines et al. 1994). Biodiversiteit en begrazing zijn op een complexe manier met elkaar verweven, op een wijze waar we nog betrekkelijk weinig inzicht in hebben (Mitchell & Kirby 1990; Hondong et al. 1993). Wel staat vast dat de dichtheden hierbij van cruciaal belang zijn.

Er zijn te weinig gegevens over de langetermijneffecten van hoefdieren op de bosontwikkeling. Daarom kunnen vragen over de effecten van het introduceren van gedomesticeerde hoefdiersoorten als aanvullende grazers in bosgebieden zoals op de Veluwe, moeilijk worden beantwoord (Van Wieren & Borgesius 1988). Terreinbeherende instanties wilden dan ook de invloed van wilde en gedomesticeerde hoefdiersoorten op de bosverjonging en bossuccessie nader onderzocht hebben.

Bosbegrazingsonderzoek

Onderzoekvragen

In de periode 1990-1996 is in opdracht van het ministerie van Landbouw, Natuurbeheer & Visserij, het zogenoemde Nationaal Bosbegrazingsonderzoek uitgevoerd. Het moest inzicht verschaffen in de rol die hoefdiersoorten kunnen spelen bij de instandhouding en ontwikkeling van een gevarieerd boslandschap en in de zelfredzaamheid van hoefdierpopulaties. Het Veluwse boslandschap is een betrekkelijk arm

biotoop voor hoefdieren en het was de vraag of hoefdieren in deze gebieden zelfredzaam kunnen voortbestaan zonder te worden bijgevoerd. Het onderzoek heeft zich beperkt tot vijf hoefdiersoorten: edelhert, ree, wild zwijn, rund (Schotse Hooglander) en paard (konik). Eland en wisent, twee hoefdiersoorten die in onze bosgebieden ontbreken, zijn niet in het onderzoek betrokken. Dat geldt ook voor het damhert dat eind jaren tachtig nog de status van ongewenste soort had maar inmiddels op de Rode Lijst is geplaatst (Hollander & Van der Reest 1994) en als ingeburgerd wordt beschouwd.

De algemene onderzoekvraag is vertaald in vier deelvragen:
- wat is de invloed van edelhert, ree, rund en paard op de bosverjonging en op de langetermijnbosontwikkeling?
- in hoeverre is runderbegrazing als effectgerichte maatregel effectief bij het terugdringen van de vergrassing in het grove dennenbos en ter verhoging van de bosvitaliteit?
- kunnen hoefdiersoorten zelfredzaam voortbestaan op de hogere zandgronden?
- welke bijdrage kan begrazing leveren aan een verhoging van de natuurwaarde van het bos op de hogere zandgronden?

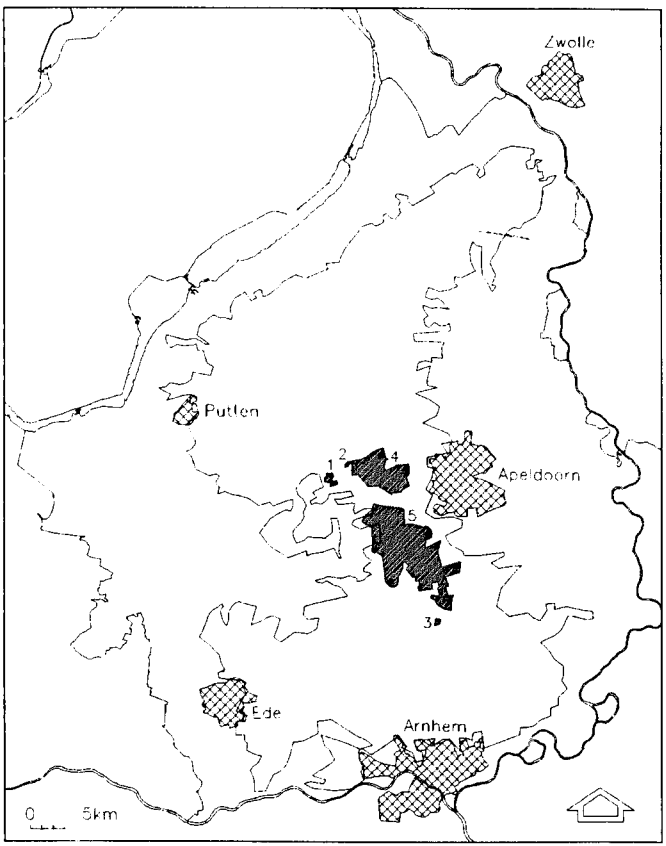
Vergroting van het inzicht in de wederzijdse interacties tussen bos en hoefdieren en ontwikkeling van een simulatiemodel voor bosbegrazing stonden centraal. Deze zogenaamde modelbenadering moest waarborgen dat de resultaten in hoge mate geëxtrapoleerd konden worden. Antwoorden op voornoemde vragen worden in beknopte vorm in hoofdstuk 9 gegeven.

Schotse Hooglanders op de Imbosch. In 1982 startte hier het eerste bosbegrazingsexperiment.

Aanpak

In diverse boswachterijen op de Veluwe (Fig. 1.2) is de ecologie van hoefdieren nader bestudeerd (hoofdstuk 3). Daarbij is in het bijzonder aandacht besteed aan hun dieetkeuze in relatie tot het voedselaanbod en de voedselkwaliteit. Kwaliteit is in eerste instantie geduid in termen van benutbare hoeveelheid energie. Er is gewerkt met compartimenten van circa 30 ha (locatie 1, 2 en 3) waar slechts één diersoort werd uitgezet (edelhert, ree, rund of paard) en waar gedurende ruim een jaar het foerageergedrag (keuze voedselplanten, hapgrootte, hapsnelheid) van individuele dieren is gevolgd. Het seizoenafhankelijke voedselaanbod van de vegetatie is in deze compartimenten op verschillende hoogten, afhankelijk van de diersoort, vastgelegd. Door middel van stalproeven is de verteerbaarheid van de belangrijkste voedselplanten voor de afzonderlijke hoefdiersoorten vastgesteld. De zelfredzaamheid van hoefdieren is bekeken in relatie tot de mineraalgehalten van het natuurlijke voedselaanbod (locatie 4 en 5). De conditie van individuele dieren is vastgesteld aan de hand van vetgehalten en de mineralenstatus van organen en botweefsel van geschoten dieren (edelhert en wild zwijn).

Begrazing met runderen als effectgerichte maatregel om de dichte, vervilte grasmat onder grove dennenbos op arme zandgrond open te breken en daarmee betere



Figuur 1.2.
Geografische ligging van de onderzoeklocaties op de Veluwe.
1. Kootwijkerveen
2. 's-Grevenhout
3. Deelerwoud
4. Staatsdomein bij Het Loo
5. Ugchelen-Hoenderloo

condities te scheppen voor spontane verjonging, is onderzocht in een grove dennenbos in uitgerasterde gedeelten van ca. 1 ha, waarin gedurende een aantal jaren drie graasintensiteiten werden ingesteld (locatie 1). Iedere twee jaar werden bodemanalyses uitgevoerd teneinde effecten op processen als decompositie, mineralisatie en humificatie te kunnen vaststellen (hoofdstuk 4).

Effecten van hoefdiersoorten op de bosverjonging werden onderzocht aan de hand van exclosures in verschillende begroeiingstypen (locatie 4). De ontwikkeling van de vegetatie binnen het raster werd over een periode van zes jaar gevolgd en vergeleken met aangrenzende, niet-omrasterde terreingedeelten. Tevens werden individuele bomen met een verschil in graasverleden met elkaar vergeleken wat betreft groeisnelheid en groeivorm. Binnen en buiten de exclosures is gedurende een reeks van jaren ook de dichtheid aan muizen gevolgd (hoofdstuk 5). De invloed van het wilde zwijn op bodem en bosverjonging werd afzonderlijk bestudeerd aan de hand van transecten en wroetexclosures (locatie 4 en 5). Doordat het wilde zwijn het belangrijkste deel van zijn voedsel met wroeten in de bodem bemachtigt, heeft deze soort een andersoortig effect op de bosontwikkeling (hoofdstuk 6).

Aan de relatie tussen hoefdieren en het voorkomen van planten- en diersoorten, is slechts zijdelings aandacht besteed (met uitzondering van het muizenonderzoek in voornoemde exclosures). Ontwikkelingen in de vegetatie als gevolg van begrazing, die het voorkomen van planten- en diersoorten beïnvloeden, spelen zich af over een betrekkelijk lang tijdsbestek en kunnen met een onderzoek van slechts enkele jaren onvoldoende in beeld worden gebracht.

Inzicht in de dieetkeuze van hoefdieren en in de effecten die deze grote herbivoren hebben op hun omgeving zijn gebruikt voor het opstellen van een bosbegrazingsmodel. Daarmee kunnen de effecten van hoefdieren, in verschillende dichtheden, op de bosontwikkeling (50 tot 100 jaar) worden beschreven (hoofdstuk 7). Ofschoon dit model de complexe relaties tussen bos en herbivoren versimpelt, heeft het de pretentie in ieder geval de belangrijkste processen te beschrijven van begrazing, bosverjonging en bossuccessie. Het model bestaat uit twee modules: de eerste beschrijft het voedselaanbod van het bos op de hogere zandgronden, afhankelijk van bodemtype, bostype en seizoen. De tweede module beschrijft de dieetkeuze van een hoefdiersoort in relatie tot het voedselaanbod. Beide modules zijn gekoppeld aan een bosontwikkelingsmodel dat met tijdstappen van een maand de ontwikkeling beschrijft van een bosopstand. In het huidige model ontbreekt nog een groeiplaatsmodule, waarin de effecten van hoefdieren op de bodem worden beschreven. Er zijn nog onvoldoende gegevens om hiervan een model te kunnen opstellen. Met het bosbegrazingsmodel zijn een groot aantal scenario's doorgerekend voor bosbegrazing, vanuit verschillende uitgangssituaties (bostypen) en begrazingsvormen (hoefdiersoorten en dichtheden). Daarmee is het differentiërende effect van begrazing op de bosontwikkeling zichtbaar gemaakt (hoofdstuk 8).

De onderzoekresultaten zijn samengevat in een slothoofdstuk (hoofdstuk 9) waar

in het bijzonder wordt ingegaan op de gebruikswaarde van het onderzoek voor het beheer van bos op de hogere zandgronden. Daar worden de mogelijkheden geschetst om met behulp van wilde hoefdiersoorten, al dan niet aangevuld met gedomesticeerde hoefdiersoorten, een gevarieerd boslandschap tot ontwikkeling te brengen.
Het bos op de hogere zandgronden verkeert in ons land na eeuwen van overexploitatie in een herstelfase, waarbij inheemse loofboomsoorten zich geleidelijk aan het uitbreiden zijn en aangeplante, vaak uitheemse, naaldboomsoorten een stap terug moeten doen, daarbij geholpen door het beheer. In het bosbeheer groeit geleidelijk het besef dat hoefdieren niet slechts 'schade-veroorzakers' zijn, maar dat het herstellen van de natuurlijke relaties tussen bos en hoefdieren waardevol kan zijn bij het tot ontwikkeling brengen van het bos. Tegenwoordig wordt het bos steeds meer beheerd als ecosysteem (Kuper 1994) en wordt het belang van bossen voor de instandhouding van biodiversiteit onderkend. Op veel plaatsen is het bos in een omvormingsbeheer waarbij de natuurfunctie sterk op de voorgrond staat (Londo 1991, Koop & Hilgen 1992). Tevens is het huidige bosbeleid gericht op het aanzienlijk vergroten van het aandeel gemengd bos in de komende decennia en een toename van het aandeel bos ouder dan 80 jaar. Het is voor de toekomst van het Nederlandse bos van essentieel belang dat men weloverwogen keuzen maakt ten aanzien van de plaats van hoefdieren bij het beheer van het boslandschap, opdat de duurzame relatie die tussen bos en hoefdieren mogelijk is, opnieuw wordt vormgegeven. Dit boek kan daar een bijdrage aan leveren.

Hoefdieren en het beheer van bosgebieden in een historisch perspectief

S.E. VAN WIEREN & H.G.J.M. KOOP

Het oorspronkelijke boslandschap in Nederland is door toedoen van de mens verdwenen. Dit heeft ingrijpende gevolgen gehad voor het voorkomen, de aantallen en het gedrag van hoefdieren in boslandschappen, hetgeen met enige voorbeelden wordt toegelicht. Daarnaast worden een aantal van de hedendaagse problemen bij het beheer van bos en hoefdieren geschetst en worden enkele recente ontwikkelingen beschreven die kunnen worden samengevat onder de noemer van een 'natuurlijker beheer'.

Verandering van het oorspronkelijk boslandschap

In dit hoofdstuk worden in grote lijnen de veranderingen in het boslandschap geschetst vanaf het Atlanticum tot heden. We gaan ervan uit dat in het Atlanticum (6000-3000 vC) het oorspronkelijke landschap nog aanwezig was. Nederland was toen voornamelijk bedekt met bos, met uitzondering van kwelders, hoogvenen en delen van de rivierendelta. Het bos op de hogere gronden werd gedomineerd door linde en eik. Een rijke grote zoogdierenfauna was aanwezig: paard (tarpan), oeros, wild zwijn, edelhert, ree, eland, bruine beer, wolf en wellicht de wisent en de lynx. Hoe open het oorspronkelijke bos was, is steeds meer aan sterke discussie onderhevig. De meningen lopen uiteen van een gesloten bos met slechts tijdelijke, kleine, open plekken (met dus weinig mogelijkheden voor herbivorie) tot een open savanne-achtig landschap waarin hoge dichtheden van hervivoren konden worden bereikt. De mensen waren toen jagers-verzamelaars en hadden vermoedelijk geen grote invloed op het ecosysteem.

Van steentijd tot vroege Middeleeuwen

De situatie begon te veranderen met de komst van de landbouw, zo'n 4000 vC, het vroeg Neolithicum. Volgens de theorie is er in eerste instantie sprake van een 'shifting cultivation'. Het bos werd opengekapt en na ongeveer vijftig jaar agrarisch gebruik werd de plek verlaten. Later ontstond er een systeem van kleine akkertjes omgeven door een stuk woeste grond waar het vee werd geweid, varkens eikels konden zoeken (bosweide), hout werd gekapt en werd gejaagd, voornamelijk op wild zwijn, edelhert en ree. De jacht werd niet beoefend om het vlees maar om wildvraat te voorkomen en omdat er competitie met het vee optrad. Het bos werd gebrand voor de jacht en het bevorderen van de veeweide. Dit leidde ertoe dat het landschap verder werd opengelegd, hetgeen nog werd versterkt door een toenemende bevolkingsdruk (Buis 1993). Bossen op de voedselrijkste groeiplaatsen, bijvoorbeeld langs rivieren, boden mogelijk het langst weerstand aan een hoge graasdruk waarbij de bos-

verjonging niet of nauwelijks stagneerde.

De grote zoogdierenfauna begon af te nemen. Bruine beer, paard, eland en oeros verdwenen geleidelijk. Er is weinig bekend van de effecten op edelhert, ree en wild zwijn. Het landschap werd opener en dit had weliswaar een positief effect op de voedselvoorziening, maar de soorten werden tevens sterk bejaagd.

Van vroege Middeleeuwen tot ca. 1900

Deze periode kenmerkte zich door de opkomst van de steden en een sterke toename van de bevolking. Het grootste deel van het bos werd gekapt. Bovendien veranderde de soortsamenstelling van het overgebleven bos nogal omdat de eik selectief werd bevoordeeld (eikels voor de varkens). Ten behoeve van de productie van brandhout voor huishoudens en smeltovens (de ijzerindustrie kwam sterk op in de 12e-13e eeuw) werden grote delen van het bos omgevormd tot hakhout en middenbos. Het 'middenbos/hakhout met overstaanders' ontstond dus eigenlijk doordat houtproductie met varkensmast werd gecombineerd. Zo ontstond er een soort tweedeling met aan de ene kant de bosweide en aan de andere kant het middenbos/hakhout. De jacht werd het privilege van de adel en de geestelijkheid en het werd de boeren verboden om te jagen.

Hoewel er tot het eind van de 19e eeuw een zeker evenwicht bleef bestaan tussen de omvang van de akkers en de hoeveelheid woeste grond (bosweide) die nodig was om de akkers te 'bemesten', werd de grond steeds intensiever gebruikt. Het bosweidesysteem heeft tot in de 18e eeuw bestaan en is gedurende lange tijd in grote delen van Europa het dominerende landschap geweest. Op de rijkere (o.a. löss)gronden bleven de bosweiden tot in de 19e eeuw bestaan. De enige zwaarder beboste delen waren de oude malebossen. Malebossen waren delen van de marken[1] die louter voor houtproductie, hakhout dus, waren bestemd. Ze bestonden voornamelijk uit eik en beuk en werden tevens gebruikt voor de jacht.

De toenemende greep van de mens op het landschap had gevolgen voor de grote fauna. In het begin van de 19e eeuw verdween de wolf uit ons land. Aan het eind van die eeuw waren edelhert en wild zwijn vrijwel verdwenen. Alleen op de Veluwe en langs de oostgrens waren wellicht nog enkele kleine groepjes te vinden. De reeënstand was gedecimeerd en ook deze soort kwam alleen nog in geringe aantallen voor op de Veluwe. Vanaf de 16e eeuw werden hier en daar damherten uitgezet in de duinen en op de Veluwe.

[1] *Een marke is een aanduiding van het door de inwoners van een nederzetting, de markegenoten, gemeenschappelijk gebruik van een deel van het areaal. De heer van de nederzetting had door middel van een markkeure of markrecht gebruiksrechten daarop toegestaan.*

Vanaf ca. 1900 tot heden

Een aantal ontwikkelingen uit deze periode hebben grote gevolgen gehad voor het landschap. In de eerste plaats de introductie en uitbreiding in de 18e en 19e eeuw van de aardappel in Europa, waardoor het systeem van het akeren ophield te bestaan. Mensen hoefden voor hun energie 's winters geen varkensspek meer te eten, maar aten aardappels. Tevens was dat een goed veevoer zodat de stalvoedering ontstond. De eikenbossen verloren aldus hun functie als mastleveranciers. Het eikenhakhout behield nog geruime tijd zijn functie voor leerlooierijen (bastwinning) en brandhout. Op goede gronden werden de bossen gerooid tot akkers, op slechte gronden vervangen door meestal naaldbomen. Aan het eind van de 19e eeuw werd de kunstmest uitgevonden waardoor het betrekkelijke evenwicht tussen de hoeveelheid akkerland en woeste grond werd doorbroken. Grote aantallen vee om de akkers te bemesten waren niet meer nodig en meer land kon nu intensiever beboerd worden. Heidevelden, die nu niet meer nodig waren voor het grazen van schapen, werden productief gemaakt door ze te bebossen. Tevens werd door de bebossing de voortschrijdende verstuiving van het landschap ten gevolge van vroegere overbegrazing een halt toegeroepen.

In de tweede plaats ontstond er vanuit de industrie een grote vraag naar gestandaardiseerde assortimenten van hout (Buis 1985, 1993). Dit leidde ertoe dat de herbebossing in het begin van deze eeuw voornamelijk plaatsvond door het planten van grove dennen en fijnsparren.

De gevolgen van al deze ontwikkelingen zijn genoegzaam bekend. Veel biotopen van grote zoogdieren verdwenen, andere werden sterk ingekrompen, terwijl de sa-

De hei werd in het verleden regelmatig gebrand om veroudering tegen te gaan en hergroei te stimuleren.

Hoefdieren: sleutelsoorten in het ecosysteem?

Momenteel is er veel aandacht voor de rol die hoefdieren spelen in natuurlijke ecosystemen. Het gaat erom of het zogenaamde sleutelsoorten ('keystone species') zijn of niet. Een sleutelsoort is per definitie een soort die een heel scala van fundamentele veranderingen in een systeem teweegbrengt als hij wordt weggehaald (Paine 1980). Het belangrijkste effect bij het weghalen van een 'sleutelhoefdier' is het dichtgroeien van een gebied met struiken of bomen, terwijl het gebied uiteraard veel opener blijft als de sleutelsoort aanwezig is. Over de sleutelrol van hoefdieren bestaat nog veel onduidelijkheid. Er zijn aanwijzingen dat de olifant (Dublin 1995), de impala (Prins & Van der Jeugd 1993), en de eland (Pastor & Naiman 1992) een sleutelrol vervullen maar er is nog geen geval bekend waarbij het ondubbelzinnig is aangetoond. We kunnen speculeren dat de kans voor een hoefdier om een sleutelrol te vervullen toeneemt met:

- het lichaamsgewicht,
- het consumeren van een groot aandeel houtige gewasssen,
- een afnemende bodemvruchtbaarheid,
- een afnemende kans op natuurlijke boomgroei in een gebied.

Voor de West-Europese situaties zouden dan, historisch gezien, de oeros en de wisent in de voedselarme gebieden potentiële kandidaten zijn om bosgebieden open te houden. Of ze dat in het verleden ook gedaan hebben, is nog controversieel hoewel er wel sterke aanwijzingen voor zijn. Als hoefdieren geen sleutelsoorten zouden zijn in de meeste habitats, kunnen open gebieden uitsluitend in stand gehouden worden door kunstmatige hoge dichtheden van hoefdieren en/of door aanvullend beheer door de mens.

menstelling van het resterende deel werd gewijzigd door menselijke beïnvloeding. Vanaf het midden van de 20e eeuw nam de nog overgebleven grote herbivore fauna weer in aantal toe. Edelherten en wilde zwijnen werden uitgezet op de Veluwe. Eerst kwamen ze uitsluitend binnen rasters voor maar later, door ontsnappingen, ook in de zogenaamde vrije wildbaan. Door de herbebossing en een verandering van de Jachtwet (waardoor een betere bescherming ontstond) begon ook de reeënstand weer toe te nemen. De laatste decennia heeft het ree ook de open landschappen weten te koloniseren en momenteel kent de soort een landelijke verspreiding.

Gedrag en aantalsfluctuaties van hoefdieren in het vroegere boslandschap

Trek van hoefdieren

Veel dieren en met name de grotere soorten hebben een complex van bosgemeenschappen nodig om alle habitats te vinden die nodig zijn voor hun overleving. Een voorbeeld zijn de grote hoefdieren die in de verschillende seizoenen trekken naar bosgemeenschappen met voldoende voedselaanbod. In het boscomplex van het Bialowieza nationaal park in Polen vertonen wisent, wild zwijn, edelhert en ree nog een duidelijke trek van de ene bosgemeenschap naar de andere afhankelijk van het seizoen (Dzieciolowsky 1975, Kossak 1976). Deze trek wordt hoofdzakelijk bepaald door de fenologische ontwikkeling in deze bosgemeenschappen, die het voedselaanbod voor de dieren stuurt (Falinski 1986). Door de uitwijkmogelijkheden naar alternatieve voedsel- en waterbronnen nemen de zelfredzaamheid van de dierpopulaties en de kans van de bosverjonging om aan de vraat te ontkomen toe.

Een rij karakteristieke wintereiken op de Terletse heide. Duidelijk zichtbaar is de scherpe graaslijn veroorzaakt door vraat van hoefdieren.

Predatie

Over de vraag of roofdieren hoefdierpopulaties kunnen reguleren, zijn de meningen verdeeld (Bergerud & Ballard 1988; Thompson & Peterson 1988; Messier 1994; Sinclair 1985). Er zijn wel aanwijzingen gevonden dat hoefdierpopulaties kunnen worden gelimiteerd door roofdieren. Bij een hogere roofdierenstand is die van hoefdieren lager. Zo lijken reeënpopulaties te kunnen worden gelimiteerd door de lynx, en eland- en edelhertpopulaties in een aantal gebieden door de wolf (Okarma et al. 1995). De effecten van roofdieren op het wilde zwijn zijn gering en deze soort wordt dan ook voornamelijk door het voedsel gelimiteerd. Interessant is een effect van de aanwezigheid van wolven op het terreingebruik: door de ruimtelijke verdeling van hun territoria ontstaan er in de contactzones tussen territoria hogere dichtheden hoefdieren dan in de wolventerritoria zelf. Ook heeft de configuratie van de wolventerritoria invloed op de trek van de hoefdieren (Nelson & Mech 1981). Door het uitvallen van een territorium ontstaan nieuwe territoria met daardoor een andere ruimtelijke verdeling van dichtheden van hoefdieren.

Voedselschaarste

Het voedselaanbod werkt regulerend op overleving, fertiliteit en reproductie. In strenge winters met voedselschaarste treedt daardoor een verhoogde sterfte op en neemt de fertiliteit in het daaropvolgende jaar af (Sinclair 1985). Wanneer het natuurlijke voedselaanbod de enige regulerende factor is zal er sprake zijn van sterk fluctuerende aantallen. De huidige constante voorjaarsdichtheden hangen samen met regulatie door afschot. De ecologische draagkracht van gebieden is dan ook niet

Bosgemeenschappen op de Veluwe

Op de Veluwe komen drie belangrijke bosgemeenschappen voor. Daarvan behoren er twee tot de Potentieel Natuurlijke Vegetatie (PNV, Tüxen 1956): het Wintereiken-Beukenbos op de stuwwallen en rijkere dekzanden en het Berken-Zomereikenbos op de armere dekzanden en stuifzanden (Van der Werf 1991). De grove dennenbossen, die van nature slechts ongeveer 5% van de Veluwe zouden bedekken, beslaan nu 60% van het areaal. Zij zijn vrijwel allemaal in een korte tijd aangeplant.

Wintereiken-Beukenbos

Het Wintereiken-Beukenbos komt voor op matig rijke, lemige zandgronden en arme lössgronden (brikgronden). Op de Veluwe is het droge Wintereiken-Beukenbos naar oppervlakte een van de meest voorkomende bosgemeenschappen. Het bos met een enigermate natuurlijke boomsoortensamenstelling is echter slechts 5% van de oppervlakte van het actuele droge Wintereiken-Beukenbos. Deze resten komen vooral voor in de marke- en malebossen (ook wel boombossen genoemd).

Het Wintereiken-Beukenbos wordt gekenmerkt door een boomhoogte van circa 30 tot 35 m. Doordat er enkele referentiebossen bestaan is van deze bosgemeenschap relatief veel bekend over natuurlijke structuur en dynamiek (Koop 1981a,b; Koop & Hilgen 1987; Koop 1989; Lemée et al. 1986). In tegenstelling tot de Nederlandse meest natuurlijke bossen (oude malebossen) dragen de Wintereiken-Beukenbossen in Neuenburg en Fontainebleau een duidelijk mozaïekkarakter. Open plekken variëren van éénboomsgaten tot gaten met een diameter van twee en een half keer de boomhoogte. Een struiklaag ontbreekt. In de open plekken kunnen zich meestal tijdelijk andere boomsoorten dan beuk vestigen. Ruwe berk, boswilg, ratelpopulier, sporkehout, wilde lijsterbes, grove den, wintereik en zomereik raken meestal voordat ze hun volle wasdom bereiken overgroeid door beuk (Lemée 1985). Met name begroeiing met adelaarsvaren kan in open plekken de verjonging lange tijd tegenhouden. De soortenrijkdom aan hogere planten is niet groot en de bosgemeenschap herbergt geen zeldzame soorten. Van groot belang zijn echter de epifytische mossen (Reijnders 1969, Greven 1992).

Er zijn drie stadia in een cyclische reeks van de bosgemeenschap te onderkennen. Het eerste is een open stadium met overwegend grassen, bramen en eventueel adelaarsvaren. Een tweede stadium bestaat uit pioniersoorten zoals ruwe berk, lijsterbes, sporkehout, ratelpopulier, boswilg, zomereik en wintereik. Wanneer de grove den als zaadbron aanwezig is, komt de soort meer in dit pionierstadium voor naarmate de graasdruk hoger is, terwijl verjonging van beuk en eik hierdoor wordt belemmerd (Van Wieren & Borgesius 1988). Het derde stadium bestaat uit beuk en wintereik. Wintereik is de enige boomsoort die zich in beperkte mate naast de beuk kan handhaven. De beuk blijkt zich via afleggers vegetatief te vermeerderen (Koop & Hilgen 1987). Dunne takken aan ontwortelde bomen leggen af en vormen adventiefwortels en zorgen daarmee in belangrijke mate voor verjonging van beuk op stormvlakten. Ook in oude hakhoutbossen komt het vegetatieve vermogen tot vermeerderen tot uiting.

Berken-Zomereikenbos

Het Berken-Zomereikenbos komt voor op droge, zeer zure, leemarme zandgronden die vaak sterk gepodzolideerd zijn door een eeuwenlange heidebegroeiing (Van der Werf 1991). Het droge Berken-Zomereikenbos is een zeldzame bosgemeenschap als men alleen de oude bossen meerekent die enigermate representatief zijn voor de PNV. Over veel grotere oppervlakte komen echter geplante opstanden voor die tot deze bosgemeenschap kunnen worden gerekend, terwijl van de potentiële groeiplaats een niet onaanzienlijk deel in agrarisch gebruik is. Dat er maar zo weinig van het actuele bosareaal representatief is voor de PNV komt omdat de weinige resterende oude droge Berken-Zomereikenbossen zijn omgevormd tot naaldhoutopstanden en vele jonge heidebebossingen eveneens behoren tot deze PNV. De bosgemeenschap is soortenarm en herbergt geen zeldzame hogere plantensoorten, maar ze is rijk aan paddestoelen. Door de trage groei van de bomen regenereert het bos slechts moeizaam waardoor de vervangbaarheid gering is en de ontwikkelingsduur zeer lang. Samen met het Wintereiken-Beukenbos behoort het Berken-Zomereikenbos tot de soortenarmste bosgemeenschappen van Europa (Ellenberg 1986). Nederland ligt echter in het centrum van het relatief kleine areaal van deze bosgemeenschap (Van der Werf 1991).

Bijna alle Berken-Zomereikenbossen zijn sterk

door de mens beïnvloed en hebben een lage natuurlijkheidsgraad. De oude bossen die de ontginning en degradatie overleefden, zijn altijd als hakhout geëxploiteerd of zijn meer recent omgezet in naaldhoutopstanden. De bossen met de hoogste natuurlijkheidsgraad zijn enerzijds de hakhoutbossen op een oude bosgroeiplaats en anderzijds de spontane uit heide ontstane bossen, vooral op die plaatsen waar geen bodembewerking heeft plaatsgehad. In hun meest natuurlijke vorm bestaan de bossen vooral uit zomereik met slechts in open plekken tijdelijk een berkenaandeel (Ellenberg 1986, Mayer 1984). Op de armste bodems kan grove den een hoger aandeel hebben. Op voormalig cultuurland of anderszins na bemesting ontstaat na een kruidenfase de subassociatie met witbol.

Dennenbosgemeenschappen

De huidige dennenbossen bestaan deels uit aangeplante gelijkjarige dennenbossen, deels uit spontaan dichtgelopen stuifzanden (uitgestoven laagten). De aangeplante bossen hebben een lage natuurlijkheidsgraad. Door successie en het omvormingsbeheer van de afgelopen decennia is de samenstelling van dit bostype echter aanmerkelijk veranderd en meer gevarieerd geworden.

De spontaan ontstane bossen herbergen vaak verscheidene generaties grove den. De eerste generatie bestaat uit vliegdennen, die in relatief lage dichtheden voorkomen. De volgende generaties bestaan uit rechte dennen die al in een zeker bosverband zijn opgegroeid. De grove den, hoewel spontaan gevestigd, is vrijwel altijd afkomstig uit zaad van geplante opstanden. Hesmer & Schröder (1963) hebben op grond van archiefonderzoek meer dan 13 oorspronkelijke groeiplaatsen in de 16e tot 18e eeuw kunnen aantonen in het aangrenzende Nedersaksische laagland. In Nederland is tot nog toe geen inheems materiaal van grove den aangetoond.

De bossen worden gekenmerkt door een geringe boomhoogte (<10 m) en een armetierige groei van de dennen. Spontane verjonging van grove den treedt alleen op in open plekken of bij een kroonsluiting van minder dan 50%. Hoewel de spontaniteit erg hoog is, is er geen sprake van een compleet leeftijdsmozaïek, omdat de bossen daarvoor nog te jong zijn. Zo'n mozaïek zal ook zelden kunnen ontstaan, omdat de bosgemeenschap op veel plaatsen van ondergroei verandert en het karakter van een Berken-Zomereikenbos aanneemt. De richting van de successie kan juist in deze bossen sterk worden beïnvloed door de graasdruk.

uit te drukken in een getal maar veeleer in een range van door de jaren fluctuerende waarden. Op grond van bovengenoemde processen is het waarschijnlijk dat de dichtheden van grote hoefdieren in tijd en in ruimte grote variatie kunnen vertonen.

Gedrag en aantalsfluctuaties van hoefdieren in het huidige boslandschap

Verhindering van de trek

Zoals reeds eerder vermeld is het denkbaar dat de hoefdieren vroeger een seizoentrek vertoonden, 's zomers in de voedselrijke lagere biotopen (rivierdalen, kwelders) en 's winters op de hogere zandgronden. Vanaf de zandgronden is trek naar de voedselrijkere gebieden niet meer mogelijk. Hierdoor is het aanbod van biotopen verschraald en is de zelfredzaamheid mogelijk afgenomen. Het belang van de aanwezigheid van een verscheidenheid aan biotopen voor grote hoefdieren is onlangs nog eens duidelijk aangetoond door Wallis de Vries (1994). De natuurlijke trek wordt beperkt door een aantal antropogene factoren:

- In Nederland zijn bossen op de voor agrarisch gebruik geschikte groeiplaatsen ontgonnen. Daarom komen grotere boscomplexen alleen in de voedselarme, land-

bouwkundig minder interessante gebieden voor. Voedselrijkere boscomplexen van beek- of rivierbegeleidende bosgemeenschappen ontbreken, hoewel deze potentieel voor Nederland kenmerkend zijn en over grote oppervlakte kunnen voorkomen. De Nederlandse grotere boscomplexen zijn daardoor incompleet als het gaat om de verschillende bosgemeenschappen. De Veluwe bijvoorbeeld kent slechts een beperkt scala van de voedselarmste bosgemeenschappen. Voedselrijkere bosgemeenschappen zoals de Eiken-Haagbeukenbossen en de beek- en rivierbegeleidende bossen, die vooral in de winter en het voorjaar door de zoogdieren worden bezocht, ontbreken. Resterende bosjes zijn meestal klein en corridors met de overige bosgemeenschappen in grotere complexen ontbreken.

- De fragmentatie van boscomplexen en leefgebieden in het algemeen voor grote zoogdieren ten gevolge van barrières zoals snelwegen is een directe fysieke beperking voor de trek. Nog slechts enkele decennia geleden stond de Veluwe vol met honderden kilometers raster. Hierdoor werden de toch al niet zo omvangrijke totaalbestanden van edelhert en wild zwijn ook nog eens opgedeeld in kleine subpopulaties. De kans op genetische erosie wordt steeds groter naarmate populaties kleiner worden.
- Door het in vergelijking met het natuurlijke bos sterk in tijd en ruimte geconcentreerde oppervlak van jonge aanplanten en stakenfases zijn er in iedere bosgemeenschap het hele jaar door scheuten beschikbaar. In jonge aanplanten, zelfs in zeer voedselarme bosgemeenschappen, is de bereikbaarheid van voedsel daardoor beter dan bijvoorbeeld in een natuurlijk bos in een voedselrijke bosgemeenschap (Falinski 1986). Degradatie van het bos tot open heide vergroot het voedselaanbod aan kruiden eveneens sterk op in tijd en ruimte gefixeerde arealen.
- Het bijvoeren vermindert de noodzaak om te trekken. Door de geringe draagkracht van de hogere zandgronden en het jachtbelang vond de afgelopen veertig jaar intensief bijvoeren plaats. Hierdoor kunnen onnatuurlijk hoge dichtheden worden bereikt en blijven dieren meer gebonden aan bepaalde plekken. Plaatselijk, maar ook over het hele terrein kan daardoor intensieve vraat aan jonge boompjes optreden. Aantalfluctuaties komen evenmin voor.

Het is bekend dat het hoefdieren veelvuldig drinken en ook anderszins water nodig hebben (zoelen). De aanwezigheid van water op de Veluwe is in normale jaren voldoende. In de droge zomer van 1991 ontstond er een ernstig tekort waarbij ingrijpen noodzakelijk werd. Bij een toenemende ontwatering van de Veluwe zullen deze problemen toenemen.

In strenge mastloze winters kunnen problemen worden verwacht bij het vinden van voldoende voedsel. Om dit soort problemen te ondervangen zou er een aansluiting moeten zijn van de Veluwe met een ander, voedselrijker en natter gebiedstype (bijvoorbeeld uiterwaarden danwel de polders) waar voldoende wintervoedsel aanwezig is.

Het ontbreken van predatoren

Grote predatoren ontbreken momenteel terwijl de aantalsregulatie van de hoefdieren volledig in handen is van de mens. Los van een eventueel effect op de aantallen kunnen we speculeren over andere gevolgen van de afwezigheid van predatoren (zie ook Groot Bruinderink 1997). Zo is de selecterende rol van grote roofdieren door de mens overgenomen. Ook al gaat het 'selectiegedrag' van de mens in toenemende mate op dat van wolven lijken, het is niet helemaal hetzelfde. Selectie voor of tegen bepaalde kenmerken (bijvoorbeeld geweivorm of lichaamsgrootte) kan de genetische opmaak van populaties in een bepaalde richting verschuiven en zelfs leiden tot het verdwijnen van bepaalde allelen uit een populatie (Hartl et al. 1991). De afwezigheid van predatoren heeft ook gevolgen voor het terreingebruik. Zo zijn de hoefdieren niet 'gedwongen' zich op te houden buiten de grenzen van wolvenpaks en hoeven ze minder in beweging te zijn. De hoefdieren kunnen zich in hun terreinkeuze in principe primair laten leiden door hun voedselbehoeften. Daar staat tegenover dat de angst voor de mens het terreingebruik van edelhert en wild zwijn beïnvloedt waardoor deze soorten zich (overdag) weinig op de open terreingedeelten wagen. Over het netto-effect van het ontbreken van predatoren en de verstorende invloed van de mens op het terreingebruik valt weinig met zekerheid te zeggen.

Dichtheden en bosverjonging

Voedselschaarste is van invloed op de overleving maar ook op de reproductie. Deze regulerende factor wordt door het bijvoeren uitgeschakeld en fluctuaties in dichtheden treden daardoor niet op. De eventuele effecten hiervan hangen sterk af van het niveau waarop de aantallen nu worden gehouden en van de dosis-effectrelaties tussen de herbivoor en het bos. Juist van het laatste aspect is weinig bekend en daarom is het een van de hoofdthema's van het bosbegrazingsonderzoek. Wanneer er van nature grote fluctuaties voorkomen, dan zijn er met een zekere frequentie lage dichtheden. Dit kan van belang zijn voor de bosontwikkeling op lange termijn omdat verjongingsgolven vaak samengaan met lage populatiedichtheden (Falinski 1986). Ook is duidelijk dat permanent hoge dichtheden, onder de huidige omstandigheden, een ontwikkeling naar loofboomsoorten remmen en het veranderende Veluwse bos langer in een pionierstadium houden (Van Wieren & Borgesius 1988).

Recente ontwikkelingen in het beheer van bos en hoefdieren

Sinds het midden van de jaren '70 hebben zich belangrijke ontwikkelingen voorgedaan die de natuurlijkheid van het landschap op de zandgronden hebben verhoogd, te weten omvorming, ontsnippering en een beheer dat meer ruimte laat aan natuurlijke processen.

Verandering in bossamenstelling en omvormingsbeheer

Ten gevolge van omvormingsbeheer is de structuur van het bos in de afgelopen decennia gevarieerder geworden. Meer licht op de bodem heeft geleid tot meer

ondergroei (Dirkse 1987). Het beheer is tevens meer gericht op de ontwikkeling van inheems loofbos wat voor de Veluwe betekent het laten ontstaan van Wintereiken-Beukenbos en Berken-Zomereikenbos. De stormen van 1972/1973 hebben genoemde ontwikkelingen in gang gezet en versneld.

Doordat de Nederlandse bossen over het algemeen nog erg jong zijn en grootschalig zijn aangelegd en beheerd, wijken de bosmozaïeken qua schaal en ritme van de verjongingsprocessen sterk af van natuurlijke mozaïeken (Koop 1986). Ruimtelijke afwisseling in ontwikkelingsfases is beperkt tot een veelal rechthoekig patroon van op verschillend tijdstip geplante percelen bos. Een belangrijke potentiële kwaliteitsverbetering is bereikbaar wanneer de homogene bosstructuur wordt doorbroken en deze aansluit bij de schaal en het ritme van patronen en processen in natuurlijk bos. Daarbij staat de ontwikkeling van kleinschalige mozaïeken van verschillende leeftijd voorop. Binnen deze mozaïeken is ongeveer 15% 'open plek' aanwezig waar hernieuwde verjonging van het bos plaatsvindt. De oppervlakte van de open plekken moet worden afgestemd op frequentieverdeling naar grootte van open plekken in

Enkele grote stormen in 1972 en 1973, waarbij vele grove dennenopstanden vlaktegewijs omgingen, vormden het startsein tot een intensieve discussie over de toekomst van het Nederlandse bosbeheer.

natuurlijke bossen. In de grootste open plekken zullen zich pionierboomsoorten vestigen die meer licht doorlaten terwijl kleine open plekken worden opgevuld door climaxsoorten die zich vaak al vestigden voordat de open plek ontstond. Verspreid in dit mozaïek moeten een aantal bomen hun maximaal haalbare leeftijd kunnen bereiken. De verspreide oude, respectievelijk kwijnende en holle bomen zijn van belang voor vogels, vleermuizen (Voûte 1983) en bepaalde zoogdieren (Broekhuizen 1991). Ze zijn essentieel voor 40-50% van de bosgebonden fauna (Mabelis 1983; Siepel 1992) en flora (Barkman 1983; Barkman et al. 1983; Van der Werf 1983).

Belangrijk is dat bij de kap van bomen niet opnieuw homogene min of meer gelijkjarige opstanden ontstaan. De homogeniteit van bestaande opstanden dient via een groepenkap te worden gefragmenteerd naar een patroon waarvan de schaal beter aansluit bij patronen van natuurlijke bossen (Koop 1986).

De heterogeniteit in de bossen is naast dood hout de belangrijkste sturende factor voor de soortenrijkdom van bosgebonden ongewervelde dieren (Siepel 1992) en van groot belang voor de vogelrijkdom (Opdam & Schotman 1986).

Ontsnippering

De afgelopen tien jaar zijn er op de Veluwe vele kilometers raster opgeruimd waardoor leefgebieden aan elkaar werden geknoopt en isolatie deels opgeheven. Van groot belang is ook de aanleg geweest van twee ecoducten over de snelweg A50 omdat hiermee grote leefgebieden worden gecreëerd en bronsttrek zoals die vroeger plaatsvond weer mogelijk werd. Onderzoek heeft aangetoond dat de ecoducten intensief benut worden door een reeks van zoogdieren (Worm & Van Wieren 1996).

Het wildviaduct Terlet in aanbouw: een belangrijke verbinding tussen de zuidwestelijke- en de zuidoostelijke Veluwe over de A50.

Ook het leggen van verbindingen tussen de Veluwe en de omringende voedselrijkere gebieden zoals de uiterwaarden krijgt steeds meer aandacht.

Natuurlijker beheer

Veranderende inzichten hebben geleid tot een natuurlijker beheer van zowel de vegetatie als van de herbivore fauna in een aantal gebieden. Zo is in een aantal leefgebieden het bijvoeren sterk verminderd of helemaal gestaakt (Groot Bruinderink 1997). Na het ontstaan van meer dekking over een veel groter areaal heeft dit geleid tot een natuurlijkere spreiding en terreinbenutting van de edelherten en wilde zwijnen. In toenemende mate wordt de vroegere dualistische beheersdoelstelling van zowel bosbouw als jacht gewijzigd in een geïntegreerde gebiedsdoelstelling. Op een aantal plaatsen zijn de hoge dichtheden van vroeger teruggebracht en zijn niet-inheemse hoefdiersoorten verwijderd. Er wordt geëxperimenteerd met alternatieve jachttechnieken om de reductie efficiënter te laten plaatsvinden en de dieren minder schuw te maken.

Voerbakken worden opgeruimd in het Staatswildreservaat. Een gevolg van het veranderend bijvoerbeheer.

De ecologie van hoefdieren

G.W.T.A. Groot Bruinderink, S.E. van Wieren, E. Hazebroek,
M.H. den Boer, F.I.M. Maaskamp, W. Lamers, P.A. Slim & C.B. de Jong

Uit oogpunt van beschikbaarheid van nutriënten vormt de Veluwe een van de armste gebieden van ons land. De discussie rond het staken van het bijvoeren van wilde zwijnen en edelherten is actueel, evenals de introductie van rund en pony in bos- en heideterreinen op de Veluwse zandgronden. In dit hoofdstuk wordt aandacht geschonken aan de energie-, eiwit- en mineralenrijkdom van het natuurlijke voedsel op de Veluwe. Dieetkeuze, nutriëntenvoorziening en de conditie van de hoefdieren staan daarbij centraal.

Typologie en voedingseisen van hoefdieren

Cellulose is een belangrijk bestanddeel van planten en vormt de belangrijkste energiebron voor de herbivoor. Voor de benutting van cellulose is de herbivoor aangewezen op micro-organismen in de pens die het afbreken tot stoffen die door de gastheer kunnen worden benut:

CELLULOSE
↓
MICROBEN
↓

GASSEN		VRIJE VETZUREN	
methaan	(CH_4)	azijnzuur	(CH_3COOH)
koolzuurgas	(CO_2)	propionzuur	(C_2H_5COOH)
		boterzuur	(C_3H_7COOH)

Methaan en koolzuurgas worden 'uitgeboerd' en de vrije vetzuren, geproduceerd door de microben, worden door de maagdarmwand opgenomen. De geproduceerde microben kunnen deels door de gastheer worden verteerd. Dit zogenaamde microbiële verterings- of fermentatieproces vereist een zuurstofloze omgeving, een optimale zuurgraad en tijd: hoe langer het voedsel in de pens verblijft, hoe beter de vertering. In de loop van de evolutie hebben zich binnen de groep van hoefdieren soorten ontwikkeld die verschillen in de mate waarin ze cellulose kunnen benutten. Aangezien tevens de plantenwereld is in te delen in soorten met relatief veel of weinig cellulose, werkt de aanpassing bij de herbivoor door in de voedselkeuze.

Anatomische verschillen

De vijf diersoorten waar het bosbegrazingsonderzoek zich op heeft gericht, edelhert, ree, wild zwijn, rund en pony, zijn goede voorbeelden van genoemde aanpas-

singen van hoefdieren. Daarbij zijn enkele belangrijke strategieën te onderscheiden. Voorbeelden van niet-herkauwers zijn wild zwijn en pony. Kenmerkend is een relatief kleine maag en een goed ontwikkelde blinde en/of 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. Voorbeelden van herkauwers zijn edelhert, rund en ree. Deze soorten 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 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:

De 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 wordt verteerd; ze zijn dus bij uitstek aangepast aan het eten van grassen. Voorbeelden zijn rund, schaap 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 cellulose-arm voedsel, een flexibele strategie dus, met alle voordelen vandien. Tot de intermediate feeders behoren bijvoorbeeld het edelhert en het damhert.

Fysiologische verschillen

Het volume van het totale fermentatiecompartiment geeft een indruk van de capaciteit om voedsel op te nemen: het kleinst bij wild zwijn en ree, dan pony en vergelijkbaar groot bij edelhert en rund (Tabel 3.1). Voor de drie soorten herkauwers trekken we de vergelijking door en kijken we naar de pensactiviteit, uitgedrukt in de verhouding azijnzuur/propionzuur. Als deze verhouding laag is, wijst dit op een snelle afbraak van goed verteerbare producten; een hoge waarde duidt op slecht verteerbaar, celluloserijk voedsel (Tabel 3.2). We zien opnieuw dat edelhert en rund het dichtst bij elkaar liggen waar het gaat om de potentie om vezelrijk voedsel te verteren. Wat voor de vijf soorten de consequenties kunnen zijn van genoemde anatomische en fysiologische verschillen voor verteerbaarheid van hun voedsel en de voedselopname, wordt geïllustreerd in Figuur 3.1. Het gaat hier om de resultaten van

Tabel 3.1.
Volumepercentage van de afzonderlijke fermentatiecompartimenten en het gewichtspercentage van pens-maag bij vijf diersoorten uit het onderzoek (Gill & Jaczewski 1958; Drescher-Kaden 1976; Langer 1987)

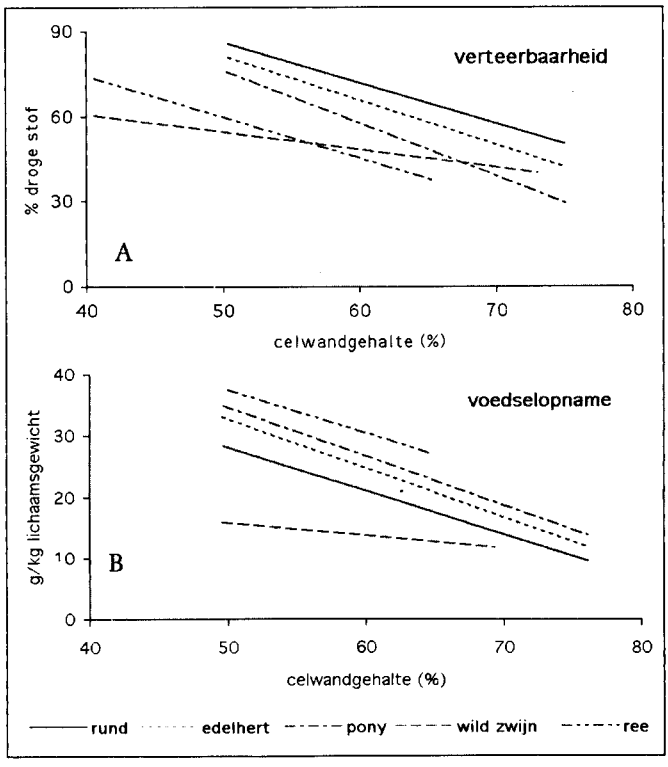
Soort	MAAG	DUNNE DARM	BLINDE DARM	DIKKE DARM	PENS-MAAG
	% van totale fermentatiecompartiment				% van lichaamsgewicht
huisvarken	30	33	4	33	5
edelhert	74	13	4	9	23
ree	63	16	10	11	8
rund	62	25	4	9	26
pony	9	30	16	45	12

Tabel 3.2.
Waargenomen aandelen azijnzuur en propionzuur als percentage van de totale hoeveelheid vrije vetzuren in de pens van ree, edelhert en rund (Prins & Geelen 1971)

	Azijnzuur (C2)	Propionzuur (C3)	C2/C3
ree	51	32	1,6
edelhert	62	21	3,0
rund	68	18	3,9

voerproeven (met hooi, grasbrokken en stro) aangevuld met literatuurgegevens. De relatie tussen het celwandgehalte van een bepaalde grassoort en de verteerbaarheid is over het algemeen negatief: hoe hoger het celwandgehalte, des te lager de verteerbaarheid (Fig. 3.1a). Wel zijn er verschillen tussen de soorten: het rund is een superieure celwandverteerder, dan komt het edelhert en dan de pony, maar het verhaal wordt dan al iets ingewikkelder. Bij lage celwandgehalten benut het ree het voedsel beter dan het wilde zwijn, maar boven een celwandgehalte van 55% is dit omgekeerd; een zwijn verteert zelfs nog stro, een ree vrijwel niet. De eerder geschetste verschillen blijken inderdaad tot verschillen in celwandvertering te leiden waarbij de pony zich tussen twee herkauwers (ree en edelhert) en het edelhert zich weer dichter bij het rund dan bij het ree bevindt.

Ook met betrekking tot de voedselopname zien we verschillen (Fig. 3.1b). Ook hier bestaat een negatief verband met het celwandgehalte van het voedsel. Nu scoren ree en pony echter het hoogst, gevolgd door edelhert en rund; het wilde zwijn neemt een uitzonderlijk lage positie in. Met uitzondering van het wilde zwijn is de volgorde juist andersom als bij de verteerbaarheid, wat klopt met de verwachting: pony en ree kunnen goed compenseren voor een lagere vertering door middel van een grotere



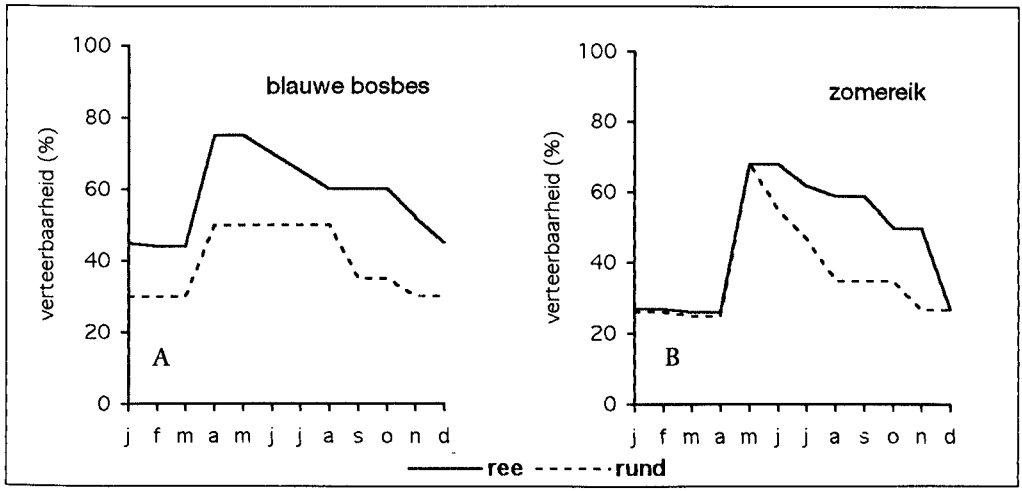
Figuur 3.1.
De relatie tussen het celwandgehalte van grasachtige producten (hooi, grasbrok en stro) en a) de verteerbaarheid en b) de voedselopname bij verschillende hoefdiersoorten.

opname. Over het algemeen verteert het wilde zwijn grassen slechter dan de hoefdieren uit de studie, en neemt er duidelijk minder van op.

Andere verschillen

Naast wat reeds is behandeld zijn er nog andere, soms meer in het oog vallende, verschillen tussen de diverse soorten hoefdieren, veelal samenhangend met karakteristieken van het maagdarmkanaal.

- 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 (Illius & Gordon 1992). Dit voordeel verdwijnt echter wanneer het voedsel schaars wordt.
- De naar verhouding lange tong van edelhert, ree en rund kan behulpzaam zijn bij het vergaren van voedsel. Beweeglijke lippen bij pony en wild zwijn vormen in dit opzicht een andere aanpassing. Het omnivore knobbelkiezengebit van het zwijn wijkt sterk af van het hoefdierengebit: de kauwbeweging bij het zwijn resulteert in het fijnmalen van voedsel, die van de herbivoor in het voortdurend fijner snijden. Opvallend is ook dat de snijtanden in de bovenkaak bij edelhert en ree ontbreken met daarvoor in de plaats een hard, verhoornd gehemelte. De veelzijdigheid aan vormen van het mondapparaat zijn even zovele manifestaties van aan-



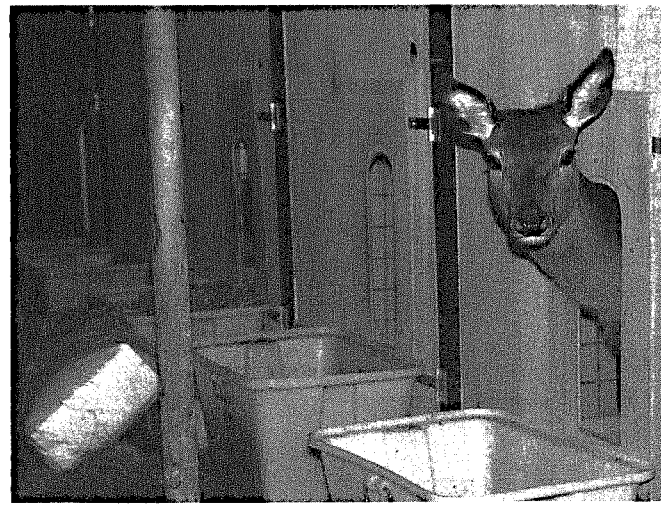
Figuur 3.2.
Het verloop van de verteerbaarheid van blauwe bosbes en eik, geselecteerd door rund en ree.

passingen, in de loop van de evolutie ontstaan, aan de voornaamste voedselbronnen. In de mondholte bevinden zich speekselklieren die bij browsers relatief gezien groter zijn dan bij grazers, hetgeen wijst op de grotere fermentatie-activiteit bij browsers. Bij herkauwers buffert het geproduceerde speeksel de pensvloeistof en ook is ontdekt, dat bij browsers het speeksel stoffen bevat die polyfenolen, ook wel antivraatstoffen genoemd, kunnen binden (Provenza & Malechek 1984). Dit laatste kan van belang zijn voor soorten die veel houtigen eten, omdat die vaak veel antivraatstoffen bevatten.

- Het ligt voor de hand te veronderstellen dat de verschillende soorten hoefdieren, op grond van de hiervoor geschetste verschillen in lichaamsgrootte en andere, vaak zeer specifieke aanpassingen, voedsel van verschillende kwaliteit kunnen selecteren. Het verloop van de verteerbaarheid van reeën- en runderhappen van bosbes en eik illustreert dit goed (Fig. 3.2a,b): reeën selecteren voedsel van betere kwaliteit. Van bosbes pakken de reeën de best verteerbare blaadjes eruit, terwijl de runderen altijd een deel slechter verteerbaar twijgmateriaal tot zich moeten nemen. Ook bij het eikenblad selecteert een ree voortdurend het beste materiaal, soms de uitlopende knoppen, terwijl een rund al snel ook verouderd blad zal eten.

Voedingseisen

Dieren hebben behoefte aan energie, stikstof (eiwit) en mineralen als fosfor, calcium, magnesium en natrium; daarnaast is er behoefte aan sporenelementen en vitaminen. Over het algemeen betrekken vrijlevende hoefdieren voldoende hoeveelheden mineralen en vitaminen aan het plantaardige materiaal, maar bijvoorbeeld calcium- en fosfordeficiëntie is zeer algemeen. De meest algemene deficienties zijn echter die van eiwit of energie. Het verteerbare energiegehalte en het eiwitgehalte



Edelhert op stal. Door middel van stalproeven werd onderzocht hoe hoefdieren verschillende voedseltypen benutten.

zijn in natuurlijk voedsel sterk aan elkaar gerelateerd, en eiwittekorten veroorzaken verminderde eetlust en daardoor onvoldoende energieopname (Duncan 1992). Hoewel het bij de dekking van de behoefte uiteindelijk gaat over de netto hoeveelheid die een dier van een element per tijdseenheid moet absorberen, worden de behoeften meestal uitgedrukt als normwaarden van percentages van het opgenomen dieet. Voor de meeste in het wild levende dieren zijn die normen niet bekend en ook voor de eisen die door hoefdieren aan de kwaliteit van het voedsel worden gesteld, moeten we terugvallen op normen die zijn aangelegd voor landbouwhuisdieren. In de veehouderij worden echter veelal normen gehanteerd voor hoogproductieve dieren die bovendien 'aan de veilige kant' liggen. Het kan echter ook voorkomen dat wilde dieren een hogere behoefte aan een bepaald element hebben. In bepaalde gevallen kunnen we de gehanteerde normen voor landbouwhuisdieren corrigeren voor de veelal veel lagere groeisnelheid (altijd afhankelijk van leeftijd en geslacht) van de wilde hoefdieren (soms tot een factor tien lager) en hun relatief lage gewicht, door middel van de zogenaamde factoriële benadering (Groot Bruinderink et al. in voorb.)

Energie- en eiwitbehoefte

Dieren hebben energie nodig voor verschillende doeleinden: (lichaams-)onderhoud, groei en voortplanting (bronst, zwangerschap en lactatie). De totale energiebehoefte is dus niet steeds voor alle dieren gelijk. Volgens Kleiber (1967) is de behoefte voor onderhoud (basaal metabolisme) bij zoogdieren een functie van het lichaamsgewicht: 0,58 * MW (MJ/dag), waarbij MW staat voor metabolisch lichaamsgewicht (= lichaamsgewicht$^{0.75}$). Grote dieren hebben dus naar verhouding minder energie nodig. Bij veel diersoorten in de gematigde en arctische gebieden is het basaal metabolisme in de winter lager dan in de zomer, waardoor de behoefte ook navenant lager ligt; de voedselopname kan dan 15-20% minder zijn dan verwacht (Kay et al. 1979; Blaxter & Boyne 1982). Deze omslag wordt aangestuurd door de fotoperiodici-

teit en geregeld door hormonen. De dieren draaien in de winter als het ware op een lager pitje en zijn minder actief. Dit mechanisme is aangetroffen bij reeën, edelherten en runderen en aangenomen wordt hier dat het ook aanwezig is bij vrij levende pony's en wilde zwijnen.

Bovenop deze basale energiebehoefte komen dan de behoeften voor bijvoorbeeld groei, reproductie, dracht of lactatie. De behoeften zijn twee tot drie keer zo hoog bij groei, zwangerschap en lactatie. Om bijvoorbeeld 1 kg/dag te kunnen groeien heeft een rund van 400 kg ongeveer twee maal zoveel energie nodig om in zijn onderhoudsbehoefte te voorzien. Aan het eind van de dracht van het rund bedraagt de behoefte ongeveer anderhalf keer het onderhoudsniveau; vermoedelijk is dit bij het zwijn en het ree nog meer omdat deze soorten over het algemeen meer jongen krijgen dan een rund en meer moeten bewegen om hun voedsel te bemachtigen. Ook tijdens de lactatieperiode is de energiebehoefte relatief hoog: tijdens de piek ongeveer twee to drie maal het onderhoudsniveau (ARC 1980). In de lactatieperiode kan de voedselopname met ongeveer 15% worden verhoogd, vermoedelijk doordat het maagdarmkanaal tijdelijk groter wordt.

Hoeveel energie gemoeid is met de activiteiten van de mannelijke dieren in de bronst is niet bekend; mannelijke edelherten die aan de bronst deelnemen, eten veel minder. Omdat ze in feite juist meer energie nodig hebben betekent dit dat deze dieren in een tijdsbestek van enkele weken sterk vermageren, een verlies dat ze voor het invallen van de winter weer moeten goedmaken. Na de bronst is een periode van veel eten (hyperfagie) dan ook normaal (Groot Bruinderink & Hazebroek 1995a). De mate waarin in de energiebehoefte kan worden voorzien, hangt nauw samen met de verteerbaarheid van het voedsel, omdat deze tot op zekere hoogte de opname beperkt. De oorzaak moet waarschijnlijk gezocht worden in de beperkte capaciteit van de pens wanneer voedsel van slechte kwaliteit de doorstroming beperkt (Van Soest 1982; Forbes 1986). Deze empirische relatie is vastgesteld bij runderen en paarden en uit voerproeven bleek dat ook bij reeën, pony's en wilde zwijnen de voedselopname lager wordt bij afnemende kwaliteit. Ondervoede dieren die plotseling onbeperkt mogen eten, nemen veel meer op dan men op grond van bovenstaande relatie tussen verteerbaarheid en voedselopname zou verwachten. De dieren eten dan wel 30-35% meer en groeien ook hard. Het is nog onduidelijk hoe dit verschijnsel, dat bekend staat als compenserende groei en dat vooral een rol speelt aan het eind van de winter, werkt.

Naast energie is stikstof (eiwit) een belangrijk ingrediënt van het voedsel. Eiwit is een bron van essentiële aminozuren en is onmisbaar voor optimale groei. Bij energietekort wordt eiwit als energiebron benut. Normen voor het energie- en eiwitgehalte van het voedsel bij in het wild levende hoefdieren zijn er niet. Veelal wordt waar nodig gerefereerd aan de normen voor landbouwhuisdieren.

Mineralenbehoefte

Naast eiwit en koolhydraten hebben hoefdieren behoefte aan een ruim scala van vitaminen en mineralen als calcium, kalium en fosfor. Ook hier zijn slechts norm-

behoeften bekend van landbouwhuisdieren. Over het algemeen zijn de opgesomde elementen niet limiterend in de voeding van vrijlevende hoefdieren (Kreulen 1985; Duncan 1992). Hoge niveaus van elementen kunnen in een aantal gevallen leiden tot vergiftiging; voor paarden liggen deze niveaus bij natrium, ijzer, koper en zink op respectievelijk 300 g, 1000 mg, 800 mg en 500 mg per kg droge stof (NRC 1981). Voor sommige mineralen geldt een optimale verhouding, bijvoorbeeld voor calcium/fosfor; voor paarden wordt een verhouding van 1,1-5,0 in het voedsel optimaal geacht (NRC 1981).

Het voedsel op de arme zandgronden

Voedselaanbod

De dynamiek in het voedselaanbod voor hoefdieren van de gematigde streken wordt gekenmerkt door perioden waarin alles volop aanwezig is en perioden waarin dit veel minder het geval is. Een goed voorbeeld van een tijdelijke voedselbron vormen eikels en beukennootjes, kortweg mast genoemd. Over het algemeen lopen de behoeften en het aanbod in fase. Bijvoorbeeld de lactatieperiode van een hinde, waarin zij relatief veel voedsel van goede kwaliteit moet opnemen, valt samen met het seizoen waarin rijkelijk voedsel voorhanden is, namelijk het voorjaar en de zomer (Groot Bruinderink & Hazebroek 1995a). De negatieve energiebalans gedurende het niet-productieve seizoen, de winter, compenseren de dieren door hun vet- en eiwitreserves aan te spreken, voorraden die in een rijk seizoen worden opgebouwd.

Het aanbod bepaalt hoeveel van een plantaardige voedselcomponent wordt gegeten. Als bijvoorbeeld door vraat of veroudering de beschikbaarheid van het voorkeursvoedsel daalt onder een bepaalde drempelwaarde, zien we een uitruil ('tradeoff') van kwantiteit tegen kwaliteit (Wilmshurst & Fryxell 1995). Bij gelijke beschikbaarheid van diverse componenten kan de variatie in benutting samenhangen met chemische en morfologische vormen van afweer van planten (Vicari & Bazely 1993).

Door het voedselarme karakter van de zandgronden is het aanbod aan voedselplanten in de struik- en kruidlaag in het algemeen niet erg groot. Met name het aantal kruidensoorten, in veel biotopen een belangrijke voedselbron voor hoefdieren, is gering. Ongeveer 65% van het Veluwse bos bestaat uit grove dennenbos (eerste of tweede generatie) met een soortenarme ondergroei (Van der Werf 1991). Het aandeel loofbomen in dit bostype is, samenhangend met dit successiestadium, relatief gering en het bos kent op veel plaatsen een hoge graasdruk van hoefdieren. In een betrekkelijk snel tempo voltrekt zich echter een proces waarbij het aanbod aan grassen, dwergstruiken maar ook aan loofbomen en mast toeneemt, deels door successie, deels door actief beheer (Kuper 1994; Groot Bruinderink & Hazebroek 1995a). Dit proces heeft vanzelfsprekend consequenties voor de aantallen hoefdieren die in het gebied kunnen leven (Groot Bruinderink & Hazebroek 1995a).

Kruidlaag

Van de veel voorkomende soorten als adelaarsvaren, rankende helmbloem, brede

stekelvaren en liggend walstro worden alleen de laatste twee gegeten. De wortelstokken van adelaarsvaren vormen in de nawinter onderdeel van het menu van het wilde zwijn. De meest voorkomende grassoort is bochtige smele, een wintergroen gras dat de laatste decennia sterk is toegenomen. Behalve bochtige smele komen een aantal 'breedbladige' grassoorten voor, vooral op wildweiden en langs bospaden: veldbeemdgras, ruw beemdgras, straatgras, gewoon struisgras en een aantal raaigrassen. Incidenteel worden pijpestrootje, witbol, zandzegge en pitrus gegeten. Wortels van grassen, klavers en paardebloem worden door pony en wild zwijn gegeten.

Dwergstruiken

In deze categorie zijn als voedselbron van belang struikheide, blauwe bosbes en vossebes. De wortels van de blauwe bosbes worden gegeten door ree, edelhert en wild zwijn. Binnen deze groep plaatsen we ook de gewone braam die, mede omdat er 's winters blad aan zit, op het menu van de herkauwers staat.

Boomsoorten

Naaldbomen als grove den, fijnspar en Douglasspar zijn in het algemeen slechte voedselbronnen. De naalden hebben dikke celwanden en bevatten veel antivraatstoffen waaronder terpenen. Toch vormen de naalden van grove den vooral 's winters onderdeel van het menu van ree en edelhert, al is dit in mindere mate het geval dan in de jaren '50 (Groot Bruinderink & Hazebroek 1995a; Hazebroek & Groot Bruinderink 1995). De volgende loofboomsoorten zijn van belang als voedselbron: eik, beuk, wilde lijsterbes, berk, sporkehout en (Amerikaanse) vogelkers. De mast van eik en beuk, en op sommige plaatsen van tamme kastanje, vormt met name voor het wilde zwijn, een belangrijke energie- en eiwitbron om de winter door te komen. Van sommige boomsoorten (grove den, Douglasspar, wilde lijsterbes) wordt, vooral in de na-winter en het voorjaar wanneer de sapstroom op gang komt, de bast gegeten.

Kwaliteit van het voedsel

De kwaliteit van plantaardig voedsel, uitgedrukt in verteerbaarheid of chemische samenstelling, varieert tussen de seizoenen. Daarnaast kunnen de eisen die hoefdieren aan het voedsel stellen, bijvoorbeeld in verband met hun verterings- en detoxificatievermogen, variëren met het seizoen (Van Soest 1982). Vandaar dat in studies die betrekking hebben op voedselkeuze altijd onderscheid wordt gemaakt naar seizoenen, die veelal weer anders zijn dan de gebruikelijke kalenderseizoenen. Tabel 3.3 en 3.4 zijn voorbeelden van een dergelijke 'fenologische' jaarindeling, in dit onderzoek gebruikt bij de studie van respectievelijk edelhert en wild zwijn. De meest gebruikte kwaliteitsparameters zijn verteerbaarheid en eiwitgehalte. De voedingswaarde van planten houdt ook verband met het gehalte aan moeilijk verteerbare celbestanddelen als cellulose, lignine en silicaten, of de concentraties aan secondaire plantenstoffen. Deze stoffen, waaronder tanninen en terpenen, kunnen een remmend effect hebben op de verteerbaarheid van plantenmateriaal.

Tabel 3.3.
Indeling van het jaar in vijf seizoenen, gebaseerd op beschikbaarheid en kwaliteit van de belangrijkste voedselsoorten en op de levenscyclus van het edelhert

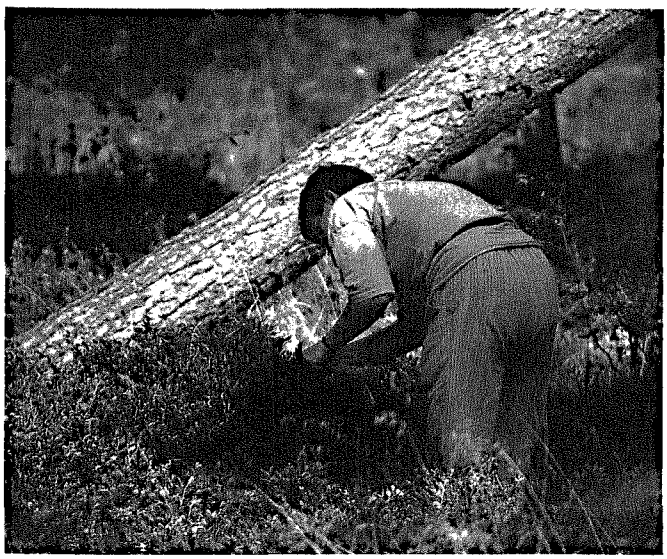
Seizoen		Vegetatie	Edelherten
I	15 apr-31 jul	eiwitrijk gras, scheuten en blad van loofbomen, heide en bosbes	kalveren,lactatie,geweigroei
II	1 aug-30 sep	kwaliteit heide en bosbes wordt snel minder; zomerscheuten van eik en berk	aanleg vetvoorraden; lactatie
III	1 okt-31 okt	herfstgroei van gras en mast komt beschikbaar	spenen; bronst; geslachten niet gescheiden
IV	1 nov-31 jan	algehele teruggang in kwaliteit en beschikbaarheid van voedsel	dracht; vetreserves worden aangesproken
V	1 feb-15 apr	voedselaanbod op laagste niveau	dracht; voortgaande mobilisatie van vetreserves

Tabel 3.4.
Indeling van het jaar in drie seizoenen, gebaseerd op de beschikbaarheid en de kwaliteit van de belangrijkste voedselsoorten en op de levenscyclus van het wilde zwijn

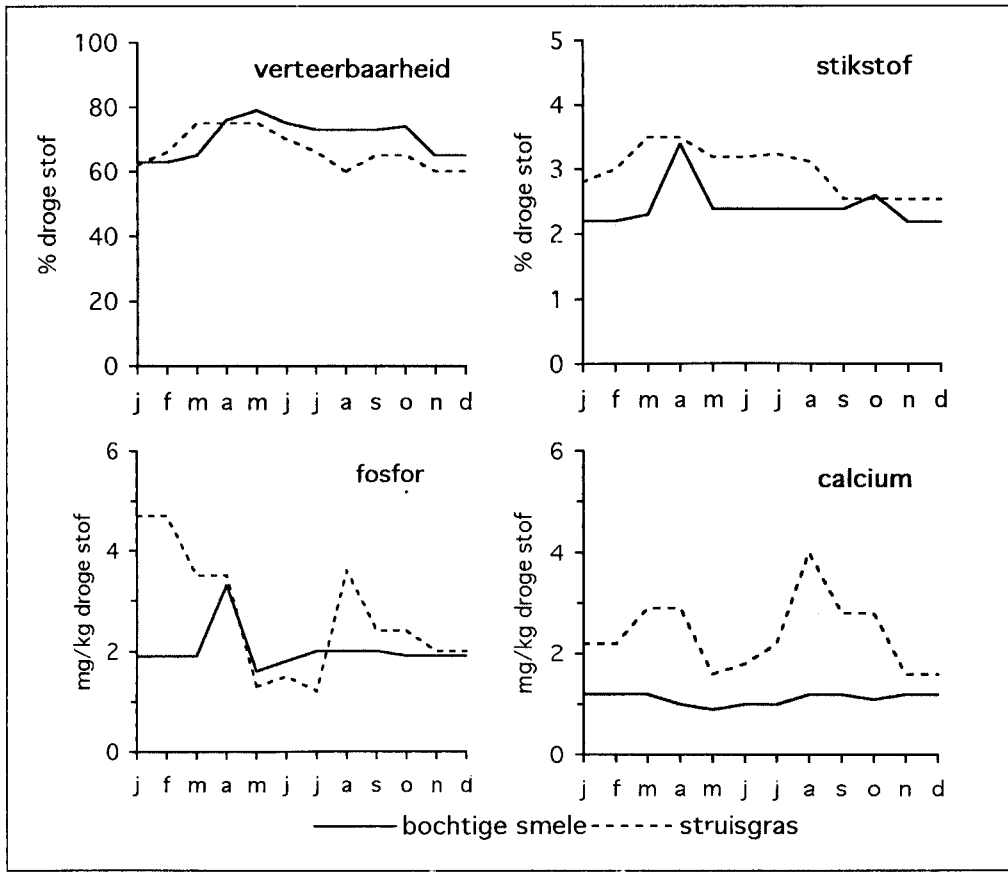
Seizoen		Vegetatie	Wild zwijn
I	16 sep-31 dec	maximale beschikbaarheid van mast; de kwaliteit van grassen en dicotyl materiaal neemt snel af	piek in voortplanting; opbouw lichaamsvet
II	1 jan-15 apr	minder mast beschikbaar; bovengronds plantaardig materiaal van slechte kwaliteit	aanspreken vetreserves; dracht en geboorte biggen
III	16 apr-15 sep	kwaliteit van bovengronds voedsel maximaal; mast begint aan het einde van deze periode	van lactatie tot spenen; begin aanleg lichaamsvet

Tabel 3.5.
Nutriëntgehalten van enkele belangrijke voedselplanten op de Veluwe. Het betreft jaargemiddelden.

Voedselplant	N	P	Ca	Mg	Na
	(%)		g/kg droge stof		
bochtige smele	2,5	2,1	1,1	1,2	0,2
gewoon struisgras	3,1	2,7	2,4	1,9	1,1
struikheide	1,3	0,9	3,1	1,2	0,2
blauwe bosbes	2,4	2,1	6,6	1,8	0,3
braam	2,9	1,9	1,9	2,7	0,2
wilde lijsterbes	2,2	2,2	6,6	2,6	0,4
vogelkers	2,6	1,6	4,3	3,2	0,2
sporkehout	2,7	2,2	6,7	2,5	0,3
beuk	2,6	1,3	3,5	1,3	0,2
eik	2,1	1,5	2,5	1,2	0,2
berk	2,6	2,5	3,7	1,7	0,4
grove den	1,4	1,1	1,6	0,7	0,3
Douglasspar	1,8	1,4	1,6	1,2	0,1
wortels bosbes	1,3	0,4	1,4	0,4	0,2
bast lijsterbes	0,8	0,5	8,1	1,1	0,4
bast Douglasspar	0,7	1,1	2,5	0,9	0,2
bast grove den	0,8	0,8	2,9	0,9	0,1
eikels	1,3	0,8	2,5	1,9	0,1



In het veld werd veelvuldig materiaal van voedselplanten verzameld dat vervolgens in het laboratorium werd geanalyseerd op mineraalgehalten.

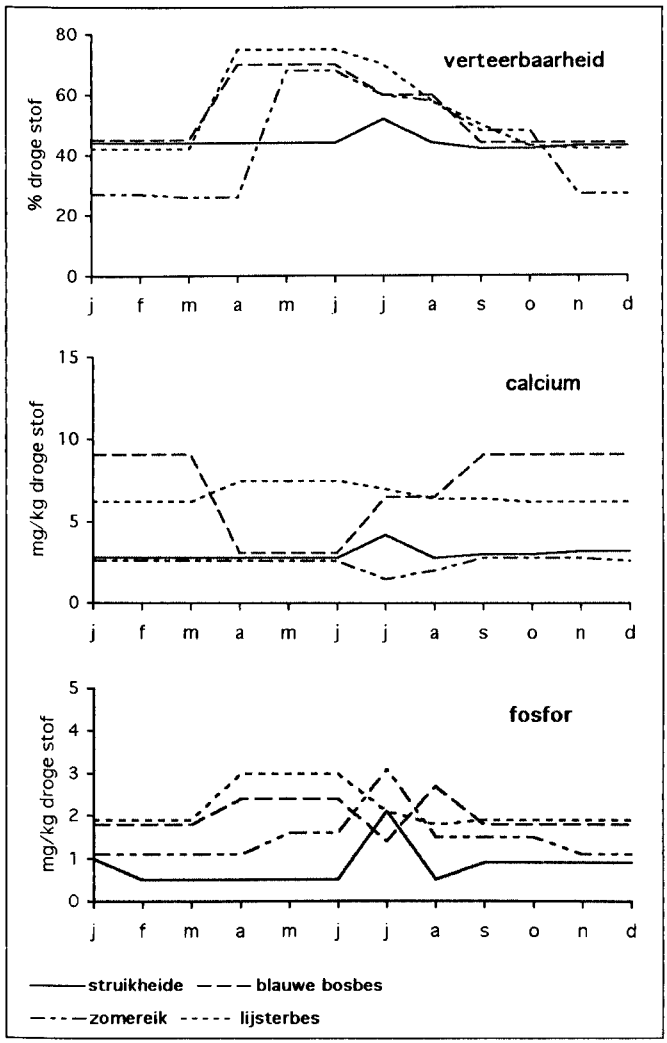


Figuur 3.3.
Het verloop van de verteerbaarheid en het gehalte aan stikstof, fosfor en calcium in bochtige smele en gewoon struisgras, zoals geselecteerd door het rund.

Van de belangrijkste voedselsoorten zijn in dit onderzoek voor ieder seizoen een aantal kwaliteitsparameters bepaald, zoals verteerbaarheid, eiwitgehalte en het gehalte van een aantal macro- (stikstof, fosfor, calcium, magnesium, kalium en natrium) en micro-elementen (koper, ijzer, zink). Voor een aantal nutriënten zijn als voorbeeld de jaargemiddelden weergegeven in Tabel 3.5. Telkens is getracht om bij het bemonsteren het vreetgedrag van de verschillende soorten hoefdieren na te bootsen. We volstaan hier met het presenteren van enkele karakteristieke verschillen vanuit het perspectief van enkele diersoorten.

Grassen

Het verloop van de verteerbaarheid, het gehalte stikstof, fosfor en calcium, voor bochtige smele en gewoon struisgras, zoals ervaren door het rund, is weergegeven in Figuur 3.3. In het algemeen verteert het rund bochtige smele beter dan gewoon struisgras. De figuur laat zien dat gewoon struisgras hoger scoort waar het gaat om



Figuur 3.4.
Het verloop van de verteerbaarheid en van het calcium en fosforgehalte in vier houtige soorten, zoals geselecteerd door het edelhert.

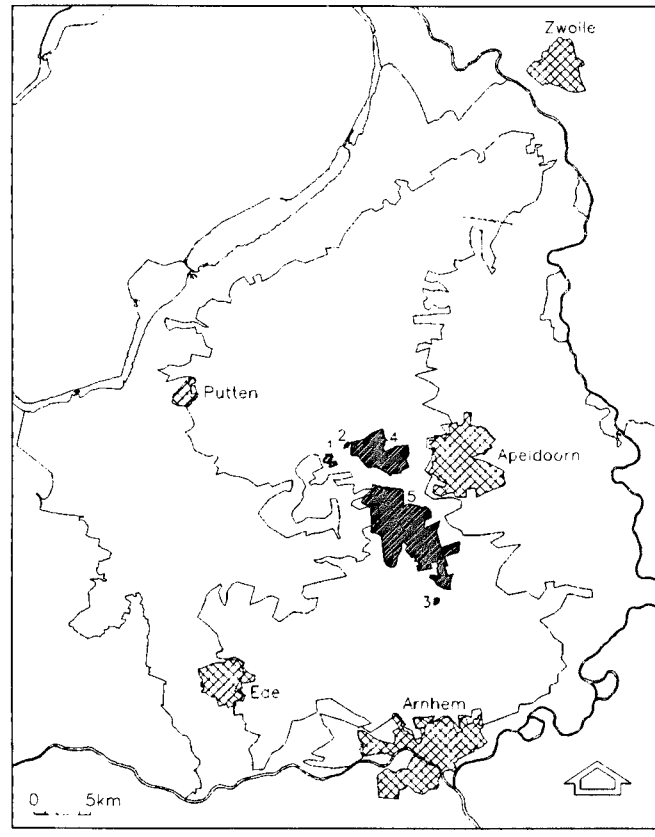
mineralengehalten. Als we kijken naar de norm voor stikstof bij runderen (< 2%), moeten we constateren dat beide voedselsoorten het gehele jaar door boven 'de onderhoudsnorm' zitten. Het fosforgehalte van gewoon struisgras is een deel van het jaar hoog. Beide soorten vertonen de laagste waarden in de zomer ten gevolge van strekking van de bloeiaren en een 'fysiologische dip' (midzomer-depressie) in de groei. Het calciumgehalte van bochtige smele is constant laag, dat van gewoon struisgras is veel hoger.

Houtigen

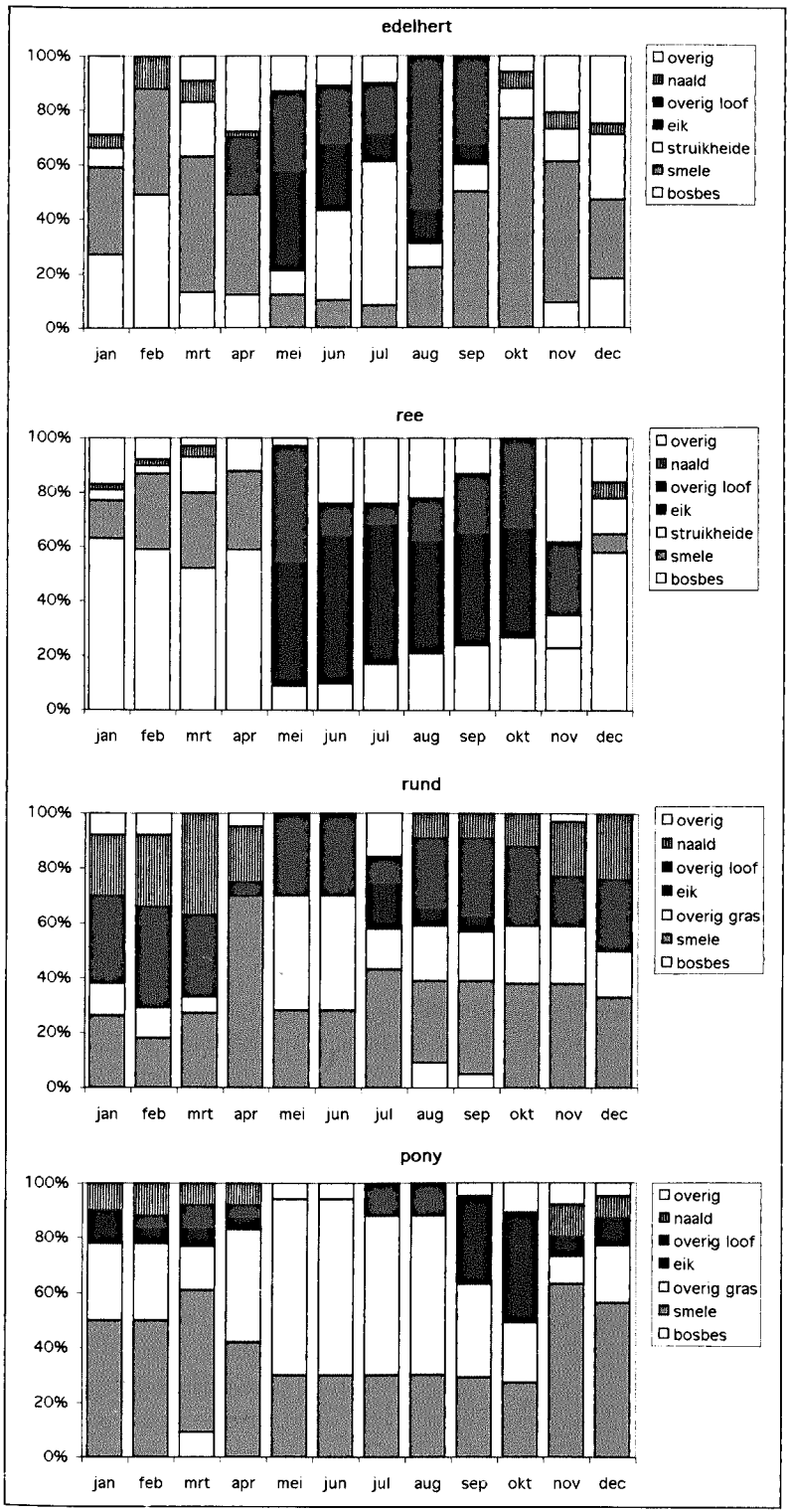
Verteerbaarheid, fosfor- en calciumgehalte van een viertal houtige gewassen, zoals geselecteerd door een edelhert, zijn weergegeven in Figuur 3.4. De verteerbaarheid van struikheide is constant en relatief laag. Blauwe bosbes, wilde lijsterbes en eik hebben een lage verteerbaarheid in de winter maar die stijgt snel wanneer in april

het nieuwe blad verschijnt. In het voorjaar is de verteerbaarheid van genoemde soorten gelijk aan die van grassen maar reeds in de zomer dalen de waarden tot onder die van grassen: het blad veroudert dus snel. Het fosforgehalte van struikheide en eik is gemiddeld genomen laag, lager dan dat van grassen. Beide soorten vertonen een piek in de zomer. Bosbes en wilde lijsterbes scoren gemiddeld vergelijkbaar met de grassen.

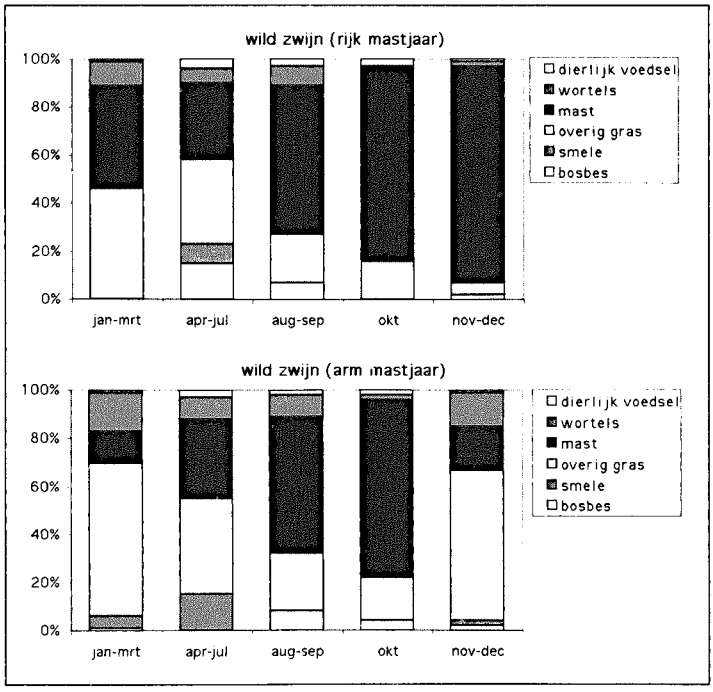
Het calciumgehalte van struikheide en eik vertoont weinig seizoenvariatie. Ook al zijn de calciumgehalten lager dan bij wilde lijsterbes en blauwe bosbes, gemiddeld genomen zijn ze toch hoger dan die van de grassen. Veel hoger is het calciumgehalte bij blauwe bosbes en wilde lijsterbes. In het voorjaar en de zomer scoort wilde lijsterbes het hoogst, terwijl bosbes dan een dal vertoont. Opmerkelijk is dat het gehalte in blauwe bosbes zo hoog is in de winter. De hoge waarde van calcium in een aantal houtigen betekent niet automatisch dat al het calcium ook beschikbaar is voor de hoefdieren. Een gedeelte van het calcium zit ingesloten in het slecht oplosbare calciumoxalaat.



Figuur 3.5.
Geografische ligging van de onderzoeklocaties op de Veluwe waar dieetkeuzeonderzoek heeft plaatsgevonden.
1. *Kootwijkerveen (rund, paard)*
2. *'s-Grevenhout (ree)*
3. *Deelerwoud (edelhert)*
4. *Staatsdomein bij Het Loo (edelhert, wild zwijn)*
5. *Ugchelen-Hoenderloo (edelhert, wild zwijn)*



Figuur 3.6.
De menukeus aan de hand van epidermisfragmenten in de mest, van edelhert, ree, rund en pony.

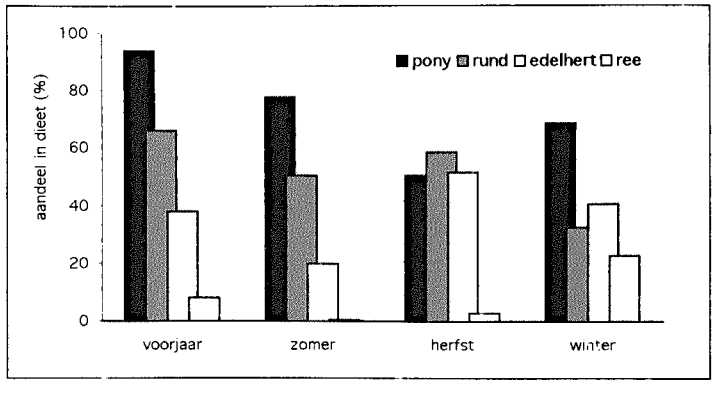


Figuur 3.7.
De menukeus van het wilde zwijn aan de hand van maaginhouden in een rijk en arm mastjaar.

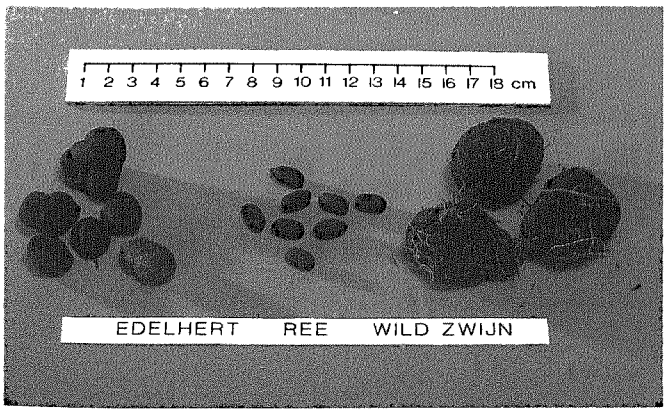
De voedselkeus op de arme zandgronden

De combinatie van dier- en plantgebonden eigenschappen maakt een voorspelling mogelijk over de voorkeur van de diersoorten voor een bepaald type plant. Zo is te verwachten dat een celwandverteerder als het rund veel grassen zal nuttigen en een browser als het ree juist veel houtigen en kruiden. Het edelhert neemt een tussenpositie in, enigszins neigend naar het rund, terwijl de positie van de pony niet duidelijk valt te voorspellen.

Het dieet van het wilde zwijn werd vastgesteld op grond van de maaginhoud van geschoten dieren, van edelhert, ree, rund en paard op grond van fecesanalyse. Gedurende ruim één jaar zijn een aantal dieren van voornoemde soorten (het wilde



Figuur 3.8.
Het gemiddelde aandeel grassen per seizoen in het dieet van pony, rund, edelhert en ree.



Keutels van de drie meest voorkomende hoefdiersoorten op de Veluwe.

Koniks lopen door het winterse bos bij Kootwijk op zoek naar voedsel.

zwijn uitgezonderd) binnen afgerasterde stukken Veluws bos van ca. 30 ha gehouden (Fig. 3.5) en zijn er in iedere fenologische periode verse keutel-/mesthopen bemonsterd. Deze zijn vervolgens geanalyseerd op grond van epidermis-(opperhuid)fragmenten. Vrijwel iedere plantensoort is onder het binoculair te herkennen aan soortspecifieke celwandstructuren in de epidermis. Daarbij wordt gebruik gemaakt van een uitgebreide referentiecollectie. Voor een methodebeschrijving wordt verwezen naar De Jong et al. (1995). Door in een monster het aantal fragmenten naar oppervlak te scoren per plantensoort kan het aandeel van de verschillende plantensoorten in het dieet worden vastgesteld. We bespreken in het kort de belangrijkste resultaten per diersoort (Fig. 3.6 en 3.7), met speciale aandacht voor de grasconsumptie (Fig. 3.8).

Pony (konik)

Grassen en andere monocotylen vormden het gehele jaar door het merendeel van het dieet van pony's. Gewoon struisgras genoot daarbij de voorkeur boven bochtige smele. Zandzegge werd nauwelijks gegeten. Struisgras groeide voornamelijk langs bospaden; die werden dan ook geheel kaalgevreten. Bochtige smele haalden de pony's bij voorkeur uit het loofbos en in mindere mate uit het naaldbos. Misschien waren de paardenlippen te gevoelig voor de naalden waartussen de smele moest wor-

den gezocht. Consumptie van houtigen was voornamelijk beperkt tot de zomerperiode en wel tot het eten van Amerikaanse eik, wilg, sporkehout en blauwe bosbes, aangevuld met wat bast van fijnspar en jeneverbes. De categorie 'overig loof' bevatte in de zomer voornamelijk wilg met daarnaast wat sporkehout en blauwe bosbes.

Rund (Schotse Hooglander)

Grassen vormden het grootste aandeel in het menu van de runderen, met op de eerste plaats bochtige smele, gevolgd door gewoon struisgras. Het aandeel van de laatste soort was lager dan bij de pony's, wellicht omdat het rund dit gras minder kort kan afgrazen. Voor de consumptie van bochtige smele werd met hetzelfde gemak naaldbos als loofbos bezocht, hetgeen ook bleek uit het relatief hoge aandeel naalden in het menu. Opvallend was het grote aandeel 'overig loof' in het dieet van de runderen. Sporkehout, vooral 's winters, en wilde lijsterbes, vooral in het voorjaar en het begin van de zomer, waren de belangrijkste soorten in dit verband in het runderdieet. Eik werd alleen gedurende de zomermaanden gegeten. De categoriën 'overig loof' en 'overig' bevatten kleine hoeveelheden berk, varens en blauwe bosbes.

Edelhert

Het edelhert at gemiddeld meer dicotylen dan grassen. Van de grassen was bochtige smele de belangrijkste soort. De naalden in het winterdieet werden niet van de bomen gevreten, maar 'meegenomen' met het geconsumeerde gras. Gedurende het hele jaar werden dwergstruiken gegeten, gedurende de winterperiode vooral bosbes, in de zomer met name struikheide. Van de boomsoorten waren wilde lijsterbes en zomereik van belang. Amerikaanse vogelkers en varens vormden belangrijke componenten in de respectievelijk de categorie 'overig loof' en 'overig'.

Ree

Grassen speelden in het menu van het ree een ondergeschikte rol; alleen 's winters werd wat bochtige smele gegeten. Blauwe bosbes, alhoewel het gehele jaar door gegeten, vormde het dominante wintervoedsel. Struikheide speelde geen rol van betekenis in het menu van de reeën. Braam was een belangrijke component van de categorie 'overig' en was voor reeën belangrijker dan voor de andere hoefdieren. Van de loofboomsoorten waren zomereik en wilde lijsterbes belangrijk; reeën aten veel meer eik dan de edelherten. Van de 'kruidachtigen' werden, vooral 's winters, liggend walstro en varens gegeten. De categorie 'overig loof' bestond in hoofdzaak uit berk en Amerikaans krentenboompje.

Wild zwijn

Het belangrijkste wintervoedsel voor wilde zwijnen vormde mast van eik en beuk, aangevuld met breedbladige grassoorten, wortels van grassen, bosbes en adelaarsvaren. De component dierlijk voedsel was altijd gering. In de zomer werden veel grassen en kruiden gegeten en in de herfst stonden naast mast ook bessen van blauwe bosbes hoog aangeschreven.

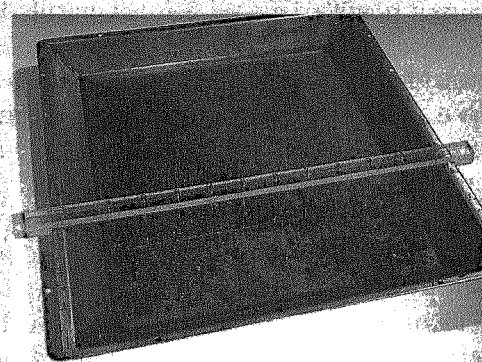
Voedselaanbod en voedselkeus

Edelhert

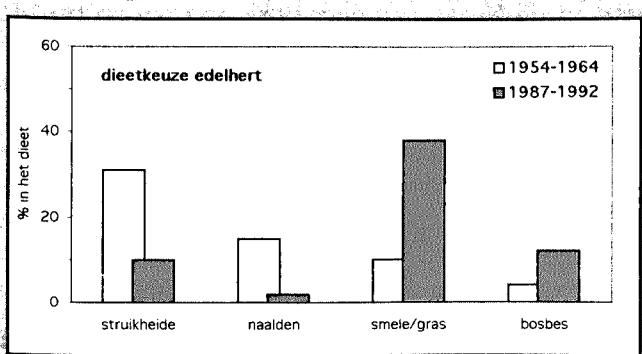
Van 1954 tot 1964 werd onderzoek gedaan naar de voedselkeus van edelherten in het Staatsdomein bij Het Loo (SD 1.200 ha) en de boswachterij Ugchelen/Hoenderloo (UH 4.000 ha; Fig. 3.5) (Eygenraam 1959). Van 1989 tot 1992 werd dit onderzoek herhaald (Groot Bruinderink & Hazebroek 1995a). Daarbij werd gebruik gemaakt van maaginhouden van geschoten beesten. Natuurlijke successie op de Veluwse stuifzanden leidt naar een heidefase met struikheide. Hieruit ontwikkelt zich een grove dennenbos met grove den, vogelkers en berk en in de ondergroei bochtige smele, pijpestrootje en blauwe bosbes. In grove dennenbos van een tweede of derde generatie zullen zich eiken, wilde lijsterbes en sporkehout vestigen. Geleidelijk aan zal ook de beuk verschijnen. De potentieel natuurlijke vegetatie (PNV) op niet lemige zandgrond is het Betulo-Quercetum roboris R. Tüxen 1930; op de lemiger gronden het Fago-Quercetum petraeae R. Tüxen 1937 (Van der Werf 1991). Plaatselijk is de verloofing en de verschuiving van struikheide naar gras gestimuleerd door respectievelijk actief bosbeheer en door atmosferische depositie van stikstof en verzuring van het milieu (Van Vuuren 1992). Het verdwijnen van *Cladonia*-soorten hangt eveneens nauw samen met (SO_2-)verontreiniging. Als we het resultaat van de analyses van de pensinhouden bezien, vallen duidelijk enkele verschillen op tussen Eygenraam en het recente werk (Fig. 3.9). Ten tijde van Eygenraam vormden korstmossen van het genus *Cladonia* nog een substantieel onderdeel van het dieet. Dat is tegenwoordig niet meer het geval. Voor alle seizoenen geldt dat de edelherten minder grove den en struikheide en meer mast, bosbes en gras zijn gaan eten.

Wild zwijn

Van 1987 tot 1992 werd de voedselkeuze van het wilde zwijn in relatie tot zijn conditie bestudeerd (Groot Bruinderink et al. 1994). Dit onderzoek vond plaats in hetzelfde gebied: de boswachterijen Ugchelen/Hoenderloo (UH) en het Staatsdomein bij Het Loo (SD). In boswachterij UH lagen twaalf goed onderhouden wildweiden. In boswachterij SD lagen er vijf, die echter niet meer werden onderhouden en sterk waren verruigd. In beide gebieden werden de wilde zwijnen niet bijgevoerd. Het bleek dat leeftijd en geslacht geen invloed hadden op het menu, maar wel de aanwezigheid van mast, het gebied en het seizoen. De reactie van zwijnen op het beschikbaar komen van mast was overduidelijk (zie ook Fig. 6.1). In een goed mastjaar werd in herfst en winter voornamelijk mast gegeten (75-90%), in een arm mastjaar was alles in de herfst al op. De consumptie van breedbladige grassen nam van de herfst naar de winter toe, het meest opvallend in de boswachterij UH, namelijk van 20 naar 80%, terwijl dit in de boswachterij SD laag bleef: ca. 20%. Aan de andere kant werd in de boswachterij SD meer wortels (17%) en bochtige smele (7%) gegeten dan in de boswachterij UH (0 en 2%).



De maaginhoud van een wild zwijn onderzocht op de belangrijkste voedselbronnen.



Figuur 3.9.
De menukeus van edelherten op de Veluwe op basis van de analyse van pensinhouden in de periode 1954-1964 en de periode 1987-1992.

Tabel 3.6.
Overlap in voedselkeuze (%) berekend volgens Pianka (1973) van edelhert (eh), ree (re) en wild zwijn (wz) in vijf seizoenen in het Staatsdomein bij Het Loo en de boswachterij Ugchelen-/Hoenderloo op de Veluwe; nb: niet bepaald (onvoldoende gegevens). De gegevens in de periode 1954-1964 betreffen de gehele Veluwe.

PERIODE	1954-1964		1987-1993	
	eh/re	eh/re	eh/wz	re/wz
Bijvoeding	+	-	-	-
fenologische periode				
I	43	60	66	7
II	40	58	44	4
II	25	nb	23	nb
IV	97	59	17	17
V	94	66	18	11

Overlap in voedselkeuze

Op basis van de hierboven behandelde factoren zal iedere soort, geconfronteerd met het aanbod in een gebied, een soortspecifieke menukeuze vertonen. Op de arme zandgronden, waar het aantal voedselsoorten beperkt is, maken de verschillende soorten hoefdieren voor een belangrijk deel gebruik van dezelfde voedselbronnen. De overlap in menukeuze van een aantal soorten die naast elkaar in hetzelfde gebied leven, de 'niche overlap', kan worden berekend. Deze kan een waarde aannemen tussen 0 (volledige ecologische scheiding) en 1 (totale overlap). De overlap tussen edelhert en ree was altijd het hoogst in de winter, doordat ze in dat seizoen beide relatief veel struikheide en blauwe bosbes eten. In jaren met goede eikenmast zal de overlap nog groter zijn (Tabel 3.6). De overlap tussen edelhert en het wilde zwijn is veel meer seizoenafhankelijk: groot in de zomer omdat ze beide breedbladig gras eten, afnemend in de herfst wanneer ze beide op eikels foerageren, en nog geringer in de nawinter wanneer het edelhert veel bochtige smele en struikheide eet, terwijl het zwijn zich dan toelegt op beukennootjes. Ree en wild zwijn hebben altijd de geringste overlap: nog het meest in de winter wanneer beide soorten op beukennootjes foerageren. Vooral het feit dat een wild zwijn veel gras en wortels eet, maakt hem anders dan een ree. De geringe overlap van ree met edelhert en wild zwijn in de zomer en vroege herfst wordt veroorzaakt door de voorkeur van ree voor jong blad van loofbomen, terwijl edelhert en wild zwijn dan erg veel gras eten. Het is overigens best denkbaar dat in een ander gebied andere waarden worden gevonden omdat daar het aanbod weer anders is. Altijd moeten dus plaats en tijd, maar in feite dus het voedselaanbod, bij dit soort overwegingen worden betrokken. Op theoretische gronden is berekend dat bij een overlap kleiner dan 54% de dieren waarschijnlijk weinig te duchten hebben van competitie (Putman 1994). In de beschreven gevallen betreft het echter voedselsoorten die op de Veluwe haast overal ruim voorhanden zijn en

Tabel 3.7.
Mineralengehalten van enkele soorten bijvoeding inclusief liksteen. Ca, P, K, Mg en Na in g/kg droge stof; Fe, Zn en Cu in mg per kg droge stof.

	Aardappel	Bieten	Maïs	Hertenbrok	Liksteen	Zwijnenbrok
Ca	0,5-1,2	8,4-9,2	0,4	10,0-40	-	13,3
P	2,4-2,7	0,8-1,0	3,0	5,7-32	-	5,7
K	12,1-20,9	5,5-15,3	3,7	14,7-21,6	-	14,3
Mg	1,1	2,2-3,0	1,1	5,8-7,2	0,2	2,4
Na	0,1-1,3	1,2-2,1	0,1	3,6-4,8	39,0	2,3
Fe	2,6-10,5	441-556	28-56	400	-	300
Zn	1,7-2,2	15,0-22,0	20	60-102	840	100
Cu	9,0	10,0-15,4	2,0	30-54	220	2

Tabel 3.8.
Groeisnelheid (g/dag) van enkele hoefdiersoorten. Gemiddeld adult gewicht: wild zwijn 65 kg, edelhert 133 kg en ree 19 kg.

FENOLOGISCHE PERIODE	WILD ZWIJN		EDELHERT	REE
	mast	geen mast		
1	50	50	275	44
2	220	133	233	67
3	333	167	194	33
4	80	0	81	17
5	40	0	0	0

lijkt er dus niets aan de hand. Een uitzondering vormen eikels en beukennootjes: in slechte mastjaren treedt er beslist competitie op tussen het wilde zwijn en de overige soorten om deze voedselbron. Echter zoals al eerder vermeld, het wilde zwijn heeft op de Veluwe geen alternatief om in zijn energiebehoefte te voorzien terwijl ree, edelhert, rund en paard kunnen overschakelen op ander voedsel.

Zelfredzaamheid van hoefdieren op de arme zandgronden

Om een antwoord te kunnen geven op de vraag of het Veluws bos-/heidegebied voedsel in voldoende hoeveelheid en van voldoende kwaliteit biedt aan hoefdieren, moeten we kijken naar een situatie waarin ze niet worden bijgevoerd. We moeten

Tabel 3.9.

Geschatte nutriëntbehoeften voor onderhoud en groei van jonge en volwassen paarden (NRC 1989), runderen (ARC 1972; NRC 1984), huisvarkens (ARC 1981; NRC 1988b), edelherten, wilde zwijnen en reeën. Vet gedrukt: deze studie. DOM: verteerbaarheid in % van het organisch stofgehalte; Cp: ruw eiwit in % droge stof; P, Mg, Na, Ca en K in g/kg droge stof; Cu, Zn, Fe en Mn in mg/kg droge stof.

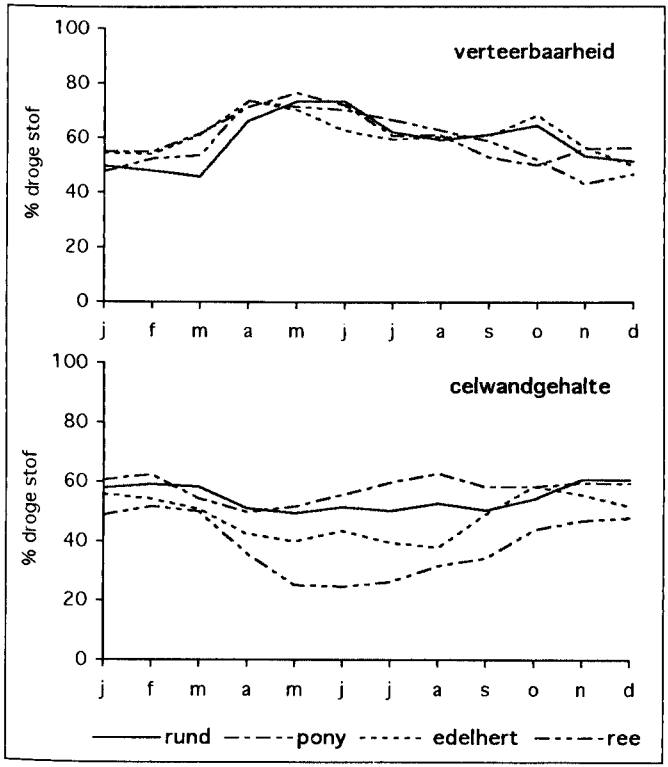
	Paard		Rund		Huisvarken		Edelhert		Wild zwijn		Ree	
	jong	volw.	jong	volw.	jong	volw.	jong	volw.	jong	volw.	jong	volw.
DOM	65	60	73	47	78	72	73	47	78	72	73	47
Cp	13	10	16	10	20	12	16	10	20	12	16	10
P	2,6	2,6	3,1	1,9	7,0	6,0	1,8	1,1	6,0	5,0	1,7	0,6
Mg	0,8	1,1	1,6	1,6	0,4	0,4	0,8	0,6	0,07	0,03	0,4	0,4
Na	1,0	2,0	1,0	1,0	1,5	1,5	0,8	0,7	0,2	0,06	0,4	0,4
Ca	5	4	5	3	9	8	5	3	4	3	10	1
K	3	4	7	7	3	2	2	3	0,4	0,1	1,2	2
Cu	10	10	10	10	6	5	10	10	6	5	10	10
Zn	40	40	40	40	100	50	40	40	100	50	40	40
Fe	50	50	50	50	100	80	50	50	100	80	50	50
Mn	40	40	40	40	4	10	40	40	4	10	40	40

beschikken over indicatoren waarmee de conditie van de hoefdieren kan worden beoordeeld. Vetvoorraden vormen zo'n indicator. Daarnaast kan, gecorrigeerd voor geslacht, leeftijd en seizoen, binnen één en dezelfde populatie, het gewicht indicatief zijn voor de conditie. Hetzelfde geldt voor de morfologie van het gewei van edelherten. Een andere, veel gebruikte indicator is het voortplantingssucces van een populatie.

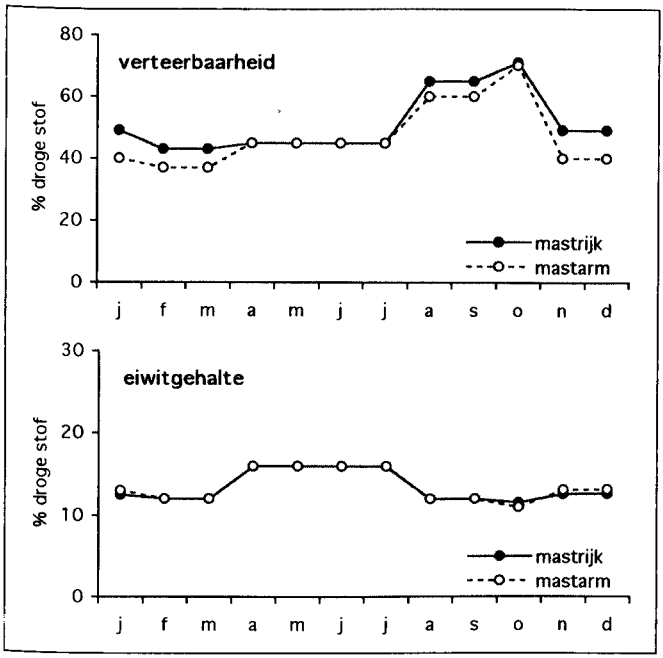
Voedsel

Bij landbouwhuisdieren gelden bepaalde normen ten aanzien van de mineralensamenstelling van het dieet. Om allerlei redenen wordt hierbij een veiligheidsmarge gehanteerd waardoor de mineraalgehalten hoger kunnen zijn dan strikt noodzakelijk. Dit gold zo mogelijk nog sterker voor het voedsel dat als bijvoer aan de hoefdieren werd verstrekt. De filosofie was simpel: zoveel mogelijk van alles erin (Tabel 3.7).

In het onderzoek is het dieet van de verschillende diersoorten is door het jaar heen vastgesteld. Van de voedselplanten zijn de verteerbaarheid aangeduid als DOM (digestive organic matter), het eiwitgehalte (6,25 x het stikstofgehalte) en de mineraalgehalten bepaald. In de literatuur zijn gegevens beschikbaar over de relatie tussen het lichaamsgewicht en de dagelijks benodigde energie voor onderhoud en groei. De groeisnelheid en de volwassen lichaamsgewichten van de hoefdieren zijn in dit onderzoek bepaald (Tabel 3.8). De verteerbaarheid van het dieet, die we per diersoort en per seizoen kennen, kan worden omgerekend naar het energiegehalte (Wallis de



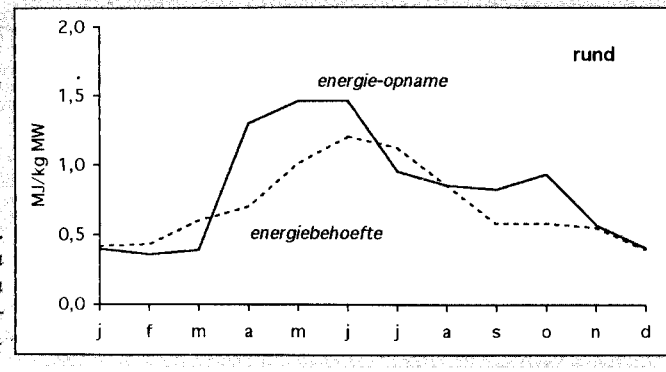
Figuur 3.10.
Het verloop van de verteerbaarheid en het celwandgehalte in het dieet van rund, pony, edelhert en ree.



Figuur 3.11.
Het verloop van de verteerbaarheid en het eiwitgehalte van het dieet van wilde zwijnen in twee boswachterijen op de Veluwe in mastrijke en mastarme jaren.

Onderhoudsbehoefte

Als voorbeeld wordt in Figuur 3.12 de onderhoudsbehoefte weergegeven van een reproducerende koe en de mate waarin deze gerealiseerd kan worden op basis van de berekende dieetkwaliteit. Vanuit de wintersituatie neemt de energiebehoefte als gevolg van de zwangerschap geleidelijk toe tot het kalf geboren wordt waarna de lactatie een verdere stijging veroorzaakt. Als de melkgift vervolgens weer geleidelijk afneemt, neemt ook de energiebehoefte af. Afhankelijk van de situatie kan de lactatie nog enige tijd op een laag pitje doorgaan. Uit berekeningen aan het gekozen dieet blijkt dat de behoefte de eerste paar maanden van het jaar niet kan worden gedekt, hetgeen tot gevolg heeft dat het dier gewicht verliest. Vanaf april neemt de kwaliteit van de voedselplanten toe en is compenserende groei mogelijk. Tot juli houdt de opname gelijke tred met de energiebehoefte. In de nazomer zakt de opname echter net onder het onderhoudsniveau. De tijdelijke toename in de kwaliteit van het gras in de herfst leidt tot een hogere opname die vervolgens weer tot winterse waarden zakt.



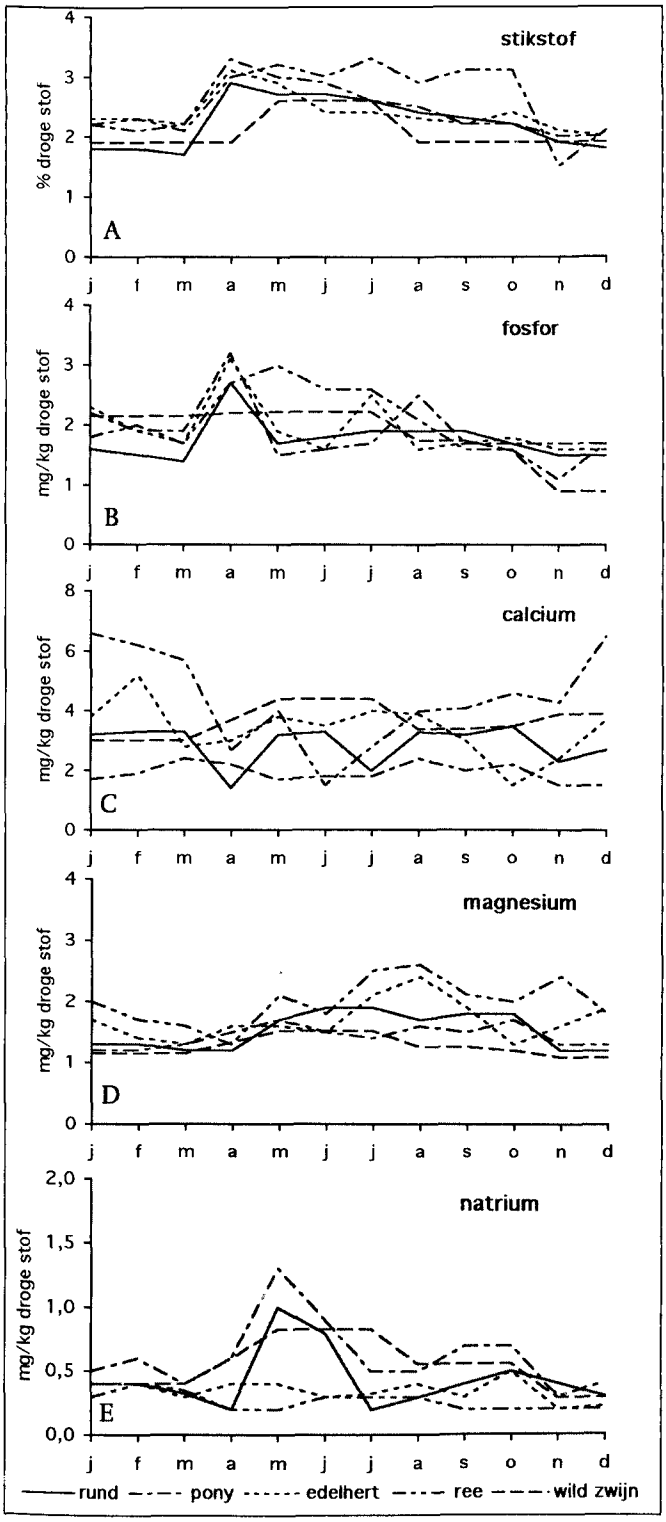
Figuur 3.12.
De behoefte versus de opname van metaboliseerbare energie van een reproducerende koe (MW: metabolisch lichaamsgewicht).

Vries 1994). Met behulp van deze gegevens kan men inschatten hoeveel voedsel een dier met een bepaald gewicht en groeisnelheid, dagelijks minimaal moet opnemen om in zijn energiebehoefte te voorzien. Aangezien we tevens de mineralensamenstelling van het dieet kennen, weten we ook hoe groot de corresponderende opname van de verschillende mineralen is.

Voor calcium, fosfor, natrium, kalium en magnesium vinden we in de literatuur verbanden die de relatie tussen lichaamsgewicht en groeisnelheid enerzijds, en de corresponderende mineralenbehoefte anderzijds beschrijven (de zogenaamde factoriële benadering). Hierbij wordt tevens rekening gehouden met de absorptiecoëfficiënt die aangeeft welk deel van de geconsumeerde mineralen daadwerkelijk door het dier kan worden benut. Gebruikmakend van de gewichten van de vrijlevende hoefdieren zijn de aangepaste normen berekend (Tabel 3.9).

Energie

Wat kunnen we zeggen van de potentie van de zandgronden om in de energiebehoefte van hoefdieren te voorzien? Er is voor alle diersoorten een piek in de verteerbaarheid van het voedsel in de periode voorjaar/zomer en een dal in de nawinter (Fig. 3.10). In de herfst is de verteerbaarheid van het ponydieet vrij laag als gevolg van het eten van eik, terwijl 's winters de verteerbaarheid van het dieet van rund en ree betrekkelijk gering is. Bij runderen moet de verteerbaarheid van het dieet minimaal 53% bedragen om de onderhoudsbehoefte te dekken (ARC 1980). Van de andere die-



Figuur 3.13.
Het verloop van de gehalten aan stikstof, fosfor, calcium, magnesium en natrium in het dieet van rund, pony, edelhert, ree en wild zwijn.

ren weten we dit niet. Vermoedelijk ligt het verteerbaarheidsgetal bij pony's iets lager omdat ze kunnen compenseren door meer te eten. De verwachting is dat bij edelherten het 's zomers vergelijkbaar is, aangezien hun voedselkeus dan vergelijkbaar is met dat van runderen. Als echte graseters selecteren pony's het vezelrijkste menu. Hoe het celwandgehalte van het reeëndieet in relatie staat tot het dekken van de energiebehoefte, is niet bekend. Bij de andere soorten is de energievoorziening in de winter rond of onder het onderhoudsniveau. Deze gegevens werden echter verzameld in situaties waarin het voedselaanbod niet of nauwelijks beperkend was. Bovendien waren er gedurende de onderzoeksperiode geen extreem koude winters. In allerlei praktijksituaties kan het voedselaanbod sterk variëren, hetgeen uiteraard verdisconteerd wordt in de modelsituaties. Uit de analyse van het dieet van wilde zwijnen in mastrijke en mastarme jaren blijkt dat de soort in de nawinter van een mastarm jaar problemen kan krijgen met de verteerbaarheid van het dieet (Fig. 3.11).

Eiwit

In Figuur 3.13A is het verloop van het stikstofgehalte weergegeven in het dieet van de vijf onderzochte hoefdieren. Het stikstofgehalte is gedurende een groot deel van het jaar het hoogst in het dieet van het ree. De diëten van de andere soorten liggen wat lager en dicht bij elkaar. Afgezet tegen de behoefte lijkt de stikstofvoorziening op de zandgronden voor geen van de soorten beperkend te zijn. Uit Tabel 3.9 blijkt dat de stikstofbehoefte bij het wilde zwijn groter is dan bij de herkauwers en de pony. Dit komt omdat het omnivore wilde zwijn veel minder kan profiteren van eiwitten die door de microben in het maagdarmkanaal worden geproduceerd. Bovendien kan het zwijn een aantal aminozuren niet zelf aanmaken, waardoor daaraan een extra behoefte ontstaat. In vergelijking met de behoefte zien we dat eikels maar weinig stikstof bevatten (Tabel 3.5) en breedbladige grassen meer bevatten dan bochtige smele. Dierlijk materiaal is een nog betere stikstofbron. Niettemin zijn eikels het voorkeursvoedsel.

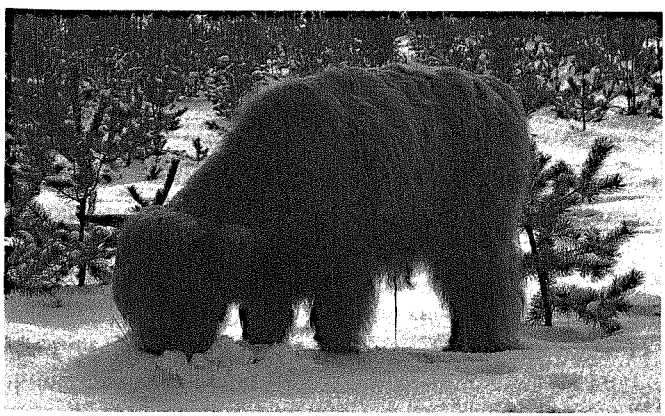
Uit voerproeven bleek echter dat bij een dieet van alleen maar eikels de stikstofvoorziening beperkend wordt en dat de dieren hun eigen lichaamseiwitten moeten aanspreken. Vermoedelijk is het lage stikstofgehalte in eikels de reden dat de zwijnen steeds een bepaalde hoeveelheid dierlijk voedsel willen bemachtigen in tijden van overvloedig mastaanbod. Dit vermoeden wordt ondersteund door gegevens over het dieet aan de hand van de maaginhouden. In goede mastjaren werd 's winters beduidend meer dierlijk voedsel gegeten dan in arme mastjaren, respectievelijk gemiddeld 4% en 2%. De wortelstokken van adelaarsvaren bevatten veel stikstof hetgeen verklaart dat zwijnen ernaar zoeken in tijden van voedselschaarste. Wilde zwijnen bleken ook in mastarme winters erin te slagen een dieet samen te stellen dat voldoet aan de norm voor eiwit (Fig. 3.11). De gevolgen voor conditie en reproductie van zo'n mastarme winter lijken dus met name terug te voeren op een energiearm dieet.

Mineralen

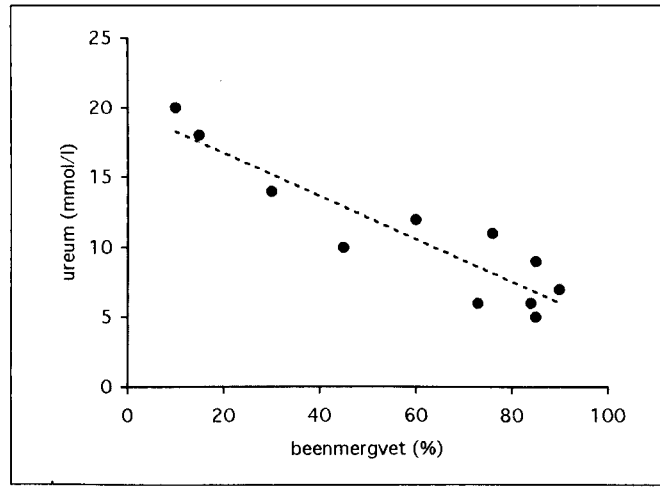
Figuur 3.13B/E toont de mineraalgehalten in het dieet van de verschillende hoef-

diersoorten. Het fosforgehalte vertoont bij alle soorten een piek in het vroege voorjaar om daarna, met uitzondering van het ree, tot lage waarden te dalen. Bij de herkauwers rund en edelhert is het fosforgehalte van het dieet in het voorjaar laag, juist wanneer de behoefte voor groei en lactatie groot is. In deze periode kunnen mogelijk tekorten optreden. Voor pony's is in het groeiseizoen geen hoge groeisnelheid of uitbundige melkgift weggelegd. In het algemeen echter loopt bij geen van de onderzochte soorten de fosforvoorziening gevaar. Uitzondering vormt het wilde zwijn dat minder fosfor uit het dieet kan opnemen dan nodig is om de behoefte te dekken.

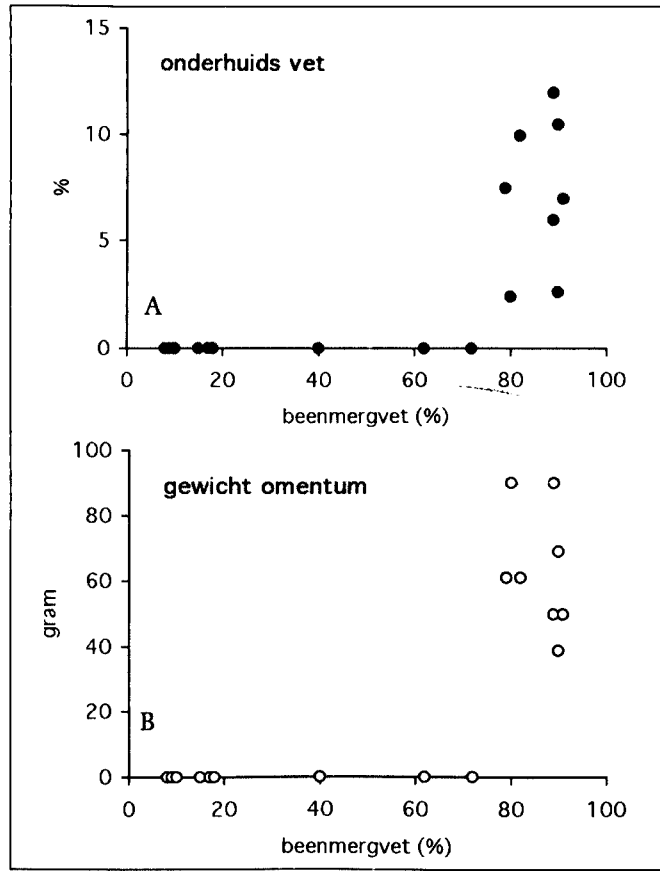
De verschillen in calciumgehalten in het dieet van de verschillende diersoorten zijn veel groter dan bij fosfor. Dit is een gevolg van verschillen in consumptie van houtigen die veel meer calcium bevatten. Het dieet van ree en edelhert bevat doorgaans meer calcium dan dat van rund en pony. Het voornamelijk uit grassen bestaande dieet van pony's bevat het minste calcium. Het rund neemt een tussenpositie in. Het calciumgehalte van het dieet van de herkauwers komt nooit onder de onderhoudsbehoefte. Ook groei en reproductie lijken bij deze groep goed mogelijk, vooropgesteld dat het opgenomen calcium ook goed absorbeerbaar is. Het calciumgehalte bij de pony's is laag en ligt voor een groot deel van het jaar zelfs onder de onder-



In de winter, wanneer zowel het aanbod als de kwaliteit van het voedsel afnemen, wordt de zelfredzaamheid het meest op de proef gesteld.



Figuur 3.14.
De relatie tussen het gehalte beenmergvet in de middenvoetbeentjes en de ureumconcentratie in het bloed van het wilde zwijn.



Figuur 3.15.
De relatie tussen beenmergvet en onderhuids vet (A) en gewicht van het omentum (B) bij het wilde zwijn.

houdsbehoefte en onder het niveau dat nodig is voor groei en reproductie. Als de normwaarden kloppen, zijn de zandgronden in dit opzicht beperkend voor pony's. Het wilde zwijn bevindt zich in een vergelijkbare situatie als de pony: de calciumbehoefte wordt niet gedekt door de opname.

De behoefte aan magnesium ligt voor alle soorten in dezelfde orde van grootte (Tabel 3.9) en is nooit beperkend (Fig. 3.13D). Het ree realiseert met zijn dieet de hoogste opname.

De natriumbehoefte van pony's is veel groter dan die van de herkauwers, vermoedelijk omdat pony's en paarden meer zweten (Duncan 1992). Bij het rund ligt het natriumgehalte (Fig. 3.13E) vijf maanden van het jaar onder het onderhoudsniveau en slechts twee maanden er boven. Het edelhert balanceert steeds op de grens, terwijl het ree een groot deel van het jaar onder het onderhoudsniveau zit. Door de hoge behoefte zijn de pony's er het slechtst aan toe wat natrium betreft: de natriumgehalten van het dieet liggen het grootste deel van het jaar flink lager dan het onderhoudsniveau. Voor wilde zwijnen bevat het voedsel vermoedelijk voldoende natrium.

Mineralenstatus van de hoefdieren

De mineralenstatus van een dier kan worden gemeten in het bloedserum, maar het verzamelen daarvan stuit op praktische bezwaren. Gebruikmakend van het jaarlijkse afschot van edelherten, reeën en wilde zwijnen, kon de mineralenstatus worden bepaald aan de hand van concentraties in de nier, de lever en in het bot (gewei en rib). Ook hier speelde hetzelfde probleem, namelijk het ontbreken van een referentiekader voor de normwaarden. Men kan wel aangeven of de concentraties veranderen als gevolg van het staken van het bijvoeren, maar niet of er sprake is van deficiënties. Om dit vast te stellen dienen de ervaringen met de mineralenstatus te worden gekoppeld aan andere conditie-indicatoren, te weten gewicht en voortplantingssucces.

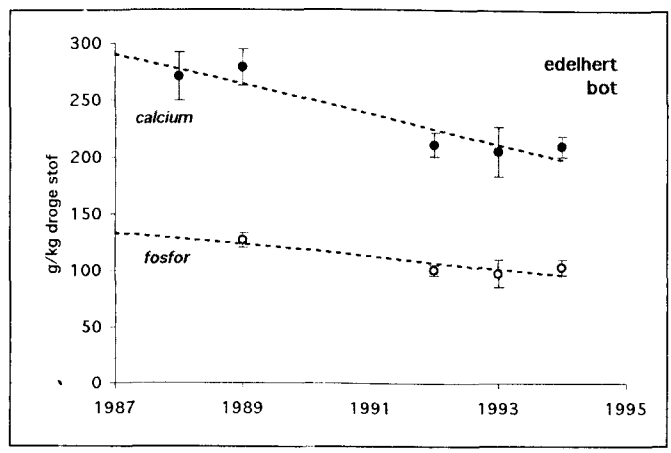
In de boswachterijen UH en SD werd eind jaren '80 het bijvoeren gestaakt, waarna werd bekeken hoe edelhert en zwijn hierop reageerden. Speciale aandacht ging uit naar indicatoren voor de conditie. Daartoe werd bij het wilde zwijn aan geschoten dieren onderzoek gedaan naar de relatie tussen vetreserves (onderhuids vet, darmvet, beenmergvet) en enkele eigenschappen van het bloed zoals hemoglobine, de hematocriet en enkele bloedeiwitten. De hematocriet in combinatie met de serum-ureumconcentratie vertoonde de beste relatie met het beenmergvet (Wolkers 1993). Op deze wijze was het in principe mogelijk om, zonder dieren te doden, de conditie van zwijnen te meten (Fig. 3.14). Het beenmergvet is echter een vetvoorraad die pas wordt aangesproken wanneer de andere voorraden zijn uitgeput (Fig. 3.15); over het algemeen zijn de dieren dan al zo vermagerd dat ook op het oog al is te zien dat het slecht met ze gaat.

In aansluitend experimenteel onderzoek werd het effect van chronische ondervoeding op de orgaan- en bloedsamenstelling van wilde zwijnen en edelherten bestudeerd. Zoals verwacht verlaagden de edelherten 's winters de opname van voedsel. De hematocriet kon bij het edelhert niet eenduidig als conditie-indicator worden

gebruikt, echter wel bij het wilde zwijn. Het onderzoek van Wolkers (1993) leverde nuttige indicatoren voor de voedingstoestand (nutritionele conditie) op die gebaseerd zijn op bloedonderzoek. Ook vond hij dat de oudere zwijnen en edelherten hoge concentraties cadmium in de nieren vertoonden.

De bloedindicatoren hebben een beperking voor het gebruik in het veld, vandaar dat de zelfredzaamheid van edelherten en wilde zwijnen in beide boswachterijen tevens gemonitord werd aan de hand van enkele traditionele conditie-indicatoren. Ieder jaar werd van een aantal geschoten dieren de mineralenstatus van nier, lever, bot en gewei bepaald. Tevens werden de gewichten vastgelegd en het reproductiesucces bepaald. Bij wilde zwijnen werd regelmatig het percentage vet in het beenmerg bepaald en bij edelherten werd gekeken naar mogelijke effecten op het gewei. Bij de analyse van de morfologie van het gewei, de gewichten en de mineralenstatus werd niet alleen gelet op mogelijke effecten van gebied en diersoort, maar tevens van leeftijd en geslacht. Het bleek bijvoorbeeld dat de concentraties van zink, koper en ijzer

Afworpstang van een edelhert. De samenstelling van het gewei kan inzicht geven in eventuele mineralentekorten.



Figuur 3.16.
Veranderingen in het calcium-, en fosforgehalte in het botweefsel van edelherten na staken van het bijvoeren.

Tabel 3.10.
Het lichaamsgewicht (ontweid in kg, gecorrigeerd voor leeftijd en sekse) van edelhert en wild zwijn in de jaren nadat het bijvoeren was gestaakt. Niveau van significantie: *P<0,05; **<P<0,01.

	jaren na staken bijvoeding									
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
edelhert	54	56	55	51	55	63	58	52	39*	47
wild zwijn	26	28	23*	24	25	24	31	28**	30*	36

afnamen met het ouder worden en dat vrouwtjes lagere zinkgehalten hadden dan mannetjes. Het onderzoek zal nog enkele jaren worden voortgezet. De conclusies in het navolgende zijn dan ook voorlopig.

Edelhert

Ieder jaar werden in beide boswachterijen zoveel mogelijk afworpstangen verzameld; deze stangen werden luchtdroog gewogen en opgemeten volgens de regels van het Conseil Internationale de la Chasse (C.I.C.). De stangen werden op basis van de omtrek van hun rozenkrans ingedeeld in drie klassen die grofweg overeenkomen met drie leeftijdsgroepen: jong, middelbaar en oud. Nadat het bijvoeren was gestaakt werden in de jaren daaropvolgend de stangen geleidelijk langer en nam het aantal

In mastrijke jaren kan de aanwas van biggen aanzienlijk zijn. In mastarme jaren, daarentegen, worden er maar heel weinig biggen gezien.

enden in de kroon af. Tevens nam het gehalte aan calcium, zink en koper in het gewei af met respectievelijk 8, 12 en 13%. Het lichaamsgewicht veranderde niet significant (Tabel 3.10). In beide gebieden bedroeg de verhouding hinde/kalf na het stoppen 0,9. Vermoedelijk was dit vroeger (kunstmatig) ook zo en ligt de reproductie op het biologische maximum. Met andere woorden, alles wijst erop dat er met de energie- en eiwitvoorziening niets aan de hand is. In het bot nam de concentratie van calcium en fosfor af met respectievelijk 44 en 35% (Fig. 3.16).

Wild zwijn

Het gewicht van wilde zwijnen veranderde niet na het staken van het bijvoeren (Tabel 3.10). Het effect van het al of niet aanwezig zijn van mast was ingrijpend. Zeer duidelijk was deze invloed op het gewicht van de jonge dieren: het lichaamsgewicht van juvenielen was in een slecht mastjaar een factor 2,6 lager dan in een goed mastjaar (13 tegen 34 kg); voor adulte dieren was dit een factor 1,6 (41 tegen 77 kg). Opvallend was dat -na correctie voor de effecten van mast, geslacht en leeftijd- dichtheid een belangrijk effect had op het gewicht. Een lage dichtheid (minder dan 25 kg metabolisch lichaamsgewicht/100 ha) had geen effect op de mate waarin het gewicht afnam van herfst naar winter, namelijk van 41 naar 39 kg. Bij een hoge dichtheid (meer dan 25 kg metabolisch lichaamsgewicht/100 ha) echter verliep deze afname van 41 naar 20 kg (Groot Bruinderink et al. 1994). Mast had altijd een positief effect op het percentage beenmergvet, vooral in de winter, en opnieuw bij de biggen. Het verschil tussen wel of geen mast was 71 of 27% beenmergvet. Ook hier echter speelde mee in welk gebied werd gekeken. Bezien over beide leeftijdscategorieën was het

Door middel van trechters werden beukennootjes en eikels opgevangen. Op deze wijze kon de mastproductie worden geschat.

Een pas gevangen wild zwijn, onzichtbaar in de zak, wordt gewogen.

Aantallen wilde zwijnen: een draagkrachtmodel

In het onderzoek konden we aantonen dat de zwijnen voor de opbouw van hun vetreserves voor de winter op een unieke manier afhankelijk zijn van mast en dat die mast sneller opraakte naarmate de dichtheid van de zwijnen hoger was. De conditie van de zwijnen was dus dichtheidsafhankelijk. Er kon een drempelwaarde voor de dichtheid worden vastgesteld, waarboven het gewicht versneld achteruitging. Algemeen geldt dat een dergelijke reactie pas optreedt wanneer de populatieomvang de natuurlijke draagkracht (KCC=carrying capacity) nadert (Fowler 1981; Pollard 1981; MacNab 1985). We stellen de drempelwaarde van 10 kg metabolisch lichaamsgewicht (MW) per 100 ha dan ook gelijk aan de natuurlijke draagkracht van het gebied voor wilde zwijnen:

KCC_{totaal} = 10 kg MW/100 ha

De beschikbare mast in de winter, bepalend voor wel of geen reproductie, betrof beukenmast; de geringe eikenmast in die jaren was al vroeg in de herfst op. Een volgende stap was het relateren van KCC aan de oppervlakte beuk in het gebied, 167 van de 1200 ha:

KCC_{beuk} = (1.200/167) * 10/100 = 0,7 kg MW/ha

Een volgende stap was om de KCC_{beuk} niet te relateren aan de oppervlakte, maar aan de opbrengst van beuk; dan was het immers mogelijk om na correctie voor opbrengst en verteerbaarheid, tevens KCC_{eik} en $KCC_{grasland}$ te berekenen. In het onderzoek werd vastgesteld dat de mediane waarde voor de opbrengst van beuk en eik respectievelijk 175 en 385 kg/ha bedraagt. De voedselvoorraad op een winterse wildweide, die bovendien door edelherten wordt begraasd en door zwijnen regelmatig wordt omgeploegd, wordt gesteld op 500 kg droge stof/ha.

De verteerbaarheid voor beukennootjes, eikels en gras is respectievelijk 65, 89 en 47%. Hieruit volgt:

KCC_{beuk} = 0,7/(175 * 0,65) = 0,0062 kg MW/kg droge stof.

Hieruit kan worden berekend dat:

KCC_{eik} = 385 * 0,89 * 0,0062 = 2,1kg MW/ha

KCC_{gras} = 500 * 0,47 * 0,0062 = 1,5 kg MW/ha

We hebben dus een indicatie van de draagkracht van de ecotooptypen beuk, eik en grasland voor wilde zwijnen, uitgedrukt in kg metabolisch lichaamsgewicht per ha in de winter. De gemiddelde gewichten van juveniele en adulte wilde zwijnen in de winter waren respectievelijk 20 (±1,6) en 34 (±1,7) kg. In de winter na een jaar met reproductie was de verhouding tussen de aantallen juveniele en adulte dieren 1:1. Na een voorjaar en winter zonder reproductie waren er vanzelfsprekend alleen maar adulte dieren. Hieruit kunnen we afleiden dat na een succesvol voortplantingsjaar de draagkracht voor een ha beuk bestaat uit 0,7/13,6 = 0,05 adulten en evenveel juvenielen; voor eik is dit 0,15 en voor grasland 0,11.
Uit literatuurgegevens (La Bastide & Van Vredenburch 1970) bleek dat de gevonden waarden voor mastopbrengst overeenkwamen met de gemiddelden over de afgelopen zestig jaar. Dit komt de geldigheid van de gevonden dichtheden ten goede. Ook pleit voor het model dat in geen enkele andere studie omtrent voedselkeuze van wilde zwijnen in Noordwest-Europa een natuurlijk alternatief voor mast werd gevonden. Vanzelfsprekend kan deze benadering worden verfijnd door verhoging van de nauwkeurigheid van de invoerparameters. De gemiddelde leeftijd van beuk, eik en Amerikaanse eik in onze studie was respectievelijk 125, 78 en 44 jaar; het stamtal per ha bedroeg 451, 347 en 826 en de DBH (diameter op borsthoogte) 37, 24 en 22 cm. Kennis van allometrische relaties, bijvoorbeeld tussen leeftijd en opbrengst dan wel stamtal en opbrengst, kan de uitspraken verfijnen. Ook moet worden bedacht dat we de uitgangswaarde, draagkracht van een ha beuk, vonden voor de situatie waarin naast zwijnen ook reeën op de beukenmast predeerden; de aanwezige edelherten aten nauwelijks beukennootjes. Bij de omrekening naar eik dient echter terdege rekening te worden gehouden met het feit dat niet alleen reeën maar ook edelherten en andere hoefdiersoorten eikels eten en daardoor de draagkracht voor wilde zwijnen naar rato verlagen.

effect minder sensationeel in de boswachterij UH dan in SD: 9% lager tegenover 35% lager.

In de boswachterij SD bleek uit onderzoek aan baarmoeders van geschoten dieren dat de aanwezigheid van mast het aantal embryo's per zeug positief beïnvloedde. Zeugen <12 maanden, tussen 12 en 24 maanden en >24 maanden oud droegen respectievelijk 1,4, 3,0 en 4,5 embryo's in mastrijke jaren; in mastarme jaren was dit 0, 0,2 en 1,2 embryo's. Het meest in het oog springende resultaat in dit gebied was echter het totaal mislukken van de voortplanting na een mastloze herfst/winter. Dit effect werd niet gevonden in de boswachterij UH: hier bedroeg het aantal biggen per zeug in het voorjaar in een goed mastjaar ongeveer 1,7-2,0; in een slecht mastjaar 1,5-2,1. De combinatie 'wortels en bochtige smele', als alternatief voor mast gegeten in boswachterij SD, bleek geen goede vervanging van mast te zijn. In boswachterij UH bleek 'breedbladig gras', aanwezig op de diverse wildweiden, een goed alternatief. Na het staken van het bijvoeren nam in het bot het natriumgehalte toe met 29% terwijl het ijzergehalte afnam met 95%. In de nier en lever bleven de koper-, ijzer- en zinkgehalten nagenoeg gelijk.

Aangezien pony's zweten raken ze meer zout kwijt dan andere hoefdieren, waardoor ze gevoeliger zijn voor zouttekorten.

Ree

De kennis van de ecologie van reeën op de Veluwe is nog betrekkelijk gering. De soort heeft bewezen zich zonder bijvoeding goed te kunnen handhaven. Uit gegevens van de Vereniging Wildbeheer Veluwe kan worden afgeleid dat, bezien over de hele Veluwe, de geslachtsverhouding (m/v) ongeveer 1,0 bedraagt. Vanaf hun tweede levensjaar doen de geiten mee aan de voortplanting. Gemiddeld bevinden zich in de baarmoeder van 2 jaar oude geiten 0,5 embryo's; bij de oudere geiten is dit 1,4. De aanwas van de populatie wordt hierdoor geschat op 80% van het totaal aan vrouwelijke dieren.

De populatie reeën van boswachterij SD was nagenoeg onbejaagd. Uit zichtwaarnemingen bleek op jaarbasis een gemiddelde geslachtsverhouding van 0,7. Het is onzeker in hoeverre dit door een geringere zichtbaarheid van de bokken werd veroorzaakt (Achterberg 1990). De aanwas bedroeg gemiddeld 70% van alle vrouwelijke dieren. Een ander voorbeeld betreft het nationale park De Hoge Veluwe: de aanwas varieert hier, afhankelijk van het terreingedeelte, van 33 tot 89% van alle vrouwelijke dieren. Ook voor reeën geldt dat de draagkracht van het Veluws bos-/heidegebied over de afgelopen veertig jaar ten gevolge van successie is toegenomen (Hazebroek & Groot Bruinderink 1995). Verder onderzoek moet licht werpen op de nutriëntenbalans en mineralenstatus van het ree.

Pony

Er is weinig bekend over de zelfredzaamheid van paarden en pony's op de arme zandgronden in situaties waarin niet wordt bijgevoerd. In het algemeen is er niet veel verschil in nutriëntenbehoefte tussen runderen en paarden. Alleen de natriumbehoefte van paarden is groter dan die van runderen (Tabel 3.9). Het onderzoek in de enclosures heeft enkele aanwijzingen opgeleverd die wijzen in de richting van tekorten bij de pony's. Enkele jaren achtereen hadden een of twee van de drie dieren last van koliek in de nawinter (februari/maart). Nader onderzoek wees uit dat dit werd veroorzaakt door het eten van zand. De reden voor dit gedrag is niet duidelijk. Aan de ene kant kan het zand zijn opgenomen met wortels die juist in die periode betrekkelijk veel werden gegeten. Aan de andere kant is bekend dat hoefdieren vaak veel zand gaan eten wanneer ze tekort hebben aan natrium of fosfor. Gezien de hoge zoutbehoefte van paarden zou er sprake kunnen zijn geweest van natriumtekort. De verschijnselen verdwenen door korte tijd met hooi bij te voeren.

Rund

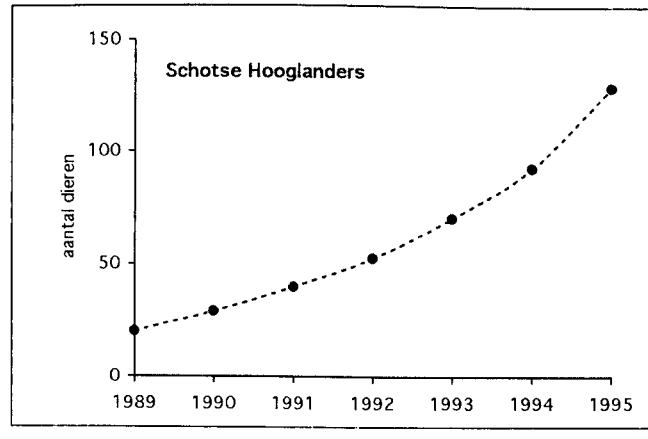
Over de zelfredzaamheid van runderen op de arme zandgronden weten we meer door het werk van Van Wieren (1988) aan Schotse Hooglanders en van Wallis de Vries (1994, 1996) aan Maas-Rijn-IJsselvee. Beide auteurs vermelden picagedrag (bijvoorbeeld kauwen op steentjes); Wallis de Vries noemt ook het eten van kadavers van konijnen, vermoedelijk door een tekort aan natrium en fosfor en stelt dat de zelfredzaamheid van runderen op arme zandgrond als minimaal moet worden beschouwd. Deficiënties werden echter niet aangetoond.

Van Wieren (1988) bestudeerde een groep Schotse Hooglanders op 175 ha

Terreingebruik van hoefdieren

Voor alle dieren geldt dat ze niet willekeurig gebruik maken van het gebied waarin ze leven. Het terreingebruik is de resultante van de behoefte aan voedsel, dekking, water en de interferentie met soortgenoten, predatoren, concurrenten en zelfs parasieten (Schmidt 1993; Wallis de Vries 1994; Wilmshurst & Fryxell 1995). Bij verschillende hertachtigen (sikahert, edelhert, witstaarthert), maar ook bij paarden treedt het verschijnsel 'resource partitioning' op: de vrouwelijke dieren bezetten de kwalitatief betere terreingedeelten en hebben dientengevolge een kwalitatief beter menu dan hun mannelijke soortgenoten (Duncan 1992). Op de Veluwe, waar bij de edelherten de seksen gedurende meer dan 75% van het jaar in nagenoeg gescheiden delen van het leefgebied voorkomen, leidt dit niet tot verschillen in het dieet tussen de geslachten. De oorzaak hiervan is vermoedelijk de geringe ruimtelijke differentiatie in het voedselaanbod (Groot Bruinderink & Hazebroek 1995a). Dit laatste gegeven veroorzaakt in belangrijke mate de grote overlap in terreingebruik tussen de hoefdieren in dit gebied (Achterberg 1990). Wel werd bij edelhert en ree een positieve selectie op open terrein aangetoond (Wondergem 1990). De gegevens uit de literatuur onderstrepen dit resultaat (Strandgaard 1972; Rounds 1981; Staines et al. 1982). Het wilde zwijn echter meed duidelijk het open terrein (Wondergem 1990). Binnen de categorie bos viel op dat weinig belangstelling bestond voor sparren- en lariksbos en dat kapvlakten geliefd waren bij het wild. In een vergelijkende studie van ree, edelhert en damhert kwam Batcheler (1960) tot de conclusie dat edelherten vooral in bossen met een gemiddelde ouderdom voorkwamen, reeën in jonge bossen en damherten in oude bossen.

Over het terreingebruik van rund en pony is weinig bekend uit situaties waarin ze kunnen kiezen tussen bos en open vlakte. Het lijkt er echter op dat beide soorten in een dergelijke situatie, evenals ree en edelhert, de open vlakte verkiezen en alleen 's nachts of bij koud weer de dekking van het bos opzoeken (Pratt et al. 1985; Putman 1986; Van Wieren 1988; Groot Bruinderink 1996). Behalve de aanwezigheid van wildweiden beïnvloeden rustgebieden op de Veluwe in belangrijke mate het terreingebruik (Van de Veen 1979; Wondergem 1990). Hierbij speelt een rol dat edelhert, wild zwijn, rund en paard groepsvorming vertonen. Bij reeën is dit niet het geval.



Figuur 3.17.
Demografie van de kudde Schotse Hooglanders op de Imbosch en de Rhederheide in de periode 1989-1995 (bron: van de Born, Vereniging Natuurmonumenten).

Een Schotse Hooglander 'kauwt' langdurig op een steen. Dit merkwaardig eetgedrag, pica genaamd, kan duiden op een tekort aan fosfor in het natuurlijke voedsel.

bos/heide. Met betrekking tot de zelfredzaamheid was zijn voornaamste conclusie dat de energie en eiwitopname voldoende waren, maar dat de calcium- en fosforgehalten in het dieet duidelijk onder de norm lagen. Een aantal dieren vertoonden verschijnselen die kenmerkend zijn voor calcium- en fosforgebrek (Holzhauer & De Jong 1988). Sinds 1989 is het leefgebied van de Schotse Hooglanders op de Imbosch sterk uitgebreid, onder meer met enkele voormalige cultuurgronden die vermoedelijk voor een belangrijk deel voorzien in de fosfor-, natrium- en calciumbehoefte. We kunnen inmiddels uitspraken over de conditie van deze runderen ophangen aan een andere indicator: het voortplantingssucces. Over het algemeen blijkt iedere volwassen koe elk jaar een kalf te krijgen, hetgeen leidt tot een hoge reproductie. Iedere twee tot drie jaar verdubbelt de kudde zich (Fig. 3.17). Tot aan de winter 1995-1996 was de sterfte gering, mede vanwege de lage gemiddelde leeftijd van de kudde. De winter van 1995-1996 was streng en de grasgroei in het voorjaar liet vanwege aanhoudende droogte uitzonderlijk lang op zich wachten. Ongeveer 15 dieren, meest kalveren en oudere dieren, stierven in die periode tengevolge van voedselgebrek.

Conclusies en implicaties voor het beheer

Wanneer er zich geen extreme omstandigheden voordoen, lijken de zandgronden geen energetische of eiwitbeperkingen op te leveren voor de bestudeerde hoefdiersoorten. Voorbeelden van een extreme situatie is een winter zonder mast voor wilde zwijnen en een langdurige koude-/droogteperiode in februari/maart voor de runde-

ren. Bij de interpretatie van de gevonden mineralenstatus is het gemis aan referentiewaarden duidelijk merkbaar. Op basis van het dieet werd verwacht dat calcium, fosfor en natrium beperkend zouden zijn, met name in perioden waarin de behoeften relatief groot zijn (dracht, lactatie), voor alle onderzochte soorten, met uitzondering van calcium bij het ree. Tevens werd verwacht dat een magnesiumtekort zou dreigen voor het edelhert. Het staken van het bijvoeren betekende voor het edelhert een duidelijke aanslag op de lichaamsreserve aan zink, magnesium en koper, maar nog een veel zwaardere aanslag op de reserves aan calcium, fosfor en ijzer. Bij het wilde zwijn nam het ijzergehalte in het zwevende rib zeer sterk af.

We weten van de runderen dat tekorten aan calcium, fosfor en natrium kunnen optreden, met name bij hoge behoeften (groei, reproductie) en dat de koliek bij pony's door een natriumtekort kan zijn veroorzaakt. Voor alle onderzochte elementen geldt echter dat een tekort tot uiting zou komen in een sterk verminderde eetlust, afname van groei, conditie, geweigrootte, reproductie en verhoogde mortaliteit. Ook zou een verhoogd risico voor botbreuk kunnen ontstaan. We vinden tot op heden hier geen enkele aanwijzing voor in het geval van edelhert, ree, wild zwijn en eigenlijk ook niet bij het rund; alleen bij pony moeten we vraagtekens

Populatiegrootte

Een van de vragen in het onderzoek betrof de zelfredzaamheid van hoefdierpopulaties. Een eerste voorwaarde voor zelfredzaamheid is dat een populatie levensvatbaar is. Vaak zijn 'populaties' die in het kader van natuurtechnisch terreinbeheer geïntroduceerd zijn, geïsoleerd van soortgenoten. Wanneer een dergelijke populatie kunstmatig 'klein' wordt gehouden, bestaat het risico van een hoge mate van inteelt en een verlies aan genetische variatie, hetgeen de populatie minder kansen geeft voor aanpassing aan veranderende omstandigheden.

Inteelt

Inteelt ontstaat wanneer bij de vorming van een zygote gameten samengaan die identiek zijn doordat ze dezelfde afstamming hebben. Iedere populatie bestaat uit een eindig aantal individuen bestaan, waardoor er altijd sprake is van een zekere mate van inteelt; een maat daarvoor is de inteeltcoëfficiënt. Deze coëfficiënt is op verschillende manieren gedefinieerd (Templeton & Read 1994):

De inteeltcoëfficiënt kan worden gezien als de kans dat twee allelen van een bepaald gen identiek zijn doordat ze van een gemeenschappelijke voorouder afstammen. Bij dieren in het wild is deze coëfficiënt niet bruikbaar omdat vrijwel nooit een stamboom bekend is.

Op populatieniveau kan de inteeltcoëfficiënt gezien worden als de gemiddelde kans om identieke allelen te hebben. Deze kans is afhankelijk van het aantal individuen in een populatie. Uitgangspunt is het feit dat toevalsprocessen een rol spelen bij het overleven van genen van de ene generatie op de andere. De onderlinge verhouding tussen de allelen vertoont toevalsfluctuaties. Dit verschijnsel wordt genetische drift genoemd. Het gevolg kan zijn dat allelen verloren gaan. De kans hierop is groter naarmate de aantallen in de populatie kleiner zijn.

Een derde betekenis die aan de inteeltcoëfficiënt wordt gegeven is een maat voor het paringssysteem van een populatie. Deze coëfficiënt meet de inteelt als afwijking van een referentiepopulatie met random paring, waarbij elk individu een gelijke kans heeft om met ieder ander individu te paren.

Effectieve populatiegrootte

Uiteraard voldoet geen enkele natuurlijke populatie aan de randvoorwaarden van de ideale populatie. Er kan een populatiegrootte worden gedefinieerd, de effectieve populatiegrootte (Ne), die een even grote inteeltcoëfficiënt heeft als de ideale populatie (Wright 1931). Centraal in deze definitie is dus de toename van de

plaatsen. Wel hebben vermoedelijk de wildweiden en voormalige cultuurgronden voor een belangrijk deel het gemis aan bijvoeding bij edelhert, wild zwijn en rund gecompenseerd.

Uit het onderzoek blijkt ook dat er in alle gevallen overlap in voedselkeuze is tussen de bestudeerde hoefdiersoorten. Dit betekent niet automatisch dat die soorten elkaar in de weg zitten. Er bestaat namelijk differentiatie in het terreingebruik binnen één soort en tussen de soorten. Bovendien zijn op de Veluwe de meest algemene voedselsoorten ruim voorhanden en zijn de dieren, met uitzondering van het wilde zwijn, voor de opbouw van hun vetreserves niet afhankelijk van slechts één voedselsoort. Het wilde zwijn is in dit opzicht kwetsbaar, maar de soort maakt dat in rijke mastjaren weer goed door een hoge reproductie.

Een belangrijk hiaat in de huidige kennis van de ecologie van de hoefdieren vormt de populatiedynamica: hoe verloopt de natuurlijke aantalsontwikkeling van de diverse soorten in het Veluws bos/heidegebied en waardoor wordt die geregeld? Monitoring van de populatiedynamiek kan licht werpen op de vraag in hoeverre populaties op termijn zelfredzaam zijn.

inteelt. Op theoretische gronden kan worden aangegeven dat bij een effectieve populatiegrootte die kleiner wordt dan 50-100 individuen, het verlies belangrijk gaat worden.

Ruimtelijke structuur
Vrijwel geen enkele dierpopulatie lijkt op een zak met lottoballetjes, waaruit willekeurig wordt getrokken bij de voortplanting. Integendeel, dieren zijn meestal heterogeen verdeeld over de ruimte waarin ze leven. Hierdoor kan niet worden voldaan aan de voorwaarde van random paring. Er bestaat dan ook een uitgebreide literatuur over de gevolgen van het opdelen van populaties in deelpopulaties.

Sociale structuur
Naast het feit dat populaties ruimtelijk zijn gestructureerd, vertonen bij veel soorten de individuen interacties, waardoor niet elk dier een even grote kans heeft om aan de reproductie deel te nemen. Er bestaat een sociale structuur. Ook deze is van belang voor de mate van inteelt. Een van de veronderstellingen van een ideale populatie is een gelijke geslachtsverhouding bij de dieren, die aan de reproductie deelnemen. Wanneer daaraan niet wordt voldaan, wordt de effectieve grootte het harmonisch gemiddelde van de aantallen mannetjes en vrouwtjes dat aan de reproductie deelneemt. Dat heeft bij soorten met een haremsysteem (polygynische soorten) een aanzienlijke verkleining van het effectieve aantal en een verhoging van de inteelt tot gevolg. Belangrijke aspecten van de hierboven beschreven structuur komen voor bij een groot aantal gestructureerde zoogdierpopulaties met een soort haremsysteem, waaronder edelherten (Clutton-Brock et al. 1982), runderen en paarden. Slechts een deel van de mannelijke dieren levert een groot aandeel aan de reproductie, gedurende een beperkte tijd. Meestal worden deze mannetjes vervangen voordat ze hun eigen dochters zouden bevruchten.
De uitwisseling met andere (deel)populaties moet worden gezien op een tijdschaal van de generatieduur van de soort, waarbij een geringe uitwisseling per generatie voldoende is voor het handhaven van de genetische variatie. In de praktijk van het natuurbeheer op de Veluwe zullen beschadigingen aan rasters door stormen en vernielingen waarschijnlijk voldoende zijn voor een uitwisseling, die genetisch effectief is. Hierdoor kunnen zowel de edelherten als de wilde zwijnen in de verschillende leefgebieden van de Veluwe als één populatie worden beschouwd. Voor een behoud van de genetische diversiteit, moeten deze als eenheid niet onder een effectieve grootte van 100 individuen komen.

Bodemontwikkeling onder invloed van runderbegrazing

R.H. KEMMERS, P. MEKKINK, J. SEVINK & A. SMIT

De sterk toegenomen vergrassing gedurende de laatste decennia in vooral grove dennenbossen op de hogere zandgronden en de daarmee gepaard gaande vervilting van de strooisellaag heeft tot gevolg dat de successie naar gemengd bos met loofboomsoorten op veel plaatsen stagneert. In de jaren zeventig is het idee ontstaan om de vergrassing terug te dringen door het introduceren van runderbegrazing. Runderbegrazing werd op dat moment al met succes toegepast op vergraste heidevelden. In 1982 begon een begrazingsproef met Schotse Hooglanders op de Imbosch. Hoe effectief runderen als echte graseters kunnen zijn bij het terugdringen van vergrassing in bossen, bij welke graasintensiteit er effecten optreden en wat de gevolgen zijn voor processen in de bodem is onderzocht in een vijfjarig begrazingsexperiment in een grove dennenbos bij Kootwijk. Ofschoon de uitkomsten van dit experiment nog een voorlopig karakter hebben, lijkt runderbegrazing slechts effectief voor het openbreken van de vervilte grasmat indien een hoge graasdruk wordt toegepast (ca. 375 kg drogestofconsumptie per ha/jaar). Bij deze graasdruk komen er echter in de bodem processen op gang komen die op termijn leiden tot bodemdegradatie. Als beheersmaatregel lijkt runderbegrazing geschikt, mits niet langer toegepast dan enkele jaren.

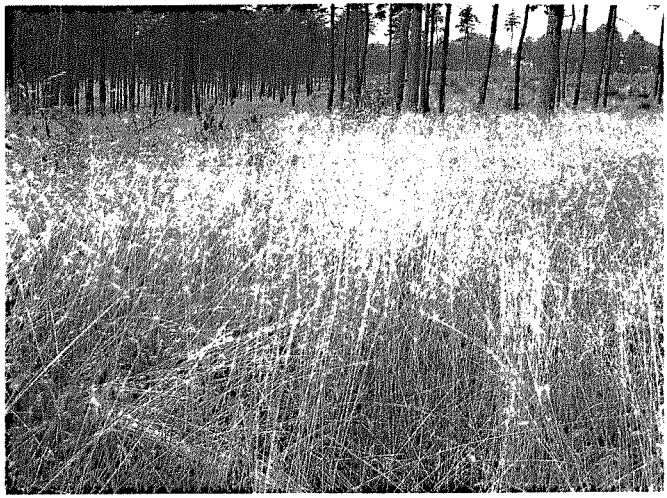
Inleiding

Een belangrijk deel van het Nederlandse bos bestaat uit naaldbomen, die aan het einde van de vorige eeuw en het begin van deze eeuw zijn aangeplant op arme zandgronden. Het betreft grotendeels aanplantingen van grove den en andere naaldboomsoorten, vooral Oostenrijkse en Corsikaanse den, Japanse lariks, fijnspar en Douglasspar, op oude heide-ontginningen, duinen en stuifzanden. In het laatste geval was het doel veelal niet de productie van hout, maar het stabiliseren van het zand en daarmee het voorkomen van verdere verstuiving (zie ook hoofdstuk 2). In de dennenbossen, die inmiddels gemiddeld 60-80 jaar oud zijn, treedt sinds enige tijd in toenemende mate vergrassing op met bochtige smele en pijpestrootje als dominante soorten. Bochtige smele domineert op droge groeiplaatsen, terwijl pijpestrootje op vochtige groeiplaatsen wordt gevonden. Hoewel in de successie van grove dennenbos een fase wordt onderkend waarin bochtige smele domineert in de ondergroei (Fanta 1986), zou de sterk toegenomen atmosferische depositie van stikstof de vergrassing danig versterken. Uit onderzoek is gebleken dat bij verhoogde stikstofgehalten in de bodem de concurrentiekracht van grassen ten opzichte van kruiden en dwergstruiken in heidevegetaties en dennenbossen toeneemt (Roelofs 1991; Hey & Schneider 1991). In grove dennenbos op de arme zandgronden ontwikkelt zich door

vergrassing met bochtige smele een dikke 'vervilte' strooisellaag. Er bestaan aanwijzingen dat door de concurrentiekracht van bochtige smele de natuurlijke successie van dennenbos wordt belemmerd (Hester et al. 1991). De ontwikkeling van een dwergstruiklaag met blauwe bosbes, rode bosbes, struikheide of kraaiheide zou daardoor achterwege blijven en de bosverjonging zou stagneren.

Begrazing als effectgerichte maatregel

Begrazing van bossen met runderen, onder meer om de vergrassing tegen te gaan en de vervilte strooisellaag open te breken, wordt sinds het begin van de jaren tachtig in ons land toegepast. De gedachte daarbij is dat hierdoor de dwergstruiken en de



Sterk vergraste kruidlaag onder grove den op de Imbosch, begin jaren tachtig.

Hooglanders vrijwel aan het zicht onttrokken door bloeiende bochtige smele.

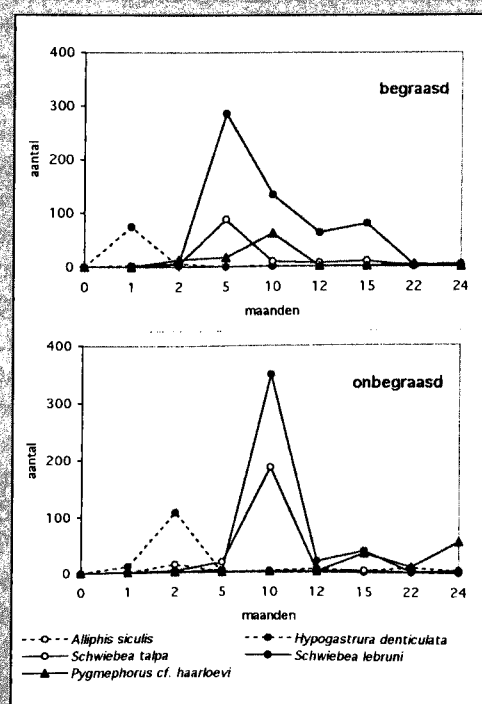
Bodemfauna als graadmeter voor de afbraaksnelheid van organisch materiaal

H. Siepel

De directe bijdrage van de bodemfauna, waaronder mijten, springstaarten, pissebedden, miljoenpoten, slakken en regenwormen aan de vertering van organisch materiaal is betrekkelijk gering, maar de indirecte bijdrage is zeer belangrijk (Dickinson & Pugh 1974; Swift et al. 1979). Deze bestaat uit verkleining van dode bladeren, vruchten, takjes en twijgjes, waardoor het aangrijpingsoppervlak voor microorganismen sterk wordt vergroot en uit een stimulering van bacteriën en schimmels. Op zure bodems met een pH < 5 wordt de reproductie van regenwormen geremd (Ma et al. 1990), kunnen slakken, pissebedden en miljoenpoten onvoldoende kalk verzamelen voor hun huisjes, respectievelijk hun uitwendig skelet en komt het accent van de bodemfauna te liggen op de mesofauna (de kleinste bodemdieren zoals potwormen, aaltjes, mijten en springstaarten). De afbraak van organisch materiaal vindt in een groot aantal stappen plaats waarbij steeds een andere groep bodemdieren op de voorgrond treedt.

De snelheid waarmee de successie van bodemdieren optreedt, kan als graadmeter worden gebruikt voor de snelheid van het afbraakproces. Dit kan worden bestudeerd door middel van strooiselzakjes, gazen zakjes met een maaswijdte van 5 mm of minder (afhankelijk van de te onderzoeken diergroep), waarin een bepaalde hoeveelheid organisch materiaal wordt gestopt. Een groot aantal van deze zakjes wordt in de strooisellaag ingegraven en na verloop van tijd worden er telkens een aantal uitgegraven en onderzocht op het voorkomen van bodemdieren. Zo kan een beeld worden verkregen van de successie van bodemdieren tijdens de decompositie.

Op de Imbosch, waar runderbegrazing plaatsvindt, is een dergelijk experiment gedaan op een open grazige plek, voornamelijk bestaande uit een begroeiing van bochtige smele, om te zien of de afbraaksnelheid van organisch bodemmateriaal anders verloopt bij begrazing (Siepel & Van Wieren 1990). Daarbij werd met name gekeken naar de successie van microarthropoden (springstaarten en mijten), en werd een begraasd terreingedeelte vergeleken met een onbegraasd deel: de successie van vijf soorten microarthropoden in het begraasde terreingedeelte verliep sneller. In plaats van met afzonderlijke soorten kan ook met soortgroepen worden gewerkt. Dit is bijvoorbeeld relevant als in begraasde en onbegraasde terreingedeelten, verschillende soorten voorkomen. De groepering van soorten moet dan wel op strikt ecologische eigenschappen zijn gebaseerd, zoals levensstrategieën of voedselgildes (bv. bacterie-eters, schimmeleters, predatoren en parasitaire soorten).



Figuur 4.1.
Veranderingen in de aantallen van vijf soorten microarthropoden (mijten en springstaarten) in strooiselzakjes gevuld met bladmateriaal van bochtige smele in een met runderen begraasd en een onbegraasd grasland (naar: Siepel & Van Wieren 1990).

natuurlijke verjonging weer een kans kunnen krijgen. Op deze wijze zou de ongewenste ontwikkeling in de dennenbossen op de arme zandgronden kunnen worden omgebogen naar een vanuit het beheer gewenste ontwikkeling van het grove dennenbos naar gemengd bos. Vanuit deze overweging wordt bosbegrazing gezien als een mogelijk zeer relevante beheersmaatregel.

Tot dusverre is in Nederland, maar ook daarbuiten, zeer weinig systematisch onderzoek uitgevoerd naar de effectiviteit van begrazing bij het terugdringen van de vergrassing en de vervilting van de strooisellaag in bossen. Er valt ook weinig te leren uit onderzoek naar de effecten van wilde hoefdieren op bodemprocessen, aangezien ook dit niet of nauwelijks heeft plaatsgevonden. Een uitzondering vormt het onderzoek van Pastor et al. (1993) in boreale bossen waaruit bleek dat selectieve vraat door elanden tot een verandering leidde in de samenstelling en de structuur van de bosvegetatie, waardoor de productiviteit en de beschikbaarheid van voedingsstoffen verminderden. Als belangrijkste mechanisme noemen zij een vermindering van de kwaliteit en kwantiteit van het strooisel. De begrazingsproef met Schotse Hooglanders op de Imbosch (1982-1987) leverde eveneens aanwijzingen op dat begrazing een positief effect heeft op het terugdringen van vergrassing en vervilting van de strooisellaag (Van Wieren 1988). Het onderzoek was echter te beperkt van opzet om tevens inzicht te geven in de mechanismen daarachter, in het bijzonder de veranderingen van de voedingsstoffen- en zuurhuishouding van de bodem en de betekenis daarvan voor de ondergroei en de bosontwikkeling. Een van de hoofdconclusies van de eind jaren tachtig uitgevoerde 'Evaluatie Bosbegrazing' (Van Wieren & Borgesius 1988) luidde dan ook dat het inzicht in de betekenis van begrazing bij de terugdringing van het dikke strooiselpakket en de gevolgen daarvan voor de bosontwikkeling nog onvoldoende was. Sindsdien heeft er op bescheiden schaal wel enig nader onderzoek naar de effecten van begrazing op bodemprocessen plaatsgevonden. Zo constateerden Siepel & Van Wieren (1990) een versnelde successie van populaties van micro-arthropoden en een daaraan gekoppelde versnelde strooiselafbraak in begraasde graslanden. Zij schreven dit toe aan verhoogde bodemtemperaturen door een grotere warmte-instraling als gevolg van het afgrazen van de kruidige vegetatie (zie het kader *Bodemfauna als graadmeter*). Ook wilde zwijnen kunnen met hun wroeten een belangrijk effect hebben op de strooisellaag en de decompositie van organisch bodemmateriaal. In hoofdstuk 6 wordt hierop nader ingegaan.

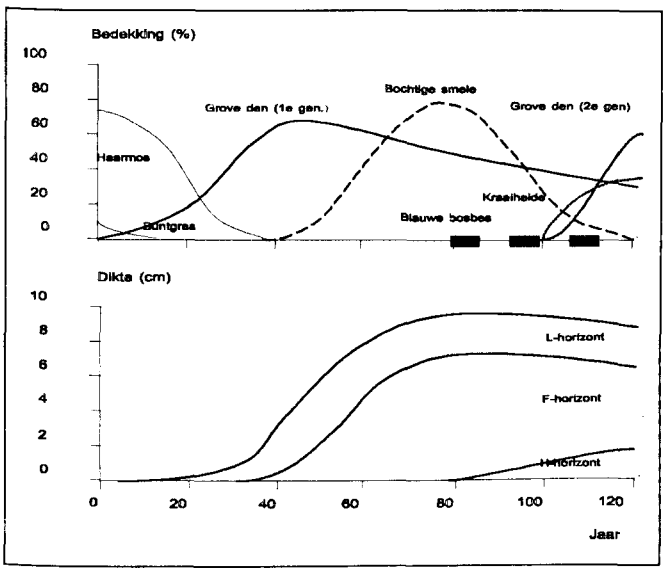
Om de effecten van begrazing op bodemprocessen goed te kunnen begrijpen is het van belang de veranderingen in de strooisellaag te relateren aan veranderingen die daar optreden als gevolg van bossuccessie. Daarom wordt, alvorens in te gaan op het uitgevoerde onderzoek, aandacht besteed aan de vegetatiesuccessie en de daarmee gepaarde bodemontwikkeling in primair grove dennenbos, aan de effecten van atmosferische depositie en aan de effecten die verwacht kunnen worden van begrazing door hoefdieren in grove dennenbos op arme zandgronden.

De ontwikkeling van de bodem tijdens primaire successie

De vegetatiesuccessie in primair grove dennenbos op stuifzanden en in uitgestoven laagten van de Veluwe is uitgebreid bestudeerd door Fanta (1986). In Figuur 4.2 zijn de te onderscheiden fasen weergegeven. De eerste fase bestaat uit een vegetatie van hoofdzakelijk buntgras en schapegras en wordt gevolgd door een fase waarin grove den zich tot een gesloten bos ontwikkelt. Daarna volgt een langdurige fase met achtereenvolgens opkomen, dominantie en geleidelijke afname van bochtige smele. Vervolgens verschijnen in de ondergroei soorten als kraaiheide, struikheide en blauwe bosbes (zie ook hoofdstuk 2).

Parallel aan de vegetatiesuccessie ontwikkelt de bodem zich van zeer humusarm zand, zonder enige bodemgelaagdheid (profielontwikkeling), tot een micropodzol met een dikke strooisellaag. Deze ontwikkeling hangt onder meer samen met de slechte afbreekbaarheid van het strooisel, dat door de grove den (naalden, schors, takken, dennenappels) en door soorten in de ondergroei wordt geproduceerd. Die slechte afbreekbaarheid hangt samen met het relatief hoge gehalte aan lignine en het lage stikstofgehalte (Swift et al. 1979). Het strooisel van grassen en dwergstruiken heeft vaak wat minder ongunstige eigenschappen, maar is evenmin goed afbreekbaar. Ook de groeiplaats is niet bevorderlijk voor een snelle afbraak van strooisel. Stuifzanden en de oudere grovere zanden van de uitgestoven laagten bevatten buitengewoon weinig voedingsstoffen. Deze spoelen gemakkelijk uit vanwege het geringe vochthoudend vermogen van deze gronden. Bovendien is het zuurbufferend vermogen zeer klein. De (zure) neerslag en de organische zuren, die bij de strooiselafbraak worden geproduceerd, leiden dan ook tot een snelle verzuring en verarming van de bovengrond. Daarmee wordt de strooiselafbraak verder in ongunstige zin beïnvloed.

Onder invloed van de bodemfauna (voornamelijk micro-arthropoden) en de



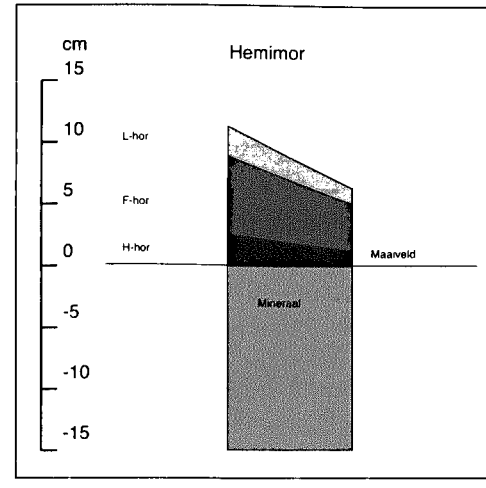
Figuur 4.2.
Ontwikkeling van vegetatiefasen en bodemhorizonten tijdens de primaire successie van een grove dennenbos op uitgestoven laagten in een stuifzandgebied (naar: Fanta 1986).

bodemflora (voornamelijk schimmels) verandert het strooisel geleidelijk van nog goed herkenbare plantenresten in fijn verdeelde, veelal donkerbruine tot zwarte organische stof. Bij de omvorming van strooisel spelen afbraakprocessen (decompositie) en syntheseprocessen (humificatie) een rol (Swift et al. 1979). De decompositie en de daarbij optredende mineralisatie (afbraak van organische stoffen tot water, koolzuur en anorganische verbindingen) verloopt traag. Bodemdieren, die organische stof in de bodem vermengen (bioturbatie), ontbreken vrijwel geheel en menging van het afbrekende strooisel met de minerale bodem treedt dan ook vrijwel niet op. Een deel van de vrijkomende mineralen wordt weer opgenomen door micro-organismen voor de opbouw van lichaamsstoffen. Daarnaast worden nieuwe complexe organische stoffen gesynthetiseerd uit eenvoudiger verbindingen. Het gevolg van dit alles is dat geleidelijk steeds meer organische stof op de bodem accumuleert in de vorm van een 'ecto-organische' laag (Fig. 4.3). Binnen deze laag treedt eveneens een geleidelijke ontwikkeling op. In eerste instantie komt alleen een L-horizont voor, gevolgd door een F-horizont en tenslotte een H-horizont (zie het kader *Humusprofiel*). Binnen de F-horizont kan onderscheid worden gemaakt tussen de F_1, bestaande uit nog vrij los gepakt materiaal, en de F_2, die een dichte pakking heeft, overeenkomend met de H-horizont.

De humushorizonten zijn intensief doorworteld. De wortels van bochtige smele, blauwe bosbes en kraaiheide bevinden zich vooral in de organische toplaag, maar ook in de minerale ondergrond (Emmer 1995). In de minerale ondergrond vindt men ook de fijnere wortels van de grove den. Naast naaldstrooisel vormen daarom ook wortels na afsterven een belangrijke bron van organische stof in de bodem.

Chemische eigenschappen van strooisellagen

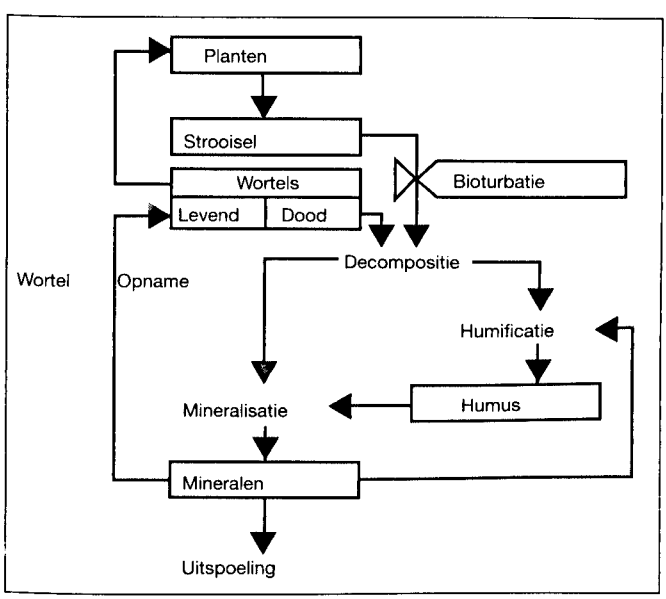
Tijdens de bodemontwikkeling treden grote veranderingen op in de chemische eigenschappen van de bodemhorizonten. Deze zijn uitvoerig beschreven door



Figuur 4.3.
De opbouw van een humusprofiel dat karakteristiek is voor een grove dennenbos op stuifzand.

Humusprofiel

Zoals een bodemprofiel de resultante is van een groot aantal traag verlopende processen (eeuwen), zo is een humusprofiel het resultaat van betrekkelijk snel (decennia) verlopende processen van strooiselaanvoer en -afbraak. Het humusprofiel integreert een veelheid van processen zoals biomassaproductie, mineralisatie en humificatie over de tijd. Een humusprofiel kan worden gedefinieerd als een toestand die de balans weergeeft tussen strooiselaanvoer en -afbraak en die wordt gekenmerkt door een karakteristieke combinatie van organische horizonten die van elkaar verschillen in verteringsgraad. Aan het humusprofiel zijn kenmerken verbonden die met het blote oog goed waarneembaar zijn. Deze kenmerken omvatten dikte en verteringsgraad van de organische horizonten. Op basis van deze kenmerken ontwikkelden Klinka et al. (1981) een classificatiesysteem voor humusvormen (humusprofieltypen). In dit systeem wordt als referentiedikte van het humuspofiel een laag van 40 cm aangehouden, waarbinnen een ectorganisch (organische toplaag) en een endorganisch (diepere bodemlagen) gedeelte kunnen worden onderscheiden. In het ectorganische gedeelte kunnen een L-, F- en H-horizont voorkomen. De L-horizont (L staat voor het Engelse woord litter: strooisel) bestaat uit onverteerde dode plantendelen, zoals bladeren, naalden en schors. De F- horizont (fragmentatie of ook wel fermentatie) bestaat uit meer of minder verteerd strooisel, waarbij macroscopisch herkenbare plantenweefsels domineren. Indien excrementen van bodemfauna rijkelijk aanwezig zijn, is er sprake van een Fa-horizont. Bij afwezigheid van bodemfauna wordt de afbraak vooral door schimmels veroorzaakt en is er sprake van een Fq-horizont. De H-horizont (humus) bestaat uit fijn verdeelde organische stof, waarbij macroscopisch herkenbare plantendelen slechts in beperkte hoeveelheden voorkomen. In het endorganische gedeelte kan een Ah-horizont voorkomen. Dit is een minerale horizont met fijn verdeelde organische stof welke door homogenisatie of wortelsterfte in het minerale bodemprofiel terecht is gekomen.



Figuur 4.4.
Schematisch overzicht van de belangrijkste bodemprocessen in relatie tot de afbraak van organisch materiaal.

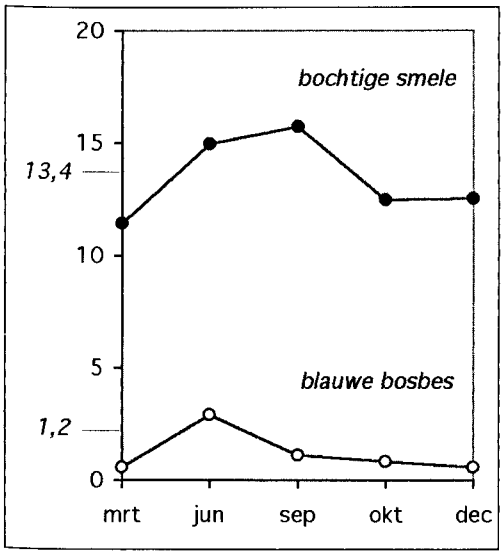
Emmer (1995) en worden hier kort samengevat. Bij de strooiselafbraak komen nutriënten vrij die door planten worden opgenomen dan wel microbieel worden vastgelegd. Ook kan er adsorptie plaatsvinden aan organische stof of uitspoeling naar diepere lagen. Bij mineralisatie van organische stof komt vooral in de L- en F_1-horizont stikstof (N) vrij in de vorm van ammonium (NH_4^+) (ammonificatie). Nitrificatie, de vorming van nitraat (NO_3^-) uit ammonium, lijkt een ondergeschikte rol te spelen, geheel overeenkomstig de verwachtingen en beperkt zich vooral tot de F_2- en H-horizont. Kalium (K) komt snel en in vrij grote hoeveelheden vrij, spoelt makkelijk uit, maar wordt in relatief grote hoeveelheden weer opgenomen door de vegetatie. Calcium (Ca) en magnesium (Mg) komen eveneens snel maar in kleinere hoeveelheden vrij. De behoefte van de vegetatie aan calcium is kleiner, maar calcium wordt als tweewaardig kation sterk aan de organische stof geadsorbeerd, in tegenstelling tot kalium. Magnesium wordt wat minder sterk geadsorbeerd dan calcium maar sterker dan kalium en de behoefte van de vegetatie is wat hoger.

Als gevolg van deze verschillen in biogeochemisch gedrag is de beschikbaarheid van kalium ten opzichte van calcium en magnesium in de L- en F_1-horizont groot. In de F_2- en H-horizont wijzigt deze verhouding zich ten gunste van vooral calcium. Gegeven het feit dat tijdens de successie het aandeel van de F_2- en H-horizont in de ectorganische laag sterk stijgt, houdt dit een grote verschuiving in de verhouding tussen deze nutriënten in.

Relatie tussen vegetatie- en bodemsuccessie

In de vegetatiesuccessie begint bochtige smele zich ca. 40 jaar na de vestiging van grove den massaal uit te breiden. Het grove dennenbos heeft dan een kroonbedekking van ca. 40%. De uitbreiding van bochtige smele loopt parallel aan een sterke ontwikkeling van de F-horizont, terwijl van een H-horizont nog geen sprake is. Bochtige smele heeft een aanzienlijk hoger aandeel kalium dan calcium in zijn weefsel, tot uitdrukking komend in een K/Ca-verhouding van ca. 13 (Fig. 4.5; zie ook Moszynska 1991). Dit weerspiegelt zich in de K/Ca-verhouding van het strooisel in de F-horizont, waarin bochtige smele bij voorkeur wortelt (Emmer & Sevink 1993). Het biogeochemisch gedrag van kalium bij decompositie leidt tot een grote beschikbaarheid van kalium in de L- en F-horizont. Bochtige smele, met een hoge fysiologische kaliumbehoefte, profiteert hiervan en lijkt dus via een positief meekoppelingseffect zijn milieu-omstandigheden te beïnvloeden.

De door Fanta waargenomen teruggang na tachtig jaar in de dominantie van bochtige smele valt volgens Emmer & Sevink (1993) samen met een stadium waarin een H-horizont zich duidelijk begint te ontwikkelen. In deze fase van de successie beginnen ook andere soorten zoals blauwe bosbes en kraaiheide zich uit te breiden. Het weefsel van blauwe bosbes heeft een aanzienlijk lagere K/Ca-verhouding (ca. 1,2) in vergelijking tot bochtige smele (Fig. 4.5). Door de verschillen in biogeochemisch gedrag van kalium en calcium is de beschikbaarheid van calcium in de H-horizont groter dan in de F-horizont. De wortels van blauwe bosbes blijken nu juist een voorkeur te hebben voor de H-horizont. Op grond hiervan, en van andere argumenten,



Figuur 4.5.
Kalium/calcium-verhouding in het blad van bochtige smele en blauwe bosbes op een groeiplaats op arme zandgrond (midden-Veluwe).

komen Emmer & Sevink (1994) tot de conclusie dat de geleidelijke afname van bochtige smele waarschijnlijk het gevolg is van door successie bepaalde veranderingen in de chemische eigenschappen van de ectorganische laag. Hierdoor ontstaat in het humusprofiel een niche-differentiatie waarbij bochtige smele optimale condities vindt in F-horizonten, die grotendeels bestaan uit weinig afgebroken strooisel en met een relatief grote hoeveelheid kalium ten opzichte van calcium, zoals voorkomend tijdens vroege stadia van successie. Blauwe bosbes en kraaiheide vinden optimale condities in H-horizonten, grotendeels bestaande uit sterk verteerd strooisel en met een relatief grote hoeveelheid calcium ten opzichte van kalium.

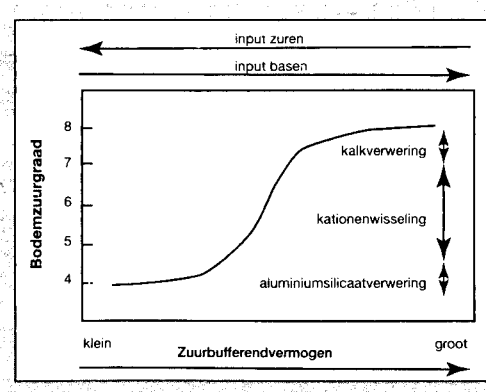
Effecten van atmosferische depositie

De atmosferische depositie werkt in Nederland niet alleen verzurend, maar bevat bovendien een flinke hoeveelheid ammonium (NH_4). De aanvoer van ammonium leidt potentieel tot een extra toevoer van zuren, maar ook tot een verhoging van de ammoniumconcentraties in de strooisellaag. De bijkomende effecten in de bodem zijn vrij gecompliceerd, maar kunnen als volgt worden samengevat. Podzolering treedt versneld op en de zuurgraad van de bodem stijgt, waardoor aluminium (Al) wordt gemobiliseerd, hetgeen negatieve gevolgen heeft voor de vitaliteit van grove den. Kalium, calcium en magnesium spoelen versneld uit en de ammoniumconcentratie neemt toe. De aangevoerde stikstof wordt microbieel vastgelegd tot de bovengrond hiermee verzadigd is, waarna uitspoeling naar het grondwater optreedt.

Aangezien een van de mogelijke effecten van begrazing een verschuiving in de balans tussen ammonificatie en nitrificatie behelst, is het voor een goede interpretatie van de effecten van begrazing op de bossuccessie ook van belang inzicht te hebben in de strategie van bochtige smele om in zijn stikstofbehoefte te voorzien. Immers, een dominantie van bochtige smele wordt steeds in verband gebracht met

Zuurneutraliserend vermogen

De zuurgraad van de bodem wordt uitgedrukt in de pH-waarde en is een maat voor de hoeveelheid H^+-ionen (protonen) in de bodem. Wanneer zuur in de vorm van H^+-ionen in de bodem terechtkomt via het regenwater of anderszins, zal de pH dalen. De mate waarin hangt af van het zuurneutraliserend vermogen van de bodem. Een aantal bodembestanddelen draagt aan deze buffering bij. Uit Figuur 4.6 wordt duidelijk bij welke pH de diverse bestanddelen een rol spelen, alsmede in welke mate. Zo treedt bijvoorbeeld rond pH 4 buffering door aluminium-hydroxiden op, als gevolg waarvan aluminium vrijkomt. Een dergelijk verschijnsel kan aanleiding geven tot aluminium-toxiciteit.



Figuur 4.6.
Trajecten in de zuurgraad van de bodem waarbij verschillende zuurbuffermechanismen werkzaam zijn.

hoge depositieniveaus van ammonium (Roelofs 1991). De stikstofhuishouding in het plant-bodemsysteem is nauw verweven met de zuur- en basenhuishouding. Opname van ammonium door de plant gaat gepaard met uitscheiding van waterstofionen of andere positief geladen ionen (o.a. kalium). Bij nitraatvoeding vindt juist tegelijkertijd opname van positieve ionen of waterstofionen plaats. Hoewel bochtige smele positief reageert op ammoniumdepositie, is het niet bekend of er daadwerkelijk sprake is van ammoniumopname dan wel, na omzetting van ammonium in nitraat (nitrificatie), van nitraatopname. Hoewel onder zure omstandigheden nitrificatie moeilijk verloopt, toonde het onderzoek van Tietema (1992) aan dat nitrificatie mogelijk blijft indien de bodem met stikstof verzadigd is. Gegeven de grote kaliumopname, lijkt het daarom ecofysiologisch waarschijnlijker dat bochtige smele via nitraat in zijn stikstofbehoefte voorziet. De dominantie van bochtige smele lijkt daardoor meer bepaald door ruime beschikbaarheid van kalium en nitraat dan van ammonium.

Uit onderzoek van Roelofs et al. (1985) blijkt dat bij grove den een sterke afname in vitaliteit optreedt als gevolg van ammoniumdepositie. Boxman et al. (1988) stelden dat boven een kritische NH_4/K-verhouding van 5 de vitaliteit afneemt. In eerste instantie stimuleert ammonium de groei van grove den. Andere basische kationen worden daardoor limiterend. Bovendien heeft Roelofs aangetoond dat de ammoniumopname door grove den gepaard gaat met afgifte van kalium door de naalden. Dit versterkt de onbalans tussen kalium en ammonium in de boom. Kaliumuitstoot bij grove den zou verhoogde kaliumconcentraties in de ectorganische laag tot gevolg kunnen hebben, waarvan bochtige smele mogelijk profiteert. Dit kan, naast het verhoogde ammoniumaanbod, een oorzaak zijn voor het verlengen van het stadium met bochtige smele in de bossuccessie.

De mogelijke effecten van begrazing

Uit het onderzoek van de primaire successie op stuifzand komt naar voren dat de grasfase met bochtige smele mogelijk langer voortduurt onder invloed van een ver-

hoogde ammoniumdepositie. Er bestaan echter duidelijke aanwijzingen dat ammonium kan worden omgezet in nitraat en dat bochtige smele bij voorkeur nitraat opneemt onder gelijktijdige opname van kalium. Kalium wordt door naalden uitgestoten ter compensatie van een overschot aan kationen dat ontstaat als gevolg van ammoniumopname door grove den. In een latere successiefase ontstaat toch een door dwergstruiken gedomineerde bodemvegetatie. Dit gaat gepaard met een duidelijke afname van de beschikbare hoeveelheid kalium ten opzichte van calcium, samenhangend met de voortschrijdende bodemontwikkeling.

Voor het bestuderen van de effecten van begrazing is het dus belangrijk te weten dat niet alleen de aard van de beschikbare stikstof maar ook de verhouding tussen kalium en calcium een rol speelt bij de concurrentie tussen grassen en dwergstruiken in het bijzonder en de bosontwikkeling in zijn algemeenheid. Begrazing kan leiden tot verschuivingen in de verhoudingen tussen de genoemde elementen. Aangezien bochtige smele volgens hierboven beschreven mechanismen profiteert van het extra kaliumaanbod en vooral gebaat lijkt bij nitraat als stikstofbron, moet het effect van begrazing als gunstig worden opgevat als de K/Ca-verhouding afneemt en de NH_4/NO_3-verhouding toeneemt in de strooisellaag. Wanneer men de mogelijke effecten van begrazing wil beschrijven, is het zinvol om goed onderscheid te maken tussen de verschillende activiteiten: grazen, betreden en bemesten (urineren).

Grazen resulteert in het bevreten van zowel de bodemvegetatie als de struiklaag waarin bosverjonging voorkomt. Het komt erop neer dat er lokaal bovengrondse biomassa wordt afgevoerd met de daarin aanwezige nutriënten en dat de toelevering van strooisel aan de bodem vermindert. Op arme zandgrond leidt een hoge graasdruk tot een duidelijke afname van zowel de bovengrondse als de ondergrondse biomassa. In extreme situaties kan de productiviteit zo sterk dalen dat het systeem degradeert. De sterke overbegrazing tijdens de Middeleeuwen die hebben geleid tot grootschalige zandverstuivingen (Buis 1985), zijn in dit verband een bekend voorbeeld (zie ook hoofdstuk 2).

Bij introductie van runderen in een bos, waarin al of niet reeds wilde hoefdieren (permanente begrazing) voorkomen, zal zich een nieuw evenwicht instellen tussen de aan- en afvoer van organische stof in de bodem. Zolang het evenwicht niet is bereikt, zal de capaciteit van de bodem om nutriënten vast te houden (kationen-adsorptiecapaciteit of CEC) afnemen, daar deze vrijwel geheel door de organische stof wordt bepaald. Door vraat wordt de dichte grasmat gereduceerd tot een kort geschoren 'gazon' met een open structuur. Fluctuaties in vocht en temperatuur worden door de hoge en dichte, niet-begraasde vegetatie gedempt. Onder de korte grasmat zullen veel grotere fluctuaties in temperatuur en vocht optreden, waardoor het microklimaat wijzigt. Bij een open bosstructuur zullen deze fluctuaties nog groter zijn. De strooiselafbraak neemt met stijgende temperatuur naar verhouding toe en ook een afwisseling tussen droog en vochtig bevordert de afbraak. Kortom, na introductie van runderen mag worden verwacht dat de strooiselafbraak en -mineralisatie tijdelijk toenemen totdat er een nieuw evenwicht is ontstaan.

Betreding houdt in het extreme geval in dat planten worden vertrapt en afsterven

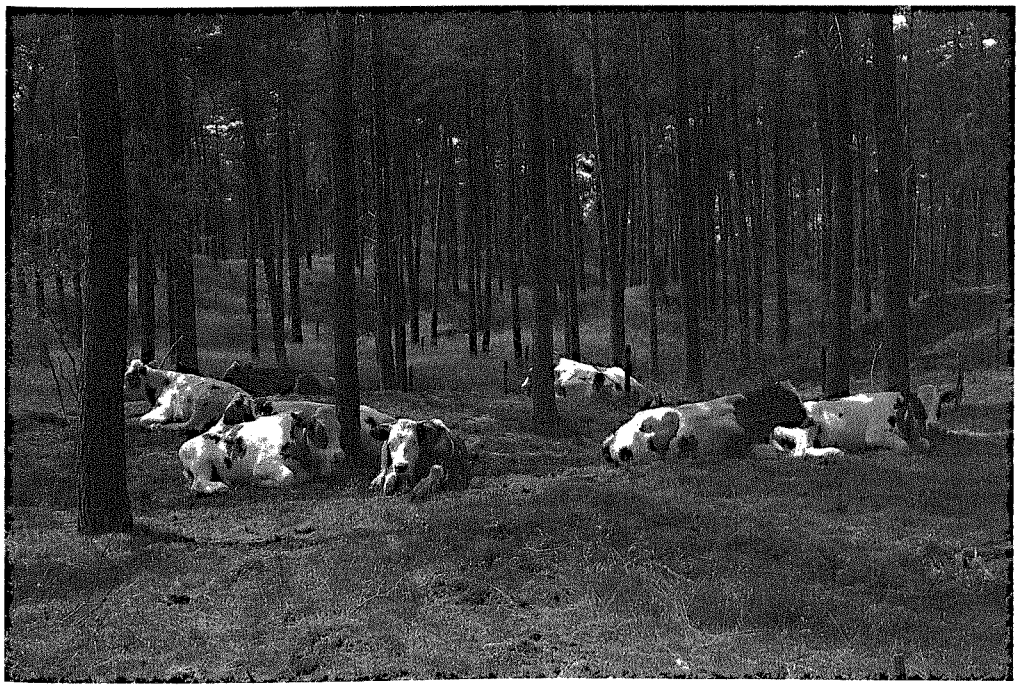
waardoor de strooiseltoevoer volledig stopt. Bovendien wordt de bovengrond mechanisch sterk verstoord. In de praktijk komt deze verstoring erop neer dat de organische toplaag door de minerale bodem wordt gewerkt, dan wel zijdelings wordt verplaatst. Grotere extremen in bodemtemperaturen en een sterkere aëratie leiden verder tot versnelling van de afbraak. Door betreding worden paden gevormd, waar de strooisellaag op den duur volledig gaat ontbreken. Minder intensieve betreding, zoals tijdens het grazen plaatsvindt, zou kunnen leiden tot compactie van de organische toplaag. In het laatste geval zal het effect van de compactie waarschijnlijk wegvallen tegen de hiervoor beschreven effecten van het grazen. Het betredingseffect hangt ook samen met het lichaamsgewicht in relatie tot de hoefgrootte. Relatief zware dieren met een groot hoefoppervlak zullen minder effect veroorzaken dan relatief lichte dieren met een klein hoefoppervlak.

Bemesten vormt eigenlijk het complement van grazen. Wat op de ene plek wordt afgevoerd door de hoefdieren, komt in de vorm van urine en mest op een andere plek, maar in geconcentreerde vorm, terecht. De in mest en urine aanwezige nutriënten zullen voor een deel in het systeem blijven (gesloten kringloop), of ten dele via de lucht en het drainagewater worden afgevoerd. De in urine voorkomende elementen zijn relatief mobiel en worden zeer lokaal gedeponeerd. Gegeven de geringe dikte van de ectorganische laag, is het waarschijnlijk dat deze elementen relatief snel uitspoelen. Ook kan vervluchtiging van stikstof optreden. De nutriënten in mest zijn minder mobiel en minder gevoelig voor uitspoeling en vervluchtiging.

Een begrazingsexperiment

Om inzicht te krijgen in de effecten van begrazing door hoefdieren op de vergrassing, vervilting en strooiselvertering, is een experimenteel begrazingsonderzoek opgezet. De lengte van de periode waarover en de intensiteit waarmee runderbegrazing als (tijdelijke) effectgerichte maatregel zou moeten worden toegepast vormden daarbij een belangrijk aandachtspunt. De belangrijkste onderzoekvragen werden aangereikt vanuit het beheer. Het ging daarbij in het bijzonder om de vraag of de verhouding tussen de ophoping en de afbraak van strooisel door begrazing in een voor de bosontwikkeling gunstige richting kan worden beïnvloed en welke effecten dit heeft op de beschikbaarheid van voedingsstoffen in de bodem. Ook diende inzicht te ontstaan bij welke intensiteit van begrazing een aantoonbaar effect optreedt in de strooisellaag en op de biomassaproductie van de korte vegetatie (grassen, kruiden en dwergstruiken). Immers, de korte vegetatie wortelt betrekkelijk ondiep en is voor vocht en nutriënten grotendeels afhankelijk van de strooisellaag. Het onderzoek werd uitgevoerd in een primair grove dennenbos op stuifzand, aangeplant in 1928. Drie proefvelden van elk ca. 1 ha zijn vanaf 1990 respectievelijk niet, matig intensief en intensief begraasd met jong rundvee. In alle terreinen zijn uitvoerige bodembemonsteringen en -beschrijvingen uitgevoerd in de uitgangssituatie, na twee jaar en na vijf jaar begrazing.

Bij onderzoek naar de effecten van begrazing op bodemprocessen moet rekening



De effecten van runderbegrazing op de strooisellaag werd door middel van een graasexperiment met MRIJ-vee onderzocht in een sterk vergrast grove dennenbos in Kootwijk.

worden gehouden met een aantal factoren die het onderzoek kunnen compliceren. Zo is het gedrag van de hoefdieren tamelijk onvoorspelbaar, waardoor de patronen in de verschillende activiteiten van deze dieren in de vorm van grazen, betreden en bemesten in de tijd sterk kunnen variëren. Het is te verwachten dat de intensiteit van de begrazing binnen een bepaald gebied van plaats tot plaats sterk uiteenloopt en dat dit patroon in de loop van de jaren verandert. Iedere activiteit van begrazing zal naar verwachting een verschillend effect op de strooisellaag hebben, met als resultaat een ruimtelijk mozaïek van effecten. Een groot aantal eigenschappen, waaronder de pH, beschikbaarheid van stikstof en andere relevante eigenschappen kunnen door het jaar heen sterk variëren. Daarom werd gekozen voor een onderzoekopzet, waarbij gebieden met verschillende begrazingsintensiteit werden vergeleken met een onbegraasd gebied door middel van een bemonstering. Op deze wijze kon de invloed van seizoen en weer worden uitgesloten.

Bodemeigenschappen variëren niet alleen in de tijd, maar ook in de ruimte. Uit eerder onderzoek in primair grove dennenbos is bijvoorbeeld bekend dat de zuurgraad en hoeveelheid organische stof op korte afstand sterk kunnen variëren. De gebruikelijke aanpak van een dergelijk probleem is het nemen van een groot aantal monsters, zodat men eventueel vastgestelde verschillen in eigenschappen statistisch op hun betrouwbaarheid kan toetsen.

Onderzoek naar aantoonbare effecten in combinatie met een veelheid aan patro-

nen die bovendien in de tijd kunnen veranderen, vraagt een analyse van zeer grote aantallen monsters, waaraan hoge kosten zijn verbonden. Aangezien de middelen daartoe ontbraken, werd een opzet gekozen waarbij slechts ten dele een statistische onderbouwing mogelijk was. Hiertoe werden grote aantallen monsters van eenvoudig te bepalen bodemvariabelen systematisch verzameld. Op grond van te verwachten effecten werd geschat dat ca. 50 monsterplekken per gebied nodig zouden zijn om verschillen in de voornoemde variabelen met voldoende zekerheid te kunnen vaststellen. Om inzicht te verkrijgen in de processen werden bovendien per homogeen vlak uit het begrazingspatroon mengmonsters verzameld voor meer bewerkelijke analyses van diverse bodemchemische variabelen. Dergelijke variabelen kunnen niet statistisch worden bewerkt. Wel zijn zij in een aantal gevallen gerelateerd aan de systematisch verzamelde variabelen zodat op basis van significante verschillen in het laatste type variabele, gesignaleerde trends in variabelen van mengmonsters toch als vrij betrouwbaar kunnen worden beoordeeld.

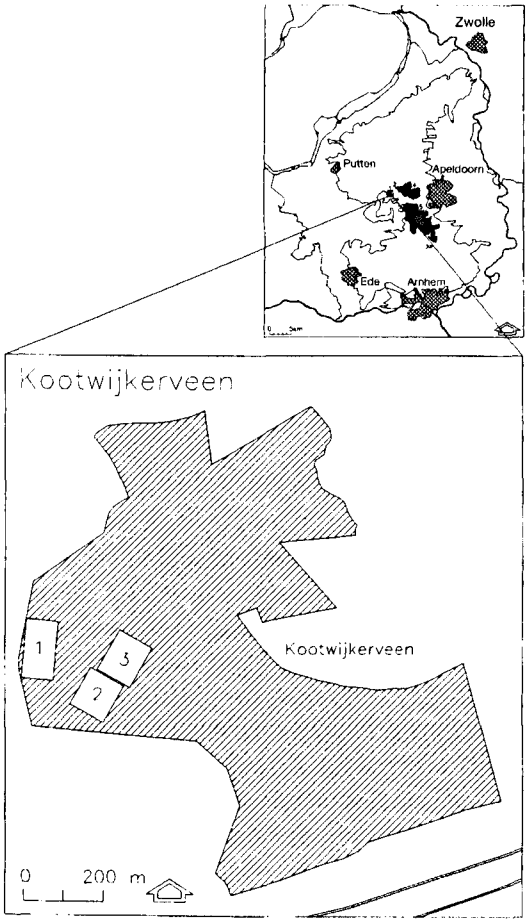
Het onderzoekgebied

Het experiment werd opgezet in het bosbegrazingscompartiment 'Kootwijkerveen' (Fig. 4.7) dat niet eerder werd begraasd met runderen. Het onderzoekgebied was geselecteerd op homogeniteit in ondergroei van bochtige smele en op bodemkundige opbouw. Binnen het gebied werden drie proefvelden van 1 ha elk omrasterd. Voorafgaand aan het feitelijke experiment werd een bodemgeografisch onderzoek verricht. De bodems in het onderzochte gebied konden worden geclassificeerd als duin- en vlakvaaggronden met een micropodzol en een textuur variërend van zeer tot matig fijn leemarm zand (Mekkink & Kemmers 1993). Zij zijn gevormd in stuifzand waarvan de dikte wisselt. Op grond van geringe verschillen in organischestofgehalte van het stuifzand en de dikte van het stuifzanddek zijn vier bodemtypen onderscheiden. De dominante humusvorm kan als hemimor worden getypeerd, gekenmerkt door een dikke ectorganische laag, waarbinnen de LF-horizont dikker is dan de H-horizont, en door het ontbreken van een duidelijk ontwikkelde endorganische laag.

De proefvelden waren gelegen in een ca. zestigjarige opstand van grove den. Het aantal bomen per hectare was voor alle drie de proefvelden vergelijkbaar. De kroonbedekking bedroeg ca. 90%. In de struiklaag kwamen vooral sporkehout, ruwe berk, zomereik, wilde lijsterbes en gewone braam voor. In de ondergroei waren er per proefveld slechts geringe verschillen. De ondergroei bestond overwegend uit bochtige smele met wat plekken rankende helmbloem, stekelvaren, vossebes, kraaiheide, dopheide, struikheide, blauwe bosbes en zandzegge. Plaatselijk kwam ook pijpestrootje voor.

Begrazingsregime

Gekozen werd voor een vergelijkend onderzoek, waarbij effecten van begrazing met verschillende intensiteit in twee proefvelden werden vergeleken met een proefveld zonder begrazing. Aangezien het onderzoek bedoeld was om de effecten van



Figuur 4.7.
De ligging van de drie proefvelden binnen het begrazingscompartiment 'Kootwijkerveen'.

begrazing te meten en de processen die daarbij optreden in de strooisellaag te analyseren, werd bewust gekozen voor een hoge graasdruk. Om praktische en logistieke redenen was er een korte jaarlijks herhaalde graasperiode in mei-juli met jong zwartbont vee gedurende vijf jaar. De begrazingsintensiteit van het intensief begraasde proefveld werd bepaald door de periode die zes stuks jongvee nodig hadden om de vegetatie in de kruidlaag weg te vreten. Dit bleek in de praktijk neer te komen op vraat van ca. 50% van de bovengrondse kruidlaag. Aansluitend werd in het tweede, matig intensief begraasde proefveld hetzelfde koppel jongvee ingeschaard gedurende de helft van de periode die nodig was geweest voor het intensief begraasde proefveld. In Tabel 4.1 zijn de experimenteel opgelegde graasdrukken uitgedrukt in kg droge-stofconsumptie per ha/jaar. Hiervoor is het aantal graasdagen vermenigvuldigd met de levende biomassa van de hoefdieren en de dagelijkse voedselopname per kg levende biomassa. De graasdruk varieerde enigszins van jaar tot jaar vanwege variaties in het gewicht van de ingeschaarde dieren. Uit deze tabel valt af te leiden dat de graasdruk, zelfs voor het 'matig intensief' begraasde proefveld (ca. 190 kg droge stof per ha/jaar), hoog is in vergelijking met de praktijk van bosbegrazing met

Tabel 4.1.
Graasdruk in kg drogestofconsumptie per ha/jaar van de runderen in het matig intensief en intensief begraasde proefveld in het compartiment 'Kootwijkerveen'.

Jaar	matig intensief	intensief begraasd
1990	154	308
1991	230	460
1992	250	500
1993	160	320
1994	144	288
gemiddeld	188	375
standaarddeviatie	±49	±97

semi-wilde hoefdieren zoals op de Imbosch, waar een graasdruk van runderen heerst van ca. 50 kg drogestofconsumptie per ha/jaar. In andere terreinen is een modale graasdruk tussen 40 en 100 kg drogestofconsumptie per ha/jaar geen uitzondering (Van Wieren & Borgesius 1988). Daarbij dient men ook te beseffen dat een modale graasdruk uitgaat van een homogeen begrazingspatroon, terwijl in werkelijkheid selectieve graaspatronen aanwezig zijn, waarbij sommige terreindelen in het geheel niet en andere delen juist met voorkeur worden begraasd. De hier toegepaste graasdruk ligt daarom aanzienlijk dichter bij de realiteit dan wellicht in eerste instantie lijkt. In het experiment heeft de hoge graasdruk een proeftechnische achtergrond: effecten moesten binnen een termijn van enkele jaren aantoonbaar zijn.

Bemonsteringstrategie

Bij aanvang van het onderzoek werd in ieder proefveld een grid van 50 meetpunten uitgezet met een onderlinge afstand van 15 m (Kemmers et al. 1996). Deze meetpunten zijn in 1990, 1992 en 1994 bemonsterd, dat wil zeggen voorafgaand aan de begrazing en na respectievelijk drie jaar en vijf jaar begrazing. Bij elk meetpunt werd een beschrijving gemaakt van de dikte van te onderscheiden horizonten en werden monsters genomen voor de bepaling per horizont van het organisch-stofgehalte, de zuurgraad (pH) en het elektrisch geleidingsvermogen (EGV). Van de wortels in de diverse horizonten werd de biomassa bepaald. Aanvullend werden via bulkbemonstering, binnen bodemkundig homogene vlakken, monsters verzameld voor de bepaling van uitwisselbare elementen, totaalelementvoorraden en de stikstofmineralisatie. Er werd gebruik gemaakt van een humushapper, waarmee een vast oppervlak kan worden bemonsterd. Bemonstering op basis van een vast oppervlak was nodig om veranderingen in hoeveelheden organische stof en nutriënten per eenheid van bodemoppervlak en horizont te kunnen vaststellen.

In 1992 zijn de proefvelden niet meer opgedeeld in bodemeenheden, maar is in het intensief begraasde proefveld onderscheid gemaakt tussen begraasde, vertrapte

en bemeste punten. Met uitzondering van de mestplekken werd er sequentieel bemonsterd. De mestplekken van 1992 konden in 1994 namelijk niet meer worden teruggevonden. Bij de laatste bemonsteringsronde in 1994 is er in het intensief begraasde proefveld nog een eenheid bij gekomen. Er is toen onderscheid gemaakt tussen vlakken met begraasde bochtige smele en begraasde blauwe bosbes. In 1994 zijn bovendien metingen verricht aan de bovengrondse biomassa van de bodemvegetatie.

Resultaten

Biomassa korte vegetatie

De bovengrondse biomassa van de kruidlaag in het grove dennenbos bedroeg ca. 1400 kg/ha (Tabel 4.2). Intensieve begrazing reduceerde deze bovengrondse biomassa met ca. 50%. Uitgaande van een jaarlijkse strooiseltoevoer van naalden van ca. 3000 kg/ha (Emmer 1995; De Vries et al. 1990) bedroeg bij de intensieve begrazing de reductie in strooiseltoevoer slechts 16% van het totaal. De productiviteit van de kruidlaag bleek na vijf jaar intensieve runderbegrazing te zijn teruggelopen met ca. 18%.

De ondergrondse biomassa bedroeg in de uitgangssituatie ca. 11.000 kg/ha (Tabel 4.2). Als reactie op het instellen van runderbegrazing nam de wortelbiomassa af met ruim 30% na vijf jaar intensieve begrazing. Er vond in de begrazingsperiode dus een extra toevoer van dode wortelbiomassa naar de voorraad organische stof plaats van ca. 3300 kg/ha. De verminderde strooiseltoevoer van bovengrondse biomassa werd door de verhoogde wortelsterfte dus ruimschoots gecompenseerd.

Voorraad organische stof

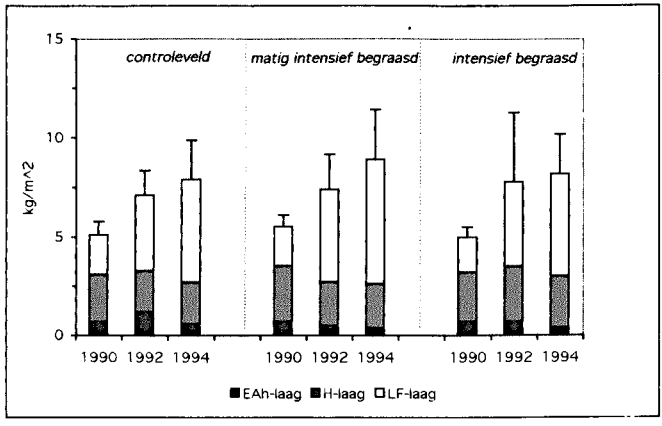
Figuur 4.8 geeft de gehalten aan organische stof in de verschillende horizonten weer in de verschillende proefvelden. Allereerst blijkt er een aanzienlijk verloop in de tijd op te treden, zoals blijkt uit het onbegraasde controlevlak, waar de voorraad

Tabel 4.2.

Onder- en bovengrondse biomassa (kg droge stof/ha) van de kruidlaag na 5 jaar matig intensieve en intensieve runderbegrazing in het grove dennenbos in Kootwijkerveen (tussen haakjes, de standaarddeviatie).

Biomassa	Controle onbegraasd	Matig intensief begraasd	Intensief begraasd
bovengronds	1.423 (±749)	1.044 (±578)	838 (±937)
ondergronds	10.700 (±3500)	7.180 (±3470)	6.970 (±3450)

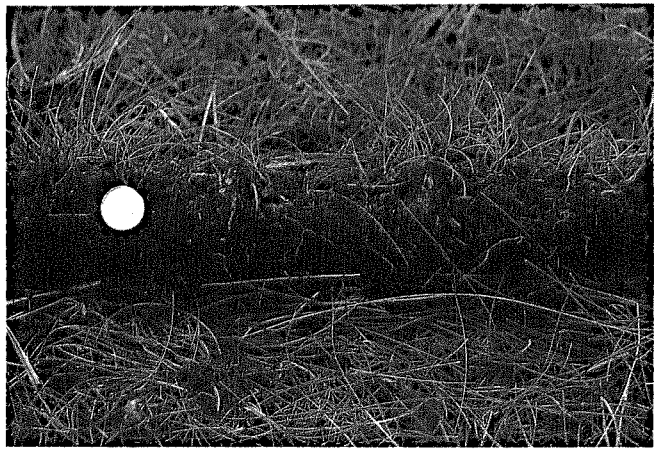
organische stof in het hele profiel in vijf jaar toeneemt van 50 tot 86 ton/ha. Deze toename zien we ook in het matig intensief en het intensief begraasde proefveld optreden. Hoewel de verwachting was dat door begrazing de organische-stofvoorraad zou afnemen, zijn er in de periode van vijf jaar geen verschillen aantoonbaar als gevolg van de runderbegrazing. Nu was er reeds eerder geconstateerd dat de toevoer van organische stof via verhoogde wortelsterfte het verlies aan toevoer via bovengrondse biomassa compenseerde, hetgeen duidelijk verklaart waarom er geen effect was op de voorraad organische stof in de bodem.

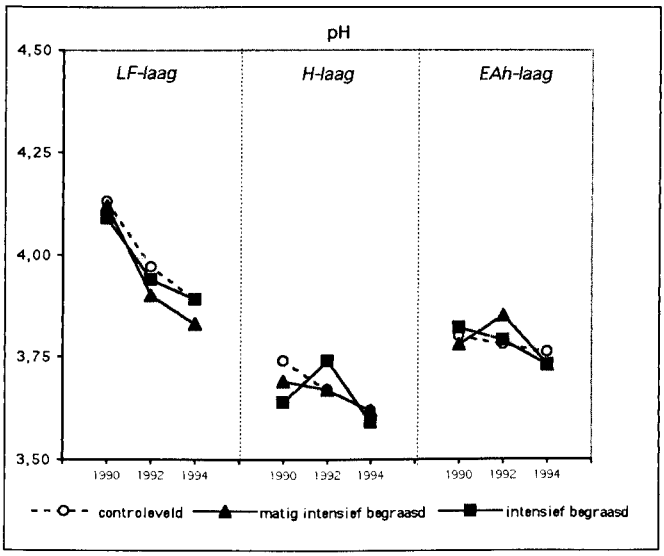


Figuur 4.8.
Voorraad organische stof per horizont in de verschillende proefvelden in de uitgangssituatie (1990) en na drie en vijf jaar runderbegrazing.

Door de uitbundige groei van bochtige smele, in combinatie met de langzame afbraak van organisch materiaal op arme zandgrond, kan er zich een dikke viltlaag ontwikkelen in vergraste bos- en heideterreinen.

Enkele jaren van intensieve begrazing en betreding kan de viltlaag terugdringen.





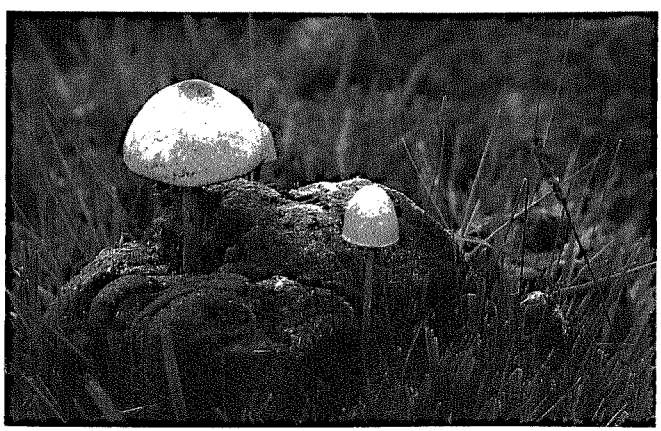
Figuur 4.9.
De pH per horizont in de verschillende proefvelden in de uitgangssituatie (1990) en na drie en vijf jaar runderbegrazing.

Graadmeters voor veranderingen in het decompositieproces

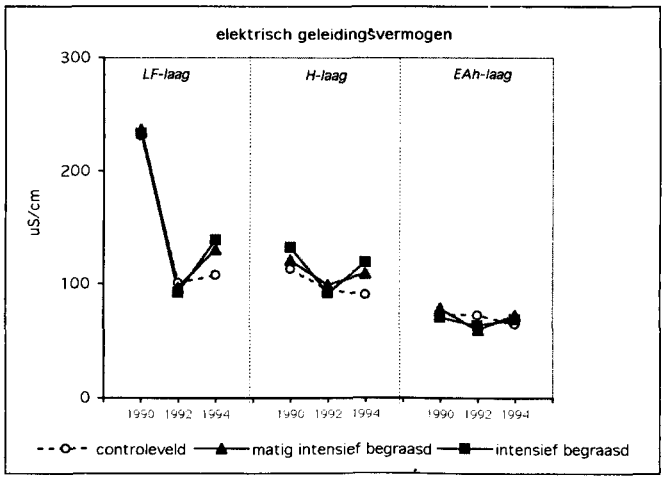
Zuurgraad en elektrisch geleidingsvermogen

Vijf jaar runderbegrazing resulteerde niet in een verandering van de zuurgraad van de bodem (Fig. 4.9). Dit was niet geheel volgens verwachting. Immers, afvoer van mineralen via grazen is een van de mechanismen van bodemverzuring (De Vries 1994). Ook een verhoogde decompositie zou een pH-verlagend effect moeten hebben. Hieruit kunnen wij afleiden dat het humusprofiel kennelijk nog over voldoende zuurbufferend vermogen beschikte om de verhoogde toevoer van H^+-ionen op te kunnen vangen.

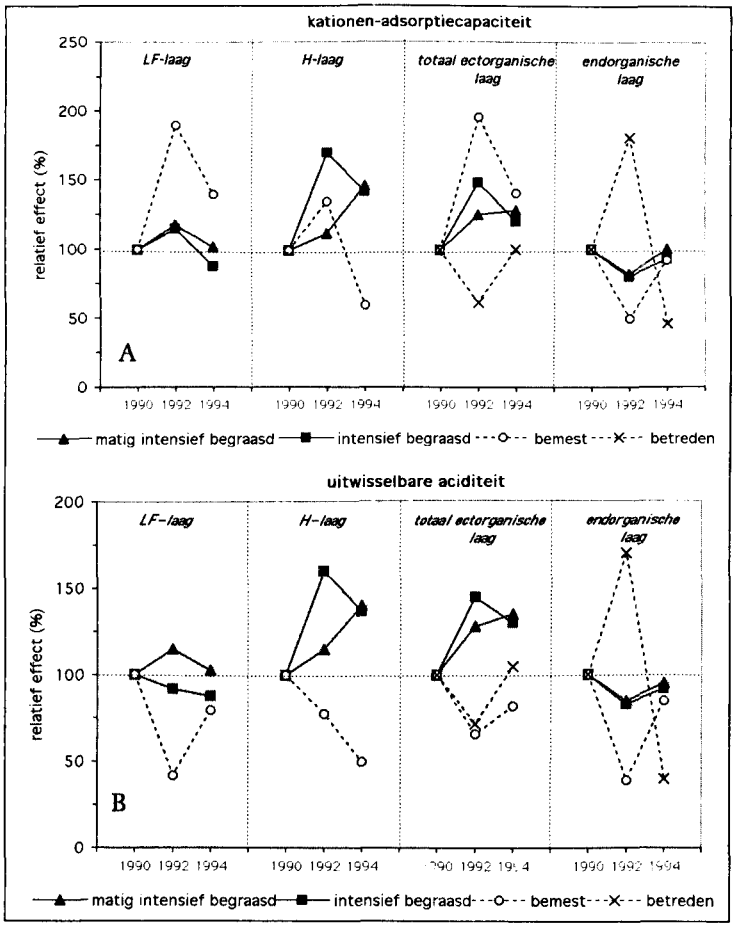
Het elektrisch geleidingsvermogen (EGV) is een maat voor de hoeveelheid ionen die in het bodemvocht is opgelost. Na vijf jaar matig intensieve en intensieve begrazing bleek het EGV in de ectorganische horizonten (LF- en H-laag) significant hoger te zijn ten opzichte van het controleveld (Fig. 4.10). Het EGV van het intensief begraasde proefveld was hoger dan dat van het matig intensief begraasde proefveld.



In mest zijn voedingsstoffen in geconcentreerde vorm aanwezig waardoor sommige paddestoelen goed gedijen.



Figuur 4.10.
Het elektrisch geleidingsvermogen per horizont in de verschillende proefvelden in de uitgangssituatie (1990) en na drie en vijf jaar runderbegrazing.



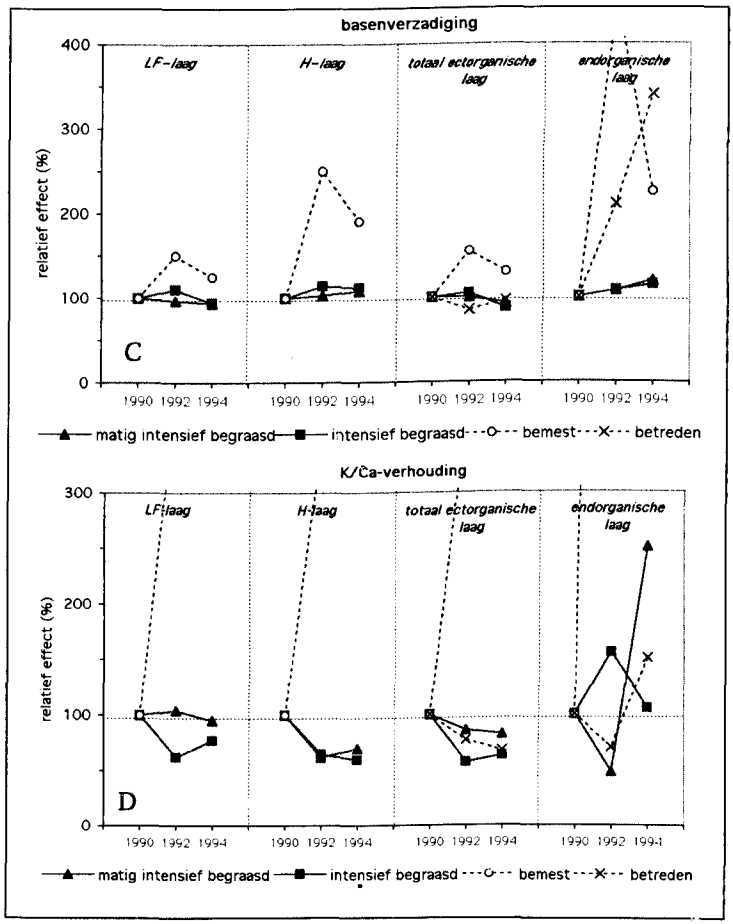
Figuur 4.11.
Relatieve veranderingen van enkele bodemchemische variabelen in de verschillende horizonten ten opzichte van het controleveld (is op 100 gesteld) onder invloed van matig intensieve en intensieve begrazing, bemesting en betreding;
a) kationen-adsorptiecapaciteit;
b) uitwisselbare aciditeit;
c) basenverzadiging;
d) K/Ca-verhouding.

Dit betekent dat onder invloed van de begrazing meer ionen in de strooisellaag in oplossing zijn gekomen. Aangezien de verwachting is dat begrazing leidt tot een versterkte mineralisatie, zou dit een verklaring kunnen zijn voor de verhoogde waarden. Bij mineralisatie komen immers mineralen beschikbaar.

Uitwisselbare elementen

Als reactie op begrazing zien wij in de opeenvolgende jaren de elementen als gevolg van verschillen in biogeochemisch gedrag verschillend reageren op grazen, betreden en bemesten. Om de resultaten wat te vereenvoudigen zijn diverse grootheden berekend die het gedrag van de individuele elementen integreren:

a) uitwisselbare aciditeit: is de som van uitwisselbare Al^{3+}- en H^{+}-ionen;
b) basenbezetting: is de som van de uitwisselbare ionen van Na^{+}, K^{+}, Ca^{2+}, Mg^{2+} en NH_4^{+};
c) kationenadsorptiecapaciteit (CEC): wordt berekend uit sommatie van a) en b);
d) basenverzadiging: is de verhouding tussen de basenbezetting en de CEC.



Figuur 4.11.
Vervolg

De veranderingen in de verschillende grootheden als gevolg van begrazing zijn uitgedrukt in een relatieve maat, waarbij het niveau in het controleveld steeds op 100 is gesteld (Fig. 4.11). Dit was nodig aangezien voor de bepaling van de elementen de monsters per proefveld zijn samengenomen en er geen statistische toets kon worden uitgevoerd.

Eerder werd reeds opgemerkt dat het totale gehalte aan organische stof in het bodemprofiel niet afnam door begrazing. Wel leidde het grazen na vijf jaar tot een toename van de kationen-adsorptiecapaciteit in de organische toplaag (LFH-horizonten) met ca. 20%. Deze toename vond vooral plaats in de H-horizont en trad in de LF-horizont slechts tijdelijk op. Hieruit kan worden afgeleid dat er aanrijking had plaatsgevonden met organische-stofcomponenten die de kationen-adsorptiecapaciteit hebben verhoogd. Het adsorptiecomplex wordt bezet met positief geladen ionen die bij de decompositie vrijkomen. Dit werd in verband gebracht met de eerder gesignaleerde verhoogde wortelsterfte. Het bleek dat de toename in de kationen-adsorptiecapaciteit vooral kon worden toegeschreven aan een stijging van de uitwisselbare aciditeit en in het bijzonder aan een sterke stijging van uitwisselbaar aluminium. De basenverzadiging van de organische toplaag was na vijf jaar iets teruggelopen en van de endorganische laag juist iets gestegen. Dit wijst op uitspoeling van basen (met name kalium) van de ectorganische naar de endorganische laag. In zijn totaliteit is de uitwisselbare aciditeit van de ectorganische laag iets sterker gestegen dan de kationen-adsorptiecapaciteit. Hieruit moet worden geconcludeerd dat de zuurneutralisatie-capaciteit dus wat terugloopt. Dit heeft echter, zoals reeds opgemerkt, nog niet tot een daling van de pH geleid (Fig. 4.9). De verschillen tussen matig intensieve begrazing en intensieve begrazing zijn hierbij slechts gradueel.

Grazen had vooral een afvoer van kalium tot gevolg. Dit is het gevolg van de hoge opname van dit element uit de organische toplaag door bochtige smele dat vervolgens door begrazing wordt bevreten. Het gevolg was dat er een daling optrad in de K/Ca-verhouding onder bochtige smele. Bij de matig intensieve begrazing, waar slechts een deel van de grasmat werd afgevreten, was deze daling minder duidelijk. In de minerale bodem (EAh- en B-horizont) steeg de K/Ca-verhouding, als gevolg van inspoeling van het mobiele kalium. De verschillen in de K/Ca-verhouding tussen het intensief begraasde proefveld, begroeid met respectievelijk bochtige smele en blauwe bosbes waren opvallend en leken duidelijk samen te hangen met soortspecifieke verschillen in opname van respectievelijk kalium en calcium.

Op bemeste plekken nam de kationen-adsorptiecapaciteit en de basenverzadiging van de organische toplaag laag sterk toe (Fig. 4.11). Dit kon worden toegeschreven aan de toevoer van eenvoudig afbreekbare organische stof en elementen uit de mest. Het is te verwachten dat door decompositie van deze labiele componenten de adsorptiecapaciteit na verloop van tijd weer afneemt. Het is interessant op te merken dat kalium en natrium verreweg de belangrijkste kationen vormen op het adsorptiecomplex. In feite is het effect van bemesten dus tegenovergesteld aan grazen. In de diepere organische horizonten (EAh- en B-horizont) is de kationenadsorptiecapaciteit na

vijf jaar iets afgenomen, maar de basenverzadiging door inspoeling vanuit de ectorganische laag sterk gestegen. De K/Ca-verhouding loopt onder bemeste plekken zeer sterk op.

Op betreden plekken werden de organische toplaag en het onderliggend zand met elkaar gemengd. De basenverzadiging bleef vrijwel ongewijzigd (Fig. 4.11) maar er trad wel een verlaging op van de K/Ca-verhouding. In de dieper gelegen horizonten steeg de basenverzadiging wel sterk. Door een relatief belangrijk aandeel van kalium trad een verschuiving op tussen de elementverhoudingen die zich onder andere uitte in een verhoging van de K/Ca-verhouding.

Beschikbaarheid van stikstof

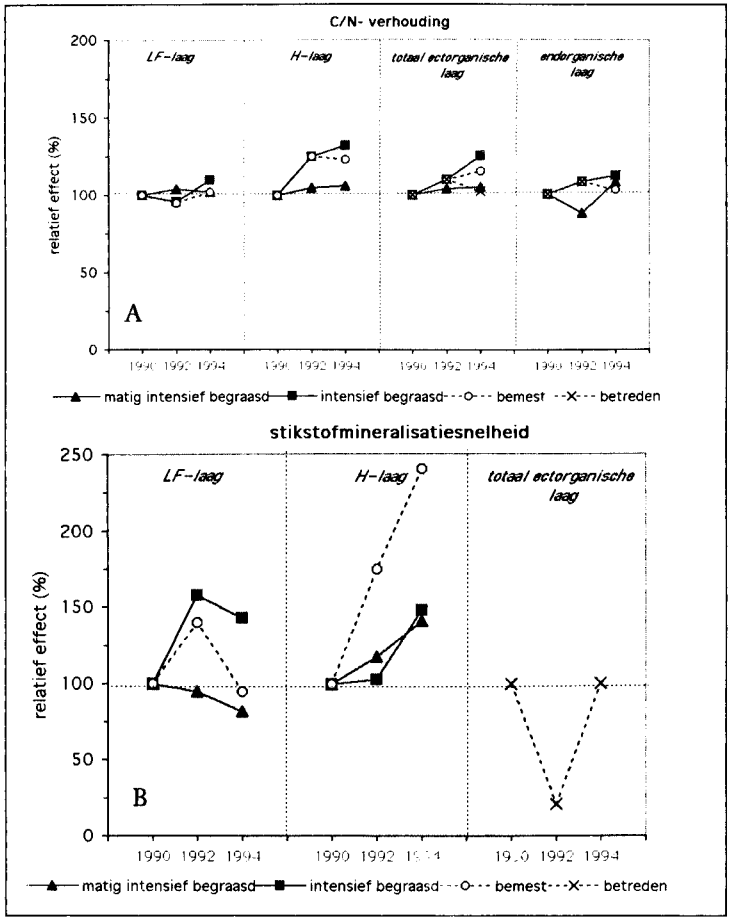
Globaal genomen kan men in organisch bodemmateriaal twee fracties onderscheiden: een stabiele fractie, onder meer bestaande uit ligninen en andere moeilijk afbreekbare organische verbindingen, met een relatief hoge koolstof/stikstofverhouding (C/N), en een labiele fractie, die relatief snel wordt afgebroken. De laatste fractie bestaande uit verbindingen zoals suikers, hemi-cellulosen en eiwitten, is afkomstig uit vers strooisel en heeft een lagere C/N-verhouding. De LF-horizont bevat relatief veel labiele en de H-horizont veel stabiele componenten. In een incubatie-experiment werd over een periode van vier weken bij een temperatuur van 20°C een netto-stikstofmineralisatie in de LF-horizont vastgesteld van ca. 15 kg stikstof per ha. In de H-horizont lag dit niveau ongeveer een factor drie lager.

Begrazing leidde in de organische toplaag (LF-horizonten) aanvankelijk tot een sterke stijging van de stikstofmineralisatie (toename met factor 2) om na vijf jaar weer af te nemen tot het oorspronkelijke niveau (Fig. 4.12). Dit effect was bij matig intensieve begrazing minder duidelijk en duidde op een versnelde afbraak van organisch bodemmateriaal. Dit hield verband met een aanrijking van de LF-horizont met eenvoudig afbreekbaar, stikstofrijk organisch materiaal dat vermoedelijk afkomstig was van afgestorven wortels. Dit kan worden afgeleid uit de daling van de C/N-verhouding. Daarbij domineerde de ammonificatie over de nitrificatie, waardoor het ammoniumaanbod toenam. Na vijf jaar was de labiele fractie afgebroken en was de C/N-verhouding van de resterende organische stof zelfs wat gestegen. Hieruit kon worden afgeleid dat ook een deel van de oorspronkelijke stabiele organische-stoffractie was gemineraliseerd. De netto-stikstofmineralisatie is dan echter weer teruggevallen tot het oorspronkelijke niveau. Wel heeft dit ertoe geleid dat na vijf jaar grazen de totale voorraad stikstof met 20% is gedaald. Kennelijk heeft het bevreten van bochtige smele een gunstige invloed op de afbraaksnelheid van strooisel. Mogelijkerwijze vertraagt afgestorven materiaal van bochtige smele de decompositie vanwege de aanwezigheid van fenolen (Kuiters 1987).

Bij matig intensieve begrazing traden nauwelijks veranderingen op in de stikstofhuishouding van de LF-horizont. Wellicht heeft dit te maken met de blijvende toevoer van fenolrijk strooisel van bochtige smele (Kuiters 1987), omdat de ondergroei slechts gedeeltelijk werd weggevreten. Het is opvallend dat bij gelijkblijvende netto-stikstofmineralisatie de nitrificatie wel werd gestimuleerd. Bij matig intensieve

begrazing werd het gevormde ammonium kennelijk omgezet in nitraat.

In de H-horizont vond een aanrijking plaats met stabiele organische stof vanuit de LF-horizont, waardoor de C/N-verhouding toenam. Daarnaast trad kennelijk aanvulling op met beter afbreekbaar materiaal dan de oorspronkelijk in de H-horizont aanwezige organische stof, waardoor na vijf jaar zowel de mineralisatiesnelheid als de netto-mineralisatie waren toegenomen. Deze aanvulling kan heel goed afkomstig zijn van afgestorven wortelmateriaal. Dit materiaal bestaat uit labiele organische-stofcomponenten, die makkelijk afbreekbaar zijn en daardoor de netto-mineralisatie stimuleren, maar die echter niet van invloed zijn op de C/N-verhouding van de gehele horizont. Ook moeten we ons realiseren dat het weliswaar gaat om een aanzienlijke toename, maar dat de netto-mineralisatie duidelijk lager blijft dan in de LF-horizont. Het resultaat is dat na vijf jaar nog geen lagere stikstofvoorraad aanwezig was in vergelijking tot de uitgangssituatie. De nitrificatie bleef ver achter bij de ammonificatie waardoor ammonium accumuleerde. De verhoging van de ammonificatie in de organische toplaag in combinatie met het verdwijnen van kalium leidt tot een



Figuur 4.12.
Relatieve veranderingen van enkele bodemparameters in de verschillende horizonten ten opzichte van het controleveld (is op 100 gesteld) onder invloed van matig intensieve en intensieve begrazing, bemesting en betreding;
a) C/N-verhouding;
b) stikstofmineralisatiesnelheid;
c) netto-stikstofmineralisatie;
d) NH_4/NO_3-verhouding.

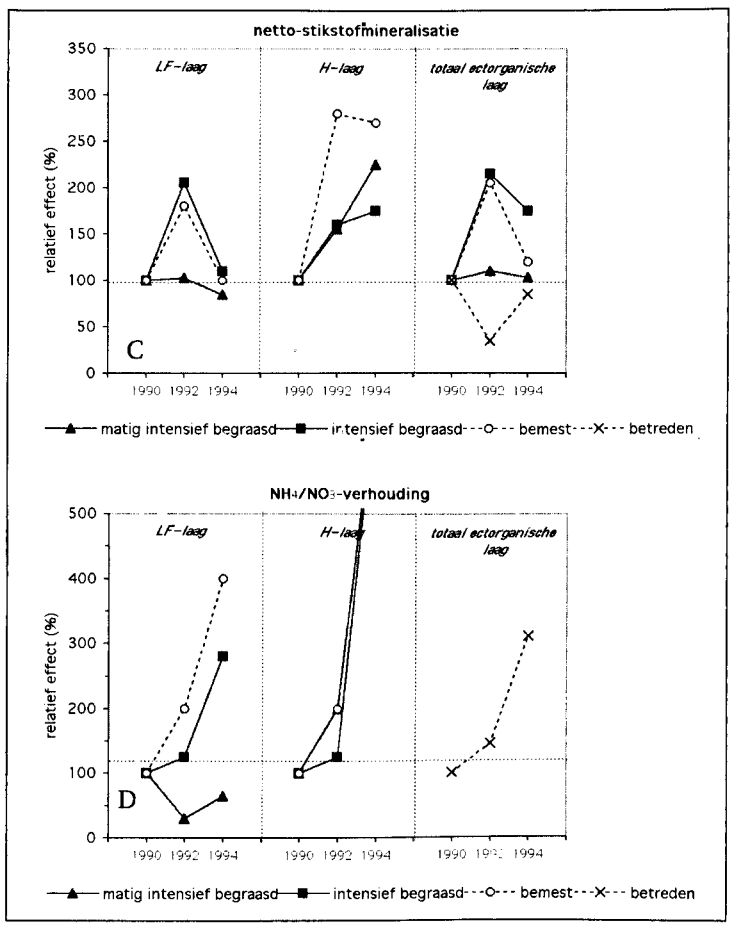
zeer sterke toename van de NH_4/K-verhouding, zelfs bij matig intensieve begrazing.

Onder mestplekken werd de C/N-verhouding van de verschillende horizonten nauwelijks beïnvloed. In de organische toplaag nam de NH_4/NO_3-verhouding toe. In de H-horizont werden de mineralisatiesnelheid en de netto-mineralisatie sterk gestimuleerd. In de H-horizont was sprake van een aanrijking met kationen, hetgeen mogelijk een gunstige invloed had op de mineralisatiesnelheid. De ammonificatie domineerde de nitrificatie.

Op betreden plekken trad na twee jaar een zeer sterke afname op van de stikstofmineralisatiesnelheid en de netto-stikstofmineralisatie en een vrijwel volledig herstel na vijf jaar. De totale voorraad koolstof en stikstof in het bodemprofiel is na vijf jaar met ca. 20% gedaald.

Conclusies en implicaties voor het beheer

De belangrijkste vraag waarop het onderzoek antwoord moest geven luidde: in hoeverre kan door middel van runderbegrazing het dikke strooiselpakket in grove



Figuur 4.12.
Vervolg

dennenbos worden gereduceerd, waardoor de vervilte grasmat wordt opengebroken en er weer bosverjonging kan gaan optreden? Daarbij was tevens de vraag aan de orde of runderbegrazing als een tijdelijke dan wel als een permanente maatregel moest worden beschouwd. Tenslotte was de vraag bij welke intensiteit van begrazing de gewenste effecten optreden.

Effectiviteit van begrazing

De effecten van runderbegrazing op de strooisellaag lijken duidelijk. Zelfs na vijf jaar is bij de meest intensieve vorm van begrazing (375 kg drogestofconsumptie per jaar) geen significante vermindering van de hoeveelheid organische stof in de bodem geconstateerd. In dit opzicht lijkt begrazing, bedoeld als tijdelijke maatregel om de vervilting terug te dringen, binnen een termijn van vijf jaar nog niet effectief. Daarbij moet echter de kanttekening worden geplaatst dat er binnen deze betrekkelijk korte periode wel degelijk processen in de strooisellaag worden beïnvloed door de begrazing. Hierbij kunnen drie vragen worden gesteld:

a) Wat zijn de gevolgen op korte termijn van de in gang gezette processen voor de bosontwikkeling?
b) Zijn de waargenomen effecten afhankelijk van de intensiteit van begrazing?
c) Wat is het perspectief van een voortgezette runderbegrazing?

Kortetermijneffecten in de strooisellaag

Grazen

De belangrijkste invloed van runderbegrazing is dat de bovengrondse strooiselaanvoer wordt verlaagd door vraat. Deze verlaging wordt in belangrijke mate gecompenseerd door een verhoogde ondergrondse aanvoer van relatief eenvoudig afbreekbare organische stof ten gevolge van extra wortelsterfte. De mineralisatie neemt toe, als gevolg waarvan de voorraad van eenvoudig afbreekbare organische stof weer afneemt. Treedt eerst nog een verhoogde netto-stikstofmineralisatie op, bij voorzetting van de begrazing neemt de voorraad eenvoudig afbreekbare organische stof zodanig af, dat de netto-mineralisatie weer afneemt en daalt tot het oorspronkelijke niveau. De mineralisatiesnelheid wordt bij intensieve begrazing blijvend gestimuleerd en leidt binnen vijf jaar tot lagere voorraden koolstof en stikstof in het humusprofiel. Het blijkt dat de nitrificatie sterk achterblijft, waardoor ammonium accumuleert. De versterkte mineralisatie heeft tevens tot gevolg dat een voorraad moeilijk afbreekbare organische stof overblijft. Juist de H-horizont wordt gekenmerkt door deze stabiele organische stof, met andere woorden begrazing leidt tot een versterking van H-eigenschappen van de bodem ten koste van LF-eigenschappen.

De verlaagde aanvoer van nutriënten, via afvoer van voornamelijk bochtige smele, heeft na vijf jaar wel geleid tot een verlaging van de hoeveelheden uitwisselbaar kalium in de ectorganische laag, maar nog niet tot een verlaging van de voorraad aan calcium. Samenhangend met verschillen in de mobiliteit van de diverse elementen treden veranderingen op in de verhoudingen tussen ammonium en kalium

(toename) en kalium en calcium (afname). Daartegenover is de hoeveelheid uitwisselbare aciditeit toegenomen, wat vooral is toe te schrijven aan aluminium. Hoewel de zuurneutralisatiecapaciteit is afgenomen, heeft dit nog niet geleid tot een daling van de zuurgraad. Er werden geen aanwijzingen gevonden dat in dit opzicht matig intensieve begrazing een fundamenteel ander effect zou hebben dan intensieve begrazing. De waargenomen verlaging van de productiviteit in het intensief begraasde proefveld hangt mogelijk samen met de verminderde beschikbaarheid van kalium. De netto-stikstofmineralisatie ligt na vijf jaar immers op hetzelfde niveau als aan het begin van het experiment. Ook kan de fysieke beschadiging van de vegetatie tot verstoring van de groei hebben geleid.

Bemesting

Overeenkomstig de verwachtingen leidt bemesting tot toename van juist die elementen, die op begraasde bodems verdwijnen. Opvallend is overigens dat de beschikbare hoeveelheden en voorraden stikstof weinig worden beïnvloed. Wel vindt een blijvend verhoogde mineralisatiesnelheid van de H-horizont plaats. Kennelijk wordt stikstof hoofdzakelijk via urine uitgescheiden.

Betreding

Vertrapping resulteert in een toename van de basenverzadiging van de diepere bodemlagen, maar tevens in een snelle afname van de totale hoeveelheden stikstof en koolstof. De K/Ca-verhouding loopt daarbij sterk op. Op deze plekken ontwikkelen zich ruderale soorten en lijkt de bos- en bodemontwikkeling weer van voorafaan te beginnen.

Het gecombineerde effect van grazen, betreden en bemesten leidt tot een vergroting van de ruimtelijke differentiatie in bodemeigenschappen.

Gevolgen van kortlopende begrazing

Wat zijn nu de gevolgen van de waargenomen veranderingen, die door tijdelijke, kortlopende begrazing zijn ontstaan, voor de bosontwikkeling? Het onderzoek kan nog geen antwoord geven op de vraag hoe het grove dennenbos zal reageren als na vijf jaar de begrazing wordt gestopt. Uitspraken daarover zijn speculatief. Wel kunnen we op basis van ons huidige inzicht hypothesen formuleren, die in vervolgonderzoek kunnen worden getoetst. Als we ervan uitgaan dat een nieuw evenwicht ontstaat rond de waarden van de toestandsvariabelen die wij na vijf jaar hebben vastgesteld, denken wij dat er een gunstige invloed zal uitgaan op de bosontwikkeling. Latere fasen in de successie van grove dennenbos lijken immers gekoppeld te zijn aan de ontwikkeling van eigenschappen die gebonden zijn aan H-horizonten in het humusprofiel. Deze ontwikkeling zagen we onder invloed van intensieve begrazing nu juist optreden. Dit is ongunstig voor bochtige smele en gunstig voor dwergstruiken zoals blauwe bosbes. Na vijf jaar is in de intensief begraasde proefvelden enige uitbreiding van blauwe bosbes ten nadele van bochtige smele te constateren.

Daartegenover staat dat de voor de vitaliteit van het grove dennenbos gewenste verhouding tussen ammonium en kalium door de intensieve begrazing verder uit balans raakt. Het is niet onwaarschijnlijk dat hierdoor een kaliumgebrek in het systeem ontstaat waardoor de bosverjonging op den duur zal stagneren.

Het bosbeheer lijkt hierdoor voor een dilemma geplaatst te worden: om de vergrassing terug te dringen is een hoge graasdruk nodig, die echter de bosverjonging ongunstig beïnvloedt. Bij de hoge graasdruk verandert niet alleen de voedingsstoffentoestand in ongunstige zin, maar is tevens de kans op succesvolle vestiging van zaailingen gering.

Intensiteit van kortetermijnbegrazing

Teneinde de vergrassing te kunnen terugdringen is een hoge graasdruk vereist. Door begrazing moet aanzienlijk meer biomassa worden weggevreten dan er via strooiselval vanuit andere bronnen aan organische stof binnenkomt. In ons voorbeeld bedroeg deze afvoer circa 690 kg per ha/jaar op een totale geschatte strooiselaanvoer van 4400 kg per ha/jaar gedurende een periode van vijf jaar. Dit komt overeen met een jaarlijkse strooiselafvoer via begrazing van ca. 15%. Bij de door ons als matig intensief beschouwde vorm van begrazing treedt nog geen versterking van mineralisatie op en vindt juist een stimulering van de nitrificatie plaats, die de vergrassing door bochtige smele lijkt te bevorderen. Omdat de intensiteit van de 'matig intensieve begrazing' juist de helft was van die bij 'intensieve begrazing', kan worden geconcludeerd dat een begrazingsdruk die minder dan 8% van de strooiselafvoer via vraat realiseert, op de korte termijn niet tot gewenste effecten zal leiden.

Gevolgen van langlopende begrazing

Ook het effect van langlopende begrazing is speculatief en slechts met nader onderzoek vast te stellen. Indien de hypothese luidt dat bij intensieve begrazing over een langere periode de reeds waargenomen tendens zich voortzet, zullen de voorraden koolstof en stikstof verder dalen, de netto-stikstofmineralisatie verder afnemen en de productiviteit verder teruglopen. Dit zal leiden tot een afname van de voorraad organische stof in de bodem, maar ook tot een zodanige aantasting van de zuurneutralisatie-capaciteit dat de pH daalt en aluminium wordt gemobiliseerd. Met een verdere stijging van de NH_4/K-verhouding zal de vitaliteit van het grove dennenbos daardoor afnemen, waarbij overigens niet duidelijk is of grove den in staat is om de uitgespoelde kalium weer uit diepere minerale horizonten op te nemen (kalium-pomp). De K/Ca-verhouding zal dalen wat weliswaar ongunstig is voor de groei van bochtige smele, maar het is de vraag of de productiviteit van het systeem voldoende is om volgende successiefasen te kunnen dragen.

Spontane bosverjonging en hoefdieren

A.T. KUITERS, P.A. SLIM & A.F.M. VAN HEES

Hoefdieren kunnen een ingrijpend effect hebben op de bosverjonging. Afhankelijk van factoren als lokale graasdruk, hoefdiersoort en stadium van de bosontwikkeling kan herbivorie de bosverjonging stimuleren, belemmeren of geheel verhinderen, dan wel de soortensamenstelling wijzigen en daarmee de bosontwikkeling op de lange termijn ingrijpend beïnvloeden. Dit hoofdstuk behandelt de invloed van een gecombineerde begrazing van edelhert, ree en wild zwijn op de soortensamenstelling en ontwikkeling van kruid-, struik- en boomlaag in bos- en heidevegetaties aan de hand van een exclosure-studie. Een aantal struik- en boomsoorten wordt vergeleken wat betreft hun reactie op begrazing. Verder wordt er ingegaan op de relatie tussen het beheer van wilde hoefdierpopulaties en het bosbeheer, in het bijzonder het beheer dat gericht is op de omvorming van naaldbos naar gemengd bos met inheemse loofboomsoorten.

Inleiding

Pionier- versus climaxsoorten

Voor het in stand blijven van bos is spontane verjonging van essentieel belang. De levensgemeenschap bos maakt in ongestoorde toestand een ontwikkeling door van een verjongingsfase via een dichte boomfase naar een aftakelingsfase, waarin het kronendak geleidelijk wordt opengebroken doordat oude bomen afsterven. Bij het Wintereiken-Beukenbos neemt een cyclus meer dan 300 jaar in beslag (Ellenberg 1986). Tijdens de aftakelingsfase, die geleidelijk overgaat in een regeneratiefase, ontstaan er gunstige leefomstandigheden voor pioniersoorten. Voor tal van populatie-ecologische eigenschappen staan pionier- en climaxsoorten diametraal tegenover elkaar. Dit betreft bijvoorbeeld zaadgewicht en zaadverspreiding (zie het kader *Zaadverspreiding en zaadpredatie*), mate van schaduwtolerantie, groeisnelheid, reproductieve leeftijd, mogelijkheden tot vegetatieve vermeerdering, concurrentievermogen en maximale ouderdom. Typische pioniersoorten als wilg, populier, berk en grove den produceren lichte zaden die in vele gevallen voorzien zijn van pluizige haren of vleugels, waardoor zij zich over grote afstanden kunnen verspreiden. Het zaad wordt in grote hoeveelheden geproduceerd. Daar staat tegenover dat de kans op succesvolle vestiging doorgaans gering is vanwege een beperkte voorraad van nutriënten in het zaad (startkapitaal) en een geringe schaduwtolerantie van de zaailingen. Andere boomsoorten, waaronder de typische climaxsoorten, produceren zwaardere zaden. Voorzover deze vleugelstructuren bezitten, zoals bij linde, gewone es en gewone esdoorn, zijn ze minder effectief; als gevolg daarvan worden de zaden over minder grote afstanden verspreid. Bij andere soorten zoals beuk en eik ontbreken dit soort structuren. De zaadproductie bij deze soorten is gering in vergelijking tot pio-

De sterke invloed van hoefdieren op de bosverjonging wordt hier duidelijk gedemonstreerd door een deel van het bos uit te sluiten van begrazing.

niersoorten. Daar staat tegenover dat de kansen voor succesvolle vestiging groter zijn vanwege een flink startkapitaal. Pioniersoorten hebben in de vroege levensfase een veel hogere groeisnelheid dan climaxsoorten, maar verliezen in een latere fase van de regeneratiecyclus de concurrentie met typische climaxsoorten die een grotere schaduwtolerantie hebben (Ellenberg 1986).

Bodemeigenschappen, in het bijzonder de mate van bodemrijping en de humuskwaliteit, speelt ook een belangrijke rol bij de overlevingskansen van zaailingen. Bekend in dit verband is de voorkeur van grove den voor een minerale ondergrond als kiembed (Kuper 1994). Ook fenolische en andere organische stoffen, vrijkomend bij de vertering van blad- en naaldstrooisel, kunnen de vestiging van boomzaailingen beïnvloeden (Kuiters 1987).

In natuurlijk bos treedt verjonging kleinschalig op in een mozaïek van gaten die ontstaan als gevolg van windworp of het afsterven van oude individuen, waardoor een heterogene leeftijdsopbouw in stand blijft. Daarentegen heeft het ons meer vertrouwde cultuurlijke bos een uitgesproken eenvormige leeftijdsopbouw. Verjonging treedt grootschalig op gedurende een beperkte periode, in de fase waarin de bomen massaal aftakelen. Als spontane verjonging een kans wordt gegeven, is het resultaat meestal opnieuw een naar leeftijdsopbouw eenvormig bos, aangezien de nieuwe generatie bomen zich heeft gevestigd in een korte periode (Koop 1981b; Koop & Hilgen 1987; Leibundgut 1993). Kleinschalige groepenkap kan deze uniformiteit doorbreken.

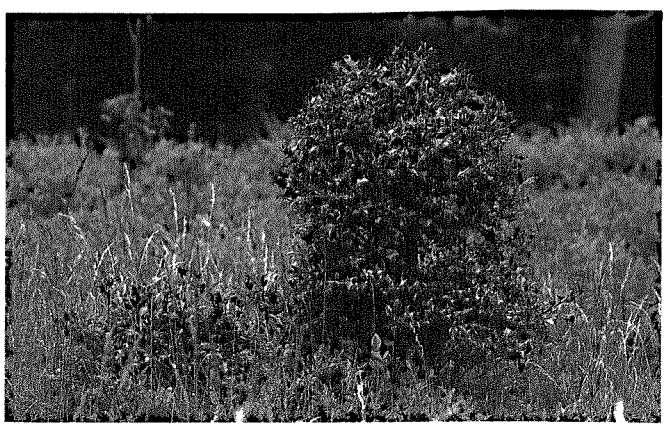
Vestigingskansen

Een van de voorwaarden voor spontane verjonging is de aanwezigheid van zaadbronnen. Veel boomsoorten kennen een cyclus waarbij eens in de zoveel jaar een rijk mastjaar voorkomt, afgewisseld door een aantal mastarme jaren. In het jaar volgend op een goed mastjaar treedt een massale kiemingsgolf op.

Naast licht, vocht en nutriëntenrijkdom van de bodem, is herbivorie door kleine (muizen, konijn) en grote herbivore zoogdieren (hoefdieren) een belangrijke factor bij de overlevingskansen van boomzaailingen. De boom- en struikvormende soorten

Tabel 5.1.
Enkele voorbeelden van plantensoorten met hun secundaire plantenstoffen uit het Berken-Zomereikenbos en het Wintereiken-Beukenbos. A=alkaloïd; C=cyanogeen glucoside; F=flavonoïd; N=niet-eiwitvormende aminozuren; P=fenol/fenolisch glucoside; T=terpeen. (Docters van Leeuwen 1973; Habermehl 1985; Rosenthal & Berenbaum 1992; Grieve & Leyel 1994; Van Genderen et al. 1996).

Plantensoort	Familie	Werkzame stof		Plantendeel
adelaarsvaren	Hypolepidaceae	prunasine	C	jong blad
Am.vogelkers	Rosaceae	prunasine	C	blad
beuk	Fagaceae		N	beukennootjes
blauwe bosbes	Ericaceae	tanninen	P	bessen
boswilg	Salicaceae	salicine	P	blad, bast
brem	Leguminosae	sparteïne	A	blad, vruchten
grove den	Pinaceae	pinosylvine	P	naalden, bast
		α–, β–pineen	T	naalden, bast
hulst	Aquifoliaceae	ilicine	A	jonge loten, bast, vruchten
klimop	Araliaceae	hederagenine	T	hele plant
kamperfoelie	Caprifoliaceae	xylostosidine	A	bessen
rode bosbes	Ericaceae	arbutine	P	blad
ruwe berk	Betulaceae	fenolzuren	P	blad
		betuline	T	bast
sporkehout	Rhamnaceae	franguein	P	bast
		anthrachinon	F	bast
taxus	Taxaceae	taxine/taxol	T	naalden, zaden
		taxifylline	C	naalden, zaden
wilde appel	Rosaceae	amygdaline	C	vruchten
zomereik	Fagaceae	tanninen	P	blad, eikels



Ondanks mechanische afweer in de vorm van stekelige bladeren wordt ook hulst sterk door hoefdieren begraasd.

van het Europese bos hebben zich evolutionair ontwikkeld in de aanwezigheid van herbivoren en zijn dan ook tot op zekere hoogte aangepast aan vraat. Veel soorten beschikken over vraatwerende stoffen, waarmee ze hun bladeren, bast en ook vruchten beschermen (Tabel 5.1). Andere soorten hebben mechanische structuren ontwikkeld tegen vraat in de vorm van stekels, haren, of anderszins onaantrekkelijke bladstructuren. Met name paarden en runderen zijn gevoelig voor stoffen uit de groep van alkaloïden, cyanogene glucosiden en fenolen (Habermehl 1985). Ook aan de kant van de herbivoren zijn langs evolutionaire weg allerlei aanpassingen ontstaan. Het betreft fysiologische aanpassingen aan de verteerbaarheid van plantenmateriaal in het algemeen (Hofmann 1989) en aan vraatwerende stoffen in het bijzonder. Zo zijn er aanwijzingen dat het ree de pensfermentatie gebruikt als een microbieel detoxificatiemechanisme (Prins 1995). In onze klimaatzone zijn er maar weinig plantensoorten die in het geheel niet door hoefdieren worden gegeten (Ellenberg 1986). Zelfs een soort als hulst kan, ondanks zijn mechanische afweer in de vorm van stekelige bladeren, sterk worden begraasd, met name in het vroege voorjaar wanneer er weinig ander voedsel beschikbaar is. Vraatwerende stoffen en structuren dragen in belangrijke mate bij aan de voedselpreferentie van hoefdieren. De voorkeur voor bepaalde plantensoorten en het mijden van andere ontstaat zowel uit eigen ervaringen, als overgedragen door de moeder, waarbij smaak, geur en beeld van belang zijn (Bryant et al. 1992). Verder vormen dood hout en afgevallen takken zogenaamde takkenkooien, die jonge boompjes beschermen tegen vraat door hoefdieren. De factoren die de spontane verjonging van struik- en boomvormende soorten in het bos beïnvloeden zijn dus:

- het lichtklimaat, samenhangend met de mate van geslotenheid van het kronendak;
- vocht- en voedingstoestand van de bodem, samenhangend met de mate van bodemrijping;
- aanwezigheid van zaadbomen in de omgeving;
- graasdruk door kleine zoogdieren en hoefdieren;
- de aanwezigheid van dood hout en takken als 'veilige plaatsen' voor verjonging.

Begraasde zaailingen worden in hun ontwikkeling geremd, waarbij vaak over een lange periode geen hoogtegroei optreedt maar wel diktegroei. Zo is van zomereik en beuk bekend dat begraasde individuen van anderhalve meter enige tientallen jaren oud kunnen zijn. Dergelijke individuen hebben veelal een 'bonsai-achtige' verschijningsvorm waarbij een groot deel van de biomassa wordt gevormd door stam, takken en twijgen en voor slechts een klein gedeelte door bladeren. Herbivorie kan op termijn resulteren in een verschuiving van de abundantie van soorten, waardoor op den duur de soortensamenstelling van het bos verandert (Westhoff 1967).

Zaadverspreiding en zaadpredatie

Zaadverspreiding

Of een soort zich verjongt, hangt in belangrijke mate af van zaadbomen in de omgeving. Tussen plantensoorten bestaan grote verschillen in verspreidingsstrategie, hetgeen gevolgen heeft voor de afstand die zaden kunnen overbruggen. Zaden worden verspreid door wind (anemochorie), door vogels of door zoogdieren (zoöchorie). De relatie tussen plantensoorten en hun zaadverpreiders is door coevolutie nauw op elkaar afgestemd (Howe & Smallwood 1982). Onder de windverspreiders bevinden zich veel pioniersoorten als grove den, ruwe berk, zachte berk, wilgen en populieren. Het zijn opportunisten die zich snel en massaal vestigen in relatief open milieus van stormgaten en kapvlakten, of op wortelkluiten van omgewaaide bomen. Veel struiksoorten zijn besdragers, zoals wilde lijsterbes, sporkehout, wilde kamperfoelie, eenstijlige meidoorn, sleedoorn, hulst, (Amerikaanse) vogelkers, Amerikaans krentenboompje en gewone braam, die voor hun verspreiding afhankelijk zijn van vogels (Snow & Snow 1988). Ook zomereik, wintereik en Amerikaanse eik zijn voor hun verspreiding in hoofdzaak aangewezen op vogels, in het bijzonder de Vlaamse gaai en verder ook op muizen (Bossema 1979; Fanta 1995). Beukennootjes worden, behalve door boomklevers, vooral verspreid door muizen. Door de beperkte actieradius van bosmuis en rosse woelmuis worden beukenzaden doorgaans niet verder dan op een afstand van ca. 60 m van de moederboom verspreid (Van der Werf 1995). Dit is er de oorzaak van dat de beuk na binnenkomst in ons land in het zuiden, er ca. 1000 jaar over deed om het noorden van ons land te bereiken (Thijsse 1995).

Zaadpredatie

Zaden van boom- en struikvormende soorten dienen als voedsel voor uiteenlopende diersoorten. Vlaamse gaai, houtduif, boomklever, eekhoorn en diverse muizensoorten zijn de belangrijkste zaadpredatoren. Ze hebben vaak de gewoonte wintervoorraden aan te leggen door deze te begraven. Doordat niet alle zaden worden teruggevonden, worden beuken- en eikenzaailingen vaak sterk geclusterd aangetroffen. Onder de hoefdieren is het wilde zwijn de meest befaamde zaadpredator. In de herfst kan de maaginhoud voor meer dan 90% bestaan uit restanten van eikels en beukennootjes (Groot Bruinderink et al. 1994). Ze gebruiken deze om vetvoorraden aan te leggen voor de winter. Edelhert, damhert en ree eten om dezelfde reden in najaar en winter veel mast (zie hoofdstuk 3).

Ofschoon mag worden aangenomen dat het overgrote deel van de zaden door dieren wordt geconsumeerd, zal er altijd een klein deel overblijven dat kan ontkiemen. Vanuit de overleving van een struik- of boomsoort op een bepaalde plek hoeft er gedurende één generatie zich maar een beperkt aantal zaden tot nieuwe individuen te ontwikkelen. Struiken en bomen produceren in hun bestaan dus een overmaat aan zaden. Dit stelt zaadpredatoren in staat bij te dragen aan de verspreiding van een plantensoort over een groter gebied. Er is dus sprake van wederzijds voordeel.

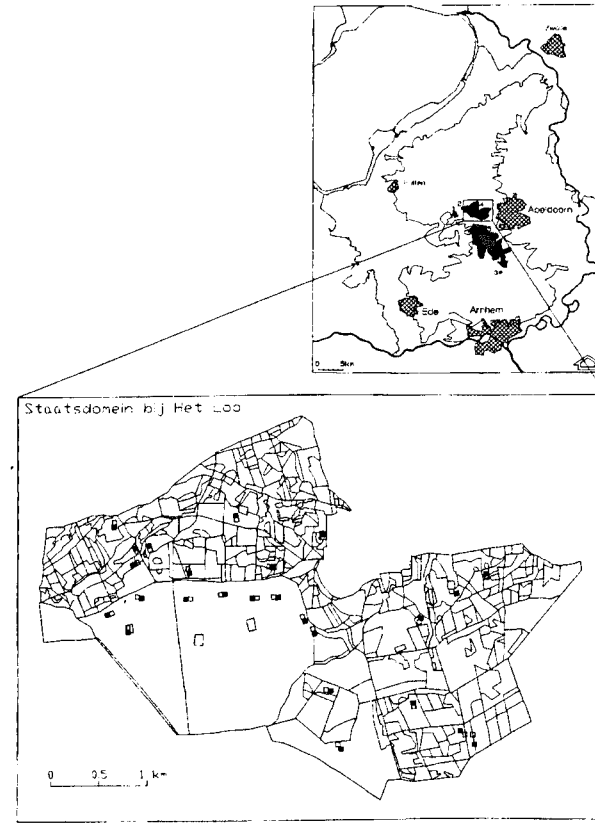
Onderzoek: een exclosurestudie

Aanpak

Een van de manieren om de invloed van hoefdieren op de spontane bosverjonging vast te stellen is uitsluiting van hoefdieren van een stuk bos door middel van zogenaamde exclosures (Krefting 1975; Hanley & Taber 1980; Reimoser & Suchant 1992). Vergelijking van de ontwikkelingen van de vegetatie binnen het raster met die in nabijgelegen, niet-omrasterde, begraasde gedeelten, maakt de invloed van hoefdieren duidelijk.

In de winter van 1987/88 zijn in het Staatsdomein bij Het Loo (1250 ha), waar edelhert, ree en wild zwijn naast elkaar voorkomen, een 25-tal proefvlakken uitgezet (Fig. 5.1 en Tabel 5.2). Ieder proefvlak bestond uit twee gedeelten, een omrasterd deel van 40 x 40 m waar de hoefdieren werden uitgesloten en direct aangrenzend een

Figuur 5.1.
Geografische ligging van de 25 proefvlakken in het Staatsdomein bij Het Loo.



Tabel 5.2.
Begroeiingstypen in het Staatsdomein bij het Loo waar in 1987 omrasterde en niet-omrasterde proefvlakken zijn aangelegd van 40 bij 40 m.

Begroeiingstype	Aantal
grove dennenbos	5
Douglasbos	2
eikenbos (zomereik en wintereik)	3
beukenbos	2
open plek in een eiken-beukenbos	1
kapvlakten	2
heide	10
totaal	25

niet-omrasterd deel van gelijke afmeting. Alleen kleine zoogdieren als muizen, konijn, das en vos konden het raster vrijelijk passeren. Overigens ook muizen, met name aardmuis, veldmuis en rosse woelmuis, kunnen een geweldige invloed hebben op de bosverjonging door het consumeren van zaden, het ringen van jonge boompjes of het consumeren van wortels (Ashby 1959; Westhoff 1967). Aangezien de rasters alle hoefdieren buitensloten, was het effect dat na verloop van jaren zichtbaar werd de

resultante van de drie soorten tezamen. De invloed van wilde zwijnen op de bosverjonging wordt in hoofdstuk 6 nader belicht.

Begin 1988 werden van struik- en boomsoorten groter dan 10 cm, de aantallen en hoogte bepaald. Tevens werden vegetatieopnamen gemaakt van de kruidlaag. Deze waarnemingen werden in 1991 en 1994 herhaald. De invloed van vraat op de groeivorm van struiken en bomen is bekeken bij wilde lijsterbes, sporkehout, ruwe berk, zomereik en beuk. Daarbij is de hoogte, biomassa en biomassaverdeling over bladeren, twijgen en stam bij begraasde en onbegraasde individuen met elkaar vergeleken. De gegevens zijn voor een deel verzameld in de begraasde en onbegraasde gedeelten van de proefvlakken in het Staatsdomein, voor een ander deel elders op de Veluwe en op de Utrechtse Heuvelrug.

Onderzoekgebied en graasdruk

In het Staatsdomein bij Het Loo, voor een derde deel bestaande uit heide en voor het overige deel uit bos, is over een periode van ruim zestig jaar de dichtheid van edelhert en wild zwijn ten behoeve van de jacht kunstmatig hoog gehouden door middel van bijvoeren (Tabel 5.3). In de periode 1985-1987 zijn damhert en moeflon uit het gebied verwijderd en zijn de dichtheden van edelhert en wild zwijn teruggebracht terwijl de dichtheid aan reeën zich verdrievoudigde. Vertalen we dit naar graasdruk, uitgedrukt in drogestofconsumptie per ha/jaar, dan heeft deze reductie in aantallen geresulteerd in een verlaging van de graasdruk met een factor 5 (Tabel 5.3). De huidige graasdruk bedraagt ca. 60 kg drogestofconsumptie per ha/jaar.

Tabel 5.3.
Aantallen hoefdieren in het Staatsdomein (1250 ha) en bijhorende graasdruk (kg drogestofconsumptie per ha/jaar) vóór en na reductie van de dichtheden in 1987.

		VÓÓR 1987		NÁ 1987	
Hoefdier-soort	Gemiddeld gewicht (kg)	aantal dieren	drogestof-consumptie	aantal dieren	drogestof-consumptie
edelhert	83	120	64	60	32
ree	20	25	5	80	15
wild zwijn	56	400	167	30	13
damhert	50	100	41	-	
moeflon	40	80	27	-	
totale graasdruk			304		60

Bij de omrekening van hoefdierbiomassa naar drogestofconsumptie is rekening gehouden met soortspecifieke verschillen in onderhoudsenergie (zie ook het kader *Graasdruk* in hoofdstuk 9).

Als gevolg van de hoge graasdruk in het gebied gedurende het recente verleden, ontbreekt een struiklaag nagenoeg geheel. De verjonging bestaat nagenoeg geheel uit naaldboomsoorten als grove den en Douglasspar. Verjonging van bij hoefdieren geliefde soorten als wilde lijsterbes, zomereik en beuk is aanwezig maar komt op de meeste plaatsen niet boven de kruidlaag uit. Alleen langs bospaden en wegen waar de hoefdieren minder vaak komen, zien we eiken en beuken die boven de graaslijn zijn uitgegroeid.

Spontane bosverjonging in aan- en afwezigheid van hoefdieren

Soorten in de verjonging

In de proefvlakken werden in totaal 26 soorten struiken en bomen aangetroffen (Tabel 5.4). Van enkele soorten werden zaailingen alleen in de exclosures aangetroffen, te weten van hulst, boswilg, grauwe wilg en geoorde wilg. Tabel 5.5 geeft de toptien van soorten met de meeste verjonging. Dit assortiment aan soorten met spontane verjonging komt sterk overeen met dat van gebieden elders op de Veluwe waar een hoge graasdruk heerst, zoals het nationaal park De Hoge Veluwe (Jans 1993). Het grootste gedeelte van het onderzoekgebied heeft als Potentieel Natuurlijke Vegetatie het Wintereiken-Beukenbos (Van der Werf 1991). Enkele kenmerkende soorten uit deze bosgemeenschap ontbreken in de verjonging, waaronder wilde appel en klimop. Dit is vermoedelijk het gevolg van een lange periode van hoge graasdruk, waardoor er in het gebied weinig of geen zaadbronnen van deze soorten meer aanwezig zijn.

Bij aanvang van het onderzoek bestond de bosverjonging in het gebied in hoofdzaak uit Douglasspar en grove den (Tabel 5.5). Spontane verjonging van loofboomsoorten kwam slechts op zeer beperkte schaal voor. Uitsluiting van de hoefdieren had tot gevolg dat in de jaren daarna de verjonging van loofboomsoorten sterk toenam. Overigens, de explosieve toename van beuk in de verjonging was mede het gevolg van windworp in januari 1990 in één van de proefvlakken onder beuk, als gevolg waarvan gaten ontstonden in het voorheen gesloten kronendak. Ook in de niet-omrasterde, begraasde delen van de proefvlakken namen de aantallen van de meeste soorten toe, samenhangend met de verlaging van de graasdruk in het hele gebied vanaf 1987. Verschillen in de aantallen jonge bomen en struiken in de exclosures en de controleproefvlakken werden statistisch getoetst bij aanvang van het onderzoek en drie en zes jaar later. Reeds na drie jaar uitsluiting van de hoefdieren was het aantal individuen in de onbegraasde gedeelten duidelijk hoger. De ontwikkelingen in de verjonging zullen hierna worden besproken per ecotooptype.

Grove dennenbos

In het bos met grove den in de leeftijd van 70-95 jaar, kwam in de uitgangssituatie enige verjonging voor van voornamelijk loofboomsoorten als zomereik en wilde lijsterbes al waren dit zonder uitzondering slechts kleine individuen (Fig. 5.2). Na uit-

Tabel 5.4.
Assortiment aan struik- en boomsoorten, aangetroffen als spontane bosverjonging in de 25 proefvlakken in het Staatsdomein bij Het Loo in de periode 1988-1994.

Soort	Exoot[1]	Begroeiingstype[2]					Zaadboom[3]	
hondsroos		hd						[?]
Am. krentenboompje	*	hd	ei					[?]
ruwe berk		hd	ei	bu	gd	dg	kv	[z]
zachte berk		hd	ei	bu	gd	dg	kv	[z]
grove den	*	hd	ei	bu	gd	dg	kv	[z]
Amerikaanse vogelkers	*	hd	ei	bu	gd	dg	kv	[z]
zomereik		hd	ei	bu	gd	dg	kv	[z]
sporkehout		hd	ei	bu	gd	dg	kv	[?]
gewone braam[4]		hd	ei	bu	gd	dg	kv	[z]
wilde lijsterbes		hd	ei	bu	gd	dg	kv	[z]
beuk			ei	bu	gd	dg	kv	[z]
hulst			ei	bu	gd	dg	kv	[z]
Japanse lariks	*		ei	bu	gd	dg	kv	[z]
Douglasspar	*		ei	bu	gd	dg	kv	[z]
wintereik			ei	bu	gd	dg	kv	[z]
Amerikaanse eik	*		ei		gd	dg	kv	[z]
wilde kamperfoelie			ei				kv	[?]
fijnspar	*			bu	gd	dg	kv	[z]
grauwe wilg					gd	dg	kv	[?]
boswilg					gd	dg		[z]
zwarte appelbes	*					dg		[?]
Zweedse lijsterbes	*					dg		[?]
tamme kastanje	*						kv	[z]
Europese lariks	*						kv	[z]
geoorde wilg							kv	[z]
gewone vlier							kv	[z]

[1] Exoot of lokaal niet thuishorende soort;
[2] Begroeiingstypen; hd: heide; kv: kapvlakte; gd: dennenbos; ei: eikenbos; bu: beukenbos; dg: Douglasbos.
[3] [z]: Zaadboom in het gebied aanwezig; [?]: geen zaadboom aangetroffen.
[4] In 1994 zijn door R.J. Bijlsma nader onderscheiden *Rubus divaricatus* P.J. Müller, *R. gratus* Focke, *R. nemoralis* P.J. Müller, *R. plicatus* Weihe et Nees en *R. sprengelii* Weihe.

Tabel 5.5.

Toptien van struik- en boomsoorten die het meest werden aangetroffen als spontane verjonging in de 25 onbegraasde en begraasde proefvlakken in de uitgangssituatie (t=0) en respectievelijk 3 en 6 jaar na het instellen van de proefvlakken. Het aantal individuen is uitgedrukt per ha.

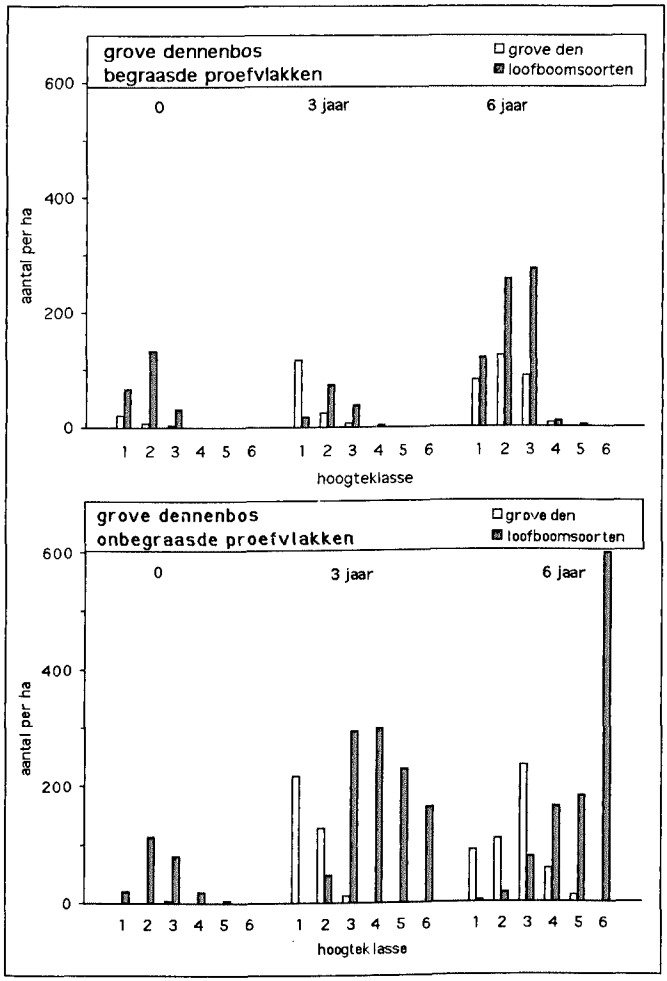
	Onbegraasde (exclosures)			Begraasde proefvlakken		
Soort	t=0	3 jr	6 jr	t=0	3 jr	6 jr
beuk	11	25.792	12.186	20	190	304
Douglasspar	791	1.230	1.773	414	374	687
grove den	336	1.051	1.171	356	1.143	1.264
zomereik	125	1.408	826	71	552	163
ruwe berk	16	347	371	9	8	29
wintereik	1	711	196	-	166	1
wilde lijsterbes	16	174	181	11	91	214
Japanse lariks	1	36	43	3	4	16
zachte berk	4	24	18	12	1	11
Am. vogelkers	-	4	5	3	1	3
overige	4	14	30	5	8	7
totaal	1.305	30.790	16.944	904	2.538	2.699

sluiten van de hoefdieren verjonging op gang van grove den en van diverse loofboomsoorten waarbij zomereik, wintereik, wilde lijsterbes en ruwe berk de belangrijkste waren (Fig. 5.2b). Aan de begraasde proefvlakken valt af te lezen dat de hoefdieren een sterke invloed uitoefenden op zowel de hoogtegroei als op het aantal individuen (Fig. 5.2). In de begraasde gedeelten namen de aantallen weliswaar toe als gevolg van een lagere graasdruk sinds 1987, maar de verjonging werd sterk begraasd en had na 6 jaar nog steeds de hoogte van de kruidlaag. Alleen de beuk zag kans langzaam door te groeien. Op termijn zal beuk, naar mag worden verwacht, in de begraasde delen uiteindelijk de verjonging gaan domineren.

- Zonder hoefdieren zal op termijn een bos met zomereik, wintereik en beuk tot ontwikkeling komen, waarbij in een voorstadium lichtminnende soorten als wilde lijsterbes, ruwe berk en grove den talrijk zijn.
- Met hoefdieren zal bij de huidige graasdruk alleen de verjonging van grove den en beuk een kans maken en zal zich uiteindelijk ontwikkelen tot een gelijkjarig, ongemengd beukenbos. Zomereik en wintereik kunnen slechts bij een lagere graasdruk deel uitmaken van een volgende bosgeneratie.

Douglasbos

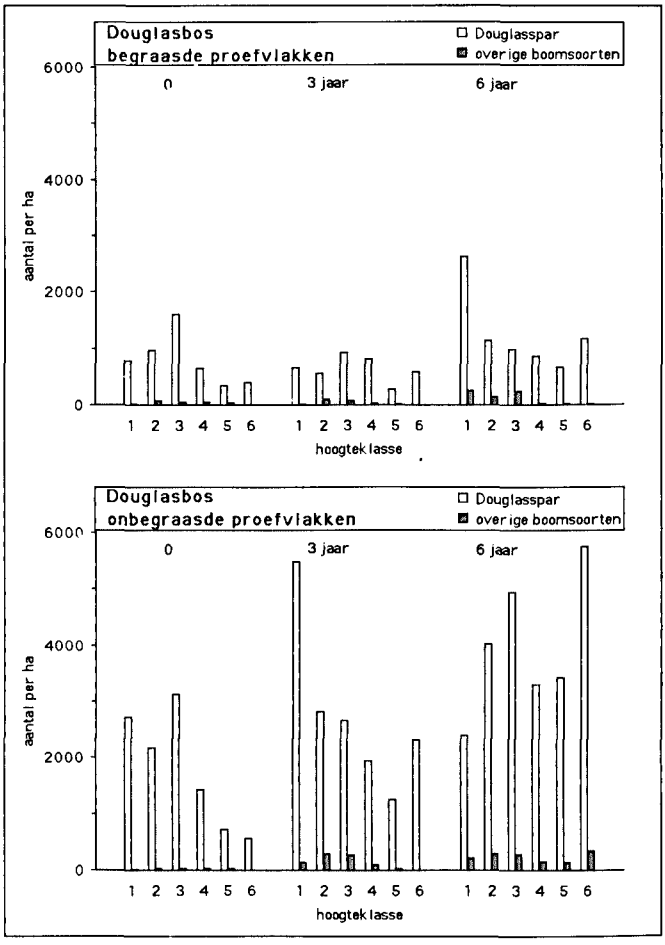
In de uitgangssituatie bestond de verjonging in het bos met Douglasspar in de



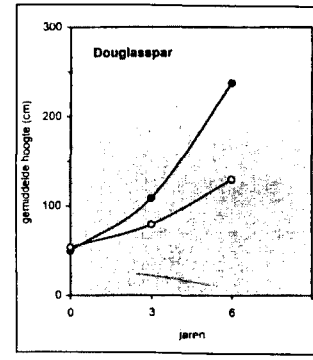
Figuur 5.2.
Aanwezigheid van verjonging van boomsoorten (aantal individuen per ha) in grove dennenbos in de uitgangssituatie en drie en zes jaar later in de begraasde en de onbegraasde proefvlakken (exclosures).

leeftijd van 45-60 jaar vrijwel geheel uit Douglasspar (Fig. 5.3). Uitsluiting van de hoefdieren had nauwelijks effect op de soortensamenstelling. Soorten met geringe schaduwtolerantie als wilde lijsterbes, ruwe berk, zomereik en grove den zien geen kans onder het dichte kronendak van Douglasspar tot ontwikkeling te komen. De beuk kan zich wel verjongen. Vergelijking van begraasde en onbegraasde delen maakt duidelijk dat Douglasspar wel degelijk wordt begraasd en daarmee in de groei wordt belemmerd (Fig. 5.4). Niettemin zal de verjonging van Douglasspar binnen tien jaar toch boven de graaslijn uitgroeien. Zonder begrazing is dit ca. drie jaar eerder.

- Zonder hoefdieren treedt in het Douglasbos voornamelijk verjonging van Douglasspar op met een beperkte mate van beukenverjonging (mits zaadbomen in de directe omgeving aanwezig).
- Met hoefdieren zal bij de huidige graasdruk de verjonging vrijwel geheel uit Douglasspar bestaan.

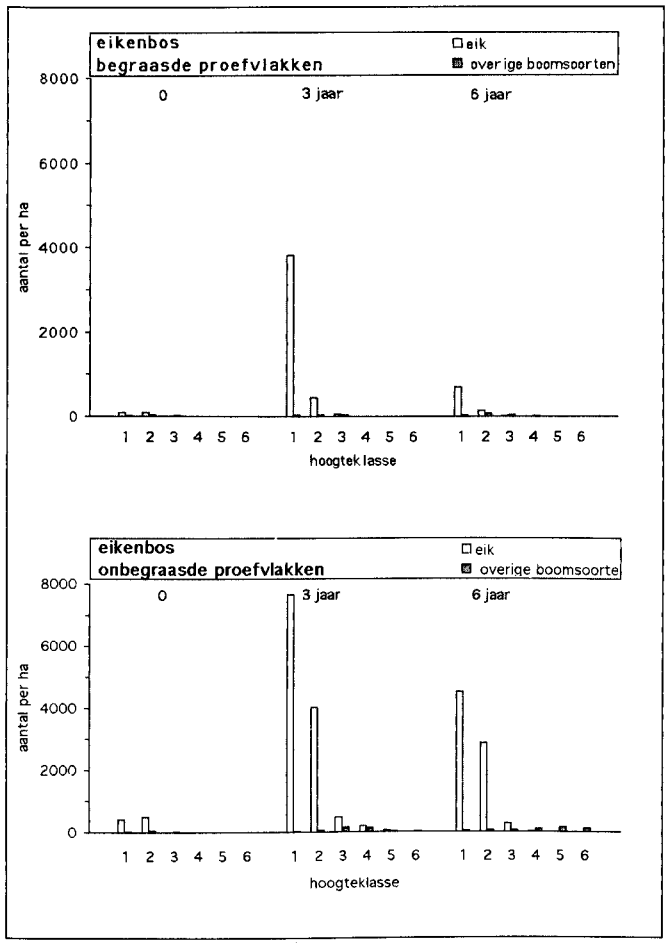


Figuur 5.3.
Aanwezigheid van verjonging van boomsoorten (aantal individuen per ha) in Douglasbos in de uitgangssituatie en drie en zes jaar later in de begraasde en de onbegraasde proefvlakken (exclosures).



Figuur 5.4.
Hoogtegroei van onbegraasde (-●-) en begraasde (-o-) individuen van Douglasspar in respectievelijk de exclosures en controleproefvlakken.

Ook Douglasspar wordt sterk begraasd, maar dit voorkomt niet dat individuen doorgroeien.

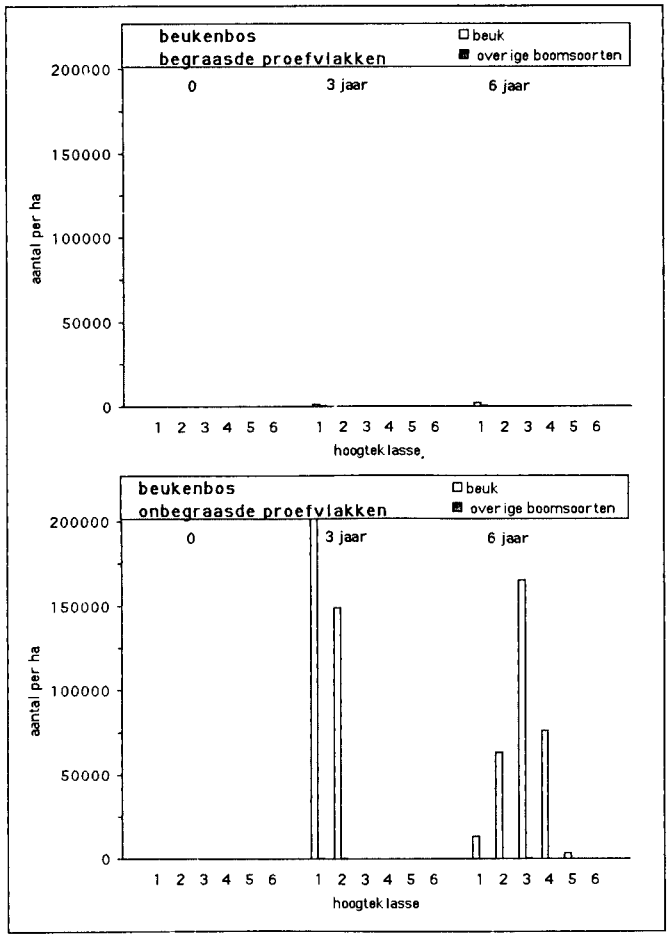


Figuur 5.5.
Aanwezigheid van verjonging van boomsoorten (aantal individuen per ha) in eikenbos in de uitgangssituatie en drie en zes jaar later in de begraasde en de onbegraasde proefvlakken (exclosures).

Eikenbos

In het eikenbos (met zomereik en wintereik), in de leeftijd van 60-80 jaar, kwam in de exclosures een verjonging op gang van zomer- en wintereik en van overige loofboomsoorten waaronder beuk, ruwe berk en wilde lijsterbes. Met name het aantal kleine eikjes steeg explosief (Fig. 5.5). In de begraasde delen namen de aantallen eveneens toe maar daar trad nauwelijks groei op van de zaailingen. Alleen beuk zag kans langzaam door te groeien in lage aantallen en zal ook hier (net als onder grove den) uiteindelijk de verjonging gaan domineren.

- Zonder hoefdieren komt een bos met beuk en wintereik tot ontwikkeling met een voorstadium waarin lichtminnende soorten als zomereik, ruwe berk en wilde lijsterbes zullen domineren.
- Met hoefdieren zal ook hier bij de huidige graasdruk op termijn een ongemengd, gelijkjarig beukenbos ontstaan. Andere soorten als zomereik en wintereik maken slechts een kans bij een lagere graasdruk.



Figuur 5.6.
Aanwezigheid van verjonging van boomsoorten (aantal individuen per ha) in beukenbos in de uitgangssituatie en drie en zes jaar later in de begraasde en de onbegraasde proefvlakken (exclosures).

Beukenbos

In de uitgangssituatie kwam in het bos met beuken van 150-190 jaar oud nauwelijks verjonging voor (Fig. 5.6). De januaristorm van 1990 (2 jaar na het oprichten van de rasters) velde diverse beuken in zowel de exclosures als de controleproefvlakken, met als gevolg dat er gaten in het kronendak ontstonden. In afwezigheid van hoefdieren had dit een explosieve verjonging van in hoofdzaak beuk tot gevolg. Dat de verjonging massaal is mag duidelijk zijn uit het aantal beukjes dat in die eerste jaren opsloeg. In een van de exclosures werden vier jaar na de storm ruim 300.000 beukjes geteld per ha. In de controleproefvlakken bedroeg het aantal zaailingen van beuk aanzienlijk minder (ca. 3500/ha); ze werden sterk begraasd waardoor ze in de jaren daarna nauwelijks doorgroeiden.

- Zonder hoefdieren zal de volgende generatie bos opnieuw uit gelijkjarige beuk bestaan, met een enkele wintereik en Douglasspar. Aanvankelijk zal daar ook nog wat grove den en Japanse lariks in voorkomen, maar deze zullen het binnen enige decennia afleggen in het snel donker wordende, door beuk gedomineerde bos.
- Met hoefdieren zullen bij de huidige graasdruk vermoedelijk alleen naaldboom-

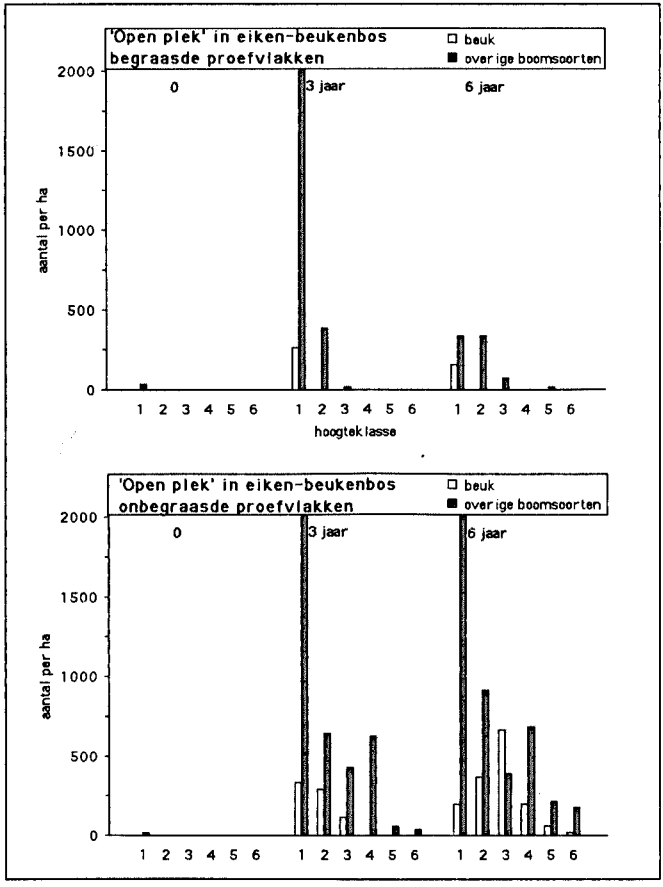
De invloed van hoefdieren wordt goed gedemonstreerd door het enorme verschil in hoeveelheid beukenverjonging wanneer een deel van een beukenbos door middel van een raster wordt buitengesloten van begrazing.

soorten als grove den, Japanse lariks en Douglasspar kans zien zich onder dit gelichte kronendak verder te ontwikkelen.

Open plek in eiken-beukenbos

In het kader van het omvormingsbeheer waren in 1987 op diverse plaatsen in een gesloten bos van zomereik, wintereik en beuk kleine gaten gemaakt in het kronendak variërend in diameter van respectievelijk een half, één tot driemaal de boomhoogte. In een van deze gaten met een oppervlakte van 0,3 ha werd een proefvlak aangelegd. Exclosure en controleproefvlak lieten een groot verschil in ontwikkeling zien (Fig. 5.7). Binnen de exclosure kwam in enkele jaren massaal verjonging van de grond bestaande uit beuk, zomereik, wintereik, grove den en ruwe berk, in een totale dichtheid van ca. 9000 per ha. In de begraasde delen trad alleen verjonging van beuk en grove den op en deze werd zeer sterk begraasd.

- Zonder hoefdieren zullen open plekken snel dichtgroeien met beuk, zomereik en wintereik.
- Met hoefdieren wordt bij de huidige graasdruk de bosverjonging zeer sterk begraasd en is na zeven jaar nog géén van de boompjes boven de kruidlaag uitgegroeid die hier grotendeels bestaat uit een dichte mat van pijpestrootje. Een enkele grove den zal op termijn misschien kans zien door te groeien.



Figuur 5.7.
Aanwezigheid van verjonging van boomsoorten (aantal individuen per ha) in een open plek in eiken-beukenbos in de uitgangssituatie en drie en zes jaar later in de begraasde en de onbegraasde proefvlakken (exclosures).

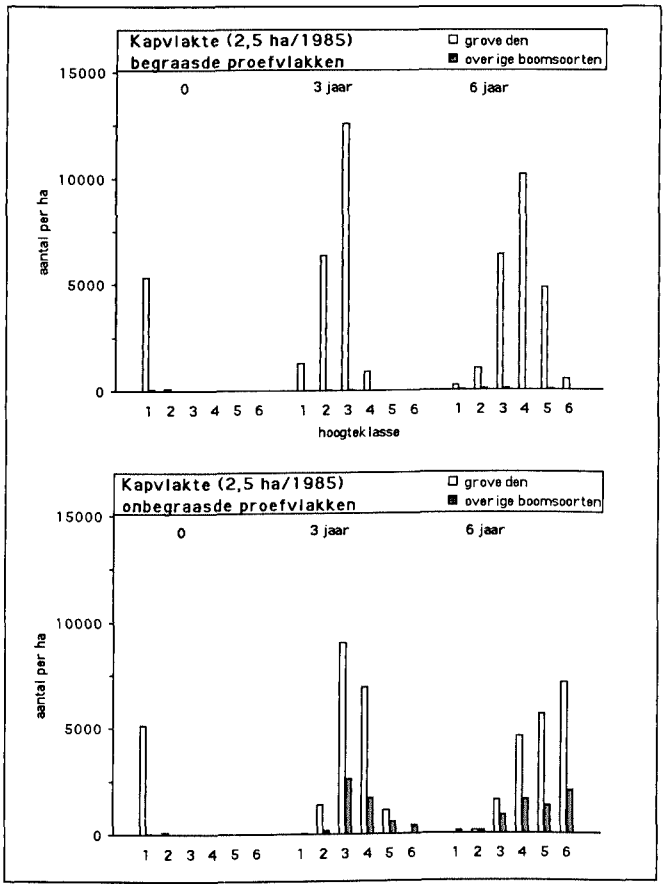
Kapvlakten

Aangezien de ontwikkelingen op de twee kapvlakten nogal verschilden, hetgeen samenhing met de oppervlakte en het type zaadbomen in de directe omgeving, zullen ze hier apart worden besproken.

Kapvlakte 1, een kaalkap van voorheen Amerikaanse eik uit 1985 met een oppervlak van ca. 2,5 ha en in de directe omgeving zaadbomen van beuk, zomereik, wintereik en grove den, liep in enkele jaren geheel vol met grove den (Fig. 5.8). Negen jaar na kaalkap bedroeg het aantal zaailingen van grove den meer dan 20.000 per ha. Zonder hoefdieren trad er naast grove den tevens verjonging op van voornamelijk ruwe en zachte berk.

- Zonder hoefdieren ontwikkelt de kapvlakte zich tot een dicht grove dennenbos met enige menging van ruwe en zachte berk.
- Met hoefdieren wordt de verjonging van loofboomsoorten selectief weggevreten, resulterend in een eensoortig bos van grove den.

Kapvlakte 2, een kaalkap van voorheen Amerikaanse eik en fijnspar uit 1985 met een oppervlak van ca. 0,8 ha en in de directe omgeving zaadbomen van beuk, zomer-



Figuur 5.8.
Aanwezigheid van verjonging van boomsoorten (aantal individuen per ha) op een kapvlakte (2,5 ha) in de uitgangssituatie en drie en zes jaar later in de begraasde en de onbegraasde proefvlakken (exclosures).

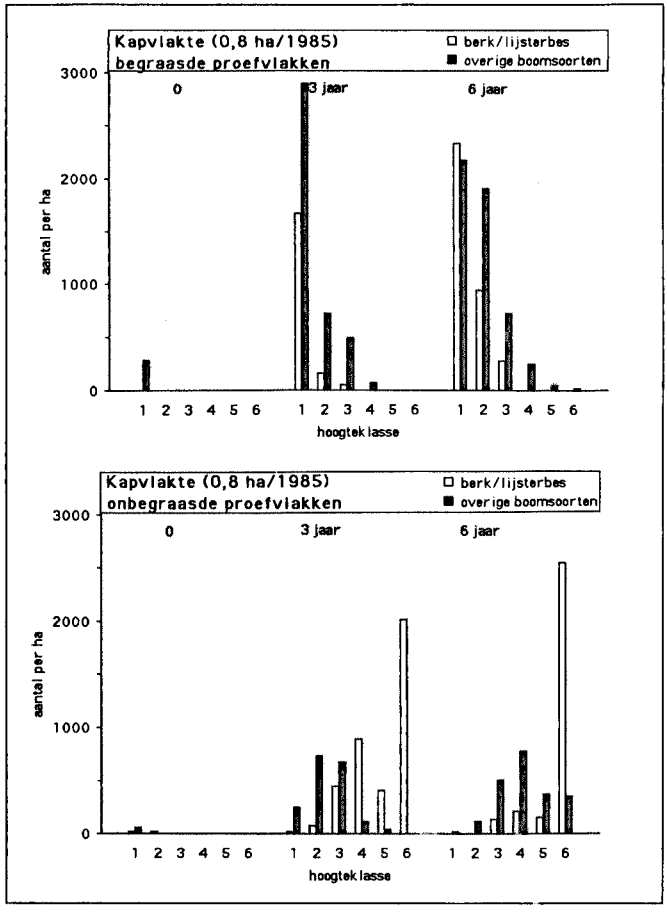
Al na enkele jaren was deze kapvlakte spontaan volgelopen met grove den.

eik en wilde lijsterbes, liep binnen de exclosure in enkele jaren geheel vol met vooral ruwe berk, wilde lijsterbes en verder met grove den en zomereik (Fig. 5.9). De totale dichtheid van de verjonging bedroeg na zes jaar ca. 5.600 individuen per ha, waarbij in de jaren daaropvolgend zelfdunning optrad. In de begraasde situatie trad ook veel verjonging op van dezelfde soorten, maar deze werd sterk begraasd en groeide (met uitzondering van grove den) nauwelijks uit boven de kruidlaag.

- Zonder hoefdieren zal de volgende generatie bos overwegend uit lichtminnende soorten bestaan. Op termijn zal de beuk deze voorverjonging geleidelijk gaan domineren en zal een volgende generatie bos bestaan uit beuk, gemengd met zomereik en wintereik.
- Met hoefdieren treedt weliswaar op grote schaal verjonging op van dezelfde soorten, maar alleen grove den en misschien beuk zullen hier bij de huidige graasdruk kans zien door te groeien.

Heide

De tien proefvlakken op de heide waren gelegen aan de noordrand van de Asselse



Figuur 5.9.
Aanwezigheid van verjonging van boomsoorten (aantal individuen per ha) op een kapvlakte (0,8 ha) in de uitgangssituatie en drie en zes jaar later in de begraasde en de onbegraasde proefvlakken (exclosures).

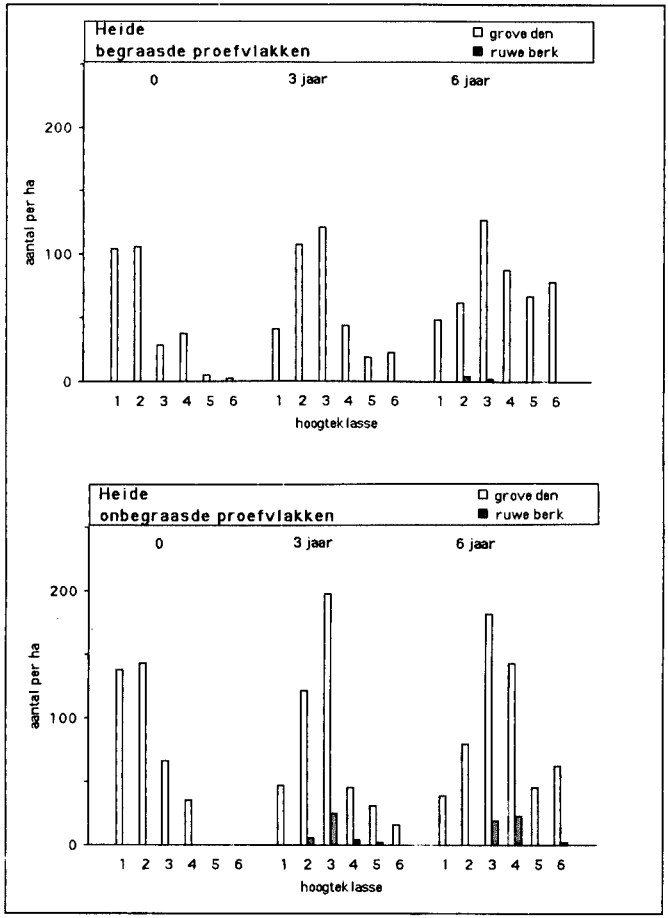
Kapvlakte met exclosure twee jaar nadat kaalkap had plaatsgevonden in 1985.

Dezelfde kapvlakte in 1990. Loofboomverjonging komt op gang in de exclosure.

Dezelfde kapvlakte in 1993. Uitbundige verjonging van voornamelijk loofboomsoorten in de exclosure terwijl daarbuiten de verjonging nog maar aarzelend op gang komt en in hoofdzaak bestaat uit grove den.

Heide, grenzend aan het boscomplex de Dassenberg. De heide bestaat hier in hoofdzaak uit struikheide en dopheide, die op veel plaatsen sterk is vergrast met pijpestrootje en bochtige smele. Het beheer van de heide bestond vóór 1987 uit regelmatig plaggen, maaien of branden. Op de plaatsen waar de proefvlakken zijn aangelegd, werden deze beheersmaatregelen achterwege gelaten. In vier van de tien proefvlakken kwam verjonging van in hoofdzaak grove den op gang (Fig. 5.10). Daar waar geen verjonging optrad, bedroeg de afstand tot de dichtstbijzijnde zaadbomen van grove den meer dan 85 m. Naar verwachting zal grove den zich uiteindelijk daar ook vestigen, al neemt dit wat meer tijd in beslag. Uitsluiten van de hoefdieren had tot gevolg dat naast grove den ook ruwe en zachte berk zich in beperkte mate konden vestigen.

- Zonder hoefdieren zal de heide op den duur vollopen met grove den met een geringe menging van ruwe berk, zachte berk en wilde lijsterbes.
- Met hoefdieren worden de loofboomsoorten selectief weggevreten maar zal de verbossing van de heide met grove den zich met dezelfde snelheid voltrekken.



Figuur 5.10.
Aanwezigheid van verjonging van boomsoorten (aantal individuen per ha) op de heide in de uitgangssituatie en drie en zes jaar later in de begraasde en de onbegraasde proefvlakken (exclosures).

Tabel 5.6.

Verwachtingen ten aanzien van de verjonging op de lange termijn (50-100 jaar) in verschillende begroeiingstypen in het Staatsdomein bij Het Loo zonder hoefdieren en bij handhaving van de huidige dichtheden van edelhert, ree en wild zwijn (voor dichtheden zie Tabel 5.3).

Begroeiingstype	Zonder hoefdieren	Handhaving huidige aantallen
dennenbos	**beuk**[1]**/wintereik** met voorverjonging[2] van lichtminnende soorten als zomereik, wilde lijsterbes en grove den	**grove den/beuk**
eikenbos	**beuk/wintereik** met voorverjonging van lichtminnende soorten als zomereik, ruwe berk en wilde lijsterbes	**beuk**
beukenbos	**beuk** in beperkte mate gemengd met wintereik	geen verjonging
Douglasbos	**Douglasspar** in beperkte mate gemengd met beuk	**Douglasspar** in zeer beperkte mate gemengd met beuk
open plekken (beukenbos)	**beuk** in beperkte mate gemengd met wintereik	**grove den**
open plekken (eikenbos)	**beuk/wintereik/zomereik**	**grove den**
kapvlakte[3]		
a. grote kaalslag (>1,0 ha)	**grove den** in beperkte mate gemengd met ruwe berk en wilde lijsterbes	**grove den**
b. beperkte kaalkap (<1,0 ha)	**beuk/zomereik/wintereik** met voorverjonging van lichtminnende soorten als ruwe berk, wilde lijsterbes en grove den	**grove den/beuk**
heide	**grove den** gemengd met ruwe berk en wilde lijsterbes	**grove den**

1 Voor een ontwikkeling waarin de beuk een rol speelt, is een voorwaarde dat er zaadbomen in de direkte nabijheid voorkomen.

2 Voorverjonging wordt hier gebruikt in de zin van verjonging met pioniersoorten in bestaand bos of op een bodem waar recentelijk bos geweest is.

3 De ontwikkelingen op kapvlakten zijn mede afhankelijk van de oppervlakte. Bij een oppervlak >1,0 ha zal meestal massale verjonging van grove den optreden.

Wanneer de hei niet intensief wordt beheerd door middel van plaggen of maaien, rukt het bos (grove den) op vanuit de bosrand.

Verwachtingen voor de langetermijn

In Tabel 5.6 wordt aangegeven welke ontwikkelingen er in de verschillende begroeiingstypen op grond van de waarnemingen in de proefvlakken, te verwachten zijn op een termijn van 50-100 jaar. Daarbij is rekening gehouden met de lichtbehoefte en de verspreidingsecologie van boomsoorten.

Verbraming en begrazing

Gewone braam is een soort die de laatste decennia sterk toeneemt in de ondergroei van het Nederlandse bos (Dirkse 1987). Bij vergelijking van exclosures en controleproefvlakken kwam duidelijk naar voren dat begrazing de uitbreiding van gewone braam in belangrijke mate tegenhield. Tabel 5.7 geeft de aantalsveranderingen van gewone braam in exclosures en controleproefvlakken sinds 1987. Na uitsluiting

Tabel 5.7.
Invloed van uitsluiting van begrazing op het voorkomen van braam (aantallen/ha) in het Staatsdomein bij Het Loo.

Categorie	Exclosures (onbegraasd)			Controleproefvlakken (begraasd)		
	t=0	3 jaar	6 jaar	t=0	3 jaar	6 jaar
dennenbos	434	1237	2594	258	99	120
eikenbos	6	297	530	-	6	6
beukenbos	-	39	39	-	-	-
Douglasbos	87	446	795	168	9	53
kapvlakten	-	2049	2194	35	150	141
'open plek'	-	-	-	-	-	-
heide	-	-	-	-	-	-

van de hoefdieren trad massaal verbraming op, met name op plaatsen waar veel licht de bodem bereikte zoals in het relatief open dennenbos en op de kapvlakten. Na zes jaar breidde de braam zich nog steeds uit. In de aanwezigheid van hoefdieren bleef het voorkomen van braam beperkt. Met name het ree speelt hierbij naar alle waarschijnlijkheid een belangrijke rol. Braam wordt gedurende het gehele jaar in aanzienlijke mate gegeten door het ree (Hosey 1984; Gill 1992; De Jong et al. 1995).

Veranderingen in de groeivorm van de verjonging

Methode

Teneinde de effecten van begrazing op de groei en groeivorm van struik- en boomsoorten te kunnen vaststellen, werden in de zomer van 1992/93 begraasde en onbegraasde individuen verzameld op diverse plaatsen op de Veluwe, te weten het Staatsdomein bij het Loo (exclosures en controleproefvlakken), het Deelerwoud, het Kootwijkerveen, en op de Utrechtse Heuvelrug bij Amerongen. Er werden individuen gemonsterd met een hoogte van 10-250 cm. Een individu werd aangemerkt als 'begraasd', wanneer de topscheut en meer dan 50% van de zijscheuten was bevreten. Wanneer de topscheut intact was en minder dan 25% van de zijscheuten was bevreten, werd een individu beschouwd als 'onbegraasd'. Om te bezien of het begrazingseffect afhankelijk was van de lichtcondities, werden er individuen verzameld van zowel beschaduwde als onbeschaduwde plekken. Bij een lichtniveau van <70% volledig daglicht werd gesproken van 'beschaduwd'. Van ieder individu werden de hoogte, de bovengrondse biomassa en de biomassaverdeling (droge stof) over bladeren, twijgen en stam bepaald. Tevens werd de leeftijd vastgesteld aan de hand van jaarringanalyse.

Effecten op de groeivorm

De gemonsterde exemplaren varieerden in leeftijd van 2 tot 26 jaar (Tabel 5.8). Het feit dat onder de oudste individuen, afhankelijk van de soort variërend in leeftijd van 12 tot 26 jaar (en niet groter dan 250 cm), ook exemplaren zaten die als 'onbegraasd' waren aangemerkt, maakt het waarschijnlijk dat deze individuen in het verleden ooit wel begraasd zijn geweest. Het effect van begrazing op hoogte en bovengrondse biomassa was bij alle soorten onafhankelijk van de lichtcondities. Om die reden zijn de effecten gemiddeld over de exemplaren van beschaduwde en onbeschaduwde standplaatsen. Teneinde per soort het effect op de groei, gemiddeld over de verschillende leeftijden te kunnen bepalen, werden regressielijnen berekend tussen de leeftijd en de diverse gemeten parameters. De resultaten daarvan staan samengevat in Tabel 5.8. Het effect van begrazing op de hoogte en bovengrondse biomassa bedroeg gemiddeld respectievelijk 28-50% en 18-55%. De grootste effecten werden gevonden bij wilde lijsterbes en zomereik, allebei soorten die zeer geliefd zijn bij ree en in mindere mate bij het edelhert. Begrazing resulteerde bij alle soorten in een verschuiving van de bovengrondse biomassa in de richting van meer twijgen en minder bladeren. Het aandeel van de stam in de totale biomassa werd veel minder beïnvloed. Bij beuk

Tabel 5.8.

Respons van enkele struik- en boomsoorten op begrazing door hoefdieren. Aangezien het graaseffect bij geen van de soorten afhankelijk was van de lichtcondities, zijn de waarden voor beschaduwde en onbeschaduwde exemplaren gemiddeld.

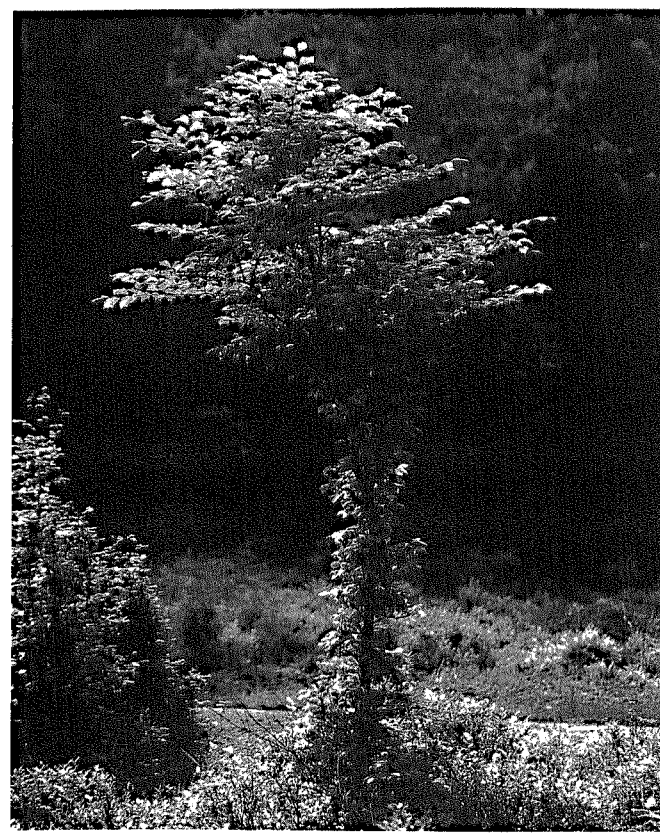
Plantensoort	Aantal (n)	Leeftijd (min-max) in jaren	Effect op hoogte	Effect op bovengrondse biomassa	Verandering in groeivorm % blad	% twijg	% stam
wilde lijsterbes	52	3-17	-50%	-45%	-60	+100	-10
sporkehout	47	2-14	-43%	-18%	-10	+2	+2
ruwe berk	62	2-12	-28%	-53%	-40	+30	-8
zomereik	49	4-15	-41%	-55%	-30	+20	+5
beuk	69	3-26	-30%	-35%	-50	+30	-10

Voor een uitvoerige beschrijving van dit onderzoek wordt verwezen naar Van Hees et al. (1996).

Typische 'bonsai'-groeivorm van een begraasde beuk. Dit ontstaat door herhaald afvreten waardoor een dichte vertakking ontstaat.

en bij wilde lijsterbes kon een verschuiving in de richting van respectievelijk meer en minder relatieve stambiomassa worden vastgesteld.

De resultaten maken duidelijk dat een groot deel van de bovengrondse biomassa door hoefdieren kan worden verwijderd zonder dat de jonge individuen van struiken en bomen daardoor het loodje leggen. De groeivorm past zich aan (minder blad en meer twijgen) en gaat lijken op een 'bonsai'. Bij soorten die geen chlorofyl in het bastweefsel hebben is een minimale hoeveelheid blad nodig teneinde te kunnen beschikken over voldoende onderhoudsenergie. Het spreekt voor zich dat bij verdergaande verwijdering van bladbiomassa door begrazing er een punt zal worden bereikt waarbij het bladoppervlak te gering wordt om voldoende energie voor het onderhoud te leveren. Op het moment dat de reserves zijn verbruikt, zal de plant afsterven. De 'kritische bladbiomassa' verschilt per soort en is voor eik en beuk in het onderhavige onderzoek experimenteel vastgesteld (Jorritsma, in voorb.). Een reductie in hoogtegroei en een verandering van de verdeling van biomassa over blad, twijg en stam heeft ook zijn uitwerking op het competitief vermogen van jonge individuen (Roth & Suchant 1993). Dit effect zal sterker zijn naarmate de lichtbeschikbaarheid geringer is. Een schaduwtolerante soort als de beuk is daarbij in het voordeel.



Intensief begraasde beuk die, eenmaal boven de graaslijn, kan doorgroeien.

Veranderingen in de kruidlaag in aan- en afwezigheid van hoefdieren

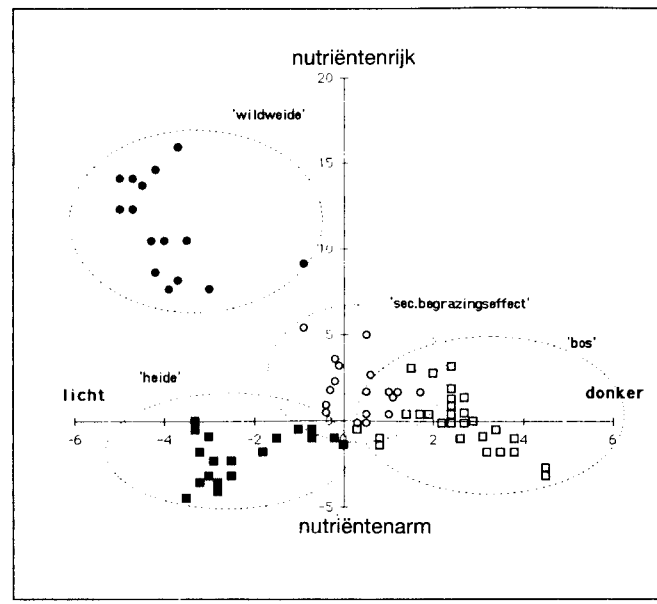
Vegetatieopnamen

Behalve naar de bosverjonging, is er gekeken naar de ontwikkelingen van de kruidlaag in de begraasde en onbegraasde delen. Een van de heideproefvlakken lag deels op een voormalige wildweide. In 1988, 1991 en 1994 is de korte vegetatie geïnventariseerd volgens Tansley (1965). Voor een volledige beschrijving van methode en resultaten wordt verwezen naar Slim & Kuiters (in voorb.). In de onderzoekperiode werden in totaal 103 verschillende soorten hogere planten aangetroffen.

Clustering, gradiënten en begrazingseffecten

De vegetatieopnamen zijn op diverse wijzen bewerkt, waarbij is getracht een antwoord te vinden op de volgende vragen:

- welke vegetatietypen zijn er te onderscheiden op basis van plantensoorten in de kruidlaag?
- is er na zes jaar tussen de onbegraasde exclosures en de begraasde proefvlakken een verschil in floristische samenstelling van de kruidlaag, op basis van het voorkomen van hogere plantensoorten en hun abundantie?
- welke milieufactoren zijn verantwoordelijk voor de verschillen in kruidlaagsa-



Figuur 5.11.
Hoofdfactoren verantwoordelijk voor verschillen in de soortensamenstelling van de kruidlaag van de 25 proefvlakken in het Staatsdomein bij Het Loo. De analyse is uitgevoerd met CANOCO. As 1 is een gradiënt van meer naar minder licht; as 2 is een gradiënt van minder naar meer nutriënten. De verschillende plantensoorten kunnen worden gegroepeerd in 'heide' (bv. struikheide, dopheide, veenbies, ~~groot~~ warkruid), 'bos' (bv. adelaarsvaren, brede stekelvaren, dalkruid, grasmuur), 'wildweide' (bv. vogelmuur, veldbeemgras, veld-ereprijs, liggende vetmuur) en 'secundair begrazingseffect' (bv. schapezuring, gewoon struisgras, gladde witbol, pitrus), aangegeven met verschillende symbolen.

menstelling, en in het bijzonder, welke rol speelt daarbij de factor begrazing?
- in welke richting treden er gedurende de onderzoekperiode veranderingen op in de kruidlaagsamenstelling en welke rol speelt de factor begrazing hierbij?

Op basis van hun floristische samenstelling konden de vijftien proefvlakken in het bos worden gerekend tot een (deels gedegradeerd) Wintereiken-Beukenbos. De tien proefvlakken op de heide behoorden tot de Struikhei-Stekelbremassociatie en de Struikhei-Bosbesassociatie. Clusteranalyse met het programma TWINSPAN (Hill 1979) leverde vier hoofdtypen: kaal beukenbos, overig bos, kapvlakte en heide. Tabel 5.9 geeft een overzicht van de meest algemene soorten in deze hoofdtypen in 1988.

Tabel 5.9.
Belangrijkste kruidlaagsoorten in de vier hoofdtypen in de uitgangssituatie in 1988 (onderscheiden in de 25 proefvlakken op grond van clusteranalyse). Het betreft gemiddelde scores van de abundantie op basis van een 9-delige schaal naar Tansley (1965); één tot enkele exemplaren (1), hier en daar voorkomend (3), regelmatig voorkomend (5), veel voorkomend (7) en dominant (9); waarden <1,0 zijn weggelaten.

	HOOFDTYPE			
Plantensoort	kaal beukenbos	overig bos	kapvlakte	heide
bochtige smele	1,3	7,3	5,5	6,2
blauwe bosbes		6,8	3,8	5,0
pijpestrootje		3,2	5,8	6,0
liggend walstro		3,2		
rode bosbes		2,5	3,5	5,2
zomereik		2,2		
adelaarsvaren		1,7		
wilde lijsterbes		1,6		
Douglasspar		1,6		
pilzegge		1,5	5,8	1,6
beuk	6,5			
schapezuring			5,8	
struikheide			5,0	8,2
gewoon struisgras			5,0	1,2
veelbloemige veldbies			4,3	
grove den			3,8	1,4
gewone dopheide				6,5
zwarte zegge				1,7

Hoefdieren en kleine zoogdieren

De invloed van hoefdieren op de verjonging van struik- en boomsoorten en daarmee op de structuur van de ondergroei, heeft ingrijpende gevolgen voor de levensomstandigheden van andere diersoorten in het bos. Zo is bijvoorbeeld van muizen bekend dat ze sterk reageren op veranderingen in de vegetatiestructuur (Putman et al. 1989).
In de proefvlakken van het Staatsdomein bij Het Loo zijn de veranderingen in het voorkomen van soorten en aantallen muizen onderzocht nadat in 1987 de exclosures zijn aangelegd. In de vroege zomer van 1988 en 1993 werden in een deel van de proefvlakken (n=12) gedurende één maand soorten en aantallen muizen vastgesteld door middel van 'life traps'. Voor een uitgebreide beschrijving van het onderzoek wordt verwezen naar Hazebroek et al. (1995).

In totaal werden er een zestal muizensoorten aangetroffen (Tabel 5.10). In de uitgangssituatie was er geen significant verschil tussen exclosures en controleproefvlakken in soorten en aantallen muizen. Vijf jaar later werden er in de exclosures veel meer muizen gevangen dan in de controleproefvlakken ($P<0,05$). Verschillen tussen exclosures controleproefvlakken waren gecorreleerd aan verschillen in structuurkenmerken van kruid- en struiklaag, ontstaan als gevolg van uitsluiting van hoefdieren. Jonge opslag van bomen en struiken schiep blijkbaar gunstige omstandigheden voor muizen, zowel wat betreft voedsel als dekking.

Tabel 5.10.
Soorten en aantallen muizen gevangen in de exclosures (n=12) en de controleproefvlakken (n=12) in 1988 en in 1993.

	Exclosures (onbegraasd)		Controleproefvlakken (begraasd)	
Muizensoort	t=0	5 jr	t=0	5 jr
bosmuis	157	99	100	55
rosse woelmuis	2	41	3	5
aardmuis	5	34	5	1
dwergspitsmuis	1	-	-	-
veldmuis	-	-	1	-
dwergmuis	-	1	-	-
totaal	165	175	109	61

De belangrijkste conclusie was dat na zes jaar uitsluiting van begrazing er (nog) geen grote verschillen vielen te constateren in de floristische samenstelling van de kruidlaag. Na zes jaar verschilden begraasde en onbegraasde delen van elkaar bij slechts vijf van de in totaal 25 proefvlakken, waarvan 4 op de heide. In 1987 waren er drie proefvlakken die significante verschillen lieten zien tussen exclosure en referentie, waarvan één op de heide.

Welke milieufactoren verantwoordelijk waren voor de verschillen in de soortensamenstelling van de kruidlaag werd onderzocht met behulp van het programma CANOCO (Ter Braak 1988). De resultaten wezen uit (Fig. 5.11) dat 'licht' de belangrijkste en 'nutriëntenrijkdom' de tweede factor is. Deze laatste factor is ook te interpreteren als 'milieudynamiek' verband houdend met secundaire begrazingseffecten zoals wroeten, betreding en bodemverwonding. Als derde factor kwam 'microklimaat' naar voren in termen van droog/vochtig en warm/koel. Pas daarna speelde 'vraat' een rol van betekenis.

Vergelijking van de kruidlaagsamenstelling van de proefvlakken in de tijd (1988 versus 1991 en 1994), eveneens uitgevoerd met CANOCO, maakte duidelijk dat de 'heide' veranderde in de zin van 'nutriëntrijker' en 'donkerder' wordend, hetgeen kon worden toegeschreven aan de verbossing met grove den. Het hoofdtype 'kapvlakte' werd 'nutriëntarmer' en 'donkerder', samenhangend met een afnemende mineralisatiesnelheid van de strooisellaag en de verbossing. Het hoofdtype 'kaal beukenbos' werd 'lichter' en 'nutriëntrijker', samenhangend met het ontstaan van stormgaten in 1990. Het hoofdtype 'overig bos' veranderde het minst. In deze tijdanalyse bleek er geen verschil tussen exclosures en controleproefvlakken, in die zin dat de veranderingen zoals hiervoor geschetst voor de onbegraasde en begraasde situaties in dezelfde richting verliepen. Hieraan kan de conclusie worden verbonden dat de autonome ontwikkelingen in de kruidlaag kennelijk belangrijker waren dan de invloed van begrazing.

Conclusies en implicaties voor het beheer

Een vergelijking van de vegetatieontwikkeling in de exclosures in het Staatsdomein bij Het Loo, waar hoefdieren voor bepaalde tijd werden uitgesloten, en aangrenzende proefvlakken die wel werden begraasd, laat zien dat edelhert, ree en wild zwijn bij de huidige dichtheden overeenkomend met een totale graasdruk van ca. 60 kg drogestofconsumptie per ha/jaar, een sterk remmende invloed uitoefenen op de spontane verjonging van de meeste struik- en boomsoorten, de naaldboomsoorten uitgezonderd. Door de hoefdieren geprefereerde soorten als zomereik, wintereik, ruwe berk, zachte berk en wilde lijsterbes slagen er bij de huidige graasdruk vrijwel nergens in boven te graaslijn uit te groeien en zullen in een volgende generatie bos vrijwel geheel ontbreken. Van de loofboomsoorten lijkt alleen de beuk het in de huidige omstandigheden te redden. Naaldboomsoorten als grove den, Douglasspar en Japanse lariks worden weliswaar begraasd door de hoefdieren maar

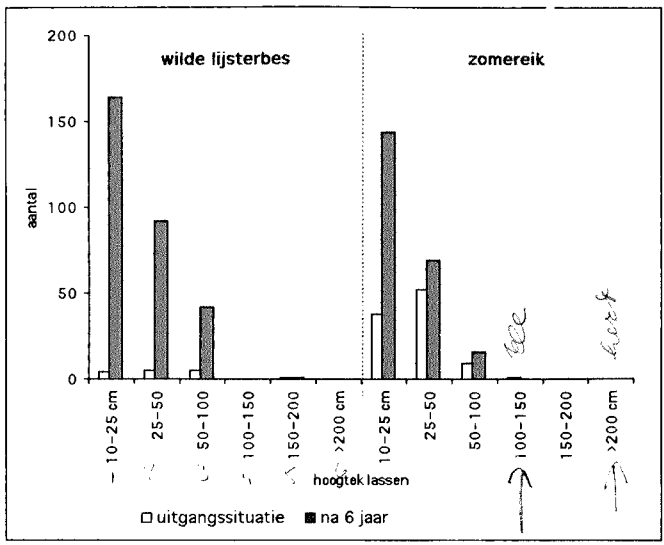
Verjonging krijgt massaal een kans wanneer er een gat in het kronendak ontstaat.

slagen erin, met een groeivertraging van hooguit enkele jaren, uit te groeien tot boven de graaslijn.

Begrazing leidt in de huidige situatie in alle gevallen op termijn naar min of meer eensoortig bos van relatief vraatongevoelige soorten als grove den (heide, kapvlakten en in open plekken), beuk (onder grove den, eik, beuk) of Douglasspar (onder Douglas). In de afwezigheid van hoefdieren gaat de ontwikkeling op de meeste plaatsen in de richting van een Wintereiken-Beukenbos met een voorverjonging van lichtminnende soorten als ruwe berk, wilde lijsterbes, zomereik en grove den. Op termijn zullen deze soorten het echter afleggen in de concurrentie met de schaduwtolerante beuk en wintereik. Indien er geen zaadbomen van beuk in de directe omgeving aanwezig zijn, zal dit stadium van overwegend lichtminnende soorten lange tijd kunnen standhouden waarbij zomereik (en eventueel wintereik) zullen domineren.

De verlaging van de graasdruk in het Staatsdomein door sterke verlaging van de wildstand in de periode voorafgaande aan dit onderzoek, heeft op veel plaatsen weliswaar geresulteerd in een toename van het aantal individuen in de verjonging, maar de graasdruk blijkt nog dermate hoog dat deze verjonging nauwelijks de kans krijgt boven de graaslijn uit te groeien. Figuur 5.12 geeft ter illustratie de veranderingen in de aantallen per hoogteklasse van wilde lijsterbes en zomereik over zes jaar (1988-1994), in de 25 proefvlakken. Het feit dat vrijwel geen enkel individu van zomereik en wilde lijsterbes, twee favoriete soorten in het menu van het ree (Hazebroek & Groot Bruinderink 1995), boven de 100 cm uitgroeit, is in dit verband een aanwijzing dat de invloed van met name het ree aanzienlijk is. Van de loofboomsoorten slaagt alleen beuk erin bij de huidige graasdruk boven de graaslijn van zowel ree (150 cm) als edelhert (200 cm) uit te groeien en ondervindt in deze ontwikkelingsfase dientengevolge weinig concurrentie van andere loofboomsoorten.

In dit verband dringt zich de vraag op tot welk niveau de graasdruk verder zou moeten worden verlaagd om verjonging van zomereik en wintereik meer kans van



Figuur 5.12.
De gemiddelde hoogteklassenverdeling van wilde lijsterbes en zomereik in het Staatsdomein bij Het Loo (gegevens van 25 proefvlakken) in 1988 (uitgangssituatie) en 6 jaar na het verlagen van de graasdruk van van ca. 300 naar 60 kg drogestofconsumptie per ha/jaar.

slagen te geven. Deze vraag is niet eenvoudig te beantwoorden omdat er geen lineair verband bestaat tussen de graasdruk en de mate waarin verjonging wordt onderdrukt. Er zijn eerder aanwijzingen dat bij lagere hoefdierdichtheden de verjonging slechts in beperkte mate wordt beïnvloed, min of meer onafhankelijk van de dichtheid, maar dat vanaf een bepaalde drempelwaarde de effecten meer dan lineair toenemen (Putman 1996a). Niettemin worden er in hoofdstuk 9 enige vuistregels gegeven voor hoefdierdichtheden en de kans dat loofboomsoorten zich kunnen ontwikkelen.

Uitsluiting van begrazing resulteert op de korte termijn weliswaar tot markante verschillen in vegetatieontwikkeling, maar op termijn gaan er binnen een exclosure ook andere mechanismen een rol spelen die de verdere ontwikkeling bepalen, zoals verandering van het microklimaat in de kruid- en struiklaag, zelfdunning en hogere dichtheden van kleine grazers (waaronder muizen; zie het kader *Hoefdieren en kleine zoogdieren*), die een niet te onderschatten invloed hebben op de verjonging. Zo werd in de exclosures op diverse plaatsen verjonging aangetroffen van met name wilde lijsterbes, die aan de basis geheel of gedeeltelijk door muizen was geschild. Dit kan op termijn alsnog tot sterfte leiden. Om die reden blijft het nuttig om exclosures over een lange periode te handhaven om juist de secundaire effecten te kunnen vaststellen.

De gevolgde proefopzet met niet-selectieve rasters van ruim 2 m hoog maakt het niet mogelijk onderscheid te maken tussen edelhert, ree en wild zwijn, wat betreft hun invloed op de spontane bosverjonging. Bij de huidige aantallen in het onderzoekgebied van ca. 60 edelherten en 80 reeën bedraagt de graasdruk respectievelijk 32 en 15 kg drogestofconsumptie per ha/jaar, samenhangend met verschillen in lichaamsgewicht en specifieke onderhoudsenergie (Tabel 5.3). Bij edelherten bestaat het menu voor een aanzienlijk groter deel dan bij reeën uit niet-houtige soorten zoals grassen en blauwe bosbes (Groot Bruinderink & Hazebroek 1995a), zoals reeds in hoofdstuk 3 is uiteengezet. Met name in voorjaar en zomer bestaat het menu van reeën voor het merendeel uit knoppen en bladeren van loofboomsoorten (Hazebroek & Groot Bruinderink 1995). Dit maakt het waarschijnlijk dat de reeën in het gebied thans een relatief grote invloed op de bosverjonging uitoefenen. Grote delen van het bos in het Staatsdomein zijn sinds 1987 onderworpen aan een zogenaamd omvormingsbeheer (Platje 1988). Daartoe zijn op tal van plaatsen, met name in het boscomplex Dassenberg, gaten gemaakt om de spontane verjonging in een kleinschalig mozaïek te stimuleren. Zoals uit het voorgaande duidelijk mag zijn geworden, komt deze verjonging nauwelijks van de grond, vanwege de nog altijd hoge graasdruk. Als men in het gebied de verjonging van loofboomsoorten, in het bijzonder van zomer- en wintereik, op korte termijn een kans wil geven, dan lijkt een (tijdelijke) verlaging van het aantal edelherten en reeën de aangewezen weg.

Wroeten door het wilde zwijn en de gevolgen voor bodem en bosverjonging

G.W.T.A. Groot Bruinderink, E. Hazebroek & H. van der Voet

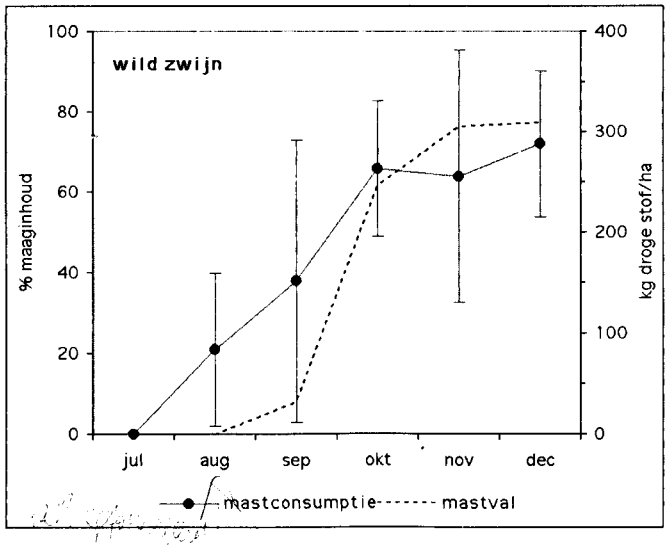
Het wilde zwijn neemt onder de hoefdiersoorten een bijzondere plaats in. Meer dan de andere hoefdieren benut deze soort vooral ondergrondse voedselbronnen, die bemachtigd worden met wroeten. Meestal gebeurt het wroeten oppervlakkig waarbij bladeren of naalden slechts opzij worden geschoven, maar plaatselijk kan dit ook dieper gebeuren waarbij het bodemprofiel 'op zijn kop' wordt gezet. Hiermee wordt het proces van bodemvorming in de tijd teruggeplaatst en worden groeiplaatscondities, in het bijzonder voor de bosverjonging, ingrijpend veranderd. Daarmee heeft het wilde zwijn een andersoortig effect op bosverjonging dan de overige hoefdiersoorten. Dit rechtvaardigt een apart hoofdstuk voor het wilde zwijn, waarin verteld wordt waar en wanneer wilde zwijnen bij voorkeur wroeten en welk effect dit heeft op de spontane bosverjonging.

Inleiding

Waarom wroeten wilde zwijnen?

Het bijzondere van wilde zwijnen in vergelijking tot andere hoefdieren is hun wroetgedrag dat gericht is op het bemachtigen van voedsel op en vooral in de bodem. Zwijnen verraden hun aanwezigheid door over kleinere of grotere oppervlakten de bodem 'op zijn kop te zetten', met als gevolg veranderingen in de bodemstructuur en de vegetatie (Falinski 1986). Een gesloten grasmat kan na bezoek van een rotte zwijnen eruitzien alsof er geploegd is. Wroeten is gericht op het bemachtigen van plantaardig of dierlijk voedsel dat daar meestal slechts gedurende een deel van het jaar aanwezig is. In de gebieden in ons land waar nog wilde zwijnen voorkomen (Veluwe, Meinweg) gaat het om mast, insectenlarven, regenwormen en plantenwortels. Mast,

Door wilde zwijnen opgewroete, deels ontwortelde jonge beuken.



Figuur 6.1.
De consumptie van beukennootjes door het wilde zwijn (als volumepercentage van de maaginhoud) in relatie tot het seizoensafhankelijke aanbod van beukenmast.

dat in hoofdzaak wordt gegeten in herfst en winter (Fig. 6.1), wordt over het algemeen zodanig fijngemalen dat in de uitwerpselen geen kiemkrachtige zaden aanwezig zijn. Zwijnen spelen derhalve geen rol bij de zaaddispersie van de eik of de beuk. Insectenlarven en regenwormen behoren ook tot het voedsel. De larven zijn meestal emelten of engerlingen. Het vermelden waard is de vondst van 56 larven en poppen van het vliegend hert, in de maag van een zes maanden oud biggetje in het Staatsdomein bij Het Loo (Groot Bruinderink et al. 1994). Het kan ook gaan om voedsel waaraan op bepaalde momenten in het jaar een verhoogde behoefte is, zoals in de nawinter wortels van jonge boompjes of van adelaarsvaren. Op zoek naar wortelstokken van adelaarsvaren, leggen wilde zwijnen vaak over een groot oppervlak de minerale bodem bloot. Aangezien adelaarsvaren lichtminnend is, gebeurt dit voornamelijk in oudere opstanden van grove den en zomereik. Overigens is de adelaarsvaren, een soort die door beschaduwing remmend werkt op de bosverjonging (Fanta 1982), goed bestand tegen wroeten. De consumptie van de wortels van jonge beukjes in de winter van slechte mastjaren is op de Veluwe een bekend verschijnsel. Dit is ook waargenomen bij jonge eikjes (Dengler 1994).

Het cyclische patroon waarmee veel bostypen worden bewroet, kan in het licht van het bovenstaande worden verklaard (Falinski 1986). Door hun uitgesproken voorkeur voor boomzaden en (wortels van) zaailingen en jonge boompjes, voedselbronnen die relatief rijk zijn aan eiwitten en nutriënten, selecteren wilde zwijnen op voedselbronnen die een directe relatie hebben met spontane bosverjonging (Meynhardt 1980; Falinski 1988; Eiberle 1989; Putman et al. 1989; Shimoda et al. 1994).

De kiembed-hypothese

Het wroeten door wilde zwijnen heeft uiteenlopende gevolgen voor de bodem, afhankelijk van de wroetintensiteit en het bodemtype (Israëls 1991). Door het wroeten kunnen de verschillende horizonten in de bosbodem vermengd raken (Bratton

1975), op korte termijn resulterend in een versnelling van de decompositie en mineralisatie van organisch bodemmateriaal. Dit leidt tot lagere gehalten organische stof en een verhoogde beschikbaarheid van voedingsstoffen (Tisdell 1982; Packham & Harding 1982; Lacki & Lancia 1983, 1986; Mann 1986). Op termijn zal de uitspoeling van nutriënten worden versterkt en daarmee de ruimtelijke bodemheterogeniteit vergroot (Singer et al. 1984). Door deze effecten op de bodem zal wroeten tevens in belangrijke mate doorwerken op de plantengroei, in het bijzonder de bosverjonging (Packham & Harding 1982; Jackson & Caldwell 1993; Robertson et al. 1993). Spontane verjonging van eik en beuk vormt de basis voor de verloofing van het Veluwse bos (zie hoofdstuk 5) en de totstandkoming van de Potentieel Natuurlijke Vegetatie (Van der Werf 1991). Volgens literatuurbronnen leidt het blootleggen van de minerale ondergrond door wilde zwijnen tot een geschikt kiembed voor diverse boomsoorten (o.a. Westhoff 1967). Deze zogenaamde kiembed-hypothese is echter nooit met onderzoekresultaten gestaafd.

Iedere boomsoort stelt voor kieming en vestiging specifieke eisen aan de bodem. Van de beuk is bekend dat een eenmalige bodembewerking vóór de zaadval, waarbij het dichte haarwortelnet van de moederbomen wordt doorbroken, de bodemvegetatie wordt verwijderd en ruwe, amorfe humus wordt vermengd met de minerale bodem, een gunstig effect heeft op de overleving en kieming van het zaad. Afhankelijk van de groeiplaats heeft dit tevens gevolgen voor het aantal zaailingen in de jaren daarna (Huss 1964; Van Tol 1979; Oosterbaan & Van Tol 1984; Van Hees 1984). Het is aangetoond dat beuken op intensief wroeten reageren met een snellere

Wild zwijn

groei (Lacki & Lancia 1986). Iets dergelijks is ook gevonden bij de fijnspar (Andrezejewski & Jezierski 1978; Erl 1980) en is toegeschreven aan versnelde decompositie en verhoogde doorluchting van de bodem. Het effect van (eenmalig) wroeten zou in geval van de beuk ook positief kunnen uitpakken voor de verjonging wanneer de zwijnen een goed kiembed aanleggen. Falinski (1986) vond een dergelijk positief effect van wroeten op de natuurlijke regeneratie van bos in het Dennen-Eikenbos en het Linden-Haagbeukenbos in het Bialowieza nationaal park in Polen.

De eik daarentegen kiemt het best wanneer de eikels onder het strooisel liggen of in een mat van bochtige smele, aangezien er anders teveel vochtverlies optreedt (Shaw 1968; 1974). Eikenzaailingen kunnen echter ook nadeel ondervinden van de aanwezigheid van een dichte grasmat, vermoedelijk vanwege wortelconcurrentie (Shaw 1974). Het blootleggen van de minerale bodem door wroeten kan dus voor de kieming en vestiging van eik heel anders uitpakken dan voor beuk.

Hoewel de grove den wel kiemt in een bosbodem met een begroeiing van blauwe bosbes, vossenbes en bochtige smele, slaagt zij er slechts matig in zich te midden van een dergelijke ondergroei te vestigen, waarschijnlijk als gevolg van concurrentie om water en licht. Vandaar dat vestiging van deze pioniersoort op de heide, een kaalslag, en vegetatieloze strooisellaag of op minerale grond meer kans van slagen heeft (Fanta 1982; Kuper 1994). Dit laatste geldt ook voor ruwe berk en Amerikaanse vogelkers (Eijsackers & Van den Ham 1990). Wroeten zou de voorwaarden voor kieming van deze soort dus verbeteren.

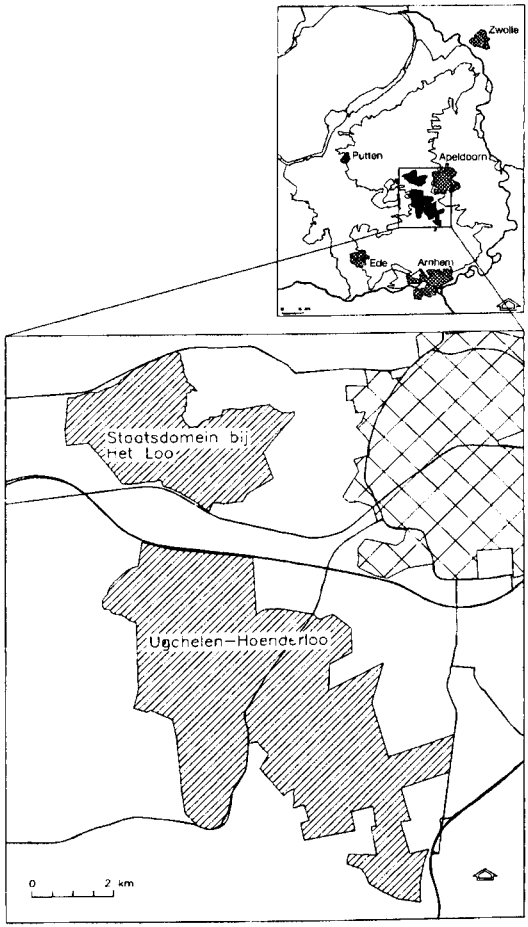
Uit het voorafgaande mag duidelijk zijn dat in de verschillende eisen die boomsoorten stellen aan de condities voor kieming en vestiging en de uiteenlopende wijze waarop zwijnen bodemeigenschappen door wroeten kunnen beïnvloeden, een deel van de verklaring besloten ligt van de vaak tegenstrijdige onderzoekuitkomsten (Israëls 1991). Een belangrijke tekortkoming in dit type van onderzoek is dat veelal wordt verzuimd aan te geven wat voor soort wroeten het betrof, oppervlakkig dan wel diep tot in de minerale bodemlaag, maar ook in welk seizoen (Falinski 1986). Daarnaast worden er vaak uitspraken gedaan over de relatie tussen wroeten en bosverjonging, waarbij positieve- en negatieve effecten naast elkaar worden gezet en het nettoresultaat als 'indifferent' wordt aangemerkt (Van Vuure 1985). Vaak wordt aan de veelal anekdotische waarnemingen een algemene geldigheid toegekend.

Wroetonderzoek

Onderzoekvragen

Om een duidelijk beeld te krijgen van de effecten van wroeten door wilde zwijnen op bodem en op de spontane verjonging van bos op arme zandgrond is een onderzoek opgezet waarbij getracht is de volgende vragen te beantwoorden:

a) hoe ziet de frequentie en het soort wroeten eruit in de loop van het jaar?
b) hangt de frequentie van wroeten samen met factoren als bostype, beschikbaarheid van mast, dikte van de strooisel-(L), fragmentatie-(F) of humus-(H)horizont, dan wel met de mate van beworteling van de bodem?



Figuur 6.2.
Geografische ligging van de onderzoeklocaties waar het wroetonderzoek is uitgevoerd.

c) is er een effect van wroeten op de zuurgraad van de bodem (pH), het gehalte aan organische stof en stikstof in de bovenste bodemlaag?
d) bestaat er een verband tussen wroeten en de mate van bosverjonging en is er een verschil in effect tussen eenmalig dan wel herhaaldelijk wroeten?

Beschrijving van de onderzoeklocaties

Het onderzoek vond plaats in de periode van 1991 tot 1995 in het Staatsdomein bij Het Loo (1200 ha) en de boswachterij Ugchelen/Hoenderloo (3800 ha). Beide boswachterijen liggen in het centrale gedeelte van de Veluwe (Fig. 6.2). De bodem bestaat er overwegend uit holt- en haarpodzolen met grof zand. Daarnaast komen haarpodzolen voor met leemarm en zwak lemig zand en duinvaaggronden. Een beperkt gedeelte bestaat uit veldpodzolen met leemarm en zwak lemig, fijn zand. Enkeerdgronden werden aangetroffen op de wildweiden. Het totale onderzoekgebied (beide boswachterijen) bestond voor ongeveer een kwart uit heide met als kenmerkende soorten struikheide, gewone dopheide, vossebes, blauwe bosbes, bochtige smele en pijpestrootje, en voor het overige deel uit bos van verschillende samenstel-

Tabel 6.1.
Vegetatiesamenstelling van de boswachterijen Staatsdomein bij Het Loo en Ugchelen-Hoenderloo. Ecotooptypen zijn weergegeven in procenten van het totale oppervlak (5000 ha); N geeft hei aantal transecten per ecotooptype.

Ecotooptype		%	N
bos (totaal)		72,9	121
grove den	41,3		20
eik	8,9		20
Douglasspar	7,3		16
beuk	6,3		20
Japanse lariks	4,6		17
fijnspar	2,7		10
Amerikaanse eik	1,8		18
wildweide		0,3	4
heide		26,8	8
totaal		100,0	133

ling (Tabel 6.1). De kruidlaag bestond in de bosgedeelten voornamelijk uit bochtige smele en blauwe en rode bosbes. Gedurende de onderzoekperiode bedroeg de voorjaarsdichtheid van wilde zwijnen 3 tot 4 dieren per 100 ha en werden de dieren niet bijgevoerd. Het onderzoekgebied kan, gelet op overheersende bodemtypen, de verhouding heide/bos, de bossamenstelling naar soort en leeftijd en de dichtheid aan wilde zwijnen worden beschouwd als representatief voor het Veluwse bos-/heidelandschap.

Wroeten in naald- en loofbossen

Om te kunnen vaststellen wanneer en vooral waar wilde zwijnen bij voorkeur wroeten, zijn er transecten uitgezet in bos, heide en wildweide, hierna aangeduid als 'ecotooptype'. In het bos zijn eensoortige opstanden uitgekozen van eik (wintereik en zomereik), Amerikaanse eik, beuk, grove den, Douglasspar, fijnspar en Japanse lariks met een leeftijd van veertig jaar of ouder. De plaats van de transecten werd willekeurig gekozen. Ieder transect bestond uit een proefstrook van 40 x 4 m, waar gedurende een periode van twee jaar, tweewekelijks werd gekeken of er door zwijnen recent was gewroet en zo ja, waar dit wroeten uit bestond. Verder werd de fractie bepaald van het totale oppervlakte van het transect dat was bewroet. Er werden in oplopende mate van 'bodemverwonding' drie typen van wroeten onderscheiden:

a) strooiselwroeten; oppervlakkig in de strooisellaag, waarbij slechts bladeren/naalden opzij zijn geschoven

Voorbeeld van oppervlakkig wroeten in de strooisellaag.

Wroeten tot op de minerale bodem, waarbij de organische bovenlaag wordt verwijderd en de minerale grond wordt blootgelegd.

Wortels van adelaarsvaren zijn een goede voedselbron voor het wilde zwijn en resulteert in wroeten tot in de minerale bodem.

b) humuslaagwroeten; strooisel-, fragmentatie en humuslaag zijn omgewroet tot aan de minerale bodem
c) wroeten tot in de minerale bodem; de gehele organische bodemlaag is omgewerkt en er is gewroet tot in de minerale bodem.

De wroetgegevens zijn samengevat per seizoen, waarbij drie seizoenen zijn onderscheiden, gebaseerd op de verschillende ontwikkelingsfasen van zowel de vegetatie als van de zwijnen (Tabel 6.2). Gedurende de onderzoekperiode was de herfst van het eerste jaar mastarm en die van het tweede jaar mastrijk.

Resultaten

Uit het onderzoek komt heel duidelijk naar voren dat zwijnen een voorkeur hebben voor het wroeten in loofbos (Fig. 6.3). Met name in eikenbos wordt veel gewroet. In naaldbos wordt wel gewroet, maar de activiteit is hier veel lager. De heide is voor

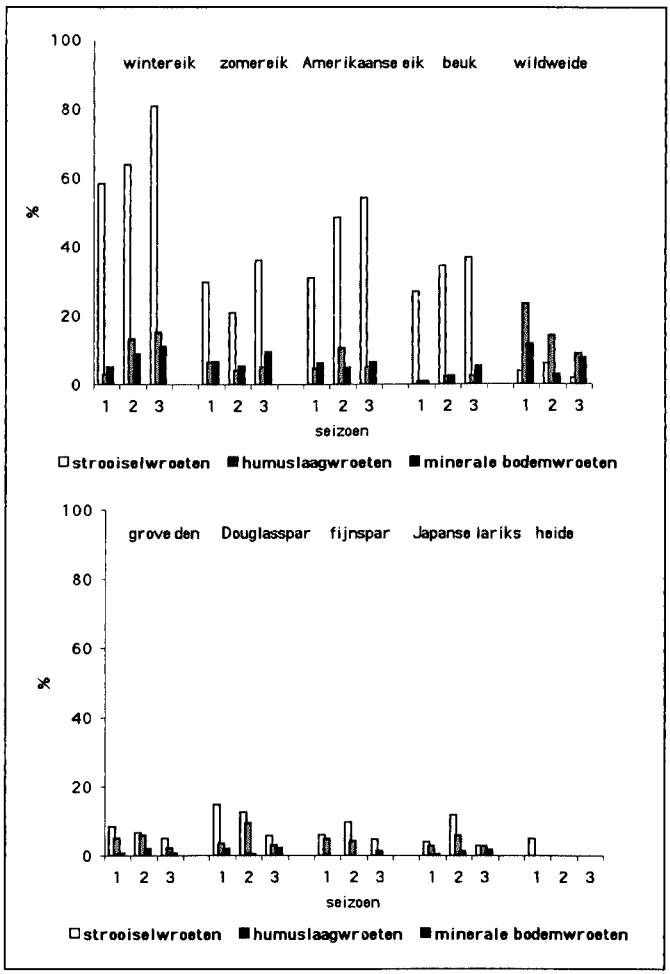
Tabel 6.2.
Indeling van het jaar in drie seizoenen, gebaseerd op de beschikbaarheid en kwaliteit van de belangrijkste voedselsoorten en op de fasen in de levenscyclus van het wilde zwijn.

Periode	Vegetatie	Wild zwijn
Periode 1: 'herfst' (16 sep-31 dec)		
	maximale beschikbaarheid van mast; de kwaliteit van grassen, kruiden en houtig materiaal neemt snel af;	piek van de paartijd; opbouw vetreserves;
Periode 2: 'winter' (1 jan-15 apr)		
	minder mast beschikbaar; bovengronds plantaardig materiaal van slechte kwaliteit;	aanspreken vetreserves; dracht en geboorte biggen;
Periode 3: 'zomer' (16 apr-15 sep)		
	kwaliteit van bovengronds voedsel maximaal; mast begint aan het einde van deze periode;	van lactatie tot spenen; begin aanleg vetreserves;

de zwijnen in dit opzicht duidelijk het minst interessant. Wroeten bestaat meestal uit oppervlakkig wroeten, waarbij alleen bladeren of naalden opzij worden geschoven maar het bodemprofiel verder intact wordt gelaten. Een uitzondering vormen de wildweiden waar in de meeste gevallen dieper wordt gewroet, waarbij de graszode wordt opengebroken en 'op zijn kop' gezet. De resultaten laten duidelijk zien dat er eigenlijk ieder moment van het jaar wordt gewroet en dat er geen duidelijke verschillen zijn tussen de seizoenen.

Om ook een relatie te kunnen leggen tussen wroetfrequenties en eigenschappen van de bodem, werd van alle transecten een beschrijving van het organisch profiel gemaakt, waarbij de dikte in cm werd bepaald van de L-(strooisel), F-(fragmentatie) en H-(humus)horizont. Eveneens werd met behulp van een vierdelige schaal, oplopend van 'weinig' tot 'zeer sterk', de mate van beworteling vastgesteld (volgens methoden beschreven door Klinka et al. 1981).

De relatie tussen de wroetfrequenties enerzijds en seizoen, beschikbaarheid van mast, dikte van de L- en F/H-horizont, mate van beworteling en bostype anderzijds, werd met behulp van regressie-analyse onderzocht (McCullagh & Nelder 1989). Er bleek een positief verband te bestaan tussen de wroetfrequentie (waarbij tenminste de strooisellaag werd bewroet) en de dikte van de L-horizont: hoe dikker de strooisellaag, hoe vaker er werd gewroet. Andersom gold hoe dikker de F- en H-horizont, des te minder er werd gewroet.

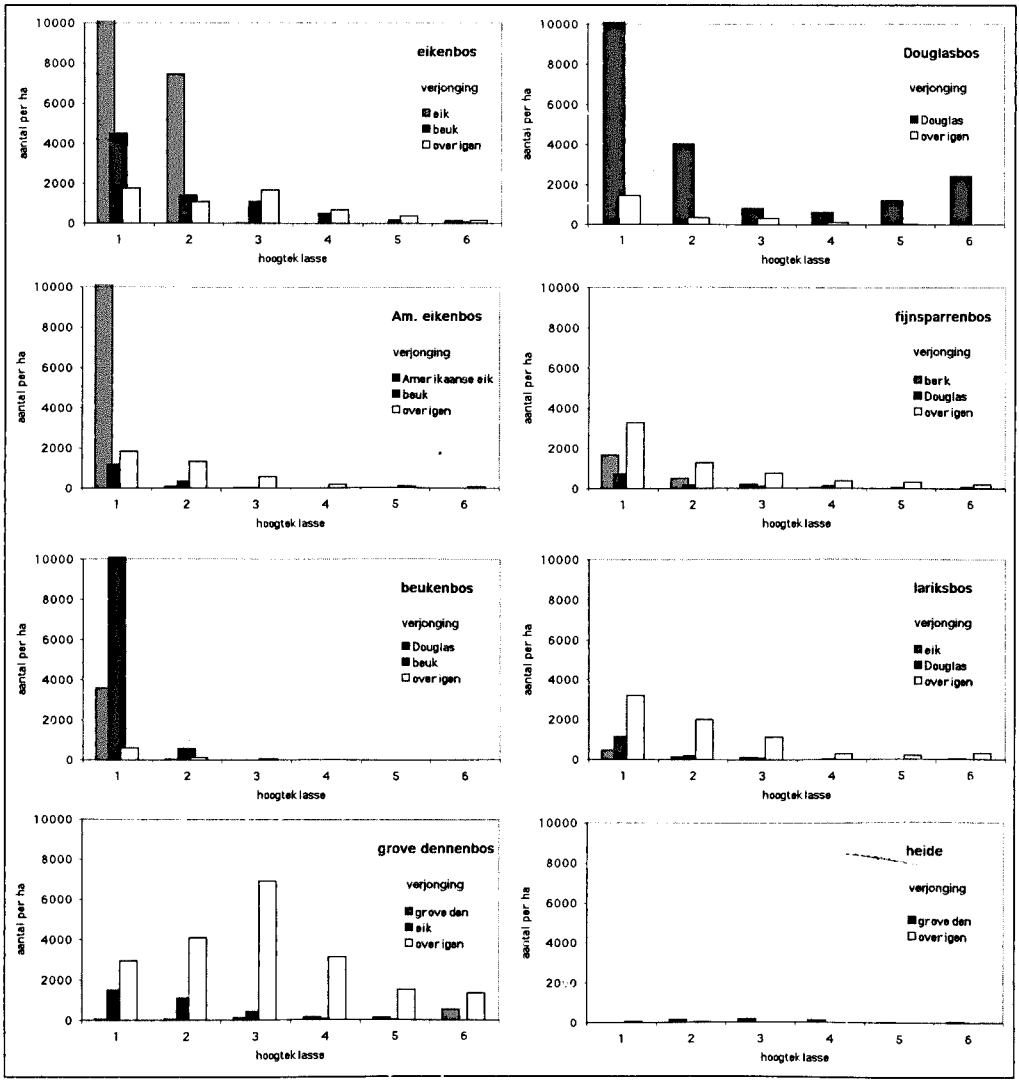


Figuur 6.3.
Frequenties van wroeten door het wilde zwijn per ecotooptype en per seizoen. Seizoen: 1='herfst', 2= 'winter', 3='zomer'.

Wroeten en bosverjonging

Om vast te stellen of wroeten enige invloed heeft op de spontane bosverjonging, zijn alle transecten tweemaal geïnventariseerd wat betreft de spontane opslag van jonge boompjes (1991 en 1993), waarbij zes hoogteklassen zijn onderscheiden (10-25 cm, 25-50 cm, 50-100 cm, 100-150 cm, 150-200 cm en >200 cm). Figuur 6.4 geeft de spontane bosverjonging per ecotooptype. Voor de meeste boomsoorten gold dat verjonging met name optrad onder een scherm van de eigen soort. Berk verjongde goed in naaldbos, met name onder fijnspar en grove den. Vermeldenswaard is dat opslag van hulst voornamelijk werd aangetroffen in wintereikenbos en vogelkers in naaldbos.

Teneinde een eventueel effect van wroeten op de spontane bosverjonging vast te kunnen stellen, werd gebruik gemaakt van het begrip 'verjongingspotentieel', waaronder wordt verstaan: het totaal aantal boompjes uit hoogteklasse 1 en 2 (individuen ≤50 cm). Hierbij zijn meegeteld boompjes die bij de tweede ronde boven de 50 cm waren uitgegroeid en bij de eerste ronde kleiner waren dan 50 cm. Er is bekeken of



Figuur 6.4.
Spontane bosverjonging in 8 ecotooptypen (1991), uitgedrukt in het aantal jonge boompjes per soort per hoogteklasse per 100 m². Hoogteklasse 1=10-25 cm, 2=25-50 cm, 3=50-100 cm, 4=100-150 cm, 5=150-200 cm en 6=>200 cm.

de veranderingen in het verjongingspotentieel tussen 1991 en 1993 te verklaren zijn uit de corresponderende waarden van de wroetintensiteit over deze periode (zie het kader *Statistische analyse*). Voor de karakterisering van het wroeten is gebruik gemaakt van de frequentie waarin tenminste oppervlakkig was gewroet.

Voor drie van de twaalf onderzochte soorten werd met tenminste één statistische methode een duidelijke samenhang met de wroetfrequentie gevonden, namelijk

Statistische analyse van de relatie tussen veranderingen in het verjongingspotentieel en wroetintensiteit

De gegevens over de relatie tussen veranderingen in het verjongingspotentieel en wroetintensiteit zijn op twee manieren geanalyseerd:

a) Bij de eerste methode zijn per boomsoort gegevens over het wroeten (x) en over de opslagverandering (y) gesplitst in twee even grote groepen. Vervolgens is een 2x2 tabel samengesteld, met de aantallen transecten voor elk van de vier mogelijke combinaties (x en y laag; x laag en y hoog; x hoog en y laag; x en y hoog). De relatie tussen wroeten en opslagverandering is getoetst met behulp van de Pearson chi-kwadraattoets.

b) Bij de tweede methode is per boomsoort de Pearson-correlatiecoëfficiënt rs berekend op basis van de gerangnummerde waarnemingen van zowel x (wroetgegevens) als y (opslagverandering). Door middel van een t-toets (tweezijdig) is vervolgens bepaald of er een duidelijk verband was. Correctie voor bostypeverschillen werd niet nodig geacht omdat al impliciet rekening is gehouden met opslagverschillen tussen bostypen door per transect de opslag in 1993 te relateren aan die in 1991. De resultaten van beide analysemethoden staan in Tabel 6.3.

Tabel 6.3.

Uitkomsten van twee statistische methoden waarbij is getoetst of er een verband is tussen de wroetintensiteit en een verandering in de spontane opslag van bomen (exemplaren ≤50 cm) in een periode van drie jaar (1991-1993).

*Mate van significantie: ~ 0,05<P<0,10; * 0,01<P<0,05; ** 0,001<P<0,01; *** P<0,001; ns= niet significant*

Soort opslag	Relatie met wroetintensiteit: chi-kwadraat toets	rangcorrelatie toets
zomereik/wintereik	*	**
Amerikaanse eik	*	~
beuk	*	~
ruwe berk	ns	ns
wilde lijsterbes	ns	ns
hulst	~	ns
vogelkers	ns	ns
Amerikaanse vogelkers	ns	~
grove den	ns	ns
Douglasspar	ns	ns
fijnspar	ns	ns
Japanse lariks	ns	ns

voor zomereik, Amerikaanse eik en beuk. In alle gevallen geldt: hoe meer er was gewroet, des te minder verjonging er werd gevonden ten opzichte van twee jaar eerder. Voor de overige soorten, te weten vogelkers, ruwe berk, wilde lijsterbes, hulst, grove den, Douglasspar, fijnspar en Japanse lariks, kon geen verband worden aangetoond tussen het verjongingspotentieel en de wroetintensiteit.

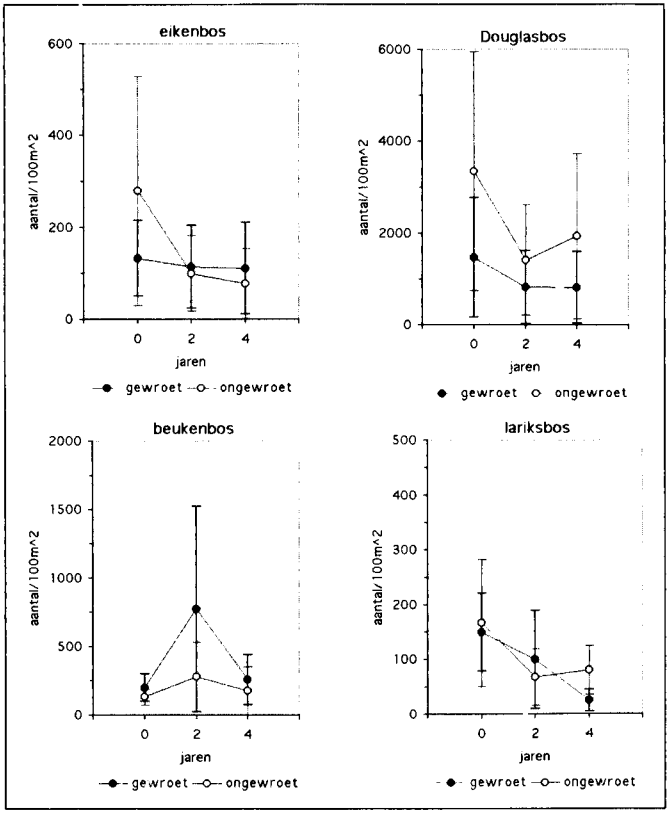
Gevolgen van eenmalig wroeten voor bodem en bosverjonging

In het najaar van 1991 werden op open plekken in het bos, met een diameter van een half tot éénmaal de boomhoogte waar voldoende licht aanwezig was voor spontane bosverjonging, in de bostypen *Zomereik, Beuk, Japanse lariks* en *Douglasspar*, telkens vier vakken voor zwijnen uitgerasterd van elk 2 x 2 m. De ene helft van de oppervlakte bestond uit recent omgewroete bodem (tot in de minerale bodem) en de andere helft uit ongestoorde bodem. In het type *Beuk* en *Zomereik* werden per uitgerasterd vak op de omgewroete en de ongestoorde gedeelten in september 1991 en maart 1994 grondmonsters genomen tot een diepte van 15 cm. Uit ieder monster werden levende wortels en ongefragmenteerd strooisel verwijderd. Van elk monster werden enkele bodemeigenschappen bepaald waaronder de dichtheid ('bulk densi-

Wroetexclosure waarbij de ontwikkelingen op een gewroete en niet-gewroete plek worden gevolgd met betrekking tot de opslag van jonge boompjes.

ty'), de pH, het gehalte organische stof en het totaal stikstofgehalte. Het eenmalig wroeten bleek niet van invloed op het gehalte aan organisch materiaal, de pH en het stikstofgehalte in de bovenste bodemlaag (0-15 cm) van eiken- en beukenbos (Tabel 6.4).

In dezelfde proefvlakken werd in het voorjaar van 1992, 1994 en 1995 het voorkomen van spontane bosverjonging (hoogteklasse 1 en 2: boompjes ≤50 cm) vastgesteld. Ook ten aanzien van de bosverjonging kon binnen de periode van drie jaar geen effect van het eenmalig wroeten worden aangetoond (Fig. 6.5). In de hoogteklassen 1



Figuur 6.5.
Effect van eenmalig wroeten tot op de minerale bodem op het verjongingspotentieel (aantal boompjes ≤50 cm/100 m²) in vier bostypen.

Tabel 6.4.
Bodemchemische eigenschappen van eenmalig (tot op de minerale bodem) gewroete gedeelten en ongestoorde gedeelten binnen proefvlakken in beuken- en eikenbos (tussen haakjes, de standaarddeviatie). Gedurende een periode van twee jaar werden de proefvlakken geheel met rust gelaten.

	Gewroet	Uitgangssituatie	Na 2 jaar	P
organisch	+	6,3 (2,9)	7,1 (3,1)	n.s.
stofgehalte (%)	-	6,7 (1,6)	6,5 (2,0)	n.s.
stikstof (g/kg)	+	1,5 (0,8)	1,9 (1,0)	n.s.
	-	1,6 (0,5)	1,6 (0,4)	n.s.
pH	+	3,4 (0,3)	3,2 (0,3)	n.s.
	-	3,2 (0,2)	3,1 (0,2)	n.s.

en 2 is het verschil in aantal zaailingen tussen de proefvlakken en tussen de jaren dermate groot, dat een eventueel effect van het wroeten wordt overschaduwd.

De fenologie van het wroeten

Wroeten tot in de minerale bodem is weliswaar de meest in het oog springende vorm van wroeten, maar het onderzoek toont aan dat dit betrekkelijk weinig voorkomt. Slechts lokaal worden door wilde zwijnen diepe kuilen gegraven, onder andere rond oude boomstronken, waar ze op zoek gaan naar dierlijk voedsel. De bevinding dat er geen duidelijk seizoenpatroon te onderscheiden valt in het wroeten door wilde zwijnen, is overeenkomstig de resultaten van het onderzoek van Falinski (1986) in de bossen van het Bialowieza nationaal park in Polen. Ook daar kon geen seizoeneffect worden aangetoond en ook daar was een duidelijke voorkeur voor loofbos, voornamelijk eiken- en haagbeukenbos. Uit het onderzoek van Groot Bruinderink et al. (1987) en van Israëls (1991) werd al eerder duidelijk dat ook hier (Meinweg en Veluwe) vooral in loofbos wordt gewroet. De ondergrondse voedselvoorraad in naaldbossen, en vooral onder fijnspar, is vermoedelijk veel geringer dan in loofbossen.

De voorkeur van zwijnen voor bodems met een dikke strooisellaag (L-horizont) en een betrekkelijk dunne humuslaag (H-horizont) weerspiegelt in feite de voorkeur voor loofbos. Een algemene relatie tussen de wroetfrequentie en de beworteling van de bodem kon niet worden aangetoond. Vermoedelijk speelt hierbij een rol dat wortels slechts onder bepaalde omstandigheden, namelijk in de nawinter van een slecht mastjaar, een belangrijke voedselbron voor wilde zwijnen vormen.

Bosverjonging en wilde zwijnen

De verjonging in de diverse bostypen komt in grote lijnen overeen met de bevindingen van Fanta (1982). Berk en grove den zijn pioniersoorten die schaduwintole-

rant zijn en kunnen opslaan op de heide. De overige loofboomsoorten verjongen beter onder grove den en zomereik. Beuk, een schaduwtolerante soort, slaat het meest op onder beuk (zie ook hoofdstuk 5).

In deze studie wordt gesproken over het verjongingspotentieel van het bos. Dit is het totaal aantal jonge boompjes in de hoogteklasse van ≤50 cm. Er worden geen uitspraken gedaan over overlevingskansen en feitelijke bosverjonging. Daarbij is aangenomen dat de effecten van vraat door muizen, konijnen, vogels, ree, wild zwijn en edelhert, alsmede effecten van schimmelaantasting, wortelconcurrentie, licht en vochtvoorziening, zodanig over de transecten verdeeld waren, dat zij het resultaat niet wezenlijk hebben beïnvloed. In de onderzochte bostypen kon geen relatie worden aangetoond tussen wroetintensiteit en het verjongingspotentieel, met uitzondering van *Eik, Amerikaanse eik* en *Beuk*. In deze bostypen is ook de belangrijkste voedselbron voor wilde zwijnen in herfst en winter te halen, te weten eiken- en beukenmast (Groot Bruinderink & Hazebroek 1995b).

De kiembed-hypothese: waarheid of fictie?

Er is sprake van een kiembed als door wroeten minerale grond naar de oppervlakte wordt gebracht. Uit dit onderzoek blijkt dat het wroeten van wilde zwijnen in de meeste gevallen slechts bestaat uit het opzijschuiven van strooisel. Wroeten tot in de minerale bodem komt in beperkte mate voor, vooral op wildweiden. Dit voornamelijk oppervlakkig wroeten verklaart ook waarom wroeten in het algemeen niet leidt tot aantoonbare verschillen in het gehalte aan organische stof en stikstof en de pH van de bodem.

In de experimentele situatie waarin het effect van eenmalig diep wroeten werd onderzocht en waarbij minerale grond naar boven was gehaald, kon binnen een periode van drie jaar geen effect op het verjongingspotentieel (aantal boompjes ≤50 cm) worden vastgesteld. Hierbij spelen twee factoren een belangrijke rol. Ten eerste is de jaarlijkse variatie in het aantal boompjes in deze categorie bijzonder groot, waardoor een eventueel wroeteffect moeilijk is vast te stellen. Ten tweede is de periode van drie jaar betrekkelijk kort.

Misschien nog veel belangrijker is dat het onderzoek duidelijk heeft gemaakt dat de zwijnen met een grote regelmaat op dezelfde plekken terugkeren, zodat een eventueel positief effect op korte termijn weer teniet wordt gedaan. De conclusie luidt dan ook dat op de Veluwe bij een dichtheid aan wilde zwijnen van 3 tot 4 dieren per 100 ha de kiembed-hypothese niet opgaat.

Conclusies en implicaties voor het beheer

Het zou niet juist zijn om de rol van het wilde zwijn in het proces van bosverjonging als negatief te bestempelen, louter op basis van mast- en wortelconsumptie en op basis van de negatieve effecten op aantallen jonge beukjes en eikjes. Ofschoon mast veelal in overvloed valt, zal als gevolg van vorst, slakken- en insectenvraat, schimmels of concurrentie om voedingstoffen, water en licht slechts een fractie van

het geproduceerde zaad kiemen en zal een nog geringer deel uitgroeien tot volwassen bomen (Watt 1919, 1923; Huss 1964; Gardner 1977; Linnard 1987). Ondanks de aanwezigheid van zwijnen, edelherten, reeën en andere zaad- en zaailingpredatoren zoals muizen, eekhoorns, mezen, vinkachtigen, gaaien, duiven en konijnen, is het aantal individuen dat de eerste levensjaren goed doorkomt, talloze malen groter dan strikt is vereist voor de bosinstandhouding (Corbet 1974; Shaw 1974; Kuper 1994). Gelet op de geringe ondergroei van een volwassen beukenbos is een totale 'verbeuking' ook niet erg aantrekkelijk voor hoefdieren. In dit verband wijst Westhoff (1967) op een positieve kant van de "...vernietiging van bos door het wild: het voorkomt dat successie van zeer uiteenlopende plantengezelschappen tenslotte uitloopt op één eenvormig bostype, hetgeen tot eentonigheid en tot sterke verarming van flora en fauna leidt...".

Hier komt bij dat het principieel onjuist is om te trachten aan te tonen of een soort in zijn oorspronkelijk verspreidingsgebied nuttig of schadelijk is, als gevolg van een volkomen natuurlijk gedragspatroon, een misvatting waaraan bijvoorbeeld Briedermann (1968), Genov (1981) en Tisdell (1982) zich schuldig maken. In onze streken is wroeten door wilde zwijnen een natuurlijke, lokaal optredende verstoring van de bodemontwikkeling en dit wordt pas onnatuurlijk bij dichtheden die kunstmatig hoog zijn als gevolg van bijvoeren (Bratton 1975; Howe & Bratton 1976; Groot Bruinderink & Hazebroek 1995b). Op de Veluwe is de functie van wildweiden voor het wilde zwijn in mastarme winters groot (Groot Bruinderink et al. 1994). Het blijkt nu dat dit niet alleen betrekking heeft op het gras als wintervoedsel, maar ook op de voedselvoorraad onder de zode.

Als 'haren op een hond' zo dicht kunnen na een rijk mastjaar jonge beukjes bijeen staan.

Bosontwikkeling in aanwezigheid van hoefdieren: een modelbenadering

I.T.M. Jorritsma, G.M.J. Mohren, S.E. van Wieren, A.F.M. van Hees, H.H. Bartelink, G.J. Nabuurs & P.A. Slim

Inzicht in de voedselkeuze van hoefdieren op de hogere zandgronden en in de effecten daarvan op de spontane bosverjonging kan worden gebruikt om de invloed van hoefdieren op de langetermijnbosontwikkeling (50-100 jaar) te onderzoeken met behulp van een simulatiemodel. In het model FORGRA worden de wederzijdse relaties beschreven tussen bos en hoefdieren en de processen die van belang zijn in die interacties. In dit hoofdstuk wordt in algemene termen de structuur van dit model uiteengezet en wordt aangegeven wat de mogelijkheden hiervan zijn, zowel ten behoeve van het onderzoek als ter ondersteuning van beleids- en beheerbeslissingen.

Inleiding

Modellen die in ecologisch onderzoek worden gebruikt, zijn vaak dynamische modellen, wat wil zeggen dat ze de veranderingen in een ecosysteem in de tijd beschrijven. Dit in tegenstelling tot statische modellen, die bijvoorbeeld de samenhang in de structuur van een bos beschrijven op basis van het lichtklimaat. Simulatiemodellen kunnen zeer nuttige instrumenten zijn in het onderzoek naar het functioneren van een ecosysteem. Door de kennis van de onderlinge relaties in een systeem expliciet in de vorm van wiskundige formuleringen te beschrijven en vervolgens de modelresultaten te vergelijken met waarnemingen, kan het inzicht in de werking van het systeem worden getoetst en kunnen hypothesen worden bijgesteld of opnieuw geformuleerd.

De meerwaarde van een simulatiemodel is gelegen in het expliciet formuleren van hypothesen en veronderstellingen over de samenhang van deelprocessen in complexe systemen. Bij ingewikkelde modellen, waarbij tal van aspecten van een ecosysteem zijn ingebouwd, zijn er veel bronnen van onzekerheid die ertoe leiden dat de voorspellingen, met veel voorbehoud moeten worden geïnterpreteerd. Omdat er bij dergelijke voorspellingen veel aannames over de omgeving van het systeem gedaan worden, worden deze meestal aangeduid als scenario's. Het is onmogelijk om zekerheid te verkrijgen over de juistheid van de scenario-analyses, zeker indien deze zich over een periode van bijvoorbeeld 50 of 100 jaar uitstrekken. Wat de scenario-analyses opleveren, is inzicht in de mate waarin de ontwikkelingrichting van een systeem verandert als gevolg van (kleine) wijzigingen in de onderlinge relaties van het systeem. Dit kunnen bijvoorbeeld zijn verschillende hoefdierdichtheden, verschillen in de voedselbehoefte van hoefdiersoorten of de verschillende reacties van afzonderlij-

ke boomsoorten. Modelscenario's zijn zeker niet zaligmakend, maar samen met veldresultaten uit experimenten en ervaringsfeiten uit praktijkproeven dragen ze ertoe bij dat er meer inzicht ontstaat in de effecten van bijvoorbeeld begrazing op de bosontwikkeling. Zo kunnen de mogelijkheden en beperkingen van het inzetten van begrazing als beheersmaatregel beter in beeld worden gebracht. Daarnaast bieden scenario's de mogelijkheid om zeer specifieke vragen door te rekenen.

In het bosbegrazingsonderzoek is kennis van de interactie van bos en hoefdier geïntegreerd in een model dat FORGRA is genoemd, een acroniem van FORest GRAzing. In dit model ligt de nadruk op een beschrijving van de populatiedynamiek in de boompopulatie die de bossamenstelling op termijn bepaalt in combinatie met de effecten van hoefdieren op de bosverjonging. In onderstaand kader

Simulatiemodellen voor bosontwikkeling

Simulatie van bosdynamiek

Modellen die de groei en ontwikkeling van gemengd, ongelijkjarig bos beschrijven zijn schaars. Een groep van modellen die hiervoor de afgelopen jaren is ontwikkeld, wordt in het Engels meestal aangeduid als 'gap models' of ook wel 'patch models' (Botkin et al. 1972; Shugart 1984). Deze successie- of bosontwikkelingsmodellen simuleren de bosdynamiek over een lange reeks van jaren. Uitgangspunt van deze modellen vormt de gedachte dat bosverjonging plaatsvindt in gaten of verjongingseenheden (Engels: gap of patch) en dat processen binnen zo'n verjongingseenheid verlopen onafhankelijk van ontwikkelingen elders in het bos. Het bos wordt vervolgens opgebouwd uit dergelijke verjongingseenheden in verschillende fasen van ontwikkeling. De afmeting van de kleinste verjongingseenheid komt overeen met de ruimte ingenomen door een volgroeide, dominante boom. Binnen een verjongingseenheid worden individuele bomen onderscheiden, gekenmerkt door soort, diameter (dbh), hoogte, bladhoeveelheid en biomassa. Er wordt niet expliciet rekening gehouden met de plaats van de bomen binnen de verjongingseenheid. Wel wordt verondersteld dat ze elkaar beïnvloeden door middel van concurrentie. De dynamiek (ontwikkeling in de tijd) binnen zo'n verjongingseenheid wordt bepaald door processen op boomniveau (groei en sterfte) en op populatieniveau (verjonging en concurrentie). Deze processen worden beïnvloed door eigenschappen van de boomsoort, de bosstructuur, de bossamenstelling en de groeiplaats. Dergelijke bosontwikkelingsmodellen beschrijven per verjongingseenheid het aantal individuen per soort, structuurkenmerken per individuele boom (in de vorm van klassenverdelingen) en karakteristieken van de populatie of opstand (diameterverdelingen, grondvlak), over een periode van enkele tientallen tot honderden jaren. De modeluitkomsten worden meestal weergegeven als het gemiddelde van een aantal verjongingseenheden.

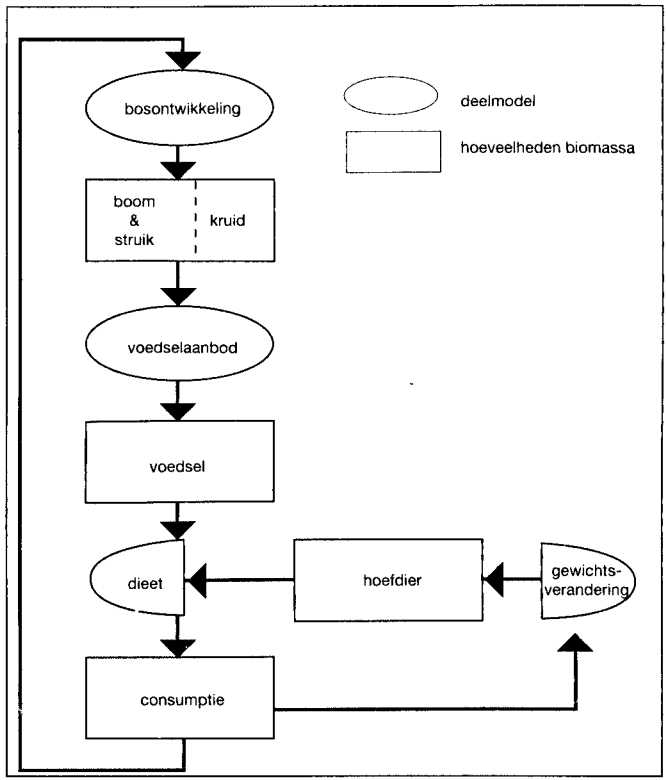
Mogelijkheden en beperkingen

Het grote voordeel van bosontwikkelingsmodellen boven traditionele groeimodellen (zoals opbrengsttabellen) is dat groei (mede) wordt gerelateerd aan de groeiomstandigheden, waardoor effecten van veranderingen van de groeiplaats, of een veranderend beheer op de bosontwikkeling kunnen worden gesimuleerd. De modellen kunnen worden gebruikt ter ondersteuning van beleidsvoorbereiding en beheerbeslissingen, bijvoorbeeld in de vorm van het doorrekenen van scenario's. Bosontwikkelingsmodellen zijn, in tegenstelling tot de reeds genoemde opbrengsttabellen, echter niet zonder meer geschikt om als gereedschap voor bosbeheerders te dienen. Het zijn primair onderzoekinstrumenten, die een hulpmiddel vormen bij het maken van afwegingen en het doorrekenen van beleids- en beheeropties. De toetsing van dergelijke modellen vindt plaats door vergelijking van modelonderdelen met de resultaten van gedetailleerd veldonderzoek en door vergelijking van de gesimuleerde bosontwikkeling met de ontwikkeling die wordt verwacht bijvoorbeeld op basis van onderzoek aan bosreservaten.

(*Simulatiemodellen voor bosontwikkeling*) wordt een summiere beschrijving gegeven van het type ('gap model') waartoe ook FORGRA behoort.

Het effect van hoefdieren op de bosontwikkeling komt tot stand door grazen, betreden en bemesten. Vraat aan de verjonging heeft in het model de meeste aandacht gekregen. In de scenario's wordt er in feite vanuit gegaan dat de effecten die hoefdieren hebben op groeiplaatseigenschappen, zoals de nutriëntenhuishouding van de bodem (hoofdstuk 5), ondergeschikt zijn aan de effecten van vraat.

De mate waarin verjonging als voedsel dient voor hoefdieren hangt af van een aantal zaken: wat is er totaal in het bos beschikbaar als voedsel en wat kiest de herbivoor bij dat aanbod? Om dit te kunnen berekenen is het bosbegrazingsmodel opgebouwd uit diverse deelmodellen waaronder een module voor het voedselaanbod in de kruidlaag en een module voor de dieetkeuze van hoefdiersoorten (edelhert, ree, rund en paard). De dieetkeuze wordt daarbij zowel bepaald door het voedselaanbod, als door de preferentie van de hoefdiersoort. De consequentie van een veranderde samenstelling van de verjonging op de bosontwikkeling wordt berekend in een module voor de bosontwikkeling. De samenhang tussen de deelmodellen is schematisch weergegeven in Figuur 7.1. In de volgende paragrafen worden de structuur van het bosbegrazingsmodel FORGRA nader beschreven. Voor een gedetailleerde beschrijving wordt verwezen naar de technische modeldocumentatie (Jorritsma et al. in voorb.).



Figuur 7.1.
Schematisch overzicht van de samenhang tussen de deelmodellen in het bosbegrazingsmodel FORGRA.

Groei, concurrentie en sterfte in een boompopulatie

In bosontwikkelingsmodellen wordt de groei van individuele bomen beschreven, meestal als toename van de stamdiameter of de biomassa. Daarbij wordt de actuele groei afgeleid van de potentieel haalbare groei (bepaald door de klimatologische omstandigheden), door rekening te houden met suboptimale groeiomstandigheden, bijvoorbeeld door tekorten aan licht, water of nutriënten. De mate van reductie is daarbij afhankelijk van de gevoeligheid van de soort.
Licht is de belangrijkste en vaak enige, expliciet gedefinieerde, concurrentiefactor in bosontwikkelingsmodellen. Verondersteld wordt dat het licht loodrecht door het kronendak omlaag valt en dat de lichtintensiteit exponentieel afneemt met de bladhoeveelheid. Aangezien de modellen geen vaste positie toekennen aan de bomen (afstandsonafhankelijkheid), is er sprake van een horizontaal homogeen kronendak: het karakteriseren van boomkronen kan daardoor alleen met behulp van de tophoogte, kroonbasishoogte en bladhoeveelheid.
Andere factoren zoals nutriëntenbeschikbaarheid, zijn meestal op gap-niveau in plaats van op boomniveau gedefinieerd, hetgeen betekent dat onder arme omstandigheden de groeireductie van een boom van een bepaalde soort onafhankelijk is van de afmeting of sociale positie en slechts wordt bepaald door de gevoeligheid van de soort voor een voedseltekort. Boomsterfte is in de modellen het gevolg van toevallige omstandigheden (storm, brand) of van een geremde groei. Ook aspecten als 'vraat' of 'dunning' kunnen worden meegenomen.

Modellering van de bosontwikkeling

Modelstructuur

Het hoofddoel van het bosbegrazingsmodel FORGRA is het beschrijven van de veranderingen in samenstelling en structuur van het bos in de tijd. De belangrijkste mechanismen die de loop van de successie sturen zijn concurrentie, facilitatie, opbouw van de zaadvoorraad en vestiging: als een dominante boom sterft verandert de licht-, vocht- en nutriëntenbeschikbaarheid (facilitatie), waardoor de in de bodem aanwezige zaden kunnen gaan kiemen en de aanwezige verjonging zich verder kan ontwikkelen. Soorten die zich in deze fase vestigen, bepalen over een lange periode de successie. De sturende processen in de ontwikkeling zijn regeneratie, groei en mortaliteit. In een deelmodel van FORGRA worden deze populatiedynamische processen geformuleerd op basis van onderliggende fysiologische processen.

Loofbosverjonging in een grove dennenbos, dat een sterk open karakter heeft gekregen door storminvloeden.

In de toestandsbeschrijving van het bos worden bomen individueel gevolgd van zaailing tot aan de dood. De toestand van een individu wordt gekarakteriseerd door de soort, leeftijd, hoogte, diameter en de biomassa van de verschillende organen. Veranderingen in de toestand zijn afhankelijk van een complex van factoren waaronder soort, leeftijd, de hoeveelheid licht en de beschikbaarheid van vocht en nutriënten. Individuen van een plot concurreren met elkaar om licht en ruimte. De beschikbaarheid van water en nutriënten kan wel beperkend zijn, maar er wordt verondersteld dat deze voor de individuen in één plot gelijk is.

De individuen staan in een ruimtelijke eenheid, een verjongingseenheid, gerangschikt. Een verjongingseenheid, hier verder plot genoemd, heeft een grootte van 400 m^2. In een simulatie wordt de uitgangssituatie van het bos beschreven door een verzameling plots. De rangschikking van de individuen ten opzichte van elkaar in een plot wordt als ondergeschikt beschouwd, evenals de situering van de plots ten opzichte van elkaar. De verandering in de bossamenstelling kan op verschillende manieren worden gepresenteerd, bijvoorbeeld in de vorm van diagrammen met aantal individuen per soort per hoogteklasse, of door figuren met daarin de verdeling van grondvlak of biomassa over de boomsoorten. De modeluitkomsten worden weergegeven als het gemiddelde van de plots en zijn omgerekend naar 1 ha.

Het model rekent met tijdstappen van één maand, waardoor rekening kan worden gehouden met de seizoendynamiek in het voedselaanbod voor de hoefdieren. De simulatie begint altijd in de maand januari en stopt eind december. De duur van de simulatie kan van te voren worden ingesteld en kan enkele honderden jaren zijn.

Het model beschrijft in eerste instantie een autogene ontwikkeling, dus zonder de invloed van hoefdieren, ziekten, stormen, enzovoort. Het is zo ontworpen dat de invloed van begrazing daarin kan worden opgenomen. De invloed van herbivorie op de bosontwikkeling wordt enerzijds bepaald door de mate waarin de verjonging als voedsel dient voor de hoefdieren, anderzijds door het herstelvermogen van de boom-

Spontane verjonging

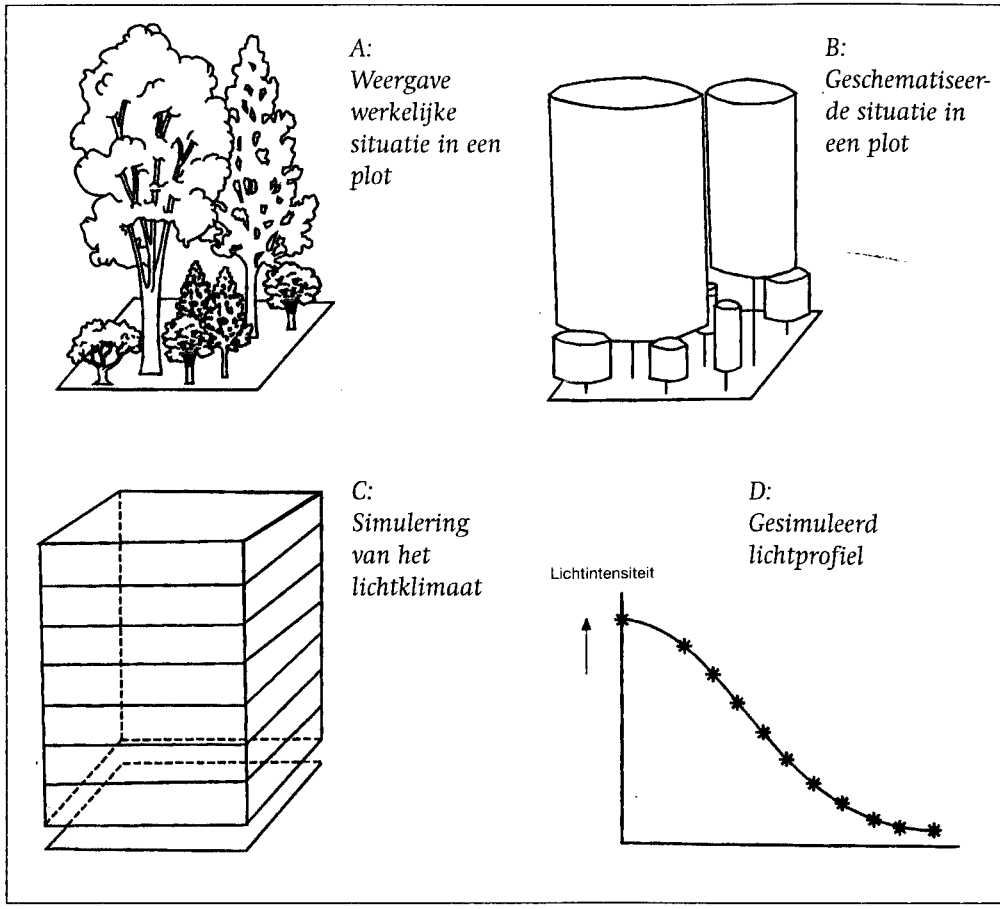
Onder gunstige omstandigheden (bijvoorbeeld na het afsterven van een dominante boom) kan verjonging plaatsvinden. In de meeste modellen wordt geen aandacht besteed aan de vestigings- en kiemingsfase, maar worden direct zaailingen of jonge bomen 'geplant'. De mate waarin natuurlijke verjonging optreedt, is naast de beschikbaarheid van licht, water en nutriënten, afhankelijk van de eisen die een soort stelt en van zijn verjongingsstrategie (veel of weinig zaad, mastjaren, enzovoort). In het bosontwikkelingsmodel wordt de verjonging meer in gedetail beschreven. Er wordt expliciet rekening gehouden met de gemiddelde hoeveelheid zaad per boomsoort, de dispersie van zaad naar omliggende plots en de toevoer van zaad vanuit de omgeving van een plot. De kieming van zaden en de ontwikkeling van zaailingen zijn afhankelijk gesteld van het lichtklimaat in de plot. De schaduwtolerantie verschilt per boomsoort. Sommige soorten kunnen tot ontwikkeling komen onder een gesloten kronendak, andere zijn afhankelijk van open gaten.
Voor het optreden van verjonging is de bodembedekking met kruidachtigen van belang. In geval van een dichte grasmat is er geen of weinig ruimte voor zaailingen. Dit is in het model opgenomen door de bodembedekking van kruidachtigen te berekenen en de groeiruimte voor verjonging dienovereenkomstig te verminderen.

individuen na vraat. De beschrijving van de zaadvoorraad, groei, ontwikkeling en sterfte van de verjonging is cruciaal voor de evaluatie van de effecten van begrazing.

Lichtklimaat

Een van de belangrijkste abiotische factoren die de groeisnelheid van planten bepaalt, is licht. Met behulp van licht zijn planten via het proces van fotosynthese in staat om koolzuurgas uit de lucht om te zetten in suikers. De hoeveelheid licht die een vrijstaande plant opvangt, hangt af van het bladoppervlak, van de verdeling van het blad over de plant en van de stand van de bladeren ten opzichte van het licht. Een belangrijke factor die de geabsorbeerde hoeveelheid licht van een plant kan beperken, is de overschaduwing door buurplanten. In het model is concurrentie om licht een van de sturende processen in de successie, zowel voor de groei van de afzonderlijke bomen, als voor het optreden van verjonging. Per plot wordt berekend hoeveel

Figuur 7.2.
De berekening van het verticale lichtprofiel in het model.



licht elk individu absorbeert. Er wordt van uitgegaan dat de hoeveelheid licht op een bepaalde hoogte overal in de plot gelijk is: het lichtklimaat is in het horizontale vlak homogeen. In het verticale vlak neemt de hoeveelheid licht af van de top naar de basis van de boomkroon. De simulatie van het lichtklimaat wordt schematisch weergegeven in Figuur 7.2. Daartoe wordt de ruimte boven een plot verdeeld in een aantal lagen van 1 m dikte. Het aantal lagen wordt bepaald door enerzijds de langste boom en anderzijds de boom met de laagste kroonbasis. Allereerst berekent het model hoeveel licht er per laag wordt geabsorbeerd en hoeveel licht er wordt doorgelaten naar de volgende laag, waarbij exponentiële uitdoving wordt verondersteld. De hoeveelheid geabsorbeerd licht per laag hangt af van de hoeveelheid blad per bladlaag. Deze bladdichtheid wordt berekend door de bijdragen van elk individu aan die bladlaag te sommeren. Als berekend is hoeveel energie er per bladlaag is geabsorbeerd, kan door terugrekening volgens het evenredigheidsprincipe worden berekend hoeveel energie elk individu heeft geabsorbeerd.

Belangrijke sturende processen

Regeneratie

De opbouw van een zaadvoorraad en de vestiging van zaailingen zijn belangrijke mechanismen in de successie. Tezamen beschrijven ze het proces van regeneratie: het ontstaan van nieuwe individuen. Voorwaarden voor de vestiging van een nieuwe plantensoort zijn de aanwezigheid van zaden én gunstige kiemingsomstandigheden. De aantallen zaden per oppervlakte-eenheid kunnen sterk verschillen tussen de soorten. Zomereik en ruwe berk hebben bijvoorbeeld verschillende strategieën voor hun

De Vlaamse gaai illustreert de toevalsfactor bij de inzaaisnelheid. Deze vogel speelt een belangrijke rol bij de verspreiding van eikels.

generatieve vermeerdering. Van belang voor de bosontwikkeling is niet zozeer het aantal zaden of het aantal gekiemde zaden dat aanwezig is, alswel het aantal individuen dat het eerste moeilijke jaar doorkomt. In het model wordt dit nagebootst door de generatieve vermeerdering uit te drukken in het aantal eerstejaarszaailingen die er in een plot van iedere soort bijkomt. Deze grootheid wordt de inzaaisnelheid genoemd.

Bij de berekening van de inzaaisnelheid wordt uitgegaan van een maximale, soortspecifieke, inzaaisnelheid per plot. Deze wordt elk jaar berekend op basis van de conditie van de individuen van een boomsoort in de plot. Leeftijd, groeiplaats en al of geen mastjaar zijn van invloed op de productie van zaden en daarmee op het aantal zaailingen dat het eerste jaar overleeft. Het op deze manier verkregen maximale aantal zaailingen per soort per plot kan worden gereduceerd door condities van de plot zoals de mate van beschaduwing. Een andere factor die de overlevingskans van zaden en zaailingen sterk beïnvloedt, is de concurrentie om 'ruimte' die afhangt van de bedekking door soorten in de kruidlaag. Effecten van licht en bedekking worden in het model geformuleerd als een percentage van het maximale aantal zaailingen.

Via immigratie kunnen nieuwe soorten een gebied binnenkomen. In het model wordt dit uitgedrukt als een soortspecifieke kans, die afhankelijk is van de wijze van zaadverspreiding. In het model wordt dit aangeduid als het 'Vlaamse gaai-effect', vernoemd naar een belangrijke verspreider van boomzaden (zie ook hoofdstuk 5).

Groei

De snelheid waarmee individuen in biomassa toenemen is, afhankelijk van de hoeveelheid geabsorbeerd licht en van het functioneren van het bladoppervlak. De totale bladoppervlakte bepaalt hoeveel licht er kan worden geabsorbeerd. Hoe goed het bladoppervlak functioneert, is afhankelijk van verschillende fysiologische processen. Zowel het proces van fotosynthese als de ademhaling, waarbij suikers worden verbruikt ten behoeve van onderhoud van het levende weefsel, zijn hierbij bepalend. Daarnaast kost de vorming van zogenaamde structurele biomassa energie. In het model wordt de groei niet beschreven op basis van deze fysiologische processen afzonderlijk, maar als resultante daarvan. Er wordt een directe relatie gelegd tussen de door het bladoppervlak geabsorbeerde hoeveelheid energie en de geproduceerde structurele biomassa. Deze grootheid wordt de lichtconversie-efficiëntie genoemd en drukt uit hoeveel structurele biomassa er wordt gevormd per eenheid geabsorbeerde energie. Het is een maat voor het functioneren van het bladoppervlak.

De grootte van de lichtconversie-efficiëntie verschilt per soort. Met name tussen loof- en naaldbomen treden duidelijke verschillen op in deze grootheid. Daarnaast hangt de lichtconversie-efficiëntie af van de omstandigheden. Van belang zijn factoren die van invloed zijn op de fotosynthese en de ademhaling. In het model worden de effecten van groeiplaatskenmerken als vocht- en nutriëntenbeschikbaarheid betrokken bij de berekening van de lichtconversie-efficiëntie. Door vermenigvuldiging van de hoeveelheid geabsorbeerde energie en de lichtconversie-efficiëntie wordt

voor elk individu de nieuw gevormde biomassa berekend. In een plant wordt deze droge stof over de verschillende organen verdeeld via het proces van allocatie, dat sterk afhankelijk is van de milieuomstandigheden en de ontwikkelingsfase van het individu. Onder schaduwrijke omstandigheden investeren planten meer in bladbiomassa, terwijl onder droge of voedselarme omstandigheden er meer wortelbiomassa wordt aangelegd. Onder gegeven milieuomstandigheden blijkt de verdeling van droge stof binnen een soort een redelijk voorspelbaar patroon te vertonen: de plant is aangepast aan zijn omgeving. In het model wordt hiervan gebruik gemaakt: geproduceerde droge stof wordt zo verdeeld dat het bekende allocatiepatroon ontstaat. Bij het modelleren van de groei komen de effecten van licht, vocht en nutriënten dus tot uiting zowel in de fysiologie (lichtconversie-efficiëntie) als in de morfologie van een plant (toedeling van droge stof naar de organen).

Sterfte

Naast regeneratie en groei, is mortaliteit een van de populatiedynamische processen die bepalend zijn voor de opeenvolging van soorten in de tijd. De oorzaak van het afsterven van een individu kan heel verschillend zijn. In het model worden drie oorzaken onderscheiden:

a) Een plant kan doodgaan als gevolg van ouderdom. In een plant sterven vanaf het moment van kieming cellen af, maar worden er ook steeds nieuwe cellen gevormd. Op een gegeven moment produceren de meristemen, de delende cellen, geen nieuwe cellen meer. Bij eenjarige soorten is dit vooral een hormonaal gestuurd proces. Bij meerjarige soorten is het stoppen van de celdeling een gevolg van uitputting en de ophoping van afvalstoffen in het meristeemweefsel. Planten waarvan het meristeem niet meer actief is, gaan dood. De leeftijd waarop een plant een natuurlijke dood sterft, is vooral genetisch bepaald. De maximumleeftijd kan voor bepaalde boomsoorten erg hoog zijn: in de Californische woestijn is bij individuen van *Pinus longaeva* ('bristlecone pine') een leeftijd gemeten van 4700 jaar (Schweingruber 1989). In het model wordt een mortaliteitskans gedefinieerd, die afhankelijk is van de leeftijd van het individu en van de maximale leeftijd die de soort kan bereiken.
b) Planten kunnen ook afsterven als gevolg van concurrentie. Wanneer voor onderhoud van de totale plant meer energie nodig is dan er via fotosynthese binnenkomt, zal de plant zijn suikerreserve moeten aanspreken. Wanneer dit langdurig het geval is, zal de plant verzwakken en uiteindelijk afsterven. Concurrentie om licht, vocht of nutriënten die de productie van suikers sterk kan remmen, is daarom een belangrijke oorzaak van sterfte. In het model wordt mortaliteit als gevolg van concurrentie gesimuleerd door de nettoproductie van suikers te vergelijken met de hoeveelheid suikers die nodig is voor onderhoud en groei.
c) Het optreden van ziekten, plagen, storm en branden vormt een andere oorzaak van de dood van individuen en kan van grote invloed zijn op de bosontwikkeling. Vraat door grote hoefdieren valt ook onder deze categorie 'oorzaken van buitenaf'. In het model is mortaliteit als gevolg van stormen, ziekten en dergelijke niet

opgenomen. De reden hiervoor is dat we onze aandacht gericht hebben op de factor herbivorie. In FORGRA wordt herbivorie, net als concurrentie, gezien als een factor waardoor de productie van suikers afneemt. Er wordt een mortaliteitskans berekend door aanmaak en verbruik van suikers met elkaar te vergelijken.

Hoewel paarden nog meer graseters bleken te zijn dan runderen, versmaden ook zij een sappig boompje niet.

Modellering van het voedselaanbod

Dynamiek van het voedselaanbod

De mate waarin jonge bomen door hoefdieren worden bevreten, hangt mede af van het aanbod van andere voedselbronnen. Zo zijn bochtige smele en blauwe bosbes belangrijke voedselplanten in het bos op de hogere zandgronden. In het model is dan ook een module opgenomen die het aanbod van kruidlaagsoorten beschrijft.

Gedurende de ontwikkeling van een bos zullen soortensamenstelling en productiviteit van de kruidlaag veranderen. In een open grove dennenbos bijvoorbeeld, is de kruidlaag doorgaans goed ontwikkeld met een hoge bedekking van bochtige smele of blauwe bosbes. In de ontwikkeling van dit bostype wordt grove den geleidelijk vervangen door soorten als ruwe berk, zomereik en beuk. Deze zorgen voor een meer gesloten kronendak en minder licht in de kruidlaag, waardoor van een soort als bochtige smele de bedekking afneemt. Daarnaast is in ieder bostype het voedselaanbod afhankelijk van het seizoen (Nabuurs 1996). Tijdens het groeiseizoen neemt de biomassa in de kruidlaag toe en sterft grotendeels weer af in najaar en winter. De dynamiek van het voedselaanbod is van groot belang voor de draagkracht van het terrein en voor de dieetkeuze van de hoefdieren. Bij het ontbreken van voldoende voedsel in de vorm van kruidachtigen zullen in toenemende mate andere voedselbronnen zoals jonge bomen in het menu worden opgenomen.

Het idee van de 'voedselbak'

Een belangrijk uitgangspunt in het bosbegrazingsmodel is dat alle voedselplanten even goed bereikbaar zijn. De voedselplanten zitten als het ware in een 'voedsel-

bak', waaruit de hoefdieren naar believen kunnen vreten. De dieren kunnen al het aanwezige voedsel zonder beperkingen bereiken. Verschillen tussen hoefdiersoorten in terreingebruik maken dus geen onderdeel uit van het model. Aangezien het model werkt met tijdstappen van een maand, kan de dynamiek in het voedselaanbod gedurende het jaar worden gesimuleerd.

De module voor het voedselaanbod beschrijft op elk tijdstip gedurende de simulatie de biomassa van de kruidachtigen en de toestand van de bomen en struiken in plots van 400 m^2. De hoeveelheid voedsel in de voedselbak wordt gekwantificeerd door het aanbod op te tellen over de plots en om te rekenen naar hoeveelheden per ha. In het model is de vereenvoudiging toegepast dat er per plot slechts één kruidlaagsoort kan voorkomen. Door gelijktijdig met een reeks van plots te rekenen wordt de situatie nagebootst van verschillende kruidachtigen in de ondergroei.

Van de kruidachtigen zit de gehele biomassa in de vraatzone. Een fractie hiervan, waarvan de grootte afhankelijk is van de plantensoort, bepaalt de hoeveelheid eetbare biomassa van de kruidachtigen. Van de struiken en bomen wordt eerst per individu (of per klasse van zaailingen) afzonderlijk bepaald welk deel van de biomassa eetbaar is en vervolgens gesommeerd per soort over de plots. De eetbare biomassa van een boom bestaat uit bladeren en eerstejaarstwijgen die zich in de vraatzone bevinden. De vraatgrens is voor de verschillende hoefdiersoorten op 2,5 m gesteld.

Modellering van het dieet

Verteerbaarheid van voedselplanten

Hoefdieren zijn een groot deel van de dag bezig om in hun voedselbehoeften te

Aangevreten twijgen van een Amerikaanse eik.

Verteerbaarheidsgetal

De verteerbaarheid van een voedselitem wordt uitgedrukt in een percentage van de droge stof. Het is ondoenlijk om in vivo van elke plantensoort bij elke diersoort een verteerbaarheidsgetal vast te stellen. De verteerbaarheid wordt daarom meestal geschat in vitro. Hierbij wordt met behulp van penssap van een koe bepaald welk deel van het voedsel onverteerd blijft. Verteerbaarheidsgetallen op deze manier verkregen, zijn bruikbaar voor runderen en schapen, maar veel minder voor reeën, edelherten of paarden, samenhangend met verschillen in verteringscapaciteit (hoofdstuk 3). Daarom zijn er in het bosbegrazingsonderzoek voerproeven uitgevoerd met de vier hoefdiersoorten, waarbij verschillende voedselsoorten zijn aangeboden. De verschillen in verteerbaarheid voor de hoefdiersoorten kunnen worden gecorreleerd met de in vitro-waarden. Op deze manier krijgt elk voedselitem een diersoortspecifiek verteerbaarheidsgetal.

voorzien. De belangrijkste componenten van het voedsel zijn energie en mineralen. Ieder dier maakt een selectie uit het aanbod en iedere hoefdiersoort doet dat op eigen wijze (hoofdstuk 3). De 'optimal foraging' theorie is een algemeen aangehangen benadering die een verklaring geeft voor het foerageergedrag van dieren (Belovsky 1986; Stephens & Krebs 1986; Illius & Gordon 1993). De theorie gaat ervan uit dat een dier, binnen een aantal beperkingen, probeert zijn energieopname te maximaliseren. Beperkingen voor een herbivoor zijn bijvoorbeeld de maaginhoud en de dagelijkse graastijd. Ook het voedselaanbod en de wijze waarop het voedsel ruimtelijk is verdeeld kunnen beperkend zijn. De optimal foraging theorie is oorspronkelijk ontwikkeld voor predator-prooirelaties, waarbij de monofage predator het prooidier vrijwel geheel kan benutten. In die situaties blijkt de predator prooien uit te kiezen die een hoge energie-inhoud vertegenwoordigen. Bij hoefdieren ligt dit anders. Zij zijn polyfaag en eten slechts bepaalde plantendelen, die op hun beurt slechts voor een deel verteerbaar zijn. Onverteerbare resten worden uitgescheiden maar nemen tijdens het verteringsproces wel ruimte in.

Twee van de drie hindes die zijn ingezet in een afgerasterd stuk bos in het Deelerwoud voor een gedetailleerde studie naar de voedselkeuze van edelherten.

Aangezien hoefdieren verschillen in hun verteringscapaciteit, is de verteerbare energie-inhoud van elke plantensoort per diersoort verschillend (hoofdstuk 3). Om hiermee rekening te houden is in de dieetkeuzemodule voor elke plant-diersoort-combinatie een verteerbaarheidsgetal vastgesteld (zie het kader *Verteerbaarheidsgetal*).

Opnamesnelheid

Verteerbaarheid is niet het enige aspect dat bepaalt hoe effectief er energie uit het voedsel kan worden opgenomen. Bij het verzamelen van voedsel krijgt het dier te maken met zijn eigen mogelijkheden en beperkingen en met de heterogene verdeling van plantenmateriaal in de ruimte. De hypothese van maximalisatie van opgenomen verteerbare energie moet derhalve nauwkeuriger worden geformuleerd door de factor tijd erbij te betrekken. Het sturend mechanisme in de voedselkeuze is dan het maximaliseren van de *snelheid* van de verteerbare energieopname. Met andere woorden: het dier probeert in zo kort mogelijke tijd zoveel mogelijk bruikbare energie te verzamelen.

Gegevens over de opnamesnelheid zijn verzameld in compartimenten: afgerasterde stukken bos van ca. 30 ha waarin een diersoort (één per compartiment) een groot aantal plantensoorten tot zijn beschikking had. Op basis van waarnemingen aan hapgrootte en hapsnelheid kon voor de verschillende plantensoorten, per fenologische periode, de diersoortspecifieke snelheid van opgenomen biomassa worden geschat. Door van elke plantensoort de verteerbaarheid te vermenigvuldigen met deze opnamesnelheid kan de opnamesnelheid van verteerbare energie worden berekend. De grootheid die aldus ontstaat wordt aangeduid met het DOMIR-getal (dige-

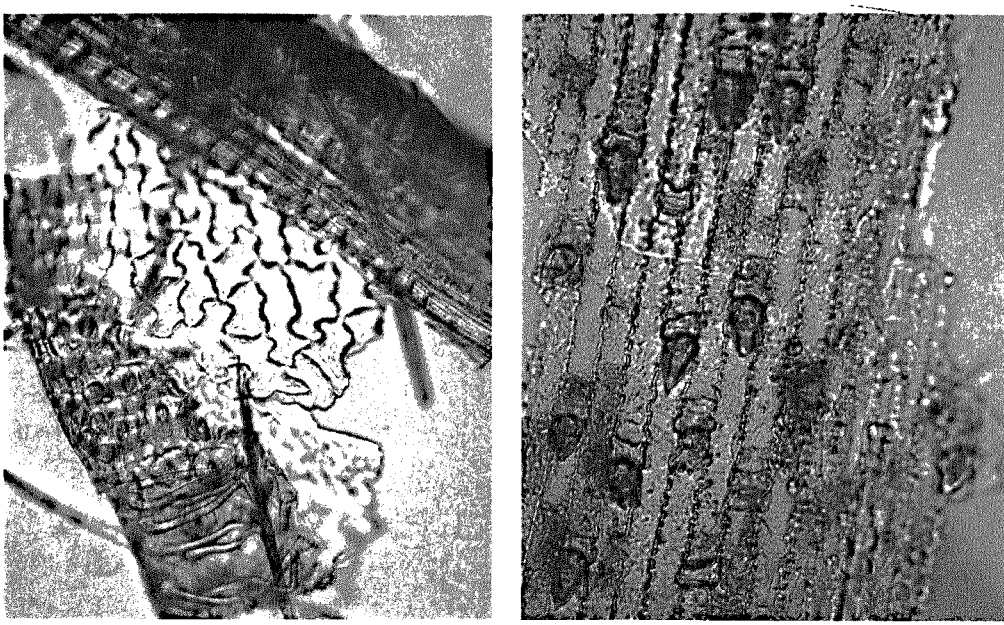
Reeënkeutels zijn gebruikt om de dieetkeuze van reeën te achterhalen. Helaas zijn ze vaak moeilijk te vinden in de vegetatie

stible organic matter intake rate) uitgedrukt in g droge stof/min. Het DOMIR-getal van een plant geeft aan hoeveel energie een bepaalde hoefdiersoort per tijdseenheid binnenkrijgt, wanneer hij slechts die ene plantensoort krijgt voorgeschoteld.

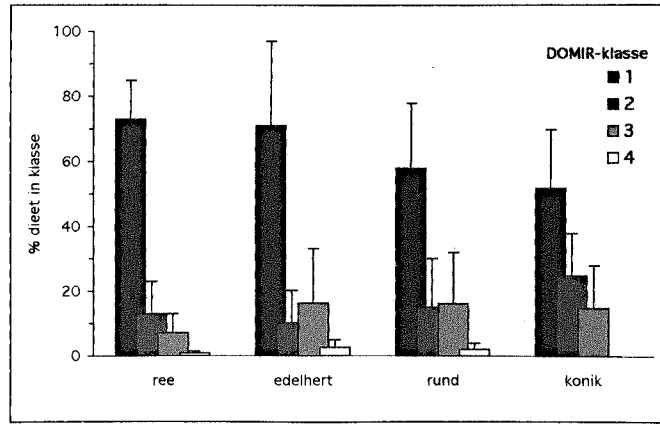
Vanwege de onzekerheid in de berekeningen, zijn de waarden voor DOMIR in klassen ondergebracht. Deze stap betekent een vereenvoudiging van de soortspecifieke DOMIR-getallen. De kwaliteit van een voedselsoort voor een bepaalde hoefdiersoort kan nu worden uitgedrukt in de klasse waarin het is ingedeeld. Klasse 1 bevat voedselsoorten met de hoogste opnamesnelheid van verteerbare energie en klasse 7 met de laagste.

De soortspecifieke opnamesnelheid van verteerbare energie kan niet alléén de dieetkeuze verklaren. Het aanbod van verschillende plantensoorten is natuurlijk ook bepalend: een bepaalde voedselsoort kan nog zo goed zijn van kwaliteit, maar als het nauwelijks aanwezig is, zal het weinig in het dieet voorkomen. In het dieetkeuze-onderzoek (hoofdstuk 3) is een relatie gelegd tussen het aanbod en de dieetkeuze. In totaal zijn circa 50 diëten onderzocht, verdeeld over vier diersoorten (ree, edelhert, rund en paard) en over de verschillende fenologische perioden. Met behulp van de resultaten was het mogelijk de hypothese te toetsen, die stelt dat de opnamesnelheid van verteerbare energie het belangrijkste sturende mechanisme in de voedselkeuze van grote hoefdieren is. Van alle in het veld waargenomen diëten kon, op basis van indeling van de voedselitems in DOMIR-klassen, worden aangegeven welk percentage van het dieet in de hoogste DOMIR-klasse zat.

Epidermisfragment van plantenresten uit de mest zijn gebruikt om de samenstelling van het menu te bepalen. Links struikheide, rechts pijpestrootje.



Figuur 7.3.
De verdeling van het dieet van de vier hoefdiersoorten over de 4 DOMIR-klassen. (uit: Van Wieren 1996a)



Het belangrijkste resultaat is weergegeven in Figuur 7.3. We zien dat bij alle vier de hoefdiersoorten het dieet gemiddeld voor 55-70% bestond uit planten uit de hoogste DOMIR-klasse. De twee hoogste DOMIR-klassen samen bepaalden gemiddeld voor ca. 70% het dieet. Ervan uitgaande dat de dieetkeuze van hoefdieren tot stand komt door een complex van factoren, geven deze resultaten aan dat de optimal foraging theorie in uitgebreide vorm een goede verklaring biedt voor de dieetkeuze van hoefdieren (Van Wieren 1996).

Van verklaring naar voorspelling: de dieetkeuzemodule

De indeling in DOMIR-klassen kan worden gebruikt bij het voorspellen van de dieetkeuze. Hierbij doet zich de moeilijkheid voor dat bij het strikt hanteren van de maximalisatieregel, het gekozen dieet veelal zal bestaan uit slechts één plantensoort, namelijk de soort die een groot aandeel in het aanbod heeft én in de hoogste DOMIR-klasse zit. Dit is niet erg realistisch aangezien het dieet van hoefdieren vrijwel altijd uit meer dan een plantensoort bestaat en er ook planten gegeten worden uit de lagere DOMIR-klassen, zelfs bij een groot aanbod van de sterk geprefereerde soorten. De meest favoriete plantensoorten blijken gemiddeld minder dan 50% uit te maken van het dieet (Tabel 7.1) en de dieetkeus kan voor niet meer dan 70% worden verklaard door plantensoorten uit de hoogste DOMIR-klassen.

Teneinde de dieetkeus realistischer te maken moet de maximalisatieregel minder rigide worden gemaakt: 30% van het dieet mag bestaan uit lage DOMIR-klassen. In

Tabel 7.1.
Het gemiddelde maximale aandeel (met spreiding) van de meest geprefereerde voedselplant in de 50 onderzochte diëten van de vier hoefdiersoorten.

	aandeel in het dieet
rund	43% (28-72)
pony	47% (22-63)
edelhert	47% (31-59)
ree	40% (19-59)

Beslisregels voor de dieetkeuze

De belangrijkste beslisregel is de 70%-regel. Deze regel dicteert dat het dieet voor 70% bestaat uit voedselsoorten, die op dat moment in de hoogste DOMIR-klasse zitten. Twintig procent van het dieet bestaat uit voedselplanten uit de op een na hoogste DOMIR-klasse, 10% uit de daarop volgende. Van 70%-regel kan in twee situaties worden afgeweken: allereerst in de situatie waarin er onvoldoende voedsel is in een bepaalde klasse; al het voedsel uit deze klasse wordt geconsumeerd en het tekort wordt gehaald uit een hogere DOMIR-klasse. Een tekort in de hoogste klasse wordt gecompenseerd door voedsel uit de op een na hoogste klasse. Ook kan van de regel worden afgeweken wanneer de voedselsoorten, die de rest van het dieet vormen, zich bevinden in de laagste DOMIR-klasse en er toch voldoende aanbod is van items uit die hogere klasse; in een dergelijk geval zal het percentage van 70 uit die hogere klasse toenemen.
De tweede beslisregel is de evenredigheidsregel. Wanneer twee of meer voedselitems in eenzelfde DOMIR-klasse zitten, geldt dat het aandeel in het dieet van elk item afzonderlijk evenredig is met het aanbod.

de dieetkeuzemodule zijn hiertoe beslisregels geformuleerd (zie het kader *Beslisregels voor de dieetkeuze*). Hoewel verteerbare energie een zeer belangrijke sturende factor is gebleken, zijn er ook andere kwaliteitsaspecten van het voedsel die voor het dier van belang zijn. Sommige zijn moeilijk in te schatten, zoals het effect van secundaire plantenstoffen of van haren, en uiteraard speelt ook smaak een belangrijke rol. Al deze zaken komen niet tot uiting in het DOMIR-getal van een plantensoort. Het enige aspect dat wel telt is giftigheid. Als van een plant bekend is dat deze giftig is, wordt hij in een lage verteerbaarheidsklasse geplaatst, waardoor hij niet in het dieet zal voorkomen.

In de dieetkeuzemodule wordt de verteerbaarheid van het dieet berekend op basis van het verteerbaarheidsgetal van de verschillende voedselplanten (gewogen gemid-

Ook al zijn runderen echte grazers, met regelmaat worden ook houtige soorten aangepakt.

delde). Hieruit kan de voedselopname per dag per eenheid dierbiomassa worden geschat. Door vermenigvuldiging van dit getal met het gewichten van de hoefdieren wordt de totale voedselopname per tijdseenheid berekend. Vanuit de totale voedselopname wordt de consumptie per plantensoort berekend. Voor de houtige soorten wordt dit omgerekend naar een consumptie per individu. Er kunnen in principe twee terugkoppelingen plaatsvinden:

a) de samenstelling van de voedselbak verandert door selectieve vraat;
b) de voedselopname heeft consequenties voor de conditie van de hoefdieren, die wordt weergegeven door hun gewicht. Op basis van de voedselopname kan de energieopname worden berekend en kan worden vastgesteld of dit voldoende is om te voorzien in de onderhoudsbehoefte van de dieren. Indien dit onvoldoende is, zullen de dieren gewicht verliezen. Hierbij is gebruik gemaakt van regressie, die een lineair verband beschrijft tussen energieopname en gewichtsverandering. Vooral voor dieren met een laag lichaamsgewicht is deze relatie bijzonder gevoelig voor kleine afwijkingen.

Gedurende een simulatie is het aantal dieren constant. In het model sterven de dieren massaal als door energietekorten het gewicht van de individuen beneden een bepaalde minimumwaarde komt. Als dit gebeurt zal de conclusie zijn dat de populatie niet zonder hulp van buitenaf in die omvang in stand kan worden gehouden. Bij de scenario's is ervoor gekozen om de dichtheid gedurende de hele simulatieperiode constant te houden, ook in gevallen van 'sterfte' van de populatie. De populatie wordt dan als het ware bijgevoerd, zodat de dieren niet sterven.

Gebruik van het bosbegrazingsmodel

Het bosbegrazingsmodel FORGRA beschrijft de veranderingen in soortensamenstelling en structuur van een bos in aanwezigheid van hoefdieren. Het model integreert gedetailleerde kennis van de ecologische interacties tussen bos en hoefdieren, die voor een belangrijk deel aan bod is gekomen in de voorgaande hoofdstukken. Hiermee is het model een uiterst nuttig instrument voor het begrazingsonderzoek zelf. Hypothesen over de effecten van begrazing kunnen worden getoetst en kennisleemten kunnen worden opgespoord. Door middel van gevoeligheidsanalyse kan het belang van bepaalde deelprocessen en sleutelvariabelen voor de langetermijnbosontwikkeling worden onderzocht. De modellen vormen een belangrijk raamwerk voor de analyse van de dynamiek van het ecosysteem

Ten opzichte van gepubliceerde bossuccessiemodellen onderscheidt FORGRA zich door een gedetailleerde beschrijving van de verjonging. Deze mate van detail is nodig om het voedselaanbod in de vorm van verjonging te kunnen simuleren, maar dit introduceert tevens een aantal onzekerheden die samenhangen met de dynamiek van zaailingen. Ondanks deze onzekerheden is het gebruik van modellen in onderzoek dat zich richt op de langetermijneffecten nuttig en wenselijk. Door het model toe te passen in verschillende situaties waarbij hoefdiersoort en dichtheid gevarieerd worden, dus in verschillende scenario's, krijgt men inzicht in de mate waarin hoef-

dieren sturend zijn in de bosontwikkeling. Met dit inzicht is het mogelijk de gevolgen van beheerkeuzen ten aanzien van hoefdieren en begrazing in bossen te evalueren.

Het model is in principe geschikt om effecten van fluctuerende aantallen op de bosontwikkeling door te rekenen, maar dit is niet gebeurd in de scenario's die in hoofdstuk 8 worden besproken. Er is voor gekozen om met de meest eenvoudige scenario's te beginnen: die van constante dichtheden. In hoofdstuk 8 worden de resultaten van scenario's voor zeven verschillende bostypen gepresenteerd, die verschillende stadia vertegenwoordigen in de bosontwikkeling op de Veluwse zandgronden.

Bosontwikkeling onder invloed van hoefdieren: scenario-analyses

I.T.M. Jorritsma, G.M.J. Mohren, A.F.M. van Hees & G. Seigers

In dit hoofdstuk worden de resultaten gepresenteerd van de scenario-analyses die zijn uitgevoerd met het simulatiemodel FORGRA. Zeven verschillende bostypen, die verschillende stadia vertegenwoordigen in de bosontwikkeling op de hogere zandgronden, zijn doorgerekend met verschillende dichtheden en soorten hoefdieren. Uit de simulatieresultaten blijkt dat er vrijwel altijd een invloed is op de samenstelling van de bosverjonging. In twee van de zeven bostypen heeft dit tot gevolg dat bij bepaalde hoefdierdichtheden de bosinstandhouding binnen 100 jaar in gevaar komt.

Inleiding

Ongeveer 60% van het bos op de hogere zandgronden bestaat uit grove dennenbos dat voornamelijk aan het einde van de vorige en het begin van deze eeuw is aangeplant. Veranderde opvattingen over de functie van bossen en daarmee samenhangende veranderingen in het beheer van bossen (hoofdstuk 2), zullen ertoe leiden dat het oppervlak grove dennenbos in de nabije toekomst zal afnemen ten gunste van loofbos. Op de Veluwe zal omvorming van grove dennenbos tot loofbos leiden tot een uitbreiding van twee belangrijke bostypen: het Berken-Zomereikenbos op de stuifzanden en leemarme dekzanden en het Wintereiken-Beukenbos op de rijkere zand-

Pleksgewijze opslag van grove den in een bos-heidelandschap.

gronden (zie het kader *Bosgemeenschappen op de Veluwe* in hoofdstuk 2).

Een beheer dat streeft naar een grotere natuurlijkheid van bossen, is niet alleen gericht op de vervanging van uitheemse door inheemse boomsoorten, maar heeft ook als doel het bos een zo compleet mogelijke levensgemeenschap te laten zijn. Het inzetten van andere hoefdieren naast edelhert en ree past binnen deze doelstelling. Het inzetten van runderen en paarden in bossen met natuurfunctie is evenwel discutabel, omdat gevreesd wordt dat de gewenste ontwikkeling van grove dennenbos naar loofbos wordt vertraagd of zelfs verhinderd door de aanwezigheid van deze grote grazers. Het hier gepresenteerde onderzoek is erop gericht inzicht te geven in de invloed van hoefdieren op de bosverjonging en daarmee op de langetermijnbosontwikkeling. Het simulatiemodel FORGRA beschrijft de spontane ontwikkeling van een bostype in aanwezigheid van hoefdieren (hoofdstuk 7). Door FORGRA toe te passen op de meest voorkomende bostypen in de successiereeksen van het Nederlandse bos op de hogere zandgronden, wordt inzichtelijk wat de rol is van ree, edelhert, paard en rund in de langetermijnbosontwikkeling.

Verantwoording van de scenario's

Gebruikte bostypen in de scenario's

Zeven bostypen zijn gebruikt als beginsituatie voor de simulatie van de bosontwikkeling. Twee hiervan vertegenwoordigen bostypen op stuifzanden en leemarme dekzanden met het Berken-Zomereikenbos als Potentieel Natuurlijke Vegetatie (PNV); de overige vijf zijn bostypen op de rijkere dekzanden en op gestuwd preglaciale zandgronden met het Wintereiken-Beukenbos als PNV. De beschrijvingen van de bostypen zijn gebaseerd op het basismateriaal dat in het kader van het Bosreservatenprogramma (Broekmeyer 1995) is verzameld.

Bostypen op stuifzanden en leemarme dekzanden

Veertig procent van het bos op de hogere zandgronden ligt op zure, leemarme stuifzanden en dekzanden. De eerste generatie bos die zich op de stuifzanden spontaan kan ontwikkelen, is een grove dennenbos (Fanta 1986). Veel vaker dan spontaan ontwikkelde bossen komen op stuifzanden grove dennenbossen voor die eind 19e en begin 20e eeuw zijn aangeplant. Het aandeel van de PNV op deze groeiplaatsen, het Berken-Zomereikenbos, is zeer gering. Ook op de plaatsen waar al eeuwenlang begroeiing aanwezig is, zijn weinig voorbeelden van dit type aan te treffen. De daar aanwezige secundaire bossen zijn vaak aangeplante grove dennenbossen, ontstaan door bebossing van heideterreinen. Het beperkte oppervlak Berken-Zomereikenbos dat eind 19e eeuw nog aanwezig was, is bijna geheel omgezet in grove dennenbos (Van der Werf 1991). De spontane ontwikkeling van de dennenbossen op deze groeiplaats kent twee varianten: a) het aandeel grove den neemt vrij snel af en de nieuwe generatie bos ontwikkelt zich in de richting van een Berken-Zomereikenbos; b) de volgende generatie bos bestaat in hoofdzaak opnieuw uit grove den (Fanta 1982).

Bij de modelscenario's is gekozen voor de typen *Grove den* en *Zomereik* als voor-

beelden van de meest karakteristieke bosstadia op de zeer arme zandgronden. De beschrijving van het bostype *Grove den* is gebaseerd op vegetatieopnamen in het bosreservaat Zeesserveld in de boswachterij Ommen (Clerkx & Broekmeyer 1995). Het gaat hier om een eerste generatie stuifzandbebossing, aangelegd in 1912. De struiklaag is slecht ontwikkeld en bestaat vooral uit sporkehout en wilde lijsterbes. Verspreid in de opstand komen enkele exemplaren van zomereik en ruwe berk voor. De kruidlaag wordt gedomineerd door bochtige smele en mossen als bronsmos en klauwtjesmos. Dit bos wordt hierna verder aangeduid als *Grove den op stuifzand.*

Het bos dat model heeft gestaan voor het type *Zomereik* is afkomstig van het bosreservaat Riemstruiken in de boswachterij Kootwijk. Het bosreservaat ligt in een stuifzandgebied met uitgestoven laagten en opgestoven heuvels. Het gebied is vanaf de Middeleeuwen tot aan het eind van de 19e eeuw gebruikt als eikenhakhout. Het in de scenario-analyse gebruikte bos bestaat voornamelijk uit 70-jarige zomereiken en enkele verspreid voorkomende grove dennen. De struiklaag is redelijk goed ontwikkeld en wilde lijsterbes is de belangrijkste soort. De bodemvegetatie wordt gedomineerd door blauwe bosbes en bochtige smele. Dit bos wordt hierna verder aangeduid als *Zomereik op stuifzand.* Een globale bosbouwkundige karakteristiek van beide bostypen is weergegeven in Tabel 8.1 op pagina 169.

Bostypen op rijkere zandgronden (holtpodzolen)

Twintig procent van het bos op de hogere zandgronden ligt op gestuwd preglaciaal zand en lemige dekzanden. Op deze relatief rijke zandgronden is het Wintereiken-Beukenbos de PNV. In de cyclische vegetatieontwikkeling van het Wintereiken-Beukenbos kunnen drie stadia worden onderscheiden: a) een fase met beuk en wintereik; b) een boomloze fase; c) een fase met pioniersoorten als ruwe berk, wilde lijsterbes en zomereik. De manier waarop een oud Wintereiken-Beukenbos in verval raakt, bepaalt in belangrijke mate in welke fase de vegetatie belandt (Fanta 1982). De aanwezigheid van adelaarsvaren kan hierin sturend zijn. Adelaarsvaren, een indicatorsoort voor oud bos, kan het ontstaan van natuurlijke verjonging sterk belemmeren. Bij het verval van het oude bos kan dit leiden tot een situatie waarin een tijdlang geen boomlaag aanwezig is.

De bossen op de rijkere zandgronden zijn dikwijls door de mens sterk beïnvloed. Grote gedeelten zijn in het verleden beplant met grove den of eik (hakhout), waardoor veel bossen in de pionierfase zijn gebleven. Op plaatsen waar sterke verarming is opgetreden, bijvoorbeeld als gevolg van eeuwenlang heidebeheer, kan het Wintereiken-Beukenbos niet tot ontwikkeling komen en blijft het bos in een fase die wordt gerekend tot het Berken-Zomereikenbos (Van der Werf 1991). Van het totale oppervlak bos op holtpodzolgronden wordt slechts 5% ingenomen door het Wintereiken-Beukenbos.

De meest karakteristieke stadia in de secundaire successie van de bossen op de holtpodzolgronden worden gedomineerd door grove den, zomereik en beuk. Bij de modelscenario's is gekozen voor twee typen *Grove den,* die onderling verschillen in de bedekking van adelaarsvaren in de kruidlaag; zo krijgt men inzicht in de rol van

deze soort in de bosontwikkeling. Verder is gekozen voor een type *Zomereik*, een type *Beuk* en een type *Gemengd bos*. Dit laatste type is gekozen als voorbeeld van een bos dat zich gedurende een wat langere tijd spontaan heeft kunnen ontwikkelen.

De beschrijving van het type *Grove den zonder adelaarsvaren* is gebaseerd op vegetatieopnamen in het bosreservaat Galgenberg in de boswachterij Amerongse Berg (Szabo et al. 1996). Het grove dennenbos in dit reservaat is in 1894 aangelegd op een heide met verspreid enkele eikenstrubben. Een klein gedeelte van de grove dennen begint af te sterven of is reeds afgestorven. Zoals in veel oudere grove dennenbossen op de betere groeiplaatsen komen spontaan gevestigde loofboomsoorten als berk, zomereik, Amerikaanse eik en beuk voor. Het aantal struiken is gering. De kruidlaag bestaat, naast mossoorten als bronsmos, klauwtjesmos en groot laddermos, hoofdzakelijk uit bochtige smele en blauwe bosbes.

Het bostype *Grove den met adelaarsvaren* is ontleend aan een grove dennenbos in het bosreservaat Pijpebrandje in de boswachterij Speulder- en Sprielderbos (Koop & Boddez 1991, Szabo in prep). Het bos is begin 1900 aangelegd op een oude bosgroeiplaats. Naast grove den komen enkele spontaan gevestigde Amerikaanse eiken in het kronendak voor. Ook spontaan gevestigde zomereiken, ruwe berken en beuken zijn aanwezig, al is hun hoogte nog beperkt tot maximaal 10 m. De struiklaag is slecht ontwikkeld. De bodemvegetatie wordt gedomineerd door adelaarsvaren. Deze soort heeft een bedekking van ca. 70% en een hoogte van ca. 70 cm. Naast adelaarsvaren komen lokaal ook plekken voor met bochtige smele en met blauwe bosbes.

Het bostype *Zomereik op holtpodzol* is gebaseerd op opnamen van een wintereikenbos op enkele horsten in het bosreservaat Pijpebrandje (Koop & Boddez 1991). Als beginsituatie van de simulatie is de wintereik vervangen door zomereik. In het gecreëerde zomereikenbos komen regelmatig spontaan gevestigde en goed groeien-

Langzaam op gang komende verjonging van loofboomsoorten in een open grove dennenbos.

Tabel 8.1.
Soort, leeftijd, stamtal, grondvlak en hoogte van de bostypen die gebruikt zijn bij de modelsimulaties van de bosontwikkeling onder invloed van hoefdieren.

Dominante boomsoort	Leeftijd	Stamtal[1)] (aantal/ha)	Grondvlak[2)] (m^2/ha)	Hoogte (m)
Berken-Zomereikenbos op stuifzand				
grove den	77	600	21,4	16,4
zomereik	70	1995	23,5	13,3
Wintereiken-Beukenbos op holtpodzol				
grove den (zonder varen)	94	910	23,0	18,5
grove den (adelaarsvaren)	72	452	18,9	19,4
zomereik	160	643	19,1	19,6
beuk	160	238	32,1	27,9
gemengd	80/100	1483	24,4	19,8

1) stamtal heeft betrekking op alle bomen en struiken hoger dan 2 m;
2) berekening van het grondvlak is gebaseerd op alle bomen en struiken met een dbh > 5 cm;

de beuken voor. Struiken zijn schaars en wilde lijsterbes is de meest algemene soort. De kruidlaag in dit bostype bestaat uit een mozaïek van bochtige smele, blauwe bosbes en adelaarsvaren.

Evenals bij de twee vorige typen is de beschrijving van het bostype *Beukenbos op holtpodzol* gebaseerd op het bosreservaat Pijpebrandje (Koop & Boddez 1991). Het gaat hier om een oud en goed gesloten beukenbos, vrijwel zonder ondergroei. Plaatselijk komen enkele oude en onderdrukte wintereiken voor. De kruidlaag is slecht ontwikkeld en bestaat hoofdzakelijk uit bochtige smele en blauwe bosbes.

De beschrijving van het bos *Gemengd bos op holtpodzol* is gebaseerd op het meest natuurlijke deel van het bosreservaat Galgenberg in de boswachterij Amerongse Berg (Szabo et al. 1996). Het bos is ontstaan na een mislukte aanplant rond 1890 van grove den op heide. De ruwe berk heeft zich hier toen spontaan gevestigd en is de belangrijkste soort. Naast ruwe berk komen ook oudere grove dennen voor en restanten van wintereikenstrubben van voor 1800. Het bosbeeld wordt gekenmerkt door een mozaïekpatroon waarin loof- en naaldbomen in verschillende mengingen voorkomen. In dit bos is het aandeel struiken zeer beperkt. De kruidlaag wordt gedomineerd door bochtige smele, met plaatselijk blauwe bosbes. De bosbouwkundige karakteristiek van deze vijf bostypen is weergegeven in Tabel 8.1.

Hoefdierdichtheden in de scenario's

Voor de scenario's is het bosbegrazingsmodel FORGRA geparametriseerd voor de hoefdiersoorten ree, edelhert, Schotse Hooglander en konik. FORGRA is toegepast voor de zeven hierboven beschreven bostypen. Per bostype zijn de volgende hoefdierdichtheden gebruikt: ree 1, 7 en 15; edelhert 1, 3 en 10; konik respectievelijk Schotse Hooglander 1, 3 en 8. In totaal zijn er dus 84 begrazingscenario's uitgevoerd, die samen met de basissimulaties zonder begrazing een totaal aantal geven van 91 modelruns. De hoefdierdichtheden zijn zo gekozen dat in een aantal situaties de graasdruk, uitgedrukt in drogestofconsumptie per ha/jaar, vergelijkbaar is (zie ook het kader *Graasdruk* in hoofdstuk 9). Dit betekent bijvoorbeeld dat de graasdruk van 7 reeën te vergelijken is met die van 3 edelherten en 1 konik; de graasdruk van 10 edelherten is vergelijkbaar met die van 3 runderen. In situaties waarin de graasdruk gelijk is, zijn eventuele verschillen in bosontwikkeling te relateren aan verschillen in dieetkeuze tussen de hoefdiersoorten.

De scenarioberekeningen zijn steeds uitgevoerd voor een periode van 100 jaar waarbij de dichtheid van de hoefdieren constant is gehouden, ongeacht het eventuele voedseltekort dat in de loop van de simulatie ontstond. In feite is hiermee verondersteld dat de dieren in die situatie ergens anders hun tekorten aan voedsel konden aanvullen. Dit betekent echter ook dat bij voedseltekorten al het in het bos aanwezige voedsel wordt geconsumeerd, terwijl het bos in feite misschien nauwelijks interessant is voor de hoefdieren.

Scenario's voor bosontwikkeling in aanwezigheid van hoefdieren

Herbivorie kan leiden tot veranderingen van de samenstelling van de verjonging, zowel in aantallen als in soorten. Deze veranderingen kunnen over een lange perio-

Alerte reegeit in dichte bosverjonging.

de tot uitdrukking komen in de bossamenstelling, hetgeen zichtbaar wordt in de grondvlakken van de verschillende soorten. Het grondvlak is de som van de stamdoorsnede op borsthoogte van de afzonderlijke bomen. De simulatieresultaten worden gepresenteerd in figuren die het verloop van het grondvlak per soort laat zien.

In het geval één boomsoort dominant is en de individuen van deze soort gedurende de beschouwde tijd (in de simulaties 100 jaar) niet in verval geraken, zal het bosbeeld nauwelijks veranderen en zal het grondvlak dus een stabiel beeld laten zien. Als er gaten in de opstand komen, krijgen de jonge individuen een kans en pas dan kunnen verschillen in de samenstelling van de verjonging tot uitdrukking komen in het bosbeeld. Bij de analyse van de effecten van herbivorie op de bosontwikkeling is daarom niet alleen gekeken naar de effecten op de grondvlakverdelingen, maar ook naar de veranderingen van de samenstelling van de verjonging. Hierna worden de simulatieresultaten per bostype gepresenteerd, meestal op grond van het verloop van het grondvlak en soms van de samenstelling van de verjonging.

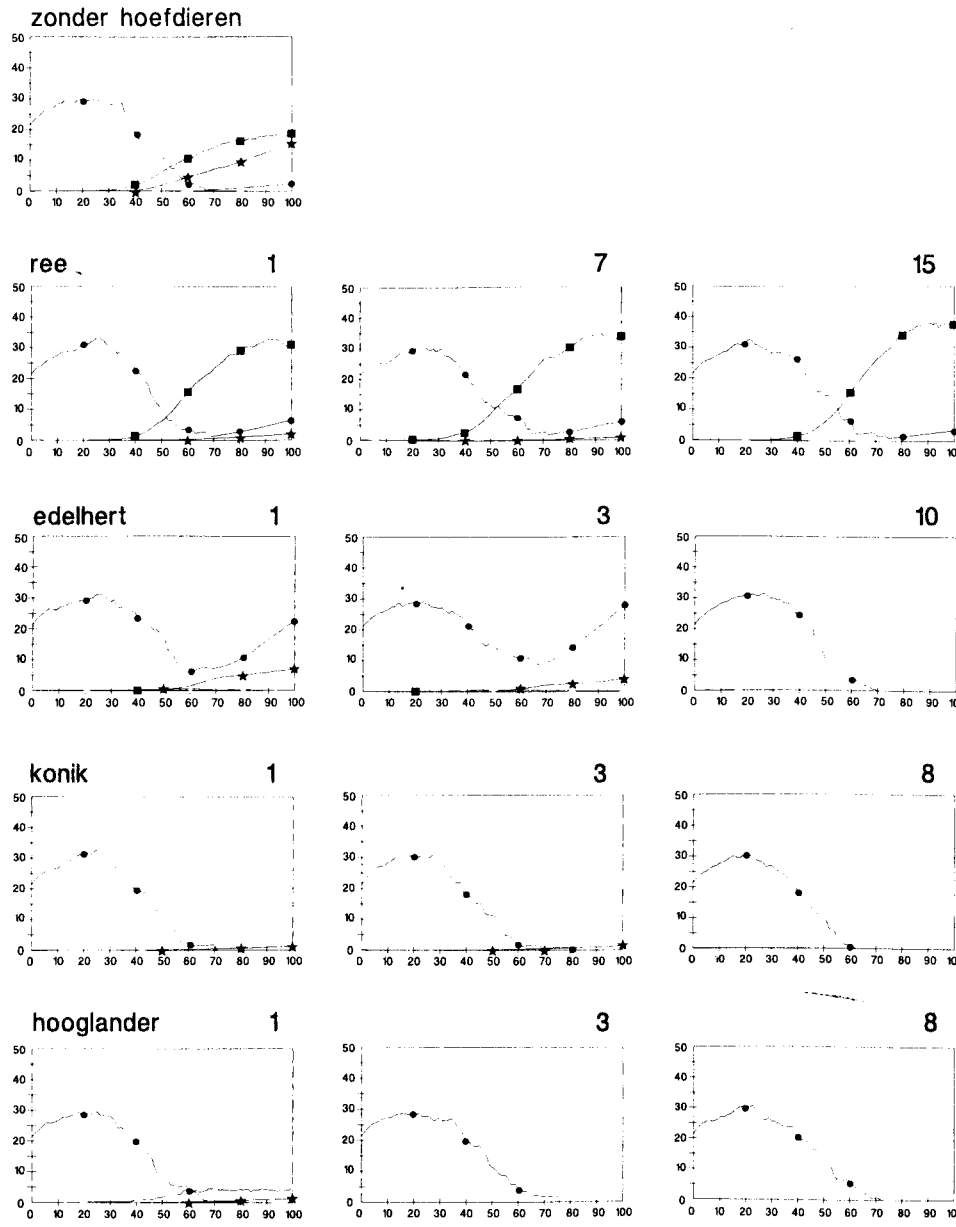
Grove den op stuifzand

Bij het begin van de simulatie bestaat de moederopstand uit een eerste generatie grove den van 77 jaar oud. Verspreid komen enkele exemplaren van ruwe berk voor met een dichtheid van zo'n 60 individuen per ha en er is een spaarzame verjonging van zomereik aanwezig. Wilde lijsterbes en sporkehout zijn de belangrijkste soorten in de struiklaag, maar komen slechts in lage aantallen voor. De bodem is voor ruim 90% bedekt met bochtige smele. De belangrijkste potentiële voedselbronnen voor de verschillende hoefdiersoorten zijn bochtige smele, wilde lijsterbes, sporkehout en zomereik, zij het dat de houtige soorten slechts in beperkte mate aanwezig zijn. Vooral voor het ree is dit voedselaanbod van met name bochtige smele niet erg aantrekkelijk.

In Figuur 8.1 zijn de simulatieresultaten voor de bosontwikkeling van het type *Grove den op stuifzand* bij verschillende hoefdierdichtheden gepresenteerd. In een oogopslag is te zien dat het verloop van het grondvlak in de tijd sterk wordt beïnvloed door de aanwezigheid van hoefdieren. Het simulatiemodel berekent dat de moederopstand van grove den na zo'n 70 simulatiejaren geheel instort. Wat er zich dan ontwikkelt, hangt sterk af van de aanwezigheid van hoefdieren.

Zonder hoefdieren

In afwezigheid van hoefdieren ontwikkelt het bos zich in de richting van een Berken-Zomereikenbos, met een gering aandeel tweede generatie grove den. Deze ontwikkeling wordt bepaald door de aanwezigheid van zomereik en berk bij het begin van de simulatie, al waren beide soorten in geringe mate aanwezig. Gedurende de hele simulatieperiode van 100 jaar is er een talrijke, gevarieerde verjonging aanwezig. In de beginjaren bestaat deze uit wilde lijsterbes, grove den en berk. Verjonging van zomereik komt wat later op gang als de zomereiken zaad gaan produceren. Na het instorten van grove den zijn ruwe berk en zomereik de enige soor-



Figuur 8.1.

Verloop van de verdeling van grondvlakken (m^2 per ha) in het bostype Grove den op stuifzand over een periode van 100 jaar bij verschillende dichtheden hoefdieren. In de subfiguren is de hoefdierdichtheid aangegeven.

❐ = *zachte berk;* ■ = *ruwe berk;* ◇ = *sporkehout;* ● = *grove den;* {★} = *zomereik;* ✱ = *wilde lijsterbes*

ten die zich verjongen. De hier beschreven gesimuleerde ontwikkeling stemt overeen met het schema zoals beschreven door Fanta (1982).

Met hoefdieren

Uit de simulatieresultaten (niet in een figuur weergegeven) blijkt dat de samenstelling van de verjonging sterk verandert door de aanwezigheid van het ree. Van de voedselplanten is zomereik het beste voedsel met wilde lijsterbes op een tweede plaats, althans in de zomermaanden. Dit heeft tot gevolg dat bij alle dichtheden zomereik uit de verjonging verdwijnt, aanvankelijk ten gunste van berk en grove den en na het instorten van de moederopstand voornamelijk ten gunste van berk. De verandering in de samenstelling van de verjonging komt in het bosbeeld tot uiting in een toename van het aandeel berk, ten koste van zomereik. Bij een dichtheid van 15 reeën per 100 ha verdwijnt eik helemaal uit het bosbeeld (Fig. 8.1).

In aanwezigheid van edelherten wordt de eerste generatie grove den vervangen door een tweede generatie, met een aandeel zomereik dat hoger is naarmate de dichtheid van het edelhert lager is. Berk verdwijnt uit het bosbeeld bij alle dichtheden van edelhert. Het meest in het oog springend effect treedt op bij een dichtheid van 10 edelherten per 100 ha. Het simulatiemodel berekent dat in deze situatie het bos uiteindelijk zal verdwijnen. Het effect van het edelhert op de bossamenstelling is anders in vergelijking met dat van het ree. Het gesimuleerde dieet van het edelhert bestaat in de eerste simulatiejaren voor 80 tot 90% uit bochtige smele en voor het overige deel uit ruwe berk, sporkehout, zomereik en wilde lijsterbes. Het grote aandeel bochtige smele duidt op een tekort aan andere voedselbronnen. Dit betekent dat de jonge individuen van de genoemde houtige soorten nagenoeg allemaal geconsumeerd worden, zodat ze later in de successie geen of een veel kleinere rol spelen. Wilde lijsterbes kan aanvankelijk profiteren van een verminderde concurrentie van ruwe berk, sporkehout en zomereik. Net als van grove den neemt het aantal zaailingen van wilde lijsterbes toe, maar deze worden vervolgens een belangrijke voedselbron. Grove den profiteert dan van selectieve vraat van wilde lijsterbes en kan een in leeftijd gevarieerde populatie opbouwen. In de simulatie wordt grove den op een zeker moment, bij gebrek aan beter, een belangrijke voedselbron. Bij de dichtheid van 10 edelherten per 100 ha is dit al vroeg in de simulatie, waardoor in deze situatie van geen enkele soort verjonging kan optreden en het bos binnen de 100 jaren verdwijnt. Bij de lagere dichtheden is de consumptie van zaailingen van grove den steeds kleiner dan de productie, zodat het bos een tweede generatie grove den kan vormen.

Koniks hebben in een grove dennenbos op arme zandgrond een desastreus effect op de bosontwikkeling. Zelfs bij de laagste dichtheid van 1 dier per 100 ha, wordt van meet af aan alle verjonging weggevreten. Een enkele zomereik die vanaf het begin van de simulatie aanwezig was redt het nog, als de dichtheid van koniks maar niet te hoog wordt. Het is echter onwaarschijnlijk dat dit op termijn eikenverjonging oplevert. Bij de aanwezigheid van koniks wordt een eerste generatie grove dennenbos niet vervangen door andere boomvormende individuen: het bos stort in.

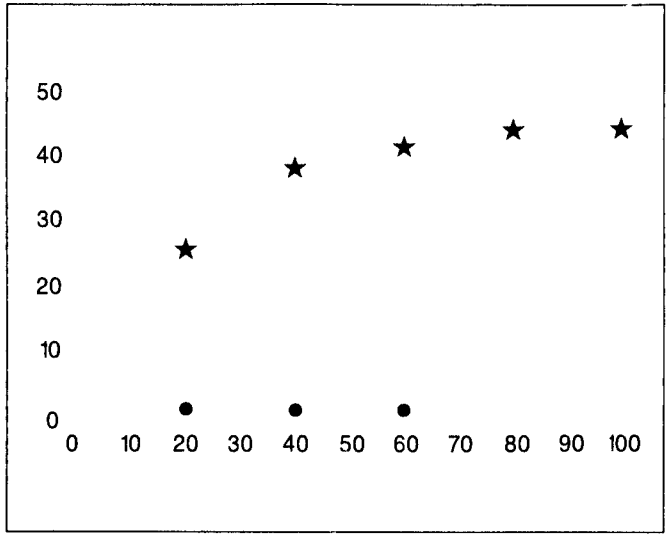
Het effect van Hooglanders in een grove dennenbos op stuifzand is te vergelijken met het effect van koniks, al is het effect van 1 rund minder groot vergeleken met 1 konik. Zoals uit Figuur 8.1 blijkt, berekent het model dat wilde lijsterbes profiteert van de aanwezigheid van 1 rund per 100 ha. Bochtige smele is voor het rund een belangrijkere voedselbron dan voor de konik, dat in zijn dieet bij voorkeur meer houtige soorten opneemt. De druk op wilde lijsterbes is derhalve groter in de situatie met een paard dan met een rund.

Samenvattend kan worden geconcludeerd dat de aanwezigheid van hoefdieren in het bostype *Grove den op stuifzand* een sturende invloed heeft op de bosontwikkeling. Indien de graasdruk niet te hoog is heeft dit tot gevolg dat het bos langer in de fase van pioniersoorten blijft. Bij hogere graasdruk loopt de bosinstandhouding binnen 100 jaar gevaar.

Zomereik op stuifzand

Dit relatief jonge zomereikenbos (de leeftijd van de eiken bedraagt ca. 70 jaar) heeft enkele dominante grove dennen in de kroonlaag. De struiklaag is goed ontwikkeld met gemiddeld 20.000 struiken per ha. Wilde lijsterbes is de belangrijkste soort in de struiklaag. De kruidlaag bestaat voor ongeveer 40% uit blauwe bosbes en voor 20% uit bochtige smele. De belangrijkste voedselbronnen zijn wilde lijsterbes, zomereik, eikels en blauwe bosbes. Het geringe aanbod van bochtige smele betekent vooral voor de runderen een minder optimaal dieet.

Figuur 8.2.
Verloop van de verdeling van grondvlakken (m^2 per ha) in het bostype Zomereik op stuifzand over een periode van 100 jaar.
● = *grove den;* ★ = *zomereik;* ✳ = *wilde lijsterbes*



Zonder hoefdieren

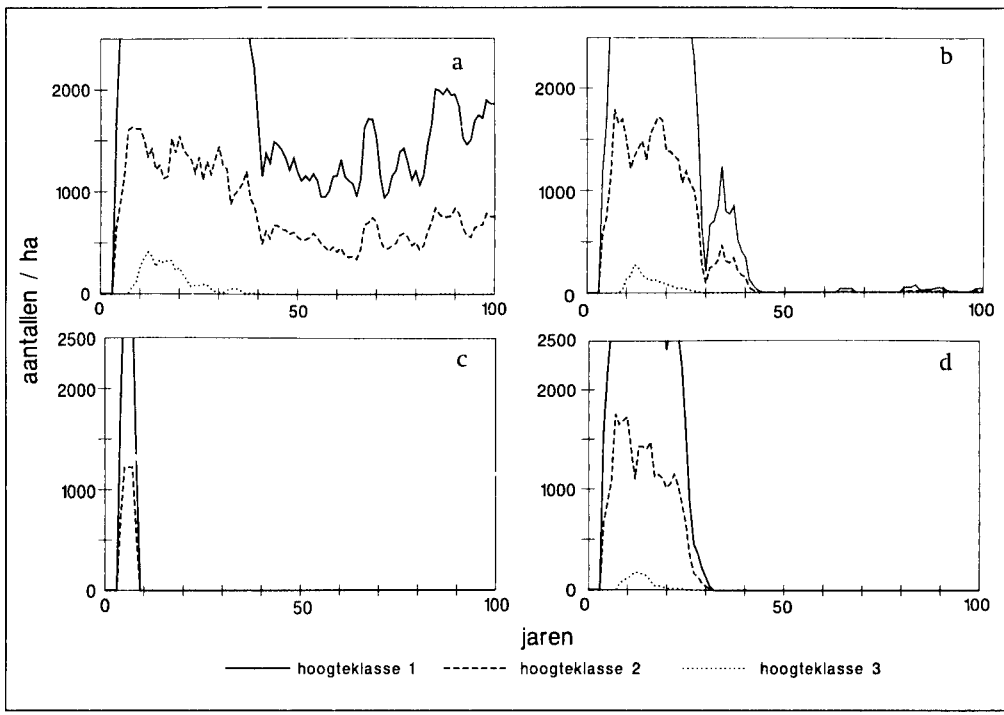
In Figuur 8.2 is de gesimuleerde bosontwikkeling van het type *Zomereik op stuifzand* gepresenteerd. Daaruit blijkt dat het bos een zomereikenbos blijft. Ruwe berk en wilde lijsterbes verdwijnen snel en de enkele grove den die bij het begin van de simulatie al aanwezig was verdwijnt uiteindelijk uit het bosbeeld. Gedurende de hele simulatieperiode is er verjonging van eik. Andere soorten verjongen zich niet of nauwelijks, omdat ze in de moederopstand niet (meer) aanwezig zijn. De voorverjonging van eik komt gedurende de simulatie niet verder tot ontwikkeling, maar zal een kans krijgen als er gaten in de oude opstand komen, door sterfte van ouder wordende zomereiken.

Met hoefdieren

De aanwezigheid van hoefdieren resulteert niet in een ander bosbeeld. Echter, er is wel een duidelijke invloed op de verjonging. Voor een deel is dit te zien in Figuur 8.3, waarin het verloop van de aantallen eikenzaailingen voor enkele situaties met hoefdieren is uitgezet.

Figuur 8.3.

Aantalsverloop van zaailingen van zomereik per hoogteklasse in het bostype Zomereik op stuifzand, bij verschillende hoefdierdichtheden; a: zonder hoefdieren; b: 7 reeën; c: 3 edelherten; d: 1 konik; hoogteklasse 1: 1,0-1,5 m; 2: 1,5-2,0m; 3: 2,0- 2,5m



De aanwezigheid van 1 ree per 100 ha heeft geen grote invloed op de eikenverjonging. Bij een dichtheid van 7 reeën per 100 ha worden de aantallen eik zo sterk gereduceerd dat verwacht mag worden dat er te weinig overblijven om een nieuwe generatie te vormen. Bij de dichtheid van 15 reeën per 100 ha verdwijnt de verjonging van eik al na 25 jaar. Er komen nog wel jaarlijks kiemplanten van zomereik bij, maar deze halen het zaailingstadium niet. Voor een belangrijk deel wordt dit veroorzaakt door concurrentie om licht in de kruidlaag. De exemplaren die het wel redden, worden voor het eind van het eerste jaar geconsumeerd.

Aangezien de drogestofconsumptie van 1 edelhert vergelijkbaar is met die van 3 reeën, is het te begrijpen dat het edelhert een veel grotere invloed heeft op de verjonging dan het ree. In het eikenbos zijn naast blauwe bosbes zowel de zaailingen als de eikels van zomereik een belangrijke voedselbron voor het edelhert. De verjonging van eik heeft hierdoor bij geen enkele dichtheid van het edelhert een kans.

Het aantalsverloop van eikenzaailingen bij de aanwezigheid van 1 of 3 koniks en van 1 rund per 100 ha is te vergelijken met dat van 15 reeën per 100 ha: al na enkele jaren zijn de eikenzaailingen verdwenen. De hoogste dichtheid van 8 koniks per 100 ha heeft, net als de hogere dichtheden van de Hooglanders, tot gevolg dat er gedurende de hele simulatie geen verjonging aanwezig is.

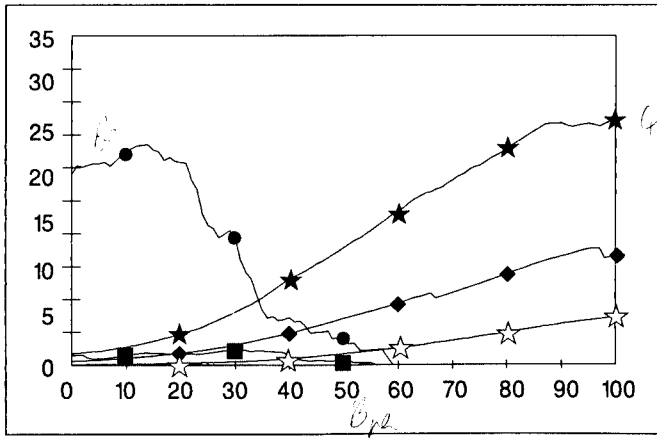
Samenvattend kan worden geconcludeerd dat er bij alle dichtheden, met uitzondering van 1 ree per 100 ha, een grote aanslag wordt gepleegd op de verjonging van zomereik. Aangezien de opstand nog jong is, heeft dit geen gevolgen voor de instandhouding van het bos over een termijn van 100 jaar. De problemen komen pas als de opstand in verval raakt.

Grove den op holtpodzol, zonder adelaarsvaren

Bij het begin van de simulatie bestaat het bos uit 94 jaar oude grove dennen. Spontaan gevestigde individuen van zomereik, berk, beuk en een enkel exemplaar van Amerikaanse eik zijn tot in de boomlaag doorgedrongen. Wilde lijsterbes is de belangrijkste soort in de struiklaag, maar is met een dichtheid van ~~ze'n~~ 160 exemplaren per ha niet erg talrijk. In de scenario's is blauwe bosbes de enige soort in de kruidlaag en heeft een gemiddelde bedekking van 40%. De belangrijkste voedselbronnen zijn zomereik, berk, blauwe bosbes, eikels en beukennootjes.

Zonder hoefdieren

Figuur 8.4 geeft de verandering in het gesimuleerde bosbeeld van een grove dennenbos op de rijkere gronden weer naar een Wintereiken-Beukenbos. De oudere grove dennen in dit bos sterven een voor een af en worden in de loop van de tijd vervangen door zomereik, beuk en Amerikaanse eik De verschillende boomvormende soorten in dit systeem verjongen zich goed. In de eerste jaren van de simulatie bestaat de verjonging vooral uit zomereik en berk en in mindere mate uit grove den; in een latere fase bestaat deze vooral uit zomereik, aangevuld met wat Amerikaanse eik en beuk. Beuk lijkt zich in golfbewegingen te verjongen.



Figuur 8.4.
Verloop van de verdeling van grondvlakken (m^2 per ha) in het bostype Grove den op holtpodzol, zonder adelaarsvaren over een periode van 100 jaar.
■ = *ruwe berk;* ◆ = *beuk;* ● = *grove den;* {x} = *wintereik;* ★ = *zomereik;* ☆ = *Amerikaanse eik*

Met hoefdieren

Uit Figuur 8.4 blijkt dat het grove dennenbos zich bij alle begrazingscenario's ontwikkelt in de richting van een Wintereiken-Beukenbos, al zijn er wel kleine verschillen in het verloop van het aandeel van Amerikaanse eik.

De aanwezigheid van 1 ree per 100 ha heeft nagenoeg geen invloed op de verjonging. Bij de hogere dichtheden van 7 of 15 reeën per 100 ha is dat wel het geval. Aanvankelijk is er nog wel een gevarieerde verjonging, zowel wat betreft soortensamenstelling als leeftijdsopbouw, met dit verschil dat de aantallen lager liggen. De jaarlijkse hoeveelheid kiemplanten ligt ook veel lager als gevolg van de consumptie van zaden. De druk op de zaden, kiemlingen en zaailingen neemt in de loop van tijd zo sterk toe dat na zo'n 50 tot 60 jaar de hele verjonging ontbreekt.

Het beeld dat geschetst is voor de ontwikkeling van het bos met 7 reeën per 100 ha, komt globaal overeen met de gesimuleerde ontwikkeling in aanwezigheid van 1-3 edelherten per 100 ha. Bij een dichtheid van 10 edelherten per 100 ha is de graasdruk zo groot dat er nauwelijks verjonging kan ontstaan.

Alhoewel 1 konik ongeveer evenveel consumeert als 2 edelherten, is het effect van een konik op de bosverjonging nagenoeg afwezig, omdat blauwe bosbes voor koniks een veel belangrijker voedselbron is. De druk op de verjonging neemt toe met de dichtheid. Bij 3 koniks wordt de druk op zomereik groter, wat er aanvankelijk toe leidt dat verjonging van berk meer kans krijgt. Na ruim 70 jaar stort de hele verjonging echter in. Bij een dichtheid van 8 koniks treedt dit effect in versterkte mate op en verdwijnt de verjonging al na ongeveer 40 jaar.

Voor Hooglanders is blauwe bosbes kwalitatief niet zo'n goede voedselbron als voor koniks. Dit heeft tot gevolg dat het effect van Hooglanders op de verjonging gro-

Open eikenbos met een goed ontwikkelde kruidlaag van blauwe bosbes.

ter is. Een Hooglander heeft een effect zoals dat beschreven is voor 8 koniks. De hogere dichtheden hebben tot gevolg dat er vanaf het begin geen verjonging aanwezig is. Vooral het ontbreken van bochtige smele in deze simulaties verklaart in belangrijke mate het verschil in effect tussen rund en konik.

Samenvattend kan worden geconcludeerd dat de ontwikkeling van het bostype *Grove den op holtpodzol* in de richting van een Wintereiken-Beukenbosbos niet wordt beïnvloed, maar dat in de meeste gevallen de bosverjonging geheel gaat ontbreken.

Grove den op holtpodzol, met adelaarsvaren

Het in de analyse gebruikte bos bestaat voor een belangrijk deel uit 72 jarige grove dennen, die begin deze eeuw zijn aangeplant op een oude bosgroeiplaats. Enkele exemplaren van zomereik, Amerikaanse eik, beuk en ruwe berk zijn al tot in het kronendak doorgedrongen, wat de potentie van het bos laat zien om te ontwikkelen tot een gemengd bos. De struiklaag is met zo'n 350 exemplaren per ha niet goed ontwikkeld en bestaat voornamelijk uit wilde lijsterbes en een enkele opgroeiende zomereik. In de simulatie is adelaarsvaren de enige soort in de kruidlaag en heeft een bedekking van gemiddeld 70%. Adelaarsvaren is voor de hoefdiersoorten geen geschikte voedselbron (met uitzondering van de wortels voor het wilde zwijn). Daarnaast remt adelaarsvaren de vestiging van verjonging. Het bos zal voor hoefdie-

ren niet erg in trek zijn vanwege het beperkte aanbod van kwalitatief goed voedsel. De belangrijkste voedselplanten zijn zaailingen van zomereik, Amerikaanse eik, beuk, eikels en beukennootjes

Zonder hoefdieren

Uit Figuur 8.5 blijkt dat het bos in een periode van 100 jaar zich van een ouder grove dennenbos gemengd met jonge individuen van loofboomsoorten ontwikkelt in de richting van een Wintereiken-Beukenbos, met een aandeel Amerikaanse eik. Het model berekent een rijk gevarieerde verjonging van voornamelijk zomereik en in mindere mate van Amerikaanse eik. Verjonging van grove den, ruwe berk en wilde lijsterbes komt in de eerste jaren slechts spaarzaam voor en ontbreekt later geheel. Beuk verjongt zich gedurende de hele periode slecht.

Met hoefdieren

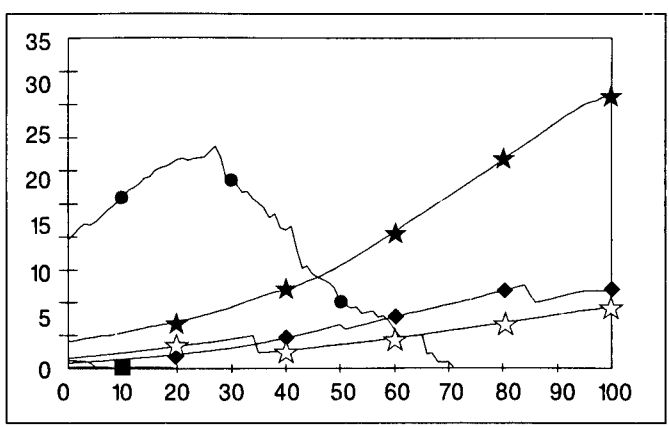
In de aanwezigheid van hoefdieren ontwikkelt het grove dennenbos zich in alle scenario's in de richting van een Wintereiken-Beukenbos, met dit verschil dat het aandeel Amerikaanse eik varieert (Fig. 8.5). Zomereik en beuk, de loofboomsoorten die het bosbeeld na 100 jaar bepalen, zijn al buiten het bereik van de hoefdieren bij het begin van de simulatie, zodat groei en ontwikkeling daarvan ongestoord kunnen verlopen.

De samenstelling van de verjonging kan drastisch gewijzigd worden als gevolg van herbivorie. Door de aanwezigheid van 1 ree per 100 ha verdwijnt de hele eiken-

Figuur 8.5.

Verloop van de verdeling van grondvlakken (m^2 per ha) in het bostype Grove den op holtpodzol, met adelaarsvaren over een periode van 100 jaar bij verschillende dichtheden hoefdieren (aangegeven in de subfiguren).

■ = *ruwe berk;* ◆ = *beuk;* ● = *grove den;* ★ = *zomereik;* ☆ = *Amerikaanse eik;*



verjonging, waardoor ruimte ontstaat voor de ontwikkeling van de pioniersoorten grove den en berk. Bij de hogere dichtheden van ree is het effect zo groot dat er geen verjonging overblijft. De hoeveelheid goed voedsel is in dit bostype -door de dominerende aanwezigheid van adelaarsvaren- zo gering dat al het voedsel van een enige kwaliteit wordt benut. Het model berekent dat zelfs adelaarsvaren wordt geconsumeerd, omdat verondersteld wordt dat hoefdieren, bij gebrek aan beter, ook voedsel van slechte kwaliteit eten.

Het hierboven beschreven beeld van het effect van de hogere dichtheden van ree gaat ook op voor de hogere dichtheden van het edelhert en de konik en bij alle dichtheden van de Hooglander. In al deze gevallen moet worden geconcludeerd dat, alhoewel het bosbeeld in de beschouwde tijd niet sterk wordt beïnvloed, wel alle verjonging door vraat verdwijnt. Op een termijn van langer dan 100 jaar betekent dit dat de bosinstandhouding in gevaar komt.

Bij de laagste dichtheden van edelhert en konik is er volgens het model iets anders aan de hand. Het effect van 1 edelhert of 1 konik is volgens de berekeningen zelfs kleiner dan het effect van 1 ree per 100 ha. Dit opmerkelijke resultaat behoeft een toelichting. Bij edelhert is aanvankelijk de aanslag op de eikenverjonging zo groot, dat deze niet van de grond kan komen. Doordat de hoeveelheid goed voedsel voor 1 edelhert per 100 ha echter niet toereikend is, wordt het edelhert in het model gedwongen om ook adelaarsvaren te consumeren. Hierdoor neemt de bedekking van adelaarsvaren af, waardoor de kansen voor eik uiteindelijk weer toenemen. In de praktijk is het niet waarschijnlijk dat dit effect zal optreden en geven de modeluitkomsten voor de scenario's van edelhert en konik een te rooskleurig beeld wat betreft de grootte van het effect.

Zomereik op holtpodzol

Het zomereikenbos dat is gecreëerd voor de scenario-analyse, is een goed gesloten opstand die voor 90% bestaat uit 160-jarige zomereiken en 10 % beuken van 100 jaar. Ook jongere beuken zijn reeds doorgedrongen tot in de boomlaag. In de struiklaag is wilde lijsterbes de belangrijkste soort. De struiklaag is overigens niet goed ontwikkeld, getuige het feit dat het aantal individuen beperkt blijft tot ruim 500 exemplaren per ha. Opvallend is het ontbreken van jongere zomereiken, zowel in de boomlaag als in de struiklaag. Bij aanvang van de simulatie is blauwe bosbes de belangrijkste soort met een bedekking van ruim 30 %. Verder is er een geringe bedekking van bochtige smele (5%) en komt adelaarsvaren voor met een bedekking van 10%. Voor de hoefdieren verschaft dit bos een voedsel bestaande uit wilde wilde lijsterbes, beuk, blauwe bosbes, bochtige smele, beukennootjes en eikels en zaailingen van eik.

Zonder hoefdieren

In Figuur 8.6 is de gesimuleerde bosontwikkeling van het type *Zomereik op holtpodzol* weergegeven. Het bosbeeld verandert gedurende de 100 simulatiejaren niet: het bos blijft een zomereikenbos, met een klein aandeel beuk. Het aandeel van wilde lijsterbes in de struiklaag neemt tijdens de simulatie af. Het model berekent in afwe-

zigheid van hoefdieren een rijke verjonging van vooral zomereik. De verjonging van andere soorten zoals beuk en wilde lijsterbes blijven sterk achter bij zomereik.

Met hoefdieren

De aanwezigheid van hoefdieren heeft geen invloed op het bosbeeld. In alle begrazingscenario's blijft het bos een zomereikenbos met een klein aandeel beuk. Tussen de scenario's bestaan er verschillen in de samenstelling van de verjonging, die tot uitdrukking komen in het verloop van de aantallen van zomereik.

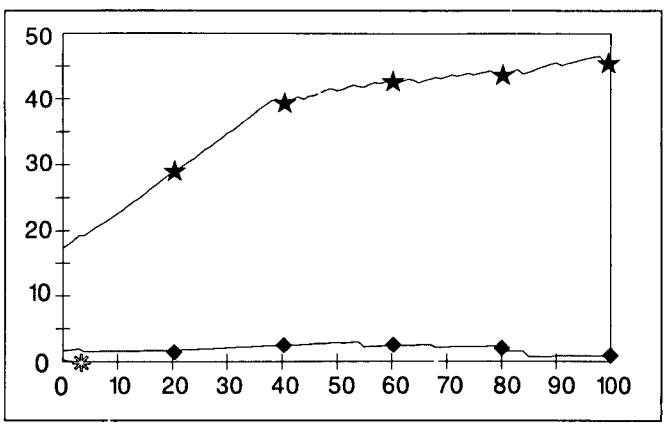
Het voorkomen van zomereik in de vraatzone betekent een rijk voedselaanbod voor het ree. Van de verschillende plantensoorten in de 'voedselbak' is het blad van eik kwalitatief het beste voedsel voor het ree. De geconsumeerde hoeveelheden zomereik zijn echter zo laag ten opzichte van het aanbod, dat de aanwezigheid van 1 ree per 100 ha nagenoeg geen invloed heeft op de eikenverjonging. Ook de consumptie van eikels in de wintermaanden (30% van het dieet) heeft geen gevolg voor het aantal zaailingen. Een toenemende dichtheid leidt tot een sterkere reductie van het aantal zaailingen. Wel blijft eik steeds in de verjonging aanwezig. De aantallen van andere soorten in de verjonging nemen niet toe.

Voor het edelhert zijn bochtige smele en blauwe bosbes belangrijke voedselbronnen. Zomereik wordt relatief minder geconsumeerd door het edelhert dan door het ree, maar omdat de totale voedselbehoefte van een edelhert ongeveer drie keer zo groot is als die van een ree, kan de graasdruk op zomereik toch oplopen. Bij de lagere dichtheden van edelhert blijft verjonging van eik gedurende 100 jaar in ruime mate aanwezig. Bij een dichtheid van 10 edelherten per 100 ha is de druk op zomer-

Figuur 8.6.

Verloop van de verdeling van grondvlakken (m^2 per ha) in het bostype Zomereik op holtpodzol over een periode van 100 jaar.

◆ = *beuk*; ★ = *zomereik*; ✳ = *wilde lijsterbes*



eik zo groot dat deze na ongeveer 20 jaar is verdwenen.

De effecten van Hooglanders en koniks zijn in dit bostype vergelijkbaar. Bochtige smele is voor beide hoefdiersoorten het aantrekkelijkste voedsel. Bij een dichtheid van 1 dier per 100 ha bestaat het dieet dan ook voor 70% uit bochtige smele. Dit neemt niet weg dat er toch een grote aanslag wordt gepleegd op zaailingen van zomereik en er na 20 jaar niets overblijft van de eikenverjonging. De druk op zomereik wordt groter naarmate de dichtheid van de hoefdieren toeneemt. In de scenario's met hogere dichtheden van Hooglander en konik blijft de productie van bochtige smele achter bij de consumptie. Binnen enkele jaren is er geen bochtige smele over en wordt blauwe bosbes het belangrijkste voedsel, vooral vanwege het relatief ruime aanbod. Kwalitatief is zomereik een goede voedselbron, zodat met name in de maanden mei en juni, afhankelijk van het aanbod, het aandeel van zomereik in het dieet 20% bedraagt. Het gevolg is dat de verjonging van eik verder geen kans krijgt. Bij hogere dichtheden treedt dit effect eerder op.

Samenvattend kan worden geconcludeerd dat bij alle scenario's met het bostype *Zomereik op holtpodzol* de bosinstandhouding niet in gevaar komt binnen een periode van 100 jaar. Reeën en een lage dichtheid van edelherten hebben een kleine invloed op de aantallen in de verjonging (van eik). Een dichtheid van 10 edelherten per 100 ha en alle dichtheden van rund en konik hebben tot gevolg dat vroeg of laat de verjonging verdwijnt.

Beuk op holtpodzol

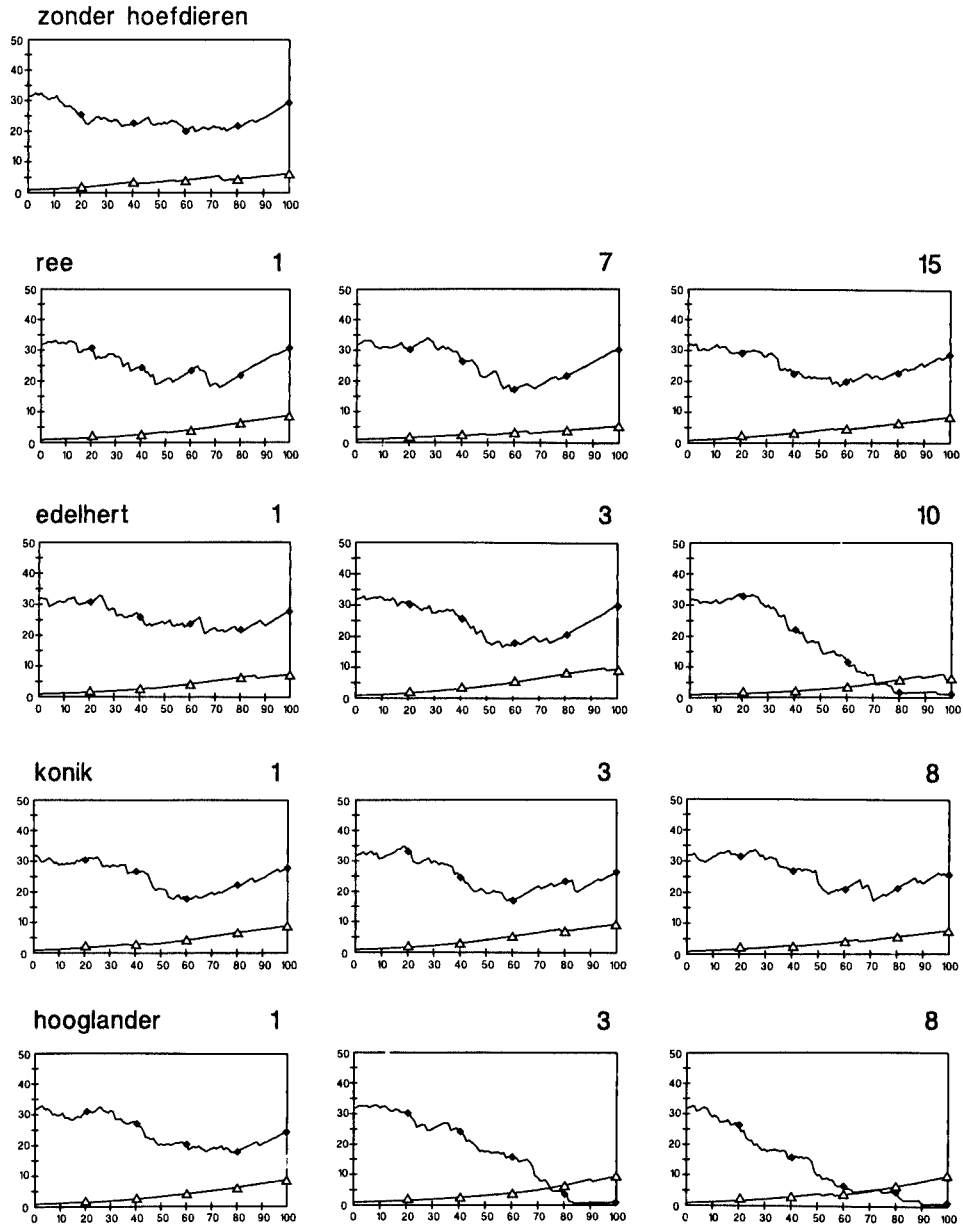
Het in de simulaties gebruikte beukenbos is bij aanvang een goed gesloten Wintereiken-Beukenbos met beuken, variërend in leeftijd van 100 tot 160 jaar en met ongeveer 10% wintereiken van 160 jaar. Het beukenbos heeft een slecht ontwikkelde struik- en kruidlaag. Blauwe bosbes en bochtige smele zijn de belangrijkste kruiden in de vraatzone en hebben samen een bedekking van slecht 7%. Dit beukenbos levert voor hoefdieren in ieder geval een kwantitatief beperkt voedselaanbod.

Zonder hoefdieren

De resultaten van de simulaties van de ontwikkeling van het beukenbos staan weergegeven in Figuur 8.7. Zonder hoefdieren zal het bos in 100 jaar een Wintereiken-Beukenbos blijven, waarin het aandeel wintereik in de loop van de tijd iets toeneemt. In de simulatie sterven een aantal oude beuken en worden vervangen door jonge exemplaren. De verjonging bestaat voornamelijk uit wintereik, met beuk op de tweede plaats. Andere soorten komen in de verjonging nagenoeg niet voor. Belangrijke voedselbronnen voor de diverse hoefdieren zijn in deze situatie beuk, wintereik, bochtige smele, blauwe bosbes, beukennootjes en eikels.

Met hoefdieren

Reeën hebben geen invloed op het bosbeeld (Fig. 8.7): de verdeling van het grondvlak verandert niet. Er is wel een invloed op de samenstelling van de verjonging. In het voorjaar vormen eikenzaailingen een belangrijke voedselbron; in de winter-



Figuur 8.7.

Verloop van de verdeling van grondvlakken (m^2 per ha) in het bostype Beuk op holtpodzol over een periode van 100 jaar bij verschillende dichtheden hoefdieren. In de subfiguren is de hoefdierdichtheid aangegeven.

◆ = *beuk*; △ = *wintereik*

In veel beukenbossen dringt zo weinig licht door tot de bodem, dat er maar heel weinig ondergroei aanwezig is. In dit soort bossen zijn de levensmogelijkheden voor hoefdieren dan ook beperkt.

maanden zijn dat eikels. Dit resulteert in een reductie van het aandeel wintereik in de verjonging. Bij een dichtheid van 1 ree per 100 ha blijft de soort wel steeds in de verjonging aanwezig, maar bij de hogere dichtheden van 7 en 15 reeën per 100 ha verdwijnt wintereik reeds binnen 50 jaar. Het lijkt erop dat beuk profiteert van het wegvallen van wintereik, althans als de dichtheid van het ree niet te hoog is. Bij de hoogste dichtheid van het ree is voedsel dermate beperkend dat kiemlingen, ongeacht de soort, niet veel verder komen dan het eerste jaar.

De invloed van edelhert is groter in vergelijking met die van het ree. Dit wordt onder andere geïllustreerd in Figuur 8.7, waar bij een dichtheid van 10 edelherten per 100 ha de bosinstandhouding in gevaar komt. In deze situatie wordt van meet af aan alles wat maar enigszins eetbaar is, geconsumeerd. In dit bostype is te weinig voedsel aanwezig voor een populatie van 10 edelherten per 100 ha. Bochtige smele is een goede voedselbron voor edelhert. Het aanbod is echter beperkt en de consumptie zo groot dat deze kruidlaagsoort na een jaar al verdwijnt. De druk op de andere voedselplanten wordt daardoor groter en wel zodanig dat alle zaailingen en zaden van zowel eik als beuk worden opgegeten. Blauwe bosbes is de enige soort die onder de boomlaag aanwezig blijft.

Het ontbreken van verjonging gedurende de hele simulatieperiode is er de oorzaak van dat gevreesd moet worden voor de instandhouding van het bos op de langere termijn. De bij aanvang aanwezige beuken takelen een voor een af en de ruimte die daardoor ontstaat, kan niet worden ingenomen door jongere beuken. Bij een dichtheid van 3 edelherten per 100 ha is met name de druk op de beukenverjonging in de eerste jaren beperkt, zodat er nog genoeg verjonging overblijft om de ontstane gaten op te vullen. Pas in de tweede helft van de simulatieperiode gaat de verjonging ontbreken. We kunnen concluderen dat de instandhouding van het bos geen gevaar loopt over een periode van 100 jaar. De invloed van 1 edelhert per 100 ha is niet zo groot. Bij deze dichtheid is de consumptie van bochtige smele dermate laag dat de soort niet verdwijnt. Bochtige smele kan net als blauwe bosbes een belangrijke voedselbron blijven. Wintereik loopt op den duur het gevaar niet meer in de verjonging voor te komen. Het aandeel beuk wordt kleiner in vergelijking tot de onbegraasde situatie, maar de soort blijft wel aanwezig.

Voor de konik is beuk een minder interessante voedselsoort in vergelijking tot het edelhert. Vanuit dit gegeven is het te verklaren dat het bosbeeld in aanwezigheid van de konik niet wordt beïnvloed. Bij de verschillende dichtheden van de konik is de druk op de beukenverjonging aanvankelijk zo laag dat er genoeg overblijft om de in een latere fase ontstane gaten weer op te vullen en de verdeling van het grondvlak in de tijd niet verandert (Fig. 8.7). Er is overigens wel een duidelijke invloed op de verjonging. Bij alle dichtheden van de konik verdwijnt de wintereik vrij snel en uiteindelijk ook de verjonging van beuk. Alleen bij de laagste dichtheid van 1 konik per 100 ha blijft er nog enige beukenverjonging over.

De instandhouding van het beukenbos komt ook in gevaar indien runderen aanwezig zijn. De eerder beschreven ontwikkeling van het bos in aanwezigheid van 10 edelherten geldt ook voor situaties met meer dan 1 rund per 100 ha. De hoeveelheid voedsel, nog los van de kwaliteit ervan, is voor runderen zo gering dat alles wordt geconsumeerd. Dit betekent dat bij de hogere dichtheden de druk op zaden en zaailingen van wintereik en beuk zo groot is dat er geen verjonging overblijft of kan ontstaan. Bij een dichtheid van 1 rund per 100 ha is in de eerste 50 jaar nog wel wat verjonging mogelijk en blijkbaar genoeg om de in de fase daarna ontstane gaten in het kronendak op te kunnen vullen. In deze situatie is dan ook op een termijn van 100 jaar de bosinstandhouding niet in gevaar.

Samenvattend kan worden geconcludeerd dat het voor de instandhouding van het bostype *Beuk op holtpodzol* van belang is dat er een gevarieerde leeftijdsopbouw van individuen bestaat, zodat ontstane gaten steeds kunnen worden opgevuld. In de scenario's met rund en een dichtheid van 10 edelherten per 100 ha kan de verjonging zich onvoldoende ontwikkelen en komt de instandhouding van het bos binnen 100 jaar in gevaar. In de andere scenario's treedt dit waarschijnlijk later op.

Gemengd bos op holtpodzol

De uitgangssituatie van het gemengde bos dat in de analyse is gebruikt, bestaat uit een rijk gestructureerde boomlaag wat betreft soort, hoogte en leeftijd. De soor-

ten in de boomlaag zijn berk, grove den, zomereik wintereik en beuk. De oudste exemplaren in dit bos zijn ongeveer 100 jaar. De beuk heeft zich duidelijk later gevestigd in dit bos, daar de oudste exemplaren ongeveer 40 jaar oud zijn. De struiklaag is slecht ontwikkeld met ongeveer 50 exemplaren per ha van voornamelijk berk, zomereik en wintereik. De belangrijkste soort in de kruidlaag is blauwe bosbes met een gemiddelde bedekking van 35%. In de berekeningen zijn andere soorten in de kruidlaag niet opgenomen. De belangrijkste voedselbronnen zijn blauwe bosbes, zomereik, wintereik, eikels en beukennootjes. Het ontbreken van bochtige smele in het voedselaanbod zal vooral voor de Hooglander en de konik nadelig zijn.

Zonder hoefdieren

De resultaten van de simulatie van de bosontwikkeling van het gemengde bos in afwezigheid van hoefdieren staat weergegeven in Figuur 8.8. In een niet-begraasde situatie ontwikkelt het bos zich tot een menging waarin wintereik, zomereik en beuk bepalend zijn. Grove den en berk verdwijnen conform de verwachtingen relatief snel uit het bosbeeld: de oudere exemplaren sterven af en verjonging van deze soorten is niet meer goed mogelijk. In deze fase van de ontwikkeling zijn zomereik en wintereik de belangrijkste soorten in de verjonging, aangevuld met een klein aandeel beuk.

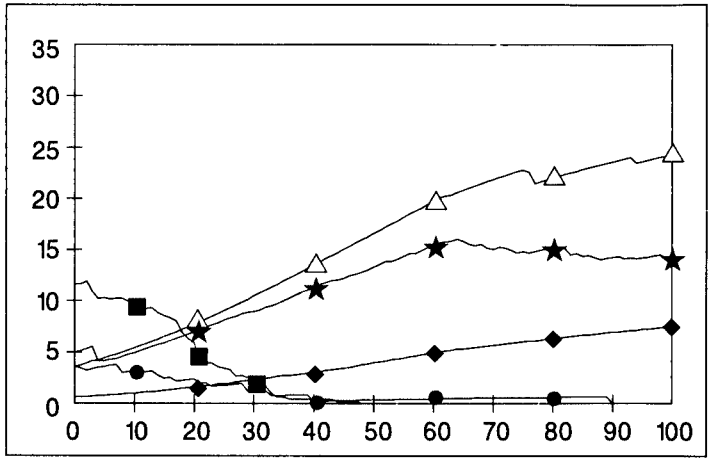
Met hoefdieren

In alle scenario's waarbij hoefdieren aanwezig zijn, ontwikkelt het gemengde bos zich in de richting van een Wintereiken-Beukenbos. Dit duidt erop dat de individuen die het bosbeeld na 100 jaar bepalen, bij aanvang van de simulatie al buiten het

Figuur 8.8.

Verloop van de verdeling van grondvlakken (m^2 per ha) in het bostype Gemengd bos op holtpodzol over een periode van 100 jaar.

■ = *ruwe berk;* ◆ = *beuk;* ● = *grove den;* ★ = *zomereik;* △ = *wintereik*



bereik van de hoefdieren waren. De individuen in de vraatzone hebben het zwaar te verduren: bij nagenoeg alle scenario's ontbreekt de verjonging na een bepaalde tijd. Alleen bij een dichtheid van 1 ree per 100 ha blijft er gedurende de simulatieperiode steeds verjonging van beuk, zomereik en wintereik aanwezig, zij het dat de aantallen veel lager liggen dan in de situatie zonder hoefdieren. De snelheid waarmee de verjonging in de overige scenario's verdwijnt, is afhankelijk van de totale consumptie, maar tevens van de voorkeur voor bepaalde voedselplanten.

De bosinstandhouding van het *Gemengd bos op holtpodzol* komt over een periode van 100 jaar niet in gevaar. In nagenoeg alle scenario's ontbreekt echter de verjonging.

Conclusies uit de scenario-analyses

FORGRA beschrijft de bosontwikkeling *zonder begrazing* in de hier gekozen bostypen conform de te verwachten bosontwikkeling op basis van de Potentieel Natuurlijke Vegetatie. Hoewel dit niet als een robuuste test van het model is te beschouwen, geeft dit vertrouwen in de werking van het model: het model lijkt goed onderscheid te maken tussen de soorten en de soorten lijken ten opzichte van elkaar op een juiste manier gekarakteriseerd. Door FORGRA toe te passen op zeven bostypen in combinatie met verschillende vormen van begrazing, is inzicht verkregen in de omvang van het effect van ree, edelhert, konik en Schotse Hooglander op de bosontwikkeling op de hogere zandgronden.

Tabel 8.2 geeft een overzicht van het effect van begrazing op de ontwikkeling van de zeven verschillende bostypen. De gebruikte indeling naar de omvang van het effect heeft betrekking op drie richtingen in de bosontwikkeling:

- het bos verdwijnt op de lange termijn (binnen 100 jaar) of op de zeer lange termijn (meer dan 100 jaar);
- het bos ontwikkelt zich in regressieve richting, dat wil zeggen richting pionierbos;
- het bos ontwikkelt zich in progressieve richting, dat wil zeggen richting PNV, ondanks een eventuele invloed op de verjonging.

De belangrijkste conclusie die getrokken kan worden uit de scenario-analyses is dat ook lage dichtheden van hoefdieren invloed hebben op de bosverjonging. Lage dichtheden van hoefdieren kunnen daardoor de ontwikkeling van het bos in een richting sturen die anders is vergeleken met een situatie waar hoefdieren zijn uitgesloten. Dit geeft aan dat er in bossen waar reeën en edelherten voorkomen er zelfs bij lage aantallen sprake is van een invloed van hoefdieren op de bosontwikkeling.

Verder kan worden geconcludeerd dat de invloed van de hoefdieren toeneemt met de dichtheid en het gewicht van de dieren. De modelberekeningen geven aan dat in alle zeven bostypen de verjonging verdwijnt bij 100 jaar begrazing door Schotse Hooglanders. Bij de dichtheden van 3 en 8 dieren per 100 ha is er gedurende de hele simulatieperiode geen verjonging; bij een dichtheid van 1 rund per 100 ha

Tabel 8.2.

Samenvattend overzicht van de mate van effect van 100 jaar begrazing op de ontwikkeling van verschillende bostypen:

●● *bos verdwijnt binnen 100 jaar*

● *bos blijft bos, maar de verjonging verdwijnt na kortere of langere periode*

△ *bos blijft bos, maar soortensamenstelling van de verjonging verandert naar overwegend pioniersoorten*

○ *bos blijft bos, soortensamenstelling van de verjonging verandert niet, aantallen verjonging lager*

○○ *bos blijft bos, geen invloed op de verjonging*

Hoefdiersoort	REE			EDELHERT			PAARD			RUND		
aantal per 100 ha	1	7	15	1	3	10	1	3	8	1	3	8
Berken-Zomereikenbos op stuifzand												
grove den	△	△	△	△	△	●●	●●	●●	●●	●●	●●	●●
zomereik	○○	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
Wintereiken-Beukenbos op holtpodzol												
grove den (zonder varen)	○○	●	●	●	●	●	○	●	●	●	●	●
grove den (adelaarsvaren)	△	●	●	○○	●	●	○○	●	●	●	●	●
zomereik	○○	○	○	○	△	●	●	●	●	●	●	●
beuk	○○	○	○	○	●	●●	○	○	○	●●	●●	●●
gemengd bos	○	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●

N.b.: de scenario's met hoefdieren zijn steeds vergeleken met het basisscenario (geen hoefdieren)

blijft er langer verjonging aanwezig naarmate er meer voedsel aanwezig is, zoals bijvoorbeeld bochtige smele in het type *Grove den op stuifzand*.

De hoge dichtheden van koniks leiden in bijna alle bekeken bostypen tot een afwezigheid van verjonging. Doordat de kwaliteit van beuk voor koniks maar matig is, is de kans op beukenverjonging soms wat groter.

Honderd jaar begrazing met dichtheden van 10 edelherten per 100 ha is desastreus voor de verjonging. Doordat edelhert in vergelijking tot de konik een grotere voorkeur heeft voor eik en beuk verdwijnen deze soorten, bij ongeveer dezelfde consumptiehoeveelheden, eerder uit de verjonging (zie beschrijvingen van *Zomereik op stuifzand, Grove den zonder adelaarsvaren, Beuk op holtpodzol*).

Het ree heeft een nog sterkere voorkeur voor eik dan het edelhert en dat maakt dat zelfs bij de laagste reeëndichtheid de verjonging kan veranderen naar een pioniervegetatie (*Grove den op stuifzand* en *Grove den zonder adelaarsvaren*).

Het berekende voedselaanbod is in een groot aantal bostypen niet toereikend

voor de verschillende populaties hoefdieren, zo blijkt uit Tabel 8.3. Daar is aangegeven of een bepaalde populatie gedurende de 100 simulatiejaren genoeg dan wel te weinig voedsel kan vergaren van een goede kwaliteit. Vooral voor de hogere dichtheden van rund en paard is in de meeste scenario's de hoeveelheid voedsel van goede kwaliteit onvoldoende. Het bostype *Grove den op stuifzand* is hierop een uitzondering, omdat de bedekking van bochtige smele hoog is. Ook als het bos na 70 simulatiejaren is ingestort en er dus niet meer van bos kan worden gesproken, vormt een sappige weide van bochtige smele een goed aanbod. Het tekort aan voedsel in het merendeel van de scenario's maakt wel dat de aanwezige verjonging voor een groot deel wordt geconsumeerd, omdat de kwaliteit ervan hoog is. Een soort als eik, waarvan zowel de zaailingen als de eikels voor alle hoefdiersoorten kwalitatief goed voedsel is, zal vaak als eerste uit de verjonging verdwijnen. Uit Tabel 8.3 kan worden geconcludeerd dat de verschillende bostypen zelfs voor 1 ree per 100 ha onvoldoende kwalitatief goed voedsel leveren. Op grond van ervaringsfeiten lijkt deze uitkomst niet reëel. Het modellenwerk toont hier aan dat onze kennis van de verteringsfysiologie van het ree nog ontoereikend is. Het is echter wel duidelijk dat er ook bij lage dichtheden van ree een waarneembaar effect op de bosverjonging is, met consequenties voor de bossamenstelling op de langere termijn.

Tabel 8.3.
Overzicht van de voedselkwaliteit, geïnterpreteerd in termen van zelfredzaamheid van de hoefdieren: (+): dieren overleven, voedselaanbod voldoende; (-): dieren gaan na verloop van tijd dood, onvoldoende voedselaanbod van goede kwaliteit.

Hoefdiersoort	REE			EDELHERT			PAARD			RUND		
aantal per 100 ha	1	7	15	1	3	10	1	3	8	1	3	8
Berken-Zomereikenbos op stuifzand												
grove den	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+
zomereik	-	-	-	+	+	+	+	+	-	+	-	-
Wintereiken-Beukenbos op holtpodzol												
grove den (zonder varen)	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
grove den (adelaarsvaren)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
zomereik	-	-	-	+	+	+	+	-	-	+	-	-
beuk	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
gemengd bos	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Veel hoefdieren hebben een voorkeur voor het grazen op open terreingedeelten. Hier Schotse Hooglanders op de Imbosch.

Opmerkingen bij de resultaten

Bij de beoordeling van de modelresultaten moet worden bedacht dat we hier zijn uitgegaan van constante dichtheden met jaarrondbegrazing. Ook bij onvoldoende voedselaanbod, waarbij verwacht mag worden dat de dieren in de veldsituatie zouden doodgaan, is er toch voor gekozen om met een vaste, opgelegde dichtheid te blijven rekenen. Dit betekent niet dat de dichtheden in de praktijk zowel over de seizoenen als over de jaren constant zijn. Terwille van de eenvoud zijn we met de eenvoudige scenario's begonnen: die met constante dichtheid. De invloed van fluctuerende dichtheden op de bosontwikkeling is zeker een onderwerp van nadere studie. Het lijkt aannemelijk dat er bij ontbreken van begrazing, of bij een graasdruk die gedurende een reeks van jaren zeer laag is, voldoende bosverjonging tot ontwikkeling kan komen om de langetermijnbosontwikkeling, bijvoorbeeld in de richting van gemengd loofbos, niet te belemmeren. FORGRA is een geschikt instrument om dit te bestuderen.

Het model blijkt tamelijk gevoelig voor de beschrijving van de beginsituatie; dit betekent dat de representativiteit van de beginsituatie van belang is, en dat al naar gelang rekening gehouden wordt met lokale situaties, de resultaten kunnen verschillen. Enerzijds bemoeilijkt dit het trekken van algemene conclusies, anderzijds betekent dit dat het model in concrete situaties rekening kan houden met speciale

omstandigheden. Het belang van de initiële situatie wordt extra benadrukt door de tijdsduur van de simulatie: bij een levensduur van volwassen bomen van 100-150 jaar omvat een periode van 50-100 jaar, zoals gebruikt voor de analyse van de scenario's, maar een klein deel van de bosdynamiek en is de beginsituatie nog duidelijk herkenbaar aan het eind van de simulatie.

Hoefdieren in het boslandschap van de hogere zandgronden: evaluatie en perspectieven

S.E. VAN WIEREN & A.T. KUITERS

In dit hoofdstuk worden de belangrijkste resultaten van het onderzoek samengevat en geëvalueerd. Bij de evaluatie van de langetermijneffecten van hoefdieren op het bos van de hogere zandgronden zijn de modeluitkomsten beschouwd als richtinggevend, maar zijn nadrukkelijk ook andere onderzoekresultaten en praktijkervaringen ingebracht. Het onderzoek heeft daarnaast duidelijkheid verschaft over de zelfredzaamheid van hoefdieren in bosgebieden; dat geldt ook voor de effectiviteit van runderbegrazing bij het terugdringen van de vergrassing en vervilting van de strooisellaag in grove dennenbos. Door het onderzoek is een duidelijker en meer genuanceerd beeld ontstaan van bosbegrazing als natuurlijk proces en als middel bij het beheer van het boslandschap van de hogere zandgronden.

Algemene conclusies

De hoofdvraag van het bosbegrazingsonderzoek luidde: *Kunnen grote herbivoren -en zo ja in welke dichtheden- worden ingezet om in situaties met een hoge graad van zelfredzaamheid een gedifferentieerd boslandschap te ontwikkelen en in stand te houden?* Met nadruk moet worden gesteld dat de belangrijkste conclusies van het onderzoek betrekking hebben op de huidige situatie van het bos op de hogere zandgronden, dat voornamelijk bestaat uit jong bos, waar de dichtheden van de hoefdieren nagenoeg constant worden gehouden. De conclusies zijn gerangschikt naar de deelvragen A t/m D, zoals deze bij aanvang van het onderzoek zijn geformuleerd:

Deelvraag A: Wat is de invloed van edelhert, ree, rund en paard op de bosverjonging en op de langetermijnbosontwikkeling?

- alle onderzochte hoefdiersoorten hebben potentieel een groot effect op de bosverjonging, ongeacht de groeiplaats;
- van de hoefdieren heeft het rund in alle bostypen de grootste invloed op de bosverjonging;
- bij twee van de zeven bekeken bostypen komt de bosinstandhouding binnen 100 jaar in gevaar.
- de ontwikkeling naar loofbos wordt vrijwel altijd sterk belemmerd en is in het merendeel van de bekeken bostypen slechts mogelijk bij minder dan 3 (edelhert, pony) tot 7 (ree) dieren per 100 ha; dit effect is sterker voor eik dan voor beuk;

N.b. Met betrekking tot het wilde zwijn kunnen geen conclusies worden getrokken over effecten op de langetermijnbosontwikkeling. Ten aanzien van de kortetermijneffecten kan worden gesteld dat het wilde zwijn bij de thans gangbare dichtheden van ca. 2 dieren per 100 ha een zwak negatieve invloed heeft op de verjonging van eik en beuk.

Deelvraag B: In hoeverre is runderbegrazing als effectgerichte maatregel effectief bij het terugdringen van de vergrassing in het grove dennenbos en ter verhoging van de bosvitaliteit?

- seizoensbegrazing met runderen over een periode van vijf jaar gedurende de zomerperiode, doet de productiviteit van de grasmat van bochtige smele in het grove dennenbos afnemen en schept gunstige condities voor successie in de kruidlaag: uitbreiding van blauwe bosbes ten koste van bochtige smele. Of hiermee, na stopzetting van de begrazing, de omstandigheden voor vestiging van loofboomsoorten gunstiger worden, valt nog te bezien;
- indien deze hoge graasdruk over een langere periode (>5 jaar) wordt toegepast, zal de voorraad aan organische stof en nutriënten in de bodem afnemen, hetgeen op termijn negatieve gevolgen zal hebben voor de bosvitaliteit en voor het productievermogen van de groeiplaats.

Deelvraag C: kunnen edelhert, ree, wild zwijn, rund en paard zelfredzaam voortbestaan op de hogere zandgronden?

- de zelfredzaamheid van de onderzochte hoefdieren in boslandschappen op de zandgronden, bestaande uit diverse bostypen en heide, is in het algemeen groot; op zeer arme bodems kunnen zich echter mineralentekorten voordoen; dit betreft vooral fosfor en natrium.

Deelvraag D: welke bijdrage kan begrazing leveren aan een verhoging van de natuurwaarde van het bos op de hogere zandgronden?

- het onderzoek heeft voor deze deelvraag geen duidelijke conclusies opgeleverd; er is in beperkte mate aandacht besteed aan de relatie tussen begrazing en het voorkomen van kleine zoogdieren, maar een onderzoekperiode van vijf jaar is te kort om deze vraag naar behoren te kunnen beantwoorden.

De onderzoekresultaten zullen hierna per deelvraag worden geëvalueerd.

Gevolgen voor de langetermijnbosontwikkeling

Uitkomsten van de modelscenario's

Om inzicht te krijgen in de effecten van hoefdieren op de langetermijnbosontwikkeling (100 jaar), zijn met het bosbegrazingsmodel FORGRA in totaal 91 scenario's doorgerekend voor zeven bostypen (7 bostypen x 4 hoefdiersoorten x 4 dichtheden plus 7 basisscenario's zonder begrazing). Dit heeft een grote hoeveelheid gege-

Graasdruk

De graasdruk van hoefdieren in een gebied kan op verschillende manieren worden uitgedrukt. Het meest gebruikelijk is de graasdruk weer te geven in aantal dieren per 100 ha. Hoefdieren verschillen echter, op grond van hun lichaamsgewicht, nogal in voedselbehoefte. Om de verschillen in effect hiervan duidelijk tot uitdrukking te laten komen en onderling te kunnen vergelijken, moet worden uitgegaan van de hoefdierbiomassa per 100 ha of drogestofconsumptie per ha per jaar. De hoefdierbiomassa wordt dan uitgedrukt in het metabolisch lichaamsgewicht (MW is gelijk aan levend gewicht^{0,75}). Bij de omrekening van hoefdierbiomassa naar drogestofconsumptie wordt rekening gehouden met de diersoortspecifieke onderhoudsbehoefte. In onderstaande tabel staan de drie manieren om de graasdruk uit te drukken naast elkaar weergegeven.

Tabel 9.1.
Relatie tussen hoefdierbiomassa en graasdruk, uitgedrukt in metabolisch lichaamsgewicht of in drogestofconsumptie.

	Biomassa		Graasdruk		
Hoefdiersoort	gemiddeld gewicht in kg	MW kg	dieren per 100 ha	MW per 100 ha	drogestofconsumptie kg per ha/jaar
ree	20	9,5	1	10	2
			7	67	16
			15	143	34
edelhert	83	27,5	1	28	7
			3	83	20
			10	275	67
pony	245	61,9	1	62	15
			3	186	44
			8	495	117
rund	450	97,7	1	98	23
			3	293	69
			8	782	183

vens opgeleverd, zoals in hoofdstuk 8 is uiteengezet. Om de informatie van al deze scenario's te kunnen evalueren in het licht van de hoofdvraag van het onderzoek, is de invloed van de hoefdieren samengevat in drie hoofdeffecten:

a) het bos verdwijnt op de lange termijn (binnen 100 jaar), of op de zeer lange termijn (meer dan 100 jaar);
b) het bos ontwikkelt zich in de richting van een pionierbos;
c) het bos ontwikkelt zich naar een loofbos, richting de Potentieel Natuurlijke Vegetatie (Van der Werf 1991).

De belangrijkste resultaten kunnen als volgt worden samengevat:

- er is altijd een effect op de bosverjonging, ook bij lage dichtheden van de hoefdieren (1 dier per 100 ha);
- runderen hebben in alle bekeken bostypen een groot effect, waarbij binnen 100 jaar de verjonging verdwijnt;

- in twee van de zeven bostypen is de bosinstandhouding binnen 100 jaar in gevaar bij begrazing met edelhert (10 dieren per 100 ha) , pony of rund (1 dier per 100 ha);
- bij vergelijkbare dichtheden worden de effecten groter naarmate de diersoort zwaarder is;
- een ontwikkeling naar loofbos is in het merendeel van de doorgerekende scenario's mogelijk bij minder dan 3 (edelhert, pony) tot 7 (ree) dieren per 100 ha.

Evaluatie van de modelresultaten

Zeer opvallend bij de modeluitkomsten is, dat er altijd effecten op de bosverjonging zijn en dat bij de meeste scenario's de effecten bij oplopende hoefdierdichtheden snel toenemen. Ofschoon aan deze conclusies weinig valt af te dingen, is het goed enige aandacht te besteden aan aannames die zijn gedaan en onzekerheden die het simulatiemodel bevat en te bezien of deze leiden tot een onder- dan wel overschatting van de effecten van de hoefdieren op de bosverjonging en bosontwikkeling.

- Het model voorziet niet in een terugkoppeling van de zelfredzaamheid naar de effecten op het bos. Wanneer er in een bos te weinig voedsel aanwezig is om het aantal hoefdieren dat is gekozen te kunnen 'dragen', wordt het aantal hoefdieren tijdens de modelrun toch constant gehouden en wordt in de volgende tijdstap het aantal dieren weer op het uitgangsniveau gezet. Daarmee wordt verondersteld dat de dieren elders een eventueel voedseltekort kunnen aanvullen. Dit leidt tot een overschatting van de effecten. In werkelijkheid zullen de hoefdieren een der-

Reebok en reegeit in een eikenbos.

gelijk bos hooguit een deel van het jaar bezoeken en zullen de graaseffecten derhalve minder groot zijn.

- Hiermee samenhangend kan er, door de wijze waarop de dieetkeuzeregels zijn opgesteld, een dieet van onvoldoende kwaliteit in termen van hoeveelheid verteerbare energie worden samengesteld dat weinig reëel is. De dieren kunnen dan feitelijk niet in leven blijven maar het gesimuleerde dieet heeft wel een effect. Dit is waarschijnlijk een van de redenen dat er in een aantal scenario's geen pionierbos ontstaat (alle verjonging van grove den wordt bijvoorbeeld opgegeten), terwijl dit in werkelijkheid wel gebeurt. Dit leidt tot een overschatting van het aantal keren dat het bos verdwijnt en een onderschatting van het aantal keren dat er pionierbos ontstaat.
- In het model heeft elk boompje een even grote kans om bevreten te worden. In het model wordt de verjonging dus geen enkele mogelijkheid geboden om aan begrazing te ontsnappen. Deze noodzakelijke, rigide aanpak leidt dus eveneens tot een overschatting van de effecten.
- Een belangrijk punt is dat er in de beginsituatie is uitgegaan van steeds één bostype. In werkelijkheid vindt begrazing plaats in heterogene boslandschappen en vertonen de meeste hoefdieren bepaalde terreinvoorkeuren. In werkelijkheid zullen de dieren en daarmee de graasdruk ongelijkmatig verdeeld zijn over het terrein. Dit effect neemt toe met de omvang van het gebied. De kans dat een deel van de verjonging zal ontsnappen aan de begrazing wordt dan steeds groter. De uitkomsten van de scenario's zijn daarmee ook afhankelijk van het schaalniveau dat is gekozen. Dit verklaart ook voor een deel de drastische effecten die zijn gevonden voor het rund in alle bostypen. In de terreinen waar runderen voorkomen, kiezen ze bij voorkeur de open terreingedeelten en zullen het bos slechts in beperkte mate gebruiken om te foerageren.
- Door de dichtheden constant te houden vindt er in het model geen terugkoppeling plaats naar de populatiedynamica van de hoefdieren. In het model wordt een dichtheid opgelegd en de effecten daarvan worden doorgerekend. Aantallen kunnen niet fluctueren als gevolg van bijvoorbeeld veranderingen in het voedselaanbod of het optreden van ziekten. Onder natuurlijke omstandigheden kunnen zich grote schommelingen voordoen, waarbij lage aantallen dieren over een langere periode tot de mogelijkheden behoren. Dit kan verstrekkende gevolgen hebben voor het voortbestaan van het bos op de langetermijn. Er hoeft immers slechts af en toe een verjongingsgolf op te treden om de bosverjonging te garanderen. Als schommelingen natuurlijk zijn, dan zijn in het onderhavige onderzoek de kansen voor het optreden van verjonging over een langere periode onderschat. In het New Forest (Zuid-Engeland) hebben twee korte perioden, waarin de dichtheden zeer laag waren, de aanwezigheid van bos voor vele eeuwen gegarandeerd (Putman 1986, 1996a,b).
- Bij de beoordeling van de effecten moet er ook rekening mee worden gehouden dat de scenario's steeds zijn doorgerekend voor één hoefdiersoort. Het is waarschijnlijk dat bij combinaties van soorten de effecten anders zullen zijn.

- Voor ieder bostype is slechts één uitgangssituatie doorgerekend. De leeftijd een soortsamenstelling van het bos, in het bijzonder de structuur (homogeen dan wel heterogeen) heeft invloed op de modeluitkomst. Derhalve moet voorzichtigheid worden betracht bij het generaliseren van de uitkomsten per bostype.
- Ten slotte moet worden opgemerkt dat een bron van onzekerheid in het model de hoeveelheid verjonging is die in ieder bostype optreedt. Spontane verjonging is een proces dat afhankelijk is van een complex van factoren. De belangrijkste daarvan zijn zo goed mogelijk geparameteriseerd, maar het ontbreekt hier vaak aan voldoende veldgegevens en zijn er schattingen gemaakt. De dynamiek in de aantallen zaailingen in de kruidlaag heeft gevolgen voor het voedselaanbod. Hier kunnen bepaalde aannames zowel tot een over- als onderschatting van de effecten leiden. Verder zullen de mogelijkheden voor het optreden van verjonging in werkelijkheid groter zijn, doordat er open gaten vallen als gevolg van kap, storm of brand. Deze invloeden zijn in het model niet meegenomen

In deze paragraaf zijn diverse redenen gegeven waarom de modeluitkomsten met enige voorzichtigheid geïnterpreteerd moeten worden. De belangrijkste nuancering lijkt toch wel dat de effecten op het bos, afgezet tegen ervaringsfeiten (Van Wieren & Borgesius 1988), 'wat groot uitvallen' en dat bosinstandhouding, in het bijzonder de ontwikkeling naar een pionierbos, in werkelijkheid vermoedelijk meer kansen heeft. Niettemin lijkt de conclusie gerechtvaardigd dat er in de huidige situatie van het bos op de hogere zandgronden weinig valt af te dingen op de resultaten zoals eerder samengevat, met name met betrekking tot de beperkte mogelijkheden die er zijn voor loofbosverjonging bij hoefdierdichtheden die uitgaan boven 3 (edelhert en pony) tot 7 (ree) dieren per 100 ha en dat met name met het rund voorzichtig moet worden omgegaan.

Effecten op de strooisellaag en de korte vegetatie

Runderbegrazing

In een sterk met bochtige smele vergrast grove dennenbos op een arme groeiplaats (Kootwijk) werd over een periode van vijf jaar de effectiviteit van runderbegrazing op het terugdringen van de vergrassing en de vervilting van de strooisellaag onderzocht (hoofdstuk 4). Omrasterde compartimenten van 1 ha werden gedurende enkele weken in het groeiseizoen matig intensief en intensief begraasd, met respectievelijk ca. 200 en 400 kg drogestofconsumptie per ha/jaar, overeenkomend met respectievelijk 9 en 18 runderen per 100 ha. De reden om deze hoge graasdrukken aan te leggen was dat er binnen de onderzoekperiode effecten zichtbaar moesten worden en daarmee de onderliggende mechanismen konden worden bestudeerd. Ten gevolge van de begrazing nam de jaarlijkse toevoer van dode bovengrondse biomassa naar de bodem af en die van dode wortelbiomassa tijdelijk toe. De combinatie van grazen en betreden had een versnelde afbraak en mineralisatie van organische stof in de bodem tot gevolg, maar had na vijf jaar nog niet geleid tot een afname in

de totale hoeveelheid organisch bodemmateriaal. De productiviteit van de kruidlaag nam ook af. Het belangrijkste verschil tussen de twee begrazingsregimes was dat de veranderingen in het meest intensief begraasde gedeelte sneller verliepen.

De verwachting is dat op termijn de bodemvoorraad van mineraliseerbare nutriënten zal afnemen, totdat er een nieuw evenwicht is bereikt tussen aanvoer en afbraak van organische stof. Stopzetting van begrazing na vijf jaar zal vermoedelijk leiden tot een uitbreiding van blauwe bosbes ten koste van bochtige smele. Daar staat tegenover dat de lagere kaliumgehalten ongunstig kunnen zijn voor de verjonging van loofboomsoorten.

Indien deze hoge begrazingsintensiteit langer dan vijf jaar zou worden voortgezet, is het waarschijnlijk dat de voorraad van uitwisselbare nutriënten verder zal afnemen (ook van andere elementen dan kalium) en dat op termijn ook de dikte van het organisch profiel zal slinken. Door een aantasting van de zuurneutralisatiecapaciteit zal dit gepaard gaan met een verlaging van de pH. Deze ontwikkelingen zullen de vitaliteit van het grove dennenbos niet ten goede komen.

Als het doel is de vervilting van de strooisellaag aan te pakken, lijkt intensieve runderbegrazing, mits tijdelijk toegepast, een geschikt middel. Het is zaak om op het juiste moment de begrazing te stoppen of sterk te verminderen om te voorkomen dat de strooisellaag helemaal verdwijnt en om spontane verjonging een kans te geven. Welke effecten de veel lagere hoefdierdichtheden die in de praktijk worden gehanteerd hebben op de strooisellaag is nog onduidelijk.

Wild zwijn

In het onderzoek naar de effecten van wroeten door het wilde zwijn op de bosverjonging (hoofdstuk 6) werden er geen aanwijzingen gevonden dat dit een gunstig effect heeft op de bosverjonging, zoals vaak wordt beweerd. Bij dichtheden die thans gangbaar zijn in bos-heidegebieden op de zandgronden (2-4 dieren per 100 ha) bezoeken wilde zwijnen omgewroete plekken te frequent, waardoor een eventueel positief effect op de kieming en vestiging van struik- en boomsoorten zich niet kan bestendigen (Groot Bruinderink & Hazebroek 1996). Er werd daarentegen een zwak negatief verband gevonden tussen de wroetintensiteit en de verjonging van mastleverende boomsoorten, te weten beuk, eik en Amerikaanse eik. Geen effect werd gevonden bij vogelkers, ruwe berk, grove den en Japanse lariks.

Zelfredzaamheid van de hoefdieren

Bij de zelfredzaamheid spelen zowel de kwaliteit van het voedsel als de hoeveelheid een rol. De kwaliteit, in het bijzonder de mineraalgehalten en de verteerbare energie-inhoud van het voedsel, bepaalt of individuele dieren van een soort zelfredzaam kunnen voortbestaan. Bij deficiënties van bepaalde mineralen zal de populatie op termijn niet zonder hulp van buitenaf kunnen voortbestaan. Dit geldt evenzeer voor een situatie waarin er slechts voedselplanten voorkomen die een geringe verteerbaarheid hebben. De hoeveelheid voedsel in een gebied bepaalt het aantal dieren

dat het gebied kan dragen en daarmee of voldaan kan worden aan de minimale populatiegrootte (zie het kader *Populatiegrootte* in hoofdstuk 3). Hier zal slechts worden ingegaan op de relatie tussen voedselkwaliteit en zelfredzaamheid.

Onderzoek van een groot aantal diëten, op basis van zowel keutel- als maaganalyses, heeft een duidelijk beeld opgeleverd van de plantensoorten die op de arme zandgronden van belang zijn voor de voedselvoorziening van de vijf hoefdiersoorten (edelhert, ree, wild zwijn, rund en paard). Iedere hoefdiersoort heeft zijn duidelijke voorkeur.

Op basis van het huidige onderzoek (zie hoofdstuk 3), aangevuld met andere onderzoekbronnen (Van Wieren 1988, 1996a,b; Wallis de Vries 1989, 1994, 1996), is een beoordeling gemaakt van de nutriëntenvoorziening van de arme zandgronden voor de verschillende hoefdiersoorten (Tabel 9.2). Daarbij wordt ervan uitgegaan dat de dieren in een gevarieerd boslandschap leven waarin een groot deel van de hier onderzochte plantensoorten voorkomen. De aanduidingen in Tabel 9.2 hebben nog een voorlopig karakter omdat van een aantal situaties nog onvoldoende gegevens beschikbaar zijn. Uit de tabel blijkt dat voor het ree en het wilde zwijn de minste problemen te verwachten zijn en dat voor de overige soorten fosfor, calcium en natrium de meest kritische elementen zijn. In het algemeen is de zelfredzaamheid van de hoefdieren op de zandgronden groot. Plusmin (±) betekent niet dat zich met zekerheid een tekort zal voordoen maar dat dit onder sommige omstandigheden waarschijnlijk is, of zich in bepaalde situaties heeft voorgedaan (bijvoorbeeld een fosfortekort bij runderen op arme zandgrond). De uitkomsten onderstrepen het belang van de aanwezigheid van mineraalrijke gronden in het biotoop van de hoefdieren, bijvoorbeeld in de vorm van voormalige cultuurgronden of uiterwaarden.

Ook de modelscenario's laten iets zien over de zelfredzaamheid van de hoefdieren (zie Tabel 8.3). Voor het ree is er in alle scenario's onvoldoende voedsel. Bij de

Tabel 9.2.
Mate waarin de onderzochte hoefdieren in hun energie- en nutriëntenbehoeften kunnen voorzien in een gevarieerd boslandschap. +: niet beperkend; ±: mogelijk (soms) beperkend; -: beperkend.

	Ree	Edelhert	Rund	Paard	Wild zwijn
energie	+	+	+	+	+
stikstof	+	+	+	+	+
fosfor	+	±	±	±	+
calcium	+	±	±	±	+
magnesium	+	±	+	+	+
natrium	+	±	±	-	+

andere soorten is dit het geval in het merendeel van de in totaal 7 bekeken bostypen. Het *Grove dennenbos* op een arme groeiplaats biedt nog de beste kansen voor edelhert, paard en rund. Hoe moeten we hier nu tegenaan kijken? Voor een goede beoordeling van dit resultaat zijn twee zaken van belang:

a) de parametrisering; op basis van ervaringen met begrazing zijn een aantal uitkomsten met betrekking tot de zelfredzaamheid niet reëel; dit geldt in ieder geval voor alle scenario's met het ree; onze onvolledige kennis van de verteringsfysiologie van het ree is hiervan de belangrijkste oorzaak;
b) aannemende dat de uitkomsten voor de overige soorten reëel zijn en dat de negatieve terugkoppeling niet het gevolg is van een slechte kwaliteit van het voedsel (zie voorgaande), betekent dit dat in de meeste bostypen bij hogere hoefdierdichtheden de hoeveelheid voedsel ontoereikend is.

Perspectieven voor het beheer

Uit het onderzoek is duidelijk naar voren gekomen dat hoefdieren een ingrijpend effect hebben op de bosverjonging op de arme zandgronden. Dit gegeven levert zowel mogelijkheden als beperkingen op bij het inzetten van hoefdieren ter realisatie van beheerdoelen. Als gevolg van een vrij grote voedseloverlap tussen de soorten en de overeenkomst in de aard van de effecten die ze teweegbrengen, zijn de soorten in hun invloed minder complementair dan wellicht verwacht mocht worden, uitgaande van soortspecifiek foerageergedrag (Putman 1996b). Dit wordt in belangrijke mate veroorzaakt door de beperkte variatie in voedselplanten en biotopen.

De perspectieven voor begrazing in boslandschappen zijn uiteraard afhankelijk van het beheerdoel. Hierna worden de perspectieven geschetst voor vier mogelijke hoofddoelstellingen bij het beheer:

1) multifunctioneel bos met houtproductie,
2) boslandschappen met een groot aandeel loofbos (overeenkomstig de PNV),
3) bos-heidelandschappen,
4) zelfregulerende boslandschappen.

Voor alle duidelijkheid moet hieraan worden toegevoegd dat wat hier naar voren wordt gebracht, slechts een keuze is uit een groter aantal mogelijke beheeropties. De vier hoofddoelstellingen zijn gerelateerd aan de systematiek van natuurdoeltypen voor bos, zoals weergegeven in de *Ecosysteemvisie Bos* (Al 1995). Het gaat hierbij om de volgende natuurdoeltypen voor de hogere zandgronden (Hz):

Hz-1.1 Zand-natuurboslandschap, in hoofdgroep 1: nagenoeg natuurlijke bossen;
Hz-2.1 Boslandschap op arme lemige zandige grond in hoofdgroep 2: begeleid natuurlijke bossen;
Hz-2.2 Zandverstuivingslandschap, in hoofdgroep 2;
Hz-3.11 Bosgemeenschappen van arme zandgrond in hoofdgroep 3: halfnatuurlijke bossen

Verder betreft het bos uit hoofdgroep 4: cultuureenheden: multifunctionele boscultures met in- of uitheemse boomsoorten.

Multifunctioneel bos

Het huidige bosbeleid is erop gericht ook in bos waar de houtproductie vooropstaat, de natuurwaarde te bevorderen door te streven naar kleinschalige ingrepen zoals groepenkap, bevordering van spontane verjonging en structuurvariatie (Al 1995). In bos waar houtproductie één van de hoofdfuncties is, kunnen geen hoge dichtheden van hoefdieren worden toegestaan. Als hoefdieren zijn hier voornamelijk aanwezig het ree en soms ook edelhert en wild zwijn. Deze soorten kunnen bijdragen aan een grotere variatie in de bosstructuur (verschillende leeftijdsgroepen e.d.). Een belangrijke voorwaarde in het multifunctionele bos is dat spontane verjonging kan optreden en dat, omwille van de toekomstige stamkwaliteit, voldoende jonge bomen van vraat worden gevrijwaard. Aan beide voorwaarden kan beter worden voldaan wanneer voor boomsoorten wordt gekozen die minder geliefd zijn bij voornoemde hoefdieren. Voor andere boomsoorten kan natuurlijke verjonging onder meer worden gestimuleerd door tijdelijk het aantal hoefdieren te verlagen of verjongingseenheden tijdelijk uit te rasteren. Vanaf het moment dat de verjonging voldoende is ontwikkeld, kunnen wat hogere aantallen hoefdieren worden toegelaten. Op deze wijze kan, in combinatie met de productie van hoogwaardig hout, bos tot ontwikkeling komen met een hoge natuurwaarde. Afhankelijk van de aantallen hoefdieren kan het bosbeeld variëren van aaneengesloten bos tot open bosweide.

Halfnatuurlijke boslandschappen

In halfnatuurlijke boslandschappen is het voedselaanbod voor hoefdieren doorgaans hoog. Een voorbeeld zijn de parklandschappen waar open grazige terreingedeelten voorkomen naast meer gesloten bosgedeelten. Is het beheer gericht op het ontwikkelen van natuurlijke (loof)bosgemeenschappen, dan zal het aantal hoefdieren sterk moeten worden gereguleerd met als richtlijn niet meer dan 7 reeën (in afwezigheid van edelhert) of 3 edelherten per 100 ha (in afwezigheid van ree). Is het beheer gericht op instandhouding van het halfopen karakter, waar boomgroepen worden afgewisseld met grazige plekken, dan kunnen runderen of paarden (naast de eventueel aanwezige wilde hoefdiersoorten) worden ingezet in dichtheden van 1-2 dieren per 100 ha.

Boslandschappen met een groot aandeel loofbos

Wanneer bij het beheer van een boslandschap gestreefd wordt naar grote loofboscomplexen, dan is terughoudendheid ten aanzien van begrazing geboden. Veel van het bos op de arme zandgronden met deze doelstelling komt tot stand door omvorming van pionierbos (overwegend grove den) waar het voedselaanbod doorgaans hoog is. Echter, gezien de uitgesproken voorkeur voor loofboomsoorten, zijn hoge aantallen hoefdieren niet wenselijk (niet meer dan 5 reeën per 100 ha, in afwezigheid van het edelhert, of 2 edelherten per 100 ha, in afwezigheid van het ree). De

Grazende runderen onder een solitaire eik op de heide.

aantallen hoefdieren moeten derhalve gereguleerd worden en de aanwezigheid van rund of paard is niet gewenst, zolang de omvorming nog niet echt is gevorderd. Als de kruidlaag sterk is vergrast en de strooisellaag vervilt, kan men overwegen tijdelijk runderen in te zetten in aantallen van 5-8 dieren per 100 ha over een periode van enkele jaren.

Op het moment dat de ontwikkeling naar loofbos doorzet en er minder licht op de bodem komt, zal de hoeveelheid geschikt voedsel in de kruidlaag afnemen. De ervaring leert (hoofdstuk 5) dat uiteindelijk op de meeste plaatsen een gesloten beukenbos tot ontwikkeling komt, waar het voedselaanbod laag is, met uitzondering van mast in herfst en winter. Het inzetten van extra grazers (rund of paard) ligt hier niet voor de hand.

Bij de omvorming van naaldbos naar een meer natuurlijk, gemengd loofbos moet in relatie tot herbivorie nog het volgende worden opgemerkt. Onze kennis van de effecten van hoefdieren is sterk bepaald door de huidige bosbeelden. Het spreekt voor zich dat deze niet de situatie vertegenwoordigen van een meer natuurlijk bos. Een belangrijk punt van verschil is het ontbreken van dood hout op de bosbodem. In relatief ongestoorde bossen komt in de onderetage en op de bosbodem een grote structuurvariatie voor met veel omgevallen stammen en takken. In dergelijke omstandigheden heeft de spontane verjonging meer kans om aan begrazing te ontsnappen. In de modelscenario's (hoofdstuk 8) speelt dood hout geen enkele rol en hebben de uitkomsten nadrukkelijk betrekking op de huidige situatie.

Dood hout is een belangrijke component in natuurlijk bos. In de Nederlandse bossen is het aandeel dood hout nog zeer beperkt.

Bos-heidelandschappen

Bos-heidelandschappen komen op de arme zandgronden op uitgebreide schaal voor. Begrazing met gedomesticeerde hoefdieren als rund of paard zal weliswaar de vergrassing van de heide kunnen terugdringen maar zal niet kunnen voorkomen dat de heide op termijn 'dichtloopt' met grove den. Dit betekent dat er altijd aanvullende maatregelen nodig zullen zijn om de heide open te houden. Bovendien zijn grote aantallen hoefdieren niet goed te verenigen met de doelstelling 'uitbreiding van loofboomsoorten'. Een hoge graasdruk op de heide is beter te combineren met de doelstelling 'halfnatuurlijke boslandschappen'. Aangezien de effecten van een heterogeen terreingebruik niet goed zijn in te schatten, is de verhouding bos/heide van belang. De effecten op de bosverjonging in het bos zullen kleiner zijn naarmate de verhouding bos/heide groter is. Op grond van verschillen in terreinvoorkeur is het te verwachten dat rund en paard open terreingedeelten over een langere periode open zullen houden dan het edelhert.

Zelfregulerende boslandschappen

Bij zelfregulerende boslandschappen moet worden gedacht aan grootschalige gebieden van minimaal enkele duizenden ha waar geen menselijke bemoeienis is met het bos én de hoefdierpopulaties. Aangezien deze systemen in Europa nergens meer bestaan (hoofdstuk 2), wordt het streefbeeld sterk bepaald door de historische

Op verschillende plekken in Nederland (binnen en buiten de Veluwe) breidt het damhert zich momenteel uit.

referentie. Voor de bossamenstelling betekent dit een groot aandeel inheemse loofboomsoorten van zomereik, wintereik en beuk. Wat het voorkomen van de grote zoogdieren betreft, is discussie mogelijk over het soortenpalet. Ree, wild zwijn en edelhert horen daar zeker bij. Vanwege de aanwezigheid van het oerrund in het recente verleden, hoort ook het rund daarbij. Dit geldt in veel mindere mate voor het paard en de Europese bison (de wisent). Over de positie van het damhert werd verschillend gedacht, maar nu het damhert onlangs de status heeft gekregen van Rode-Lijstsoort (Hollander & Van der Reest 1994), is de discussie beslecht in het voordeel van deze soort. Soorten als schaap en geit horen in de referentie niet thuis. Wolf en lynx completeren de grote zoogdierfauna.

Zelfregulatie betekent strikt genomen niet-ingrijpen in de aantallen hoefdieren en stelt als voorwaarde dat aan natuurlijke processen zoals competitie, predatie, immigratie en emigratie, alle ruimte wordt geboden. Hier ontstaat onmiddellijk een probleem vanwege het ontbreken van de factor predatie. Wolf en lynx zijn niet aanwezig in onze natuurterreinen. Overigens is de rol van grote predatoren nog onduidelijk (Sinclair 1985; Okarma et al. 1995). Er is geen hard bewijs voor regulatie, maar evenmin voor het omgekeerde. Dit roept de vraag van aantalsregulatie op. Bij het niet-reguleren door de mens nemen voedseltekorten en parasieten deze rol over. Ten aanzien van de veterinaire risico's van niet-ingrijpen, over het niet opruimen van kadavers in natuurterreinen en over de kwestie of uit ethisch oogpunt het achterwege laten van veterinaire zorg toelaatbaar is, is thans veel discussie gaande (Kampf

Bij een meer natuurlijk beheer hoort ook het niet opruimen van kadavers. Hier een Heckrundstier, ongeveer twee maanden nadat hij door een rivaal in de flank werd doorboord en gedood.

1996). Wanneer in noodgevallen (strenge winters) de mens bijvoert en daarmee voorkomt dat grote aantallen hoefdieren sterven, kan dit grote consequenties hebben voor de bosverjonging. Het gedurende kortere of langere periode vóórkomen van lage aantallen kan ertoe bijdragen dat voldoende bosverjonging van de grond komt om gedurende een lange periode het voortbestaan van het bos te garanderen. Bij het wilde zwijn worden op de Veluwse zandgronden de aantallen sterk gereguleerd door het mastaanbod, zo heeft het onderzoek aangetoond. Een aantal opeenvolgende slechte mastjaren heeft een sterk negatief effect op de populatieomvang (hoofdstuk 3). Uit wetenschappelijk oogpunt zou het nuttig en interessant zijn ook van de andere hoefdiersoorten natuurlijke fluctuaties in aantallen te onderzoeken, aangezien in onze gematigde streken hierover nog weinig bekend is.

Voorlopig wordt bij het beheer van grote natuuurgebieden gekozen voor een flexibele doelstelling waarbij menselijk ingrijpen zoveel mogelijk wordt geminimaliseerd (begeleid natuurlijk met bijsturing op hoofdlijnen). Of zelfregulerende systemen uiteindelijk een kans maken in ons land, zal uiteindelijk worden bepaald door de uitkomst van de maatschappelijke discussie hierover. In deze discussie zouden de uitkomsten van wetenschappelijk onderzoek een rol moeten spelen.

Tot slot

In het onderzoek dat in dit boek besproken is, is de invloed van hoefdieren op het bos van de hogere zandgronden uitgebreid onder de loep genomen. Daarbij is naar voren gekomen dat de effecten al bij lage dichtheden groot kunnen zijn en dat herbivorie een sterk stempel kan drukken op de structuur en soortensamenstelling van het bos. Er zijn altijd effecten en in die zin is het referentiebeeld voor bosontwikkeling een bos mèt hoefdieren.

Bij het beheer van bosgebieden moeten keuzes worden gemaakt, zowel ten aanzien van de boomsoorten als ten aanzien van het beheer of het inzetten van hoefdieren. Welke keuzes worden gemaakt zal in de eerste plaats afhangen van de doelstelling die de beheerder voor het gebied formuleert. Aangezien de doelstelling het kader schept voor deze keuzes, is het van het grootste belang dat de doelstelling zo nauwkeurig en ondubbelzinnig mogelijk wordt geformuleerd. Alleen dan kan de technische invulling en een evaluatie na verloop van tijd adequaat plaatsvinden.

Bij een doelstelling waarbij wordt gestreefd naar begeleid natuurlijke of nagenoeg natuurlijke eenheden zal de keuze voor de boomsoorten niet moeilijk zijn. Voor de keuze van de soorten hoefdieren ligt dit anders. Hoewel geen expliciet onderdeel van de hoofdvraagstelling van het onderzoek, speelde op de achtergrond de vraag in hoeverre het inzetten van 'extra' grazers als rund en paard wenselijk en/of verantwoord is op de hogere zandgronden. Wat de invloed van de verschillende hoefdiersoorten betreft heeft het onderzoek duidelijk gemaakt dat de voedselvoorkeuren, zoals verwacht, van elkaar verschillen, maar ook dat er een betrekkelijk grote overlap in de voedselkeus bestaat. Het is dan ook zinvol om gezien de resultaten van het onderzoek en de recente ontwikkelingen met betrekking tot de status van sommige soorten, tot

een zekere hiërarchie in voorkeur voor de soorten te komen om het maken van keuzes te vergemakkelijken. Het ree, het edelhert en het wilde zwijn horen zonder twijfel in onze bossen thuis. Er is geen aandacht geschonken aan het damhert, omdat het damhert bij aanvang van het onderzoek in het algemeen nog als exoot werd beschouwd. Echter, als Rode-Lijstsoort moet het damhert nu op één lijn worden geplaatst met de eerder genoemde soorten. Het damhert hoort nu dus ook bij de inheemse hoefdiersoorten. De positie van paard en rund is al eerder besproken (zie opmerkingen bij *Zelfregulerende boslandschappen*). Uiteindelijk is het aan de beheerder om keuzes te maken.

Wij verwachten dat dit onderzoek meer duidelijkheid heeft verschaft in de keuzemogelijkheden en de consequenties daarvan voor de langetermijnbosontwikkeling en daarmee een bijdrage levert aan een ecologisch verantwoord beheer van onze boslandschappen.

Edelherten en damherten samen grazend: een toekomstbeeld voor Nederland?

Geciteerde literatuur

Achterberg, C. 1990. Zichtwaarnemingen en telemetrie aan edelhert, ree en wild zwijn in een gebied waar niet wordt bijgevoerd. RIN-rapport 90/14. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Arnhem. 97 p.

Adams, S.N. 1975. Sheep and cattle grazing in forests: a review. *J. Appl. Ecol.* 12: 143-152.

Al, E.J. (red.) 1995. Natuur in bossen. Ecosysteemvisie bos. IKC Natuurbeheer-rapport 14. Informatie- en KennisCentrum Natuurbeheer, Wageningen. 330 p.

Andrezejewski, R. & Jezierski, W. 1978. Management of a wild boar population and its effect on commercial land. *Acta Theriol.* 23: 309-339.

ARC (Agricultural Research Council), 1972. The nutrient requirements of farm livestock. No. 2. Ruminants. Commonwealth Agricultural Bureaux, London.

ARC (Agricultural Research Council), 1980. The nutrient requirements of ruminant livestock. Commonwealth Agricultural Bureaux, London.

ARC (Agricultural Research Council), 1981. The nutrient requirements of pigs. Slough, England. 307 p.

Ashby, K.R. 1959. Prevention of regeneration of woodland by field mice (*Apodemus sylvatica* L.) and voles (*Clethrionomys glareolus* Schreber and *Microtus agrestis* L.). *Quart. J. For.* 53: 228-236.

Baines, D., Sage, R.B. & Baines, M.M. 1994. The implications of red deer grazing to ground vegetation and invertebrate communities of Scottish native pinewoods. *J. Appl. Ecol.* 31: 776-783.

Barkman, J.J. 1983. De betekenis van dood hout voor mossen en korstmossen. *Ned. Bosbouwtijdschr.* 55: 65-70.

Barkman, J.J., Jansen, A.E. & De Vries, B.W.L. 1983. De betekenis van dood hout voor de schimmelflora. *Ned. Bosbouwtijdschr.* 55: 57-64.

Batcheler, C.L. 1960. A study of the relations between roe, red and fallow deer, with special reference to Drummond Hill Forest, Scotland. *J. Anim. Ecol.* 29:375-384.

Belovsky, G.A. 1986. Generalist herbivore foraging and its role in competitive interactions. *Am. Zool.* 26: 51-69.

Bergerud, A.T. & Ballard, W.B. 1988. Wolf predation of caribou. The Nelson herd case history, a different interpretation. *J. Wildl. Manage.* 52: 344-357.

Blaxter, K.L. & Boyne, A.W. 1982. Fasting and maintenance metabolism of sheep. *J. Agric. Sci.* 99: 611-620.

Bossema, I. 1979. Jays and oaks: an eco-ethological study of a symbiosis. *Behaviour* 70: 1-117.

Botkin, D.B., Janak, J.F. & Wallis, J.R. 1972. Some ecological consequences of a computer model of forest growth. *J. Ecol.* 60: 849-872.

Boxman, A.W., Van Dijk, H.F.G., Houdijk, A.L.F.M. & Roelofs, J. 1988. Critical loads for nitrogen with special emphasis on ammonium. In: J. Nilson & P. Grennfelt (eds.), Critical loads for sulphur and nitrogen. Nordic Council of Ministers, Miljo report 15. Copenhagen.

Bratton, S.P. 1975. The effect of the European wild boar, *Sus scrofa*, on Gray Beech forest in the Great Smoky Mountains. *Ecology* 56: 1356-1366.

Briedermann, L. 1968. Die biologische und forstliche Bedeutung des Wildschweines im Wirtschaftswald. *Arch. Forstwes.* 17: 943-967.

Broekhuizen, S. 1991. De betekenis van het Nederlandse bos voor de boombewonende zoogdieren: eekhoorn en boommarter. *Ned. Bosbouwtijdschr.* 63: 341-348.

Broekmeyer, M.E.A. 1995. Bosreservaten in Nederland. Verslag van de Werkgroep Coördinatie Onderzoek Bosreservaten 1990-1994. IBN-rapport 133. DLO-Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen. 87 p.

Bryant, J.P., Reichardt, P.B., Clausen, T.P., Provenza, F.D. & Kuropat, P.J. 1992. Woody plant-mammal interactions. In: G.A. Rosenthal & M.R. Berenbaum (eds.), Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites. Vol. II. Ecological and evolutionary processes. 2nd ed.

Academic Press, San Diego; 343-370.
Buis, J. 1985. Historia Forestis: Nederlandse bosgeschiedenis. 2 delen. HES Uitgevers, Utrecht.
Buis, J. 1993. Holland Houtland. Een geschiedenis van het Nederlandse bos. Prometheus, Amsterdam. 243 p.
Bürrichter, E., Pott, R., Raus, T. & Wittig, R. 1980. Die Hudelandschaft 'Borkener Paradies' im Emstal bei Meppen. Abhandlungen Landesmuseum für Naturkunde Münster, Westfalen 42. Westfalische Vereinsdrückerei. 69 p.
Chytry, M. & Danihelka, J. 1993. Long-term changes in the field layer of oak hornbeam forests under the impact of deer and mouflon. *Folia Geobot. Phytotax. Praha* 28: 225-245.
Clerkx, A.P.P.M. & Broekmeyer, M.E.A. 1995. Bosstructuur en bossamenstelling van bosreservaat 'Zeeserveld'. IBN-rapport 191. DLO-Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen. 44 p.
Clutton-Brock,T.H., Guinnes, F.E. & Albon, S.D. 1982. Red deer, behaviour and ecology of two sexes. Edinburgh University Press, Edinburgh.
Corbet, G.B. 1974. The importance of oak to mammals. In: M.G. Morris & F.H. Perring (eds.), The British Oak. Classey, Berkshire; 312-323.
De Jong, C.M., Gill, R.M.A. & Van Wieren, S.E. 1995. Diet selection by roe deer *Capreolus capreolus* in Kielder forest in relation to plant cover. *For. Ecol. Manage.* 79: 91-97.
De Jong, G., de Ruiter, J.R. & Haring, R. 1994. Genetic structure of a population with social structure and migration. In: V. Loeschke, J. Tomiuk & S.K. Jain (eds.), Conservation genetics. Birkhäuser Verlag, Basel; 147-164.
De Vries, W. 1994. Soil response to acid deposition at different regional scales. Field and laboratory data, critical loads and model predictions. PhD Thesis, Wageningen Agricultural University. 487 p.
De Vries, W., Hol, A., Tjalma, S. & Voogd, J.C.H. 1990. Voorraden en verblijftijden van elementen in een bosecosysteem: een literatuurstudie. SC-rapport 94. DLO-Instituut voor Onderzoek van het Landelijk Gebied, Wageningen. 205 p.
Dengler, K. 1994. Rätselhafte Schäden an jungen Eichen durch Wildschweine. *Allg. Forstzg.* 25: 1424-1425.
Dickinson, C.H. & Pugh, G.J.F. 1974. Biology of plant litter decomposition. Academic Press, London. Vol. 1 and 2. 775 p.
Dirkse, G.M. 1987. De natuur van het Nederlandse bos. RIN-rapport 87/28. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum. 217 p.
Docters van Leeuwen, A.M. 1973. Overzicht giftige planten. Intern RIN-rapport. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum. 180 p.
Drescher-Kaden, U. 1976. Untersuchungen am Verdauungstrakt von Reh, Damhirsch und Mufflon. Mitt. 1: Gewichterhebungen und Kapazitätsmessungen am Verdauungstrakt, insbesondere am Pansen-Haubenraum von Reh, Damhirsch und Mufflon. *Z. Jagdwiss.* 22: 184-190.
Dublin, H.T. 1995. Vegetation dynamics in the Serengeti-mara ecosystem: The role of elephants, fire and other factors. In: A.R.E. Sinclair & P. Arcese (eds.), Serengeti II. Dynamics, management, and conservation of an ecosystem. University Chicago Press, Chicago; 71-90.
Duncan, P. 1992. Horses and grasses: the nutritional ecology of equids and their impact on the Camargue. Springer Verlag, New York Inc. 287 p.
Dzieciolowsky, R. 1975. Diets of big herbivorous mammals. In: Z. Grodzinski & Z. Pucek (eds.), The role of large herbivores in woodland ecosystems. Polish Ecological Studies Vol. 1. Polish Scientific Publishers, Warsaw; 33-50.
Eiberle, K. 1989. The influence of game browsing on the mortality of young forest trees in the upper montane zone. Schweiz. *Z. Forstwes.* 140: 1031-1042.
Eijsackers, H. & Van den Ham, D. 1990. Kieming van Amerikaanse vogelkers (*Prunus serotina*) in relatie tot vegetatietype en bodembewerking. RIN-rapport 90/7. Rijksinstituut voor

Natuurbeheer, Arnhem. 24 p.
Ellenberg, H. 1986. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. 4. Aufl. Ulmer, Stuttgart. 989 p.
Emmer, I.M. 1995. Humus form and soil development during a primary succession of monoculture *Pinus sylvestris* forests on poor sandy substrates. PhD Thesis, University of Amsterdam. 135 p.
Emmer, I.M. & Sevink, J. 1993. Horizon differentiation in humus forms and its relevance for the study of succession related changes in soil element stocks in primary forests of *Pinus sylvestris*. *Scripta Geobot.* 21: 129-134.
Emmer, I.M. & Sevink, J. 1994. Temporal and vertical changes in the humus form profile during a primary succession of *Pinus sylvestris*. *Plant Soil* 167: 281-295.
Erl, S. 1980. Erfahrungen mit der Schwarzwildbewirtschaftung in einem Waldgatter. In: R. Konig & R.R. Hofmann (eds.), Schwarzwild-Symposium Giessen. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart; 73-75.
Eygenraam, J.A. 1959. Over het beheer van de edelherten-bevolking in Nederland. ITBON, med. 42. Instituut voor Toegepast Biologisch Onderzoek in de Natuur, Arnhem. 20 p.
Falinski, J.B. 1986. Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests: ecological studies in Bialowieza forest. Junk Publishers, Dordrecht. 537 p.
Falinski, J.B. 1988. Succession, regeneration and fluctuation in the Bialowieza forest (NE Poland). *Vegetatio* 77: 115-128.
Fanta, J. 1982. Natuurlijke verjonging van het bos op droge zandgronden. Dorschkamp-rapport 301. Instituut voor Bosbouw en Groenbeheer, Wageningen. 236 p.
Fanta, J. 1986. Primary forest succession on blown-out areas in the Dutch drift sands. In: J. Fanta (ed.), Forest dynamics research in Western and Central Europe. Pudoc, Wageningen; 164-169.
Fanta, J. 1995. Beuk in het Nederlandse deel van het NW-Europees diluvium. *Ned. Bosbouwtijdschr.* 67: 225-234.
Fowler, C.W. 1981. Density dependence as related to life history strategy. *Ecology* 62: 602-610.
Gardner, G. 1977. The reproductive capacity of *Fraxinus excelsior* on the Derbyshire Limestone. *J. Ecol.* 65: 107-118.
Genov, P. 1981. Significance of natural biocenosis and agrocenoses as the source of food for wild boar (*Sus scrofa* L.). *Ekol. Polska* 29: 117-136.
Gill, J. & Jaczewski, Z. 1958. Kapazität der verschiedenen Teile des Verdauungsappparates des Rothirsches (*Cervus elaphus*). *Z. Jagdwiss.* 4: 169-171.
Gill, R.M.A. 1992. A review of damage by mammals in north temperate forests. 1. Deer. *Forestry* 65: 145-169.
Greven, H.C. 1992. Changes in the Dutch bryophyte flora and air pollution: significance of mosses for nature conservation; recommendations for management. Dissertationes botanicae Bd. 194. Cramer, Berlin. 237 p.
Grieve, M. & Leyel, C.F. 1994. A modern herbal: the medicinal, culinary, cosmetic and economic properties, cultivation and folklore of herbs, grasses, fungi, shrubs and trees with all their modern scientific uses. Rev. Tiger Books, London. 912 p.
Groot Bruinderink, G.W.T.A. 1996. Terreingebruik door pony's, runderen, edelherten, reeën en wilde zwijnen in enkele Veluwse bos- en heidegebieden van de Vereniging Natuurmonumenten. IBN-rapport 252. DLO-Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen. 55 p.
Groot Bruinderink, G.W.T.A. 1997. De Veluwe niet lynx laten liggen; een beschouwing omtrent de wenselijkheid van herintroductie van de lynx (*Lynx lynx*) op de Veluwe. Ned. Cie. Intern. Natuurbesch. Med. 31: 35-58.
Groot Bruinderink, G.W.T.A. & Hazebroek, E. 1995a. Ingestion and diet composition of red deer (*Cervus elaphus* L.) in the Netherlands from 1954 till 1992. *Mammalia* 59: 187-195.

Groot Bruinderink, G.W.T.A. & Hazebroek, E. 1995b. Modelling carrying capacity for wild boar (*Sus scrofa scrofa*) in a forest/heathland ecosystem. *Wildl. Biol.* 2: 81-87.

Groot Bruinderink, G.W.T.A. & Hazebroek, E. 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., Kloeg, D. & Wolkers, J. 1987. Het beheer van de wilde zwijnen in het Meinweggebied (Limburg). RIN-rapport 87/8. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Arnhem. 96 p.

Groot Bruinderink, G.W.T.A., Hazebroek, E. & Van der Voet, H. 1994. Diet and condition of wild boar, *Sus scrofa*, without supplementary feeding. *J. Zool., Lond.* 233: 631-648.

Habermehl, G. 1985. Mitteleuropäische Giftpflanzen und ihre Wirkstoffe. Springer, Berlin. 137 p.

Hanley, T.A. & Taber, R.D. 1980. Selective plant species inhibition by elk and deer in three conifer communities in Western Washington. *For. Sci.* 26: 97-107.

Hartl, G.B., Reimoser, F., Willing, R. & Köller, J. 1991. Genetic variability and differentiation in roe deer (*Capreolus capreolus* L.) of central Europe. *Genet. Sel. Evol.* 22: 289-299.

Hazebroek, E. & Groot Bruinderink, G.W.T.A. 1995. Het voedsel van de ree *Capreolus capreolus* op de Veluwse zandgronden vroeger en nu. *Lutra* 38: 41-49.

Hazebroek, E., Groot Bruinderink, G.W.T.A. & Van Biezen, J.B. 1995. Veranderingen in het voorkomen van kleine zoogdieren na uitsluiting van edelhert, ree en wild zwijn. *Lutra* 38: 50-59.

Heij, G.J. & Schneider, T. (eds.) 1991. Acidification research in the Netherlands. Studies in Environmental Science, Vol. 46. Elsevier Science Publishers, Amsterdam. 771 p.

Hesmer, H. & Schröder, F.G. 1963. Waldzusammensetzung und Waldbehandlung im Niedersachsischen Tiefland westlich der Weser und der Münsterischen Bucht bis Ende der 18 Jahrhunderts. *Forstarchiv* 34: 177-208.

Hester, A.J., Miles, J. & Gimingham, C.H. 1991. Succession from heather moorland to birch woodland. II. Growth and competition between *Vaccinium myrtillus*, *Deschampsia flexuosa* and *Agrostis capillaris*. *J. Ecol.* 79: 317-328.

Hill, M.O. 1979. TWINSPAN - a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. Report Cornell University, Ithaca New York. 90 p.

Hofmann, R.R. 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia* 78: 443-457.

Hollander, H. & Van der Reest, P. 1994. Rode lijst van bedreigde zoogdieren in Nederland. Vereniging voor Zoogdierkunde & Zoogdierbescherming. Med. 15. Utrecht. 96 p.

Holzhauer, C. & De Jong, P. 1988. Kreupelheden bij Schotse Hooglanders in de Imbosch. *Tijdschr. Diergeneesk.* 9:491-492.

Hondong, H., Langner, S. & Coch, T. 1993. Untersuchungen zum Naturschutz an Waldrändern. Bristol-Stiftung, Zürich. 196 p.

Hosey, G.R. 1984. Annual foods of the roe deer (*Capreolus capreolus*) in the south of England. *J. Zool., Lond.* 42: 276-278.

Howe, H.F. & Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 101-128.

Howe, T.D. & Bratton, S.P. 1976. Winter rooting activity of the European wild boar in the Great Smoky Mountains National Park. *Castanea* 41: 256-264.

Huss, J. 1964. Untersuchungen über die natürliche Verjüngung der Buche. PhD Thesis, Universät von Göttingen, Hann-Münden. 187 p.

Illius, A.W. & Gordon, I.J. 1992. Modelling the nutritional ecology of ungulate herbivores: evolution of body size and competitive interactions. *Oecologia* 89: 428-434.

Illius, A.W. & Gordon, I.J. 1993. Diet selection in mammalian herbivores: constraints and tactics. In: R.N. Hughes (ed.), Diet selection: an interdisciplinary approach to foraging behaviour. Blackwell Scientific Publishers, Oxford; 157-181.

Israëls, L. 1991. Wroeten door wilde zwijnen. Intern rapport, Universiteit van Amsterdam. 33 p.

Jackson, R.B. & Caldwell, M.M. 1993. The scale of nutrient heterogeneity around individual plants and its quantification with geostatistics. *Ecology* 74: 612-614.

Jans, L. 1993. Inventarisatie van de natuurlijke verjonging van de dominante boomsoorten in het bosgebied van het nationale park "De Hoge Veluwe". IBN-rapport 018. DLO-Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen. 61 p.

Kampf, H. (red.) 1996. Gezondheid en welzijn van grote grazers in natuurgebieden. Rapport Veterinaire Begeleidingscommissie Natuur, Den Haag. 32 p.

Kay, R.N. & Staines, B.W. 1981. The nutrition of the Red Deer. *Common Bur. Nutr.* 51: 601-622.

Kemmers, R.H., Mekkink, P., Smit, A. & Sevink, J. 1996. Effecten van bosbegrazing op het humusprofiel van arme zandgronden onder naaldbos. SC-rapport 294. DLO-Instituut voor Onderzoek van het Landelijk Gebied, Wageningen. 166 p.

Kincaid, D.C. 1988. Macroelements for ruminants. In: D.C. Church (ed.), The ruminant animal: digestive physiology and nutrition. Prentice Hall, New Jersey. 564 p.

Kingery, J.L., Mosley, J.C. & Bordwell, K.C. 1996. Dietary overlap among cattle and cervids in northern Idaho forests. *J. Range Manage.* 49: 8-15.

Kirby, K.J., Mitchell, F.J. & Hester, A.J. 1994. A role for large herbivores (deer and domestic stock) in nature conservation management in British semi-natural woods. *Arbor. J.* 18: 381-399.

Kleiber, M. 1967. Die Energiehaushalt von Mensch und Haustier. Paul Parey, Hamburg. 358 p.

Klinka, K., Green, R.N., Trowbridge, R.L. & Lowe, L.E. 1981. Taxonomic classification of humus forms in ecosystems of British Columbia. First approximation. Land Management Report 8, Vancouver. 54 p.

Koop, H. 1981a. Vegetatiestructuur en dynamiek van twee natuurlijke bossen: het Neuenburger en Hasbrucher Urwald. Pudoc, Wageningen. 112 p.

Koop, H. 1981b. De schaal van spontane ontwikkelingen in het bos. *Ned. Bosbouwtijdschr.* 53: 82-90.

Koop, H. 1986. Omvormingsbeheer naar natuurlijk bos: een paradox? *Ned. Bosbouwtijdschr.* 58: 2-11.

Koop, H. 1989. Forest dynamics. SILVI-STAR: a comprehensive monitoring system. Springer Verlag, Berlin. 229 p.

Koop, H. 1993. Ecosysteemvisie bos: Natuurbosreferenties. *Ned. Bosbouwtijdschr.* 64: 227-236.

Koop, H. & Hilgen, P. 1987. Forest dynamics and regeneration mosaic shifts in unexploited beech (*Fagus sylvatica*) stands at Fontainebleau (France). *For. Ecol. Manage.* 20: 135-150.

Koop, H.G.J.M. & Boddez, P. 1991. Pijpebrandje Speulderbos: bosstructuur kernvlakte. Reeks inventarisatie van bosreservaten, intern RIN-rapport 91/19. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum. 21 p.

Koop, H. & Hilgen, P. 1992. Omvorming van grove dennenbos naar natuurlijk bosmozaïek. *Ned. Bosbouwtijdschr.* 64: 53-57.

Kossak, S. 1976. The complex character of the food preferences of Cervidae and phytocenosis structure. *Acta Theriol.* 27: 359-373.

Krasinski, Z. 1967. Free living European bisons. *Acta Theriol.* 12: 391-405.

Krefting, L.W. 1975. The effect of white-tailed deer and snowshoe hare browsing on trees and shrubs in northern Minnesota. Technical Bulletin 302. Forestry Series 18, Agricultural Experimental Station, University of Minnesota. 43 p.

Kreulen, D.A. 1985. Lick use by large herbivores: a review of benefits and banes of soil consumption. *Mammal Rev.* 15:107-123.

Kuiters, A.T. 1987. Phenolic acids and plant growth in forest ecosystems. PhD Thesis. Free University Press, Amsterdam. 150 p.

Kuiters, A.T., Mohren, G.M.J. & Van Wieren, S.E. 1996. Ungulates in temperate forest ecosystems. Preface. *For. Ecol. Manage.* 88: 1-5.

Kuper, J.H. 1994. Sustainable development of Scots pine forests. Wageningen Agricultural University Papers 94-2. 317 p.

La Bastide, J.G.A. & Van Vredenburch, C.L.H. 1970. The influence of weather conditions on the seed production of some forest trees in the Netherlands. De Dorschkamp, Med. 102. Instituut voor Bosbouw en Groenbeheer, Wageningen. 11 p.

Lacki, M.J. & Lancia, R.A. 1983. Changes in soil properties of forest rooted by wild boar. Proc. Ann. Conf. Southeast. Ass. Fish & Wildl. Agencies 37: 228-236.

Lacki, M.J. & Lancia, R.A. 1986. Effects of wild pigs on beech growth in Great Smoky Mountains National Park. *J. Wildl. Manage.* 50: 655-659.

Lande, R. & Barrowclough, G.F. 1987. Effective population size, genetic variation, and their use in population management. In: M.E. Soulé (ed.), Viable populations for conservation. Cambridge University Press, Cambridge; 87-123.

Langer, P. 1987. Evolutionary patterns of Perisodactyla and Artiodactyla (Mammalia) with different types of digestion. *Z. Zool. Syst. Evolutionsfors.* 25: 212-236.

Leibundgut, H. 1993. Europäische Urwälder. Wegweiser zur naturnahen Waldwirtschaft. Bern. 255 p.

Lemée, G. 1985. Rôle des arbres intolérantes à l'ombrage dans la dynamique d'une hêtraie naturelle (forêt de Fontainebleau). *Acta. Oecol. Oecol. Plant.* 6: 3-20.

Lemée, G., Faille, A. & Pontailler, J.Y. 1986 Dynamique de cicatrisation des ouvertures naturelles dans des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. In: J. Fanta (ed.), Forest dynamics research in Western and Central Europe. Pudoc, Wageningen; 170-181.

Linnard, S. 1987. The fate of beech mast. Quart. *J. For.* 81: 37-41.

Londo, G. 1991. Natuurtechnisch bosbeheer. Natuurbeheer in Nederland, deel 4. Pudoc, Wageningen. 190 p.

Ma, W., Brussaard, L. & De Ridder, J.A. 1990. Long term effects of nitrogenous fertilizers on grassland earthworms (Oligochaeta: Lumbricidae): their relation to soil acidification. *Agric. Ecosyst. Environ.* 30: 71-80.

Mabelis, A.A. 1983. De betekenis van dood hout voor ongewervelde dieren. *Ned. Bosbouwtijdschr.* 55: 78-85.

MacNab, J. 1985. Carrying capacity and related slippery shibboleths. *Wildl. Soc. Bull.* 13: 403-410.

Mann, L.K. 1986. Changes in soil carbon storage after cultivation. *Soil Sci.* 142: 279-289.

Mayer, H. 1984. Waldbau auf soziologisch-oecologischer Grundlage. 3 Aufl. Fisher, Stuttgart. 513 p.

McCullagh, P. & Nelder, J.A. 1989. Generalised linear models. 2nd ed. Chapman & Hall, London. 511 p.

Mekkink, P. & Kemmers, R.H. 1993. Bodemgeografie en vegetatie in de compartimenten Kootwijkerveen, 's Grevenhout en Deelerwoud van het Nationaal Bosbegrazingsonderzoek. SC-rapport 245. DLO-Instituut voor Onderzoek van het Landelijk Gebied, Wageningen. 53 p.

Messier, F. 1994. Ungulate population models with predation: a case study with the north American moose. *Ecology* 75: 478-488.

Meynhardt, H. 1980. Schwarzwild-Report. Neumann-Neudamm Verlag. 206 p.

Mitchell, F.J.G. & Kirby, K.J. 1990. The impact of large herbivores on the conservation of semi-natural woods in the British uplands. *Forestry* 63: 333-353.

Moszynska, B. 1991. The regulation of matter transfer from plant to soil during primary forest succession on blown-out areas on Dutch drift sands. Dorschkamp-rapport 643. Instituut voor Bosbouw en Groenbeheer, Wageningen. 43 p.

Nabuurs, G.J. 1996. Quantification of herb layer dynamics under tree canopy. *For. Ecol. Manage.* 88: 143-148.

Nelson, M.E. & Mech, L.D. 1981. Relationship between snow depth and grey wolf predation on white-tailed deer. *J. Wildl. Manage.* 50: 471-474.

Niethammer, J. & Krapp, F. 1982. Handbuch der Säugetiere Europas. Band I, II. Akademische

Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
NRC (National Research Council), 1981. Nutrient requirements of domestic animals. Horses. National Academy Press, Washington.
NRC (National Research Council), 1984. Nutrient requirements of beef cattle. 6th rev. ed. National Academy Press, Washington.
NRC (National Research Council), 1988. Nutrient requirements of swine. 9th rev. ed. National Academy Press, Washington.
NRC (National Research Council), 1989. Nutrient requirements of horses. 5th rev. ed. National Academy Press, Washington. 100 p.
Okarma, H., Jedrzejewska, B., Jedrzejewski, W., Krasinski, Z.A. & Milkowski, L. 1995. The roles of predation, snow cover, acorn crop and man-related factors on ungulate mortality in Bialowieza Primeval Forest, Poland. *Acta Theriol.* 40: 197-217.
Oosterbaan, A. & Van Tol, G. 1984. Natuurlijke verjonging van beuk op holtpodzolgronden. *Ned. Bosbouwtijdschr.* 56: 145-153.
Opdam, P. & Schotman, A. 1986. Betekenis van structuur en beheer van bossen voor de vogelrijkdom. *Ned. Bosbouwtijdschr.* 58: 21-33.
Packham, J.R. & Harding, D.J.L. 1982. Ecology of woodland processes. Edward Arnold, London. 262 p.
Pastor, J. & Naiman, R.J. 1992. Selective foraging and ecosystem processes in boreal forests. *Am. Nat.* 139: 690-705.
Pastor, J., Dewey, B., Naiman, R.J., McInnes, P.F. & Cohen, Y. 1993. Moose browsing and soil fertility in the boreal forests of Isle Royale National Park. *Ecology* 74: 467-480.
Peterken, G.F. & Tubbs, C.R. 1965. Woodland regeneration in the New Forest, Hampshire, since 1650. *J. Appl. Ecol.* 2: 159-170.
Peterken, G.F. & Game, M. 1984. Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant species in the woodlands of central Lincolnshire. *J. Ecol.* 72: 155-182.
Paine, R.T. 1980. Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *J. Anim. Ecol.* 49: 667-685.
Pianka, E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4: 53-74.
Platje, E. 1988. Omvormingsbeheersplan voor het bosreservaat de Dassenberg. Intern RIN-rapport. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum. 61 p.
Pollard, E. 1981. Resource limited and equilibrium models of populations. *Oecologia* 49: 377-378.
Pratt, R.M., Putman, R.J., Ekins, J.R. & Edwards, P.J. 1985. Use of habitat by free-ranging cattle and ponies in the New Forest, southern England. *J. Appl. Ecol.* 23:539-557.
Prins, H.H.T. & Van der Jeugd, H.P. 1993. Herbivore population crashes and woodland structure in East Africa. *J. Ecol.* 81: 305-314.
Prins, R.A. 1995. Voedselkeuze, pensfermentatie en energiehuishouding van edelhert, damhert en ree in de Koninklijke Houtvesterijen Het Loo. *Lutra* 38: 120-132.
Prins, R.A & Geelen, M.J.H. 1971. Rumen characteristics of red deer, fallow deer, and roe deer. *J. Wildl. Manage.* 4: 673-680.
Provenza, F.D. & Malechek, J.C. 1984. Diet selection by domestic goats in relation to blackbrush twig chemistry. *J. Appl. Ecol.* 21: 831-841.
Putman, R.J. 1986. Grazing in temperate ecosystems. Large herbivores and the ecology of the New Forest. Croom Helm-Chapman & Hall, London. 210 p.
Putman, R.J. 1996a. Ungulates in temperate forest ecosystems: perspectives and recommendations for future research. *For. Ecol. Manage.* 88: 205-214.
Putman, R.J. 1996b. Competition and resource partitioning in temperate ungulate assemblies. Chapman & Hall, London. 131 p.
Putman, R.J., Edwards, P.J., Mann, J.C.E., How, R.C. & Hill, S.D. 1989. Vegetational and faunal changes in an area of heavily grazed woodland following relief of grazing. *Biol. Conserv.* 47:

13-32.
Ratcliffe, P.R. 1987. The management of red deer in the commercial forests of Scotland in relation to population dynamics and habitat changes. PhD Thesis, University of London.
Reimoser, F. & Suchant, R. 1992. Systematische Kontrollzäune zur Feststellung des Wildeinflusses auf die Waldvegetation. *Allg. Forst Jagdztg.* 163: 27-31.
Reijnders, T. 1969. De epifytenvegetatie van het Speulder- en Sprielderbosch. Verspreiding en oecologie van de voornaamste soorten. In: J.J. Hacke-Oudemans (ed.), Bijdragen tot de geschiedenis van de Veluwe en andere onderwerpen. Callenbach, Nijkerk; 198-218.
Robertson, G.P., Crum, J.R. & Ellis, B.G. 1993. The spatial variability of soil resources following long-term disturbance. *Oecologia* 96: 451-456.
Roelofs, J.G.M. 1991. Vegetation under chemical stress: effects of acidification, eutrophication and alkalinisation. PhD Thesis, University of Nijmegen. 167 p.
Roelofs, J.G.M., Kempers, A.J. Houdijk, A.L.F.M. & Jansen, J. 1985. The effect of airborne ammonium sulphate on *Pinus nigra* var. *maritima* in The Netherlands. *Plant Soil* 84: 45-56.
Rosenthal, G.A. & Berenbaum, M.R. (eds.) 1992. Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites. Vol. II. Ecological and evolutionary processes. 2nd. ed. Academic Press, San Diego. 193 p.
Roth, R. & Suchant, R. 1993. The influence of roe deer browsing on natural regeneration -a multivariate problem. Proc. IUGB XXI Congress, Halifax, Canada; 263-270.
Rounds, R.C. 1981. First approximation of habitat selectivity of ungulates on extensive winter ranges. *J. Wildl. Manage.* 45:187-193.
Schmidt, K. 1993. Winter ecology of non-migratory alpine red deer. *Oecologia* 95: 226-233.
Schweingruber, F.H. 1989. Tree rings. Basics and applications of dendro-chronology. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 276 p.
Shaw, M.W. 1968. Factors affecting the natural regeneration of sessile oak (*Quercus petraea*) in North Wales. *Ecology* 56: 565-593.
Shaw, M.W. 1974. The reproductive characteristics of oak. In: M.G. Morris & F.H. Perring (eds.), The British Oak. Classey, Berkshire; 162-181.
Shimoda, K., Kimura, K., Kanzaki, M. & Yoda, K. 1994. The regeneration of pioneer tree species under browsing pressure of Sika deer in an evergreen oak forest. *Ecol. Monogr.* 9: 85-92.
Shugart, H.H. 1984. A theory of forest dynamics. Springer, New York. 278 p.
Siepel, H. 1992. Bosgebonden fauna: een faunistische aanvulling op Bosgemeenschappen. IBN-rapport 92/33. DLO-Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Arnhem. 68 p.
Siepel, H. & Van Wieren, S.E. 1990. Micro-arthropod succession in decomposing leaves of *Deschampsia flexuosa* in grazed and ungrazed grasslands II. Chemical data and comparison of decomposition rates. *Pedobiol.* 34: 31-36.
Sinclair, A.R.E. 1985. Does interspecific competition or predation shape the African ungulate community? *J. Anim. Ecol.* 54: 899-918.
Singer, F.J., Swank, W.T. & Clebsch, E.E.C. 1984. Effects of wild pig rooting in a deciduous forest. *J. Wildl. Manage.* 48: 464-473.
Snow, B. & Snow, D. 1988. Birds and berries. A study of an ecological interaction. Poyser, Calton. 268 p.
Söffner, W. 1982. Über die Grosssäugerfauna Mitteleuropas im Postglazial. Ein Beitrag zur Kenntnis der Beziehungen zwischen Wild und Vegetation. Zulassungsarbeit, Hohenheim.
Staines, B.W., Catt, D.C., Welch, D. & Scott, D. 1982. Red deer and forestry: current work by the Institute of Terrestrial Ecology. *Deer* 8: 400-402.
Stephens, D.W. & Krebs, J.R. 1986. Foraging theory. Princeton University Press. New York. 247 p.
Strandgaard, H. 1972. The roe deer (*Capreolus capreolus*) population at Kalø and the factors regulating its size. *Dan. Rev. Game Biol.* 7: 1-205.
Swift, M.J., Heal, O.H. & Anderson, J.M. 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems. Blackwell, Oxford. 372 p.

Szabo, P.J., Clerkx, A.P.P.M. & Broekmeyer, M.E.A. 1996. Bosstructuur en bossamenstelling van bosreservaat 'Galgenberg' in 1988. IBN-rapport 236. DLO-Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen. 70 p.

Tansley, A.G. 1965. The British Islands and their vegetation; Vol. I. Cambridge University Press, Cambridge. 484 p.

Templeton, A.R. & Read, B. 1994. Inbreeding: one word, several meanings, much confusion. In: V. Loeschcke, J. Tomiuk & S.K. Jain (eds.), Conservation genetics. Birkhäuser Verlag, Basel; 91-105.

Ter Braak, C.J.F. 1988. CANOCO; a FORTRAN program for canonical community ordination by [partial][detrended][canonical] correspondence analysis, principal component analysis and redundancy analysis (version 2.1). Technical Report LWA-88-02, Agricultural Mathematics Group, Wageningen (+ update notes version 3.10, 1990). 95 p.

Thijsse, J.P. 1995. Eik en beuk. Heimans en Thijsse Stichting, Amsterdam. 80 p.

Thompson, I.D. & Peterson, R.O. 1988. Does wolf predation alone limit the moose population in Pukaskwa Park? A comment. *J. Wildl. Manage.* 52: 556-559.

Tietema, A. 1992. Nitrogen cycling and soil acidification in forest ecosystems in the Netherlands. PhD Thesis, University of Amsterdam. 139 p.

Tisdell, C.A. 1982. Wild pigs: environmental pest or economic resource? Pergamon Press, Sydney. 445 p.

Tüxen, R. 1956. Die heutige potentielle natürliche Vegetation als Gegenstand der Vegetationskartierung. *Angew. Pflanzensoziol.* 13: 5-42.

Van de Veen, H.E. 1979. Food selection and habitat use in the red deer (*Cervus elaphus* L.). PhD Thesis, University of Groningen. 263 p.

Van der Werf, S. 1983. De betekenis van dode bomen voor hogere planten. *Ned. Bosbouwtijdschr.* 55: 71-77.

Van der Werf, S. 1991. Bosgemeenschappen. Natuurbeheer in Nederland. Deel 3. Pudoc, Wageningen. 375 p.

Van der Werf, S. 1995. Komst en verbreiding van de beuk in Nederland. *Ned. Bosbouwtijdschr.* 67: 235-240.

Van Genderen, H., Schoonhoven, L.M. & Fuchs, A. 1996. Chemisch-ecologische flora van Nederland en België. KNNV Uitgeverij, Utrecht. 298 p.

Van Hees, A.F.M. 1984. De vegetatieontwikkeling in gelichte beukenopstanden na oppervlakkige bodembewerking en bekalking. *Ned. Bosbouwtijdschr.* 56: 154-158.

Van Hees, A.F.M., Kuiters, A.T. & Slim, P.A. 1996. Growth and development of silver birch, pedunculate oak and beech as affected by deer browsing. *For. Ecol. Manage.* 88: 55-63.

Van Soest, P.J. 1982. Nutritional ecology of the ruminant: ruminant metabolism, nutritional strategies, the cellulolytic fermentation and the chemistry of forages and plant fibers. O & B Books, Corvallis Oregon. 374 p.

Van Tol, G. 1979. Natuurlijke verjonging van beuk op de Veluwe. *Ned. Bosbouwtijdschr.* 51: 106-112.

Van Vuure, T. 1985. Zoogdieren, bossen en wederzijdse invloeden. Pudoc, Wageningen. 135 p.

Van Vuuren, M. 1992. Effects of plant species on nutrient cycling in heathlands. PhD Thesis, University of Utrecht. 159 p.

Van Wieren, S.E. 1988. Runderen in het bos: begrazingsproef met Schotse Hooglandrunderen in het natuurgebied de Imbos. IVM-rapport 88/3. Instituut voor Milieuvraagstukken, Vrije Universiteit, Amsterdam. 84 p.

Van Wieren, S.E. 1991. The management of populations of large mammals. In: I.F. Spellerberg, F.B. Goldsmith & M.G. Morris (eds.), The scientific management of temperate communities for conservation. Blackwell Scientific Publications. Oxford, England; 103-127.

Van Wieren, S.E. 1995. The potential role of large herbivores in nature conservation and extensive land use in Europe. *Biol. J. Linn. Soc.* 56 (Suppl.): 11-23.

Van Wieren, S.E. 1996a. Do large herbivores select a diet that maximises short-term energy intake rates? *For. Ecol. Manage.* 88: 149-156.

Van Wieren, S.E. 1996b. Digestive strategies in ruminants and nonruminants. PhD Thesis, Wageningen Agricultural University. 191 p.

Van Wieren, S.E. & Borgesius, J.J. 1988. Evaluatie van bosbegrazingsobjecten in Nederland. RIN-rapport 88/63. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Arnhem. 133 p.

Vicari, M. & Bazely, D.R. 1993. Do grasses fight back? The case for antiherbivore defences. *Tree* 8: 137-141.

Voûte, A.M. 1983. De betekenis van holle bomen voor onze inheemse vleermuizen. *Ned. Bosbouwtijdschr.* 55: 91-99.

Wallis de Vries, M.F. 1989. Beperkende factoren in het voedselaanbod voor runderen en paarden in natuurgebieden op de hoge zandgronden. *Levende Natuur* 90: 85-92.

Wallis de Vries, M.F 1994. Foraging in a landscape mosaic; diet selection and performance of free-ranging cattle in a heathland and riverine grassland. PhD Thesis, Wageningen Agricultural University. 161 p.

Wallis de Vries, M.F. 1995. Large herbivores and the design of large-scale nature reserves in Western Europe. *Conserv. Biol.* 9: 25-33.

Wallis de Vries, M.F. 1996. Nutritional limitations of free-ranging cattle: the importance of habitat quality. *J. Appl. Ecol.* 33: 688-702.

Watt, A.S. 1919. On the causes of failure of natural regeneration in British oakwoods. *J. Ecol.* 7: 173-203.

Watt, A.S. 1923. On the ecology of British beech woods with special reference to their regeneration. *J. Ecol.* 11: 1-48.

Westhoff, V. 1967. De invloed van het wild op de vegetatie. *Ned. Bosbouwtijdschr.* 39: 218-232.

Wilmshurst, J.W. & Fryxell, J.M. 1995. Patch selection by red deer in relation to energy and protein intake: a re-evaluation of Langvatn and Hanley's results. *Oecologia* 104: 297-300.

Wolkers, J. 1993. Undernutrition in wild boar (*Sus scrofa*) and red deer (*Cervus elaphus*). PhD Thesis, University of Utrecht. 169 p.

Wondergem, P.J.M. 1990. Terreingebruik van grofwild, gemeten via mestdichtheidsbepalingen. RIN-rapport 90/4. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Arnhem. 51 p.

Worm, P.B. & Van Wieren, S.E. 1996. Reactie van edelherten op veranderend beheer van de Vereniging Natuurmonumenten. *Levende Natuur* 97: 27-32.

Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16: 97-159.

Register

adelaarsvaren (*Pteridium aquilinum*)	24, 38, 56, 101, 124, 125, 132, **137**, 167-191
Afrikaanse olifant (*Loxodonta africana*)	22
Am. krentenboompje (*Amelanchier lamarckii*)	48, 102, 103
Amerikaanse eik (*Quercus rubra*)	48, 63, 103, 107, 114, 115, 136, 141, 143, **157**, 170-190, 199
Amerikaanse vogelkers (*Prunus serotina*)	39, 41, 48, 101-108, 134, 141, 172-191, 199
Atlanticum	11, 19
atmosferische depositie	13, 48, 49, 71, 74, 79-80
bemesting	82, **89**, 90-98, 149
betreding	12, 82, 90-98, 126, 149, 198
beuk (*Fagus sylvatica*)	14, 24, 39-41, 99-125, **113**, **122**, **123**, **131**, 132, **145**, 156, 168-191, **184**, 193-205
biodiversiteit	14, 17, 18
blauwe bosbes (*Vaccinium myrtillus*)	35, 39-50, 72-97, 101, 125, 128, 134, 136, 156, 167-186, **178**, 194, 199
bochtige smele (*Deschampsia flexuosa*)	13, 35-64, 71-98, **72**, **88**, 116, 125, 134, 135, 156, 168-191, 194-198
bodem, fysisch-chemisch	76-98, 142, 143, 154
humusprofiel	75-77, 134
organisch bodemmateriaal	73-77, 87, 88, 135, 142, 143, 198, 199
uitwisselbare nutriënten	91-93, 199
zuurgraad	75, 80-91, 135, 142, 143, 199
bodem, -processen	71-98, 133
bodemverwonding	zie wroeten
decompositie	17, 73-82, 89-98, 198
humificatie	17, 75-77
stikstofmineralisatie	75-82, 93-98, 142, 143
bodemfauna	29, 73-77
boomklever (*Sitta europaea*)	103
bos, algemeen	
oude bosgroeiplaats	25, 167, 168, 178
bosmozaïek	24, 25, 28, 129, 169
bosreservaten	148, 166, 168
bosvitaliteit	15, 79, 81, 97, 98, 194, 199
heidebebossing	21, 24, 71, 166, 169
stuifzandbebossing	21, 24, 71, 166, 171
bos, natuurdoeltypen	
begeleid natuurlijk	201, 207
half-natuurlijk	13, 201, 202, 205
nagenoeg natuurlijk	201, 205, 207
natuurboslandschap	201, 205, 207
multifunctioneel bos	201, 202
park(bos)landschap	13, 202
bos, ontwikkeling en beheer	
brand	11, 150, 155
dood hout	29, 102, 203, **204**
groepenkap	29, 100
hakhout	20, 21, 25, 167
instandhouding	145, 174-191, 193, 195-198
kapvlakten	107, 114, **115**, 116, **117**, 119, 203
omvormingsbeheer	18, 25, 27, 28, 113, 129, 203
pionierbos, -soorten	24, 27, 29, 99, 103, 119, 132, 143, 167-188, 193-203

verjongingseenheid 127, 148, 151
verjongingspotentieel 139-144
voorverjonging 116, 119
windworp 11, 28, 100, 150, 151, 155
bosverjonging 11-17, 19-27 71, 72, 96, 97, 99-128, 100, 101, 115, 117, 127, 129-144, 145, 147, 148, 150-151, 165-191, 168, 193-206

bosgemeenschap
Berken-Zomereikenbos 24, 28, 48, 49, 101, 165-191
Eiken-Haagbeukenbos 26
Dennenbosgemeenschappen 25
Linden-Haagbeukenbos 134
Wintereiken-Beukenbos 24, 28, 48, 49, 99, 101, 106, 125, 128, 165-189

boslocaties, -gebieden
Amerongse berg 121, 168, 169
Asselse Heide 116
Dassenberg 118, 129
De Hoge Veluwe 13, 65, 106
Deelerwoud 16, 44, 121, 158
Imbosch 15, 66, 71, 72, 74, 86, 190
Kootwijk(erveen) 16, 44, 71-98, 83, 121, 167, 198
Meinweg 131, 143
Ommen 167
's-Grevenhout 16, 44
Speulder- en Sprielderbos 168
Staatsdomein bij Het Loo 16, 44, 49, 50, 103-130, 113, 115, 117, 120, 132-146
Ugchelen-Hoenderloo 16, 30, 44, 49, 50, 135-146

bosreferenties, buitenlands
Bialowieza (PL) 14, 22, 134, 143
Borkener Paradies (D) 14
Fontainebleau (F) 24
New Forest (UK) 14, 197

bosweide 19, 20
boswilg (*Salix caprea*) 24, 101, 106, 107
brede stekelvaren (*Dryopteris dilatata*) 39, 124
brem (*Cytisus scoparius*) 101
bristlecone pine (*Pinus longaeva*) 155
bronsmos (*Pleurozium schreberi*) 167, 168
bruine beer (*Ursus arctos*) 19, 20
buntgras (*Corynephorus canescens*) 75
Corsikaanse den (*Pinus nigra maritima*) 71
dalkruid (*Maianthemum bifolium*) 124
damhert (*Dama dama*) 15, 20, 32, 66, 103, 105, 205, 206, 207, 208
das (*Meles meles*) 104
Douglasspar (*Pseudotsuga menziesii*) 39, 41, 71, 104-125, 110, 136-142, 172-186
draagkracht 12, 23, 38, 63, 65, 156, 196, 199
echte witbol (*Holcus lanatus*) 25, 39
edelhert (*Cervus elaphus*) 11, 13, 19, 22-30, 31-69, 36, 99-129, 144, 149, 158, 159, 165-191, 193-207, 208
eekhoorn (*Sciurus vulgaris*) 103, 145
eenstijlige meidoorn (*Crataegus monogyna*) 103
eland (*Alces alces*) 11, 14, 15, 19, 20, 22, 23, 32
Europese bison (*Bison bonasus*) zie wisent
Europese lariks (*Larix decidua*) 107
exclosures 17, 99-130, 141-143, 142
fijnspar (*Picea abies*) 11, 21, 39, 48, 71, 107, 114, 134-141
geit (*Capra hircus*) 206
geoorde wilg (*Salix aurita*) 106, 107

gewone braam (*Rubus fruticosus*) 39, 41, 84, 103, 120
gewone dophei (*Erica tetralix*) 84, 124, 125, 135
gewone es (*Fraxinus excelsior*) 99
gewone esdoorn (*Acer pseudoplatanus*) 99
gewone vlier (*Sambucus nigra*) 107
gewoon struisgras (*Agrostis capillaris*) 39-42, 47, 124, 125
gladde witbol (*Holcus mollis*) 124
graasdruk 24, 25, 71, 85, 86, 105, 127, 128, 170, 195, 198
graaslijn **23**, 106, **123**, 128
grasmuur (*Stellaria gramineae*) 124
grauwe wilg (*Salix cinerea*) 106, 107
groot laddermos (*Pseudoscleropodium purum*) 168
groot warkruid (*Cuscuta europaea*) 124
grove den (*Pinus sylvestris*) 21-25, 39-49, 71-98, 99-125, **115**, **120**, 132-141, 156, 166-183, 197-205

hoefdieren, algemeen
- effectieve populatiegrootte 68-69
- kadavers **206**
- keystone species 22
- minimumpopulatie 68, 199-200
- populatiedynamica 69, 190, 197, 207
- populatiegenetica 27, 68-69
- reproductie 23, 27, **61**-64
- seizoenstrek 22, 25
- terreingebruik 23, 27, 30, 66, 157, 205
- veterinaire zorg 206

hoefdieren, -voedsel en behoeften
- dieetkeuze 16, 17, 45-52, 132, 149, **159**, 160, 161, **162**, 200, 207
- energiebehoefte 35-37, 51, 54-56, 163, 195, 200
- groeisnelheid 51
- mineralenbehoefte 35, 38, 52-67, 200
- mineralendeficiëntie 35, 59-67, **60**, **64**, **67**, 194, 199, 200
- mineralenstatus 16, 59-67
- normbehoefte 35-37, 43, 52, 54, 57
- spijsverteringsfysiologie 31-38, 102, 189
- voedseloverlap 50-51, 207
- zelfredzaamheid 15, 22, 51-69, 189, 193, 194, 198-201

hondsroos (*Rosa canina*) 107
houtduif (*Columba palumbus*) 103
huisvarken (*Sus scrofa domesticus*) 33
hulst (*Ilex aquifolium*) **101**, 103, 106, 107, 141
impala (*Aepyceros melampus*) 22
Japanse lariks (*Larix kaempferi*) 71, 107, 108, 113, 127, 136, 141, 199
jeneverbes (*Juniperus communis*) 48
klauwtjesmos (*Hypnum cupressiforme*) 167, 168
klimop (*Hedera helix*) 101, 106
konijn (*Oryctolagus cuniculus*) 11, 100, 104, 145
konik (*Equus caballus*) 14, **47**, 170-191
korte vegetatie 71-98, 124-127, 194, 198, 199, 205
kraaiheide (*Empetrum nigrum*) 72, 75, 76, 84
liggend walstro (*Galium saxatile*) 39, 48, 125
liggende vetmuur (*Sagina procumbens*) 124
Middeleeuwen 19, 20, 81, 167
modellering 15, 17, 147-164
- beslisregels 161, 162
- bosontwikkeling 148
- dieetkeuze 17, 157-163, 197

DOMIR-getal 159-162
draagkracht 63
energiebehoefte 163
FORGRA 147-164, 165, 166, 170, 187, 190
gap-model 148
gevoeligheidsanalyse 163
groeiplaats 148, 153, 154
hapgrootte 159
hapsnelheid 159
inzaaisnelheid 153, 154
lichtconversie-efficiëntie 154
optimal foraging 158
scenario's 17, 147, 163, 165-191, 196-198, 203
Vlaamse gaai-effect 154
voedselaanbod 156, 157
moeflon (*Ovis musimon*) 105
muizen 11, 17, 100, 103, 104, 126, 129, 145
aardmuis (*Microtus agrestis*) 104, 126
bosmuis (*Apodemus sylvaticus*) 103, 126
dwergmuis (*Micromys minutus*) 126
dwergspitsmuis (*Sorex minutus*) 126
rosse woelmuis (*Clethrionomys glareolus*) 103, 104, 126
veldmuis (*Microtus arvalis*) 104, 126
natuurwaarde 15, 194, 202
Neolithicum 19
oeros (*Bos primigenius*) 19, 20, 22, 206
Oostenrijkse den (*Pinus nigra nigra*) 71
paard (*Equus caballus*) 12, 13, 19, 31-69, **64**, 101, 147, 155, **156**, 157 165-191, 193-207
paardebloem (*Taraxacum* spp.) 39
pilzegge (*Carex pilulifera*) 125
pitrus (*Juncus effusus*) 39, 124
plantengroei
biomassa-allocatie 121, 122
bonsai-groeivorm **101**, 102, 121, **122**, 123
boomsterfte 129, 150, 154, 155
kiembed 100, 132-134, 144, 151
schaduwtolerantie 109, 144, 151
startkapitaal 99
vestiging 100-102, 132, 133, 150, 151, 153, 178
pony zie paard
Potentieel Natuurlijke Vegetatie 24, 106, 133, 166, 167, 187, 195, 201
predatie 11, 23, 27, 66, 206
lynx (*Lynx lynx*) 14, 19, 23, 206
wolf (*Canis lupus*) 14, 19, 20, 23, 27, 206
pijpestrootje (*Molinia caerulea*) 13, 39, 49, 71, 84, 113, 118, 125, 136, **160**
rankende helmbloem (*Corydalis claviculata*) 38, 84
ratelpopulier (*Populus tremula*) 24
ree (*Capreolus capreolus*) 11-16, 19-23, 31-69, 99-129, **110**, 143, 149, 159, 165-191, **170**, 193-207, **196**
rode bosbes (*Vaccinium vitis-idaea*) zie vossebes
rund (*Bos taurus*) 12-16, 31-69, 71-98, 102, 159, 161, **162**, 166-191, 193-207
runderbegrazing 15, 16, 71-98, **83**, **162**, 193-199, **203**
ruw beemdgras (*Poa trivialis*) 39
ruwe berk (*Betula pendula*) 14, 39, 41, 84, 101, 107-127, 134, 141, 153, 167-191

schaap (*Ovis aries*) 21, 32, 206
schapegras (*Festuca ovina*) 75
schapezuring (*Rumex acetosella*) 124, 125
Schotse Hooglander (*Bos taurus*) **15**, 48, **57**, 66, **67**, 71, **72**, 74, 170-191, **190**
sikahert (*Cervus nippon*) 66
sleedoorn (*Prunus spinosa*) 103
sporkehout (*Rhamnus frangula*) 24, 39, 41, 48, 84, 101-130, 165-191
straatgras (*Poa annua*) 39
Struikhei-Bosbesassociatie 125
struikhei (*Calluna vulgaris*) 39, 41, 48, 72, 75, 84, 118, 124, 125, 135, **160**
Struikhei-Stekelbremassociatie 125
tamme kastanje (*Castanea sativa*) 39, 107
tarpan (*Equus ferus ferus*) 19
taxus (*Taxus baccata*) 101
veelbloemige veldbies (*Luzula multiflora*) 125
veenbies (*Scirpus cespitosus*) 124
veldbeemgras (*Poa pratensis*) 39, 124
veld-ereprijs (*Veronica arvensis*) 124
verbraming 120
vergrassing 13, 15, 71-98, **72**, 198, 199, 202
vervilting 13, 16, 71-98, **88**, 198, 199, 202
Vlaamse gaai (*Garrulus glandarius*) 103, 145, **153**
vleermuizen 29
vliegend hert (*Lucanus servus*) 132
voedsel
  voedselaanbod 26, 38-44, 49, **62**, 131, 132, 138, 149, 151 156, 157, 171-191, 198, 199-201,
  voedselkwaliteit 16, 38-44, **41**, 51, 101, 138, 159, 189, 199
  mineraalgehalten 16, 31, 35, 41-44, 51, 55, 56, 79
  fenologische periode 39, 40, 50, 51, 138, 159, 160
  secundaire plantenstoffen 35, 38, 39, 93, 101, 102, 161
  verteerbaarheid 16, 32-39, 42, 52, 53, 158, 159, 162, 199
vogelmuur (*Stellaria media*) 124
vos (*Vulpes vulpes*) 104
vossebes (*Vaccinium vitis-idaea*) 39, 72, 84, 101, 125
wild zwijn (*Sus scrofa scrofa*) 11, 19, 20-30, 31-69, **61**, 74, 99, 103, 105, 128, 131-146, **133**, 178, 194-207
wilde appel (*Malus sylvestris*) 101, 106
wilde kamperfoelie (*Lonicera periclymenum*) 101, 103, 107
wilde lijsterbes (*Sorbus aucuparia*) 24, 39, 41, 44, 84, 101-130, 141, 166-191
wildweide 39, 49, 62, 63, 66, 67, 124, 136
wintereik (*Quercus petraea*) 14, **23**, 103, 172, 174-191
winterlinde (*Tilia cordata*) 19, 99
wisent (*Bison bonasus*) 11, 14, 15, 19, 22, 32
witstaarthert (*Odocoileus virginianus*) 66
wroeten 17, 74, 126, 131-145, **137**, **142**, 199
zaadboom 103, 107, 111, 114, 116, 127
zaadpredatie 99, 103, 145
zaadverspreiding 99, 103, 132, 151, **153**
zachte berk (*Betula pubescens*) 14, 107, 114, 118, 172-191
zandzegge (*Carex arenaria*) 39, 47, 84
zilverspar (*Abies alba*) 11
zomereik (*Quercus robur*) 14, 35, 39, 84, 101-130, 132-144, 153, 156, 165-191, **178**, 193-205
zwarte appelbes (*Aronia x prunifolia*) 107
zwarte zegge (*Carex nigra*) 125
Zweedse lijsterbes (*Sorbus intermedia*) 107

Dankwoord

De auteurs zijn veel dank verschuldigd aan collega's en anderen die de tijd en moeite hebben genomen om bepaalde hoofdstukken van kritisch commentaar te voorzien, of anderszins inhoudelijk hebben bijgedragen aan het onderzoek. In het bijzonder kunnen worden genoemd: ir. E.J. Al, ir. J. Bokdam, dr.ir. J.H. Kuper, drs. F.W. Vera, drs. B. Vreugdenhil en prof.dr. V. Westhoff.

Ook een woord van dank aan de terreinbeherende instanties die het onderzoek mogelijk hebben gemaakt door gastvrijheid te verlenen in hun terreinen: het Staatsbosbeheer (boswachterij Garderen en boswachterij Ugchelen-Hoenderloo), de Vereniging Natuurmonumenten (het Deelerwoud) en de Koninklijke Houtvesterij Het Loo (Staatsdomein bij Het Loo). Onmisbaar en van grote waarde was de hulp van districtshoofden, jachtopzichters en boswachters. In het bijzonder moeten worden genoemd: ir. E.C. Klein Lebbink, ing. J. Rouwenhorst, ing. H. Linde, J. Boterman en J. Wensing (Staatsbosbeheer), C. Segers en P. van Merrebach (Vereniging Natuurmonumenten), A. Troost, W. Arentsen en R. Olthof (Koninklijke Houtvesterij Het Loo) en G.J. Jonker en A. Kraal (Jachtcombinatie Caitwick).

Fotoverantwoording

Omslag

G.W.T.A. Groot Bruinderink, Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO)

blz. 12, 13, 23, 30, 47 (boven), 49, 57 (boven), 60, 61, 62, 89, 101, 110, 113, 115, 117, 120, 122, 123, 131, 133, 137, 142, 145, 153, 157, 159, 170, 177, 184, 203.

Fotoarchief, Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO)

blz. 15

P.B. Worm

blz. 21, 196, 206

M. Gleichman, Landbouwuniversiteit Wageningen (LUW-TQN)

blz. 28.

† H.E. van de Veen

blz. 29, 36, 41, 47 (onder), 57 (onder), 64, 67, 72, 83, 88, 100, 127, 150, 156, 158, 162, 165, 168, 190, 204, 205, 208.

S.E. van Wieren, Landbouwuniversiteit Wageningen (LUW-TON)

blz. 160

C.B. de Jong, Landbouwuniversiteit Wageningen (LUW-TON)

Vormgeving en Lay out

Corso, Hilversum

Druk

Krips Repro, Meppel