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.

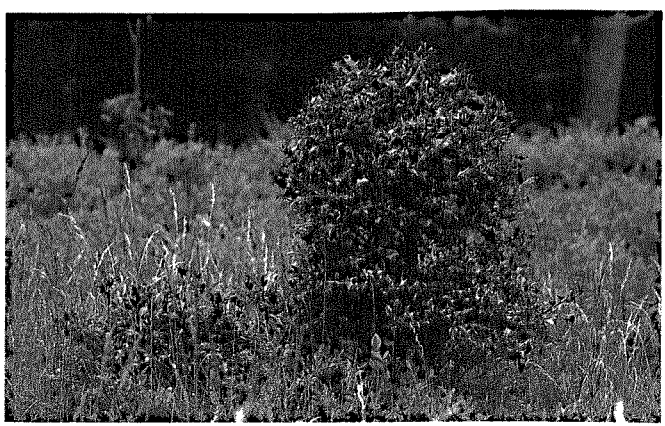
Vestigingskansen

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.

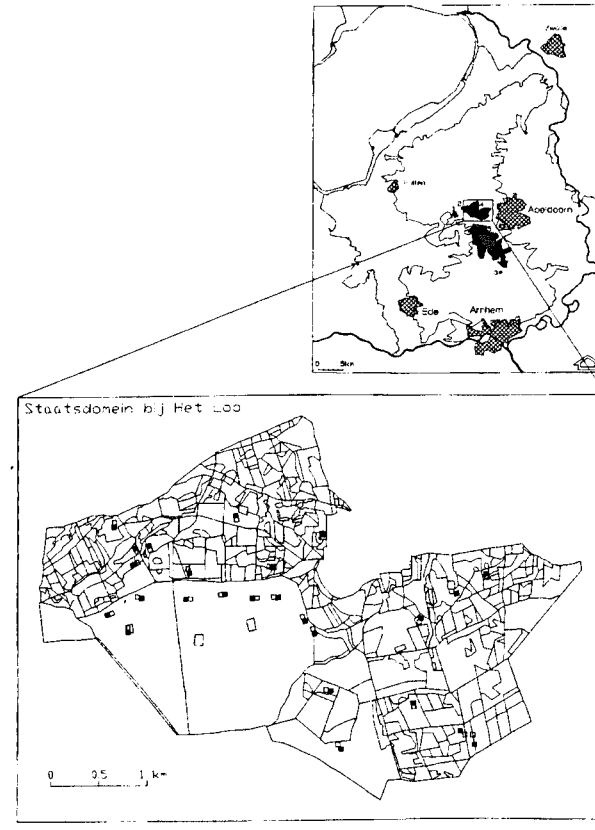
Onderzoek: een exclosurestudie

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.

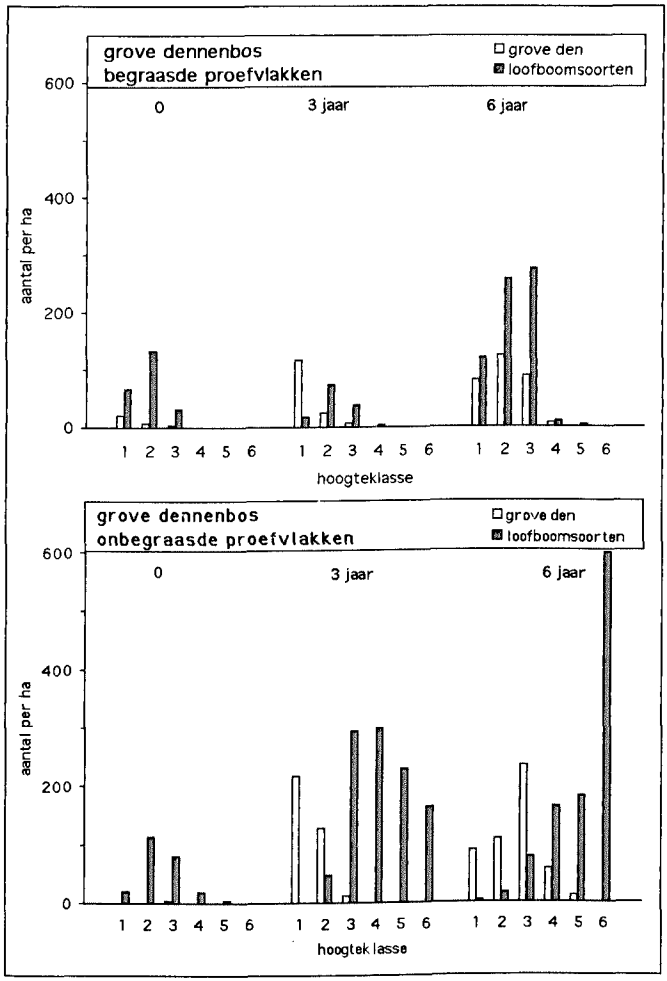
	Onbegraasde (exclosures)			Begraasde proefvlakken		
Soort	t=0	3 jr	6 jr	t=0	3 jr	6 jr
beuk	11	25.792	12.186	20	190	304
Douglasspar	791	1.230	1.773	414	374	687
grove den	336	1.051	1.171	356	1.143	1.264
zomereik	125	1.408	826	71	552	163
ruwe berk	16	347	371	9	8	29
wintereik	1	711	196	-	166	1
wilde lijsterbes	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

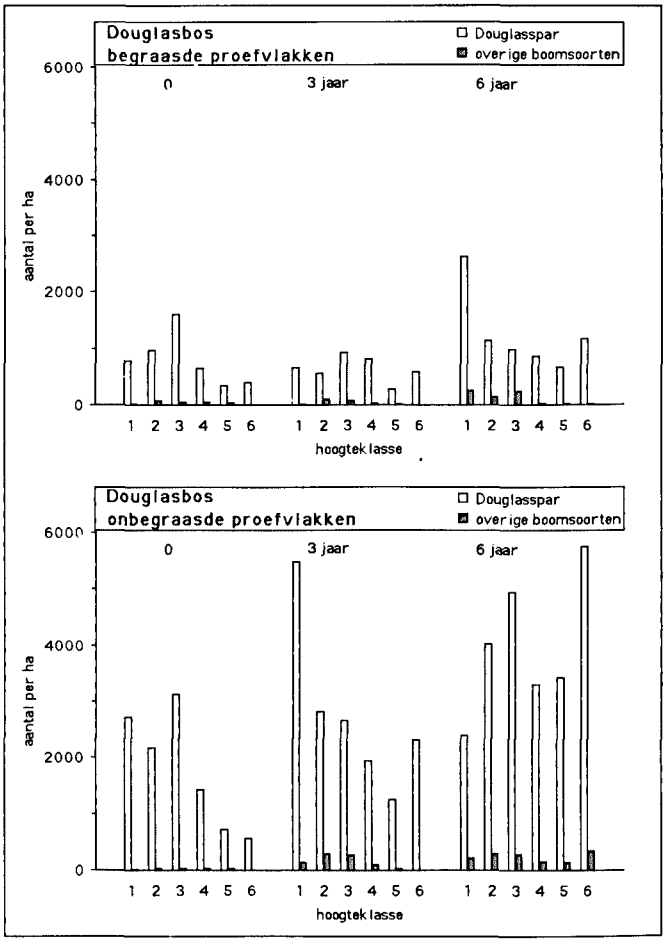
In de uitgangssituatie bestond de verjonging in het bos met Douglasspar in de



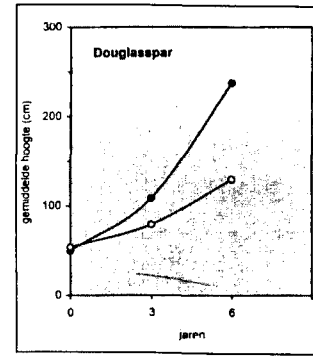
Figuur 5.2.
Aanwezigheid van verjonging van boomsoorten (aantal individuen per ha) in grove dennenbos in de uitgangssituatie en drie en zes jaar later in de begraasde en de onbegraasde proefvlakken (exclosures).

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.



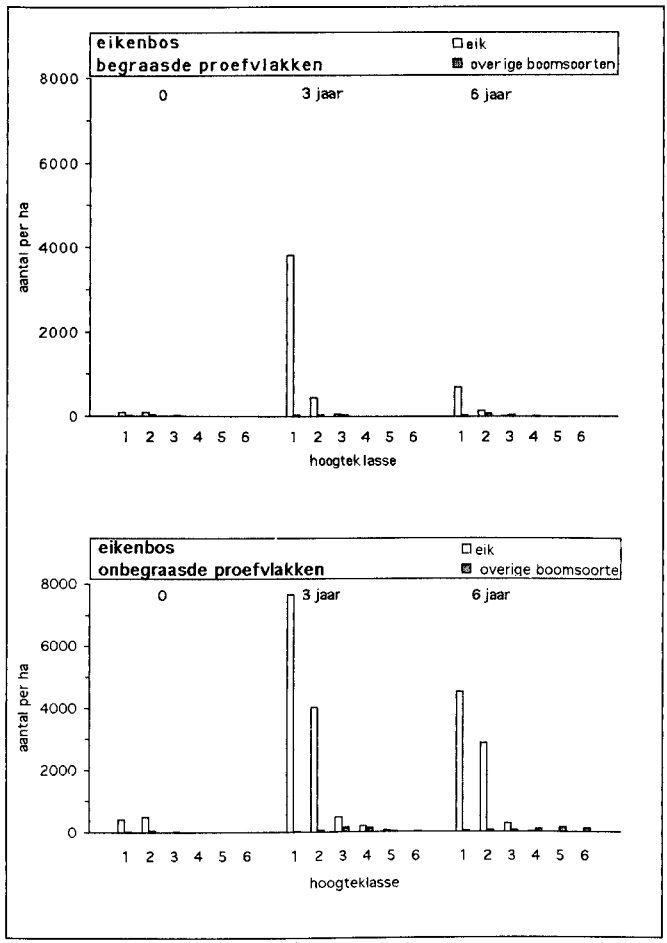
Figuur 5.3.
Aanwezigheid van verjonging van boomsoorten (aantal individuen per ha) in Douglasbos in de uitgangssituatie en drie en zes jaar later in de begraasde en de onbegraasde proefvlakken (exclosures).



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.

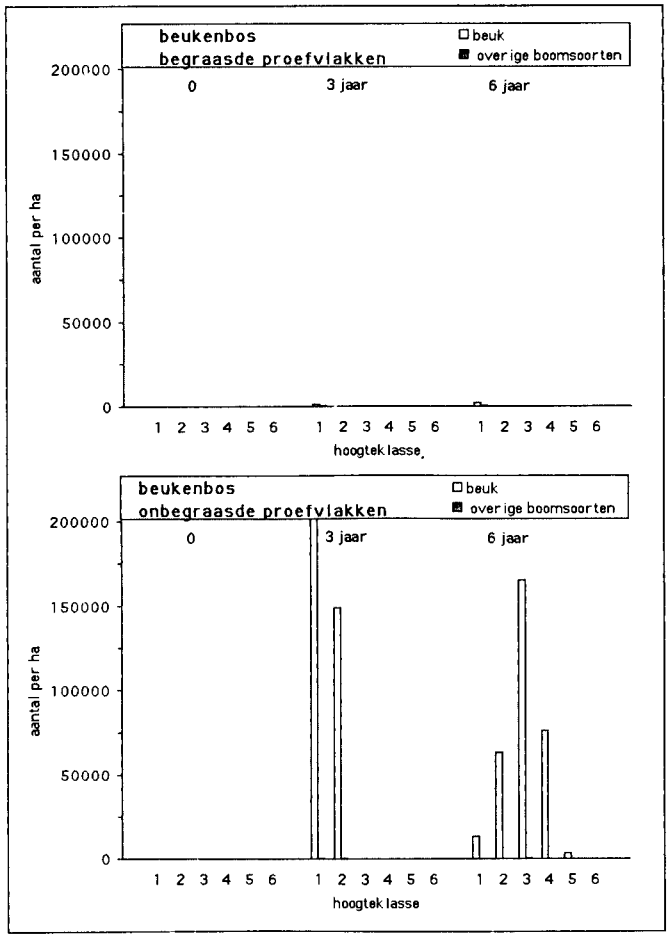


Figuur 5.5.
Aanwezigheid van verjonging van boomsoorten (aantal individuen per ha) in eikenbos in de uitgangssituatie en drie en zes jaar later in de begraasde en de onbegraasde proefvlakken (exclosures).

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-



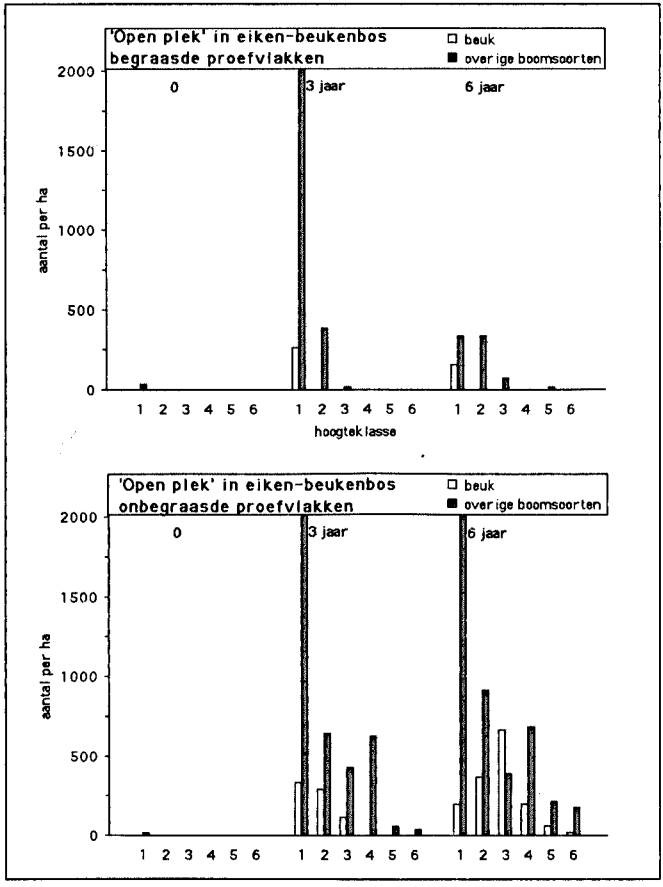
De invloed van hoefdieren wordt goed gedemonstreerd door het enorme verschil in hoeveelheid beukenverjonging wanneer een deel van een beukenbos door middel van een raster wordt buitengesloten van begrazing.

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).

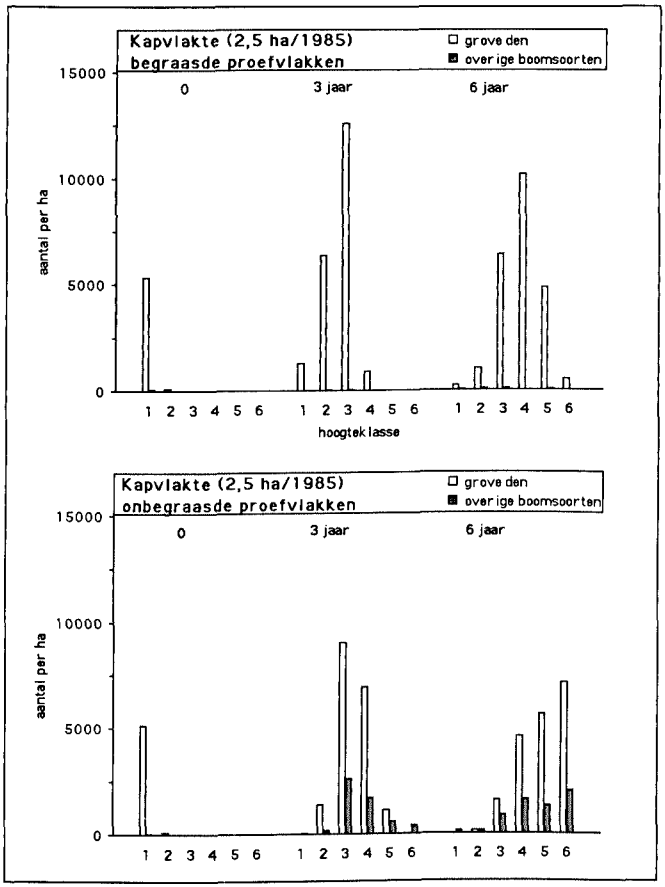
Kapvlakten

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.

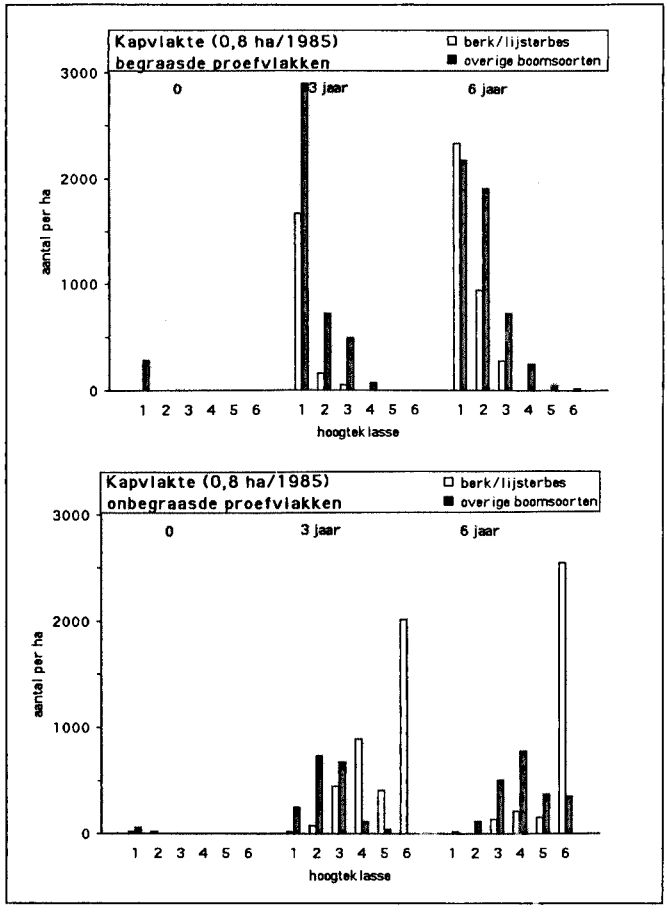


eik en wilde lijsterbes, liep binnen de exclosure in enkele jaren geheel vol met vooral ruwe berk, wilde lijsterbes en verder met grove den en zomereik (Fig. 5.9). De totale dichtheid van de verjonging bedroeg na zes jaar ca. 5.600 individuen per ha, waarbij in de jaren daaropvolgend zelfdunning optrad. 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.



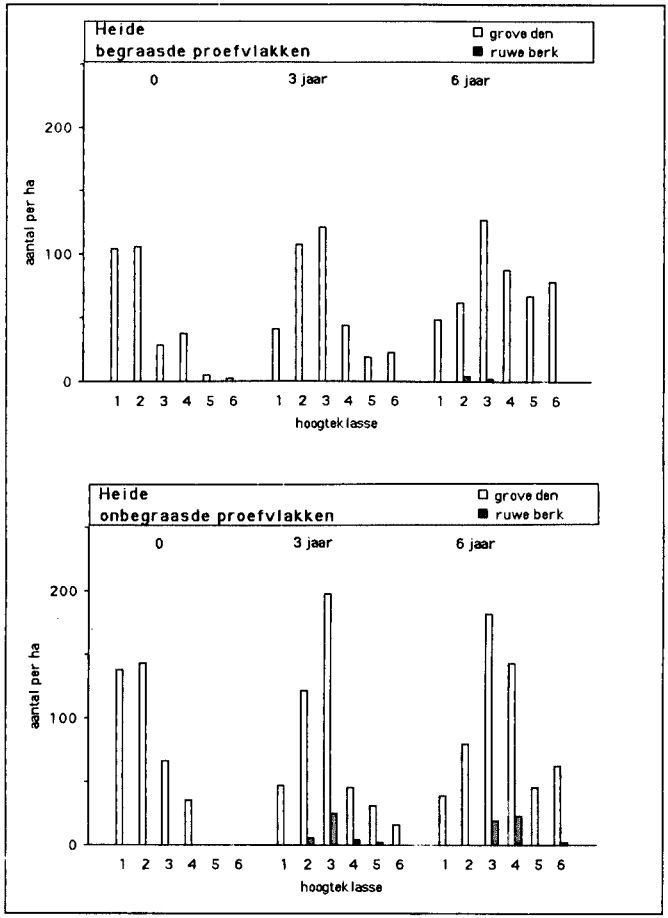
Dezelfde kapvlakte in 1990. Loofboomverjonging komt op gang in de exclosure.



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

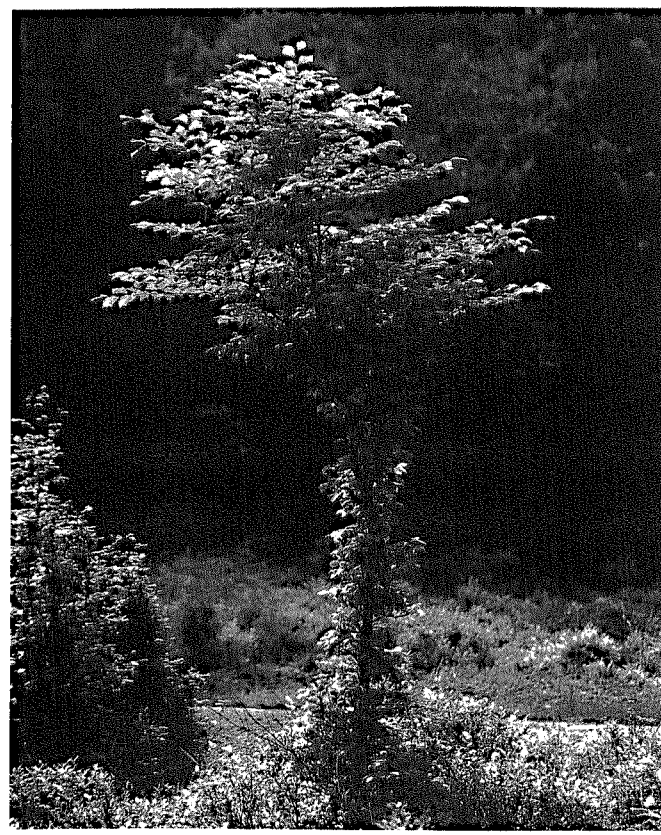
Voor een uitvoerige beschrijving van dit onderzoek wordt verwezen naar Van Hees et al. (1996).



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

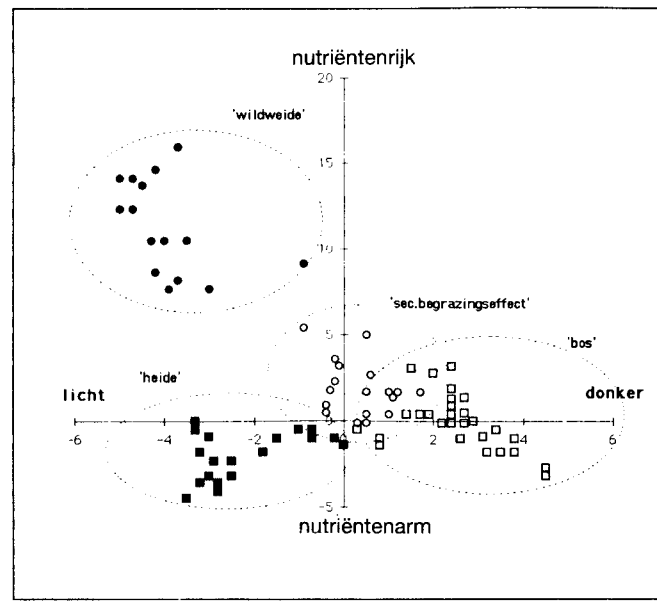
Vegetatieopnamen

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



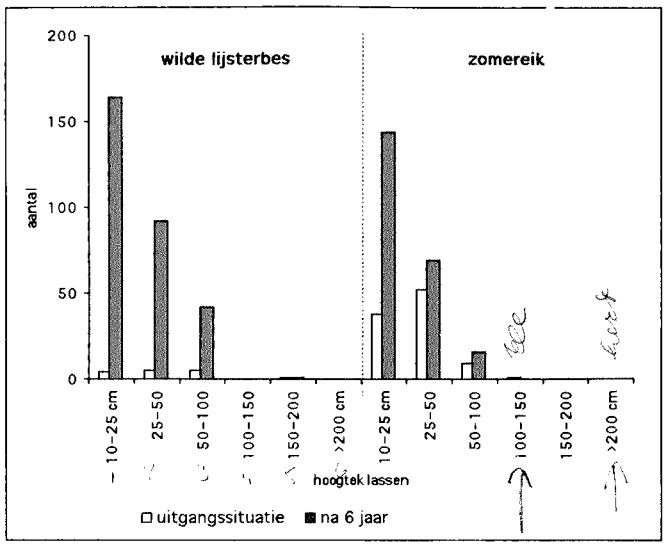
Verjonging krijgt massaal een kans wanneer er een gat in het kronendak ontstaat.

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.