de invloed van grote herbivore zoogdieren op de vegetatiestruktuur

niversiteit Groningen
ek Biologisch Centrum
n 30 — Postbus 14
750 AA HAREN

D 384

D 384

de invloed van grote herbivore zoogdieren op de vegetatiestruktuur

Doktoraalskriptie
Plantenoecologie

Janine van den Bos
Groningen, 1987

Rijksuniversiteit Groningen
Bibliotheek Biologisch Centrum
Kerklaan 30 — Postbus 14
9750 AA HAREN

INHOUD

		Pag.
INLEIDING		3
HOOFDSTUK 1	Interaktie herbivoren-vegetatie	5
1.1	De herbivoor	8
1.2	De vegetatie	11
HOOFDSTUK 2	Relevante faktoren voor de beinvloeding van de vegetatiestruktuur	16
2.1	De selektiviteit van de herbivoren	16
	De mate van begrazing	18
2.3	Het seizoen van begrazing	20
HOOFDSTUK 3	Voorbeelden van begrazingsexperimenten	23
Voorbeeld 1:	New Forest, selektieve begrazing in het verleden	23
Voorbeeld 2:	Gevolgen van selektief grazen nu voor de vegetatie in de toekomst -De teloorgang van de Hemlockspar in Michigan, USA-	25
Voorbeeld 3:	Selektiviteitsverschillen tussen twee diersoorten -Vergelijkend onderzoek naar de graaspatronen van koeien en ponies in New Forest, Groot Brittannie-	28
Voorbeeld 4:	Afrikaanse olifanten - intensieve begrazing	33
Voorbeeld 5:	Betekent bosbegrazing achteruitgang van het bos ?	36
Voorbeeld 6:	Het seizoen	40
HOOFDSTUK 4	Modelvorming	42
SAMENVATTING		47
LITERATUUR		48

DE INVLOED VAN GROTE HERBIVORE ZOOGDIEREN OP DE VEGETATIESTRUKTUUR

INLEIDING

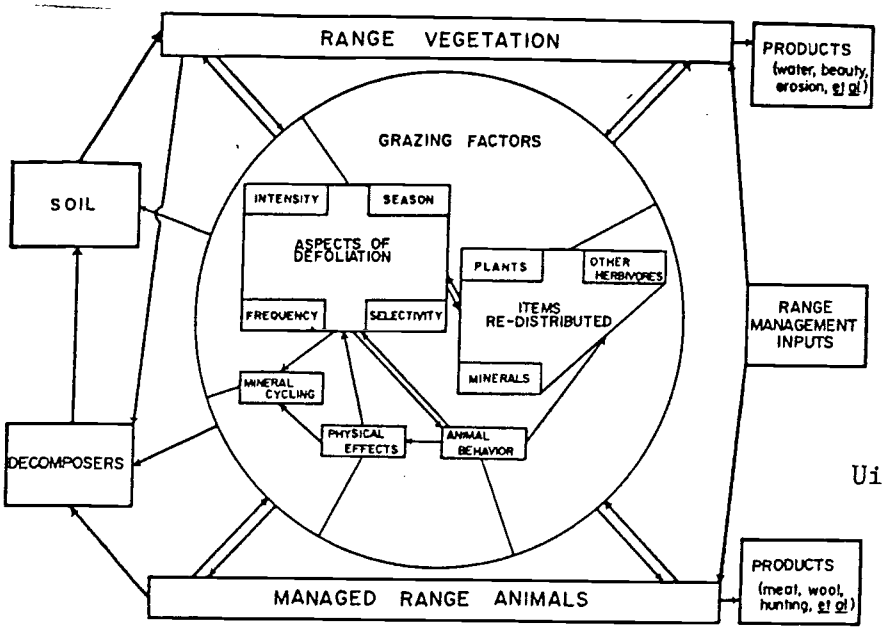
Herbivoren maken al eeuwenlang deel uit van natuurlijke oecosystemen. Door het konsumeren van plantaardig materiaal, het deponeren van mest, uberhaupt hun aanwezigheid, drukken zij een stempel op de vegetatie. Herbivorie is een van de faktoren die het uiteindelijke aanzicht van de vegetatie bepalen.
In het verleden konden zich in een kontinue wisselwerking evenwichtssituaties instellen die alleen door veranderingen in belangrijke milieufaktoren verstoord werden.
Tegenwoordig wordt er door de mens steeds meer gemanipuleerd met de vegetatie om die een gewenste samenstelling en struktuur te geven. Dat manipuleren gebeurt o.a. door het introduceren van gedomesticeerde herbivoren of het afschermen van terreinen voor natuurlijke grazers.
Om de gewenste veranderingen teweeg te brengen is het belangrijk een goede kennis over de interaktieprocessen tussen vegetatie en herbivoren te verzamelen. Vandaar dat heel wat onderzoek gericht is op het verklaren van de veranderingen die bij begrazingsexperimenten gesignaleerd zijn.
De manier waarop de vegetatie beschreven wordt, verschilt echter nogal eens. Een van de mogelijke manieren is het aanduiden van struktuurtypes. Te weten korte gras-en kruidenvegetaties, iets langere gras- en kruidenvegetaties, struweel en bos. Vier types die elkaar in een successiereeks opvolgen, tenminste wanneer de klimatologische omstandigheden het volledig doorlopen van de successiereeks mogelijk maken.
Ook op kleinere schaal zijn vegetatiestruktuurbeschrijvingen mogelijk. In dat geval wordt gesproken van 'mikropatronen'.
In deze skriptie is geprobeerd verklaringen te geven voor de veranderingen in de vegetatiestruktuur die door grote, herkauwende herbivoren veroorzaakt worden.
In het eerste hoofdstuk wordt een globaal overzicht gegeven van de komplexiteit van de interakties tussen herbivoren en vegetatie. In het tweede hoofdstuk is dit toegespitst op drie faktoren die ik als de meest relevante voor de beinvloeding van de vegetatiestruktuur beschouw. In het derde hoofdstuk worden een aantal voorbeelden van begrazingsexperimenten wat uitgebreider behandeld. De voorbeelden zijn gekoppeld aan de drie faktoren uit hoofdstuk 2, maar de overlap tussen de faktoren komt ook aan de orde. In het vierde hoofdstuk wordt een verklarend simulatiemodel (PROCOS, Lotz en Poorter '83) besproken en vergeleken met de verklaringen die bij het literatuuronderzoek naar voren kwamen. De skriptie eindigt met aanbevelingen over wat ik de meest relevante verbeteringen vind om aan het simulatiemodel toe te voegen.

Nog even wat begrippen:
Voor herbivorenkonsumptie worden zowel de termen browsen als grazen gebruikt. Met browsen wordt zeer specifiek de konsumptie van houtige gewassen als struiken en bomen bedoeld. Grazen wordt zowel gebruikt om de konsumptie van grassen en kruiden aan te duiden, als, wanneer meer algemeen de konsumptie van plantaardig materiaal bedoeld wordt.
Met vegetatiestruktuur wordt zowel de vertikale struktuur, de gelaagdheid die in de vegetatie te zien is van korte gras- en kruidenvegetatie tot een bostype, als de horizontale struktuur, het voorkomen van mikropatronen van hoge en lage stukken binnen een terrein, bedoeld.
De herbivoren die in deze skriptie beschreven worden zijn de grotere, herkauwende zoogdieren.

Deze skriptie is tot stand gekomen onder de begeleiding van Jan Bakker, plantenoecologie, en Herbert Prins, dieroecologie,
subfakulteit Biologie,
Rijksuniversiteit Groningen.

Groningen, maart '87.

Herbivoren beinvloeden de vegetatie door het eten van plantaardig materiaal, en door betreding van planten en bodem.
Aan de andere kant beinvloedt ook de vegetatie de aanwezigheid en het gedrag van de herbivoren. De kwantiteit en de kwaliteit van het voedsel zijn van belang, naast de mogelijkheid tot beschutting tegen weersomstandigheden, soortgenoten of roofdieren.
Er bestaat een grote hoeveelheid aan relaties, waarbij in bijna alle gevallen sprake is van wisselwerkingen.
Dit is moeilijk in een schema weer te geven. Een mogelijkheid is het schema van Heady (1975),zie fig.1.1.



Uit: Heady (1975).

Fig. 1.1: Vegetatie beinvloedt herbivoren en herbivoren beinvloeden de vegetatie d.m.v. een aantal onderling verband houdende graasfaktoren.

Dit schema is opgesteld voor een veestapel die voor produktiedoeleinden wordt gehouden, maar is evengoed van toepassing op meer natuurlijke situaties. Het schema bestaat eigenlijk uit twee delen, de binnenste cirkel met de graasfaktoren en daaromheen de overige faktoren die van belang zijn voor de interaktie vegetatie-herbivoren.
Uit de figuur blijkt duidelijk de komplexiteit van het systeem. Voor faktoren als bodem, bodemfauna, gezondheid van de veestapel en samenstelling van de vegetatie zijn de verbanden nog redelijk eenvoudig aan te geven en uit te leggen. Maar de onderlinge relaties van de binnen de cirkel genoemde 'graasfaktoren' zijn veel moeilijker te beschrijven. Met de konstruktie van een cirkel zegt Heady eigenlijk; alles beinvloedt alles en het is onmogelijk alle verbanden te ontwarren.
Toch wil ik een poging wagen de onderdelen eruit te lichten die mijns inziens essentieel zijn voor de beinvloeding van de vegetatiestruktuur. De behandeling is vanuit twee uitgangspunten te starten.

A) De Herbivoor.
Elk dier heeft een bepaalde voedselbehoefte. Het moet voldoende goed verteerbaar materiaal kunnen vinden om te kunnen overleven en nakomelingen groot te kunnen brengen. Zowel de kwantiteit als de kwaliteit van het voedsel zijn daarvoor belangrijk. Dit leidt ertoe dat herbivoren selektief zijn in hun voedselkeuze. Zij zullen proberen een geschikte graasomgeving te vinden en daarbinnen zoveel mogelijk de meest geschikte plantesoorten of zelfs onderdelen van planten konsumeren.
De aanwezigheid van herbivoren brengt naast ontbladeringsverschijnselen door konsumptie ook de produktie van mest, het vertrappen van planten en bodem, het verspreiden van zaden en de beinvloeding van andere diersoorten met zich mee. (Heady 1975,Crawley 1983,v.d.Veen 1985)

Het andere mogelijke uitgangspunt is;
B) De Vegetatie.
Binnen iedere plantengemeenschap is er een kontinue kompetitie tussen de verschillende individuen om nutrienten, licht, water, ruimte. (Crawley 1983). Elke soort heeft karakteristieke kenmerken die bepalend zijn voor de mogelijkheid tot handhaven in een milieu.
Introduktie of wegvallen van begrazing betekent een inbreuk op bestaande evenwichtssituaties. Vele planten hebben mechanismen waardoor begrazingsdruk in mindere of in meerdere mate getolereerd of gekompenseerd wordt. Hierbij valt te denken aan chemische komponenten, maar ook aan fysiologische reakties en morfologische en anatomische kenmerken. Begrazingseffekten verschillen hierdoor per plantesoort. Waar de ene soort veel nadeel ondervindt zal een andere soort kunnen profiteren van de vrijgekomen ruimte.

De wisselwerking tussen herbivoren en vegetatie zal gevolgen hebben voor de vegetatiestruktuur. Hierbij zijn een drietal punten van essentieel belang.
1. De selektiviteit van de herbivoren.
De herbivoren zoeken gericht naar die planten die voor hen de beste voedingswaarde opleveren. Dit betekent dat er binnen een plantengemeenschap soorten zijn die wel, en soorten die niet begraasd worden. Dit heeft heel direkt invloed op de interspecifieke konkurrentie (Crawley 1983), terwijl selektie op verschillen tussen de individuen van een soort de intraspecifieke konkurrentie beinvloedt.
2. De mate van begrazing.
De hoeveelheid en de soort herbivoren bepaalt het gedeelte van de biomassa van een terrein dat gekonsumeerd wordt of door bv. betreding verdwijnt.
Voor wat betreft de vegetatie is de oppervlakte, de kwantiteit en de kwaliteit van het beschikbare materiaal van belang. Hiervoor wordt de term 'carrying capacity' of 'draagkracht' gebruikt.
3. Het seizoen van begrazing.
De voedselbehoefte van de herbivoor is niet konstant gedurende het jaar. Bijvoorbeeld het voortbrengen van nakomelingen of het overleven in een strenge winter vereist veel energie en dus voedsel. (Staines/ /Crisp/Parish 1982)
Voor planten is de seizoensinvloed nog uitgesprokener. In bijna alle klimaatgebieden is er sprake van een seizoen met een hoge produktie en reproduktie, naast een rustseizoen waarin de klimatologische omstandigheden ongunstig zijn voor groei. De biomassa op een terrein is hierdoor variabel, en zo zullen ook de effekten van begrazing in de loop van een jaar varieren.

In fig. 1.2 is dit interaktieschema voor de vegetatiestruktuur weergegeven.

Fig. 1.2.

HERBIVOREN	VEGETATIE
* voedselbehoefte * defaecatie * fysische effekten (betreding)	(* onderlinge kompetitie) * resistentiemechanismen tegen ontbladerings-effekten * kwaliteitsverschillen binnen een plant (jonge-oude delen)

wisselwerking

↓

effekten op de vegetatiestruktuur afhankelijk van:

a) de selektiviteit van de herbivoren	
voedselbehoefte ?	voedselaanbod ?
b) de mate van begrazing	
aantal, welke ?	draagkracht ?
c) het seizoen	
voedselbehoefte ?	kwaliteit ?

Par.1.1. DE HERBIVOOR

* voedselbehoefte
* defaecatie
* fysische effekten (betreding)

1.1.1. Voedselbehoefte.

Alle herbivoren eten plantaardig materiaal, maar niet alle herbivoren eten dezelfde planten. Er is sprake van duidelijke voorkeuren en antipathieen. Zo bestaat het menu van de Amerikaanse Bison voor tenminste 91% uit monocotylen, terwijl de ongeveer even grote Eland vrijwel uitsluitend bladeren twijgen, bast en waterplanten eet (v.d.Veen en v.Wieren 1980). Deze voedselvoorkeuren zijn grotendeels terug te voeren op de anatomie van het spijsverteringsstelsel. Grofweg kun je de verschillende grote, herkauwende herbivoren in drie types verdelen. (v.d.Veen en v.Wieren 1980)

A) De grazer

De grazer is een celwandverteringsspecialist (v.d.Veen 1985). Het verteringssysteem bestaat ondermeer uit een grote pens waarin het voedsel lange tijd aanwezig blijft. De pensbakterien hebben zodoende ruim de tijd om de moeilijk verteerbare celwanden af te breken, waarna de noodzakelijke nutrienten via maag en darmen in het bloed van de herbivoor opgenomen kunnen worden. Kwalitatief hoogwaardig voedsel voor deze groep, waartoe onder anderen het rund, het schaap en de Amerikaanse Bison behoren, heeft een vrij hoog celwandgehalte, mits het aandeel onverteerbare lignine rijke vezels niet te hoog is. Veel monocotylen behoren tot het geschikte voedselpakket.(v.d.Veen en v.Wieren 1980)

B) De browser

In tegenstelling tot de grazers hebben browsers een relatief kleine pens. Hun voedselstrategie berust op het konsumeren van voedsel met een hoog aandeel celinhoud ten opzichte van de slecht-verteerbare celwandkomponenten. Op de penswand bevinden zich lange papillen, hierdoor ontstaat een groot absorberend oppervlak. De niet-verteerbare delen worden in hoog tempo 'doorgespoeld'. (v.d.Veen en v.Wieren 1980). Soorten als dikdik, eland, ree en giraffe hebben een voorkeur voor kruiden, knoppen en bladeren, terwijl ook echt houtig materiaal als twijgen en bast deel van hun menu uitmaken.

C) De intermediate feeder

Deze groep neemt een tussenpositie in tussen de grazer en de browser. Intermediate feeders kunnen hun menu aanpassen aan wat er beschikbaar is, doordat de slijmhuid van de penswand variabel is. Indien er voldoende snel verteerbaar voedsel aanwezig is (eiwitrijk en celwandarm) heeft dat de voorkeur en het absorberend oppervlak van de penswand is dan groot. Wordt echter de konkurrentie met andere herbivoren (browsers in dit geval) te groot of gaat de kwaliteit van het voedsel achteruit, dan verandert de slijmhuidstruktuur. De papillen worden kleiner en het voedsel blijft langer in het spijsverterings-systeem aanwezig. Nu kan de intermediate feeder ook monocotylen met vrij hoge celwandgehaltes in zijn menu opnemen. O.a. het rendier, het edelhert, het damhert, de impala en de wisent bezitten een dergelijke aan te passen slijmhuidstruktuur.

Tussen de drie types bestaan verschillende overgangsvormen, waardoor voor elke soort herbivoor een eigen optimaal dieet is op te stellen. In natuurlijke situaties zal ieder dier proberen voedsel te vinden dat zo dicht mogelijk dat optimale dieet benadert (Crawley 1983, Rosen 1982). Hoe hoger de kwaliteit, hoe lager de kwantiteit kan zijn. Dit verklaart voor een deel het selektieve eetgedrag van de herbivoren (zie ook par. 2.1). In par. 1.2. zullen verder een aantal mechanismen waarover de plant beschikt en die de voedselkeuze kunnen beinvloeden genoemd worden.

HERBIVOREN

* voedselbehoefte
* defaecatie
* fysische effekten (betreding)

1.1.2. Defaecatie

Een groot deel van het gekonsumeerde voedsel wordt in de vorm van mest en urine op een later tijdstip weer aan de vegetatie toegevoegd. Watkin en Clements(1978) geven aan dat een volwassen koe per dag ongeveer 18 kg mest produceert en gemiddeld 1600 ml urine over de vegetatie verspreidt. Deze defaecatie betekent een snelle recycling van mineralen, o.a. stikstof, kalium, magnesium, fosfor en calcium worden met het voedsel opgenomen, maar in veel hogere koncentraties dan het dier nodig heeft. Met mest en urine wordt een groot gedeelte weer uitgescheiden en komt opnieuw beschikbaar voor bodemfauna en vegetatie (Watkin en Clements 1978, Heady 1975) De elementen worden echter niet gelijkmatig over het bodemoppervlak verdeeld. Waar een mesthoop gedeponeerd wordt komt plaatselijk een zeer hoge mineralenkoncentratie terecht, maar er zijn ook plekken waar totaal geen mineralen terugkeren. Een mozaiek van rijke en arme plekken wordt gekreeerd (Holmes 1980). Dit vindt z'n weerslag in de vegetatie.
Bemesting, vooral wanneer dat stikstofrijk is werkt groeistimulerend mits de mineralenkoncentratie niet te hoog is (Holmes 1980). Direkt onder en rondom een mestplak is er al gauw sprake van een te hoge koncentratie, de vegetatie schroeit weg, pas na enige tijd kan op zo'n plek hergroei optreden (Heady 1975). Urine wordt over een groter oppervlak verspreid en zal daardoor eerder groeistimulerend kunnen werken (Holmes 1980). Het verschil in samenstelling tussen mest en urine is vaak in de vegetatie terug te zien. Als in een grasland waar geen kunstmest wordt gedeponeerd, klaver domineert, wijst dat op mestdepositie, terwijl urine eerder dominantie van grassen veroorzaakt (Duffey /Morris et al 1974).
Aangezien de meeste dieren het grazen in de direkte omgeving van hun eigen mest vermijden zijn mesthopen ook na lange tijd nog in de vegetatie te herkennen. De planten worden daar langer en ouder (Duffey/Morris et al 1974). Bij paarden en ponies is dit heel extreem. Deze diersoorten houden er zogenaamde latrines op na. Een deel van het terrein wordt alleen voor mestdepositie gebruikt en bij het grazen volledig vermeden (Putman et al 1983, Putman 1985). In de latrinezones kan de vegetatie daardoor vrij hoog worden, terwijl daarnaast zich volkomen kaalgevreten oppervlaktes bevinden, o.a. in New Forest (Putman et al 1983) is dit verschil gesignaleerd.
Behalve mineralen worden met mest ook zaden over grote gebieden verspreid. Laboratoriumexperimenten met koeieplakken toonden aan dat zich in een koeieplak gemiddeld 86 kiemkrachtige zaden bevinden . Voor herten met kleinere mestdeposities werden zo'n 10 zaden per depositie gevonden (Welch 1985). In de natuur komen niet zoveel zaden ook inderdaad tot ontkieming maar het zaadkapitaal van verschillende planten wordt wel verspreid en onder gunstige omstandigheden is vestiging van nieuwe soorten mogelijk (Belsky 1986). Herbivoren die hun mest willekeurig over het gebied verspreiden oefenen door de zaadverspreiding een homogeniserende invloed op de vegetatie uit. In ieder geval de meest gegeten soorten zullen na enige tijd in het gehele graasgebied terug te vinden zijn (Welch 1985).

HERBIVOREN

- voedselbehoefte
- defaecatie
- fysische effekten (betreding)

1.1.3. Betreding, fysische effekten.

Dat voedselkonsumptie en mestdepositie van invloed op de vegetatie zijn is vrij voor de hand liggend. Maar ook door niet-etende herbivoren kan de vegetatie sterk veranderen.
De aanwezigheid van dieren betekent een konstante druk op het milieu. Er wordt rondgelopen, geslapen en tegen bomen aangeleund. Hoeven schrapen over de bodem, hoorns worden afgeveegd, takken breken af en dicht aan het oppervlak gelegen wortels worden vertrapt. Het lijken details maar op de lange duur kunnen de gevolgen groot zijn (Heady 1975, Watkin en Clements 1978).
De vertrapte planten zijn in hun groei geremd en hebben een herstelperiode nodig gedurende welke hun konkurrentiepositie t.o.v. andere planten verminderd is.
Het vertrappen van bladeren is vergelijkbaar met ontbladering. Door het vertrappen van wortels komt de nutrientenvoorziening in gevaar. Bomen ondervinden vooral indirekte schade. Als wortels of bast beschadigd zijn, is het infektierisiko groter geworden. Betreding kan in dat geval indirekt de oorzaak van eventuele sterfte zijn (Weber 1986,v.d.Veen 1985).
Minstens even belangrijk als de direkte effekten op de vegetatie zijn de indirekte effekten via de bodem. Door het gewicht van rondlopende en liggende dieren worden bodemdeeltjes geleidelijk samengeperst, de bodem wordt meer kompakt van struktuur. Hierdoor veranderen de milieuomstandigheden waar de vegetatie mee te maken heeft. Hoe kompakter de bodem, hoe geringer de aeratie. Water kan slechter infiltreren, de vochtbeschikbaarheid in de bodem vermindert, de warmtegeleiding verandert en wortelpenetratie wordt moeilijker. (Watkin en Clements 1978, Heady 1975,Oosterveld 1975).
Op plaatsen waar veel gelopen wordt zijn de effekten het duidelijkst zichtbaar. Men spreekt dan van 'trails' of looppaden. In bossen, op weilanden, overal waar herbivoren voorkomen zijn na enige tijd dergelijke looppaden te onderscheiden. Bv. de kortste weg van het waterreservoir naar het zoutblok voor een gedomesticeerde schaapskudde (Rosen 1982) of de stroken langs geplaatste afrasteringen in een weiland. De vegetatie op de looppaden verschilt beduidend van die van de omgeving (Dale en Weaver 1974). In de meeste gevallen groeien er minder planten, en dan alleen die soorten die regelmatige betreding tolereren. Dale en Weaver konstateerden dat er zelfs sprake is van een ander mikroklimaat, o.a. beschaduwing en windinvloeden kunnen sterk afwijken van de situatie in de direkte omgeving van de trails.
Hoe snel bodemverdichting optreedt houdt verband met het bodemtype (Rosen 1982,Holmes 1980) en de aantallen van verschillende diersoorten (v.d.Veen 1985). Over het algemeen zullen vochtige bodems eerder worden samengeperst dan droge (Holmes 1980). Bij droge bodems is het risiko groter dat de samenhang tussen bodemdeeltjes juist verbroken wordt, in dat geval worden erosieprocessen versneld (Heady 1975). Bij erg natte bodems zal gemakkelijk een vertrapping van de bovenste bodemlagen op kunnen treden (v.d.Veen 1985) waardoor onderliggende lagen aan de oppervlakte komen.
Dat het aantal dieren van belang is voor de fysische effekten ligt voor de hand. Het is echter niet mogelijk de invloed op de bodem in gewicht per oppervlakteeenheid uit te drukken, aangezien er vrij grote verschillen zijn tussen de verschillende diersoorten.

Grote herbivoren zoals wisenten, runderen en olifanten zijn zo zwaar dat ze bij iedere voetstap de bodemdeeltjes eenvoudig samen kunnen persen. Schapen of geiten kunnen per individu veel minder druk uitoefenen en hun invloed is pas na veel langere tijd zichtbaar (v.d.Veen 1985).
Er zijn wel uitzonderingen op deze regel. Bv. de schade aan moskussens op rotsige ondergrond wordt vooral veroorzaakt door kleine herbivoren die met hun scherpe hoeven het mos totaal vertrappen. De grotere hoeven van de zwaardere herbivoren persen een moskussen slechts samen maar vernielen het niet (Rosen 1982). De exakte betredingsschade voor de vegetatie is zodoende moeilijk te voorspellen.
Er is trouwens niet alleen sprake van schade. De loopgedragingen van herbivoren kunnen variatie in de milieuomstandigheden aanbrengen. Looppaden, erosieplekken, of bij een omgevallen boom, er ontstaan allerlei kleine groeimilieus naast elkaar waarin zich nieuwe soorten kunnen vestigen (Belsky 1986) of waar zich nieuwe evenwichten in kunnen stellen (Pimm 1984). Soms is zelfs een heel graasterrein te verbeteren door er herbivoren te laten rondlopen. Op een bodem die bedekt is met mos, algen of strooisel is vrij weinig plantengroei mogelijk. Betreding doorbreekt deze bodemoverwoekering (Ter Heerdt/Schutter en Bakker 1986) en verbetert daarmee de omstandigheden voor vegetatiegroei.
Een combinatie van al de genoemde effekten bepaalt hoe de vegetatie er uiteindelijk uit komt te zien.

VEGETATIE

(• onderlinge kompetitie)
• resistentiemechanismen tegen ontbladerings-effekten
• kwaliteitsverschillen binnen een plant (jonge-oude delen)

Par. 1.2. DE VEGETATIE

1.2.1. Resistentiemechanismen tegen begrazingseffekten.

Met 'de vegetatie' wordt bedoeld de totale biomassa van planteindividuen op een nader aan te duiden oppervlak, in een rangschikking die de planten voornamelijk uit zichzelf hebben ingenomen. (naar Werger1979) Die rangschikking ontstaat in relatie met het milieu waarin de planten zich bevinden, de nutrientenvoorziening in de bodem, de beschikbaarheid van vocht, al of niet beschaduwing, de ruimte die de individulele plant in kan nemen, de temperatuur, enz.
Elke soort heeft eigen karakteristieke aanpassingen en een eigen groeistrategie waardoor de overlevingskansen in bepaalde milieus gewaarborgd worden. Tussen de planten onderling in zo'n milieu is er een konstante kompetitie om de reeds genoemde faktoren als nutrienten, licht, water en ruimte, wat uiteindelijk resulteert in een (tijdelijke) evenwichtssituatie (Crawley 1983).
Begrazing is te beschouwen als een van de milieufaktoren die de konkurrentiepositie van de planten beinvloedt. Het wegeten van plantedelen reduceert het fotosynthetiserend oppervlak van een individu en betekent in het algemeen een achteruitgang van de kompetitiekracht (Crawley 1983).
Veel planten hebben echter morfologische of fysiologische aanpassingen die dit begrazingseffekt verkleinen of voorkomen (Watkin/Clements 1978). Hierdoor is de beschikbaarheid van de vegetatie voor herbivoren niet gelijk te stellen aan de biomassa (Crawley 1983).

Deze aanpassingen of resistentiemechanismen zijn te verdelen in drie kategorieen.
1 - Voorkomen van begrazing
2 - Reageren op begrazing
3 - Tolereren van begrazing

Van alle drie de kategorien wat voorbeelden:

Ad 1. De veiligste manier om ontbladeringseffekten te voorkomen is; 'ervoor zorgen dat je niet gegeten wordt'.
Mogelijke aanpassingen om herbivorie te weren zijn:
* Chemische komponenten in de plant opnemen die de smakelijkheid verlagen of toxisch zijn (Crawley 1983, Heady 1975, Hilligers 1984).
* Morfologische aanpassingen als stekels, doornen of brandnaalden (Hilligers 1984).
* Een hoog gehalte aan lignineríjke celwanden (Crawley 1983, Heady 1975, Hilligers 1984). Bij de voedselbehoefte van de herbivoren (Par. 1.1.1.) bleek reeds dat de mogelijkheid tot verteren de kwaliteit van een plant bepaalt. Voedsel met celwanden die rijk zijn aan onverteerbare vezels, is voor zowel browser, grazer als intermediate feeder van slechte kwaliteit en zal zoveel mogelijk gemeden worden.
* De groeivorm van de gehele plant (Hilligers 1984). Erg kleine planten en rozetplanten zijn vaak zo moeilijk te bereiken dat de hoeveelheid energie nodig voor zoeken en konsumeren groter is dan de voedingswaarde voor de herbivoor.

Ad 2. Voor planten die wel begraasd worden is de overleving en konkurrentiepositie afhankelijk van de ernst van de schade. In sommige planten die wel gegeten worden, kunnen direkt na ontbladering verschillende reakties optreden die verdere konsumptie verhinderen.
* Een mogelijkheid is de vorming van 'secundaire chemische komponenten (Mc Naughton 1979). Na begrazing worden nieuwe bladeren gevormd waarin het gehalte aan onverteerbare giftige of onsmakelijke stoffen hoger is dan in de rest van de plant. Dit verlaagt de voedselkwaliteit van de plant.
* Een tweede mogelijke reaktie is redistributie van de fotosyntheseprodukten (Crawley 1983, Helle/Aspi 1983). In de meeste gevallen zal tijdelijke opslag in de ondergrondse delen (bv. wortelstokken (Helle/Aspi 1983) plaatsvinden. Na enige tijd worden daaruit nieuwe spruiten gevormd. Dit mechanisme is het meest effektief wanneer de herbivorendruk slechts tijdelijk is. De plant stelt in dat geval de groeicyclus uit tot de herbivoren verdwenen zijn (Crawley 1983).

Ad 3. Tot slot zijn er plantesoorten die ontbladering tolereren. Ze worden wel gegeten maar kunnen een relatief goede konkurrentiepositie binnen het geheel van de vegetatie handhaven. Deze 'strategie' is vooral bij monocotylen zeer efficient.
* Het groeimeristeem van monocotylen bevindt zich aan de bladbasis. Dit betekent dat het weefsel dat het eerste gegeten wordt, de bladtoppen, het oudste weefsel is. Door begrazing wordt dat oudere weefsel verwijderd terwijl van onderaf de groei ongestoord door kan gaan (Mc Naughton 1979, Owen 1980). Er is zelfs sprake van een geringere beschaduwing van de groeiende delen wat de groeisnelheid kan verhogen (Crawley 1983).
  Owen (1980) en Owen en Wiegert (1976) spekuleren aan de hand hiervan over coevolutie tussen grazers en grassen, maar daar zijn nog vele argumenten tegen in te brengen (Stenseth 1978).

Dicotylen hebben een diffuus groeimeristeem zodat begrazing in alle gevallen de groei vertraagt, vooral wanneer ook de apicale groeiknoppen worden gekonsumeerd.

* Verwijdering van zo'n groeiknop heeft echter een verschuiving in de hormonenbalans tot gevolg (Mc Naughton 1979). Secundaire groeiknoppen worden gestimuleerd waardoor al snel hergroei op kan treden. De vorm van de begraasde plant wordt gedrongen, met veel zijtakken (Owen 1980) maar de plant kan nog wel een hoge biomassa bereiken.
* Wanneer een bloeistengel wordt gegeten, wordt de generatieve voortplanting beperkt. De konsekwenties daarvan zullen in een volgend seizoen zichtbaar zijn (Heady 1975). Maar, als bloei en/of zaadzetting door de herbivoren worden voorkomen, kunnen de voedingsstoffen van de plant voor vegetatieve vermeerdering gebruikt worden (Crawley 1983), terwijl bovendien de levensduur van de individuele plant in dat geval verlengd wordt (Crawley 1983, v.d.Veen 1985).

Behalve deze mechanismen die besloten liggen in de genetische kode van de planten (Mc Naughton 1979) is het natuurlijk ook mogelijk dat een plant toevallig aan begrazing ontsnapt. Een duidelijk voorbeeld hiervan is een plant met hoge voedselkwaliteit die zich bevindt in een groep planten met een resistentiemechanisme. Vooral in gevarieerd samengestelde vegetaties kan op deze manier regelmatig een smakelijke soort toch aan begrazing ontkomen.
Dat bovengenoemde mechanismen inderdaad werken blijkt ondermeer uit 'exclosure-onderzoek'. Experimenten waarbij delen van een begraasd terrein worden afgezet om herbivoren te weren (Ross/Bray/Marshall 1970, Watt 1962). Dergelijk onderzoek toont een verandering in vegetatiesamenstelling aan. Watt spreekt daarbij over een toename van 'smakelijke' soorten binnen de exclosure. Dit betekent dat onder begrazingsdruk de vegetatie wordt gedomineerd door minder smakelijke soorten die bij het wegvallen van de graasdruk toch minder sterke konkurrenten blijken te zijn.
Watt geeft echter zelf ook direkt een aantal uitzonderingen aan. Faktoren als de vegetatiesamenstelling op het moment van instellen van de exclosure, het aantal herbivoren en het soort herbivoor zullen ongetwijfeld medebepalend zijn voor de uiteindelijke konkurrentie-verhoudingen. Alle genoemde mechanismen hebben te maken met interferentie in de onderlinge konkurrentieverhoudingen. De aanpassingen dienen er voor te zorgen dat bij begrazing de relatieve fitness van de individuele planten zo min mogelijk achteruit gaat (Mc Naughton 1979).
Voorspellingen over hoe de vegetatie er uiteindelijk uit gaat zien zijn echter zeer moeilijk te doen. Behalve de vele aanpassingen aan ontbladering moet ook rekening worden gehouden met o.a. nutrientenvoorziening (inclusief defaecatie), betreding, licht en water. Enkele pogingen om toch voorspellingen te doen leiden tot het indelen van groepen die meer of minder resistent zijn tegen begrazing. Op grond van hun aanwezigheid wordt dan een verwachting uitgesproken. Voor de groepen worden bestaande indelingen zoals die van Grime (1979)(levensstrategien, Competitors, Stress-tolerators en Ruderals) die van Raunkiaer (1934) (levensvormen) of die van Mac Arthur en Wilson (1967)(Reproduktiestrategien, r en K) gebruikt.
Enkele konklusies van dergelijk onderzoek zijn:

Stenseth 1978: r-strategisten worden meer gegeten dan K-strategisten maar ondervinden minder fitness-verlies. Hierdoor wordt het begin van een successiereeks gedomineerd door een grazer-voedselketen terwijl in latere stadia (wanneer meer pionierplanten door climaxplanten vervangen zijn) de detritus-voedselketen steeds belangrijker wordt. Oftewel: Bij sterke begrazing wordt de successie vertraagd doordat de K-strategisten het meeste nadeel ondervinden.

Hilligers 1984: Door begrazing neemt de bedekking van Competitors af (soorten met een sterk vertakt wortelstelsel en snel uitgroeiende bladeren). Ruderals (soorten met een korte levensduur, snelle groei en een hoge zaadproduktie) en Stress-tolerators (soorten met een lange levensduur, aangepast aan chronisch onproduktieve omstandigheden en een betrekkelijk langzame groei) nemen procentueel toe.

Hilligers 1984: Qua levensvorm zijn een aantal resistente groepen aan te geven waarvan te verwachten is dat ze zich uitbreiden in aantal en areaal wanneer herbivoren geintroduceerd worden. Fig 1.3 is het schema dat Hilligers opgesteld heeft naar aanleiding van een onderzoek met Mergellandschapen op de Bemelerberg.
Een dergelijk schema is goed te gebruiken voor een specifiek onderzoek, in andere situaties, met andere diersoorten, zal een nieuw schema opgesteld moeten worden.

Fig.1.3: SCHAARPRESISTENTE SOORTEN IN ZUID-LIMBURG.

De verticale kolommen geven soorten hogere planten aan die aan een bepaalde resistentievorm beantwoorden (of kunnen beantwoorden). De horizontale kolommen geven "typerende" soorten aan (zijn meest ken- of differentiërende soorten) voor vijf syntaxa (op klassenniveau), die in door Mergellandschapen beweide graslanden voorkomen. De gegevens uit deze tabel zijn gebaseerd op de ervaringen van het Bemelerberg-onderzoek.

* = zich uitbreidend in aantal en areaal sinds de introductie van Mergellandschapen op de Bemelerberg (Hilleqers, 1983). De nomenclatuur volgt Heukels-van Ooststroom 1982. Een nadere uitwerking van deze tabel is in voorbereiding.

KATEGORIE I Resistentie door onbereikbaarheid van de levensvorm.	A. "NIETIG" ephemere annuellen	B. "ONBEREIKBAAR" roset hemicryptofyten	Kruipende hemicryptofyten	polvormende hemicryptofyten
THERO-AIRION	Aira caryophyllea *	Bellis perennis *	Hieracium pilosella *	Festuca ovina *
VIOLION CANINAE	Euphrasia stricta *	Hieracium murorum *	Veronica officinalis *	Nardus stricta *
MESOBROMION	Erophila verna *	Plantago media *	Potentilla tabernaemontani *	Koeleria albescens *
ARRHEN./TRIF.	Stellaria media *	Plantago lanceolata *	Prunella vulgaris *	Dactylis glomerata ?
ONOPORDION	Poa annua *	Plantago major *	Potentilla anserina *	Festuca gigantea *

KATEGORIE II Resistentie door weerbaarheid (prikkend-plakkend) narig	1. STEKEL disteltype	2. DOORN roostype	3. BRAND/KLEVEN HAREN brandnettltype	4. VILTIG toortstype	5. HARIG slangenkruidtype	6 RUWHARIG ruwbladigtype
THERO-AIRION	Carlina vulgaris *	Rosa canina	Saxifraga tridactylites *	Filago minima ?	Hypochaeris radicata	Myosotis stricta *
VIOLION CANINAE	Eryngium campestre *	Prunus spinosa	Saxifraga granulata	Antennaria dioica ?	Leontodon hispidus	Myosotis ramosissima *
MESOBROMION	Cirsium acaule	Berberis vulgaris	Ononis repens *	Verbascum lychnitis	Arabis hirsuta	Lithospermum officinale *
ARRHEN./TRIF.	Carduus crispus *	Rosa rubiginosa	Urtica dioica	Verbascum nigrum *	Echium vulgare *	Myosotis sylvatica *
ONOPORDION	Onopordon acanthium *	Crataegus monogyna	Urtica urens *	Verbascum thapsus *	Mentha suaveolens *	Cynoglossum *

KATEGORIE III Resistentie door ongenietbaarheid. (vies of taai)	1. SCHERT SMAKEND - giftig! muurpeperetype	2. STERK RUIKEND = stinkend stinkende bollete type	3. TAAIE, HOUTIGE STENGELS struikheidetype	4. TAAIE, VEZELIGE STENGELS ijzerhardtype	5. TAAI BLAD Si-houdend? zegge-type
THERO-AIRION	Sedum acre *	Thymus pulegioides *	Genista pilosa *	Sarothamnus scoparius *	Carex caryophyllea *
VIOLION CANINAE	Centaurium erythraea *	Stachys officinalis	Calluna vulgaris *	Polygala vulgaris *	Carex pilulifera *
MESOBROMION	Colchicum autumnale	Satureja vulgaris *	Helianthemum nummularium	Centaurea pratensis	Carex flacca *
ARRHEN./TRIF.	Ranunculus acris	Origanum vulgare		Ononis spinosa *	Carex spicata *
ONOPORDION	Arum maculatum	Ballota nigra *		Verbena officinalis *	Carex hirta *

Uit: Hilligers (1984).

VEGETATIE

(* onderlinge kompetitie)
* resistentiemechanismen tegen ontbladerings-effekten
* kwaliteitsverschillen binnen een plant (jonge-oude delen)

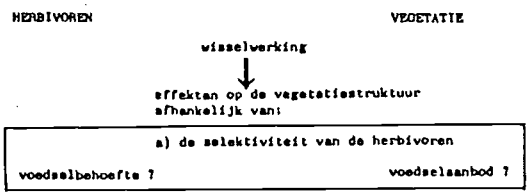
1.2.2 Kwaliteitsverschillen binnen een plant

Bij de bovenstaande behandeling van mechanismen die de effekten van begrazing verkleinen is er voor de eenvoud van uitgegaan dat alle planteonderdelen dezelfde voedselkwaliteit hebben, en dat het voor de mogelijkheden tot herstel na ontbladering niet uitmaakt of een jong blad of een oud blad, een knop of een vrucht wordt gegeten. Dat is een te eenvoudige voorstelling van zaken. Planten zijn juist vrij gevarieerd van samenstelling. Volgroeide en groeiende delen bevinden zich vlak naast elkaar. Volgroeide bladeren en takken veranderen nauwelijks meer, maar in de jongere delen voltrekken zich fysiologische processen die de voedselkwaliteit beinvloeden.(Kuiper/Quispel 1983) De meeste jonge spruiten en jonge loten bevatten een relatief hoog eiwitgehalte en weinig onverteerbare vezels in de celwand (Bakker/de Leeuw/v.Wieren 1984,Rosen 1982). Voor de groei benodigde bouwstoffen worden naar deze groeipunten getransporteerd. Het wegeten van jonge delen betekent het wegnemen van zo'n groeipunt met de daar aanwezige nutrienten en bouwstoffen. De schade is in dat geval groter dan wanneer een volledig volgroeid blad wordt weggenomen, waarin geen fysiologische aktiviteit plaatsvindt (Heady 1975). Het tolerantiemechanisme van de monocotylen (par 1.2.1.) berust op dit verschil. Selektie op jonge delen wordt voorkomen doordat het groeimeristeem zich aan de bladbasis bevindt, de jongste delen zijn het slechtst bereikbaar.
Kiemplanten bestaan nog volledig uit groeiend materiaal en bezitten daardoor in hun geheel een hoge voedselkwaliteit voor de herbivoor. Herstel na begrazing is vrijwel onmogelijk (Frelich/Lorimer 1985).
De hoge voedselkwaliteit van het jonge plantaardige materiaal beinvloedt de voedselkeuze van de herbivoren. De gevolgen voor de vegetatie zullen in het volgende hoofdstuk bij de paragraaf over selektiviteit aan de orde komen.

HOOFDSTUK 2 RELEVANTE FAKTOREN VOOR DE BEINVLOEDING VAN DE VEGETATIESTRUKTUUR

In het eerste hoofdstuk zijn eigenschappen van herbivoren en vegetatie beschreven die te maken hebben met de wisselwerking tussen beide, de wederzijdse beinvloeding.
In dit hoofdstuk zal worden beschreven welke faktoren in deze wisselwerking het belangrijkst zijn voor de struktuur van de begraasde oppervlakten. Zoals ook al in de inleiding is aangekondigd, wordt met de struktuur in eerste instantie de gelaagdheid in de vegetatie bedoeld, dus de vertikale struktuur waarin de klassen korte kruiden en grassen, iets langere kruiden en grassen, struweel en bos zijn te onderscheiden. Daarnaast wordt ook naar de horizontale struktuur gekeken, oftewel naar het voorkomen van mikropatronen met kort begraasde stukken naast hoger opgewassen vegetatie. De drie relevant geachte faktoren die behandeld zullen worden zijn:

1. De selektiviteit van de herbivoren
2. De mate van begrazing
3. Het seizoen van begrazing



Par. 2.1. De selektiviteit van de herbivoren.

De selektiviteit van herbivoren berust op de wisselwerking tussen de voedselbehoefte van de herbivoor en de beschikbaarheid van plantesoorten met een hoge voedselkwaliteit (Crawley 1983).
De dieren dienen voldoende goed-verteerbaar voedsel te konsumeren om in hun nutrienten- en energiebehoefte te kunnen voorzien. En, aangezien er tussen verschillende plantesoorten grote verschillen bestaan in verteerbaarheid, smakelijkheid en bereikbaarheid zal elke herbivoor binnen een gevarieerd samengestelde vegetatie bij voorkeur die soorten konsumeren die het beste overeenkomen met de eigen kwaliteitseisen.
Voor de gehele vegetatie betekent ontbladering en vertrapping een ingreep in de konkurrentieverhoudingen, waarbij door de selektiviteit niet alle soorten even sterk beschadigd worden. De samenstelling kan zodoende in een bepaalde richting veranderen. Zogenaamde 'herbivoorresistente' soorten zullen procentueel toenemen ten koste van soorten die veel graasschade ondervinden.
In het schema van Hilligers (1984) fig 1.3 is met een sterretje aanaangegeven van welke soorten na begrazing het bedekkingspercentage toenam. Dat gebeurde voor bijna 70% van de als 'schaapresistent' aangemerkte soorten in dat onderzoek.
Ook in exclosure-onderzoek zijn al na vrij korte periodes grote verschillen tussen begraasde en niet-begraasde vegetaties waar te nemen, waarbij de 'smakelijke' soorten wel in de exclosure maar niet erbuiten zijn te vinden.(Watt 62).

Het is afhankelijk van de samenstelling van de vegetatie op het moment van herbivorenintroduktie hoe snel dergelijke wijzigingen plaatsvinden en of de veranderingen zeer ingrijpend zijn of nauwelijks waarneembaar. Hoe groter de kwaliteitsverschillen tussen de verschillende soorten, hoe selektiever de herbivoor te werk zal gaan (mits het kwantitatieve aanbod hoog genoeg is voor de aanwezige herbivoren) (Rosen 1982,Crawley 1983).
De selektiviteit van de herbivoren heeft gevolgen voor de diversiteit van de vegetatie. Wanneer voornamelijk de meest dominante soorten gegeten worden zullen er nieuwe dominantieverhoudingen in de vegetatie ontstaan, hierdoor zal de soortsdiversiteit meestal toenemen. Voorkeur voor meerdere soorten met uitzondering van de meest dominante zal echter de konkurrentiepositie van die dominante soort verstevigen en de diversiteit neemt af (Helle/Aspi 1983, Crawley 1983).

In hoeverre heeft dit alles met de struktuur van de vegetatie te maken? Aangezien elke plantesoort een eigen typische, groeivorm heeft zal deze verandering in soortssamenstelling automatisch zich voor een deel 'vertalen' in struktuurverandering.
Bovendien kan de selektieve begrazing mikropatronen in de vegetatie veroorzaken. Voorkeur voor jong materiaal brengt varaiatie aan in de bedekking (Bakker/de Leeuw/v.Wieren 1984), terwijl ook selektie op 'lekkere' soorten een mozaiek van veel begraasde en minder begraasde plekken veroorzaakt (Crawley 1983).
Eenmaal ontstane mikropatronen worden door het selektieve grazen in stand gehouden. De herbivoren hebben een voorkeur voor de kort begraasde stukken. Een verklaarbare voorkeur, aangezien zich op deze stukken voornamelijk kwalitatief goede planten bevinden met relatief veel jong bladmateriaal (Bakker/de Leeuw/v.Wieren 1984). (Na ontbladering treedt immers hergroei op)

Ten derde: makropatronen.
Binnen een seizoen zal de vegetatie niet direkt ingrijpend veranderen maar over een langere periode kunnen wel grote verschuivingen in de samenstelling optreden die ook in de vegetatiestruktuur tot uitdrukking komen. Meestal wordt daarbij gesproken over een remming van de succesie (v.d.Veen 1985, Duffey/Morris 1974, v.Wieren 1984, Drost 1986).
Boomopslag op heidevelden wordt voorkomen door schapen (v.Wieren 1986). Gras verdwijnt niet van een weiland zolang er herbivoren grazen, maar na verwijdering van de herbivoren neemt de bedekking met ruigtekruiden snel toe (Owen 1980). Deze successieremming is terug te voeren op de resistentiemechanismen van verschillende plantesoorten. Zowel Stenseth (1978) als Hilligers (1984) wijzen erop dat snelgroeiende soorten met een grote zaadverspreiding zich beter kunnen handhaven in een begraasd milieu dan langzamer groeiers. (Zie par. 1.2.1)
Stenseth vergeleek r- en K-strategisten en Hilligers vergeleek Competitors met Ruderals en Stress-tolerators. Deze laatsten zijn ook langzame groeiers maar hebben een sterk herstelmechanisme en kunnen veel beschadiging verdragen). De r-strategisten en de Ruderals zijn de soorten die in het begin van een successiereeks voorkomen, de zogenaamde pionierplanten. De soorten die later in een successiereeks verschijnen hebben een langere herstelperiode na ontbladering nodig (Laws 1970) en verliezen tijdens die periode de kompetitie met de snelgroeiende pionierplanten.
Des te sterker de voorkeur van de herbivoren uitgaat naar de langzaamst herstellende soorten, des te eerder is een verschuiving in de vegetatiesamenstelling waar te nemen. Browsers worden daardoor vaak als meer schadelijk voor de vegetatie beschouwd dan grazers.
Het vierde struktuurbepalende effekt van selektieve begrazing is een verstoring van de leeftijdsopbouw. Doordat jonge spruiten en

kiemplanten kwalitatief hoogwaardiger voedsel bieden dan oudere, volgroeide delen zullen de herbivoren bij voorkeur de jongere delen wegeten (Bakker 1984, Laws 1970).
De rest van de vegetatie wordt geleidelijk steeds ouder zodat het kwaliteitsverschil tussen jonge en oude individuen alleen maar toeneemt. Als gedurende meerdere seizoenen telkens opnieuw alle jonge planten en jonge loten selektief verwijderd worden, stijgt de gemiddelde ouderdom van de vegetatie en verdwijnt de jongste leeftijdsklasse uit de vegetatie (Peterken en Tubbs 1965, Adams 1975, Laws 1970, Crisp/Lange 1976).
Dat is het begin van de degeneratie van de vegetatie. Waar door ouderdom planten sterven zullen alleen soorten die snel groeien en soorten met een hoge generatieve reproduktiekapaciteit zich kunnen vestigen. Dit wordt ook wel 'regressieve successie' genoemd, een omkering van de successie waardoor pionierplanten de plaats van climaxsoorten innemen (Duffey/Morris 1974). Op deze manier veranderen bossen en ruigtes weer in weilanden (Oosterveld 1975, Adams 1975, Weber 1986 - zie ook hoofdstuk 3).

Par. 2.2 De mate van begrazing.
De veranderingen die in een vegetatie optreden ten gevolge van herbivoren zijn niet los te zien van de mate van begrazing ('het deel van de produktie dat gekonsumeerd en vertrapt wordt' of 'de intensiteit van begrazing' sprekend over respektievelijk de vegetatie of de herbivoren).
Tot nu toe is voornamelijk wel-begrazen vergeleken met niet-begrazen maar er is evengoed een onderscheid aan te brengen in veel begrazen en weinig begrazen ten aanzien van de invloed op de vegetatiestruktuur.
Voor er een uitspraak is te doen over de effekten van de aanwezige soorten herbivoren, zullen een groot aantal vragen eerst beantwoord moeten worden.
Wat betreft de herbivoren is o.a. van belang.
- Hoeveel herbivoren bevinden zich op het terrein?
- Welke herbivoren zijn dat en in welke verhoudingen, een populatie browsers stelt andere eisen aan de vegetatie dan een populatie grazers en het gezamenlijk voorkomen van verschillende soorten (een guild) kan bovendien nog een versterkende of juist een elkaar tegenwerkende invloed op de vegetatie uitoefenen (Putman 1986, Crawley 1983). Zware, grote herbivoren richten meer fysische schade aan dan kleine, lichte (v.d.Veen 1985).
- Hoe lang bevinden de herbivoren zich op het terrein? (en in welk seizoen, zie de volgende paragraaf).
- Beschikken de herbivoren nog over andere voedselbronnen (bv. winterbijvoedering of een naburig terrein).
- Hoe is de konditie van de herbivoren, bv. bevinden zich zogende dieren in de groep?

Aan de andere kant is er de vegetatie, daarover zijn vragen te stellen als:
- Hoe groot is de oppervlakte van het terrein waarvan de mate van begrazing nog onbekend is?
- Hoe is de vegetatie samengesteld, veel monocotylen, of juist veel dicotylen, pionierplanten of een climaxvegetatie ? In hoeverre bepaalt dit de resistentie tegen begrazing?

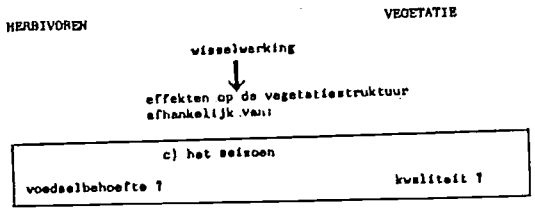
- Is de leeftijdsopbouw van de vegetatie wel of niet regelmatig?
- Hoe groot is de primaire bovengrondse produktie?
- Hoe is de verdeling van de produktie over de seizoenen?
- Verandert de produktie door begrazing?
- In hoeverre zijn bodem en vegetatie bestand tegen betredingseffekten?

Een kombinatie van alle antwoorden is nodig om uitspraken te kunnen doen over de meest geschikte aantallen herbivoren per eenheid van oppervlakte. Daarvoor wordt (vooral binnen de veehouderij) de term 'carrying capacity' gebruikt. Hiermee wordt bedoeld: Het maximale aantal dieren dat onder behoud van goed gewicht, jaar na jaar op een afgeperkt terrein kan grazen zonder schade aan te richten aan voedsel of bodem (Crawley 1983).
De definitie op bovenstaande wijze geformuleerd gaat uit van de doelstelling dat de veehouder een zo hoog mogelijke opbrengst wil halen met zijn veestapel. De mate van begrazing is in dat geval zo intensief als mogelijk is zonder dat de konditie van de herbivoren en/of het graasterrein vermindert. Wanneer de beheerder van een terrein andere doelstellingen heeft met de vegetatie of de herbivoren zal de mate van begrazing daaraan aangepast moeten worden.
In kringen van natuurbeheerders wordt veelal extensieve begrazing gepropageerd. De doelstelling is dan meestal het kreeren en behouden van een gevarieerde vegetatie met een gewenste struktuur waarbij zo min mogelijk menselijke ingrepen nodig zijn (Oosterveld 1975, v.d. Veen 1985).
Er is al heel wat onderzoek gedaan om te bepalen hoe hoog de mate van begrazing mag zijn om gewenste doelstellingen te realiseren (Crawley 1983, Laws/Parker/Johnstone 1970, Adams 1975, Grant/Bolton/Torvell 1981, McNaughton 1979).
De effekten voor de vegetatiestruktuur blijken echter het duidelijkst bij experimenten waarbij de doelen niet bereikt zijn.
Binnen de veehouderij heeft het streven naar het maximale aantal dieren regelmatig geleid tot een overschatting van de geschikte populatiegrootte. Men spreekt dan van 'overbegrazing' of 'overschrijding van de carrying capacity van het terrein' (Crawley 1983).
Het gevolg is een degeneratie van de vegetatie zoals in par. 2.1 beschreven is.
De in de vorige paragraaf genoemde selektieprocessen doen de vegetatie snel veranderen. Alleen soorten die van een hoge mate van ontbladering en regelmatige betreding kunnen herstellen, kunnen zich handhaven. Verjonging wordt volledig onderdrukt (Peterken/Tubbs 1965,Frelich/Lorimer 1985). Vooral waar begrazing in bosrijke omgeving plaatsvindt zijn deze effekten duidelijk zichtbaar (Laws 1970, Weber 1986).
Als de herbivoren meer voedsel nodig hebben dan er aan geschikt voedsel geproduceerd wordt, zijn ze genoodzaakt ook voedsel van mindere kwaliteit te konsumeren om in hun voedselbehoefte te kunnen voorzien. De 'tweede-keus planten' zijn meestal de soorten die het slechtst kunnen herstellen (Stenseth 1978).
Als er echt te weinig voedsel overblijft moeten de herbivoren uitwijken naar andere gebieden. In de veehouderij wordt er dan tussen verschillende graasterreinen gerouleerd (Heady 1975). In meer natuurlijke situaties zullen de herbivoren indien mogelijk wegtrekken, zo niet dan gaat de konditie van de dieren achteruit en dunt de populatie geleidelijk uit (Laws/Parker/Johnstone 1970).

Dat de term overbegrazing niet te gebruiken is zonder ook een uitspraak te doen over de doelstellingen met het terrein en de herbivoren is ondermeer met het voorbeeld van Duits bosbeweidingsonderzoek (Weber 1986 H3) te illustreren. Door vee in het bos te laten grazen verdwijnt de bosvegetatie en komt er weide voor in de plaats. Dus degeneratie !?

Voor het vee zelf verbeteren de kondities juist, gras is meer geschikt voedsel dan browsemateriaal.
Ook op terreinen waar de ene grazer de kondities voor andere grazers verbetert (facilitatie) is het duidelijk dat de term overbegrazing subjektief is.

Met hetzelfde voorbehoud als bij de term overbegrazing gemaakt, is de term onderbegrazing te gebruiken om aan te geven dat er te weinig dieren op een bepaald terrein aanwezig zijn om de gewenste vegetatie te realiseren of in stand te houden. De mate van begrazing is dan zo laag dat successieprocessen plaats gaan vinden. Pionierplanten worden vervangen door climaxsoorten ook al hebben de laatsten geen resistentiemechanismen tegen begrazing. Afhankelijk van bodem en klimaat zal de vegetatie zich verder ontwikkelen. In het grootste deel van Europa betekent dit uiteindelijk bosopslag (v.d.Veen 1985).
In hoofdstuk 3 worden een aantal voorbeelden waarin de mate van begrazing bepalend is voor de veranderingen in de vegetatiestruktuur uitgewerkt. In een van die voorbeelden is met behulp van een komputersimulatie een voorspelling gedaan over de te verwachten vegetatieveranderingen in de toekomst. Op voorspellende modellen wordt in het vierde hoofdstuk uitgebreider teruggekomen.



Par. 2.3. Het seizoen van begrazing.

Veel auteurs wijzen wel op de verschuivingen in konsumptiepatronen in de loop van het seizoen (Putman 1986, Putman et al 1983,Frelich/Lorimer 1985) en de kwaliteitsverschillen tussen de planten in het groeiseizoen en in de rest van het jaar (Staines/Crisp/Parish 1982,Long/Kalmbacher/Martin 1986) maar er wordt slechts een enkele keer melding gemaakt van de relevantie voor de vegetatieontwikkeling.
Drost (1986) vermeldt dat de vegetatie in de winter onvoldoende voedsel biedt om jaarrondbegrazing door runderen zonder bijvoedering mogelijk te maken. Putman (et al 1983) wijst erop dat de voedingswaarde van een vegetatietype niet alleen afhangt van de kwaliteit van de voorkomende soorten maar ook van reserves die buiten het groeiseizoen beschikbaar blijven. En Lotz en Poorter (1983) geven een aantal voorbeelden van herbivoren die interen op gevormde vetreserves omdat het voedselaanbod in de winter te laag is.
Hoe kan het seizoen de vegetatieveranderingen ten gevolge van begrazing nu zozeer beinvloeden?

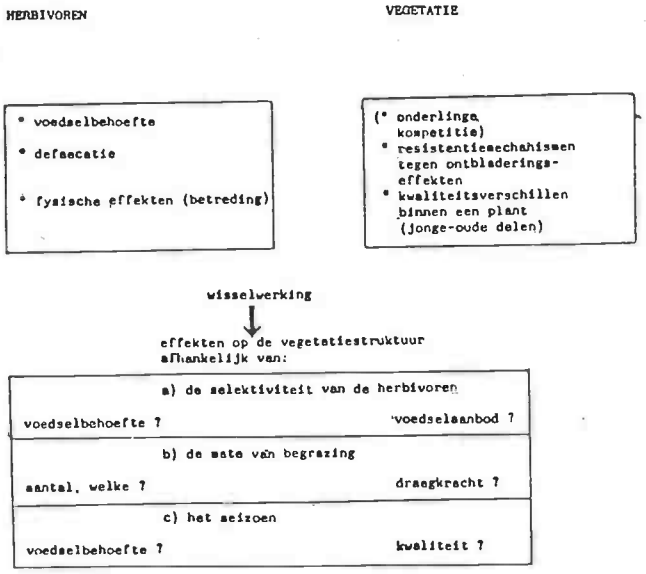
a) De herstelmechanismen van planten berusten grotendeels op hergroei van plantedelen. In het groeiseizoen kan de vegetatie dus veel sneller van ontbladering en vertrapping herstellen dan in een periode waarin nauwelijks groei optreedt.
b) De biomassaproduktie van de vegetatie is het hoogst in het groeiseizoen. In de winterperiode of een droge periode verkeren veel soorten in het 'zaadstadium' van hun levenscyclus (annuellen) of hebben soorten een hoog gehalte aan dood materiaal (bv. Molinia caerulea). Hierdoor is buiten het groeiseizoen kwantitatief minder voedsel beschikbaar.
c) Jong materiaal is van hoge kwaliteit, veel eiwitten en weinig celwandmateriaal. In het groeiseizoen is er relatief veel jong materiaal aanwezig, buiten het groeiseizoen relatief weinig. De kwaliteit van het voedsel is slechter in de periode buiten het groeiseizoen (Long/Kalmbacher/Martin 1986,Staines/Crisp/Parish 1982).

d) In de koude winterperiode in gematigde klimaatzones hebben de warmbloedige herbivoren meer energie nodig om hun lichaamstemperatuur in stand te houden dan in de zomerperiode (het groeiseizoen) terwijl het voedselaanbod geringer is (Gudmundsson 1986,McNaughton 1979). Alhoewel de voedselopname vrijwillig naar beneden gaat (mond.med. Herbert Prins 1987).

e) Hoe minder voedsel aanwezig is (kwantitatief) hoe minder selektief de herbivoren konsumeren. Ook plantesoorten met resistentiemechanisdie begrazing in het groeiseizoen voorkomen worden buiten het groeiseizoen alsnog benut. Deze soorten hebben meestal een veel langere herstelperiode nodig dan de soorten die ontbladering in zekere mate tolereren. (Crawley 1983)

Het komt er eigenlijk op neer dat in de periodes buiten het groeiseizoen de laatste restjes van de vegetatie begraasd worden, inclusief de soorten die mechanismen hebben die dienen om begrazing te voorkomen. Het aanbod is veel kleiner dan in het groeiseizoen. Hierdoor is de mate van begrazing buiten het groeiseizoen altijd relatief hoog te noemen. Het is mogelijk dat er sprake is van tijdelijke 'overbegrazing'. En wanneer het groeiseizoen weer begint blijft die 'overbegrazing' nog enige tijd doorgaan, de eerste groene sprieten zijn de eerste kwalitatief goede delen en zullen door een populatie die heeft in moeten teren op zijn vetreserves direkt genuttigd worden. Hergroei komt slechts traag op gang (Gade/Provenza 1986).

Wanneer de herbivoren de beschikking hebben over een terrein waarvan grote delen alleen in de periode buiten het groeiseizoen worden gebruikt, is jaarrond begrazing echter heel goed mogelijk zonder 'schade' aan de vegetatie aan te richten. Het beperken van de oppervlakte waarover de herbivoren beschikking hebben door het plaatsen van afrasteringen, aanleg van wegen e.d. maakt jaarrondbegrazing moeilijk realiseerbaar. In veel gevallen wordt daarom teruggegrepen op bijvoedering van de dieren, roulatiesystemen over meerdere terreinen of produktieverhogende maatregelen (bemesten, branden, eerder begrazen). Dit neemt echter niet weg dat begrazing buiten het groeiseizoen heel belangrijk is voor de verdere vegetatieontwikkeling.



Dit hoofdstuk samenvattend zijn de konklusies:
1. De voedselbehoefte van een herbivoor zorgt ervoor dat de herbivoor selektief het meest geschikte voedsel kiest. In veel gevallen is dat het jongste materiaal waardoor de leeftijdsopbouw van de vegetatie verstoord wordt. Als de herbivoren ook voedsel gaan konsumeren van slechtere kwaliteit dan is daaruit te konkluderen dat het betere materiaal niet meer in voldoende kwantiteit beschikbaar is. De vegetatie die in tweede instantie gekozen wordt is meestal minder goed bestand tegen ontbladering en er zullen al vrij spoedig veranderingen in de vegetatie op gaan treden. Welke veranderingen is afhankelijk van de oorspronkelijke vegetatie en de soort en aantallen van de herbivoren.

2. Het ideale aantal herbivoren op een bepaald terrein is afhankelijk van de doelstellingen met het terrein. Als er veel herbivoren zijn wordt sucessie geremd of zelfs in tegengestelde richting doorlopen (regressieve successie). Een klein aantal herbivoren vertraagt de successie wel enigszins (althans plaatselijk) maar voorkomt die niet. Zolang de herbivoren nog selektief kunnen grazen is er op kleine schaal een toename van de variatie te verwachten.

3. Konsumptie in de periodes buiten het groeiseizoen versnellen de wijzigingen in de vegetatiestruktuur. De produktie is in die periode relatief laag, zodat met een konstant aantla herbivoren de mate van begrazing relatief intensief is te noemen. De herbivoren zijn in deze periode genoodzaakt ook minder geschikt voedsel te eten, en dat is voedsel dat minder goed bestand is tegen de ontbladeringseffekten.

HOOFDSTUK 3 VOORBEELDEN VAN BEGRAZINGSEXPERIMENTEN

In de vorige twee hoofdstukken zijn vooral algemene tendensen en mogelijke veranderingen beschreven, waarbij een aantal wisselwerkingen tussen vegetatie en herbivoren zijn uitgelegd.
Het moeilijke van een dergelijke manier van beschrijven is dat er rekening moet worden gehouden met variabele omstandigheden, faktoren als de vegetatiesamenstelling, het klimaat en de herbivorenpopulaties zijn geen vaststaande gegevens. Voor alle verklaringen geldt de konstruktie; als de vegetatie, bv. een gevarieerde samenstelling heeft, of als de herbivorenpopulatie, bv. erg groot is in relatie tot het voedselaanbod, dan zijn er veranderingen te verwachten. Het is nauwelijks mogelijk absolute uitspraken over de effekten van begrazing te doen. Om toch iets konkreter over de effekten van herbivorie op de vegetatiestruktuur te kunnen spreken zijn in dit hoofdstuk een aantal voorbeelden van begrazingsonderzoek iets verder uitgewerkt.

Ondanks de komplexiteit van de wisselwerkingen tussen vegetatie en herbivoren is toch geprobeerd hierin de belangrijkste oorzaken voor de gekonstateerde verschuivingen in de vegetatie aan te geven.

De voorbeelden zijn zo gekozen dat ze korresponderen met de indeling van hoofdstuk 2, de invloed van respektievelijk, de selektiviteit, de mate van begrazing en het seizoen waarin de begrazing plaatsvindt op de veranderingen in de vegetatiestruktuur.

VOORBEELD 1: New Forest, selektieve begrazing in het verleden.

Voorkeur voor jong materiaal in het verleden is bepalend geweest voor de leeftijdsopbouw van het huidige bos in het New Forest. De periodes waarin de mate van begrazing zo hoog was dat regeneratie volledig werd onderdrukt zijn in de huidige leeftijdsopbouw terug te vinden.

New Forest is een belangrijk natuurgebied in Groot Brittannie.
Peterken en Tubbs (1965) konstateerden dat de leeftijdsopbouw van het bos in drie fases was te verdelen. Met behulp van historische bronnen over de herbivorenpopulaties in het New Forest hebben zij de link tussen bosbegrazing in het verleden en de huidige bosstruktuur kunnen leggen.

Het onderzoek;
In het New Forest zijn drie leeftijdskategorien bomen aan te geven.

A) De oudste generatie, oude beuken en eiken, vormt een vrij open bladerdak. De ondergroei bestaat voornamelijk uit hulst. De gemiddelde leeftijd van deze generatie is 250 jaar. Opvallend is dat de eerste jaarringen van de onderzochte bomen vrij breed zijn. Dit wijst op schaduwloze kondities tijdens de eerste levensjaren, en dus op het ontstaan van bos op een open vlakte.
B) Een soortenrijke middengeneratie met berk, es, esdoorn, kastanje, meidoorn en schotse den. De leeftijden varieren van 40-150 jaar oud.
C) De jongste generatie. Deze koloniseert de gaten die in de oudste generatie zijn gevallen. Veel van deze bomen zijn schaduwsoorten. In 1963, het jaar waarin het hier beschreven onderzoek is uitgevoerd, waren de bomen van deze generatie 9-25 jaar oud.

Peterken en Tubbs onderzochten of het niet-voorkomen van bomen in andere leeftijdskategorien toe te schrijven kon zijn aan periodes van verhoogde graasdruk in het verleden. Met behulp van diverse bronnen hebben ze de graasdruk vanaf 1670 kunnen rekonstrueren. (Fig 3.1)

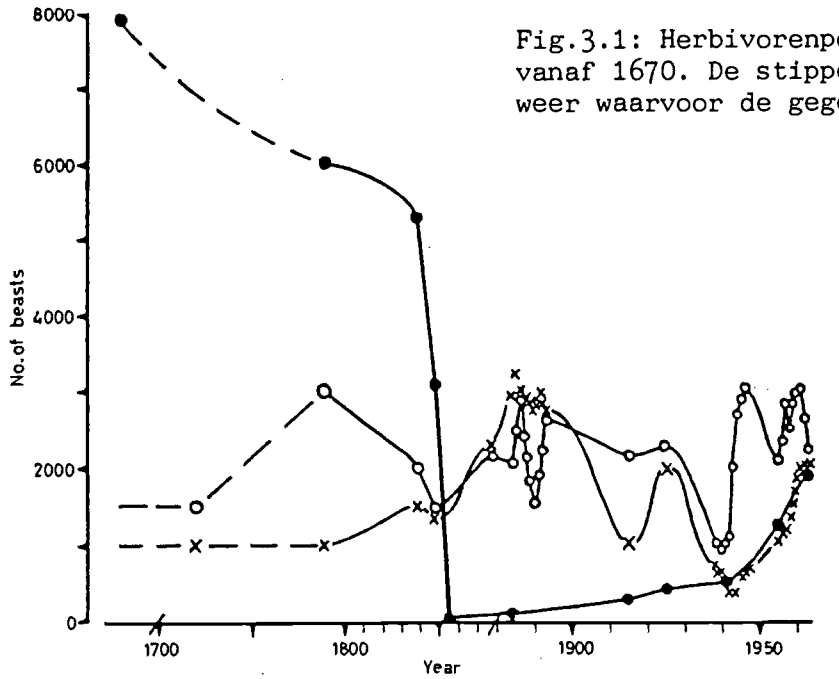
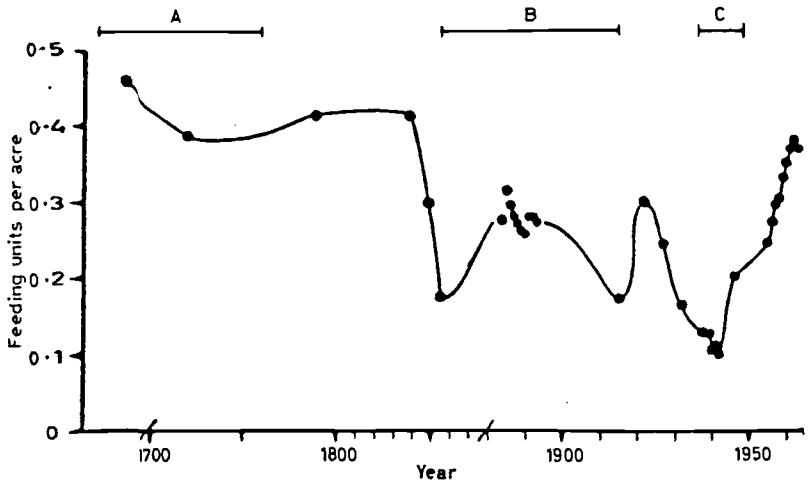


Fig.3.1: Herbivorenpopulaties in New Forest vanaf 1670. De stippellijn geeft de periode weer waarvoor de gegevens niet toereikend waren.

Uit: Peterken & Tubbs (1965).

Vervolgens hebben Peterken en Tubbs onderscheid gemaakt tussen de verschillende diersoorten ten aanzien van de graasdruk die zij op het bos uitoefenen. Voor koeien, herten en ponies werden respektievelijk 1, 3 en 5 graaseenheden gerekend. In fig 3.2 is zodoende de mate van begrazing, uitgedrukt in graaseenheden weergegeven.
Een aantal opvallende fluktuaties zijn te onderscheiden.
In 1851 werd de 'Deer Removal Act' van kracht. Het gevolg daarvan was, dat de hertenpopulatie in zeer korte tijd geminimaliseerd werd. Deze verlaging van de graasdruk valt samen met het begin van de regeneratiefase waarin generatie B is ontstaan.
De B-periode kwam ten einde na de eerste wereldoorlog. In deze periode zijn de veeprijzen sterk gestegen. Het bos werd met ponies bevolkt.
De C-generatie begon in de tweede wereldoorlog. Daar is opnieuw een sterke daling van de graasdruk te konstateren.
Over de oorzaak van het ontstaan van het bos, dus de start van generatie A tasten Peterken en Tubbs in het duister. Een mogelijke oorzaak zou veepest kunnen zijn. Dit is echter slechts een gissing.
Een ander opvallend punt is dat tijdens periode B een gestage toename van de graasdruk de regeneratie niet heeft stopgezet, terwijl 50 jaar later met ongeveer dezelfde graasdruk wel een einde kwam aan de B-fase.
Peterken en Tubbs verklaren die beeindiging dan ook niet met de graasdruk maar met vegetatiekenmerken. Zij vermoeden dat de ondergroei van hulst omstreeks de jaren '30 zo dicht was geworden dat er zich geen nieuwe zaailingen konden vestigen.
Peterken en Tubbs konkluderen dat in periodes met een hoge mate van begrazing de herbivoren regeneratie van het bos kunnen voorkomen. Zij wijzen erop dat als de graasdruk blijft toenemen, zoals al vanaf 1955 is te konstateren, het New Forest opnieuw een periode zonder bosverjonging ingaat.



Uit: Peterken & Tubbs (1965).

Fig.3.2:

De drie regeneratiefases A,B en C, en de fluktuaties in graasdichtheid uitgerekend in graaseenheden. Daarbij kregen koeien, herten en ponies respektievelijk 1,3 en 5 graaseenheden toebedeeld

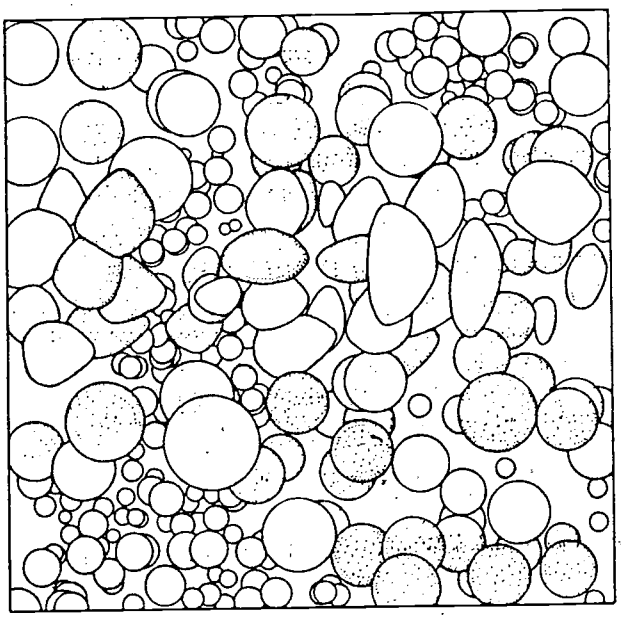
VOORBEELD 2: Gevolgen van selektief grazen nu voor de vegetatie in de toekomst.

- De teloorgang van de Hemlockspar in Michigan, USA -

In Michigan, USA, zochten Frelich en Lorimer (1985) een verklaring voor de samenstelling van het gemengde loof-coniferenbos. De leeftijdsopbouw van de beide soorten was niet evenwichtig, de jongere bomen waren ondervertegenwoordigd en bovendien allen van dezelfde soort (zie fig 3.3).
De oorspronkelijke vegetatie in het onderzoeksgebied is een gemengd loof-coniferenbos met Suikeresdoorn (Acer sacharum) en de Canadese hemlockspar (Tsuga canadensis). Rondom de oevers van het Lake Superior is de Hemlockspar de meest voorkomende soort, terwijl in het hoger gelegen binnenland de Suikeresdoorn domineert.
In het gehele gebied is een grote hertenpopulatie aanwezig (Odocoileus virginianus) die beide boomsoorten bebrowst.
De Hemlockspar heeft het meest te lijden van de browsedruk omdat de jonge kiemplanten zich nauwelijks kunnen herstellen. De Suikeresdoorn daarentegen vormt snel nieuwe spruiten en overleeft de ontbladering.
Frelich en Lorimer wilden uitzoeken wat het verband was tussen de hertenpopulatie en de samenstelling van het gemengde bos. Zij stelden drie vragen:

1) Hoe hoog is de huidige browsedruk, wordt de reproduktie van de Hemlockspar daardoor voorkomen ?
2) Kan de browsedruk van de afgelopen decennia verantwoordelijk zijn voor de onevenwichtige leeftijdsstruktuur ?
3) Konsekwenties op lange termijn; hoe snel verandert het gemengde bos in een bos gedomineerd door de Suikeresdoorn wanneer de Hemlockspar niet tot reproduktie komt ?

Fig.3.3: Kaart van boomkruinen van een plot van 0,5 ha. bij Cardinal Creek.
Coniferen, bijna allemaal hemlocksparren, zijn gestippeld. Loofbomen zijn met een open cirkel weergegeven.
NB: De jongste bomen (recent gevallen gaten) zijn bijna alleen maar loofbomen.



Uit: Frelich & Lorimer (1985).

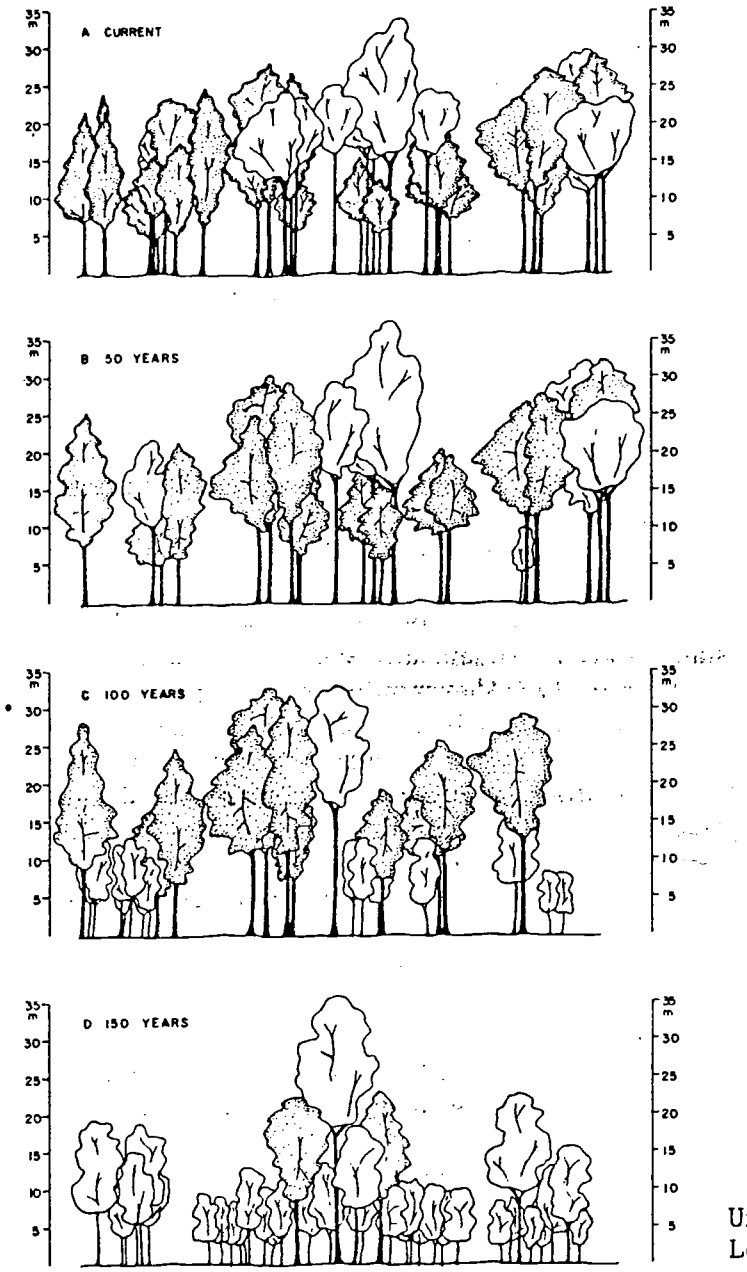
De browsedruk bleek niet over het gehele gebied even groot te zijn. De omgeving rondom Lake Superior waar van oorsprong meer Hemlocksparren voorkomen, werd vooral in de winterperiode zeer sterk bebrowsed. De altijd groene bomen boden beschutting tegen harde wind en voorkwamen een te diepe sneeuwlaag op de grond. In deze zone werden nog wel enkele kiemplanten van de Hemlockspar gevonden, maar allen bebrowsed tot op of zelfs onder de sneeuwlijn (fig 3.4). Jonge bomen waren allen Suikeresdoorns. De graasdruk in deze streek was ongeveer 10 herten per km2.(Berekend over het gehele jaar.)
In het hoger gelegen binnenland was de graasdruk beduidend lager, 2 herten per km2. Hier waren nog wel enkele jonge Hemlocksparren te vinden, ook al is de Suikeresdoorn hier van oorsprong de dominante soort.
Op een aantal plekken verspreid door het gehele gebied is gescoord of er browsesporen te vinden waren, en of de Hemlockspar daar tot reproduktie kwam.
In tabel 3.1 zijn deze gegevens samengebracht. Tussen browsen en de reproduktie van de Hemlockspar bleek een signifikante negatieve korrelatie te bestaan.

Tabel 3.1:

	gebieden met Hemlockreproduktie	gebieden zonder Hemlockrepr.
gebieden met browsesporen	7	105
gebieden zonder browsesporen	102	11

Frelich en Lorimer konkluderen dat de browsedruk in ieder geval in de kustzone hoog genoeg is om Hemlocksparreproduktie te voorkomen. Of de browsedruk ook inderdaad de verantwoordelijke faktor is voor de huidige opbouw van de leeftijdsstruktuur is niet aangetoond. Andere faktoren, als storm of brand kunnen evengoed een bepalende rol gespeeld hebben.

Het derde deel van de vraagstelling is met een komputersimulatie nagebootst. In fig. 3.4 is geschetst welke veranderingen in 50, 100 en 150 jaar plaats kunnen vinden.



Uit: Frelich & Lorimer (1985).

Fig.3.4: Huidige en voorspelde vegetatieprofielen na 50,100 en 150 jaar, van een random gekozen strook in het Cardinal Creek onderzoeksgebied. Coniferen zijn gestippeld. Open boomkruinen geven loofbomen weer.

De uitgangssituatie (3.4.A) is een gemengd bos waarin de Hemlockspar het meest voorkomt en de leeftijdsopbouw evenwichtig is. In het programma zijn o.a. ingebracht: de gemiddelde leeftijd van de beide boomsoorten en een zodanige graasdruk dat alle kiemplanten van de Hemlockspar selektief verwijderd worden, maar er wel enige jonge Suikeresdoorns voor kunnen komen.
Het vervangingsproces verloopt als volgt:
Na 50 jaar is het percentage Hemlocksparren hoger geworden. De Suikeresdoorn bereikt een minder hoge leeftijd dan de Hemlockspar en er ontstaan nauwelijks kale plekken waarin zich nieuwe Suikeresdoorns kunnen vestigen. (3.4.B)
Na 100 jaar is een ommekeer bereikt. Door het afsterven van de oudere Hemlocksparren kunnen nu wel jonge Suikeresdoorns kiemen. De nog aanwezige Hemlocksparren zijn allen tamelijk oud. (3.4.C)
Na 150 jaar bestaat het gehele bos uit een vrij jonge Suikeresdoornvegetatie. Er is nog maar een enkel oud exemplaar van de Hemlockspar terug te vinden. Van het oorspronkelijke bos is niets overgebleven. (3.4.D)

Wanneer de graasdruk zo hoog blijft als op het moment van onderzoek het geval was, zal dit vervangingsproces in ieder geval in de kustzone rondom Lake Superior plaatsvinden. Het proces is nog wel terug te draaien doordat de Hemlockspar een vrij hoge leeftijd kan bereiken. Daarvoor zal de browsedruk echter drastisch moeten verminderen. 150 jaar lijkt een lange tijd, maar wanneer externe faktoren, bv. stormen, extra gaten in de vegetatie slaan die in de simulatie buiten beschouwing zijn gelaten, zal het vervangingsproces sneller verlopen. Het gemengde bos zal op den duur verdwijnen.

In dit voorbeeld is de selektieve voorkeur voor jong materiaal in kombinatie met een vrij hoge mate van begrazing de oorzaak van de vegetatieveranderingen. De vegetatiestruktuur blijft in dit geval een bostype, maar de gevarieerdheid gaat achteruit.

VOORBEELD 3: Selektiviteitsverschillen tussen twee diersoorten.

- Vergelijkend onderzoek naar de graaspatronen van koeien en ponies in het New Forest, Groot Brittannie -

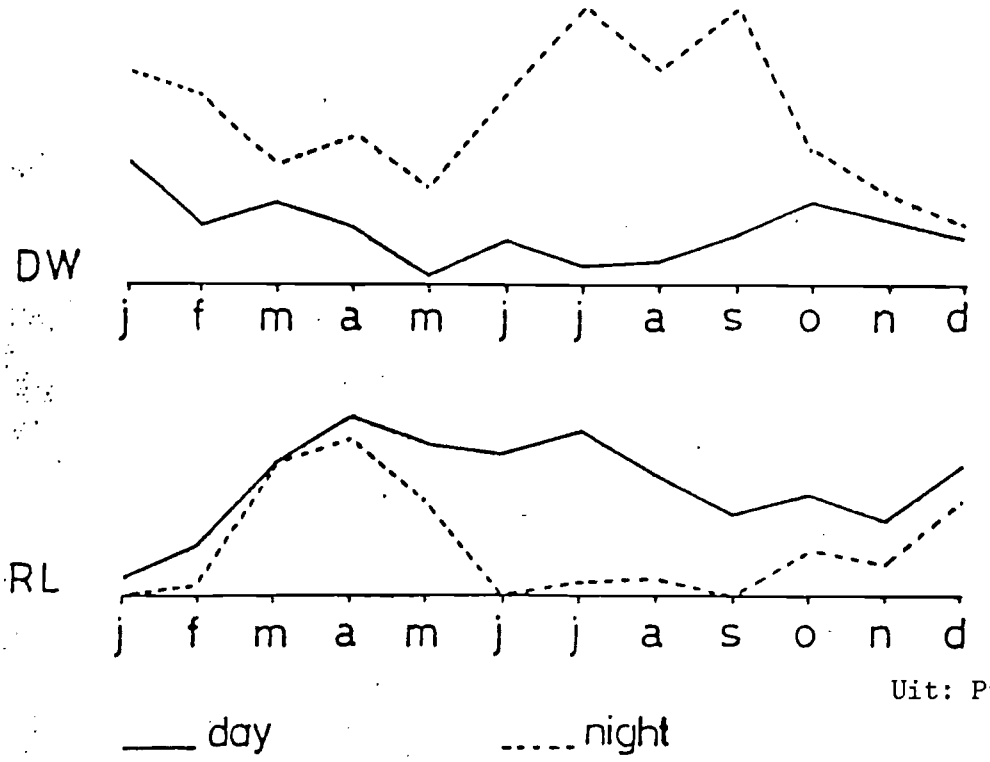
Niet alle herbivoren hebben dezelfde voedselvoorkeuren. In het New Forest grazen zowel herten als ponies en koeien. De voedselkonsumptie van de beide laatste soorten is door Putman et al (1983) vergeleken en in verband gebracht met beheersstrategien.

De dieren in het New Forest hebben de beschikking over een gevarieerd voedselaanbod. In het noorden op de hoger gelegen zandgronden liggen heidevelden en moeras. Verder naar het zuiden zijn bos en grasland te vinden.
Pogingen in het verleden om de kwaliteit van het voedselaanbod voor de grazers te verbeteren heeft twee hele specifieke graslandtypes opgeleverd.

1) Ingezaaide perken (Reseeded Lawns). Deze stukken zijn na de tweede wereldoorlog gekultiveerd, na ploegen en bemesten werden de akkers door landbouwers benut. Om de draagkracht van het gebied voor begrazing te verhogen heeft men deze akkers later weer bij het grasland betrokken. Van de oorspronkelijk ingezaaide grassoorten is echter niets meer terug te vinden. De van nature voorkomende soorten vormen nu weer de vegetatie. De terreinen zijn echter nog wel duidelijk te onderscheiden van de graslanden die niet tussentijds geploegd zijn. Dit blijkt ook uit de benutting door de ponies en het vee.
2) Verbeterde terreinen (Commoners' improved). In een aantal terreinen is systematisch de opkomende varenbegroeiing verwijderd.

De beheersstrategien in het New Forest zijn echter niet erg konsistent geweest. De huidige samenstelling van het gebied is voor een groot deel door toevalsfaktoren tot stand gekomen.

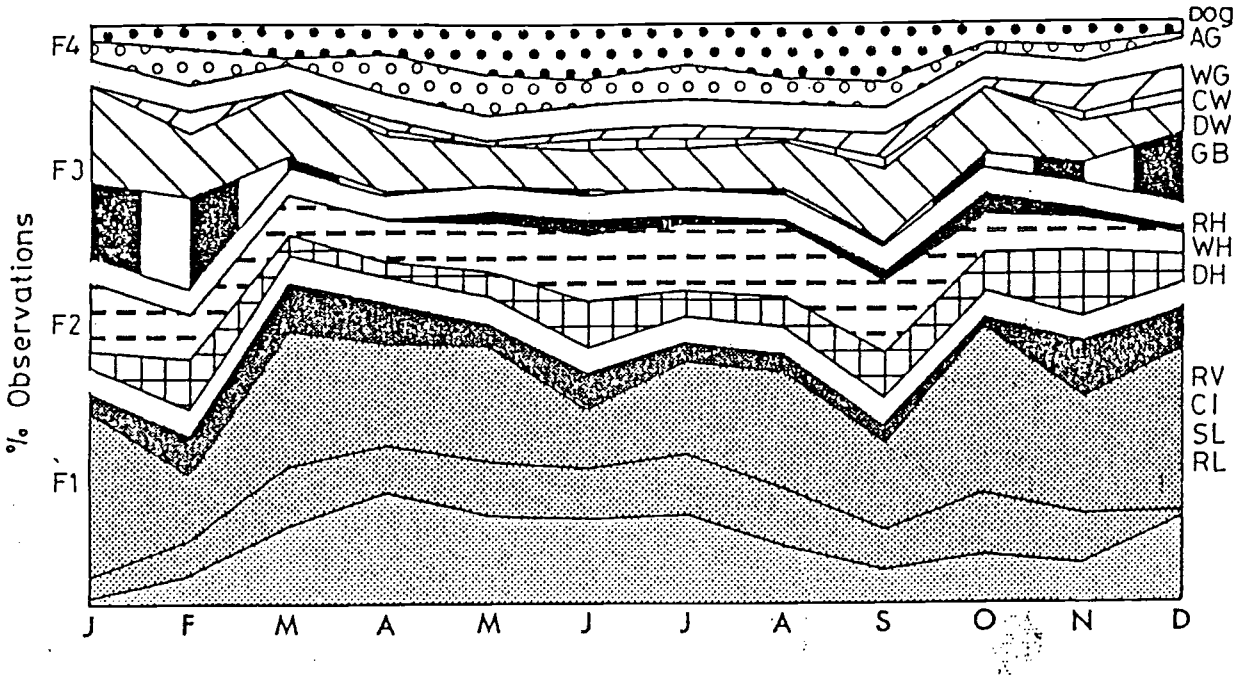
De vraagstelling van Putman (et al) bestond eigenlijk uit twee hoofdpunten.
a) Uitzoeken en verklaren van het gebruikspatroon van de aanwezige ponies en koeien.
b) Nagaan wat de effekten van verschillende beheerspraktijken uit het verleden zijn geweest.
Met de resultaten van zijn onderzoek gaf Putman adviezen over de te volgen beheersstrategie om nadelige gevolgen van begrazing voor dit waardevolle gebied te voorkomen.



Uit: Putman et al (1983).

Fig.3.5: % observaties van ponies op ingezaaide perken (Reseeded Lawns) en loofbos (Deciduous Woodland) voor dag en nacht afzonderlijk.

Resultaten:
Putman konstateerde grote verschillen tussen de ponies en de koeien. Ponies brengen 75-88% van hun tijd door met eten. Dit betekent ongetwijfeld dat hun aanwezigheid in een bepaald vegetatietype verband heeft met hun voedselbehoefte.
's Nachts vindt er echter een verschuiving plaats (fig.3.5). Er wordt meer gerust (31% t.o.v.17% in totaal) en de ponies begeven zich meer in gebieden waar ze beschutting kunnen vinden.
Koeien grazen slechts 60% van de beschikbare tijd, zij besteden daarnaast wel veel tijd aan het herkauwen van hun voedsel.
Beide soorten brengen de meeste tijd door op de graslandvegetaties. In fig. 3.6 en 3.7 zijn de waarnemingen in de verschillende vegetatietypes in kaart gebracht.



Uit: Putman et al (1983).

Fig.3.6: Maandelijkse observaties van ponies op verschillende vegetatietypes in %.

Bog	(= moeras/laagveen)	other vegetation types
AG	= Acid Grassland	
WG	= Woodland Glades	cover communities
CW	= Coniferous Woodland	
DW	= Decidious Woodland	
GB	= Gorse Brake	
RH	= Regenerating Heathland	
WH	= Wet Heathland	heathland
DH	= Dry Heathland	
RV	= Road Verges	
CI	= Commoners' Improved	grasslands
SL	= Streamside Lawns	
RL	= Reseeded Lawns	

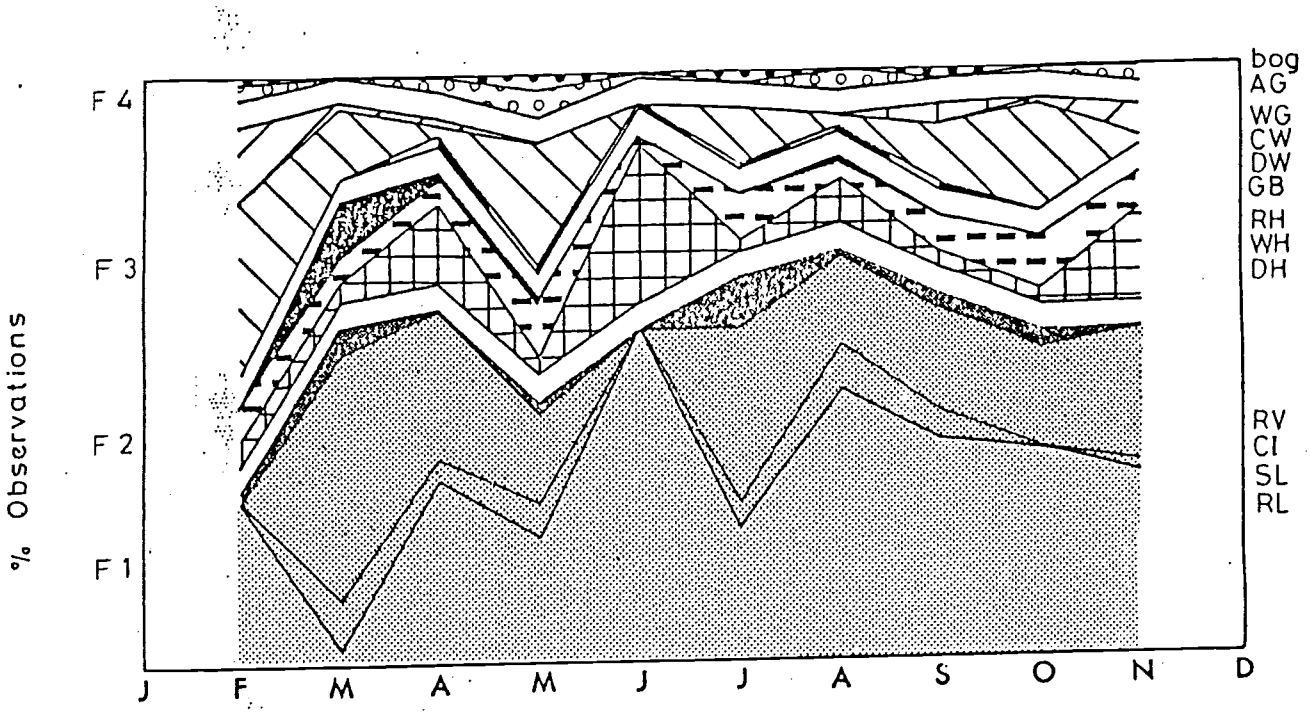
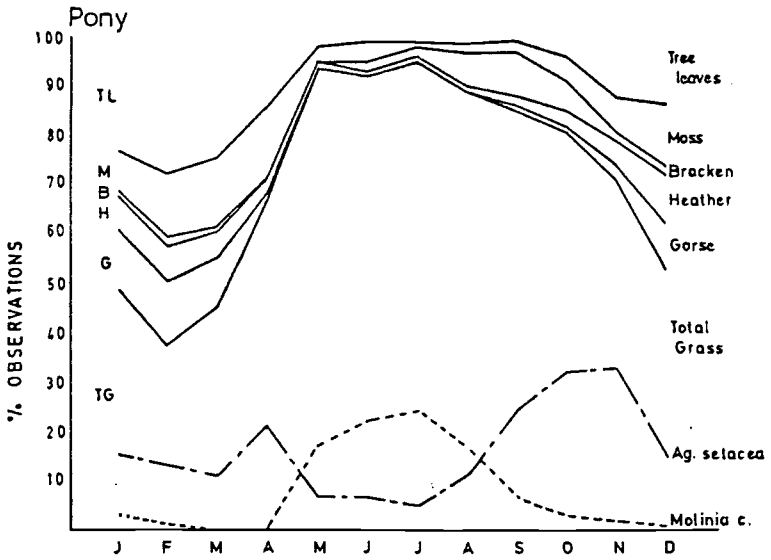
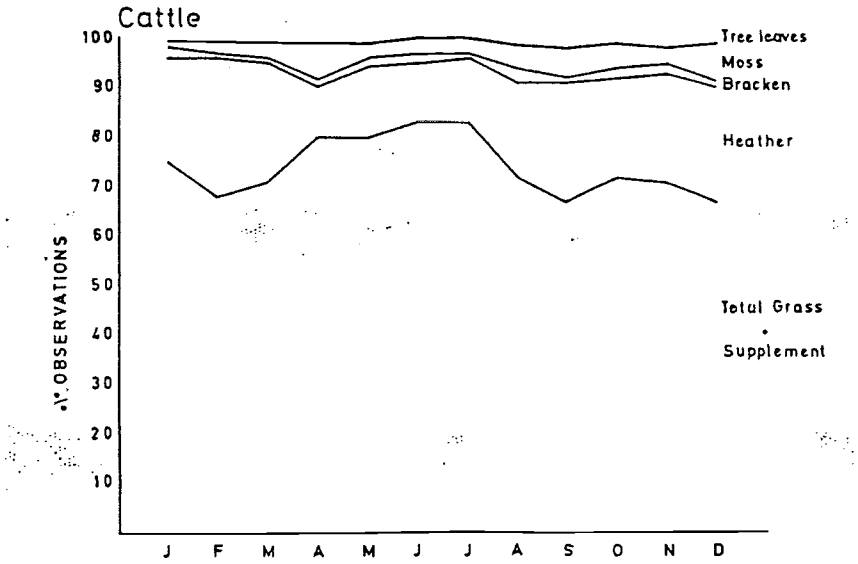


Fig.3.7: Maandelijkse observaties van vee op de verschillende vegetatietypes (zie fig.3.6 voor omschrijving).

Uit: Putman et al (1983).

Het blijkt dat de ponies meer verspreid over de verschillende types voorkomen dan het vee. Dat betekent dat hun potentieel voedselaanbod breder is. Er zijn echter wel voorkeuren te onderscheiden, bv. op vochtige heide werden vaker ponies gesignaleerd dan op droge heide, en van de bostypes werd het loofbos het meest bezocht. In faeces werden zowel grassen als browsemateriaal aangetoond (fig 3.8).
De koeien hebben veel stringentere voorkeuren (fig 3.7). Een aantal gebieden werd absoluut gemeden, zoals moeras en coniferenbos. Binnen de vier graslandtypes hadden de koeien een uitgesproken voorkeur voor de door de mens gekonstrueerde vegetatietypes, de ingezaaide perken en de verbeterde graslanden. Het aandeel boombladeren in de faeces was verwaarloosbaar, heide werd wel regelmatig gekonsumeerd.
Een nadere beschouwing van de graslandtypes biedt een interessante aanblik. Het grasland wordt door zowel ponies als vee benut. Al ligt de piek van het gebruik niet op hetzelfde moment in het jaar, de grasvlakten worden wel tegelijkertijd door beide soorten begraasd.
Dan valt op dat er binnen het grasland een scheiding is aan te geven. De ponies houden het graasgedeelte strikt gescheiden van het defaecatiegedeelte. Een deel van het grasland wordt tot op het zand kaal gegeten, terwijl zich daarnaast grote stukken bevinden waar de vegetatie veel langer blijft. Die stukken worden door de ponies alleen als latrinezone gebruikt.
De koeien zijn iets minder selektief. Zij defaeceren en konsumeren in een-en-hetzelfde gebied. In het New Forest, waar ze samen met de ponies het grasland gebruiken, zijn ze genoodzaakt hun voedsel in de ponielatrines te zoeken. Op plaatsen waar de ponies grazen is de vegetatie zo kort gegraasd dat de planten niet beschikbaar zijn voor een grazende koe. Iets langere vegetatie is alleen in de latrinezones te vinden.
De latrines worden bij voorkeur zo gekozen dat het graasgedeelte een geheel open uitzicht biedt. Voor mestdepositie worden vaak gebieden met enige opslag van struikgewas gebruikt.





Uit: Putman et al (1983).

Fig.3.8: Menu van ponies en koeien, vastgesteld met analyse van faeces.

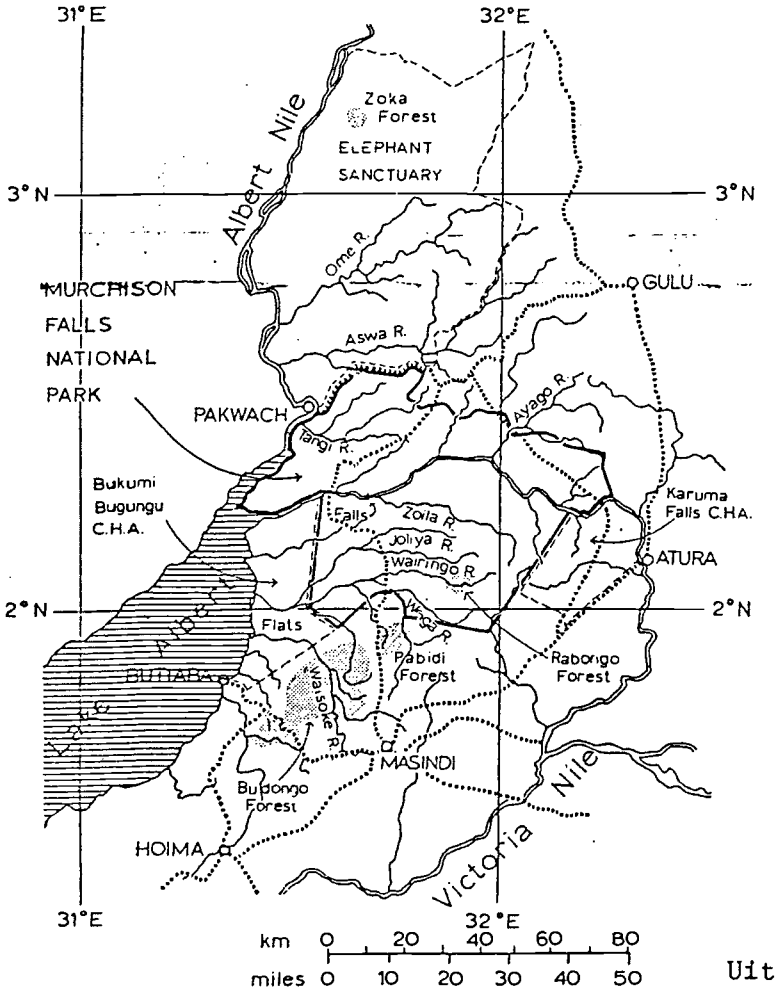
Dergelijke struktuurverschillen in een weiland worden door de poniebegrazing in stand gehouden en zelfs versterkt. Op de lange duur kan dan een absolute scheiding gekreeerd worden, waarbij de latrinezones in een ander struktuurtype overgaan. In het New Forest is dat nog niet gebeurd omdat de koeien het differentierend effekt van de ponies weer teniet doen en bovendien de ponies zelf in de winterperiode ook gebruik maken van de latrinezones.

Samenvattend: De selektiviteit van de grazers kreeert patronen van veel begraasde en minder begraasde gebieden. Dat kan leiden tot struktuurverschillen, mits de mate van begrazing niet te hoog is, de selektiviteit ook buiten het groeiseizoen sterk blijft en er geen andere grazers aanwezig zijn die tegengestelde effekten bewerkstelligen.
(Het tweede deel van de vraagstelling van Putmans Onderzoek komt in het voorbeeld over seizoensbegrazing aan de orde.)

VOORBEELD 4 en 5: De mate van begrazing.
De mate van begrazing is aan veel discussie onderhevig. De moeilijkheid is vaak; hoeveel dieren zijn op een bepaald terrein toe te staan om de gewenste evenwichtssituatie te kreeren ?
De effekten van te veel of te weinig herbivoren blijken het duidelijkst in bosrijke vegetatietypes.
Voorbeeld 4 beschrijft de effekten van te veel olifanten in het noordelijk deel van het Bunyoro distrikt, Uganda. In voorbeeld 5 worden drie meningen over de wenselijkheid van bosbegrazing naast elkaar gezet. Het eigenlijke diskussiepunt zou moeten zijn: hoe hoog mag de mate van begrazing zijn, in relatie met het evenwicht dat wordt nagestreefd.

VOORBEELD 4 : Afrikaanse olifanten - intensieve begrazing

In het noordelijk deel van het Bunyoro distrikt, West Uganda, ligt het Murchison Falls National Park. In en rondom dit park bevonden zich grote koncentraties olifanten. Vanaf 1960 is er intensief onderzoek gedaan naar deze populaties en de gevolgen van hun aanwezigheid voor het gebied. (Laws 1970,Laws/Parker/Jahnstone 1970,Buechner/Dawkins 1961).



Uit: Laws, Parker, Johnstone (1970).

Fig.3.9: Kaart van noord-west Uganda waarop bedoelde onderzoeksgebied.
Dikke zwarte lijn = grenzen van National Park.
Dikke gebroken lijnen = wegen.
Dunne gebroken lijnen = gekontroleerde jachtgebieden en olifantenreservaat.

Zo'n 10.000 olifanten waren voor hun voedselvoorziening aangewezen op de gras-, struweel- en bosvegetaties in het gebied tussen de Albert Nile en de Victoria Nile (fig 3.9). De oppervlakte waarover zij de vrije beschikking hadden is echter gedurende de laatste decennia gestaag afgenomen door de geleidelijke toename van menselijke bewoning, en de laatste jaren is de populatie bijna geheel uitgeroeid. Het gevolg was dat de landschappelijke waarde van het gebied achteruit ging, aldus Laws,Parker&Johnstone 1970.
Onderzoek in dit gebied was erop gericht adviezen te geven over de noodzakelijke ingrepen om de degeneratie van het gebied stop te zetten of liever nog terug te draaien.
Wat werd er bekend over de olifanten ?
De olifant is een tamelijk ongespecialiseerde herbivoor (Laws 1970), hij weet zich in veel verschillende habitats te handhaven. De enige restriktie is eigenlijk dat er drinkplaatsen bereikbaar moeten zijn. Dit wil niet zeggen dat olifanten geen voedselvoorkeur hebben. Aan de hand van faecesanalyse is voor verschillende populaties de samenstelling van het menu nagegaan.
Aangezien een volwassen olifant dagelijks ongeveer 200 kg plantaardig materiaal dient te konsumeren is het begrijpelijk dat de beschikbaarheid van planten een bepalende faktor is voor het uiteindelijke menu. In een grasland wordt voornamelijk gras gegeten, terwijl in het bos veel browsemateriaal gegeten wordt. De verschillen bleken bij de vergelijking van twee vegetatietypes in Uganda. In een vegetatie met lang gras bestond 75% van de konsumptie uit grassen. In een vegetatie met kort gras en struikgewas bestond het maal voor ongeveer 55% uit gras, maar werd daarnaast ook ruim 20% browsemateriaal en 25% kruiden gegeten (Laws/Parker/Johnstone 1970).
Gedurende het seizoen was een verschuiving in de voedselkeuze waarneembaar. In de droge periode zocht de olifant meer browsemateriaal dan in de overige seizoenen.
De konklusie was dat het optimale olifantendieet voor ongeveer 50% uit grassen bestaat en voor de rest uit kruiden en browsemateriaal.
Indien het optimale dieet niet beschikbaar is kan de olifant zich desondanks wel met andere vegetatie redden. In het Bunyoro distrikt werd bv. gesignaleerd dat olifanten in het begin van het regenseizoen heel veel gras aten. Daarnaast werd veel boombast gegeten. Laws,Parker en Johnstone konkludeerden dat de snelgroeiende grassen wel in de eiwitbehoefte konden voorzien, maar dat de verhouding eiwit/vezelrijk materiaal niet geschikt was voor een goede vertering. Door het schillen van bomen kon het gehalte aan vezels aangevuld worden. Misschien heeft ook het hogere Calcium-gehalte van houtachtig materiaal met het schilgedrag te maken, alhoewel bij geen van de populaties Ca-deficientie is aangetoond.
Zolang de graasdruk in een gebied niet te hoog wordt zijn dergelijke menuaanpassingen mogelijk. Maar wanneer de draagkracht van het gehele gebied wordt overschreden (zoals in het Bunyoro distrikt het geval was) raakt de olifantenpopulatie ondervoed en verandert het gedragspatroon.
De grootste olifantendichtheid (en de grootste menselijke invloed) was in de periferie van het olifantenareaal te vinden. Terwijl het gebruikelijk is dat olifanten in kleine familiegroepen rondtrekken, bestaande uit zo'n 6 a 8 dieren, zijn in de sterk verstoorde gebieden extreem grote kuddes gevonden, soms bestaande uit een paar honderd dieren (Laws 1970). Dit had verstrekkende gevolgen voor de vegetatie. In korte tijd werden grote gebieden volledig kaal gevreten. Bovendien werd door zo'n grote kudde meer gelopen, de bodem sterker samengeperst en grote delen van de vegetatie vertrapt. De invloed van 500 olifanten in 10 dagen was veel desastreuzer dan die van 10 olifanten in 500 dagen (Laws 1970).

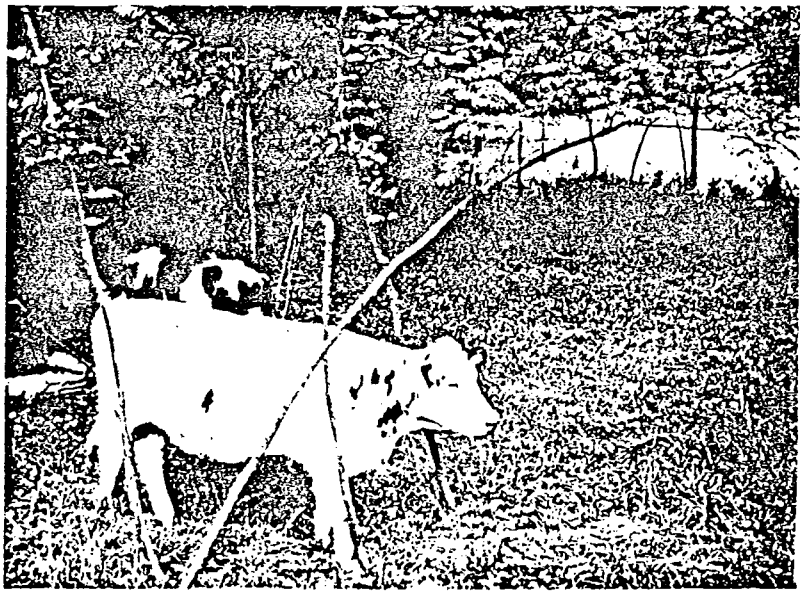
Wat zijn de gevolgen voor de vegetatiestruktuur ?
De oorspronkelijke vegetatie van het Bunyoro distrikt is gedeeltelijk verdwenen. In het zuiden, het sterkst begraasde gebied is bos overgegaan in grasland, dit is ondermeer te zien aan de dode boomstronken die zich daar nog in het grasland bevinden.
In het iets minder intensief begraasde deel is veel gemengd bos overgegaan in monotoon 'Cynometra-bos'.

Hoe verloopt zo'n veranderingsproces ?
De olifanten hebben voor een deel browsemateriaal nodig. De voorkeur gaat daarbij uit naar de jonge takken en pas ontkiemde zaailingen. De ondergroei wordt systematisch verwijderd. Wat oudere bomen waar bast vanaf is geschraapt zijn gevoeliger voor infekties. Hier en daar ontstaan open plekken. In het zo ontstane milieu kunnen zich vele grassen vestigen. Daar komt nog bij dat grassen beter bestand zijn tegen de regelmatig voorkomende branden, en het bos vergrast langzamerhand.

Wat betekent dit voor het Bunyoro distrikt in konkreto ?
Om te voorkomen dat het bos zich ontwikkelde naar een eenvormige Cynometra-climax zijn regelmatig open plekken gekreeerd om jonge zaailingen te laten kiemen. Een geschikte methode wanneer er niet zoveel olifanten in het gebied zouden voorkomen. De jonge regeneratiezones leveren hen een goed voedselaanbod, jong eiwitrijk browsemateriaal ! Waar voorheen nog regelmatig bomen geschild moesten worden om voldoende vezels met het voedsel op te nemen is dat niet meer nodig. Stoppen van schilaktiviteit is inderdaad gekonstateerd (Laws 1970).
Alleen, de (niet-gewenste) Cynometra's worden door de olifanten gemeden, en er ontstaat juist een monotoon Cynometra-bos.
Aan de randen van het bos, waar de mate van begrazing het hoogst is, verdwijnt ook het Cynometra-bos. De ondergroei wordt het eerst verwijderd en maakt plaats voor grassen en kruiden, na verloop van tijd blijft er alleen graslandvegetatie over met wat dode boomstronken.
Laws' advies voor het Bunyoro distrikt was; De olifantenpopulatie moet op een verantwoorde wijze worden teruggebracht tot zodanige aantallen dat de draagkracht niet langer overschreden wordt. Wanneer daarbij ook de branden beperkt kunnen worden is er nog enige hoop op het in stand houden van een gevarieerde, bosrijke vegetatie.
Smart, Hatton en Spence (1985) hebben uitgezocht wat de effekten zijn van het verwijderen van de olifanten.
Na een periode van 14 jaar was er al duidelijk sprake van bosregeneratie, zowel in de bospercelen als in het grasland. Dit bevestigde de importantie van herbivoren, in dit geval olifanten, voor de verjonging in bospercelen.
Op percelen waar nog een redelijk deel van de oorspronkelijke vegetatie was overgebleven op het moment van instellen van een exclosure was een geleidelijke terugkeer naar het oorspronkelijke gevarieerde boslandschap waar te nemen.
Daarentegen waren er ook percelen waar het verwijderen van olifanten leidde tot het ontstaan van een eenvormig Acacialandschap. Smart, Hatton en Spence waarschuwen n.a.v. deze 'bushencroachment' dat ook onderbegrazing nadelig kan zijn voor het Murchison Falls National Park.
Tijdens de laatste jaren van hun onderzoek was er al sprake van een sterke afname van de olifantenpopulatie (Die gedurende het bewind van Amin alleen maar erger is geworden) en over het hele gebied begon de Acacia-invasie al.
Om de gevarieerde bosvegetatie in het Bunyoro distrikt, en vooral in het Murchison Falls National Park te behouden en weer uit te breiden, zal een middenweg tussen overbegrazing en onderbegrazing vastgesteld moeten worden. De abrupte veranderingen in de laatste jaren hebben echter al een aantal grote verschuivingen veroorzaakt, die in ieder geval niet op korte termijn weer te herstellen zijn.

VOORBEELD 5: Betekent bosbegrazing achteruitgang van het bos ?

In dit voorbeeld over bosbegrazing worden drie meningen gegeven.
- Weber (1986) waarschuwt voor de schadelijke effekten van bosbegrazing
- Adams (1975) is voorstander van bosbegrazing onder bepaalde voorwaarden
- v.d.Veen (1978 en 1985) en Hessels (1978) pleiten voor het terugbrengen van grote grazers in de Nederlandse bossen



Uit: Weber (1986).

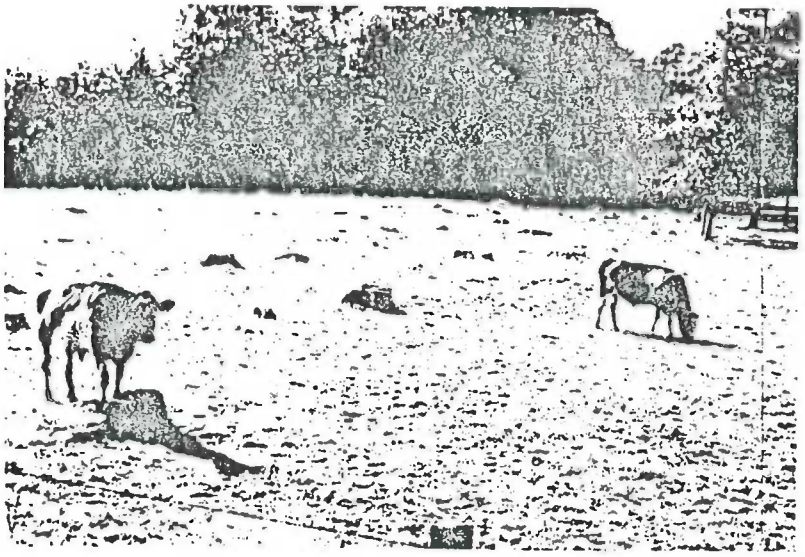
Fig. 3.10: Beginnende beweiding van een bos, kruidenlaag en jonge scheuten worden gegeten, struiken worden afgebroken (Bramsche-Achmer, Kreis Osnabruck).

Weber is een duidelijke tegenstander van bosbegrazing. De titel van zijn artikel geeft die mening al duidelijk weer, nl. 'Waldumwandlung durch Beweidung in Niedersachsen'.
Weber beschrijft in dit artikel hoe bospercelen die bij graasweiden zijn betrokken geleidelijk kleiner worden en onderdeel van het weiland worden.
Weber waarschuwt voor het volgende proces:
Zo gauw de hekken rondom een bosperceel zijn weggehaald zal het vee beginnen de kruidlaag weg te vreten. Jonge bomen moeten het ook ontgelden en struiken knappen af (fig 3.10). Alle bladeren binnen het bereik van de beesten worden opgegeten. De koeien richten zich daarbij regelmatig tegen de stammen op om zoveel mogelijk bladeren te bereiken.
Aangezien de koeien regelmatig heen en weer lopen tussen de weide en het bos worden bosvreemde planten mee het bos ingevoerd, de bosbodem vergrast (fig 3.11). Mestdepositie door het vee en kunstmatige bemesting door de veehouder verhoogt het aandeel nitrofiele soorten in de ondergroei (Stellaria media, Poa trivialis). Het bos in deze fase bestaat uit oude bomen (verjonging vindt immers niet meer plaats) met een weilandvegetatie als ondergroei.
Door betreding worden boomvoeten en boomwortels beschadigd. De koeien schuren hun horens langs de stammen. De beschadigde bomen zijn gevoeliger voor infekties, de een na de ander wordt ziek en gaat dood. De zieke bomen worden gekapt, het bos wordt uitgedund (fig 3.11).
De vegetatie wordt steeds opener tot uiteindelijk een graslandvegetatie is gekreeerd waarin alleen de oude boomstronken nog aan het bosverleden herinneren (fig 3.12).

Weber waarschuwt dat deze sluipende bosvernietiging onverminderd doorgaat. Hij hekelt daarbij een proces uit 1985. In de uitspraak door de rechtbank werd gezegd: "Men hoeft niet te vrezen voor het eten van loof door vee omdat de koeien de kronen van de hoge bomen niet kunnen bereiken. Van geleidelijke bosomvorming tot weidelandschap kan dus geen sprake zijn."

Fig. 3.11: Door vee gebruikt bos met voor een deel afgestorven bomen en bos-vreemde grasland ondergroei. (Bramsche-Achmer, Kreis Osnabruck).

Uit: Weber (1986).



Uit: Weber (1986).

Fig. 3.12: Eindstadium van bosverandering in weide. Alleen boomstompen herinneren nog aan het bosverleden. (Bramsche-Pente, Kreis Osnabruck).

Adams (1975) benadrukt de verschillende inzichten ten aanzien van bosbegrazing. Aan de ene kant wilde men graag grazers in het bos omdat bosproduktie op zich niet erg winstgevend is, een tweeledig gebruik van bospercelen is financieel voordeliger. De begrazing mag echter geen schade aan het bos toebrengen. De bosproduktie moet wel gehandhaafd blijven.
Adams geeft een overzicht van de mogelijke effekten van bosbegrazing. Hij heeft alleen koeien en schapen in zijn onderzoek betrokken. Geiten werden bij voorbaat als potentiele bosbegrazers uitgesloten omdat browsemateriaal een groot deel van hun voedselpakket uitmaakt.
Tussen koeien en schapen zijn een aantal grote verschillen;

* Schapen richten de meeste schade aan in loofbossen. Hun menu bestaat voor een deel uit browsemateriaal. Jonge bomen worden totaal opgegeten, oudere bomen beschadigd.
* Koeien richten meer schade aan in coniferenbossen. Deze dieren zijn zwaarder dan schapen. De destruktieve werking moet vooral gezocht worden in het vertrappen van bodemvegetatie en wortels en in het samenpersen van de bodem.

Adams geeft aan dat de schade te beperken is door de kudde buiten te sluiten tot de bomen boven browsehoogte zijn gekomen. De weinige soorten die niet bebrowsed worden, zijn de 'zeer onsmakelijke', bv. de Sitka-spar (Picea sitchensis).
Verder moet er rekening mee worden gehouden dat: de kudde niet te groot mag zijn (of worden), daar moet kontrole op uitgeoefend worden, en dat bos met vochtige bodem niet geschikt is voor begrazing. De aanwezigheid van vee heeft dan te veel invloed op de bodemgesteldheid.
Maar, wanneer in een geschikt bos een beperkt aantal herbivoren wordt toegelaten kan dit zelfs voordelen voor de vegetatie opleveren, aldus Adams. Doordat in eerste instantie de ondergroei wordt verwijderd blijft er minder brandbaar materiaal over. De vuurresistentie van het bos wordt groter.

In Nederland gaan er steeds meer stemmen op om bosbeheer minder kunstmatig uit te voeren, door (her)introduktie van grote herbivoren. Een aantal graasexperimenten zijn al begonnen:

- Schotse Hooglanders op de Imbosch
- Schotse Hooglanders op de Veluwezoom
- Schotse Hooglanders bij de Oostvaardersplassen
- IJslandse ponies in Baronie Cranendonck

Hessels (1978) en v.d.Veen (1978 en 1985) pleiten nadrukkelijk voor het terugbrengen van grote herbivoren in bosoecosystemen.
Het huidige bos in Nederland is soortenarm en grotendeels van een en dezelfde (jonge) leeftijdskategorie (Hessels). De bossen zijn allen in zeer korte tijd ontstaan op plaatsen waar de mens met kultuurgebruik van de grond is opgehouden. Een dergelijk bos heeft nog wel rekreatieve waarde, maar is voor edukatie en wetenschappelijk onderzoek minder geschikt.
Hessels en v.d.Veen vragen daarom aandacht voor natuurbeheer waarmee een meer natuurlijk bos is te kreeren. Daarvoor moet geprobeerd worden oecologische relaties te herstellen zodat natuurlijke processen ongestoord kunnen verlopen (v.d.Veen 1978).
Aangezien in Nederland bos een potentiele klimaxvegetatie is moet herstel van oorspronkelijke relaties, inklusief herbivoren en carnivoren een natuurlijk bos mogelijk maken (Hessels 1978). Volgens v.d.Veen (1985) is het daarbij noodzakelijk dat houtproduktie en natuurbeheer gescheiden worden."In een natuurlijk bos vindt geen afvoer plaats".

Er is door de mens wel geprobeerd de natuurlijke processen na te bootsen, zie schema 3.2.

natuurlijke processen equivalenten	door de mens bedachte
natuurlijke verjonging	aanplant
natuurlijke sterfte	vellen en afvoeren
begrazing	maaien
predatie	jagen

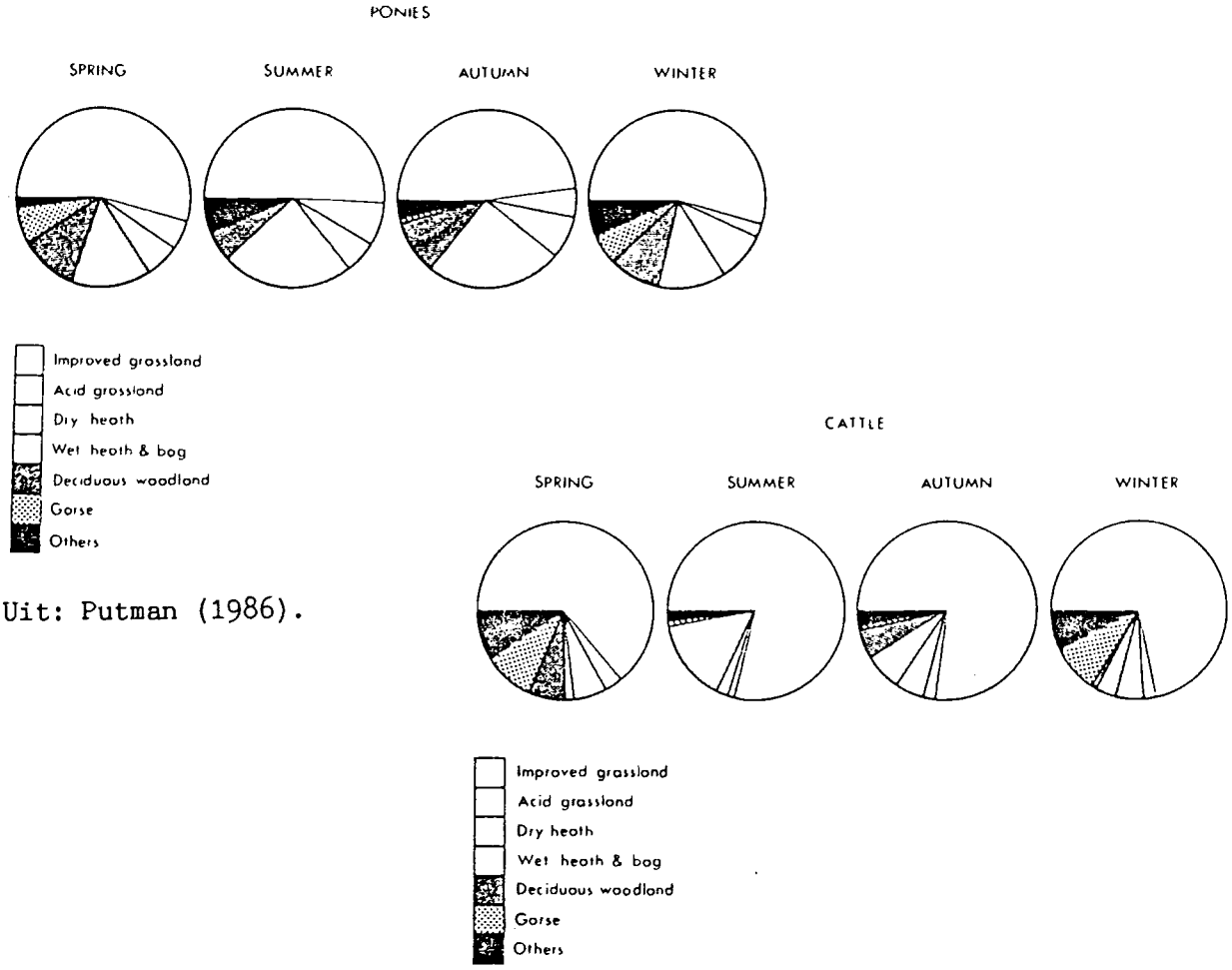
Schema 3.2: Door de mens bedachte equivalenten voor natuurlijke processen (v.d.Veen 1985).

maar er is nog nooit een volwaardige equivalent gevonden voor bv. de grote herbivoren die "overal iets anders doen, maar wel telkens hetzelfde " (Thalen 1984).
V.d.Veen (1985) noemt grote herbivoren struktuurvormers bij uitstek en komt tot onderstaande konklusie;
Herbivore megafauna speelt een essentiele rol bij de vorming van de natuurlijke vegetatiestruktuur. Daarbij is altijd sprake van een mozaiek van grotere en kleinere open plekken, struwelen en grotere of kleinere arealen halfopen en gesloten bos. De ontwikkeling naar een relatief eenvormige klimaxvegetatie blijkt door de grote herbivoren voortdurend te worden onderbroken.
Volgens v.d.Veen is voor de omvorming van het huidige bos tot een meer natuurlijk bos in eerste instantie een rol weggelegd voor graseters als rund en en paard, maar daarna worden browsers als edelhert en damhert belangrijker. Die kunnen dichtgroeien van het bos voorkomen. Successie wordt op deze manier wat vertraagd, maar uiteindelijk kan een soortenrijk bos, evenwichtig van leeftijdsopbouw, ook op Nederlands grondgebied voorkomen.

Het lijkt vreemd, in Duitsland verdwijnen bossen door begrazing, terwijl in Nederland juist bos ontstaat met behulp van herbivoren.
Toch is dit niet helemaal in tegenspraak met elkaar. Ook in Nederland worden herbivoren ingezet om in het bos voedsel te zoeken. Dezelfde processen; wegeten van de ondergroei, afknabbelen van topscheuten en remmen van de generatieve reproduktie treden op.
De dichtheid beesten wordt echter streng in de gaten gehouden. In alle experimenten is sprake van extensief beheer (v.d.Veen en v.Wieren 1980).
Weber spreekt echter niet over aantallen grazers in het bos, maar aangezien de boeren het bos bij de weide betrekken om meer voedsel te kunnen bieden is het aannemelijk dat de grazerskoncentratie vrij hoog is.
Vreemd in het artikel van Weber is, dat hij de koeien zo'n belangrijke rol in het eten van loof toebedeelt. Zowel Adams als v.d.Veen en v.Wieren beschrijven koeien als specifieke graseters. In Nederland worden zelfs speciaal oerrassen als Heckrunderen en Schotse Hooglanders ingevoerd omdat die ook een browserol kunnen vervullen.
Een verschil tussen de standpunten van v.d.Veen en Adams zit in het al of niet kombineren van bosbehoud en bosproduktie. Dit wordt veroorzaakt door verschillen in doelstellingen. Adams wenst een kombinatie van bosproduktie en gezonde grazers, het streven is naar zo hoog mogelijke opbrengsten. V.d.Veen wil een gevarieerde bosvegetatie kreeren waarbij hoogstens getracht wordt de beheerskosten op de lange duur enigszins te kunnen drukken.

VOORBEELD 6: Het seizoen

Het is moeilijk voorbeelden te vinden waarin de effekten van begrazing naar seizoen uitgesplitst zijn. In het vergelijkend onderzoek tussen paarden en koeien in het New Forest (zie ook voorbeeld 3) doet Putman wel een aantal uitspraken waaruit blijkt dat hij veel belang hecht aan het seizoen waarin de begrazing plaatsvindt. De aanbevelingen die hij doet ten aanzien van toekomstig beheer hebben vooral op geringe voedselbeschikbaarheid in de winterperiode betrekking.
De voedselkonsumptie van zowel ponies als koeien varieerde gedurende het jaar. In fig 3.6 en 3.7 is de aanwezigheid op de verschillende vegetatietypes gedurende het jaar uitgezet en in fig 3.13 is per seizoen de aanwezigheid in verschillende vegetatietypes uitgesplitst.
Fig 3.8 toont de verschillen in konsumptie van een aantal soorten gedurende een jaar, vastgesteld met behulp van een analyse van de faeces. De koeien blijven zoveel mogelijk op grasland, en blijven het hele jaar voornamelijk grassen konsumeren. Een lichte toename van heidekonsumptie in de winterperiode is aangetoond.



Uit: Putman (1986).

Fig. 3.13: Gebruik van de verschillende vegetatietypes door ponies en vee, uitgezet per seizoen.

De verschuivingen bij de ponies zijn veel groter. Een piek van graskonsumptie ligt in de maanden mei, juni en juli waarbij de grassen ongeveer 90% van de totale konsumptie uitmaken. Terwijl in de maanden januari, februari en maart het menu voor slechts ongeveer 40% uit grassen bestaat en er verder veel boombladeren, mos en varens gegeten worden.
De verschuivingen zijn verklaarbaar met de vegetatiegroei. In het groeiseizoen zijn de verbeterde graslanden door de ponies erg kort gehouden, de groei werd op de voet gevolgd. Buiten het groeiseizoen is op die zones nauwelijks meer voedsel te vinden, de reserves bevinden zich in de latrinezones en in de minder geapprecieerde vegetatietypes.
De koeien zijn specifieke grazers en zijn genoodzaakt toch gras te blijven eten, de ponies kunnen hun menu aanvullen met meer browsesoorten. De ponies gaan in de winterperiode er bovendien toe over om ook in hun eigen latrinezones voedsel te zoeken. Daardoor worden de ontstane mikropatronen weer teniet gedaan.
Putmans aanbevelingen voor geschikt beheer in het New Forest hebben betrekking op de slechte voedselvoorziening in de winterperiode.
In het verleden heeft men de herbivoren regelmatig bijgevoederd in de winter. Voor het vee is dat een uitstekend alternatief. Het is een aanvulling op hun toch wat karig wintermenu.
Bij ponies is echter een gedragsverandering waar te nemen die de verdere voedselkonsumptie beinvloedt. De ponies blijven rondhangen in het bijvoedergebied, ook wanneer daar verder geen geschikt voedsel beschikbaar is. Ze blijven wachten op de volgende bijvoederbeurt in plaats van terug te keren naar terreingedeelten waar ze zelf nog voedsel kunnen vinden. De bijvoedering wordt totale voedselvoorziening.
Putman adviseert niet meer bij te voederen, maar daarvoor in de plaats de winterreserves in het gebied te verhogen. Hij verwacht dat dit mogelijk is door de hoogproduktieve graslanden in het groeiseizoen enige tijd voor herbivoren af te schermen. In de overige terreingedeelten is in die periode voldoende voedsel van goede kwaliteit te vinden dat met het huidige beheer niet benut wordt.
Als de graslanden na het groeiseizoen weer opengesteld worden is daar nog voldoende vegetatie over voor de konsumptie in het naseizoen, en hele gebied wordt op die manier ook gelijkmatiger begraasd.
De vraag is echter of Putmans advies ook op de lange duur geschikt is voor het natuurgebied het New Forest. Kunstmatig wordt de graasdichtheid op de minder-graasresistente terreinen verhoogd, de kans is groot dat daardoor de variatie binnen het gebied achteruit gaat.

HOOFDSTUK 4 MODELVORMING

De verschillende begrazingsexperimenten tonen de invloed van herbivoren op de vegetatiestruktuur duidelijk aan. De kennis over de belangrijkste processen in die wisselwerking wordt bovendien steeds groter. De meeste behoefte bestaat nu naar betrouwbare voorspellingen over de ontwikkelingen in de toekomst. Om gericht met begrazing te kunnen manipuleren wil men weten hoeveel en welke herbivoren men op een bepaald terein moet laten grazen en browsen om de uiteindelijke doelstellingen te bereiken. Vandaar dat er veel aandacht aan simulatiemodellen wordt besteed. De komplexe interakties tussen herbivoren en vegetatie worden nagebootst met wiskundige relaties en de verwachte veranderingen over een lange reeks van jaren worden m.b.v. grafieken weergegeven.
Er zijn reeds meerdere begrazingsmodellen beschikbaar (RIN/RUG/RIJP/LH 1984), maar verdere ontwikkelingen van de bestaande en eventuele nieuwe modellen is druk gaande.

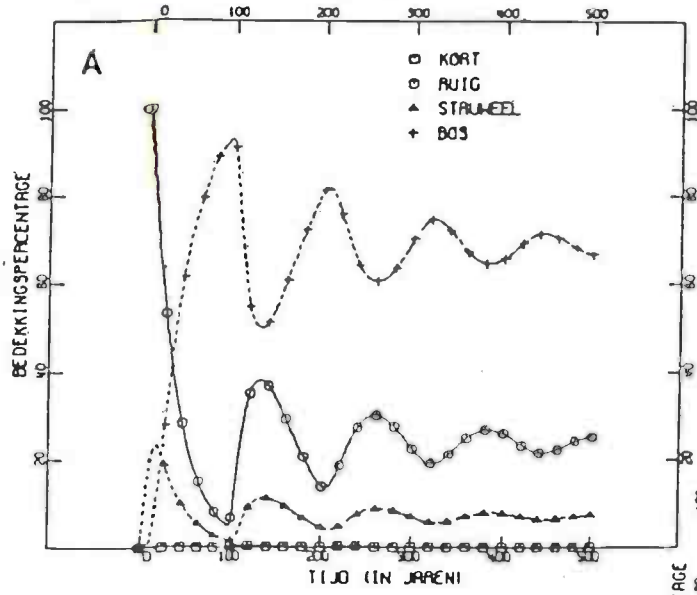
In deze skriptie wil ik enige aandacht besteden aan de modellen van Lotz en Poorter (1983) aangezien die zich vooral gericht hebben op veranderingen in de vegetatiestruktuur.
Zij hebben een drietal modellen opgesteld. Twee matrixmodellen, MAT1 een lineair matrixmodel en MAT2 een niet-lineair matrixmodel. Deze beide modellen zijn beschrijvend van aard. Het derde model, PROCOS is een verklarend model.
De resultaten die met PROCOS behaald worden vertonen grote overlap met de verklaringen die het literatuuronderzoek voor deze skriptie opgeleverd hebben. Vandaar een nadere beschouwing van dat model.

Lotz en Poorter gebruiken vier vegetatiestruktuurtypes;
- kort (kruidachtig 0-25 cm)
- ruig (kruidachtig > 25 cm)
- struweel (<2 m, houtig)
- bos (>2 m, houtig)

Deze struktuurtypes worden verder onderverdeeld in een aantal ontwikkelingsstadia die in elkaar over kunnen gaan. De biomassa van zo'n ontwikkelingsstadium wordt opnieuw opgesplitst, nl. in de kategorien ; jong-,oud- en dood materiaal.
De grazers worden over deze verschillende types verdeeld aan de hand van voorkeuren en beschikbaarheid van de vegetatie.
De invloed van de grazers wordt gesimuleerd met behulp van aanwezigheid, en niet met bv. konsumptie. Dit heeft als voordeel dat experimentele gegevens eenvoudiger te verzamelen zijn, en bovendien dat gedragingen als lopen, bemesten en rusten niet als aparte parameters in het model ingebracht hoeven te worden.
Groei, afbraak en konsumptie van plantaardig materiaal doet de biomassa van de verschillende ontwikkelingsstadia veranderen. De balans wordt opgemaakt, toename betekent overgang naar een volgend ontwikelingsstadium en afname wordt als overgang naar een lager ontwikkelingsstadium weergegeven. Hierbij wordt rekening gehouden met faktoren als: de verhouding levend materiaal - dood materiaal in de uitgangssituatie, de maximale relatieve groeisnelheid en de tijd van het jaar.
Voor wat betreft de grazers worden parameters ingevuld voor o.a. de soort grazer, de aantallen en de preferentie voor de verschillende struktuurtypes.

In de figuren 4.1 a en b zijn de resultaten van een PROCOSsimulatie weergegeven.
Fig. 4.1.a toont de vegetatieveranderingen in een niet-begraasd gebied. De uitgangssituatie was een korte kruidenvegetatie. De bedekkingspercentages voor de vier struktuurtypes is voor een periode van 500 jaar weergegeven.
Fig. 4.1.b is een simulatie met dezelfde uitgangssituatie, maar nu met een graasdichtheid van 0,5 schapen per ha.

De verschillen zijn duidelijk. Terwijl in fig. 4.1. a een uitdovende golfbeweging is te zien (die na ongeveer 1300 jaar resulteert in een evenwichtssituatie) is in fig. 4.1.b een cyclisch verloop van vegetatieveranderingen zichtbaar die niet of nauwelijks gedempt is.
De verklaring die Lotz en Poorter hiervoor geven is : Het bos produceert onvoldoende geschikte biomassa voor de schapen. Bij uitbreiding van het bosareaal zal de graasdruk op de rest van de vegetatie toenemen. De oppervlakte kruiden wordt kleiner, vestiging van nieuw struweel neemt af. Het al aanwezige struweel kan niet doorgroeien door de sterke ontbladering. Deze situatie blijft duren tot een gedeelte van het bos af gaat sterven. Dan wordt het tweede deel van de cyclus ingezet.
Deze verklaring berust dus op een selektieve voorkeur voor de kruidenvegetatie, en het jonge houtige materiaal.



Uit: Lotz & Poorter (1983).

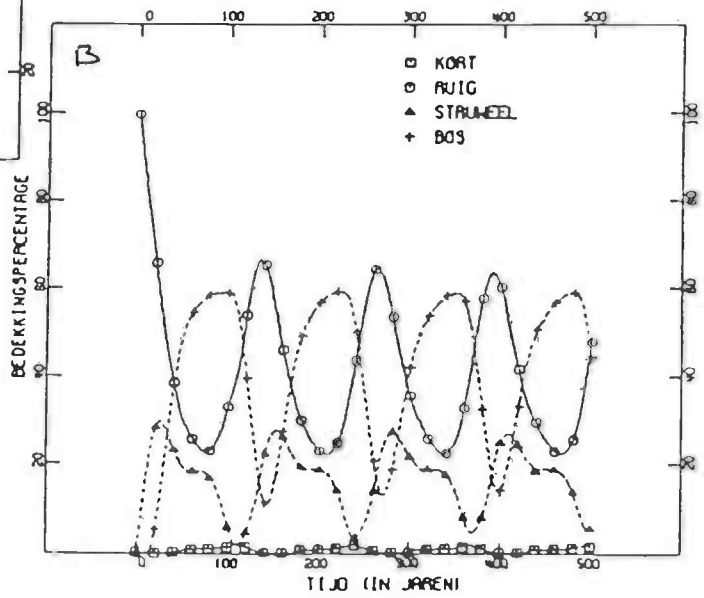


Fig. 4.1: Simulatie van de vegetatieontwikkeling met PROCOS.
A. Het verloop van het aandeel van kort, ruig, struweel en bos in de tijd zonder grazers
B. Het verloop van de aandelen van de struktuurtypes met een graasdichtheid van 0,5 schapen per ha.

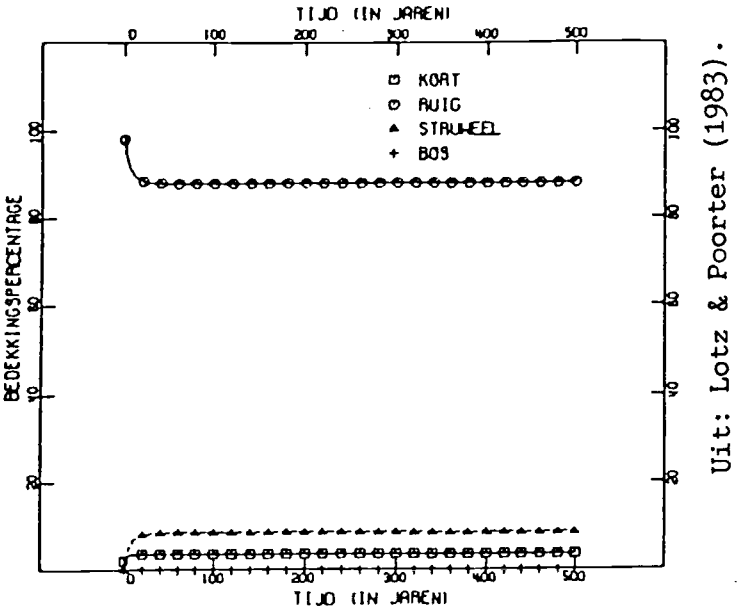


Fig. 4.2: Zelfde uitgangssituatie als in fig. 4.1, maar nu een PROCOS-simulatie met een graasdichtheid van 1 schaap per ha.

Fig. 4.2 toont dezelfde situatie nog een keer, maar nu met een twee keer zo hoge graasdichtheid, dus 1 schaap per ha. Deze graasdichtheid blijkt al zo hoog te zijn dat doorgroeien van struweel naar bos volledig voorkomen wordt. Al na 30 jaar is een evenwichtssituatie ingesteld waarin de vegetatie voornamelijk uit het struktuurtype 'kort' bestaat. De invloed van de mate van begrazing is overduidelijk.
Bij simulaties met nog hogere graasdichtheden bleek dat de maximale bezetting, waarbij alle dieren het gehele jaar door in hun voedselbehoefte konden voorzien al bij 3 schapen per ha. lag. De jaarlijkse konsumptie bedraagt in dat geval echter slechts 1/3 van de totale produktie. Het voedselaanbod in de winter was de beperkende faktor.
Het belang van de winterperiode bleek nog duidelijker wanneer simulaties werden uitgevoerd waarbij seizoensbegrazing werd vergeleken met jaarrond begrazing. De invloed op de vegetatiestruktuur was veel kleiner wanneer alleen seizoensbegrazing werd toegepast. Vergelijk fig. 4.3 met fig. 4.4.

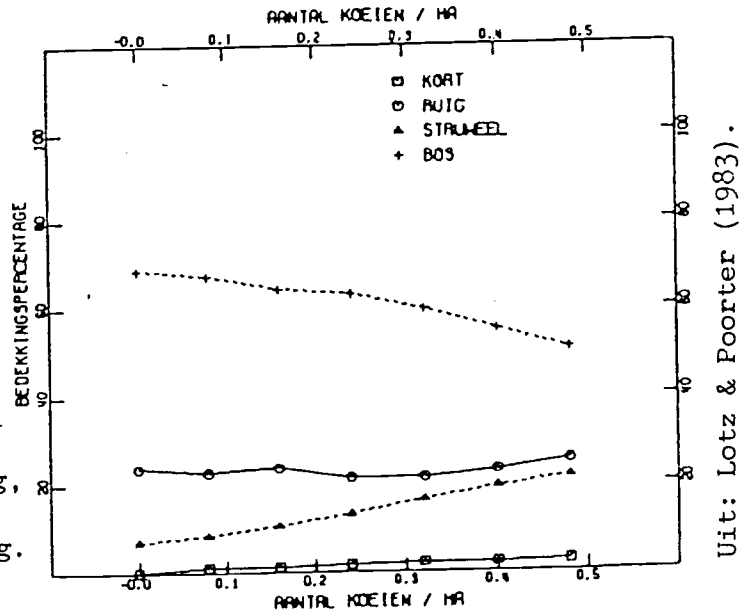


Fig. 4.3: PROCOS-simulatie.
Evenwichtssituaties bij verschil lende dichtheden koeien.
Uitgezet: het aandeel kort, ruig, struweel en bos in begin september bij jaarrond begrazing.

Uit: Lotz & Poorter (1983).

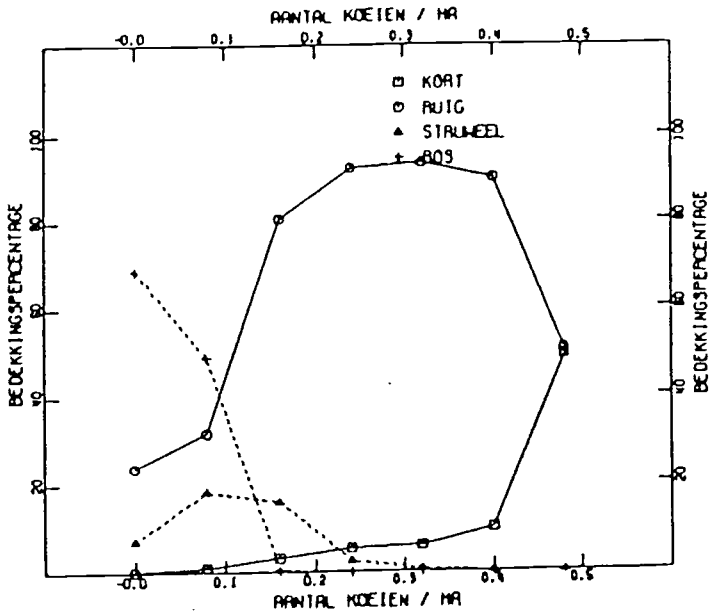


Fig. 4.4: PROCOS-simulatie bij verschillende dichtheden koeien, waarbij alleen seizoensbegrazing van mei tot september is toegepast (verder als bij fig. 4.3)

De verklaringen met PROCOS komen opvallend sterk overeen met de verklaringen die in hoofdstuk 2 van deze skriptie aan de orde zijn geweest, en die uit een grote hoeveelheid veldexperimenten zijn gekonkludeerd. Dit wijst op een grote betrouwbaarheid van de voorspellingen die met PROCOS worden gedaan.
Er zijn natuurlijk nog altijd verbeteringen mogelijk. Lotz en Poorter geven zelf al een aantal suggesties waarmee het model te perfektioneren is.
Mijns inziens zijn de volgende zes de meest relevante.
1. In PROCOS zijn jong,oud en dood materiaal als aparte kategorien beschikbaar voor de grazer waarbij een korrektiefaktor is aangebracht voor de fraktie dood materiaal. De opname van deze kategorien is echter verschillend, vooral het jonge materiaal is kwalitatief rijker (v.d/Veen en v.Wieren 1980, Bakker/de Leeuw/v.Wieren 1984, Rosen 1982). Wanneer dit in het model ingebouwd wordt is de selektie op jong materiaal (zie ook voorbeelden 1,2 en 3) beter na te bootsen.
2. Binnen PROCOS wordt geen rekening gehouden met ondergroei in bossen. Bij het voorbeeld van bosbegrazing zoals door Weber beschreven bleek echter de relevantie van deze ondergroei. Het kan een belangrijk aandeel in het voedselaanbod zijn, terwijl de ondergroei eveneens zeer belangrijk is voor de sekundaire successie die op afsterven volgt. Het zou goed zijn die ondergroei wel in het model te betrekken.
3. De invloed van de grazer wordt met behulp van aanwezigheid gesimuleerd, waardoor zowel konsumptie als vertrapping in het model ingebracht worden. Meer specifieke effekten echter, zoals bodemverdichting, schuren tegen en schillen van bomen en bemesting worden niet apart beschouwd. Toch zijn van bv. latrinevorming door ponies (voorbeeld 3) of het schillen van bomen door olifanten (voorbeeld 4) wel effekten op de vegetatiestruktuur aangetoond.

4. In de huidige vorm van PROCOS is de groei slechts afhankelijk van de tijd van het jaar en het ontwikkelingsstadium van de plant. Door de verschillende resistentiemechanismen is er echter een groot verschil in de snelheid waarmee hergroei na konsumptie optreedt. Het zou een verbetering van het model zijn wanneer een vertragingsfaktor voor hergroei ingevoerd zou worden die bovendien afhankelijk is van het seizoen.
5. In veel van de uitgevoerde experimenten, zowel als in PROCOS worden slechts de effekten van een soort grazer gekwantificeerd. Het vergelijkend onderzoek van Putman (voorbeeld 3 en 6) laat echter duidelijk zien dat de kombinatie van soorten verschilt van de begrazingseffekten die door een soort veroorzaakt worden. Als die gekombineerde invloed in het model is in te voeren, zijn ook de effekten veroorzaakt door de van nature aanwezige grazers als konijnen en reeen, wiens invloed vaak verwaarloosd wordt, in de simulatie te betrekken.
Dit zou nog verder geperfektioneerd kunnen worden door ook rekening te houden met variabele aantallen gedurende het jaar, of een eventuele afname van graasdichtheid te simuleren wanneer de kwaliteit van het terrein achteruit gaat (dit laatste simuleert het kleiner worden van de grazerspopulatie bij voedseltekorten).
6. Met de modellen van Lotz en Poorter zijn geen uitspraken te doen over de ruimtelijke verdeling van struktuurklassen, terwijl daaraan de eerste struktuurveranderingen zijn waar te nemen (bv. mikropatronen door latrinevorming van paarden, voorbeeld 3). Als dit in een model ingebracht wordt zal de tijd waarna veranderingen waarneembaar zijn korter worden.

Wanneer met simulatiemodellen inderdaad betrouwbare voorspellingen te doen zijn, zullen natuurbeschermingsorganisaties daar veel baat bij ondervinden. Experimenten waarbij de herbivorie niet goed afgestemd is op de doelstellingen kunnen zodanige veranderingen teweeg brengen dat er zeer lange herstelperiodes noodzakelijk zijn.
Goede simulaties kunnen schade aan natuurgebieden voorkomen.

SAMENVATTING

De vegetatiestruktuur in natuurlijke oecosystemen wordt ondermeer bepaald door de aanwezigheid van grote (herkauwende) herbivore zoogdieren.
Er vindt een kontinue wisselwerking plaats tussen de herbivoren aan de ene kant, die konsumeren plantaardig materiaal, deponeren mest en betreden bodem en vegetatie, en de vegetatie aan de andere kant. Voor de vegetatie is belangrijk; de onderlinge konkurrentie, resistentie-mechanismen tegen begrazingseffekten, en de kwaliteitsverschillen tussen soorten en binnen soorten.
Er zijn faktoren aan te geven die met deze relaties interfereren, en zodoende bepalend zijn voor veranderingen in de vegetatiestruktuur.
De drie belangrijkste zijn:
1. De selektiviteit van de herbivoren. Binnen een gevarieerde vegetatie worden niet alle soorten even sterk begraasd, hierdoor kunnen mikropatronen ontstaan. Selektieve voorkeur voor het kwalitatief betere jonge bladmateriaal verstoort de leeftijdsopbouw in een vegetatie en op de lange duur de makrostruktuur.
2. De mate van begrazing. Hoe hoger het aantal aanwezige herbivoren, hoe meer van de plantaardige biomassa gekonsumeerd wordt. Bij erg hoge graasdichtheid zijn de herbivoren genoodzaakt minder selektief te eten om kwantitatief voldoende voedsel te kunnen konsumeren. De soorten die in tweede instantie gekozen worden zijn vaak minder graas-resistent en de vegetatie verandert snel. De termen over- of onderbegrazing zijn alleen in samenhang met een doelstelling voor het terrein te gebruiken.
3. Het seizoen van begrazing. In de periode buiten het groeiseizoen is zowel de kwantiteit als de kwaliteit van het voedsel minder dan in het groeiseizoen. Begrazing in deze periode is daardoor altijd relatief intensief te noemen en zal de vegetatiestruktuur sneller doen wijzigen.
Het effekt van begrazing is in alle gevallen dat successieprocessen afgeremd worden, of zelfs in tegengestelde richting doorlopen.
Om te kunnen manipuleren met de vegetatie is de behoefte aan voorspellende modellen groot. Het verklarend model PROCOS van Lotz en Poorter is zo'n model waarvan de resultaten vrij goed overeenkomen met veldexperimenten. Verbeteringen blijven echter altijd mogelijk.

LITERATUUR

ADAMS,N.(1975) - Sheep and cattle grazing in forests: a review. J.appl.Ecol.12:143-152.

ARNOLD,G.W.(1964) - Factors within plant associations affecting behaviour and performance of grazing animals. CRISP,D.J.(ed); Grazing in terrestrial and marine environments. Symposium of the British Ecological Society, Bangor 11-14 April 1962. Blackwell Scientific Publications, Oxford. Pag:133-154.

BAKKER,J.P.(1978) - Changes in a salt-marsh vegetation as a result of grazing and mowing - a five-year study of permanent plots. Vegetatio 38:77-87.

BAKKER,J.P.;de LEEUW;S.E.v.WIEREN(1984) - Micro-patterns in grassland vegetation created and sustained by sheep-grazing. Vegetatio 55:153-161.

BALAKRISHNAN,M.& P.S.EASA(1986) - Habitai preferences of the larger mammals in the Parambikulam Wildlife Sanctuary, Kerala, India. Biol.Cons.37:191-200.

BELSKY,A.J.(1985) - Long-term vegetation monitoring in the Serengeti National Park, Tanzania. J.appl.Ec 22:449-460.

BELSKY,A.J.(1986) - Revegetation of artificial disturbances in grasslands of the Serengeti National Park, Tanzania. I:Colonization of grazed and ungrazed plots. J.Ecol.74:419-437.

BUECHNER, H.K.& H.C.DAWKINS(1961) - Vegetation changes induced by elephants and fire in Murchison Falls National Park, Uganda. Ecology 42:752-766.

BULLOCK,D.J.(1985) - Annual diets of hill sheep and feral goats in Southern Scotland. J.appl.Ec 22:423-433.

CRAWLEY,M.J.(1983) - Herbivory; The dynamics of animal-plant-interactions. (Studies in Ecology, vol.10). Blackwell Scientific Publications, Oxford.

CRISP,M.D.& R.T.LANGE(1976) - Age structure, distribution and survival under grazing of the arid-zone shrub:Acacia burkittii. Oikos 27: 86-92.

DALE,D.& T.WEAVER(1974) - Trampling effects on vegetation of the trail corridors of North Rockey Mountain Forests. J.appl.Ecol.11:767-772.

DROST,H.J.(1986) - Begrazingsonderzoek in de Oostvaardersplassen; Runderen in het riet. Landbouwkundig tijdschrift 98(5):25-28.

DUFFEY,E.;M.G.MORRIS;J.SHEAIL et al(1974) - Grassland ecology and wildlife management. Chapman and Hall,London.

FRELICH,L.E.& C.G.LORIMER(1985) - Current and predicted long-term effects of deer browsing in Hemlock forests in Michigan USA. Biol.Cons.34: 99-120).

GADE,A.E.& F.D.PROVENZA(1986) - Nutrition of sheep grazing crested wheatgrass versus wheatgrass-shrub pastures during winter. J. Range Manage.39:527-530.

GRANT,S.A.;G.R.BOLTON;L.TORVELL(1985) - The responses of blanket bog vegetation to controlled grazing by hill sheep. J.appl.Ecol.22:739-751.

GRANT,S.A.;W.J.HAMILTON;C.SOUTER(1981) - The responses of heather dominated vegetation in north-east Scotland to grazing by red deer. J.Ecol.69:189-204.

GRIME,J.P.(1979) - Plant strategies and vegetation processes. J.L.Wiley, London.

GUDMUNDSSON,O(1986)(ed) - Grazing research at northern latitudes. Plenum Press, New York.

HEADY, H.F.(1975) - Rangeland management. I:Grazing animals as ecological factors. Mc.Graw-Hill Book Company USA.
HEAL,O.W.& D.F.PERKINS(1978)(ed) - Production ecology of British moors and montana grasslands. Ecological Studies 27. Springer,Berlin.
HEERDT,G.N.J.ter;A.SCHUTTER;J.P.BAKKER(1986) - Veranderingen in de graslandvegetatie van 10 jaar beweiden. Het Westerholt VII. De Levende Natuur 86:145-149.
HELLE,T.& J.ASPI(1983) - Effects of wintergrazing by reindeer on vegetation. Oikos 40:337-343.
HESSELS,P.L.(1978) - Naar meer natuurlijk bos; een lange weg. Natuur & Milieu 78/5:15-21.
HILLIGERS,H.P.M.(1984) - Begrazing met mergellandschapen in Zuid-Limburg. De Levende Natuur 85:178-184.
HOLMES,W.(1980)(ed) - Grass its production and utilization. Grazing management. Published for the British Grassland Society by Blackwell Scientific, Oxford.
HOUSTON, (1971) - Ecosystems of national parks. Science 172:648-651.
KUIPER,P.J.C.& A.QUISPEL(1983) - Oecologische fysiologie. QUISPEL,A.& D.STEGWEE (red.)-Plantenfysiologie. Pag.407-463. Bohn,Scheltema & Holkema, Utrecht/Antwerpen.
LAWS,R.M.(1970) - Elephants as agents of habitat and landscape change in East Africa. Oikos 21:1-15.
LAWS,R.M.;I.S.C.PARKER;R.C.B.JOHNSTONE(1970) - Elephants and habitats in North Bunyoro, Uganda. E.Afr.Wildl.J.8:163-180.
LONG,K.R.;R.S.KALMBACHER;F.G.MARTIN(1986) - Effect of season and regrazing on diet quality of burned florida range. J. Range Manage. 39:518-521.
LOTZ,B,& H.POORTER(1983) - Natuurtechnische begrazing. Een aanzet tot een modelmatige benadering. RIN-rapport 83/2. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum.
McARTHUR,R.H.& E.O.WILSON(1967) - The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
McNAUGHTON,S.J.(1979) - Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. Am.Nat.113:691-703.
NUMATA,Dr.M.(1979)(ed) - Ecology of grasslands and bamboolands in the world. Dr.W.Junk bv Publishers The Hague-Boston-London.
OOSTERVELD,P.(1975) - Beheer en ontwikkeling van natuurreservaten door begrazing. Natuur & Landschap 29:162-171.
OOSTERVELD,P.(1976) - Integratie van voormalige landbouwgronden door middel van een extensief graasbeheer met IJslandse Pony's in de Baronie Cranendonck. Contactbl.Oec.12:99-109.
OWEN.D.F.& R.G.WIEGERT(1976) - Do consumers maximize plant fitness ? Oikos 27:488-498.
OWEN,D.F.(1980) - How plants may benefit from the animals that eat them. Oikos 35:230-235.
PETERKEN,G.F.& C.R.TUBBS(1965) - Woodland regeneration in the New Forest, Hampshire,since 1650. J.appl.Ecol.2:159-170.
PIMM,S.L.(1984) - The complexity and stability of ecosystems. Nature 307: 321-326.
PUTMAN,R.J.;P,J,EDWARDS;R.M.EKINS et al(1983) - The food and feeding behaviour of cattle and ponies in the New Forest, Hampshire. Summary of a study of the inter-relationship between the large herbivores and their environment. Nature Conservancy Council.
PUTMAN,R.J.(1986) - Grazing in temperate ecosystems. Large herbivores and the ecology of the New Forest. Croom Helm Ltd, London & Sydney.
RIN;RUG;LH;RIJP(1984) - Vegetatieveranderingen onder invloed van begrazing: ontwikkeling en toetsing van verklarende en voorspellende modellen. Onderzoeksvoorstellen voor een gezamenlijke BION/STW subsidieaanvraag.

RAUNKIAER,C.(1934) - The life forms of plants and statistical plant geography. Clarendon Press, Oxford.
ROSEN,E.(1982) - Vegetation development and sheep grazing in limestone grasslands of South Oland. Acta Phytogeographica Suecica 72:1-104.
ROSS,B.A.;J.R.BRAY;W.H.MARSHALL(1970) - Effects of long-term deer exclusion on a Pinus resinosa forest in north-central Minnesota. Ecology 51:1088-1093.
RUNGE,F.(1985) - 21-10-8 jahrige Dauerquadratuntersuchungen in aufgelassenen Grunlandereien. SCHREIBER(Hrsg)-Sukzession auf Grunlandbrachen. Vortrage einer Symposiums der Arbeitsgruppe "Sukzessionsforschung auf Dauerflachen" in der Internationalen Vereinigung fur Vegetationskunde (IVV) Stuttgart-Hohenheim 1984. Munstersche Geographische Arbeiten. F.Schoningh-Paderborn.
SMART,N.O.E.;J.C.HATTON;D.U.N.SPENCE(1985) - The effect of long-term exclusion of large herbivores on vegetation in Murchison Falls National Park, Uganda. Biol.Cons.33:229-245.
STAINES,B.W.;J.M.CRISP;T.PARISH(1982) - Differences in the quality of food eaten by red deer (Cervus elaphus) stags and hinds in winter. J.appl.Ecol.19:65-77.
STENSETH,N.C.(1978) - Do grazers maximize individual plant fitness ? Oikos 31:299-306.
THALEN, D.C.P.(1984) - Begrazingsbeheer en begrazingsonderzoek: een ontwikkelingsschets. De Levende Natuur 85:35-40.
VEEN,H.E.v.d.(1978) - Niet alle verticaal groen is natuurbeschermingsgroen. Natuur & Milieu 78/5:11-15.
VEEN,H.E.v.d.(1985) - Natuurontwikkelingsbeleid en bosbegrazing. Landschap 2:14-28.
VEEN,H.E.v.d.& S.E.v.WIEREN(1980) - Van grote grazers, kieskeurige fijnproevers en opportunistische gelegenheidsvreters. Over het gebruik grote herbivoren bij de ontwikkeling en duurzame instandhouding van natuurwaarden. Inst.voor Milieuvraagstukken, V.U.Amsterdam.
WIJNGAARDEN,A.van(1982) - Verarming en verrijking van de zoogdierfauna. Natuur & Milieu 82/12:18-25.
WATKIN,B.R.& R.J.CLEMENTS(1978) - The effects of grazing animals on pastures.
WILSON(ed)-Plant relations in pastures. CSIRO, Melbourne.
WATSON,A.(1983) - Eighteenth century deer numbers and Pine regeneration near Braemar, Scotland. Biol.Cons.25:289-305.
WATT,A.S.(1962) - The effect of excluding rabbits from grassland A (Xerobrometum) in Breckland 1936-1960. J. Ecol.50:181-198.
WEBER,H.E.(1986) - Waldumwandlung durch Beweidung in Niedersachsen. Natur und Landschaft 61:330-333.
WELCH,D.(1985) - Studies in the grazing of heather moorland in north-east Scotland. IV Seed dispersal and plant establishment in dung. J.appl.Ecol.22:461-472.
WERGER,M.J.A.(1979)(ed) - The study of vegetation. Junk, The Hague etc.
WIEREN,S,E,van(1984) - Grazers op de vergraste heide. De Levende Natuur 85:185-187.