

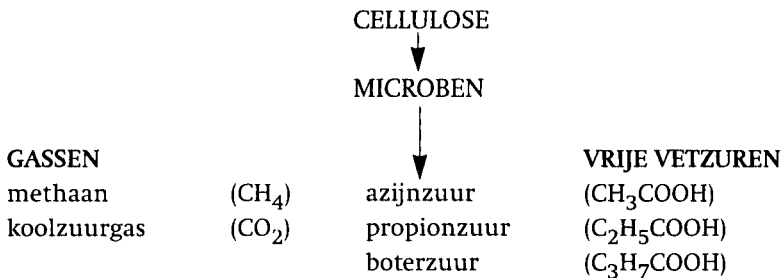
De ecologie van hoefdieren

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

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

Typologie en voedingseisen van hoefdieren

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



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

Anatomische verschillen

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

singen van hoefdieren. Daarbij zijn enkele belangrijke strategieën te onderscheiden. Voorbeelden van niet-herkauwers zijn wild zwijn en pony. Kenmerkend is een relatief kleine maag en een goed ontwikkelde blinde en/of dikke darm waarin het voedsel een beperkte tijd kan worden vastgehouden. Het zwaartepunt van de vertering bevindt zich aan het einde van het maagdarmkanaal met als gevolg een suboptimale absorptie van verteringsproducten. Voorbeelden van herkauwers zijn edelhert, rund en ree. Deze soorten beschikken over een relatief grote maag die uit vier samenhangende delen bestaat: pens, netmaag, boekmaag en lebmaag. De wanden van de maag zijn bezet met papillen die zorgen voor een belangrijke oppervlaktevergroting waardoor absorptie van bijvoorbeeld vrije vetzuren goed mogelijk wordt. De dieren kunnen de doorstroomsnelheid van het voedsel van de pens-netmaag naar de boekmaag reguleren. Binnen de groep herkauwers wordt nog eens onderscheid gemaakt in drie hoofdstrategieën (Hofmann 1989):

browsers:

De soorten die tot deze groep behoren zijn slechts beperkt in staat om cellulose te verteren en eten dan ook bij voorkeur cellulose-arm voedsel zoals bladeren van bomen en struiken en kruiden. De pens is naar verhouding klein en de doorstroomsnelheid van het voedsel hoog. Voorbeelden zijn ree en eland.

grazers:

De soorten binnen deze groep kunnen naar verhouding meer voedsel opnemen en dit langer onderwerpen aan de invloed van microben waardoor het cellulose beter wordt verteerd; ze zijn dus bij uitstek aangepast aan het eten van grassen. Voorbeelden zijn rund, schaap en wisent.

intermediate feeders:

De strategie binnen deze groep houdt het midden tussen die van beide genoemde groepen: in een aantal opzichten kunnen de soorten uit deze groep zich aanpassen aan celluloserijk en aan cellulose-arm voedsel, een flexibele strategie dus, met alle voordelen van dien. Tot de intermediate feeders behoren bijvoorbeeld het edelhert en het damhert.

Fysiologische verschillen

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

Tabel 3.1.

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

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

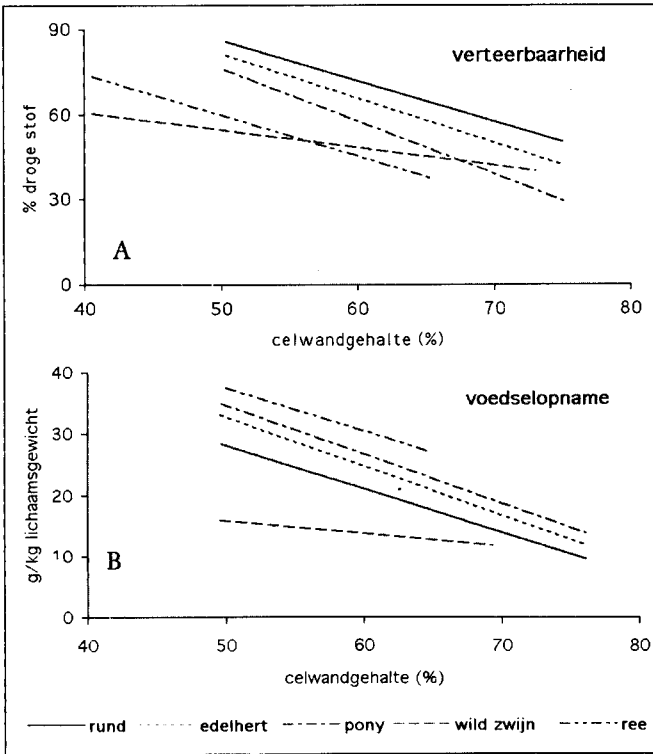
Tabel 3.2.

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

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

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

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



Figuur 3.1.

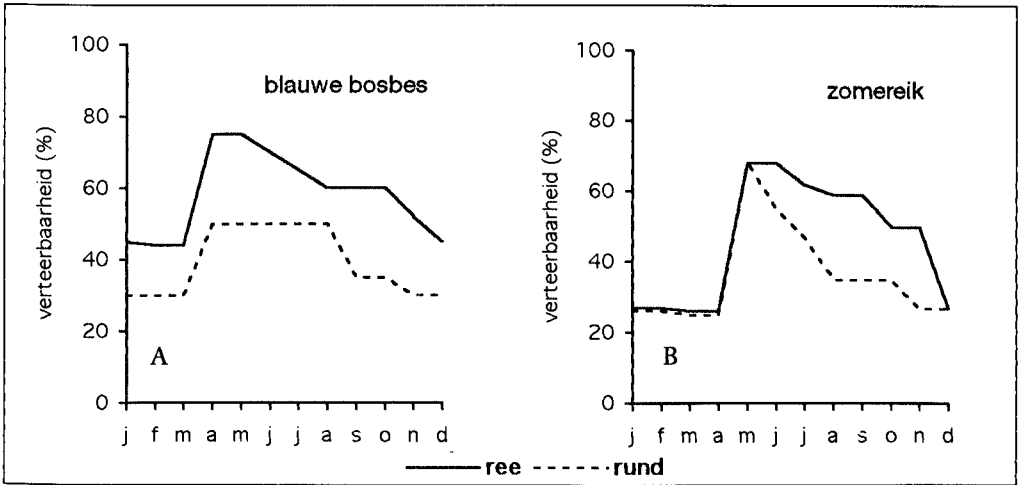
De relatie tussen het celwandgehalte van grasachtige producten (hooi, grasbrok en stro) en a) de verteerbaarheid en b) de voedselopname bij verschillende hoefdiersoorten.

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

Andere verschillen

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

- Een groot lichaam vraagt in absolute zin om meer voedsel dan een klein lichaam. Die grotere hoeveelheid voedsel blijft naar verhouding lang in het spijsverteringskanaal en kan dus beter worden verteerd. Grotere dieren kunnen daardoor meer met kwalitatief slecht voedsel dan kleinere dieren en hoeven dan ook niet zo kieskeurig te zijn (Illius & Gordon 1992). Dit voordeel verdwijnt echter wanneer het voedsel schaars wordt.
- De naar verhouding lange tong van edelhert, ree en rund kan behulpzaam zijn bij het vergaren van voedsel. Beweeglijke lippen bij pony en wild zwijn vormen in dit opzicht een andere aanpassing. Het omnivore knobbelkiezengebit van het zwijn wijkt sterk af van het hoefdierengebit: de kauwbeweging bij het zwijn resulteert in het fijnmalen van voedsel, die van de herbivoren in het voortdurend fijner snijden. Opvallend is ook dat de snijtanden in de bovenkaak bij edelhert en ree ontbreken met daarvoor in de plaats een hard, verhoornd gehemelte. De veelzijdigheid aan vormen van het mondapparaat zijn even zovele manifestaties van aan-



Figuur 3.2.

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

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

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

Voedingseisen

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

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



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

Energie- en eiwitbehoefte

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

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

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

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

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

Mineralenbehoefte

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

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

Het voedsel op de arme zandgronden

Voedselaanbod

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

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

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

Kruidlaag

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

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

Dwergstruiken

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

Boomsoorten

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

Kwaliteit van het voedsel

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

Tabel 3.3.

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

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

Tabel 3.4.

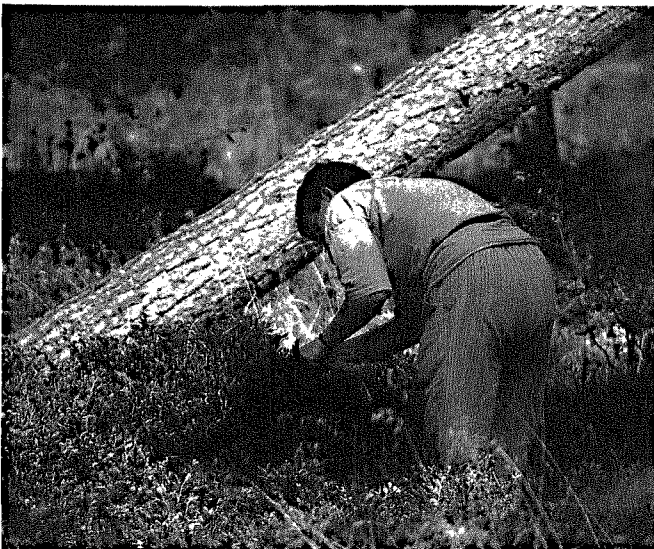
Indeling van het jaar in drie seizoenen, gebaseerd op de beschikbaarheid en de kwaliteit van de belangrijkste voedselsoorten en op de levenscyclus van het wilde zwijn

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

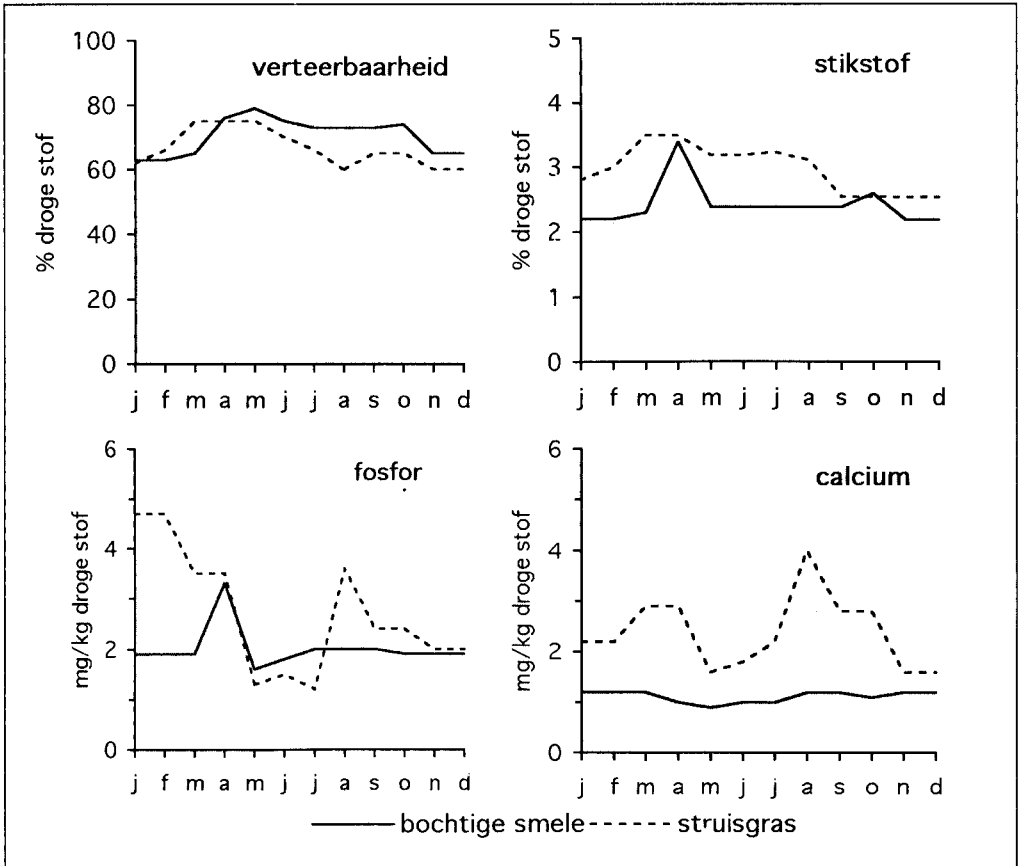
Tabel 3.5.

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

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



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



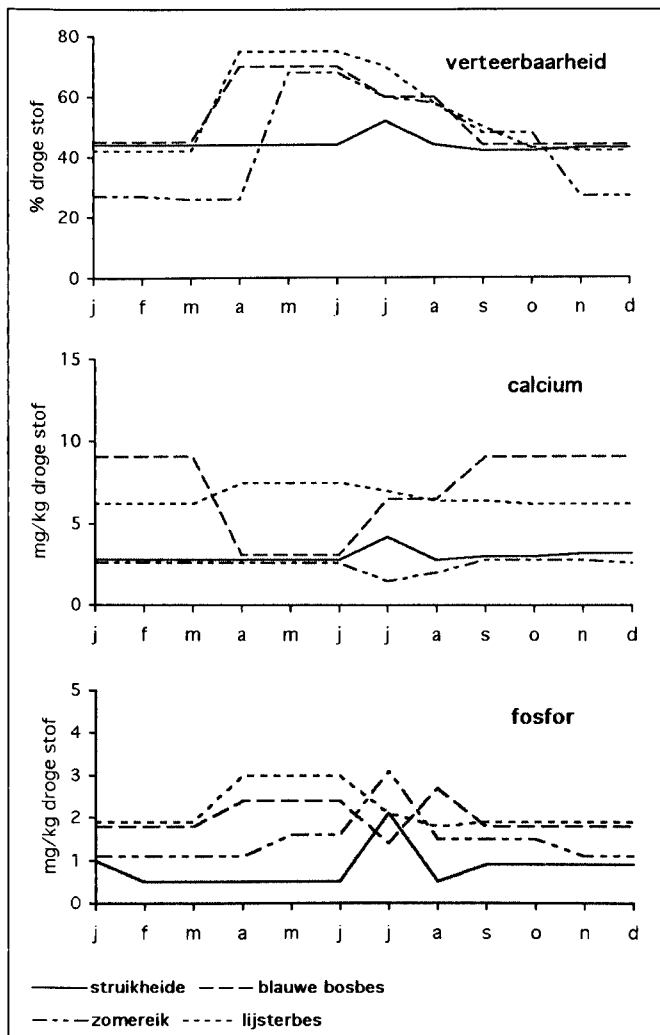
Figuur 3.3.

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

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

Grassen

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



Figuur 3.4.

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

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

Houtigen

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

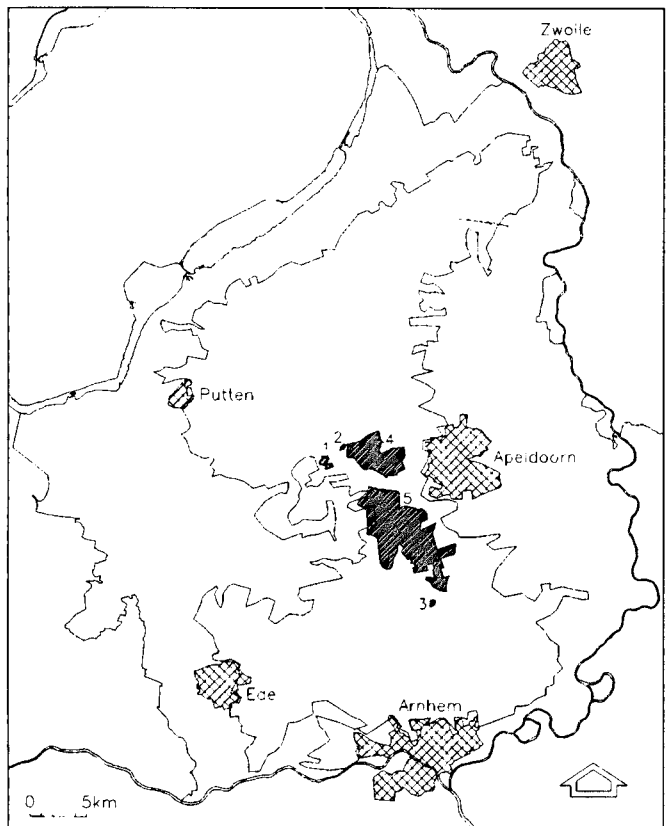
het nieuwe blad verschijnt. In het voorjaar is de verteerbaarheid van genoemde soorten gelijk aan die van grassen maar reeds in de zomer dalen de waarden tot onder die van grassen: het blad verouderd dus snel. Het fosforgehalte van struikheide en eik is gemiddeld genomen laag, lager dan dat van grassen.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

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

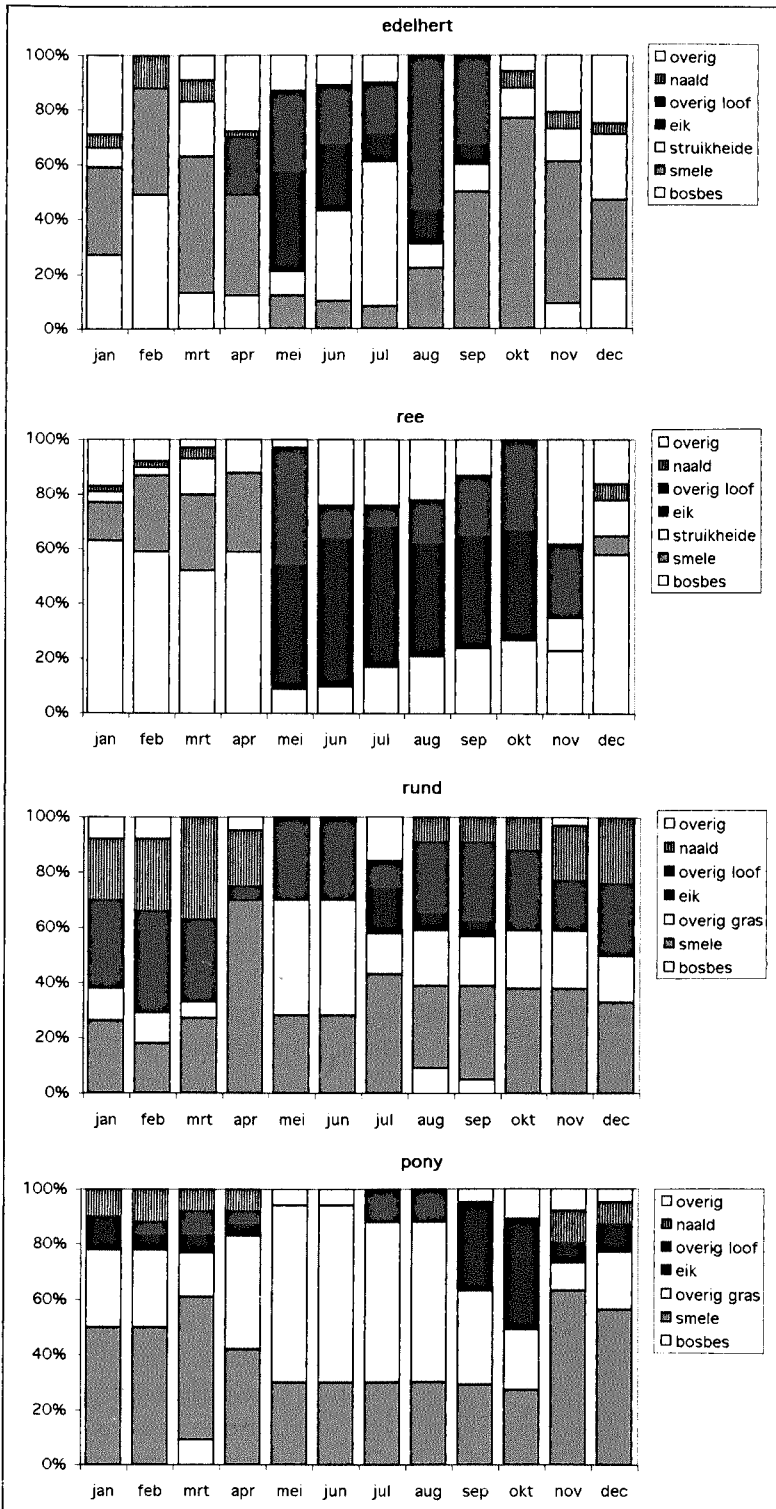
Figuur 3.5.

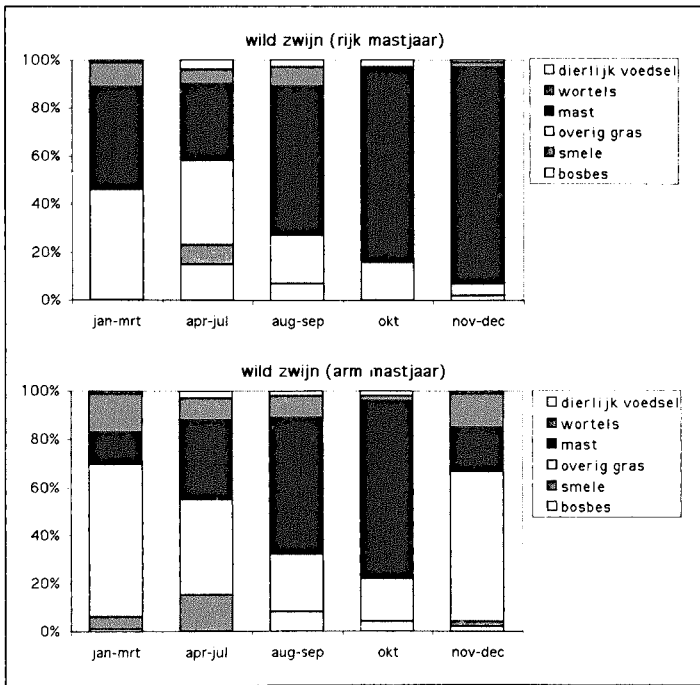
Geografische ligging van de onderzoeklocaties op de Veluwe waar dieetkeuzeonderzoek heeft plaatsgevonden.

1. Kootwijkerveen (rund, paard)
2. 's-Grevenhout (ree)
3. Deelerwoud (edelhert)
4. Staatsdomein bij Het Loo (edelhert, wild zwijn)
5. Ugchelen-Hoenderloo (edelhert, wild zwijn)



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



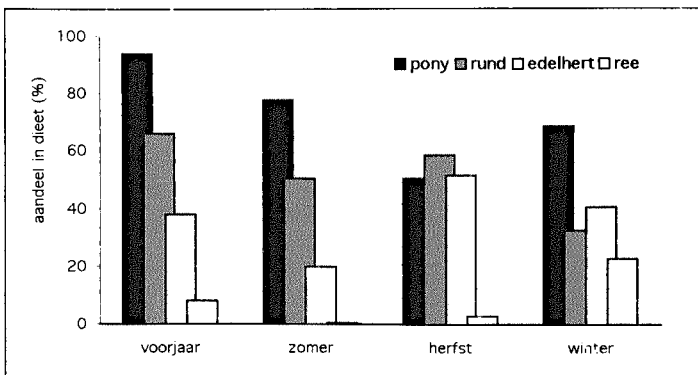


Figuur 3.7.
De menukeus van het wilde zwijn aan de hand van maaginhouden in een rijk en arm mastjaar.

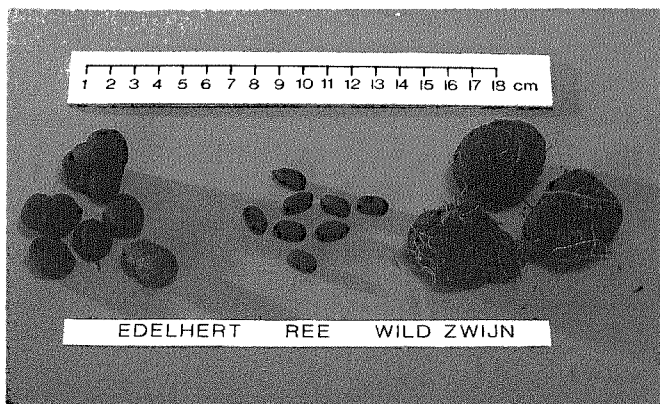
De voedselkeus op de arme zandgronden

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

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

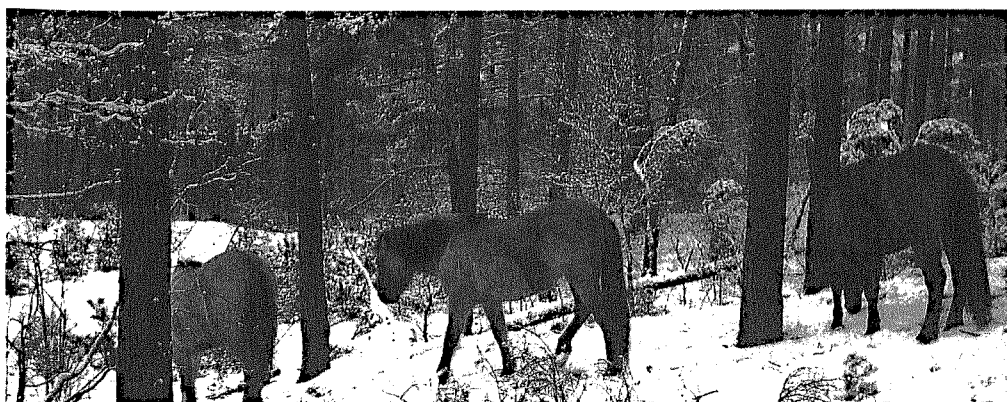


Figuur 3.8.
Het gemiddelde aandeel grassen per seizoen in het dieet van pony, rund, edelhert en ree.



Keutels van de drie meest voorkomende hoefdiersoorten op de Veluwe.

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



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

Pony (konik)

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

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

Rund (Schotse Hooglander)

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

Edelhert

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

Ree

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

Wild zwijn

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

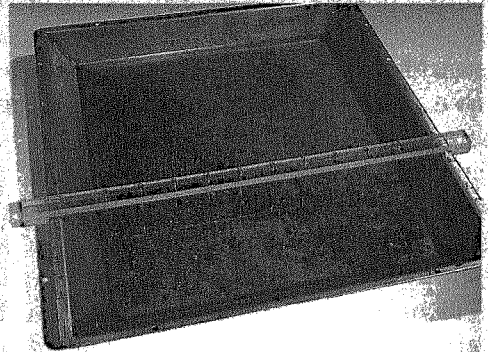
Voedselaanbod en voedselkeus

Edelhert

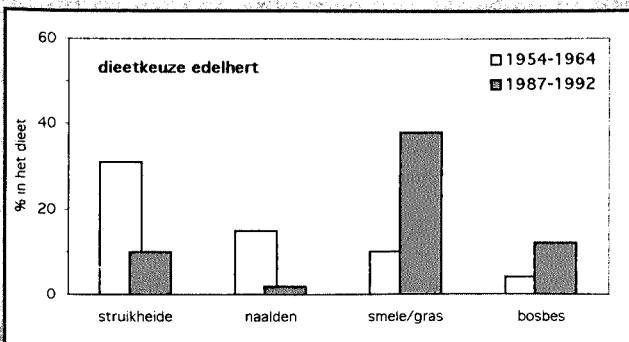
Van 1954 tot 1964 werd onderzoek gedaan naar de voedselkeus van edelherten in het Staatsdomein bij Het Loo (SD 1.200 ha) en de boswachterij Ugchelen/Hoenderloo (UH 4.000 ha; Fig. 3.5) (Eygenraam 1959). Van 1989 tot 1992 werd dit onderzoek herhaald (Groot Bruinderink & Hazebroek 1995a). Daarbij werd gebruik gemaakt van maaginhouden van geschoten beesten. Natuurlijke successie op de Veluwe stuifzanden leidt naar een heidefase met struikheide. Hieruit ontwikkelt zich een grove dennenbos met grove den, vogelkers en berk en in de ondergroei bochtige smele, pijpestrootje en blauwe bosbes. In grove dennenbos van een tweede of derde generatie zullen zich eiken, wilde lijsterbes en sporehout vestigen. Geleidelijk aan zal ook de beuk verschijnen. De potentieel natuurlijke vegetatie (PNV) op niet lemige zandgrond is het *Betulo-Quercetum roboris* R. Tüxen 1930; op de lemiger gronden het *Fago-Quercetum petraeae* R. Tüxen 1937 (Van der Werf 1991). Plaatselijk is de verloofing en de verschuiving van struikheide naar gras gestimuleerd door respectievelijk actief bosbeheer en door atmosferische depositie van stikstof en verzuring van het milieu (Van Vuuren 1992). Het verdwijnen van *Cladonia*-soorten hangt eveneens nauw samen met (SO₂-)verontreiniging. Als we het resultaat van de analyses van de pensinhouden bezien, vallen duidelijk enkele verschillen op tussen Eygenraam en het recente werk (Fig. 3.9). Ten tijde van Eygenraam vormden korstmossen van het genus *Cladonia* nog een substantieel onderdeel van het dieet. Dat is tegenwoordig niet meer het geval. Voor alle seizoenen geldt dat de edelherten minder grove den en struikheide en meer mast, bosbes en gras zijn gaan eten.

Wild zwijn

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



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



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

Tabel 3.6.

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

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

Overlap in voedselkeuze

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

Tabel 3.7.

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

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

Tabel 3.8.

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

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

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

Zelfredzaamheid van hoefdieren op de arme zandgronden

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

Tabel 3.9.

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

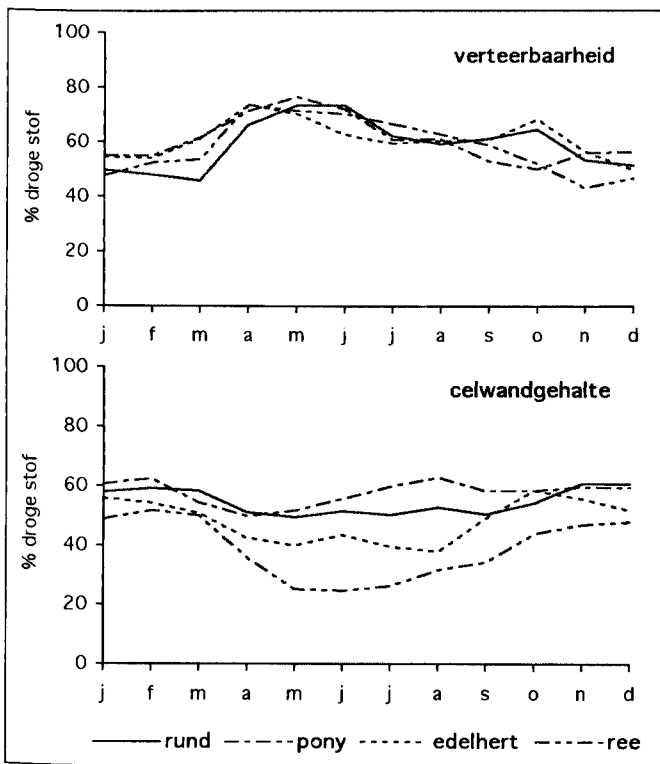
	Paard		Rund		Huisvarken		Edelhert		Wild zwijn		Ree	
	jong	volw.	jong	volw.	jong	volw.	jong	volw.	jong	volw.	jong	volw.
DOM	65	60	73	47	78	72	73	47	78	72	73	47
Cp	13	10	16	10	20	12	16	10	20	12	16	10
P	2,6	2,6	3,1	1,9	7,0	6,0	1,8	1,1	6,0	5,0	1,7	0,6
Mg	0,8	1,1	1,6	1,6	0,4	0,4	0,8	0,6	0,07	0,03	0,4	0,4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

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

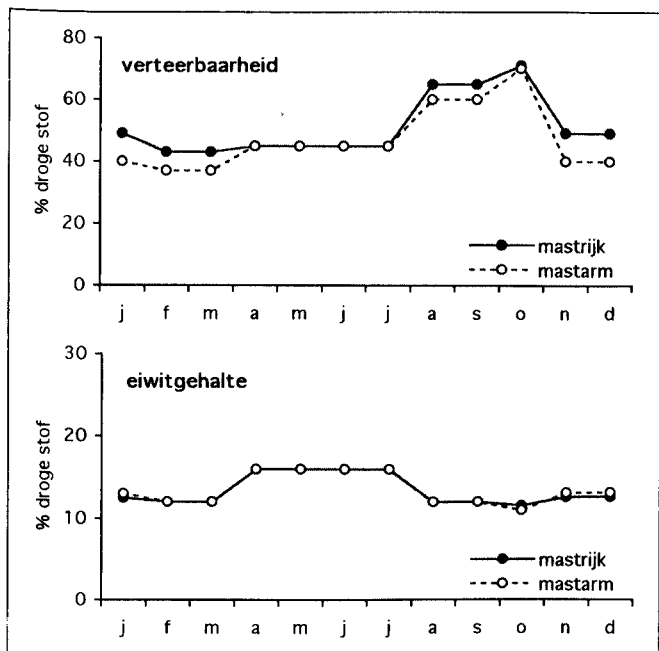
Voedsel

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

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



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



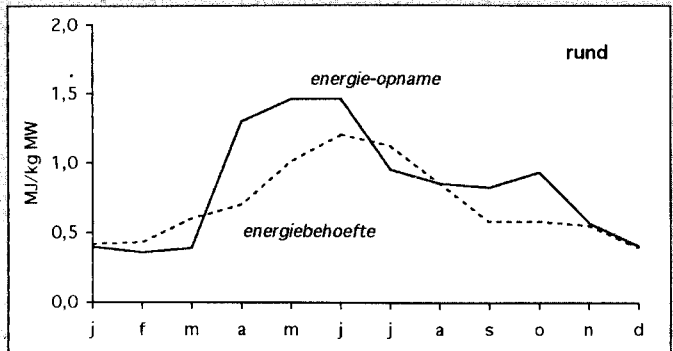
Figuur 3.11.
Het verloop van de verteerbaarheid en het eiwitgehalte van het dieet van wilde zwijnen in twee boswachterijen op de Veluwe in mastrijke en mastarme jaren.

Onderhoudsbehoefte

Als voorbeeld wordt in Figuur 3.12 de onderhoudsbehoefte weergegeven van een reproducterende koe en de mate waarin deze gerealiseerd kan worden op basis van de berekende dieetkwaliteit. Vanuit de wintersituatie neemt de energiebehoefte als gevolg van de zwangerschap geleidelijk toe tot het kalf geboren wordt waarna de lactatie een verdere stijging veroorzaakt. Als de melkgift vervolgens weer geleidelijk afneemt, neemt ook de energiebehoefte af. Afhankelijk van de situatie kan de lactatie nog enige tijd op een laag pitje

doorgaan. Uit berekeningen aan het gekozen dieet blijkt dat de behoefte de eerste paar maanden van het jaar niet kan worden gedekt, hetgeen tot gevolg heeft dat het dier gewicht verliest. Vanaf april neemt de kwaliteit van de voedselplanten toe en is compenserende groei mogelijk. Tot juli houdt de opname gelijke tred met de energiebehoefte. In de nazomer zakt de opname echter net onder het onderhoudsniveau. De tijdelijke toename in de kwaliteit van het gras in de herfst leidt tot een hogere opname die vervolgens weer tot winterse waarden zakt.

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

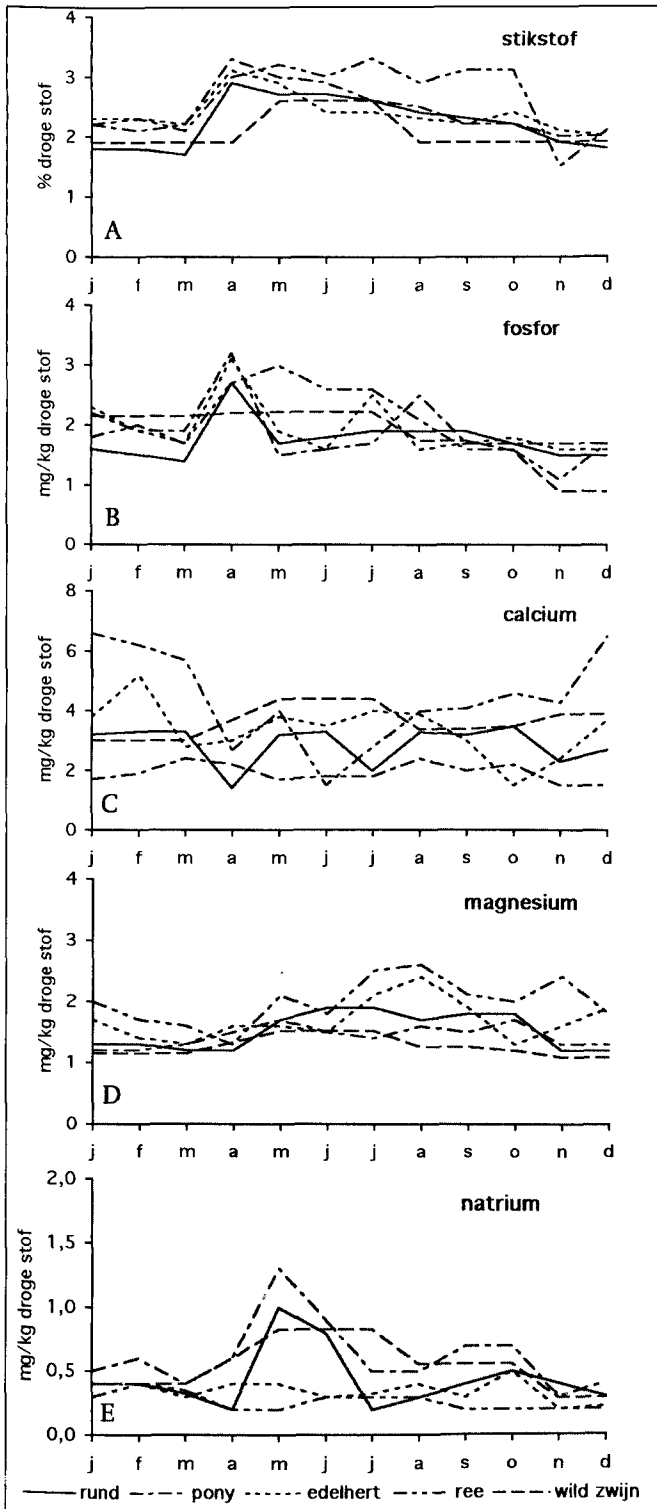


Vries 1994). Met behulp van deze gegevens kan men inschatten hoeveel voedsel een dier met een bepaald gewicht en groeisnelheid, dagelijks minimaal moet opnemen om in zijn energiebehoefte te voorzien. Aangezien we tevens de mineralensamenstelling van het dieet kennen, weten we ook hoe groot de corresponderende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

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

Energie

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



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

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

Eiwit

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

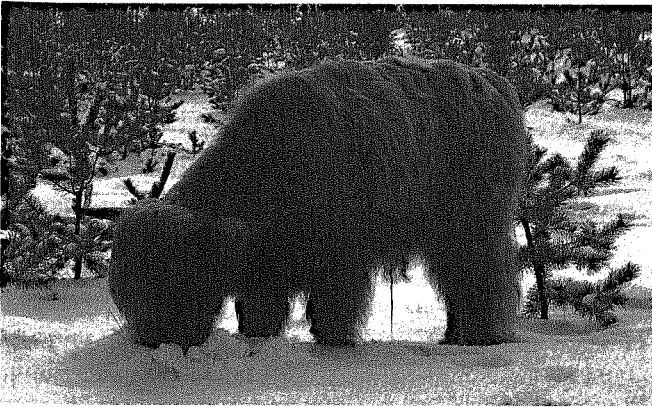
Uit voerproeven bleek echter dat bij een dieet van alleen maar eikels de stikstofvoorziening beperkend wordt en dat de dieren hun eigen lichaamseiwitten moeten aanspreken. Vermoedelijk is het lage stikstofgehalte in eikels de reden dat de zwijnen steeds een bepaalde hoeveelheid dierlijk voedsel willen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

Mineralen

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

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

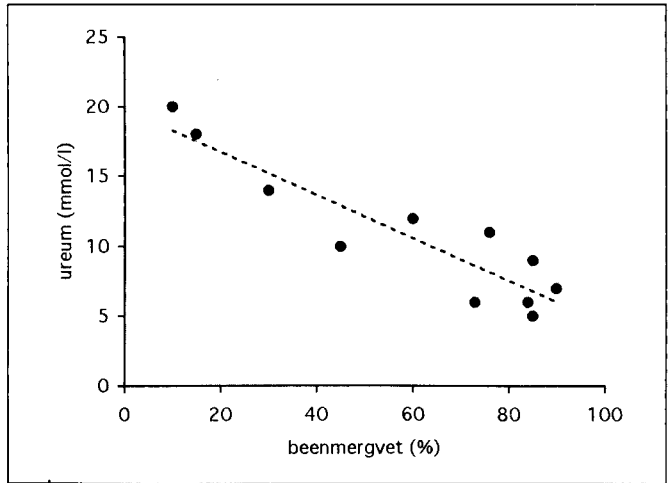
De verschillen in calciumgehalten in het dieet van de verschillende diersoorten zijn veel groter dan bij fosfor. Dit is een gevolg van verschillen in consumptie van houtigen die veel meer calcium bevatten. Het dieet van ree en edelhert bevat doorgaans meer calcium dan dat van rund en pony. Het voornamelijk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



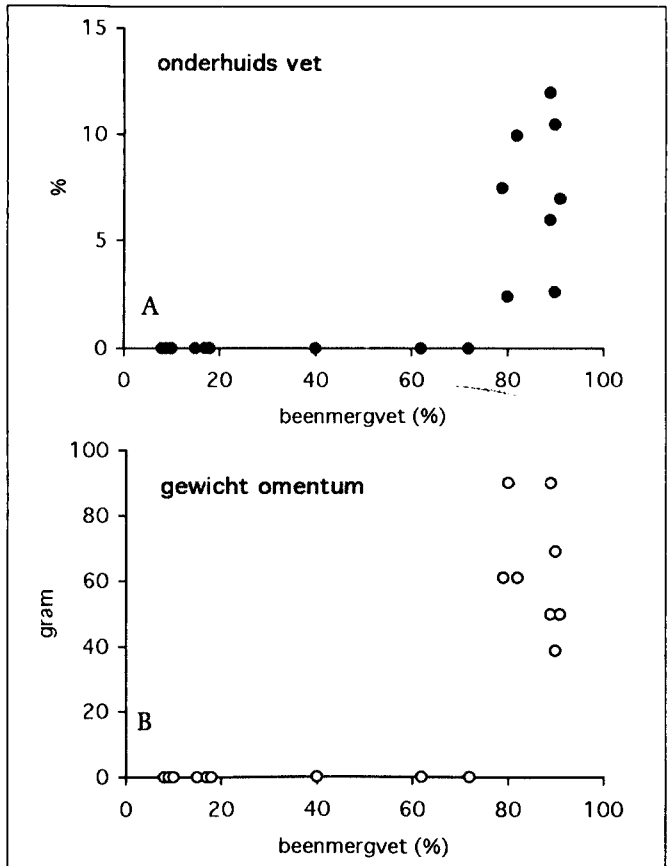
In de winter, wanneer zowel het aanbod als de kwaliteit van het voedsel afnemen, wordt de zelfredzaamheid het meest op de proef gesteld.



Figuur 3.14.
 De relatie tussen het gehalte
 beenmergvet in de midden-
 voetbeentjes en de ureum-
 concentratie in het bloed
 van het wilde zwijn.



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



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

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

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

Mineralenstatus van de hoefdieren

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

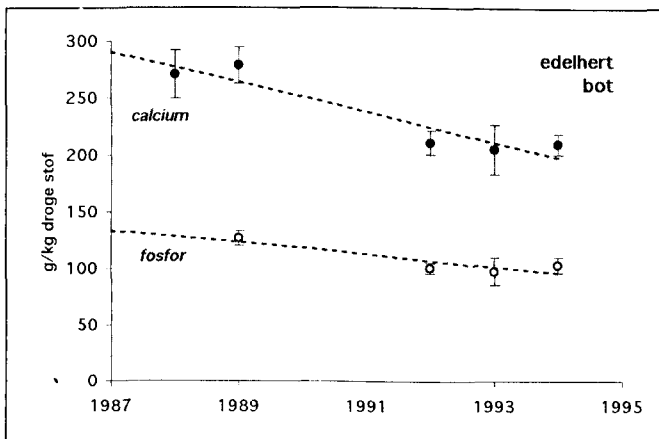
In de boswachterijen UH en SD werd eind jaren '80 het bijvoeren gestaakt, waarna werd bekeken hoe edelhert en zwijn hierop reageerden. Speciale aandacht ging uit naar indicatoren voor de conditie. Daartoe werd bij het wilde zwijn aan geschootten dieren onderzoek gedaan naar de relatie tussen vetreserves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

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

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

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

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



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

Tabel 3.10.

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

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

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

Edelhert

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

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



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

Wild zwijn

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

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



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



Aantallen wilde zwijnen: een draagkrachtmodel

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

$$KCC_{\text{totaal}} = 10 \text{ kg MW}/100 \text{ ha}$$

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

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

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

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

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

Hieruit kan worden berekend dat:

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

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

We hebben dus een indicatie van de draagkracht van de ecotootypen beuk, eik en grasland voor wilde zwijnen, uitgedrukt in kg metabolisch lichaamsgewicht per ha in de winter. De gemiddelde gewichten van juveniele en adulte wilde zwijnen in de winter waren respectievelijk 20 ($\pm 1,6$) en 34 ($\pm 1,7$) kg. In de winter na een jaar met reproductie was de verhouding tussen de aantallen juveniele en adulte dieren 1:1. Na een voorjaar en winter zonder reproductie waren er vanzelfsprekend alleen maar adulte dieren. Hieruit kunnen we afleiden dat na een succesvol voortplantingsjaar de draagkracht voor een ha beuk bestaat uit 0,7/13,6 = 0,05 adulten en evenveel juvenielen; voor eik is dit 0,15 en voor grasland 0,11.

Uit literatuurgegevens (La Bastide & Van Vredenburg 1970) bleek dat de gevonden waarden voor mastopbrengst overeenkwamen met de gemiddelden over de afgelopen zestig jaar. Dit komt de geldigheid van de gevonden dichtheden ten goede. Ook pleit voor het model dat in geen enkele andere studie omtrent voedselkeuze van wilde zwijnen in Noordwest-Europa een natuurlijk alternatief voor mast werd gevonden. Vanzelfsprekend kan deze benadering worden verfijnd door verhoging van de nauwkeurigheid van de invoerparameters. De gemiddelde leeftijd van beuk, eik en Amerikaanse eik in onze studie was respectievelijk 125, 78 en 44 jaar; het stamtal per ha bedroeg 451, 347 en 826 en de DBH (diameter op borsthoogte) 37, 24 en 22 cm. Kennis van allometrische relaties, bijvoorbeeld tussen leeftijd en opbrengst dan wel stamtal en opbrengst, kan de uitspraken verfijnen. Ook moet worden bedacht dat we de uitgangswaarde, draagkracht van een ha beuk, vonden voor de situatie waarin naast zwijnen ook reeën op de beukenmast predeerden; de aanwezige edelherten aten nauwelijks beukenootjes. Bij de omrekening naar eik dient echter terdege rekening te worden gehouden met het feit dat niet alleen reeën maar ook edelherten en andere hoefdiersoorten eikels eten en daardoor de draagkracht voor wilde zwijnen naar rato verlagen.

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

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

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



Ree

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

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

Pony

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

Rund

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

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

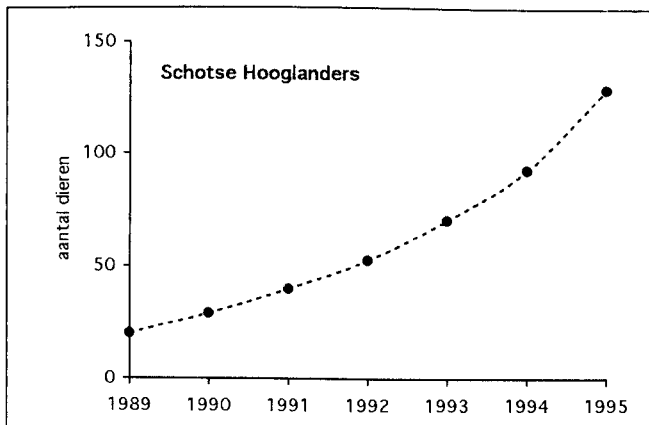
Terreingebruik van hoefdieren

Voor alle dieren geldt dat ze niet willekeurig gebruik maken van het gebied waarin ze leven. Het terreingebruik is de resultante van de behoefte aan voedsel, dekking, water en de interferentie met soortgenoten, predatoren, concurrenten en zelfs parasieten (Schmidt 1993; Wallis de Vries 1994; Wilmshurst & Fryxell 1995). Bij verschillende hertachtigen (sika, edelhert, witstaarthert), maar ook bij paarden treedt het verschijnsel 'resource partitioning' op: de vrouwelijke dieren bezetten de kwalitatief betere terreingedeelten en hebben dientengevolge een kwalitatief beter menu dan hun mannelijke soortgenoten (Duncan 1992). Op de Veluwe, waar bij de edelherten de seksen gedurende meer dan 75% van het jaar in nagenoeg gescheiden delen van het leefgebied voorkomen, leidt dit niet tot verschillen in het dieet tussen de geslachten. De oorzaak hiervan is vermoedelijk de geringe ruimtelijke differentiatie in het voedselaanbod (Groot Bruinderink & Hazebroek 1995a). Dit laatste gegeven veroorzaakt in belangrijke mate de grote overlap in terreingebruik tussen de hoefdieren in dit gebied (Achterberg 1990). Wel werd bij edelhert en ree een positieve selectie op open terrein aangetoond (Wongergem

1990). De gegevens uit de literatuur ondersteunen dit resultaat (Strandgaard 1972; Rounds 1981; Staines et al. 1982). Het wilde zwijn echter meed duidelijk het open terrein (Wongergem 1990). Binnen de categorie bos viel op dat weinig belangstelling bestond voor sparren- en lariksbos en dat kapvlakten geliefd waren bij het wild. In een vergelijkende studie van ree, edelhert en damhert kwam Batcheler (1960) tot de conclusie dat edelherten vooral in bossen met een gemiddelde ouderdom voorkwamen, reeën in jonge bossen en damherten in oude bossen.

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

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





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

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

Conclusies en implicaties voor het beheer

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

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

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

Populatiegrootte

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

Inteelt

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

De inteeltcoëfficiënt kan worden gezien als de kans dat twee allelen van een bepaald gen identiek zijn doordat ze van een gemeenschappelijke voorouder afstammen. Bij dieren in het

wild is deze coëfficiënt niet bruikbaar omdat vrijwel nooit een stamboom bekend is.

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

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

Effectieve populatiegrootte

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

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

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

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

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

Ruimtelijke structuur

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

Sociale structuur

Naast het feit dat populaties ruimtelijk zijn gestructureerd, vertonen bij veel soorten de individuen interacties, waardoor niet elk dier een even grote kans heeft om aan de reproductie deel te nemen. Er bestaat een sociale structuur. Ook deze is van belang voor de mate van inteeft. Een van de veronderstellingen van een ideale populatie is een gelijke geslachtsverhouding bij de dieren, die aan de reproductie deelnemen. Wanneer daaraan niet wordt voldaan, wordt de effectieve grootte het harmonisch gemiddelde van de aantallen mannetjes en vrouwtjes dat aan de reproductie deel-

neemt. Dat heeft bij soorten met een haremstelsel (polygynische soorten) een aanzienlijke verkleining van het effectieve aantal en een verhoging van de inteeft tot gevolg. Belangrijke aspecten van de hierboven beschreven structuur komen voor bij een groot aantal gestructureerde zoogdierpopulaties met een soort haremstelsel, waaronder edelherten (Clutton-Brock et al. 1982), runderen en paarden. Slechts een deel van de mannelijke dieren levert een groot aandeel aan de reproductie, gedurende een beperkte tijd. Meestal worden deze mannetjes vervangen voordat ze hun eigen dochters zouden bevruchten.

De uitwisseling met andere (deel)populaties moet worden gezien op een tijdschaal van de generatieduur van de soort, waarbij een geringe uitwisseling per generatie voldoende is voor het handhaven van de genetische variatie. In de praktijk van het natuurbeheer op de Veluwe zullen beschadigingen aan rasters door stormen en vernielingen waarschijnlijk voldoende zijn voor een uitwisseling, die genetisch effectief is. Hierdoor kunnen zowel de edelherten als de wilde zwijnen in de verschillende leefgebieden van de Veluwe als één populatie worden beschouwd. Voor een behoud van de genetische diversiteit, moeten deze als eenheid niet onder een effectieve grootte van 100 individuen komen.