

De relatie tussen bosontwikkeling op de Zuidoost Veluwe en de aantallen edelherten, damherten, reeën, wilde zwijnen, runderen en paarden

De relatie tussen bosontwikkeling op de Zuidoost Veluwe en de aantallen edelherten, damherten, reeën, wilde zwijnen, runderen en paarden

Onderzoek naar de realisatiemogelijkheid van beheerdoelstellingen

G.W.T.A. Groot Bruinderink¹⁾
R.J. Bijlsma¹⁾
J. den Ouden²⁾
C.A. van den Berg¹⁾
A.J. Griffioen¹⁾
I.T.M. Jorritsma¹⁾
R. Kluiver
K. Kramer¹⁾

A.T. Kuiters¹⁾
D.R. Lammertsma¹⁾
H.H.T. Prins³⁾
G.J. Spek⁴⁾
S.E. Van Wieren³⁾

¹⁾ Alterra, Centrum Ecosystemen

²⁾ Wageningen Universiteit, Centrum Ecosystemen, leerstoelgroep Boscologie en bosbeheer

³⁾ Wageningen Universiteit, Centrum Ecosystemen, leerstoelgroep Natuurbeheer in de tropen en ecologie van vertebraten

⁴⁾ Spek Fauna-Advies

REFERAAT

G.W.T.A.. Groot Bruinderink, R.J. Bijlsma, J. den Ouden, C.A. van den Berg, A.J. Griffioen, I.T.M. Jorritsma, R. Kluiver, K. Kramer, A.T. Kuiters, D.R. Lammertsma, H.H.T. Prins, G.J. Spek en S.E. Van Wieren, 2004.

De relatie tussen bosontwikkeling op de Zuidoost Veluwe en de aantallen edelherten, damherten, reeën, wilde zwijnen, runderen en paarden; onderzoek naar de realisatiemogelijkheid van beheerdoelstellingen. Wageningen, Alterra. 129blz. 36 fig.; 10 tab.; 91 ref.

De eigenaren van de Zuidoost Veluwe verschillen in hun doelstelling t.a.v. het beheer van bos en natuur. Daarmee verschilt ook hun houding t.a.v. de aantallen paarden, runderen, damherten, wilde zwijnen en edelherten. Het rapport biedt inzicht in de effecten van deze hoefdiersoorten op de bosontwikkeling. Er wordt stilgestaan bij de ruimtelijke interacties van het effect van bosbeheer van de ene terreineigenaar, met bijvoorbeeld een hoofddoelstelling natuur (Natuurmonumenten), op de bosontwikkeling van een aangrenzende andere eigenaar, met bijvoorbeeld een hoofddoelstelling houtproductie (Stichting Twickel, Landgoed Middachten). De effecten van een aantal scenario's met uiteenlopende hoefdierdichtheden op de bosontwikkeling worden gesimuleerd, al dan niet met het actuele bosbeheer. Hierbij werd gebruik gemaakt van een dynamisch bosontwikkelingsmodel (FORSPACE). Dit heeft geleid tot nieuwe inzichten m.b.t. de ruimtelijke interacties tussen bosbeheer en hoefdierbeheer.

ISSN 1566-7197

Dit rapport kunt u bestellen door €37,- over te maken op banknummer 36 70 54 612 ten name van Alterra, Wageningen, onder vermelding van Alterra-rapport 0.112. Dit bedrag is inclusief BTW en verzendkosten.

© 2004 Alterra
Postbus 47; 6700 AA Wageningen; Nederland
Tel.: (0317) 474700; fax: (0317) 419000; e-mail: info.alterra@wur.nl

Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Alterra.

Alterra aanvaardt geen aansprakelijkheid voor eventuele schade voortvloeiend uit het gebruik van de resultaten van dit onderzoek of de toepassing van de adviezen.

[Alterra-2004]

Inhoud

1	Inleiding	19
2	Vraagstelling	21
3	Achtergrond	23
3.1	Hoefdieren	23
3.1.1	Interacties	23
3.2	Bosverjonging en hoefdieren	25
3.2.1	Eigenschappen van de onderzochte boomsoorten	25
3.2.2	Bosverjonging in open begroeiingstypen	26
3.2.3	Bosverjonging onder gesloten kronendak	27
3.2.4	Langetermijngevolgen voor de bosdynamiek	27
4	Leefgebied Zuidoost Veluwe	29
4.1	Eigendom en beheer	29
4.2	Dynamiek in beheer	29
4.3	Bos en natuur	30
4.3.1	Oud bos	30
4.3.2	Heidebebossingen	30
4.3.3	Heide	31
4.3.4	Overig open gebied	31
4.3.5	Oppervlaktewater	31
4.4	Hoefdieren	31
4.5	Bodems en bossen	31
5	Beschrijving van het model FORSPACE	33
5.1	Planten	34
5.2	Hoefdieren	36
6	Parametrisatie van het model FORSPACE	39
6.1	Bomen	39
6.1.1	Groei	39
6.1.2	Begrazing	45
6.1.3	Productie, verspreiding en overleving van zaden	46
6.2	Grassen en kruiden	48
6.2.1	Effect van beschaduwing op de hoeveelheid blad, de hoogtegroeï, de horizontale uitbreiding en de productiviteit	48
6.2.2	Begrazing	54
6.3	Hoefdieren	55

7	Groeklassen van een aantal boomsoorten op de meest voorkomende bodemsubgroepen en grondwatertrappen op de Zuidoost Veluwe	57
8	Beheer in het model FORSPACE	63
	8.1 Beheerregimes	64
	8.1.1 Ingrepen in de boomlaag	64
	8.1.2 Ingrepen in de struiklaag	65
	8.1.3 Gekozen beheersregimes: vaste combinaties van beheersingrepen	66
	8.2 Beheersingrepen	66
	8.2.1 Nietsdoenbeheer	66
	8.2.2 Dunning	66
	8.2.3 Dunning met groepenkap-klein zonder andere ingrepen	67
	8.2.4 Dunning met groepenkap-klein en bodembewerking	67
	8.2.5 Dunning met groepenkap-groot zonder andere beheersingrepen	67
	8.2.6 Dunning met groepenkap-groot met bodembewerking	67
	8.2.7 Dunning met groepenkap-groot met bodembewerking en inplant van Eik en plaatsing van gaaskokers	68
9	Initialisatie van het model	71
10	Scenario's	77
11	Resultaten	79
	11.1 Leeswijzer	79
	11.1.1 Bedekking en bedekkingspercentage	79
	11.1.2 Semi-kwantitatieve weergave van de resultaten	79
	11.1.3 Kaartjes en histogrammen	80
	11.1.4 De resultaten slaan op de struiklaag	81
	11.1.5 Aantallen hoefdieren	81
	11.1.6 Resultaten en hun interpretatie	81
	11.2 De ruimtelijke weergave van de effecten van de scenario's op de bedekking per boomsoort	82
	11.3 Histogrammen van de effecten van de scenario's op de bedekking per boomsoort	88
	11.3.1 Effecten van de scenario's voor het hele studiegebied	88
	11.3.2 Effecten van de scenario's per deelgebied met een gegeven bosbeheerregime	92
	11.4 Verloop van hoefdierdichtheden bij scenario's zonder aantalsregulatie	102
12	Discussie	105
	12.1 Algemene inzichten op grond van de scenario's	105
	12.1.1 Simulatiemodel in relatie tot de bosontwikkeling	105
	12.1.2 Effect van uitvoeren van bosbeheer op de vegetatie	106
	12.1.3 Effect van hoefdieren op de vegetatie	106
	12.1.4 Lokale verschillen en interacties	107
	12.1.5 Implicaties voor het beheer	109
	12.2 Aanvullende scenario's	110
	12.3 Beperkingen van FORSPACE	111
	12.4 Validatie	112

13 Dankwoord	113
Literatuur	115
Bijlage 1 Initialisatie boom-, struik- en kruidlaag	121
Bijlage 2 Parameterwaarden voor hoefdieren	129

Woord vooraf

Dit rapport bevat het resultaat van een simulatiestudie naar de effecten van hoefdieren op bossen. Als proefgebied is gekozen de Zuidoost Veluwe, maar de toepasbaarheid is 'Veluwebreed'. Wetenschappelijke en beheertechnische vraagstukken vormen de kern van het rapport.

Vereniging Natuurmonumenten, Stichting Twickel (Hof te Dieren) en Landgoed Middachten werken als naburige terreineigenaren op de Veluwezoom samen bij diverse beheerszaken. Het faunabeheer is hierbij al sinds 1996 een onderwerp van discussie. Voor de beide landgoederen is de bosbouwexploitatie een van de beheersdoelen in dit gebied. De bossen van Landgoed Middachten en Stichting Twickel zijn opgenomen in het project 'Geïntegreerd bosbeheer' van de Provincie Gelderland. Binnen geïntegreerd bosbeheer wordt duurzame instandhouding en een kostendekkende exploitatie nagestreefd. Het verlagen van kosten, o.a. door gebruik te maken van natuurlijke verjonging, is een belangrijk doel. De wildschade wordt door hen hierbij als een steeds groter knelpunt ervaren, vooral bij de ontwikkeling van loofbos. Door beide landgoederen worden de toegenomen wildstand sinds WO II, het toepassen van begrazingsmethoden en gewijzigde bos- en faunabeheermethoden als mogelijke oorzaken genoemd. Deze problematiek vormt de directe aanleiding voor dit onderzoek.

De geschetste probleemstelling is niet uniek voor de Zuidoost Veluwe. Ook elders speelt deze discussie. De provincie Gelderland heeft de situatie op de Zuidoost Veluwe dan ook aangegrepen om voorliggende pilotstudy op te starten.

De beheerders willen de discussie voeren op grond van objectieve argumenten. Een modelsimulatie kan dergelijke argumenten leveren. Vandaar dat een groot aantal partijen hebben bijgedragen aan de totstandkoming ervan. Een betere kennis van de problematiek kan leiden tot meer begrip voor elkaars standpunten en dus bijdragen aan een oplossing. Wat blijft echter zijn de hoefdieren die grenzen van deelgebieden met een uiteenlopende beheerdoelstelling moeiteloos passeren. Zolang er sprake is van een multifunctionele Veluwe, zal voor dit fenomeen een oplossing moeten worden bedacht.

Henk Siepel
Hoofd Centrum Ecosystemen



Samenvatting

Geert Groot Bruinderink & Koen Kramer

De doelstelling van deze studie is inzicht te geven in de effecten van begrazing door grote grazers op de bosontwikkeling op de Veluwe. Het betreft enerzijds de effecten van begrazing op de verjonging van Berk, Beuk, Grove den en Eik, Fijnspar en Douglas, anderzijds 'terreineigenaar overschrijdende effecten'. Met deze laatste effecten worden ruimtelijke interacties bedoeld van het effect van bosbeheer van de ene terreineigenaar, met bijvoorbeeld een hoofddoelstelling natuur, op de bosontwikkeling van een aangrenzende andere eigenaar, met bijvoorbeeld een hoofddoelstelling houtproductie. Deze problematiek speelt onder andere tussen de terreinen van Natuurmonumenten, Landgoed Middachten en Stichting Twickel op de Zuidoost Veluwe. Een belangrijk nevendoeel van voorliggende studie is dat de verkregen inzichten Veluwe-breed toepasbaar zijn en niet alleen voor de genoemde deelgebieden. Daarom zijn ook andere ruimtelijke interacties bestudeerd. Bijvoorbeeld het al dan niet laten begrazen van terreinen door runderen en paarden, of de gevolgen van regelmatig dunnen en uitvoeren van kleine groepenkap in opstanden van Grove den.

Bovengenoemde problematiek is bestudeerd met gebruikmaking van een dynamisch bosontwikkelingsmodel (FORSPACE), dat de terugkoppelingen tussen de ontwikkeling van de vegetatie en de aantallen hoefdieren procesmatig beschrijft. De vegetatie is voedselbron en reguleert de aantallen hoefdieren, die kiezen tussen verschillende plantensoorten als voedselbron. Daarmee bepalen zij, samen met de factor concurrentie tussen verschillende plantensoorten, het aandeel van de plantensoorten in de vegetatie. De boomsoorten verschillen in: (1) schaduwtolerantie, (2) mate van verteerbaarheid voor de verschillende hoefdiersoorten, (3) zaadproductie en -verspreidingsvermogen en (4) hoogtegroeï, kroonvang en productiviteit. De soorten van de gras- en kruidvegetatie in de ondergroei verschillen wat betreft: (1) productiviteit, (2) verteerbaarheid voor de hoefdiersoorten, (3) zaadproductie, verspreidingsafstand van de zaden en vermogen horizontaal uit te breiden. De belangrijkste verschillen tussen de hoefdiersoorten zijn: (1) de mate waarin zij plantensoorten kunnen verteren, (2) de efficiëntie waarmee zij dit voedsel omzetten en (3) hun reproductief vermogen.

De effecten van een aantal scenario's met uiteenlopende hoefdiersoorten en -dichtheden op de bosontwikkeling zijn gesimuleerd, al dan niet met het actuele bosbeheer. Dit is gedaan voor een ca. 11.000 ha groot deel van de Zuidoost Veluwe, en over een simulatiehorizont van 50 jaar. Daartoe is dit gebied opgedeeld in 111.382 gridcellen van 30x30m waarvan de huidige vegetatie bekend is. FORSPACE berekent per gridcel de mate van begrazing per aanwezige plantensoort en de ontwikkeling van de vegetatie met tijdstappen van 1 maand.

Het projectteam heeft, in afstemming met een groep van ca. 50 beheerders, ervoor gekozen de volgende scenario's met het model te analyseren:

Scenario 0:	geen bosbeheer, geen hoefdieren aanwezig
Scenario 1:	wel bosbeheer, geen hoefdieren aanwezig
Scenario 2:	wel bosbeheer, hoefdieren in minimale dichtheden: 1/100 ha
Scenario 3:	wel bosbeheer, hoefdieren in huidige dichtheden: rund: 6; paard: 6; edelhert: 2; damhert: 2; ree: 5; wild zwijn: 2 per 100 ha (benadering van de actuele situatie)
Scenario 4:	wel bosbeheer, hoefdieren in fluctuerende dichtheden
Scenario 5:	wel bosbeheer, geen beheer van wilde hoefdieren, wel rund en paard
Scenario 6:	wel bosbeheer, geen beheer van wilde hoefdieren, geen rund en geen paard
Scenario 7:	geen bosbeheer, geen beheer van wilde hoefdieren, met rund en met paard

Van alle mogelijke modeluitvoer hebben we ons beperkt tot bedekking van de de verjonging van boomsoorten tussen de 1.35 en 8 m hoog, d.i. de 'struiklaag'. Het bleek dat de verjonging tot 1.35 ('kruidlaag') zeer dynamisch is zowel in de tijd als in de ruimte, terwijl er in de gesimuleerde tijdhorizont van 50 jaar er nog nauwelijks iets gebeurt in de laag boven de 8 m ('boomlaag'). De kruid- en boomlaag zijn daarom niet geschikt om de effecten van de hoefdierscenario's te evalueren en daarvan worden dan ook geen resultaten gepresenteerd, terwijl de soortensamenstelling in de struiklaag een goede indruk geeft van de volgende generatie bos.

Met 'bedekking' wordt bedoeld: de fractie van de struiklaag die door het geprojecteerd kroonoppervlak wordt bedekt. Een bedekking van 1 betekent dat de soort die laag volledig bedekt. Er komen dan geen andere soorten in de struiklaag voor. De bedekking kan ook als percentage worden uitgedrukt door bovengenoemde fractie met 100 te vermenigvuldigen. In dat geval spreken we van een bedekkingspercentage en zowel bedekking als bedekkingspercentage wordt in dit rapport gebruikt.

De resultaten worden getoond zowel voor het gehele studiegebied als uitgesplitst naar beheerregime. Belangrijk is te realiseren dat zowel het bosbeeld als het bosbeheer tussen de terreineigenaren van de Zuidoost Veluwe verschilt. Over ongeveer 50% van het gebied wordt een 'niets doen beheer' gevoerd, zodat voor deze delen er geen verschil is met de scenario's zonder bosbeheer. Over ca. 30% van het gebied bestaat het bosbeheer alleen uit het regelmatig uitvoeren van dunningen. Over ruim 10% van het gebied wordt er behalve regelmatig gedund ook een kleine groepenkap uitgevoerd, zonder aanvullende bodemverwonding. Op Landgoed Twickel en delen van het Landgoed Middachten wordt bij ditzelfde beheersregime van regelmatig dunnen en groepenkap wel een bodembewerking uitgevoerd om de verjonging te bevorderen. Tenslotte wordt over minder dan 1% van het gebied bovendien Eik ingeplant en beschermd tegen vraat. Deze ongelijke verdeling van de verschillende bosbeheerregimes over het studiegebied maakt het niet mogelijk de interacties tussen bosbeheerregime en hoefdierscenario's systematisch te analyseren. Dit is voor deze studie ook niet zinvol. Bijvoorbeeld, het bosbeheer met inplant van Eik simuleren voor de gehele Zuidoost Veluwe is niet realistisch. Het zou theoretisch de analyse wel beter maken maar geen inzichten opleveren die voor de gehele Veluwe toepasbaar zijn. Bovendien kost het 'draaien' van één scenario ca. 2 dagen en de uitwerking en analyse van de resultaten een veelvoud daarvan. Om deze redenen is er voor gekozen het bosbeheer zo dicht mogelijk bij de realiteit te houden, hoewel er natuurlijk geen zekerheid is over het bosbeheer de komende 50 jaar.

Behalve boven genoemde histogrammen worden de resultaten gepresenteerd als kaarten van het gehele gebied aan het eind van de simulatie. Drie typen uitkomsten worden gepresenteerd per gridcel en per scenario: (1) de

boomsoort in de struiklaag met de hoogste bedekking, mits de bedekking minimaal 1% is; (2) het aantal boomsoorten in de struiklaag, eveneens mits de bedekking van een soort tenminste 1% is; en (3) het verschil in bedekking in de struiklaag ten opzichte van het scenario zonder bosbeheer en zonder hoefdieren (referentie scenario 0) voor Berk, Beuk, Grove den en Eik. Dit verschil in bedekking per gridcel loopt van -1: afname van een bedekking van 1 in de referentie tot 0 in het behandelde scenario, tot +1: toename van de bedekking van 0 in de referentie tot 1 in het behandelde scenario. Van deze verschillen zijn vervolgens de contouren weergegeven rond de gridcellen met eenzelfde mate van verandering ten opzichte van de referentie. Dit lijkt nogal technisch, maar deze contouren rond de verschillen met de referentie geven uiteindelijk een duidelijk ruimtelijk interpreteerbaar beeld van: (1) het effect van alleen bosbeheer, zonder hoefdieren (verschil met scenario 1); (2) het effect van bosbeheer in combinatie met huidige aantallen hoefdieren (verschil met scenario 3); en (3) het effect van bosbeheer en de theoretische situatie wanneer de wildstand in het gehele gebied niet meer gereguleerd zou worden, echter wel met behoud van begrazing binnen de huidige rasters (verschil met scenario 5).

Met een model kan niet met absolute zekerheid een kwantitatief beeld over 50 jaar worden gegeven. Wel zijn de in beeld gebrachte trends en verschillen tussen de uitkomsten van de scenario's representatief voor wat er in werkelijkheid te gebeuren staat. Het model beschrijft immers op correcte wijze de belangrijkste processen die de bosontwikkeling bepalen. Mits genoemde hoefdierscenario's en bosbeheer inderdaad de komende 50 jaar toegepast zouden worden en er geen andere ingrijpende gebeurtenissen plaatsvinden! Om de resultaten toch te kwantificeren benoemen we in de beschrijving van de resultaten de procentuele verandering als volgt: >0-10%: zeer geringe verandering; >10-25%: geringe verandering; >25-50%: matige verandering; >50-75%: sterke verandering; >75-100%: zeer sterke verandering. Hierbij kan de verandering zowel een toename als een afname zijn.

Bezien op schaal van de gehele Zuidoost Veluwe verschillen de gevolgen van veranderingen in het beheer van bos en hoefdieren per boomsoort (Tabel 1.1). Stoppen met bosbeheer is gunstig voor de verjonging van Fijnspar en Douglas. Hoefdieren remmen de verjonging van Berk en Eik. Bij Berk overtreft dit effect de mogelijke effecten van een veranderend bosbeheer.

Wat zijn de gevolgen van een veranderend hoefdierbeheer op de schaal van deelgebieden van de Zuidoost Veluwe met een specifiek bosbeheerregime? We beperken ons daarbij tot de samenvatting van de belangrijkste veranderingen ($\geq 50\%$) voor de onderscheiden boomsoorten (Tabel 1.2).

Tabel 1.1. Verschil in bedekking opschaal van de Zuidoost Veluwe van de verjonging van boomsoorten in de struiklaag (1.3 – 8 m) tussen de scenario's ten opzichte van het huidige beheer, scenario 3. zg: zeer gering > 0-10%; g: geringe verandering: > 10-25%; m: matige verandering: >25-50%; s: sterke verandering: >50-75%; zs: zeer sterke verandering: >75-100%. +: toename; - afname ten opzichte van het huidige beheer

Scen. nr.	huidige bos-beheer toepassen	hoefdier beheer	Effect ten opzichte van huidige beheer					
			den	berk	Douglas	beuk	fijnspar	eik
0	niet	geen hoefdieren aanwezig	- g	+ m	+ m	+ g	+ s	+ g
1	wel	geen hoefdieren aanwezig	- zg	+ zs	+ zg	- g	+ m	+ m
2	wel	minimum dichtheden	- g	+ m	+ g	+ zg	+ g	+ g
4	wel	fluctuerende dichtheden	- g	+ zg	- g	- g	- g	- g
5	wel	vrije aantallen + rund en paard	- zg	+ zg	- zg	- g	- g	+ zg
6	wel	vrije aantallen - rund en paard	+ zg	+ zg	+ g	- g	+ g	- zg
7	niet	vrije aantallen + rund en paard	- g	- g	+ m	- zg	+ m	+ g

Tabel 1.2. De belangrijkste effecten (>= 50%) van de scenario's op de bedekking van Grove den (gd), Berk (be), Eik (ei), Beuk (bu), Fijnspar (fs) en Douglas (dg) in de struiklaag (1.3 – 8 m) per deelgebied met een specifiek bosbeheerregime (zie Fig 11.6) ten opzichte van scenario 3, het huidige bos- en hoefdierbeheer. + en -: positief respectievelijk negatief effect op aandeel van de betreffende boomsoort in de verjonging. D: dunnen; G: dunnen + groepenkap; B: bodembewerking; P: inplant van Eik

Scenario	deelgebied met bosbeheerregime					
Scen. nr.	Hoefdier beheer	D-G-B-P-	D+G-B-P-	D+G+B-P-	D+G+B+P-	D+G+B+P+
1	Geen hoefdieren aanwezig	be+	be+; fs+	be+	be+; fs+	be+
2	Minimum dichtheden				be+; dg+	gd+; ei+; fs+; dg+; bu-
4	Fluctuerende dichtheden				be+	
5	Vrije aantallen met rund en paard				ei+	ei+
6	Vrije aantallen zonder rund en paard				fs+; dg+	ei+; dg+; bu-

Belangwekkende conclusies zijn:

1. Een wijziging van het gangbare hoefdierbeheer heeft onder alle gangbare bosbeheerregimes een positief effect op het aandeel van alle onderscheiden boomsoorten in de struiklaag, met uitzondering van Beuk. Het aandeel Beuk neemt af. Verandering van het huidige hoefdierbeheer komt dus de variatie in de struiklaag, uitgedrukt in het aantal boomsoorten, ten goede.
2. Tenzij Berk en Fijnspar de belangrijkste doelsoorten zijn, heeft geen enkel bosbeheerregime baat bij het verwijderen van alle hoefdieren.
3. De gevolgen van een ander dan het huidige hoefdierbeheer komen het duidelijkst naar voren in de deelgebieden met bosbeheerregimes waarbij het meest wordt 'gedaan' t.b.v de houtproductie. Bij deze beheerregimes is de overstap naar minimale hoefdierdichtheden gunstig voor de variatie in de struiklaag.
4. Deze relatief intensieve bosbeheerregimes zijn voor de bevordering van Eik gebaat bij invoering van de scenario's 2, 5 en 6. Voor de bevordering van Fijnspar en Douglas zijn ze gebaat bij invoering van de scenario's 1, 2 en 6. Het minst gebaat zijn deze bosbeheerregimes bij invoering van scenario 4.

Stoppen met hoefdierbeheer leidt tot fluctuaties in hun aantallen die zijn terug te voeren op schommelingen in het voedselaanbod. Mast speelt hierbij een belangrijke rol. Edelhert en damhert, beide intermediaire soorten, bereiken relatief hoge dichtheden. Respectievelijk 5-10 en 15-20 dieren per 100 ha, ongeacht de aanwezigheid van rund en paard. Rund en paard, meer dan edelhert en damhert aangewezen op de relatief schaarse 'breedbladige grassen', ondervinden kennelijk een sterke voedselconcurrentie van edelhert en damhert. De laatste twee soorten staat bovendien een groter leefgebied en daardoor een groter voedselaanbod ter beschikking.

In scenario 5 zijn de dichtheden van ree beduidend hoger dan in scenario 6 waar deze soort al snel uit beeld verdwijnt. Hiervoor dringen zich twee verklaringen op. De eerste is dat bosbeheer gunstig is voor reeën. Het ree is een pioniersoort die op open plekken en in bosranden naar verhouding veel goed voedsel vindt. Een tweede mogelijkheid is dat een faciliterend effect uitgaat van begrazing door rund en paard op ree. En tenslotte blijkt in afwezigheid van rund en paard het ree een sterkere concurrentie te ondervinden van damhert en edelhert.

Het wilde zwijn profiteert in eerste instantie van het wegvallen van rund en paard, doordat er voor hem meer voedsel beschikbaar is in de gebieden met veel breedbladig gras. Het wilde zwijn heeft echter grotendeels zijn eigen dynamiek, gestuurd door het aanbod aan mast dat wisselt tussen de jaren.

Zonder bosbeheer blijkt de totale hoefdierbiomassa na een ontwikkeling van 50 jaar ca. 25% lager dan met bosbeheer. In deze situatie wordt minder voedsel geproduceerd doordat er minder licht valt op de kruidachtigen en grassen in het bos. De begrazingsdruk op de verjonging van houtige soorten in het bos is daardoor eveneens minder.

Algemene inzichten, ontstaan door toepassing van FORSPACE

1. Toenemende intensiteit van het bosbeheer, bestaande uit dunningen en groepenkap, bodembewerking en eventueel inplant van Eik is gunstig voor de lichtsoorten Berk en Grove den, maar ongunstig voor de schaduwsoorten Beuk, Douglas en Fijnspar. Deze laatste ondervinden dan meer concurrentie van de lichtsoorten.
2. Een groepenkap is een belangrijk beheerinstrument om de verjonging te stimuleren. Uit deze modelstudie blijkt dat daarbij de positie ten opzichte van zaadbronnen cruciaal is voor het succes van deze methode. Vindt het plaats in een door Grove den gedomineerde opstand dan zal Grove den nagenoeg volledig voor de verjonging in het ontstane gat zorgdragen. Vindt het op een rijkere locatie plaats en zijn er zaadbronnen van Beuk in de buurt aanwezig, dan zal Beuk de volgende generatie bos zijn. Dit ondanks eventuele inplant en bescherming van Eik. Om Eik in deze situatie in het bos te houden is het dus nodig Eik regelmatig vrij te stellen.
3. Succesvolle verjonging van Eik vindt pas plaats wanneer voldoende licht beschikbaar is en er weinig tot geen hoefdieren aanwezig zijn. Soms kan hierbij fysieke bescherming tegen vraat (bijvoorbeeld door rasters of beschermende struiken als meidoorn en sleedoorn) een rol spelen. Wanneer een hoog aandeel Eik een belangrijk element is van de beheerdoelstellingen voor een gebied is het noodzakelijk om additionele beheersmaatregelen te nemen (zoals bijplanten, afrasteren, zuiveren en vrijstellen).
4. De verschillen tussen de scenario's waarin hoefdieren aanwezig zijn, zijn betrekkelijk gering. Het terugbrengen van de huidige dichtheden aan wilde hoefdieren heeft bijvoorbeeld nauwelijks effect op de bedekking en samenstelling van de struiklaag.
5. Er treden belangrijke lokale verschillen op, die het gevolg zijn van de context waarin het bosbeheer wordt uitgevoerd en de ruimtelijke samenhang tussen de deelgebieden die begraasd worden. Vier factoren die daarbij een rol spelen zijn:
 - A De reeds genoemde samenstelling van de boomlaag
De modeluitkomsten geven bijvoorbeeld aan dat aanplant van Eik, in een situatie waar er veel Beuk in de omgeving is en het bodemtype gunstig is voor Beuk, leidt tot een snelle ontwikkeling van een ondergroei van Beuk.
 - B Directe ruimtelijke effecten van bosbeheer
Dunningen en groepenkap leiden tot een hogere wildstand en daarmee tot een grotere graasdruk, ook op plaatsen waar geen dunningen of groepenkap worden uitgevoerd. Dit komt doordat naast verjonging van boomsoorten ook kruiden en grassen een hogere productiviteit hebben in deze gaten omdat er meer licht op de bosbodem valt.
 - C Indirecte ruimtelijke interacties tussen hoefdiersoorten.

De wilde hoefdieren komen overal, ook binnen de rasters van rund en paard. De effecten van interacties tussen enerzijds wilde hoefdieren en anderzijds rund en paard, zijn echter ook voelbaar buiten het leefgebied van rund en paard. Die effecten zijn een lagere begrazingsdruk door edelhert en damhert, die concurrentie ondervinden van rund en paard, en een hogere begrazingsdruk door het ree, die een verminderde concurrentie ondervindt van edelhert en damhert doordat deze laatste 2 soorten concurrentie ondervinden van rund en paard.

D Interacties tussen plantensoorten

De verteerbaarheid van de bodemvegetatie waarin een boomsoort kiemt en zich vestigt, bepaalt mede de graasdruk die de soort ondergaat. De modelaanname dat de maximalisatie van energie-opname door een hoefdiersoort sturend is voor de terrein- en voedselkeuze, resulteert erin dat in een vegetatie waarin goed verteerbare soorten overheersen, de kiemplanten een grotere graasdruk dan in een 'slecht verteerbare vegetatie' ondervinden.



1 Inleiding

Geert Groot Bruinderink

De Veluwe is, naar Nederlandse maatstaven, een reliëfrijk gebied, met stuwwallen die werden gevormd in de voorlaatste ijstijd ca. 200.000 jaar terug. Ongeveer 3000 jaar geleden begon de mens zijn stempel te drukken op het landschap met als belangrijkste, thans nog waarneembare erfenis, een uitgeputte, droge bodem, uitgestrekte heidevelden en Grove den als overheersende boomsoort. Grove den werd massaal aangeplant vanaf ca. 1850 om verstuuving tegen te gaan en mijnstutten te leveren ('ontginningsbos'). De totale oppervlakte bos en natuur binnen het zogenaamde Centraal Veluws Natuurgebied (CVN), bedraagt ca.100.000 ha, waarvan ca. 70% bos en 20% heide en stuifzand. Belangrijke eigenaren zijn Staatsbosbeheer (17.000 ha), diverse gemeenten (15.000 ha), Rijk/Defensie (13.000 ha), Vereniging Natuurmonumenten (12.000 ha), het Kroondomein (10.000 ha), Stichtingen Het Nationaal Park Hoge Veluwe (5000 ha) en Het Geldersch Landschap (6000 ha); het overig particulier eigendom bedraagt ca. 21.000 ha (Provincie Gelderland 2000).

Binnen de 60.000 ha grote vrije wildbaan van het CVN, bevinden zich reeën (*Capreolus capreolus*), edelherten (*Cervus elaphus*), damherten (*Dama dama*) en wilde zwijnen (*Sus scrofa*). Aantallen zijn moeilijk te geven omdat de dieren moeilijk te tellen zijn. Als voorjaarsstanden worden genoemd ca. 4000 reeën, 1200 edelherten, 1000 wilde zwijnen en 250 damherten (bron: Vereniging Wildbeheer Veluwe). Daarnaast grazen plaatselijk schapen, runderen en paarden. Natuurlijke predatoren ontbreken en jacht speelt een belangrijke rol in de aantalcontrole van de wilde hoefdiersoorten. De belangrijkste motivatie daarvoor is het voorkómen van grote populatieschommelingen, het optreden van gebreksziekten, het beperken van schade in de bosbouw en het ontwikkelen van gewenste natuurdoeltypen (Provincie Gelderland 2002). Jaarlijks worden daartoe wildtellingen georganiseerd door de Vereniging Wildbeheer Veluwe, waarop het afschot wordt gebaseerd. Aan dit principe verandert niets door de invoering van de Flora- en faunawet per 1 april 2002 (Provincie Gelderland 2002). Qua omvang correspondeert het jaarlijkse afschot 'in principe' met de aanwas en ook de omvang van de kuddes runderen, schapen en paarden wordt door de mens op een vrijwel constant niveau gehouden.

De grote terreinbeheerders op de Veluwe werken in toenemende mate samen aan een optimaal beheer en inrichting van de Veluwe. Doel is onder meer dat de vrije wildbaan geleidelijk één aaneengesloten leefgebied wordt voor de aanwezige zoogdiersoorten (Provincie Gelderland 2002). Middelen om dit te bereiken zijn het afsluiten van openbare zandwegen voor het gemotoriseerde verkeer, zonering van de recreatie, het opheffen van gesloten wildbanen, de verbetering van de natuurlijke voedselsituatie, het verwijderen van rasters, het maken van onderdoorgangen of in- en uitsprongen, de aanleg van wildviaducten en -tunnels en het toevoegen van voormalige landbouwgronden in de vorm van grasweiden aan het leefgebied van het grofwild (Eindeloze Veluwe deel 1+2 1999, 2000).



2 Vraagstelling

Geert Groot Bruinderink

In de afgelopen decennia was op de Zuidoost Veluwe sprake van een groeiend aantal hoefdieren dat in hun onderhoud moet voorzien door consumptie van het natuurlijke voedselaanbod. Dit betreft zowel wilde hoefdieren als geïntroduceerde runderen en paarden. Het beheer van de hoefdieren werd geëxtensieerd. Deze ontwikkelingen worden anders gezien door de ogen van Stichting Twickel en Landgoed Middachten, dan door Natuurmonumenten of Geldersch Landschap. De allesoverheersende vraag bij de desbetreffende beheerders luidt dan ook: wat is het effect van de combinatie van vijf hoefdiersoorten op de bosverjonging en op de haalbaarheid van de beheerdoelstellingen?

Dit rapport zal het inzicht in deze materie vergroten, waarbij het simulatiemodel FORSPACE een centrale plaats inneemt.



3 Achtergrond

Geert Groot Bruinderink, Loek Kuiters & Jan den Ouden

3.1 Hoefdieren

Dat verschillende soorten grote zoogdieren naast elkaar hetzelfde gebied bevolken is meer regel dan uitzondering. Ze gaan dan ook niet allemaal op dezelfde wijze met het gebied om, bijvoorbeeld met het aanwezige voedsel. In het bijzonder geldt dit voor een belangrijke bouwsteen van planten, cellulose, veruit het meest voorkomende koolhydraat, dat dient ter versteviging van de celwand en de belangrijkste energiebron vormt voor herbivoren. Voor de benutting van cellulose is de herbivoor aangewezen op micro-organismen die het afbreken tot stoffen die door de gastheer kunnen worden benut. Dat browsers, grazers en intermediale feeders hier verschillend mee omgaan is genoegzaam bekend (Hofmann 1989; Groot Bruinderink et al. 1997).

Alle soorten zijn voortdurend op zoek naar gemakkelijk verkrijgbaar en goed verteerbaar materiaal. Zaden, kiemplanten en jonge bomen horen daarbij. Edelherten en reeën leggen daarbij een voorkeur aan de dag voor grasland en kapvlakten. Wilde zwijnen zijn veel meer gebonden aan oud loofbos met een rijke ondergroei, maar ook aan grasland en kapvlakten. Rund en paard hebben een uitgesproken voorkeur voor grasland.

Dieetkeus en terreingebruik kunnen erg wisselen met het seizoen en bijvoorbeeld de aanwezigheid van mast kan daarin sturend zijn. Er zijn zelfs aanwijzingen dat het terreingebruik en de daarmee samenhangende voedselkeus samenhangen met het geslacht van de dieren, waarbij de vrouwelijke dieren de betere terreingedeelten bezetten (Gordon & Illius 1989). In de afgelopen decennia nam het natuurlijke voedselaanbod voor hoefdieren in het CVN aantoonbaar toe (Groot Bruinderink et al. 1997). De noodzaak tot verstrekking van bijvoeding nam daarmee af. Onduidelijk is of dit ook geldt voor de beschikbaarheid van mineralen: een tekort aan natrium, calcium en fosfor in het natuurlijk voedsel is niet uitgesloten (Groot Bruinderink et al. 2000).

3.1.1 Interacties

Waar meerdere soorten grote grazers naast elkaar voorkomen zijn menukeus, terreingebruik en aantalonwikkeling onder meer afhankelijk van interacties tussen die soorten. Belangrijke vormen van interacties zijn facilitatie en competitie.

Facilitatie

Bij facilitatie ondervindt de ene soort geen nadeel van de interactie met de andere, terwijl omgekeerd die andere er baat bij heeft. Bekend is het voorbeeld van interactie tussen zebra, topi, gnoe en Thomson gazelle, die in de tijd na elkaar de grasvlakten in de Serengeti afgrazen ('grazing succession'), waarbij de soort die eerder komt een kwalitatief beter gras achterlaat voor de soort die daarna komt. Op de Veluwe werd facilitatie aangetoond van wild zwijn en edelhert door rund en van wild zwijn door edelhert op grazige vegetaties (Groot Bruinderink et al. 2000).

Competitie

Bij vormen van 'directe' competitie (Engels: resource competition) moeten de populaties beperkte hulpbronnen delen, waarbij de gezamenlijke exploitatie ervan een negatief effect heeft op één dan wel beide soorten en daardoor ook gevolgen voor hun populatie(s). Dit werd bijvoorbeeld gevonden tussen kangaroes en schapen in Australië.

Van facilitatie naar competitie

Bekend is, dat op de Veluwe runderen, edelherten en wilde zwijnen een voorkeur aan de dag leggen voor grazige vegetaties als wildweiden en oude cultuurgronden (Groot Bruinderink 1996, 2003; Worm 1998). Het seizoen kan hierbij een rol spelen en ook de hoeveelheid mast. In mastarme jaren zijn wilde zwijnen voor hun voortplantingssucces zelfs geheel afhankelijk van breedbladige grassen (Groot Bruinderink et al. 1994). Runderen hebben een positief effect hebben op de beschikbaarheid en kwaliteit van het voedsel voor edelherten en wilde zwijnen op grazige vegetaties. Bij toenemende dichtheid aan runderen neemt competitie met edelhert en wild zwijn toe (Hobbs et al. 1996; Groot Bruinderink et al. 2000b).

Mechanismen

Om iets te begrijpen van de onderliggende mechanismen of implicaties van het naast elkaar voorkomen (co-existentie) van soorten is kennis vereist over eigenschappen van de dieren en de samenstelling van hun voedsel. Voor grazige vegetaties geldt, dat bij toenemende hoogte en ouderdom van het gewas, het vezelgehalte toeneemt en het eiwit- en energiegehalte afnemen (Groot Bruinderink 1987; Gordon 1989a; Van Wieren 1996). Dat grote herbivoren voedsel van slechte kwaliteit beter kunnen verteren dan kleinere dieren, heeft te maken met het feit dat de energiebehoefte verband houdt met het metabolisch lichaamsgewicht ($W^{0.75}$), en het verband tussen pens- en darmvolume met het lichaamsgewicht W (Demment & Van Soest 1985). Runderen zijn relatief grote dieren met een grote energiebehoefte. Ze moeten dagelijks veel voedsel opnemen en kunnen daarbij, mede door hun grote bek, niet erg selectief te werk gaan (Grant et al. 1985 in Gordon 1989c; Illius & Gordon 1987). Ofschoon ze dus zullen trachten voldoende biomassa op te nemen (Short 1985; Spalinger & Hobbs 1992), foerageren ze wel selectief in plantengedenschappen met de hoogste verhouding levend : dood materiaal (Gordon 1989b). Het rund is dus bij uitstek de aangewezen soort om het hoge gewas als eerste aan te pakken. Edelherten en wilde zwijnen kunnen vervolgens selecteren op kwaliteit.

Behalve door de kwaliteit van het voedsel wordt de opname ook bepaald door de vraag: in hoeverre is het dier in staat ook werkelijk het voedsel te bemachtigen? Hierbij speelt de bouw van de bek van het dier en de daarmee samenhangende hapgrootte een belangrijke rol. Het gebruik van de tong die om het gewas kan worden geslagen, bijvoorbeeld bij rund en edelhert, is een effectief middel om de hapgrootte te vergroten (Illius & Gordon 1987). Bij wilde zwijnen werkt dit niet of minder.

Aannemende dat hapgrootte en voedselopname verband houden met de breedte van de snijtandenrij en met lichaamsgewicht $W^{0.33}$, toonden Clutton-Brock & Harvey (1983) aan dat bij lage gewashoogtes grote dieren niet langer en kleine dieren nog wel voldoende voedsel konden opnemen in grazige vegetaties. Dergelijke relaties hebben mogelijk de ecologische scheiding of niche differentiatie tussen grazende herkauwers bewerkstelligd (Illius & Gordon 1987; Gordon & Illius 1996). Met behulp van de snijtandenhypothese kon het verschil in keuze

van habitat en voedsel tussen mannelijke en vrouwelijke edelherten worden verklaard (Clutton-Brock et al. 1987). De hypothese maakt aannemelijk waarom grotere herbivoren hogere gewashoogtes moeten selecteren, die meestal van een slechtere kwaliteit zijn. Begrazing resulteert dan in facilitatie vanwege het beschikbaar komen van kleinere voedselpartikels en hergroei, waaraan die grote herbivoren, in ons geval het rund, technisch minder goed is aangepast dan de kleinere grazer, in ons geval edelhert en wild zwijn (Prins & Olff 1998).

Dit kán verstrekende gevolgen hebben zoals aangetoond door Gordon (1988) op het Schotse eiland Rhum. Hij vond dat vooral in het voorjaar hinde de voorkeur gaven aan het door runderen begraasde deel van de Pijpenstrootje weide. Ten opzichte van hinde elders op Rhum, verkeerden deze dieren in een relatief goede conditie en kregen ze dan ook een relatief groot aantal kalveren per hinde.

De conclusie van Illius & Gordon (1987) dat uiteindelijk als gevolg van competitie de grotere soorten zouden verdwijnen en de kleinere soorten zouden overblijven, mag gelden voor hun combinatie van rund-edelhert-schaapgeit op graslanden, maar niet vanzelfsprekend voor andere combinaties. Ook kan het eindresultaat worden beïnvloed door het gegeven dat soorten kunnen uitwijken van het grasland naar een ander ecotoop met bijvoorbeeld struiken. Niet alleen facilitatie maar ook competitie speelt dan een rol. Zo kwam in de combinatie rund-paard-edelhert-ree in de Oostvaardersplassen, juist het ree in de problemen (Groot Bruinderink et al. 1999b). Onderzoek op de Veluwe wees uit dat competitie plaatsvindt om eikels en beukenootjes, kortweg 'mast' genoemd, tussen de hoefdiersoorten. Ook onderling beconcurreren wilde zwijnen elkaar om mast. Als gevolg daarvan is de reproductie na mastarme jaren, zeker bij het ontbreken van breedbladige grassen, gering (Groot Bruinderink et al. 1994).

Wanneer de huidige, veelal sterk verarmde hoefdierfauna in de gematigde zone wordt uitgebreid met landbouwhuisdieren als het rund, is het de vraag of effecten van competitie en facilitatie zo groot zullen zijn dat soorten feitelijk op basis daarvan ecologisch worden gescheiden en vormen van co-existentie zullen ontstaan (De Bie 1991). Bij het ontbreken van migratiemogelijkheden kan competitie een constante, belangrijke factor worden (De Boer & Prins 1990). We weten niet hoe het uiteindelijk zal uitpakken in het geval van de combinatie rund, edelhert, ree, damhert en wild zwijn.

3.2 Bosverjonging en hoefdieren

Hoefdieren kunnen een ingrijpend effect hebben op de bosverjonging. Afhankelijk van factoren als graasdruk en stadium van de bosontwikkeling, kan herbivorie de bosverjonging zowel stimuleren, belemmeren als qua soortensamenstelling beïnvloeden (Jans 1993; Kuiters & Slim 2001; Smit 2002). Veel hangt af van het successiestadium. Voor een beter begrip staan wij op deze plaats stil bij een aantal specifieke eigenschappen van de onderzochte boomsoorten.

3.2.1 Eigenschappen van de onderzochte boomsoorten

Grove den

In het bos heeft Grove den baat bij groepenkap, met name in opstanden met veel Grove den. Grove den heeft baat bij begrazing omdat hij dan minder concurrentie ondervindt van boomsoorten die meer in trek zijn bij

hoefdieren. Grove den is een lichtboomsoort die tenminste 10% licht nodig heeft om zich te kunnen vestigen. Dit lichtniveau wordt gerealiseerd onder een open scherm van Grove den of Eik, bijvoorbeeld na een dunning of na het maken van een kleine groepenkap. Daarnaast heeft Grove den een grote zaadproductie en verspreidt dit over grote afstanden zodat nieuwe geschikte gebieden snel kunnen worden gekoloniseerd. Ten slotte is de verteerbare energie-inhoud van Grove den voor alle hoefdiersoorten gering. De soort wordt in het model 'meebegaasd' wanneer deze voorkomt in een vegetatie die wel goed verteerbaar is.

Berk

Berk is net als Grove den een pioniersoort en heeft minimaal 10% licht nodig om zich te kunnen vestigen. De zaadproductie is hoog en de gevleugelde zaden worden over grote afstanden verspreid. Berk kan daardoor vrijkomende open plekken in het bos snel koloniseren. Anders dan Grove den zijn twijgen en bladeren van Berk goed verteerbaar voor de hoefdiersoorten.

Beuk

Beuk is een zeer schaduwtolerante soort die al kan kiemen en zich vestigen bij 2% licht. Dit is een lichtniveau dat bijvoorbeeld onder een gesloten scherm van Grove den, Berk of Eik heerst. Onder een gesloten scherm van Beuk, Fijnspar of Douglas is het voor Beuk te donker om zich te kunnen vestigen. De verspreiding van beukenootjes is zeer lokaal en meer dan 90% van de zaden valt binnen enkele 10-tallen meters van de moederboom. Beuk is echter goed verteerbaar voor alle hoefdieren, en beukenootjes zijn zelfs zeer goed verteerbaar. Een mastjaar leidt daardoor tot een onevenredig sterke begrazing omdat de hoefdieren worden aangetrokken door grote aantallen beukenootjes en aanwezige kiemplanten en zaailingen in de kruidlaag 'meebegrazen'.

Douglas en Fijnspar

Deze soorten hebben sterk overeenkomstige eigenschappen. Beide zijn schaduwtolerant met een minimaal lichtniveau van 2% voor kieming. Verder worden hun zaden over grote afstanden verspreid en zijn naalden en twijgen slecht verteerbaar voor de hoefdieren.

Eik

Eik is een tamelijk schaduwintolerante soort die zich kan vestigen bij een lichtniveau van minimaal 5%, en is daarmee schaduwtoleranter dan Berk en Grove den maar schaduwintoleranter dan Douglas, Fijnspar en Beuk. Evenals Beuk verspreidt Eik verreweg zijn meeste zaden in de onmiddellijke nabijheid. Echter een paar procent van de geproduceerde zaden worden enkele 100-den meters ver verspreid en een zeer klein deel nog verder (vooral door Vlaamse gaai, maar ook door andere kraaiachtigen). Kiemplanten en zaailingen van Eik zijn goed verteerbaar, vooral voor reeën maar ook voor de andere hoefdiersoorten. Net als bij Beuk resulteert dit in een onevenredig sterke begrazing van de verjonging van Eik omdat de kiemplanten en zaailingen worden meebegaasd vanwege de beschikbare eikels.

3.2.2 Bosverjonging in open begroeiingstypen

In grasland of open heide wordt de spontane opslag van houtige soorten door begrazing vaak gestimuleerd. Door betreding en het kort afgrazen van de vegetatie ontstaan open plekken waar kiemende zaailingen van profiteren.

Bovendien wordt de concurrentie om licht met hoogopgroeiende grassen, kruiden en dwergstruiken gereduceerd, wat de vestiging van zaailingen in de eerste groeifase bevordert (Bakker 2003). Daarnaast wordt de vestiging van doornig struweel (braam, rozen, Hulst, Meidoorn) gestimuleerd. Dit kan bescherming bieden aan vraatgevoelige boomsoorten (Olf et al. 1999; Vera 1997; Kuiters & Slim 2003). Op deze wijze kan bosvorming optreden vanuit struweelcomplexen. In afwezigheid van bescherming biedende soorten kan de hoogtegroeï van vooral loofboomsoorten gedurende een bepaalde periode sterk worden belemmerd. Dit is meestal een tijdelijk effect. Uiteindelijk zullen er altijd exemplaren in slagen om boven de graaslijn uit te groeien, doordat ze hun groeivorm aanpassen of doordat groepsgewijze verjonging optreedt die in hoofdzaak aan de buitenzijde kort wordt gehouden. De individuen binnenin ondervinden minder graasdruk en groeien door.

De meeste houtige soorten hebben als gevolg van evolutionaire aanpassing aan herbivorie een eigen reactie ontwikkeld op herbivorie. Zo heeft Wilde lijsterbes het vermogen om nieuwe uitlopers te vormen uit de stambasis, indien de apicale groeitop herhaaldelijk wordt gesnoeid. Beuk reageert op herbivorie met een sterke vertakking van de laagste takken waardoor een conische groeivorm ontstaat. Na verloop van tijd komt de apicale groeipunt buiten het bereik van de browser en kan vanaf dat moment ongehinderd doorgroeien. Zomereik heeft het vermogen om slapende knoppen steeds opnieuw te laten uitlopen (Van Hees et al. 1996).

Het is een ervaringsfeit dat spontane bosopslag in heideterreinen door begrazing niet kan worden tegengehouden (Van Wieren et al. 1997; Bokdam 2003). Zelfs een vraatgevoelige soort als de Zomereik is doorgaans eenvoudig in staat om zich met succes in begraasde heidebegroeiingen te vestigen. Heide kan alleen in stand worden gehouden wanneer extra ingrepen worden uitgevoerd in de vorm van maaien, branden of kappen.

3.2.3 Bosverjonging onder gesloten kronendak

Begrazing door hoefdieren kan de verjonging van boomsoorten alleen onder een gesloten kronendak of in open stormgaten van beperkte omvang voor langere tijd tegenhouden. Vooral wanneer er geen bescherming aanwezig is in de vorm van kronentakken van omgevallen bomen. Daarbij vindt selectie plaats tussen vraatgevoelige en vraatresistente soorten. In het Veluwe bos op de hogere zandgronden worden Grove den en Beuk door hoefdieren selectief bevoordeeld (Kuiters & Slim 2001). De verjonging van Zomereik, die onder een redelijk open kronendak van Grove den in onbegraasde situaties optreedt, kan in aanwezigheid van ree, edelhert en wild zwijn volledig worden onderdrukt. Dit geldt ook voor andere favoriete voedselplanten als Wilde lijsterbes en Vuilboom. Uit onderzoek is gebleken dat ook het wilde zwijn door frequent te wroeten in strooisel- en humuslagen en door het ontwortelen van zaailingen veel invloed kan uitoefenen op de bosverjonging. Vooral bij wat hogere dichtheden komen ze vaak op dezelfde plek, waardoor ze het positieve effect van het creëren van een geschikt kiembed, binnen enkele jaren weer teniet doen (Groot Bruinderink & Hazebroek 1996).

3.2.4 Langetermijneffecten voor de bosdynamiek

Wat zijn nu de gevolgen van tred-, graas-, snoei- en wroetactiviteiten van hoefdieren op de langetermijnbosontwikkeling? Immers, vanuit de omlooptijd van bos die in onze contreien enkele honderden jaren kan bedragen, is het weinig relevant of cohorten van zaailingen door hoefdieren tijdelijk sterk in hun ontwikkeling worden geremd. De vraag is of er ergens een periode zal zijn gedurende de omgangscyclus van een opstand dat

er tijdelijk een voldoende lage graasdruk zal zijn op bepaalde plaatsen om een voldoende aantal individuen kans te geven door te groeien naar het kronendak. Dit kunnen dus ook open begroeiingen buiten het bos zijn. Er zijn veel studies uitgevoerd en er is inmiddels veel bekend (Kuiters et al. 1996; Van Wieren et al. 1997; Weisberg & Bugmann 2003; Bugmann & Weisberg 2003), maar het betreft vrijwel zonder uitzondering uitkomsten van betrekkelijk kortjarige experimenten met gemanipuleerde aantallen in slechts beperkte terreinoppervlakten (Putman 1996). Over de langetermijneffecten van (wilde) hoefdiersoorten met een spontane populatiedynamiek in grootschalige boslandschappen weten we nog erg weinig. Er ontbreken actuele referenties van natuurlijke boslandschappen die niet in grote mate gemanipuleerd zijn door de mens. Dit geldt evenzeer voor de grote nationale parken van Noord-Amerika, zoals Yellowstone Park, Isle Royale of Yosemite Park.

Op de Veluwe werd van 1990 tot 1996 onderzoek gedaan naar bosontwikkeling onder invloed van hoefdieren (Van Wieren et al. 1997). Ook hier werd gebruik gemaakt van een model (FORGRA). Op opstandniveau werd het effect gesimuleerd van ree, edelhert, paard en rund in uiteenlopende dichtheden op de ontwikkelingen in verschillende bostypen (Jorritsma et al. 1997). Effecten op landschapsniveau en de gevolgen van interacties tussen hoefdiersoorten via het voedselaanbod ontbraken in deze modelbenadering. De simulaties maakten inzichtelijk dat de ontwikkeling naar loofbos in het merendeel van de bestudeerde bostypen slechts mogelijk was bij minder dan 3 (edelhert, paard) of 7 (ree) dieren per 100 ha. Het effect van de hoefdieren was met name sterk voor Eik.

4 Leefgebied Zuidoost Veluwe

Geert Groot Bruinderink

Bij het beheer van wilde hoefdiersoorten op de Veluwe worden leefgebieden onderscheiden, waaronder het leefgebied 'Zuidoost Veluwe', in 1996 omgevormd tot de Wildbeheereenheid (WBE) Zuidoost Veluwe. Dit leefgebied is gelegen in de gemeenten Apeldoorn, Arnhem, Brummen, Ede, Rozendaal en Rheden. De totale oppervlakte bedraagt ca. 10.000 hectare. Het gebied wordt in het zuiden begrensd door de bosrand boven de A12 en boven de spoorweg Arnhem – Zutphen, in het oosten door de bosrand langs de dorpenrij Dieren - Laag-Soeren - Eerbeek - Loenen, in het westen en noordwesten door de A 50 en in het noordoosten door de Beekbergerweg.

4.1 Eigendom en beheer

Het onderzoekgebied vormt het gezamenlijke bezit van diverse eigenaren met uiteenlopende beheerdoelstellingen (Fig. 9.5). Daartoe behoren Vereniging Natuurmonumenten met het Nationaal Park Veluwezoom (5000 ha) en de gemeente Apeldoorn, eigenaar van de Loenermark (1158 ha) die wordt beheerd door Stichting Het Geldersch Landschap. Het beheer in beide gebieden wordt geformuleerd als 'begeleid natuurlijk beheer met het accent op natuurbehoud'. Houtproductie is hier geen belangrijke doelstelling. In het gebied bevinden zich ook een aantal particuliere bezittingen, waaronder enkele landgoederen. Voorbeelden hiervan zijn het Landgoed Middachten (336 ha boven het spoor), Hof te Dieren, eigendom van Stichting Twickel (400 ha boven het spoor, waarvan 225 in de Schaddevelden) en het landgoed Rozendaal met het Rozendaalse Bos (600 ha, deels Staatsbosbeheer). Het beheer in deze landgoederen bestaat voor een belangrijk deel uit 'geïntegreerd bosbeheer'. Dit is een kleinschalige vorm van bosbeheer met als doel multifunctioneel bos. Houtproductie (kleinschalig geoogst) vormt hiervan onderdeel, maar ook andere functies van het bos als natuur en recreatie. Om de kosten te minimaliseren wordt zoveel mogelijk gebruik gemaakt van natuurlijke verjonging, waarbij ook exoten, in menging met inheemse soorten, een rol spelen. Daar waar de natuurlijke verjonging niet voldoet aan de eisen, die vanuit de te verwachten soortensamenstelling (menging) en kwaliteit (dichtheid) worden gesteld, wordt (bij)geplant.

4.2 Dynamiek in beheer

In de afgelopen 10 – 15 jaar deden zich een aantal belangwekkende zaken voor op de Zuidoost Veluwe. Daartoe behoort omvormingsbeheer, waarbij onder meer niet-inheemse boomsoorten werden verwijderd. De hierdoor ontstane kapvlakten worden als regel niet meer ingeplant. Het 'geïntegreerd bosbeheer', een vorm van beheer die voor sommige gebieden al vele jaren gold (Middachten), werd geleidelijk over grotere oppervlakten ingevoerd. Lokaal wordt thans geen bosbeheer meer uitgevoerd. De rust in het gebied nam toe omdat vele kilometers aan bospaden werden opgeheven, wegen 's nachts werden afgesloten voor gemotoriseerd verkeer en kilometers raster werden geslecht. Tientallen hectares landbouwgrond werden aan het leefgebied van de wilde hoefdieren toegevoegd en het bijvoeren werd gestopt. Het onderhoud van de wildweiden werd extensiever. Er werden

Schotse Hooglandrunders en IJslandse paarden geïntroduceerd. De voorjaarsstanden van edelhert en wild zwijn werden naar boven bijgesteld en het damhart nam in aantal toe. De jacht op edelherten en wilde zwijnen werd in grote delen van het gebied beperkt tot de herfst en er werden jachtvrije gebieden ingesteld, waaronder het Deelerwoud. In toenemende mate laat Natuurmonumenten afgeschoten dieren in het veld liggen t.b.v. aaseters (raaf, wouw, wild zwijn, das, vos, aaskevers e.d.).

4.3 Bos en natuur

Bossen, heidevelden, stuifzanden, lange Beukenlanen en voormalige cultuurgronden kenmerken het onderzoekgebied Zuidoost Veluwe (Tabel 4.1 en Fig. 9.1 & 9.4). Aan de zuidelijke rand loopt de stuwwal af naar de uiterwaarden van de IJssel. Hier is de invloed van de landgoederen groot. Op de Gelderse Natuurdoelenkaart staan als natuurdoeltypen voor het gebied in volgorde van oppervlakte aangegeven 'heide en zand', 'natuurbos' en 'cultuurlandschap' (Provincie Gelderland 2000).

Tabel 4.1. Samenstelling van het 'natuurgedeelte' van de Veluwe als geheel en de Zuidoost Veluwe in het bijzonder (Bron: LGN3+)

Ecotoop	Aanwezige oppervlakte op Veluwe (ha)	%	Aanwezige oppervlakte op Veluwezoom (ha)	%
naaldbos	51765	42,2	6397	63,8
loofbos	13801	11,3	1134	11,3
open stuifzand	828	0,7	4	0,0
heide	6157	5,0	907	9,1
matig vergraste heide	4211	3,4	221	2,2
sterk vergraste heide	3874	3,2	455	4,5
overig open gebied	4440	3,6	237	2,4
<i>Totaal</i>	<i>122594</i>	<i>100</i>	<i>10026</i>	<i>100</i>

4.3.1 Oud bos

Binnen de categorie bos bevindt zich een areaal oud, bijzonder bos, waaronder twee A-locaties en twee bosreservaten buiten deze A-locaties (LB&P en IBN-DLO 1997; Eindeloze Veluwe 1999; Provincie Gelderland 2000). Oude boskernen, die dateren van vóór 1850, bevinden zich langs de zuidrand van het onderzoekgebied (Kooibos, Faisantenbosch op Middachten), in de Onzalige Bossen, de Imbos en in het Loenense Bos. Kenmerkend is de relatief hoge bodemrijkdom, het hoge aandeel loofboomsoorten (Beuk en Inlandse eik) en een niet rechtlijnig padenpatroon.

4.3.2 Heidebebossingen

Het overgrote deel van de aanwezige bossen in het onderzoekgebied is in de twintigste eeuw aangelegd op de toen aanwezige heidevelden. De bodems zijn armer dan bij de vorige categorie bos als gevolg van eeuwenlange verschraving door begrazing en plaggen. Het padenpatroon is veelal rechthoekig en Grove den is de allesoverheersende boomsoort.

4.3.3 Heide

De belangrijkste grotere heidecomplexen zijn het Herikhuizerveld, het Rozendaalse Veld, de Rheder en Worthrhederheide, de Terletse Heide, de Zilvensche Heide en nog enkele kleinere heideterreinen op de Loenermark. Verspreid liggen er een groot aantal kleinere heideterreintjes binnen de bosgebieden.

4.3.4 Overig open gebied

De belangrijkste (voormalige) landbouwenclaves binnen het bos- en natuurgebied van de Zuidoost Veluwe zijn gelegen bij Groenendaal, Herikhuizen, de Lappendeken, de Carolinahoeve en ten westen van Dieren. Daarnaast zijn er 41 wildweiden en 4 wildakkers. De totale oppervlakte daarvan bedraagt bijna 35 hectare.

4.3.5 Oppervlaktewater

Op de hogere gronden in het bosgebied vinden we alleen vennen, leemkuilen en kunstmatig aangelegde zoelen en brandvijvers die jaarrond watervoerend zijn. Dit betreft de Eerbeekse Beek, de Vrijenberger spreng (Loenen) en een 12-tal andere plaatsen.

4.4 Hoefdieren

In het onderzoekgebied bevinden zich naar schatting 700 reeën, 300 edelherten, 500 wilde zwijnen en 175 damherten. Het betreft schattingen van de aantallen in het voorjaar. Daarnaast vindt jaarrond begrazing plaats met schapen (ca. 200 stuks op de 3 noordelijke heideterreinen en ca. 110 stuks op Herikhuizen), runderen (ca. 150 stuks) en paarden (ca. 40 stuks).

Met lokale verschillen in dichtheden, wordt het leefgebied volledig benut door de wilde hoefdieren (zie Fig. 9.2). Het begrazingsgebied van de runderen bestrijkt thans ca. 4000 ha en de omvang van de kudde wordt op 150 – 200 stuks gehouden. Het areaal van de IJslandse paarden in het Nationaal Park Veluwezoom omvat in totaal 538 ha, verdeeld in het 'Herikhuizerveld-oost' (78 ha) en het 'Herikhuizerveld-west en Beekhuizen' (460 ha). Het totaal aantal paarden in het begrazingsgebied bedraagt 32 tot 47 stuks.

De kudde Veluwse Heideschape van Stichting Het Geldersch Landschap bestaat naast oaien ook uit ca. 60 gespeende oilammeren. Hun areaal is beperkt tot ca. 250 ha heide verdeeld over 4 terreinen, te weten de Zilvense Heide met de Kouwerik, de Spitsberg, het Kleizand en de heide 'bij Van Ark'.

4.5 Bodems en bossen

Het bodemprofiel van de Zuidoost Veluwe is de resultante van een groot aantal, traag verlopende processen (eeuwen) als podzolificatie, verweering, kleïnspoeling en erosie (Kemmers et al. 2002). In de fysisch geografische regio-indeling van Nederland valt de Veluwe onder de categorie 'hogere zandgronden' van het 'Gelders district' met als bostypen (Stortelder et al. 1999):

- Fago-Quercetum: Beuken-Zomereikenbos
- Betulo-Quercetum roboris: Berken-Eikenbos
- Leucobryo-Pinetum: Kussentjesmos-Dennenbos

De huidige variatie in groeiplaats wordt in belangrijke mate veroorzaakt door verschillen in de aanwezigheid en dikte van de leemlaag in de bodem. De potentieel natuurlijke vegetatie (PNV) en de bosbouwkundige mogelijkheden (bijgroei, houtvoorraad) zijn direct afhankelijk van de aanwezigheid van deze leemlaag (De Jong et al. 2001). Enkele voorbeelden:

De groeiplaats van Hof te Dieren bestaat uit rijke zandgronden (brikgronden). De kwaliteit van de bodem uit zich in een behoorlijke jaarlijkse bijgroei en houtvoorraad van, in gelijke mate, Beuk, Douglas en Grove den. De groeiplaats van Landgoed Middachten is zeer gevarieerd en heeft plaatselijk een flinke deklaag van löss op het gestuwd preglaciaal zand. Bijna de helft van het bos bestaat uit Beuk. De groeiplaats van het landgoed Molenbeek bij Eerbeek bestaat voor een groot deel uit grofzandige holtpodzolgronden en duinvaaggronden. De houtvoorraad bestaat voor meer dan 75% uit Grove den.

Strooiselaanvoer en -afbraak zijn processen die veel sneller verlopen (decennia) en kunnen resulteren in een afwisselend humusprofiel. Karakteristiek voor dit profiel zijn een combinatie van organische horizonten die van elkaar verschillen in dikte en verteringsgraad (Klinka 1981). De opbouw van de horizonten hangt samen met de leeftijd of het successiestadium van het bos. Een voorbeeld is de primaire successie van een Grove dennenbos op uitgestoven laagten in een stuifzandgebied (Fanta 1986). Tijdens het begin van de successie (harmos, buntgras) komt alleen een L-horizont voor, in een latere fase gevolgd door een F- (Bochtige smele, Grove den eerste generatie) en een H-horizont (blauwe bosbes, Grove den tweede generatie). Belangrijke bodemsoorten in het onderzoekgebied zijn holt- en haarpodzolgronden, duinvaaggronden en in het zuiden en oosten leemgronden en enkeerdgronden (zie Fig. 7.1)

Vaaggronden zijn bodems op jong substraat (stuifzand of recent blootgelegd materiaal) waarin zich nog geen duidelijk bodemprofiel heeft kunnen ontwikkelen. In het gebied komen vooral duinvaaggronden voor (geen directe invloed van het grondwater).

Podzolgronden zijn bodems waarin ijzer en humuszuren uit de bovenste bodemlagen zijn uitgespoeld en in diepere bodemlagen zijn neergeslagen (in de zgn inspoelingslaag of B-horizont). In het studiegebied komen twee belangrijke podzoltypen voor. De haarpodzolen worden aangetroffen op de leemarme zanden, terwijl de holtpodzolen vooral voorkomen op de meer lemige, voedselrijkere zanden.

Eerdgronden zijn bodems die meestal als gevolg van landbouwbewerking verrijkt zijn, wat heeft geresulteerd in een dikke, sterke humeuze toplaag (de eerdlaag).

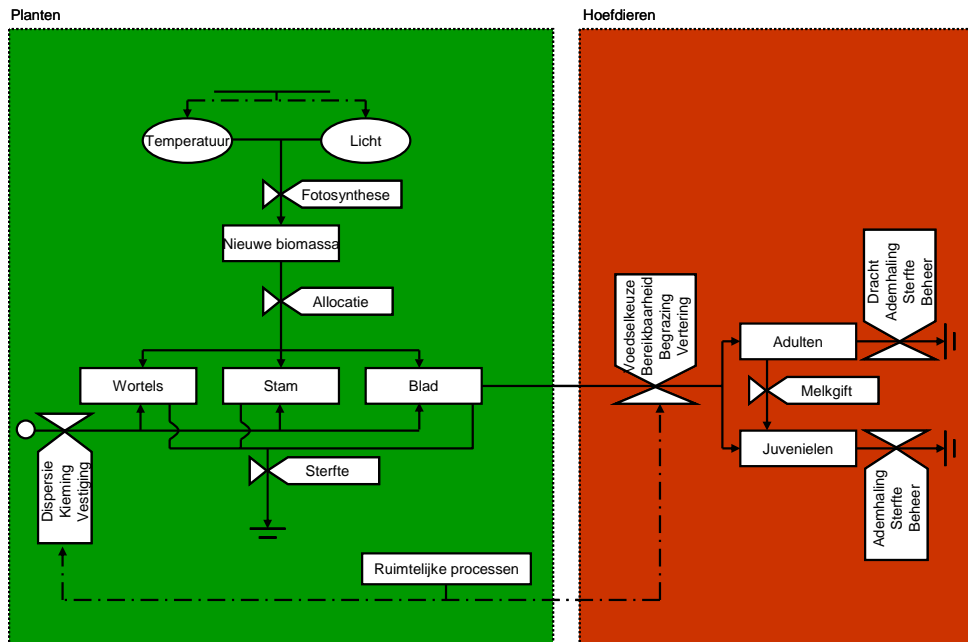
Ten slotte komen op de meest leemrijke bodems zogenaamde leemgronden voor (ook wel löss bodems genoemd).

Boomsoorten stellen specifieke eisen aan de bodem voor kieming en vestiging. Een bodembewerking vóór de zaadval, waarbij het dichte haarwortelnet van de moederbomen wordt doorbroken, de bodemvegetatie wordt verwijderd en ruwe, amorfe humus wordt vermengd met de minerale bodem, heeft een gunstig effect op de overleving en kieming van Beukenzaad (Van Hees 1984). Eik kiemt het best wanneer de Eikels onder het strooisel liggen of in een mat van Bochtige smele, waardoor het vochtverlies wordt beperkt (Shaw 1974). Pioniersoorten als Grove den, ruwe Berk en Amerikaanse vogelkers vestigen zich het best op heide en kaalslagen, in een vegetatieloze strooisellaag of op minerale bodem (Fanta 1986). *Enmalig* wroeten door wilde zwijnen kan dit soort voorwaarden creëren.

5 Beschrijving van het model FORSPACE

Koen Kramer & Geert Groot Bruinderink

Het model FORSPACE (FOResty dynamics in SPAtially Changing Environments) is een uitbreiding op het model WetSpace dat is ontwikkeld voor de Oostvaardersplassen (Groot Bruinderink et al 1999). Deze uitbreiding houdt in dat ook processen die te maken hebben met bomen en houtige gewassen gesimuleerd kunnen worden, alsook de verschillende vormen van bosbeheer. De dynamiek van het bos wordt beschreven door kieming en vestiging in open plekken van 30x30m (z.g. 'gaps'). Evenals WetSpace is FORSPACE 'ruimtelijk expliciet' en wordt een rasterbenadering gehanteerd. FORSPACE is geïmplementeerd in PCRaster (Van Deurssen 1995; Karssenberg 2002). Een ruimtelijk expliciet model is essentieel om de positie van zaadbronnen en de terreinkeuze door grote hoefdieren mee te kunnen nemen en om de actuele situatie zo goed mogelijk te kunnen weergeven.



Figuur 5.1. Stroomschema van het model FORSPACE. Dit geeft de belangrijkste processen en toestanden weer: Planten produceren onder invloed van licht en temperatuur nieuwe biomassa, deze wordt gealloceerd over de verschillende plantenorganen. Nieuwe planten ontstaan door dispersie van zaden gevolgd door kieming en vestiging. Verliezen treden op door sterfte en begrazing. Volwassen en jonge hoefdieren begrazen de beschikbare planten afhankelijk van hun voedselvoorkeur en bereikbaarheid. Dit bepaalt zowel de aantallen als de biomassa van de hoefdieren. Dracht, melkgift en kosten voor ademhaling resulteren in gewichtsafname van de volwassen dieren. Door melkgift nemen de jongen juist in gewicht toe. De aantallen nemen af als gevolg van sterfte door voedselgebrek, ouderdom, en eventueel door beheer.

Het model FORSPACE beschrijft de belangrijkste processen voor de dynamiek van planten en hoefdieren, en 'hanteert' beslisregels voor bepaalde gebeurtenissen en voor eigenschappen van hoefdieren en planten. Dit betekent dat interacties worden gesimuleerd tussen plantensoorten onderling, bijvoorbeeld de concurrentie om licht. Eveneens is er sprake van interacties tussen de hoefdiersoorten door de concurrentie om voedsel. En er bestaat ook een interactie tussen de hoefdieren en de planten, door veranderingen in biomassa, hoogte en bedekking van planten (lees: voedsel-beschikbaarheid) als gevolg van begrazing. Een gedetailleerde mathematische beschrijving van het model is te lezen in (Kramer et al. 2001). Hieronder zal het model in hoofdlijnen aan de hand van een schema toegelicht worden (Fig. 5.1). De getalwaarden die aan constanten worden toegekend in de relaties die de verschillende processen beschrijven, ook wel de parametrisatie van het model genoemd, worden in Hoofdstuk 6 gepresenteerd.

Van planten wordt lichtonderschepping en fotosynthese beschreven. Dit geldt tevens voor de verandering in de biomassa van de plantcomponenten, de bedekking en de hoogte. De beslisregels voor planten betreffen de manier van dispersie en de omstandigheden die nodig zijn voor vestiging en sterfte. Er wordt onderscheid gemaakt in gras, kruidachtigen en houtige gewassen. Voor gras en kruidachtigen worden de componenten reserves, stengels, wortels en blad onderscheiden. Voor houtigen wordt de stam opgesplitst in spinhout en kernhout, en worden verder takken onderscheiden. Het blad, (delen van) takken en stengel kan hierbij een voedselbron zijn voor hoefdieren voorzover het binnen hun bereik ligt.

Van hoefdieren worden de vertering, ademhaling, dracht, lactatie en veranderingen in gewicht beschreven. Er wordt verondersteld dat de hoefdieren de verschillende delen van het gebied uitsluitend selecteren op grond van verschillen in aanbod aan verteerbare energie. Het voedselaanbod in een cel hangt af van de biomassa en verteerbare energie van de verschillende plantensoorten die binnen het bereik van een hoefdier zijn. De z.g. 'toestandvariabelen' die per diersoort worden bijgehouden zijn het gewicht van de jonge (0-1 jaar) en volwassen (1 jaar - maximale leeftijd) populatie en de aantallen per leeftijdsklasse (0 jaar - maximale leeftijd). Hierbij wordt ervan uitgegaan dat volwassen individuen in alle leeftijdsklassen hetzelfde gewicht hebben. Dit geldt ook voor de jonge populatie, maar deze bestaat uit slechts één leeftijdsklasse.

5.1 Planten

In een proces wat fotosynthese wordt genoemd zetten planten CO₂ en water om in z.g. assimilaten (suikers), afhankelijk van de hoeveelheid energie die onderschept wordt in de vorm van licht. De netto fotosynthese hangt af van temperatuur volgens een optimum curve. De hoeveelheid onderschept licht hangt af van de hoeveelheid blad, wat beschreven kan worden met de z.g. leaf-area index (LAI: m² blad/m² grondoppervlak). De LAI wordt per plantensoort en per vegetatielaag berekend. In FORSPACE worden 3 lagen onderscheiden, te weten de *kruid*, *struik*- en *boomlaag*. Iedere laag kan uit één of meer plantensoorten zijn samengesteld. De totale hoeveelheid suikers die in een laag is geproduceerd, wordt over de soorten in die laag verdeeld afhankelijk van de relatieve LAI. De plantendelen verschillen in hun groeisnelheid en zodoende in de verandering van hun biomassa, afhankelijk van de hoeveelheid assimilaten die beschikbaar is.

Behalve de biomassa veranderen structurele eigenschappen van de vegetatie zoals bedekking en hoogte. De hoogtegroeï hangt af van de plantensoort. De verandering in bedekking van een soort per laag is het gevolg van concurrentie om resterende ruimte. De mate van concurrentie hangt weer af van de LAI en bijvoorbeeld voor de soorten in de kruidlaag van de snelheid waarmee de soort in bedekking kan toenemen. Dit laatste hangt tevens samen met het bodemtype.

Een soort kan in principe slechts in één laag tegelijkertijd aanwezig kan zijn. Om toch doorgroeï van soorten uit de kruid- en de struiklaag te kunnen weergegeven worden cohorten per laag onderscheiden. Een cohort is daarmee op te vatten als een 'pseudosoort'. Zo kan bijvoorbeeld de pseudosoort 'Eik van de kruidlaag' doorgroeï naar de struiklaag als deze pseudosoort zijn maximale hoogte in de kruidlaag heeft bereikt en er geen 'Eik van de struiklaag' voorkomt. Voor de overgang van de 'Eik in de struiklaag' naar de 'Eik in de boomlaag' gelden dezelfde regels. Zo niet, dan blijft de pseudosoort van een laag aanwezig totdat de bovenliggende laag vrijkomt voor deze soort.

Dispersie is de verspreiding van zaden van de ene cel naar een andere. De verspreidingsafstand is een belangrijk kenmerk. Kieming en vestiging vinden plaats indien de soort niet in de kruidlaag aanwezig is, er voldoende licht beschikbaar is en als de totale bedekking in de kruidlaag niet volledig is.

Sterfte bij planten en struiken treedt op door verschillende processen:

- zelfdunning zolang ze in de kruidlaag (0-1.35 m) staan
- achterblijvende groei
- het bereiken van de maximale leeftijd

Begrazing heeft dus een effect op sterfte doordat blad verwijderd wordt en daardoor de groei afneemt. Afgestorven plantendelen komen in de strooisellaag terecht, waar ze afgebroken worden.

Het begin en einde van het groeiseizoen hangt af van de temperatuur en verschilt per soort. Doordat het verloop van de temperatuur elk jaar anders is, varieert ook het begin en einde van het groeiseizoen. De fenologie van de vegetatie betreft het doorschieten van gras en kruidachtigen en de verdeling van groei over de verschillende plantendelen. Voor het doorschieten van de vegetatie wordt een tabel ingelezen, waarin per maand de hoogtegroeï staat aangegeven. De mate van groei van blad, stengels, wortels en reserves hangt af van het moment in het jaar. Blad kan groeien vanaf het begin tot het einde van het groeiseizoen. Verdwijnt er gedurende die periode bladbiomassa door begrazing, dan wordt dit opnieuw ontwikkeld totdat er een maximale waarde van de LAI is bereikt.

De voedselbeschikbaarheid in een cel wordt bepaald door de hoeveelheid droge stof en het gehalte aan verteerbare energie daarvan. Die verteerbare energie, uitgedrukt per kg droge stof (in MJ/kg⁻¹ds), is over het algemeen voor de onderscheiden hoefdiersoorten anders en ook weer afhankelijk van het seizoen. Verschillende organen van planten kunnen een verschillend gehalte aan verteerbare energie hebben, ook weer specifiek voor de hoefdiersoorten. Zo kan bijvoorbeeld een wild zwijn als enige soort de wortels van Adelaarsvaren eten in de nawinter, wanneer er geen andere voedselbronnen beschikbaar zijn. Voor de beschikbaarheid van twijgen bij

houtige plantensoorten wordt een vaste verhouding tussen het blad en het bijbehorende twijgbiomassa verondersteld. Het blad valt af aan het einde van het groeiseizoen, terwijl de twijg ('s winters) beschikbaar blijft voor die hoefdieren die hem kunnen verteren.

5.2 Hoefdieren

De hoefdieren worden dus in het model gezien als aantallen jonge en volwassen dieren. De consumptie wordt bepaald hetzij door het aanbod door de vegetatie, hetzij door de maximale hoeveelheid energie die een hoefdier per dag kan opnemen. De verandering in biomassa van een hoefdier *populatie* wordt bepaald door de hoeveelheid energie die de populatie opneemt, verminderd met de kosten van ademhaling, melkgift en dracht. Er wordt geen rekening gehouden met de kosten van lopen om een voedselbron te bereiken. Als de energieopname onvoldoende is, teren de dieren in op hun reserves en neemt hun lichaamsgewicht af.

Het aantal jonge en volwassen dieren wordt afgeleid van de biomassa van deze beide delen van de populatie. Aan alle jonge dieren van een soort wordt hetzelfde gewicht toegekend. Dit geldt ook voor alle volwassen dieren van een soort. Voor de volwassen dieren wordt verder per jaarklasse het aantal dieren bijgehouden. Dit gebeurt aan de hand van het 'doorschuiven' van jongen naar tweedejaars volwassen dieren. Op dezelfde manier wordt in de maand waarin de jongen geboren worden iedere jaargang doorgeschoven naar een volgende jaargang, totdat de maximale leeftijd bereikt is.

Sterfte treedt op door ouderdom of door gebrek. In geval van sterfte door ouderdom verdwijnt de jaargang in de hoogste leeftijdsklasse uit de populatie. Bij gebreksterfte komt het individuele lichaamsgewicht (populatiegewicht gedeeld door het aantal dieren) van de jonge en volwassen dieren onder een vastgestelde drempel. Voor volwassen dieren is dit een vast gegeven. Voor de jongen neemt die drempelwaarde toe van het geboortegewicht tot een minimum lichaamsgewicht van een jong dier van één jaar. De gebreksterfte van de volwassen dieren wordt leeftijdsafhankelijk toegepast: vanaf de hoogste jaarklasse naar steeds jongere jaarklassen wordt de sterfte verrekend, totdat het vastgestelde aantal is gerealiseerd.

Het maximale aantal jongen per worp hangt af van de hoefdiersoort en van het gewicht, lees conditie, van het moederdier. Het neemt volgens een rechte lijn af naar nul, naarmate het gemiddelde gewicht van de volwassen dieren in de populatie, en daarmee het gemiddelde lichaamsgewicht van een volwassen moederdier, het minimumgewicht nadert. Daarbij wordt rekening gehouden met het feit dat jongen geboren worden vanaf en tot een bepaalde leeftijd van het moederdier. Die leeftijd hangt ook af van de hoefdiersoort. Ook afhankelijk van de hoefdiersoort treedt er onmiddellijk na de geboorte predatie of vertrapping van de jongen op.

Een belangrijke aanname in FORSPACE is, dat de voorkeur van een hoefdier voor een bepaalde plantensoort uitsluitend wordt bepaald door het gehalte aan verteerbare energie van die soort en niet door de minerale samenstelling of het eiwitgehalte. Ook wordt er geen rekening mee gehouden dat sociale interacties tussen hoefdiersoorten het terreingebruik kunnen bepalen. In FORSPACE volgt de terreinkeuze uit de aanname dat een hoefdier een zo groot mogelijke energieopname wil realiseren. Hij kiest dus steeds de in dit opzicht rijkste cel en eet daar totdat de maximale opname is bereikt of de energievoorraad van de cel is uitgeput. Er wordt verondersteld dat de hoefdieren een perfecte kennis hebben van hun leefgebied en voortdurend in staat zijn de cel met het hoogste energieaanbod te kiezen. Dit aanbod varieert tussen de hoefdiersoorten, aangezien het

gehalte aan verteerbare energie van plantensoorten en plantendelen verschilt per hoefdier soort. Bovendien speelt ook de bereikbaarheid van het voedsel een rol. De hoefdieren verschillen in grootte en kunnen slechts dat voedsel bereiken dat zich bevindt boven de minimale en onder de maximale graashoogte van de soort.

In een cel wordt de begrazingsdruk door een bepaalde hoefdier soort over de plantensoorten verdeeld volgens het aandeel dat de soorten leveren aan het totale aanbod aan verteerbare energie voor die hoefdier soort. Als een cel gelijktijdig wordt geselecteerd door meerdere hoefdier soorten, dan wordt de biomassa en energie tussen die soorten verdeeld naar rato van het aanbod dat die de plantendelen voor die hoefdier soorten vertegenwoordigen.

Begrazing beïnvloedt de vegetatie langs een aantal wegen. Er wordt biomassa weggevreten en de hoogte en bedekking veranderen. Ook kan de vegetatie worden opengetrapt, waardoor nieuwe vestigingsmogelijkheden voor planten en bomen ontstaan. Dit wordt in FORSPACE beschreven door het aandeel kale bodem te laten toenemen evenredig met het deel van de totaal aanwezige biomassa dat door begrazing wordt weggenomen.

Schapen

De interactie tussen schapen en vegetatie wordt op dezelfde manier beschreven als bij de overige hoefdier soorten, met dit verschil dat de plantenbiomassa die wordt opgenomen niet het aantal aanwezige schapen bepaalt. Die laatste worden opgelegd via een tabel, zijnde een min of meer constant gegeven.



6 Parametrisatie van het model FORSPACE

Koen Kramer, Geert Groot Bruinderink, Dennis Lammertsma, Sip van Wieren & Cees van den Berg

Met parametrisatie wordt bedoeld het invullen van de waarden waar het model mee rekt. Zo wordt bijvoorbeeld de hoogtegroeï van bomen beschreven door een functie met als 'parameters' de hoogtegroeisnelheid (in m/maand) en de maximale hoogte (in m). In dit hoofdstuk worden de belangrijkste parameters behandeld van de hoefdier- en plantensoorten. De functies waarin deze parameters gebruikt worden zijn te vinden in Kramer et al. (2003) en Kramer (2001).

Voor de hoefdieren zijn veel gegevens gebruikt uit het Bosbegrazingsonderzoek en het onderzoek in de Oostvaardersplassen (Van Wieren et al. 1997; Groot Bruinderink et al. 1999). Voor de parameterwaarden van bomen is gebruik gemaakt van het model FORGRA (Jorritsma et al. 1999). De functies voor bomen in FORSPACE zijn zodanig geformuleerd dat parameterwaarden voor groei geschat kunnen worden uit groei- en opbrengsttabellen (Jansen 1996).

Grassen, kruiden en dwergstruiken verschillen van elkaar in verteerbare energie en productiviteit. De verteerbare energie is gebaseerd op uitgebreid literatuuronderzoek en het onderzoek in de Oostvaardersplassen (Groot Bruinderink et al. 1999; Kramer et al. 2003). De waarden van de productiviteit zijn gebaseerd op onderzoek van Nabuurs et al. (1996). Voor overige parameters van grassen, kruiden en dwergstruiken is gebruikgemaakt van gegevens die in het Bosreservatenproject (Broekmeyer et al. 1993) zijn verzameld.

6.1 Bomen

Achtereenvolgens worden de parametrisatie van groei, schaduwtolerantie, begrazingsdruk, zaadproductie en -verspreiding gepresenteerd en toegelicht voor de boomsoorten die gebruikt worden in dit project.

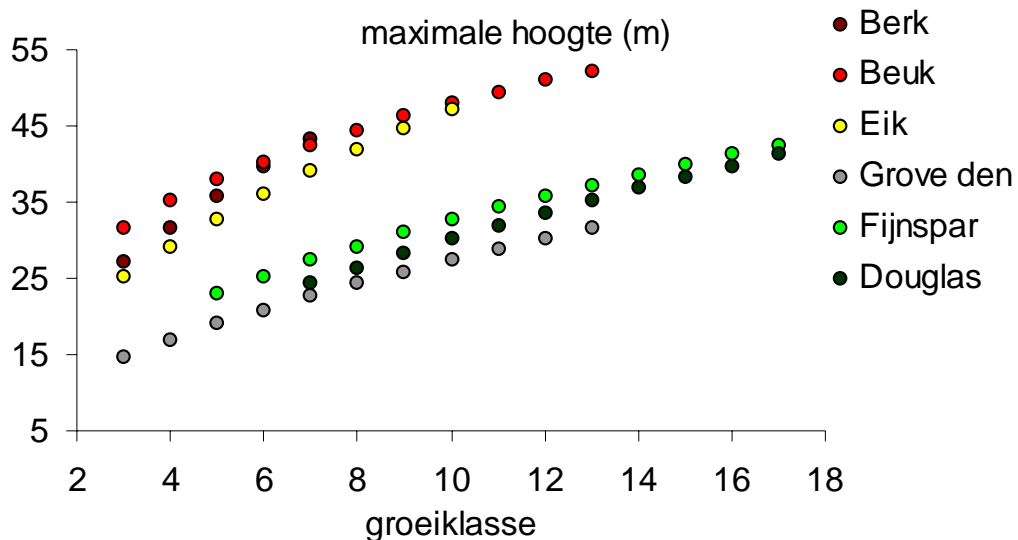
6.1.1 Groei

Groei van bomen betreft hoogtegroeï, toename in kroonstraal, biomassa, stamvolume en grondvlak. De groei van een boomsoort hangt in sterke mate af van de groei- of standplaats. In FORSPACE wordt die groeiplaats gekenmerkt door de bodemsubgroep en grondwatertrap, vertaald in een groeiklasse (Hoofdstuk 7). Een aantal groeiparameters is daarmee afhankelijk van de groeiklasse van de standplaats. Dit geldt bijvoorbeeld voor de maximale hoogte van de gebruikte soorten (Fig. 6.1) en voor de maximale hoogtegroeisnelheid (Fig. 6.2). Deze laatste is geschat uit Jansen et al (1996). Naast verschillen in verticale groei, verschillen boomsoorten ook sterk in horizontale uitbreiding, dus in toename in kroonstraal. Deze wordt in het model berekend op grond van de maximale toename in geprojecteerd kroonoppervlak (Fig. 6.3). Deze parameter is geschat uit Jansen et al (1996) door te veronderstellen dat dunning plaatsvindt zodra kroonsluiting optreedt.

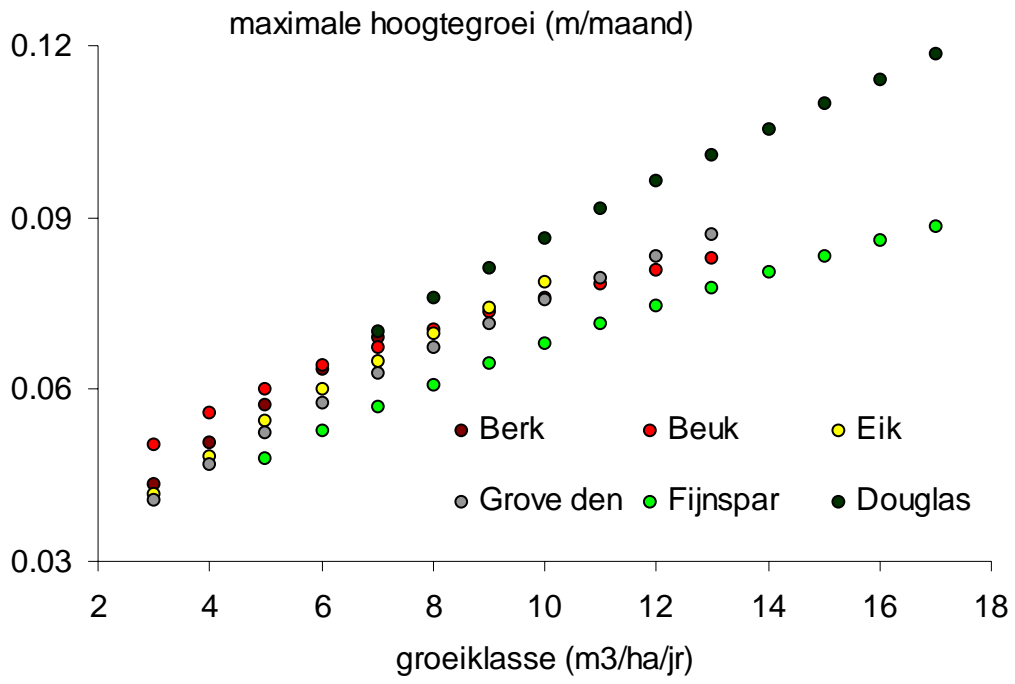
Naast genoemde parameters wordt de groei beïnvloed door parameters als LAI, SLA (specific leaf area: m² blad/kg droge stof DS), 'allocatieparameters' en 'allometrische parameters'. De allocatieparameters worden gebruikt in functies die de verhouding tussen blad, takken, en stam beschrijven. De allometrische parameters

voor de relatie tussen hoogte, diameter en stamvolume. De waarden van de SLA en LAI zijn bepaald door literatuuronderzoek. De allocatieparameters zijn geschat met behulp van een uitgebreide biomassa database (Van Hees, pers. med.) en de allometrische parameters komen uit Jansen et al (1996).

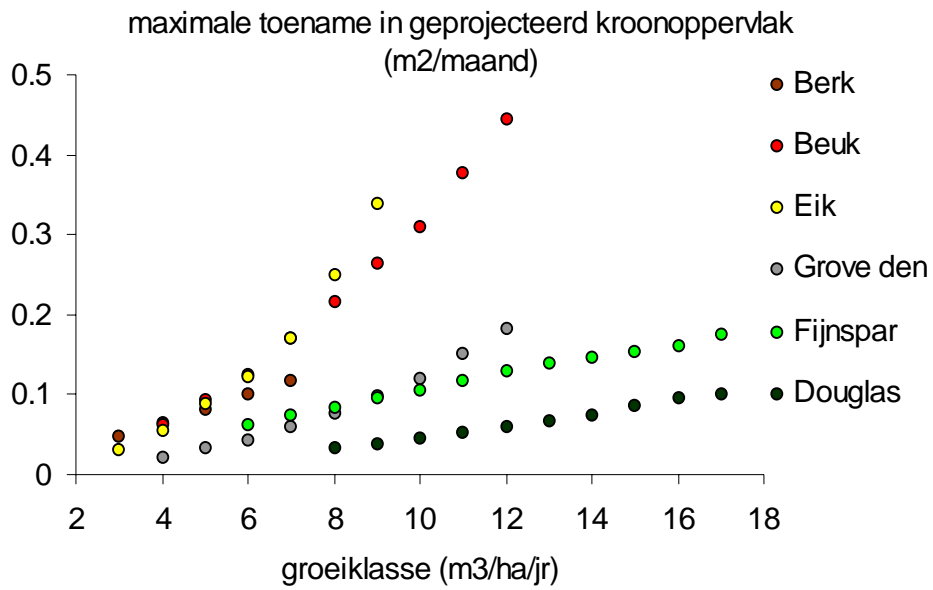
Uiteindelijk blijft er één parameter over waarvoor geen directe literatuurwaarden of metingen beschikbaar zijn, te weten de lichtbenuttingsefficiëntie (RUE, radiation use efficiency). Deze geeft aan hoeveel biomassa door de boom wordt geproduceerd per hoeveelheid geabsorbeerd licht (kg DS/MJ). De RUE is daarom aangepast per groeiklasse uit de groei- en opbrengsttabellen van Jansen et al (1996), uitgaande van kiemplanten in de kruidlaag, een regulier dunningsbeheer in de struik- en boomlaag en bovenstaande parameters. De overeenkomst tussen gemeten en berekende gemiddelde bijgroei op grond van de best passende RUE is weergegeven in Figuur 6.4.



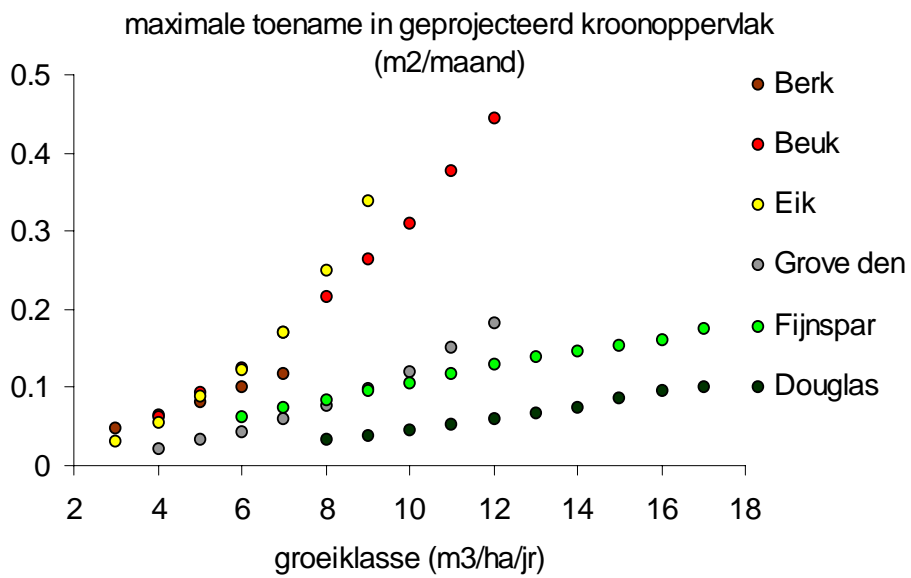
Figuur 6.1. Maximale hoogte (m) per groeiklasse (maximale gemiddelde bijgroei $m^3 ha^{-1} jr^{-1}$)



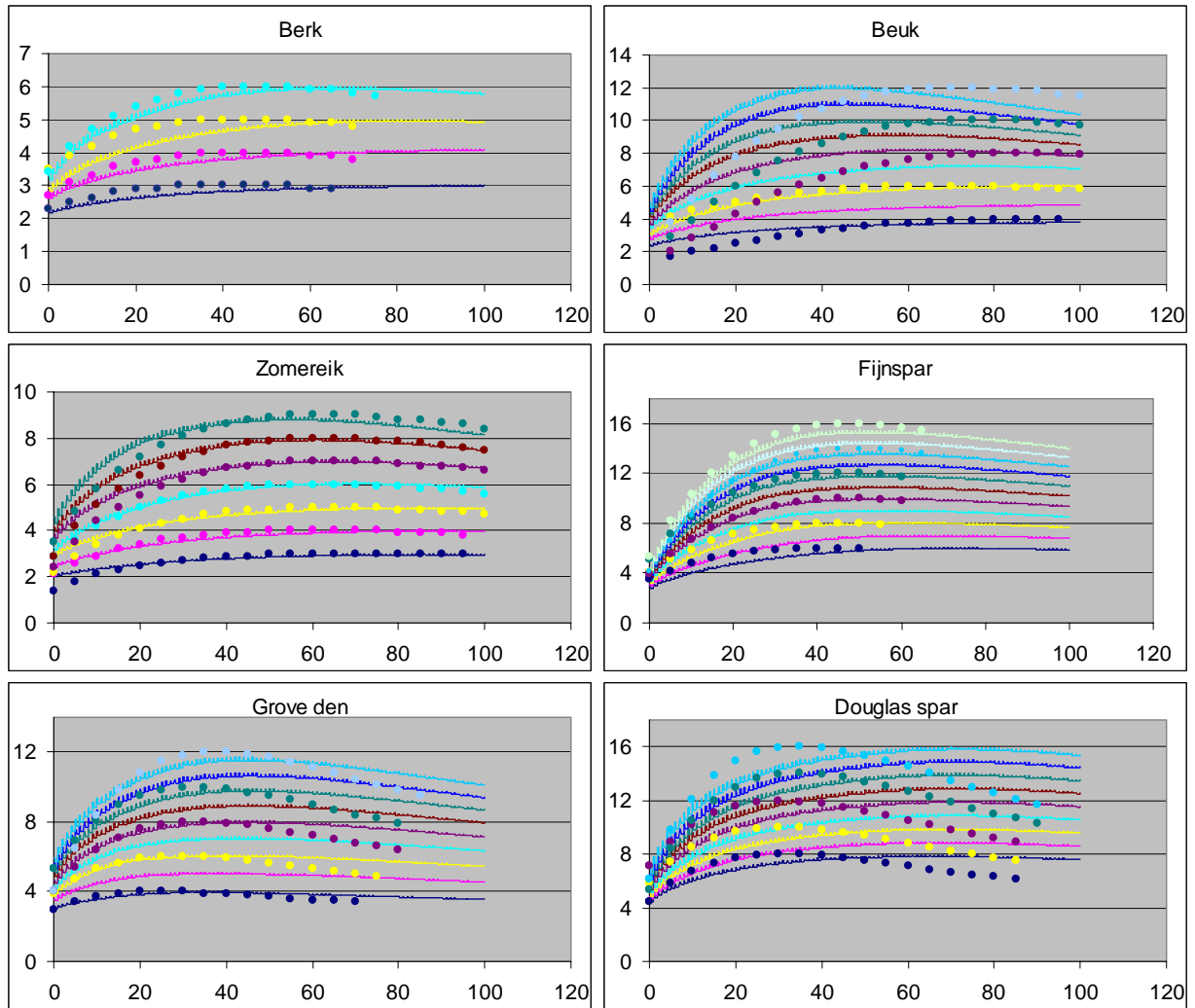
Figuur 6.2. Maximale hoogtegroeï (m maand⁻¹) per groeiklasse (maximale gemiddelde bijgroeï m³ ha⁻¹ jr⁻¹)



Figuur 6.3 Maximale toename in geprojecteerd kroonoppervlak (m² maand⁻¹) per groeiklasse (maximale gemiddelde bijgroei m³ ha⁻¹ jr⁻¹)



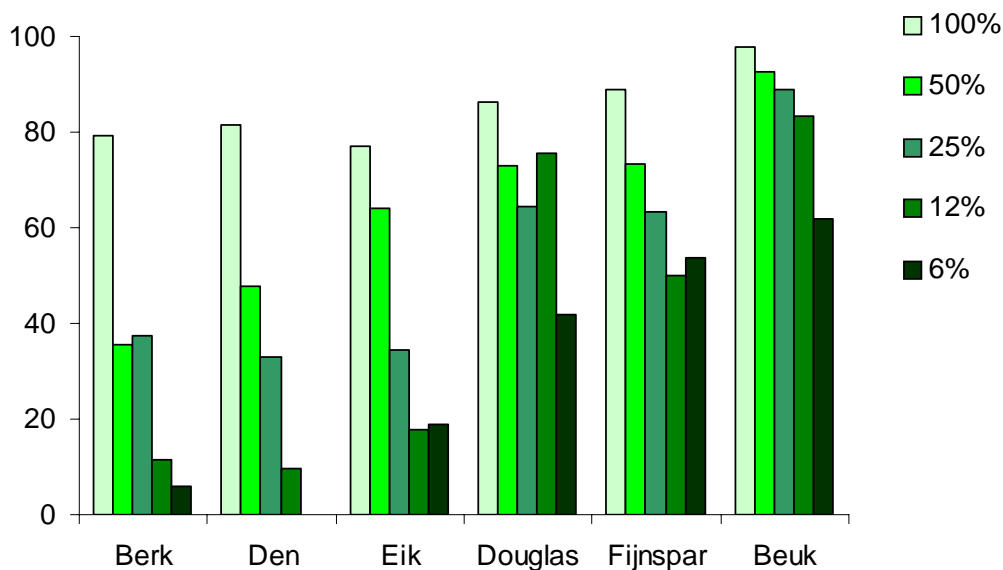
Figuur 6.3 Maximale toename in geprojecteerd kroonoppervlak (m² maand⁻¹) per groeiklasse (maximale gemiddelde bijgroei m³ ha⁻¹ jr⁻¹)



Figuur 6.4. Groeiklassen per soort (m³/ha/jr). Vergelijk tussen groei- en opbrengstgegevens (punten, Jansen et al 1996) en modelresultaat (doorgetrokken lijn). Op de x-as staat de leeftijd geteld vanaf de boom een hoogte van 8m bereikt

Schaduwtolerantie

De sterfte van bomen wordt onder andere beschreven door een achterblijvende groei (Hoofdstuk 5). In FORSPACE wordt de benadering gebruikt die is ontwikkeld en geparаметriseerd voor boomsoorten van de gematigde zone van Noord-Amerika (Kobe et al. 1995; Kobe 1995; Pacala et al. 1994). Dit betreft deels dezelfde genera als in de gematigde zone van Europa voorkomen (*Fagus*, *Betula*, *Quercus*, *Pinus*). De benadering houdt in het kort in, dat de kans op sterfte exponentieel afneemt met het 3-jarige gemiddelde van de diameteraanname. De geschiktheid van deze benadering voor de soorten op de Zuidoost Veluwe is te toetsen door – gesimuleerde - bomen vanaf kiemplant op te laten groeien onder verschillende lichtomstandigheden. Bij schaduwtolerante soorten moet dan een lagere sterfte optreden dan bij lichtminnende soorten. Het resultaat van deze test is weergegeven in Figuur 6.5. Hierin zijn Berk, Groene den en Eik de lichtminnende, schaduwintolerante soorten. Beuk, Douglas en Fijnspar zijn de schaduwtolerante soorten (Bainbridge et al. 1966; Loach 1970; Lyr et al. 1965; Mitscherlich et al. 1967; Röhrig 1967). Voor dit resultaat was het echter nodig de parameterwaarden als geschat door Kobe (Kobe 1995) enigszins aan te passen.

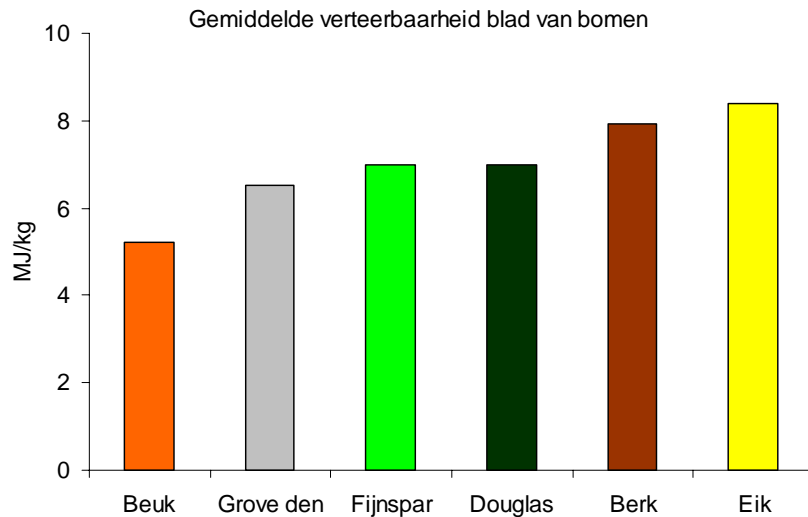


Figuur 6.5 Rangorde van schaduwtolerantie van de verschillende boomsoorten, uitgedrukt als bedekking in de struiklaag na 5 jaar groei bij verschillende lichtintensiteit

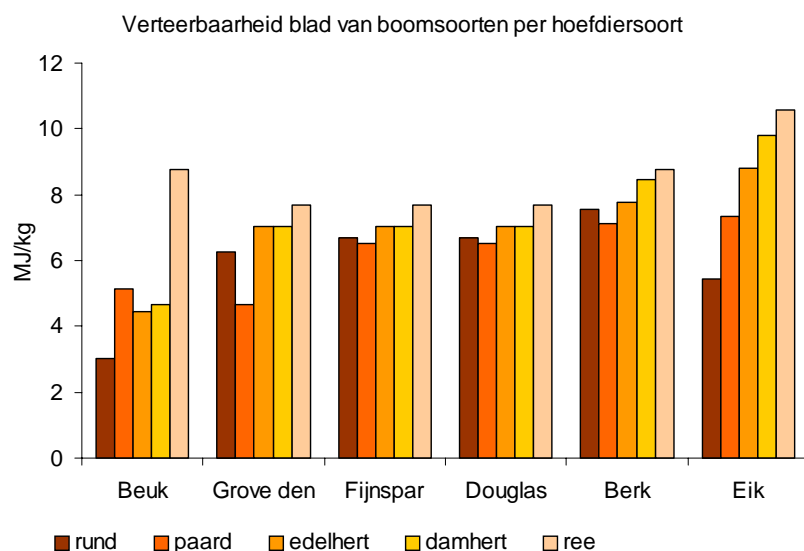
6.1.2 Begrazing

Boomsoorten verschillen ook in de mate waarin ze begraasd worden door grote hoefdieren. In Figuur 6.6 wordt de verteerbare energie van het blad van bomen weergegeven, gemiddeld over de hoefdiersoorten die de boomsoort eten en over de seizoenen. Het gehalte aan verteerbare energie (MJ/kg DS) heeft betrekking op het blad plus een deel van de twijg. Bij een dergelijke grove benadering blijken er slechts geringe verschillen op te treden tussen de boomsoorten.

In werkelijkheid verschilt de verteerbare energie van een 'boomsoort', zelfs indien gemiddeld over de seizoenen, sterk tussen de hoefdiersoorten (Fig. 6.7). De samenstelling van de hoefdierfauna bepaalt daarmee mede de mate waarin boomsoorten worden begraasd.



Figuur 6.6. Gemiddeld gehalte aan verteerbare energie van blad van bomen, gemiddeld over de hoefdiersoorten en seizoenen

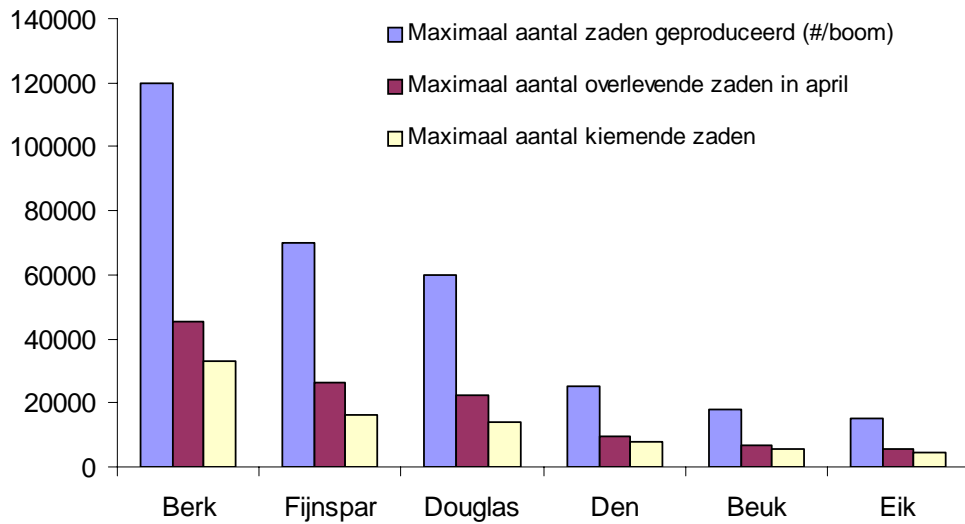


Figuur 6.7. Gehalte aan verteerbare energie van blad van boomsoorten per hoefdiersoort, gemiddeld over de seizoenen

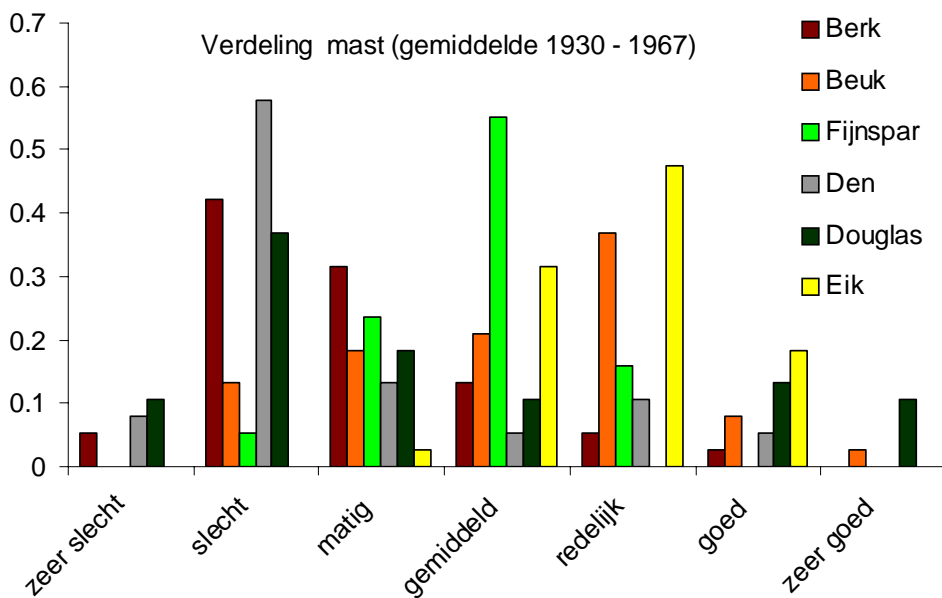
6.1.3 Productie, verspreiding en overleving van zaden

Boomsoorten verschillen ook in de jaarlijkse zaadproductie, de overleving van de zaden en de afstand waarover ze verspreid worden. Lang niet alle zaden die in de herfst worden geproduceerd, zullen kiemen in het voorjaar (Fig. 6.8). Gedurende de winter gaan veel zaden verloren o.a. door predatie en aantasting door schimmels. Slechts een deel van de zaden die in april nog over zijn, is in staat een kiemplant te produceren.

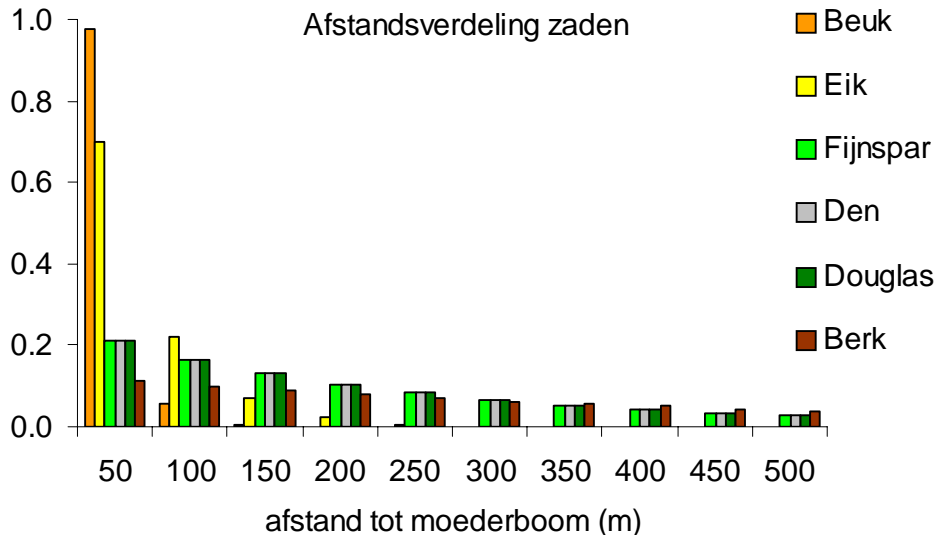
Bomen produceren niet ieder jaar maximale aantallen zaden. De waargenomen verdeling van slechte en goede zaadproductiejaren is weergegeven in Figuur 6.9 (Bastide and Vredenburg 1970). In FORSPACE is de 10-delige schaal van Bastide & Vredenburg versimpeld tot een 4-delige: 0-10, 10-40, 40-70 en 70-100% van de maximale productie.



Figuur 6.8. Verloop van het maximaal aantal zaden dat door een individuele boom geproduceerd kan worden tot en met het maximaal aantal kiemende zaden per boom



Figuur 6.9. Waargenomen verdeling van goede en slechte mastjaren per soort (LaBastide en Vreedeberg, 1970)



Figuur 6.10. Gesimuleerde afstandsverdeling per soort tot waar zaden verspreid kunnen worden

De meeste zaden zullen direct onder de boom terechtkomen, maar een deel bereikt grotere afstanden (Fig. 6.10). Deze dispersie beslaat in het algemeen een groter areaal bij windverspreiders dan bij Beuk en Eik. De parameterwaarden van Figuur 6.8 en 6.10 zijn gebaseerd op literatuuronderzoek. (Bakker 1980; Bossema 1979; Bouman 2000; Estrada and Fleming 1986; Fenner 1985; Fenner 1992; Fleming and Estrada 1993; Hester et al. 1991; Jansen 2003; Karlsson 2001; Murray 1986; Schopmeyer 1974; Siegl and Schoenborn 1990; Willson 1983; Young and Young 1992; Youngblood and Max 1992; Zasada et al. 1978).

6.2 Grassen en kruiden

Grassen en kruiden verschillen onder andere van elkaar in de hoeveelheid blad, hoogtegroeï, horizontale uitbreiding, productiviteit en het effect van beschaduwïng op deze kenmerken. Net als de bomen verschillen ze ook in het gehalte aan verteerbare energie voor de hoefdiersoorten en daarmee in de mate waarin ze begraasd worden.

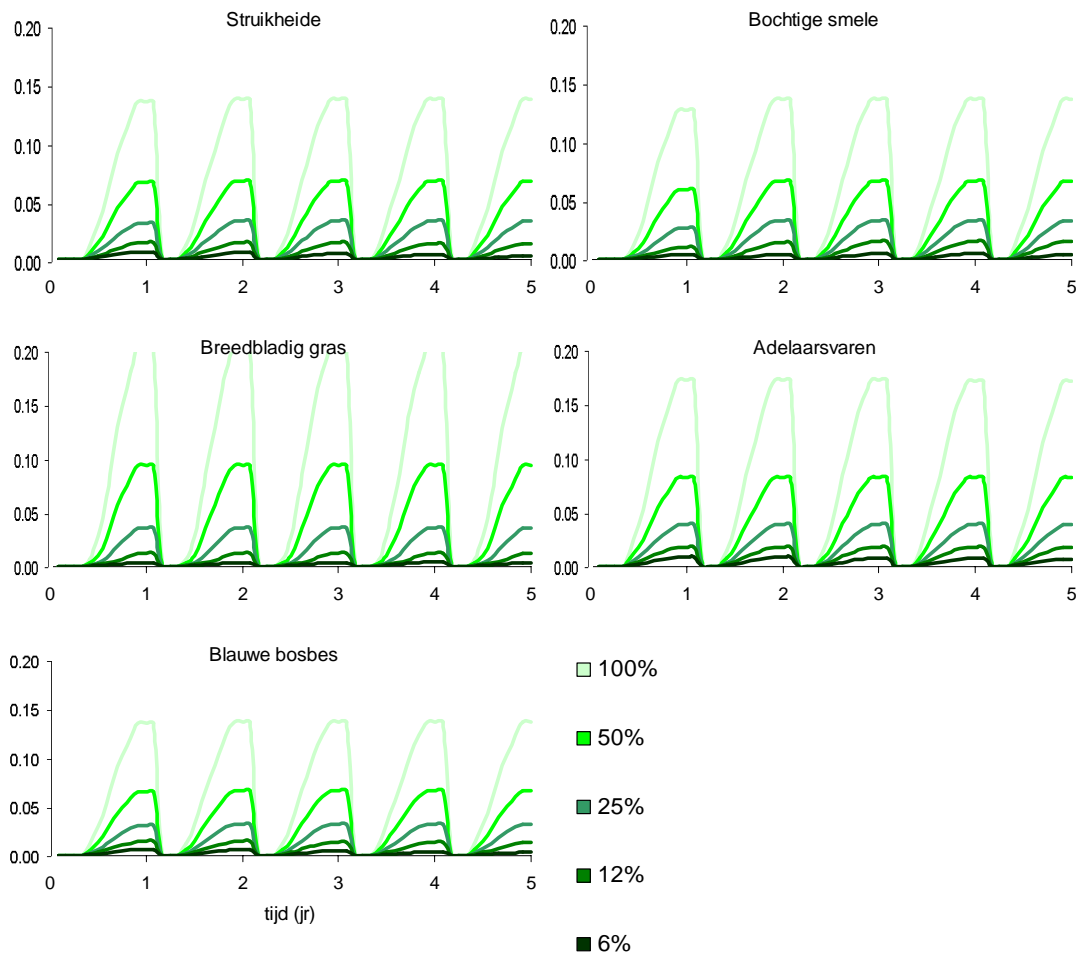
6.2.1 Effect van beschaduwïng op de hoeveelheid blad, de hoogtegroeï, de horizontale uitbreiding en de productiviteit

Een toenemende mate van beschaduwïng resulteert in een afnemende productiviteit per vierkante meter grondoppervlak. In eerste instantie omdat er simpelweg minder licht beschikbaar is voor fotosynthese. Door deze afname in fotosynthese zijn er minder producten van de fotosynthese (assimilaten) beschikbaar voor aanleg en

onderhoud van nieuw plantenweefsel. Planten kunnen daardoor onder andere minder blad aanleggen en onderhouden en minder investeren in hoogtegroeï en horizontale uitbreiding. Dit versterkt de afname in productiviteit omdat het nog beschikbare licht slechter onderschept wordt. Uiteindelijk leidt dit tot het afsterven van de vegetatie onder sterke beschaduwïng.

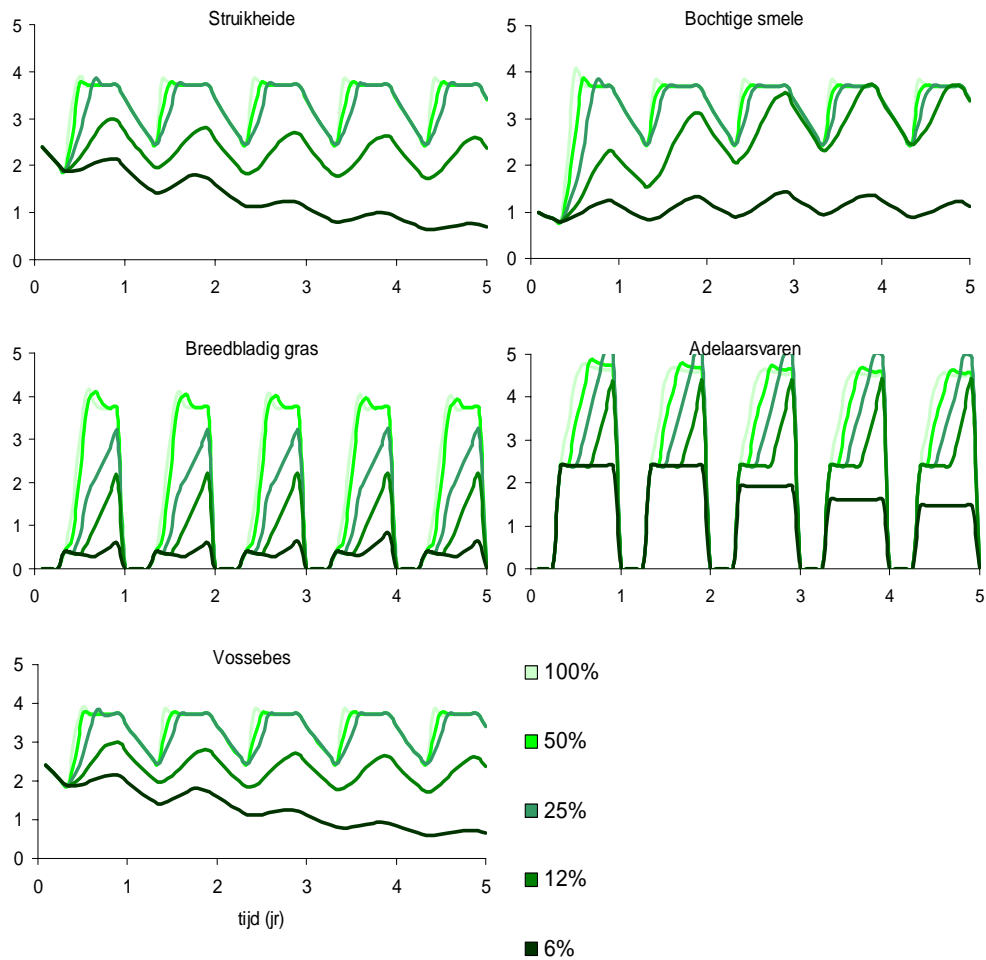
Deze effecten en de verschillen tussen de soorten worden hieronder toegelicht voor Struikheide, Bochtige smeïe, breedbladige grassen, Adelaarsvaren en Blauwe bosbes. Pijpenstrootje gedraagt zich in het model wat betreft effect van beschaduwïng hetzelfde als Bochtige smeïe. Vossebes gedraagt zich in het model hetzelfde als Blauwe bosbes, met dit verschil dat Blauwe bosbes bladverliezend is.

Figuur 6.11 toont het effect van beschaduwïng op de netto primaire productie (NPP in kg DS/m²/jr) van genoemde soorten. De figuur toont dat het effect van beschaduwïng op de NPP lineair is: een halvering in de hoeveelheid beschikbaar licht resulteert in een halvering van de NPP. Op grond van deze figuur is bovendien in te zien dat er grote verschillen zijn tussen de soorten in productiviteit. breedbladige grassen produceren per jaar ruim 2 ton droge stof per hectare in vol licht. Voor Struikheide is dit 1,4 - 1,5 ton per hectare. De overige soorten produceren veel minder omdat ze veelal onder een kronendak voorkomen.



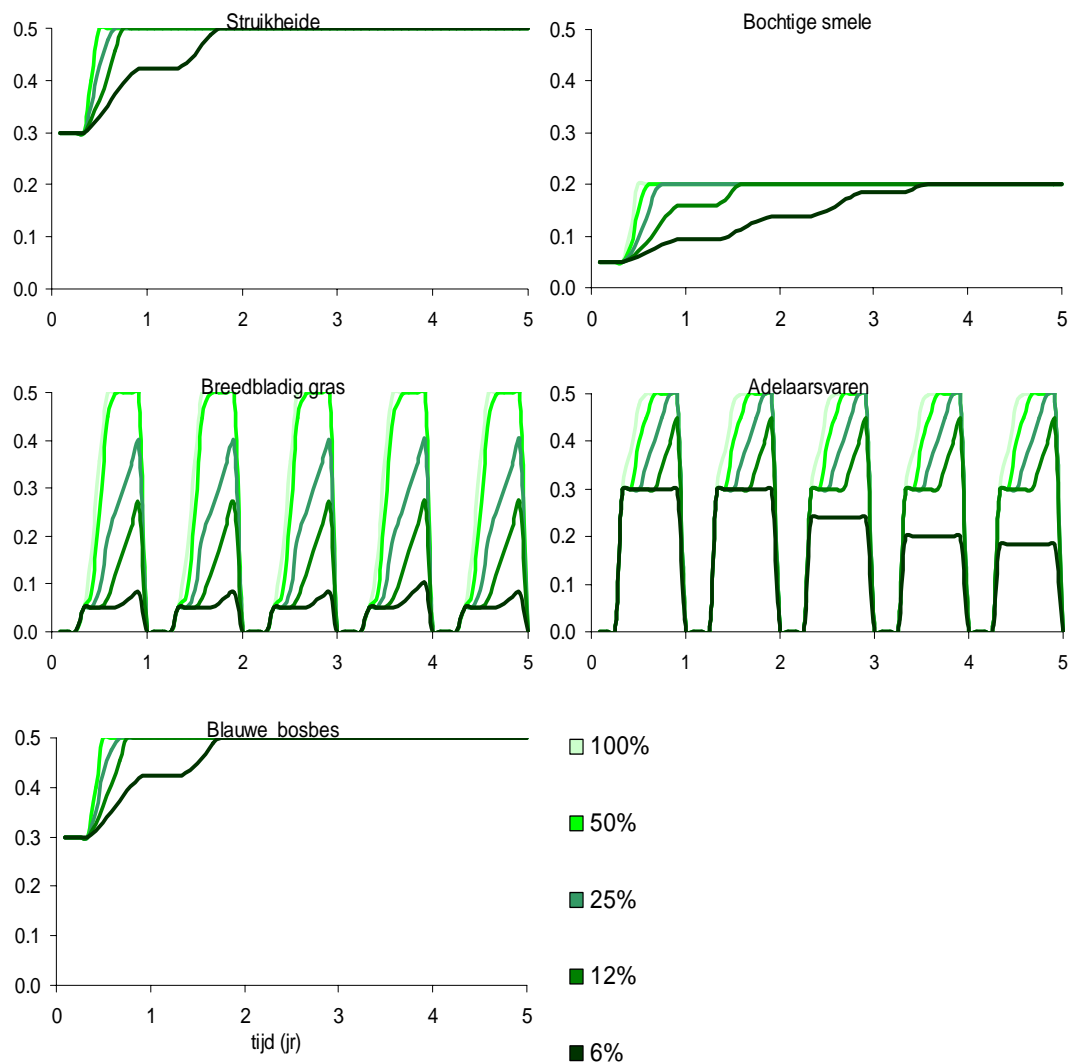
Figuur 6.11. Netto primaire productie (kg DS/m²/jr) bij een percentage licht variërend van 100-6 % van de inkomende straling

Figuur 6.12 toont het effect van beschaduwing op de mate van bebladering, uitgedrukt in LAI. Alle soorten groeien even goed onder vol licht als onder 50% beschaduwing. De breedbladige grassen kunnen al aanmerkelijk minder blad onderhouden als het lichtniveau verder verminderd wordt tot 25%. Een vermindering in de hoeveelheid licht tot 12% resulteert in een afname in LAI bij alle soorten, hoewel Bochtige smele dit op de lange duur het beste doorstaat. Bij 6% licht neemt de LAI sterk af bij alle soorten. Ook onder deze omstandigheden kan Bochtige smele het het langst uithouden.



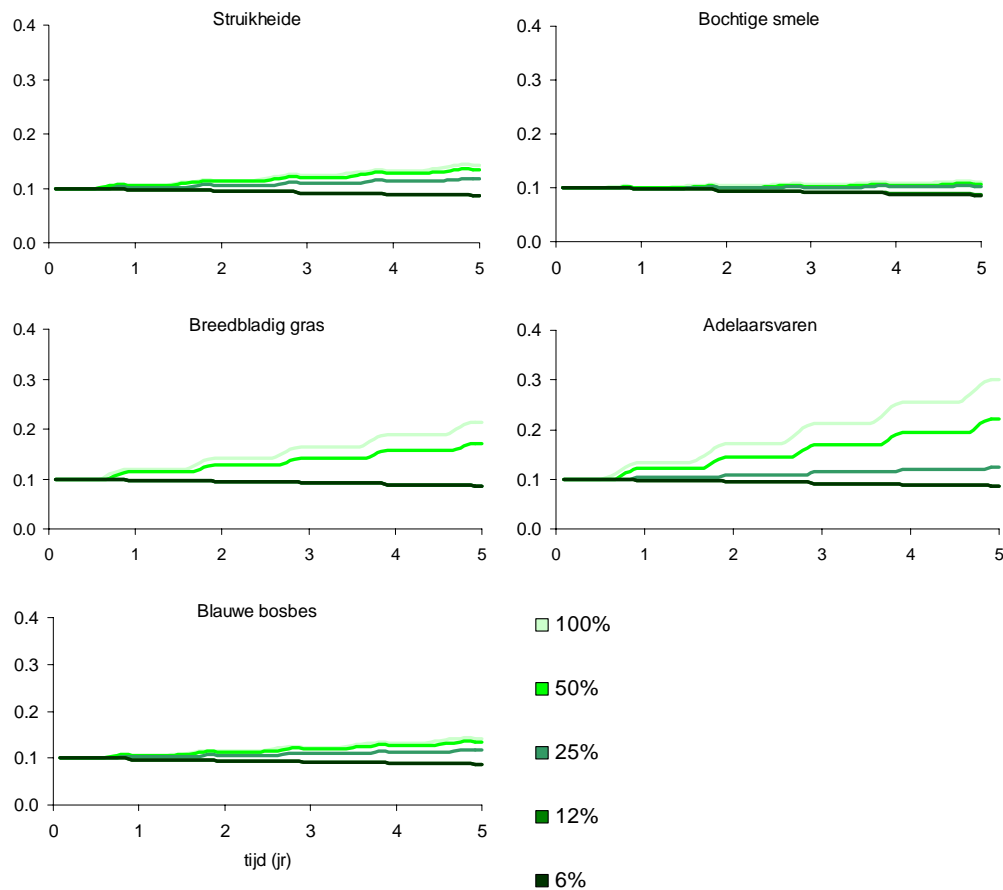
Figuur 6.12. Leaf Area Index (LAI) in m^2 blad / m^2 grondoppervlak bij een percentage licht variërend van 100-6 % van de inkomende straling

Wat betreft de hoogtegroei kost het de planten steeds meer moeite om de maximale hoogte te bereiken naarmate de mate van beschadwing toeneemt (Figuur 6.13). Voor de bladverliezende soorten, Adelaarsvaren en breedbladige gras, is het tenslotte niet meer mogelijk de maximale hoogte te realiseren. Dit is voor het breedbladig gras bij een geringere mate van beschadwing al het geval dan bij Adelaarsvaren. De vegetatie zal dus in een 'niet - bladverliezende' vegetatie veranderen.



Figuur 6.13. Hoogte (m) bij een percentage licht variërend van 100-6 % van de inkomende straling

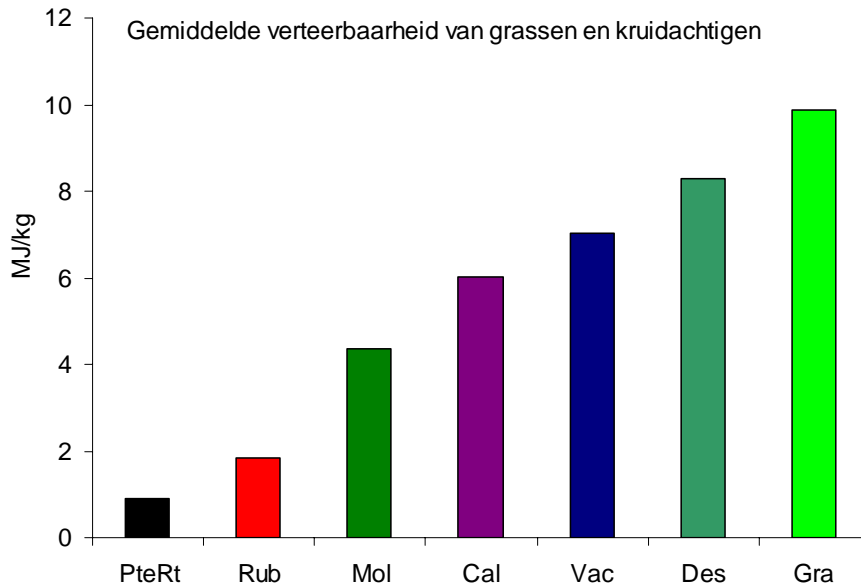
Tenslotte de horizontale uitbreiding. Alle soorten nemen in bedekking af bij een hoeveelheid beschikbaar licht van 6%. Struikheide, Bochtige smele en Blauwe bosbes kunnen in bedekking toenemen als er meer licht beschikbaar is (Fig. 6.14). Voor Adelaarsvaren blijkt er 12% nodig te zijn om uit te kunnen breiden, en voor breedbladig gras is zelfs 50% licht nodig. De bladverliezende soorten breedbladig gras en Adelaarsvaren kunnen veel meer profiteren van het beschikbare licht zodra dat in ruime mate beschikbaar is. Hierdoor zal een 'niet – bladverliezende' vegetatie veranderen in een bladverliezende vegetatie bij een toenemende mate van beschikbaar licht.



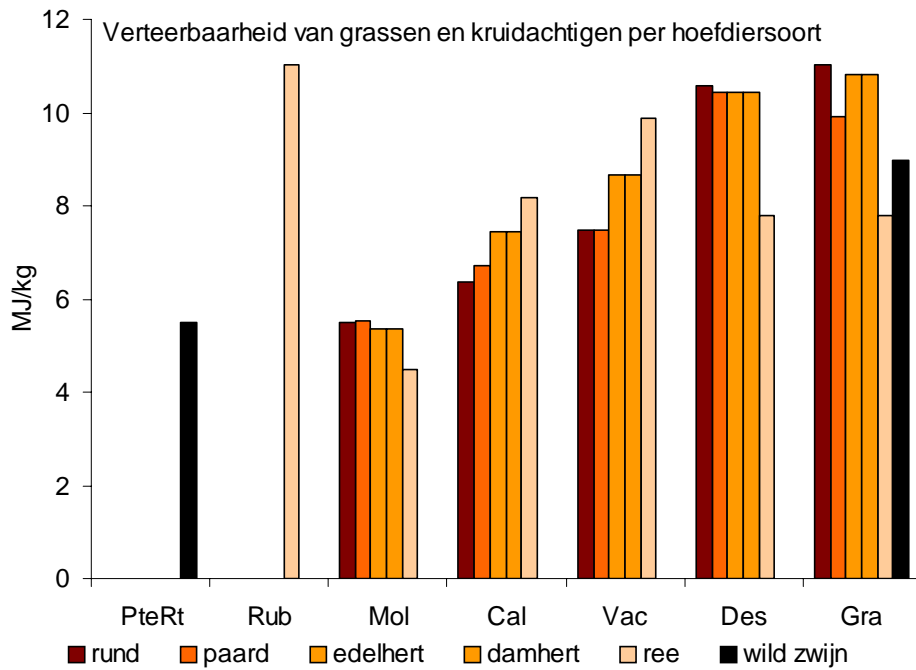
Figuur 6.14. Bedekking (fractie van de bodem 0-1) gedurende 5 jaar bij een percentage licht variërend van 100-6 % van de inkomende straling, uitgaand van een initiële bedekking van 0.1

6.2.2 Begrazing

Naast beschikbaar licht is begrazing een belangrijke sturende factor in de soortensamenstelling van de kruidlaag. De verteerbare energie, uitgedrukt in het gemiddeld gehalte aan verteerbare energie, van de grassen en kruidachtigen, waaronder dwergstruiken, is weergegeven in Figuur 6.15. De verteerbare energie van deze plantensoorten per hoefdiersoort staat in Figuur 6.16. Er blijken in beide gevallen grote verschillen te zijn tussen de plantensoorten. Verwacht kan dus worden dat begrazing een sterk effect heeft in de onderlinge concurrentiepositie en daarmee successie van deze soorten.



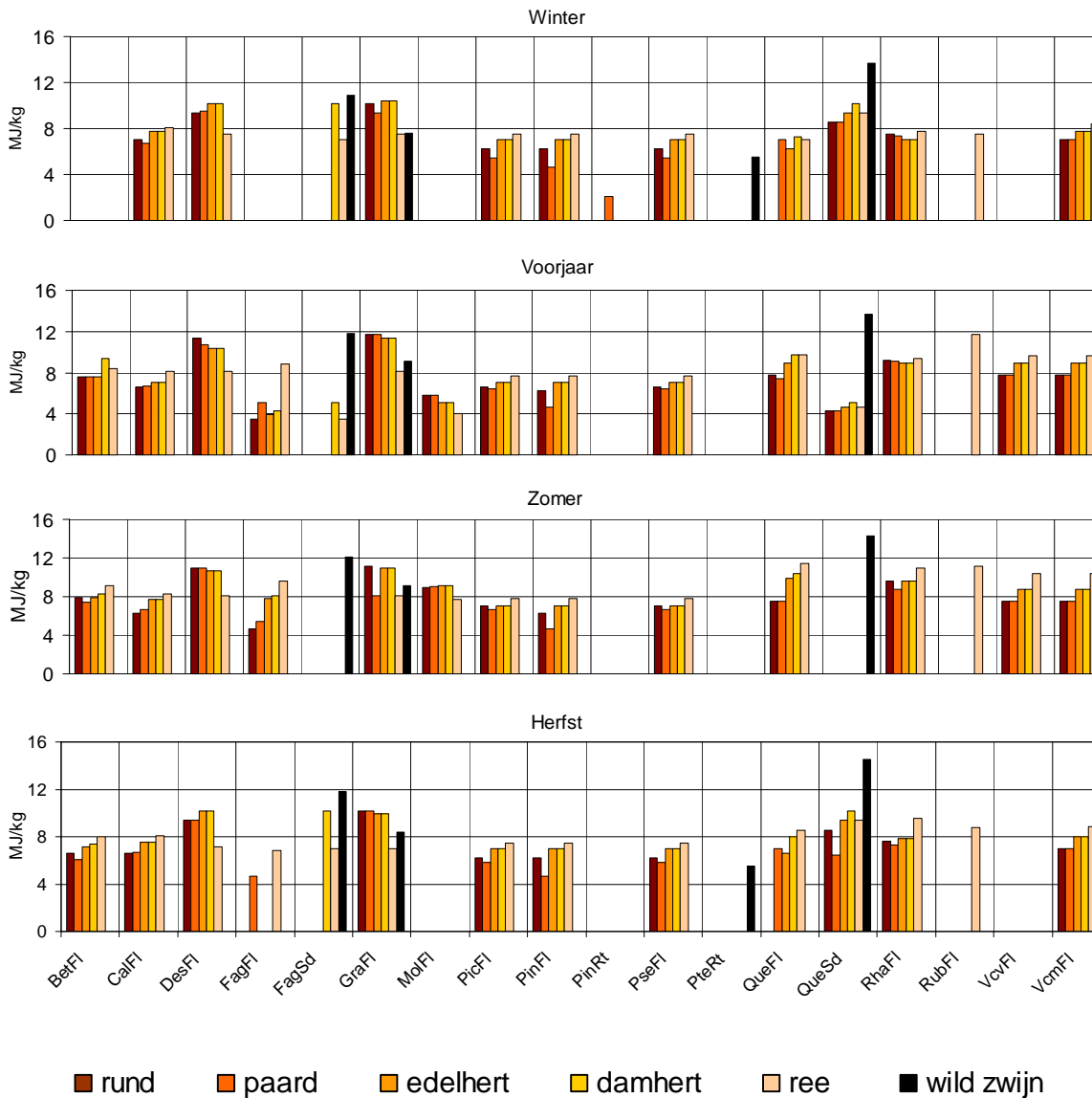
Figuur 6.15. Gemiddeld gehalte aan verteerbare energie in MJ/kg DS van grassen en kruidachtigen, gemiddeld over de hoefdiersoorten en seizoenen. PteRt - wortels van Adelaarsvaren; Rub - bosbraam; Mol - Pijpenstrootje; Cal - Struikheide; Vac - Blauwe bosbes en Vossebes; Des - Bochtige smele; Gra - breedbladig gras



Figuur 6.16. Gemiddeld gehalte aan verteerbare energie in MJ/kg DS van enkele belangrijke componenten van het menu van hoefdieren, gemiddeld over de seizoenen. PteRt - wortels van Adelaarsvaren; Rub - bosbraam; Mol - Pijpenstrootje; Cal - Struikheide; Vac - Blauwe bosbes en Vosse bes; Des - Bochtige smele; Gra - breedbladig gras

6.3 Hoefdieren

Voor de hoefdiersoorten zijn de gebruikte parameterwaarden weergegeven in Bijlage 2. De verteerbare energie van de plantensoorten per hoefdiersoort is in histogrammen samengevat per hoefdiersoort en per seizoen in Figuur 6.17.



Figuur 6.17. Energiegehalte (Verteerbare energie in MJ/kg DS) van componenten uit het dieet van de hoefdiersoorten, gemiddeld per seizoen. Winter: jan, feb, maa; voorjaar: apr, mei, jun; zomer: jul, aug, sep; herfst: okt, nov, dec. Bet – Berk; Cal – Struikheide; Des – Bochtige smele; Fag – Beuk; Gra – breedbladig gras; Mol – Pijpenstrootje; Pic – Fijnspar; Pin – Grove den; Pse – Douglas; PteRt – Adelaarsvaren; Que – Inlandse eik; Rha – vuilboom; Rub – braam; Vcm – Blauwe bosbes; Vcv – vossenbes. FI – blad; Sd – zaden; Rt – wortels

7 Groeiklassen van een aantal boomsoorten op de meest voorkomende bodemsubgroepen en grondwatertrappen op de Zuidoost Veluwe

Cees van der Berg & Koen Kramer

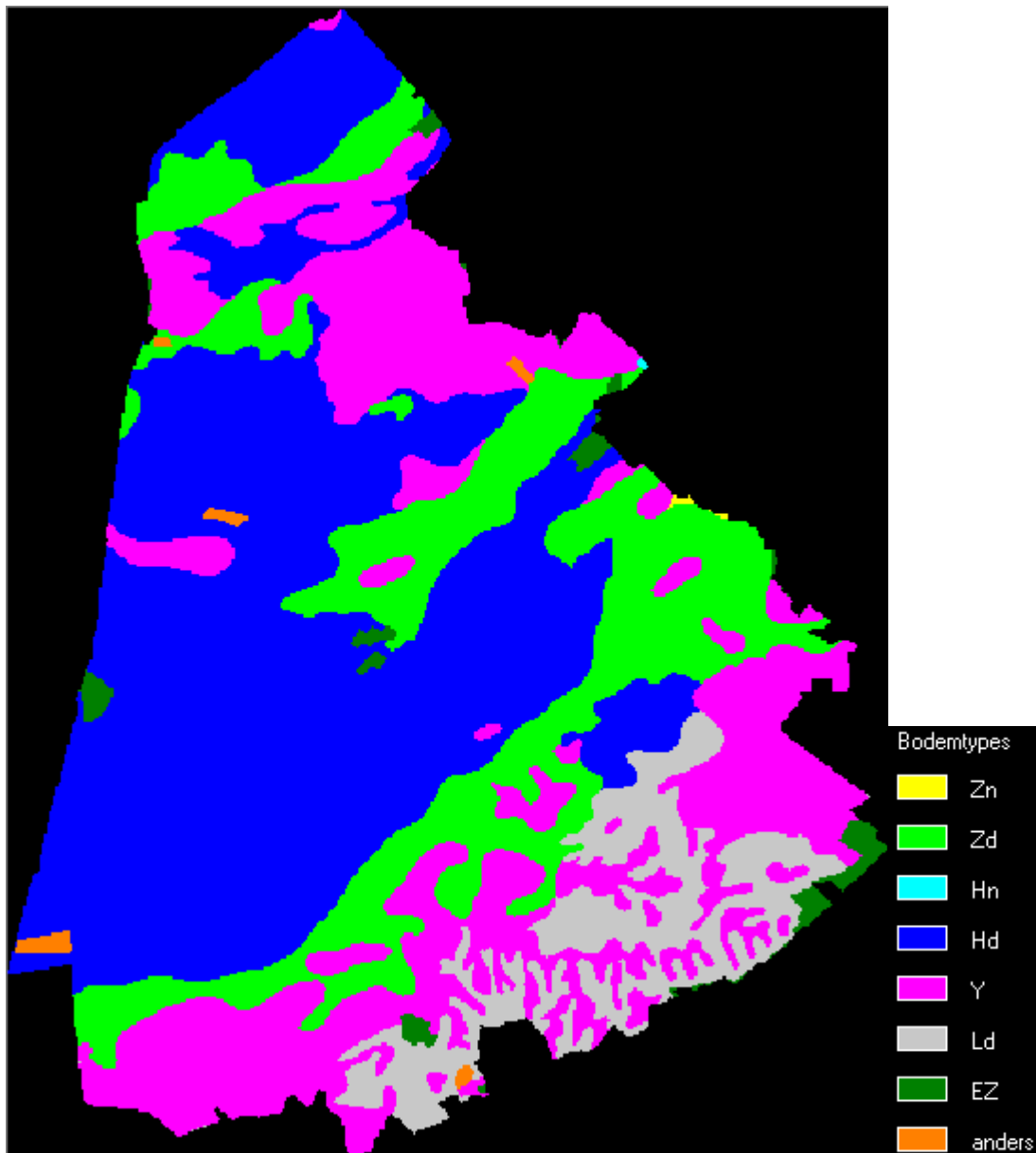
Eigenschappen van de groei- of standplaats (bodem, vocht, klimaat) bepalen in belangrijke mate de groei van boomsoorten. Onder groeiklasse wordt verstaan de maximaal gemiddelde volumebijgroei, uitgedrukt in $m^3/ha/jaar$. Onder de opperhoogte wordt verstaan de gemiddelde waarde van een aantal van de hoogste bomen van een opstand. De S-waarde is de maximaal bereikbare waarde van de opperhoogte bij onbepaald hoge leeftijd, uitgedrukt in meters. Op grond van een literatuurstudie is ten behoeve van dit project voor elke bodemsubgroep een groeiklasse per boomsoort bepaald. De S-waarde behorende bij deze groeiklasse is op Jansen et al (1996) gebaseerd. De resultaten van de literatuurstudie staan in Tabel 7.1 de ruimtelijke verdeling van de bodemgroepen is weergegeven in Figuur 7.1. In het model wordt gebruikt gemaakt van de ruimtelijke verdeling van bodemsubgroepen om de groeiklasse en S-waarde vast te stellen. Het grote aantal bodemsubgroepen maakt de kaart echter te gedetailleerd om op deze schaal leesbaar weer te kunnen geven. De gebruikte vereenvoudiging is als volgt:

Zn	gooreerdgronden en vlakvaaggronden (Zn 23 Gt VI en Zn21 Gt VII).
Zd	duinvaaggronden (Zd21 en Zd30 Gt VIII)
Hn	veldpodzolgronden (Hn21; GtVII)
Hd	haarpodzolgronden (Hd21 GtVII en Hd30 GtVII)
Y	holtpodzolgronden (Y30 Gt VII)
Ld	ooivaaggronden (Ld5 Gt VIII)
EZ	zwarte en bruine enkeerdgronden (zEZ 21, zEZ 23 en zEZ 30 Gt VII en Gt VIII; bEZ23)

De verwachte groeiklasse voor de verschillende boomsoorten zijn tot stand gekomen door een combinatie van gegevens over de groeiverwachting per bodemsubgroep en grondwatertrap (Schütz & Van Tol 1990) de geschiktheidbeoordeling van gronden voor bos volgens Bannink et al 1973 en Waenink & Lynden 1988. Voor de bodem- en vegetatiekartering is geput uit het Rapport van het Veluwe-onderzoek (Houte de Lange 1977). Verder is gebruik gemaakt van het boek Opbrengsttabellen voor de belangrijkste boomsoorten in Nederland (Jansen et al. 1996), met uitzondering van Berk waarvoor Van der Burg (1995) is gebruikt.

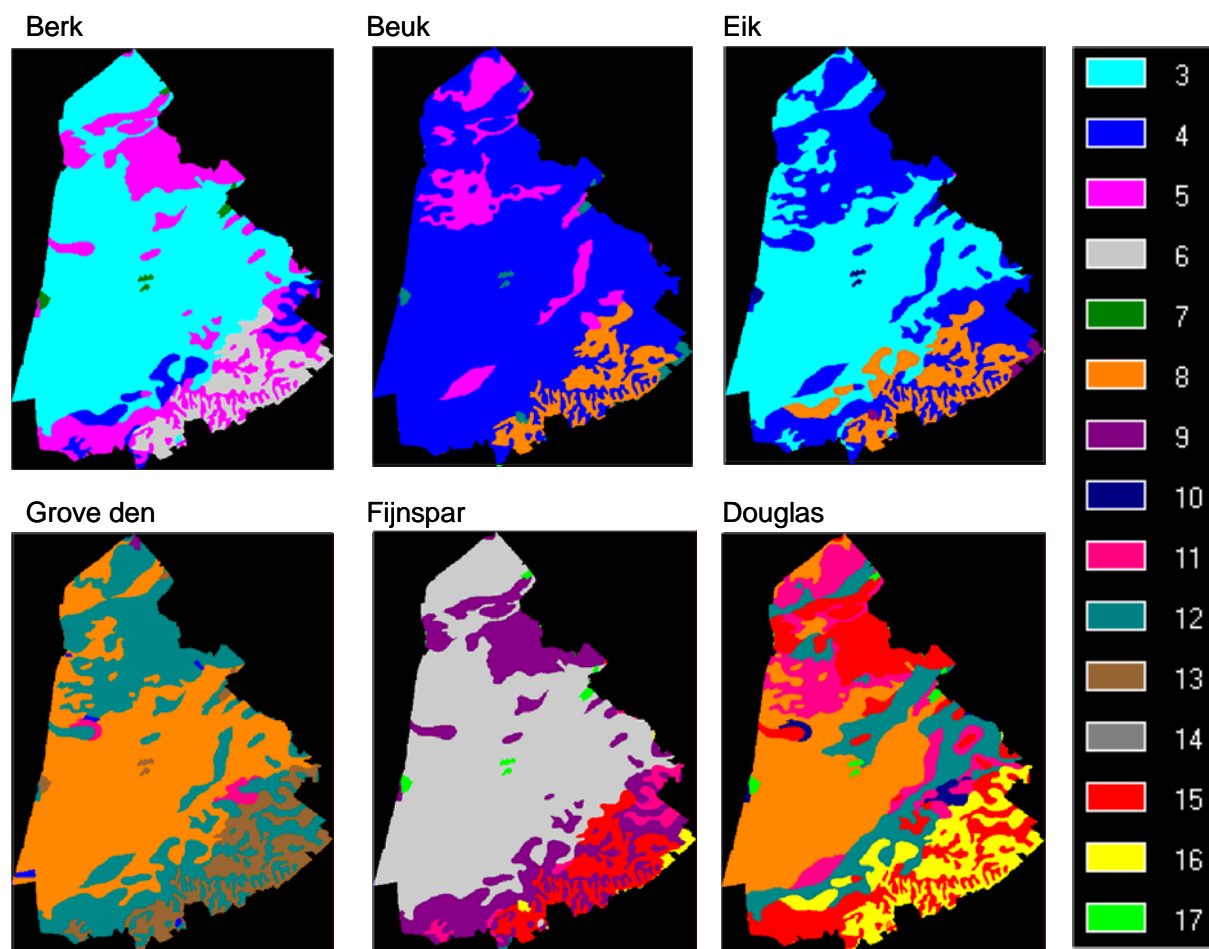
Tabel 7.1. Groeiklasse ($m^3 ha^{-1} jr^{-1}$) per boomsoort en bodemsubgroep. Gt = grondwatertrap

Bodemsubgroep	Afkorting en Gt	groeiklassen ($m^3 ha^{-1} jr^{-1}$):							
		Fijnspar	Douglas	Beuk	Gr den	Lariks	Zomereik	Berk	Am.Eik
Haarpodzol (leemarm en zwak lemig fijn zand)	Hd21-VII	6	11	5	13	5	4	3	5
Idem vergraven	Hd21F-VII	6	11	5	13	5	4	3	5
Idem met grind >40cm	Hd21g-VII	5	10	4	11	5	4	3	5
Idem vergraven en grind	Hd21 gF-VII	5	10	4	11	5	4	3	5
Haarpodzolgrond leemarm met grind >40 cm en vergraven	Hd30gF-VII	6	8	3	9	5	3	3	4
Ooivaaggronden	Ld5-VII	15	16	8	13	13	8	6	10
Holtpodzol in leemarm fijnzand	Y21-VII	11	13	3	13	8	3	3	5
Holtpodzol in sterk lemig fijn zand	Y23-VII	11	16	3	13	8	4	4	5
Idem vergraven	Y23F-VII	11	15	3	13	8	3	4	5
Duinvaaggronden in leemarm fijn zand	Zd21-VII	5	13	3	8	5	3	3	3
Idem met grind >40cm	Zd21g-VII	5	11	3	8	5	3	3	3
Vlakvaaggrond met grind >40cm	Zn21g-VI	11	10	3	13	7	3	4	4
Bruine enkeerdgrond	bEZ23-VII	16	16	13	13	14	9	6	10
Idem met grindlaag >40cm	bEZ23g-VII	16	16	13	13	14	9	6	10
Laarpodzol met grindlaag >40cm	cHn30g-VI	15	15	7	13	13	5	5	9
Loopodzol in sterk lemig fijn zand	cY23-VII	13	16	3	13	7	4	4	7
Haarpodzol in lemig grof zand met grind <40cm	gHd30-VII	5	7	3	8	5	3	3	3
Idem en vergraven	gHd30F-VII	5	7	3	8	5	3	3	3
Holtpodzol sterk lemig fijn zand, grind<40 en vergraven	gY23F-VII	9	15	4	13	8	4	5	5
Holtpodzol grof zandig sterk lemig en grind<40cm	gY30-VII	9	15	4	13	8	4	5	5
idem en vergraven	gY30F-VII	9	15	4	13	8	4	5	5
Kamppodzol zwak lemig en grind <40cm	gcHd30-VII	9	10	3	13	8	4	5	5
Zwarte eerdgrond grind <40cm	gzEZ30-VI	16	16	11	13	14	9	6	10
idem	gzEZ30-VII	16	16	11	13	14	9	6	10
Zwarte eerdgrond grind >40cm	zEZ30g-VI	17	17	13	13	15	10	7	10
idem	zEZ30g-VII	17	17	13	13	15	10	7	10
Holtpodzol met dik zanddek	zY30-VII	9	16	3	13	4	8	4	10
Haarpodzol met zanddek en grint <40cm	zgHd30-VII	6	8	3	8	5	3	3	4
idem vergraven	zgHd30F-VII	6	8	3	8	5	3	3	4
Holtpodzol grof zandig sterk lemig en dik zanddek en grind <40cm	zgY30-VII	9	15	4	13	8	4	5	5
Groeve	aGROEVE	5	7	3	3	5	3	3	3
Afgraving	bAFGRA	5	7	3	3	5	3	3	3
Water	gWATER								
Bebouwing	hBEBOUW								

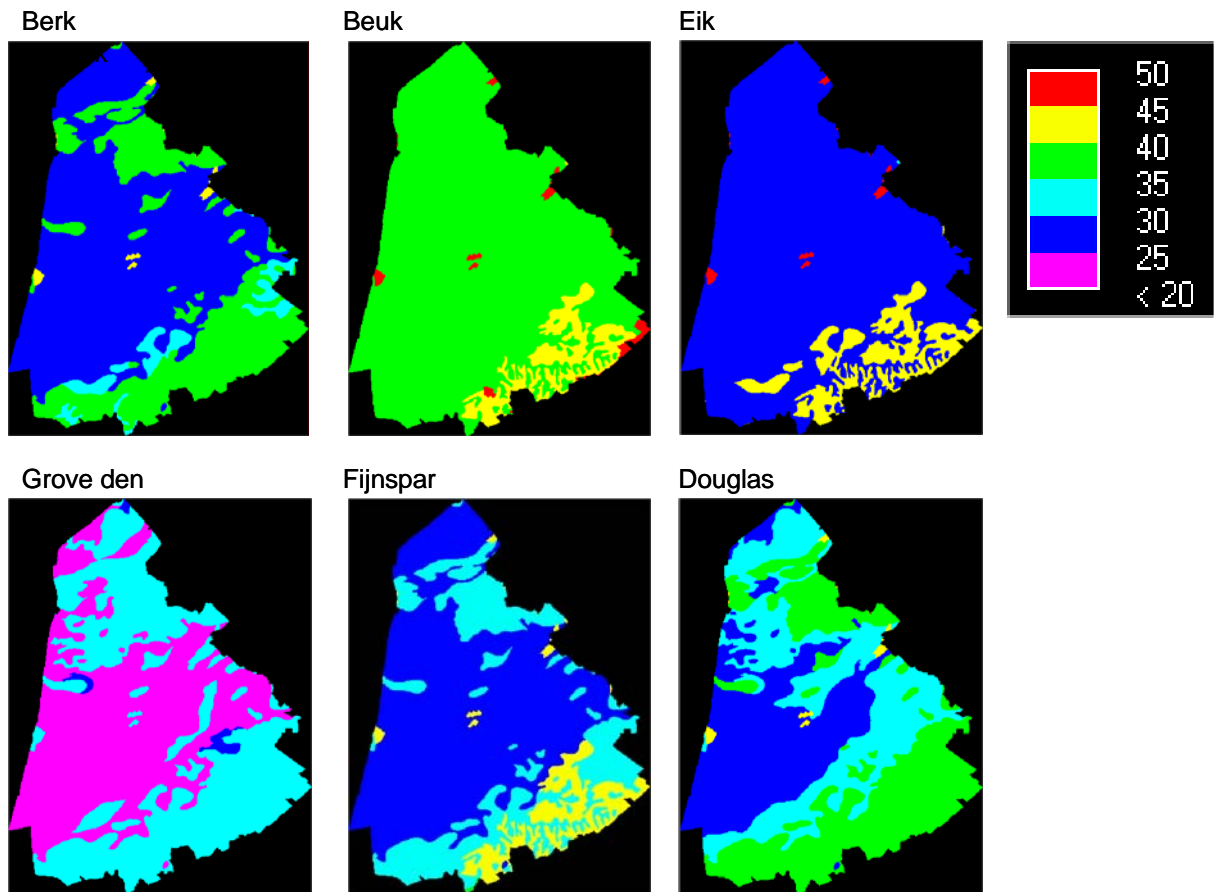


Figuur 7.1. Vereenvoudigde ruimtelijke verdeling van bodemgroepen over de Zuidoost Veluwe. De categorie "anders" bevat ondermeer water, groeves, en bebouwing. In het model worden echter de bodemsubgroepen gebruikt

De combinatie van de ruimtelijke verdeling van de bodemsubgroepen (Fig. 7.1), de groeiklasse per bodemsubgroep (Tabel 7.1) en de S-waarde per groeiklasse (Jansen et al. 1996) levert voor elke soort een ruimtelijke verdeling van deze kenmerken op. Deze is weergegeven in Figuur 7.2 voor de groeiklasse en in Figuur 7.3 voor de S-waarde.



Figuur 7.2. Ruimtelijke verdeling van groeiklassen (maximale gemiddelde bijgroei in $m^3 ha^{-1} jaar^{-1}$) per boomsoort



Figuur 7.3. Ruimtelijke verdeling van S-waarden (maximale opperhoogte, m) per boomsoort

8 Beheer in het model FORSPACE

Irma Jorritsma & Koen Kramer

Met behulp van het simulatiemodel FORSPACE kunnen veranderingen in de patronen van bos- en heidelandschappen over een langere tijdspanne worden berekend en in beeld gebracht. Het model is oorspronkelijk ontwikkeld om de effecten van grote herbivoren op deze patroondynamiek te simuleren. De gesimuleerde vegetatieontwikkeling is in principe een spontane ontwikkeling, dus niet door de mens beïnvloed. Ten behoeve van voorliggend project is het model aangepast. Een van de aanpassingen is het toevoegen van bosbeheer, een factor die de vegetatieontwikkeling in belangrijke mate kan sturen. In dit hoofdstuk wordt een verantwoording gegeven van het bosbeheer zoals dat in het model is opgenomen. Zie Box 8.1 voor de in dit rapport gebruikte terminologie.

Box 8.1. In dit rapport veelvuldig gehanteerde begrippen:

Beheersingreep:	handeling op een tijdstip
Beheersregime:	set ingrepen op gedefinieerde tijdstippen
Beheersplan:	per vak(nummer) het gekozen beheersregime
Dbh:	de diameter van de boom op borsthoogte

Beheersingrepen:

Niets doen

Het achterwege laten van bosbeheer. Dergelijke gebieden kunnen wel degelijk onder invloed verkeren van beheer van naburige gebieden, bijvoorbeeld door jacht.

Dunning

Bij een dunning van het bos worden bomen verwijderd opdat er meer ruimte ontstaat voor de overgebleven exemplaren.

Groepenkap

Groepsgewijs vellen van bomen voor kleinschalige verjonging, waarbij het bosklimaat grotendeels intact blijft.

Schermkap

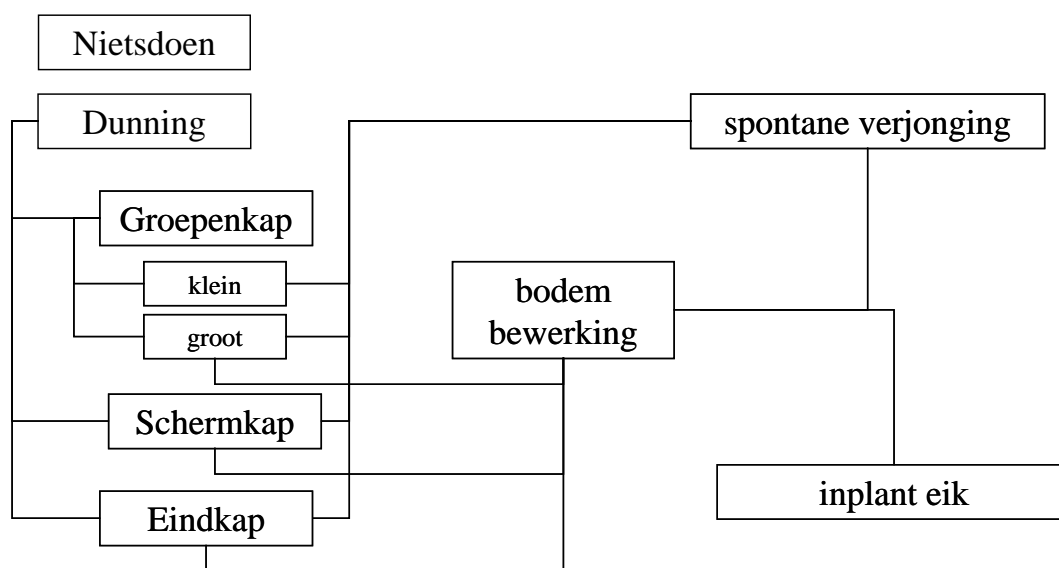
Kaalkap met behoud van enkele bomen als zaadbron en/of beschutting voor de verjonging

Eindkap

De zaadbronnen die bleven bleef staan bij de schermkap worden geoogst. Het begin van een nieuwe rotatie.

De bosbeheerpraktijk bedient zich van een groot aantal verschillende beheersingrepen: dunnen, planten, oogsten, bodembewerking, etc. (Fig. 8.1). En elke bosbeheerder past deze naar eigen inzicht en op een eigen manier toe, afhankelijk van de potenties van het bos en van het doel dat hij of zij nastreeft in een beheerseenheid. Een beperkt aantal beheersingrepen, in een vaste combinatie, kunnen het reguliere bosbeheer op de Zuidoost Veluwe beschrijven. Het is denkbaar dat elders op de Veluwe andere keuzes worden gemaakt, maar hier kan worden volstaan met de keuzes van de beheerders van de Zuidoost Veluwe. Immers niet de invloed van bosbeheer op de

bosontwikkeling staat centraal, maar de invloed van de hoefdieren. Echter, ten aanzien van ingrepen in de herbivorenpopulaties zullen wel scenario's worden doorgerekend, die Veluwe breed relevant zijn.



Figuur 8.1. Schematische weergave beheeringrepen. Een beheersregime wordt samengesteld door een combinatie van de beheersingrepen. Beheersregimes worden gedefinieerd door dit schema in het model op verschillende manieren te doorlopen. Een beheersregime kan bv zijn een combinatie van dunning, kleinschalige groepenkap, bodembewerking en gebruikmaken van spontane verjonging. De frequentie van deze ingrepen moet van te voren worden bepaald

In samenwerking met een aantal beheerders van de Zuidoost Veluwe is een lijst opgesteld van de meest voorkomende beheersingrepen. Er is een aantal vaste combinaties van ingrepen gedefinieerd, de zogenaamde beheersregimes, die alle beheersingrepen in de hele simulatieperiode definiëren. Hieronder worden de gekozen beheersregimes en de bijbehorende beheersingrepen beschreven. T.b.v. de modelscenario's kon elke beheerder voor elk vak een keuze maken uit de lijst van beheersregimes: een beheersplan.

8.1 Beheersregimes

8.1.1 Ingerepen in de boomlaag

Het beheer van nietsdoen in zowel de boomlaag als in de struiklaag, is alleen relevant voor opstanden met een dominantie van Grove den, Inlandse eik, Berk of Beuk. Voor Berkenopstanden is dit de enige relevante 'beheersvorm'. Opstanden met Fijnspar, Douglas, lariks en Amerikaanse eik (exoten) worden altijd beheerd. In principe komt elke opstand, met uitzondering van een berkenopstand, in aanmerking om beheerd te worden. Er wordt dan altijd gedund, soms gevolgd door nog een beheersingreep in de boomlaag: groepenkap, schermkap of eindkap. De mogelijke beheersingrepen in de boomlaag worden in Tabel 8.1 per dominante boomsoort weergegeven. Lariks en Amerikaanse eik werden niet in het model opgenomen.

Tabel 8.1: Overzicht van beheersingrepen in de boomlaag van de belangrijkste boomsoorten op de Zuidoost Veluwe (monoculturen en dominante soort in menging) + = mogelijke ingreep; (+) = niet-waarschijnlijke ingreep; - = ingreep wordt niet toegepast

Dominante soort	Nietsdoen	Dunnen	Groep klein	Groep groot	Scherm-kap	Eindkap
Berk	+	(+)	-	-	-	-
Beuk	+	+	+	-	-	+
Douglas	-	+	+	+	-	-
Fijnspar	-	+	+	-	-	+
Grove den	+	+	+	+	+	-
Inlandse eik	+	+	-	(+)	-	-

8.1.2 Ingrepen in de struiklaag

In een aantal gevallen wordt naast de boomlaag ook de struiklaag beheerd, gericht op het verkrijgen van een specifieke verjonging die na oogst de boomlaag zal opvolgen. De mogelijke beheersingrepen in de struiklaag worden in Tabel 8.2 weergegeven per dominante boomsoort.

Tabel 8.2 Overzicht van beheersingrepen in de struiklaag volgend op ingrepen in de boomlaag. Ordening per dominante boomsoort (monoculturen en mengingen). + = mogelijke ingreep; - = ingreep wordt niet toegepast

Hoofdsort	Beheer boomlaag	Beheer struiklaag		
		Nietsdoen	Alleen bodem bewerking	Bodembewerking +Eik+koker
Berk	Nietsdoen	+	-	-
Beuk	Nietsdoen	+	-	-
Beuk	Dunning + groep klein	+	+	-
Beuk	Dunning + eindkap	+	+	+
Beuk	Dunning	+	-	-
Douglas	Dunning + groep klein	+	-	-
Douglas	Dunning + groep groot	+	-	-
Douglas	Dunning	+	-	-
Fijnspar	Dunning + groep klein	+	-	-
Fijnspar	Dunning + eindkap	+	+	+
Fijnspar	Dunning	+	-	-
Grove den	Nietsdoen	+	-	-
Grove den	Dunning + scherm	+	+	+
Grove den	Dunning + groep klein	+	-	-
Grove den	Dunning + groep groot	+	+	+
Grove den	Dunning	+	-	-
Inlandse eik	Nietsdoen	+	-	-
Inlandse eik	Dunning	+	-	-
Lariks	Dunning + schermkap	+	+	+

Nb.: indien Amerikaanse vogelkers *Prunus serotina* in de struiklaag aanwezig is en er gedund wordt, dan wordt deze soort verwijderd.

8.1.3 Gekozen beheersregimes: vaste combinaties van beheersingrepen

- Nietsdoen
- Dunning
- Dunning, met groepenkap klein, zonder bodembewerking, met spontane verjonging
- Dunning, met groepenkap klein, met bodembewerking, met spontane verjonging
- Dunning, met groepenkap groot, zonder bodembewerking, met spontane verjonging
- Dunning, met groepenkap groot, met bodembewerking, met spontane verjonging
- Dunning, met groepenkap groot, met bodembewerking, met inplant Eik met koker
- Dunning, met schermkap, zonder bodembewerking, met spontane verjonging
- Dunning, met schermkap, met bodembewerking, met spontane verjonging
- Dunning, met schermkap, met bodembewerking, met inplant Eik met koker
- Dunning, met eindkap, zonder bodembewerking, met spontane verjonging
- Dunning, met eindkap, met bodembewerking, met spontane verjonging
- Dunning, met eindkap, met bodembewerking, met inplant Eik met koker

8.2 Beheersingrepen

8.2.1 Nietsdoenbeheer

Behoeft geen toelichting

8.2.2 Dunning

- boomsoort:* facultatief, door beheerder op te geven
- eerste keer ingreep:* door de beheerder op te geven
- laatste keer ingreep:* tot einde simulatie (en dat zal zijn 50 simulatiejaren)
- frequentie dunning:* elke 5 jaar
- hoeveelheid geoogst hout* de dunningsintensiteit wordt bepaald op grond van een lineair verband tussen diameter op borsthoogte dbh en standruimte c.q. kroonombang, volgens de groei- en opbrengst tabel van Jansen et al (1997). Dit is een soortspecifieke relatie. Er worden per dunningsronde zoveel bomen gedund zodat de gewenste standruimte wordt gerealiseerd.
- Opmerkingen:* één boomsoort per vak wordt geoogst
bij oogst is grootte van de boom geen selectiecriterium
de dunning is homogeen verspreid over het vak
er worden geen andere beheersingrepen toegepast
door natuurlijke verjonging kunnen gedurende de simulatietijd andere soorten in het vak komen
er wordt geen rekening gehouden met uitsleepschade

8.2.3 Dunning met groepenkap-klein zonder andere ingrepen

<i>Dunning:</i>	zoals hierboven beschreven onder § 6.2.3
<i>boomsoort:</i>	in groep niet selectief
<i>grootte opp.:</i>	0.09 ha per gat (30 * 30 m)
<i>aantal gaten:</i>	per ronde wordt een aantal gaten gemaakt in de verhouding 4 op 25 ha
<i>ligging gaten:</i>	homogeen verspreid in vak, met random component
<i>eerste keer ingreep:</i>	afhankelijk van de leeftijd dominante boom: > 50 jaar
<i>laatste keer ingreep:</i>	maximaal 3 maal. Daarna beheer van nietsdoen
<i>frequentie ingrepen:</i>	elke 10 jaar
<i>opmerkingen:</i>	geen andere ingrepen toegepast de individuen in de struiklaag en in de kruidlaag worden niet verwijderd c.q. beschadigd er wordt geen rekening gehouden met uitsleepschade

8.2.4 Dunning met groepenkap-klein en bodembewerking

De voorwaarden zoals onder punt 3 geformuleerd zijn hier ook van toepassing. Na de oogst wordt een bodembewerking uitgevoerd in de ontstane gaten

<i>Groepenkap klein:</i>	voorwaarden zoals onder punt 3 geformuleerd
<i>Bodembewerking:</i>	het aanwezige strooisel wordt verwijderd

8.2.5 Dunning met groepenkap-groot zonder andere beheersingrepen

<i>boomsoort:</i>	alle individuen in de boomlaag op een vastgesteld oppervlak worden verwijderd, ongeacht de soort
<i>grootte opp.:</i>	0.36 ha (4 aaneen gesloten plots)
<i>aantal gaten:</i>	per ronde wordt een aantal gaten gemaakt in de verhouding 1 op 25 ha
<i>ligging gaten:</i>	homogeen verspreid in vak, met random component
<i>eerste keer ingreep:</i>	afhankelijk van de leeftijd dominante boom: > 50 jaar
<i>laatste keer ingreep:</i>	maximaal 3 maal
<i>frequentie ingrepen:</i>	elke 10 jaar
<i>opmerkingen</i>	-geen andere ingrepen toegepast -de individuen in de struiklaag en in de kruidlaag worden niet verwijderd c.q. beschadigd -er wordt geen rekening gehouden met uitsleepschade

8.2.6 Dunning met groepenkap-groot met bodembewerking

De voorwaarden zoals onder § 6.2.5 geformuleerd zijn hier ook van toepassing. Na de oogst wordt een bodembewerking uitgevoerd. Spontane verjonging en wordt er ingeplant.

<i>Groepenkap groot:</i>	voorwaarden zie onder punt 5
<i>Bodembewerking:</i>	het aanwezige strooisel wordt verwijderd

8.2.7 Dunning met groepenkap-groot met bodembewerking en inplant van Eik en plaatsing van gaaskokers

De voorwaarden zoals onder punt § 6.2.6 geformuleerd zijn hier ook van toepassing. Na de oogst wordt een bodembewerking uitgevoerd en wordt er ingeplant.

Groepenkap groot: voorwaarden zie onder § 6.2.6 .

Bodembewerking: het aanwezige strooisel wordt deels verwijderd

Inplant: eikenzaailingen van 1.50 m hoogte wordt ingeplant. Aantallen van 1000 per ha, homogeen verspreid in gaten

Rasteren: elke Eik wordt voorzien van een gaaskoker die na ca. 15 jaar wordt verwijderd.

Box 8.2. Simulatie voorbeeld voor de omvorming van een Beukenopstand middels kleine groepenkap

Doelstelling:

omvorming van een homogene Beukenopstand een structuurrijker Beukenbos over een periode van 100 jaar

Beginsituatie:

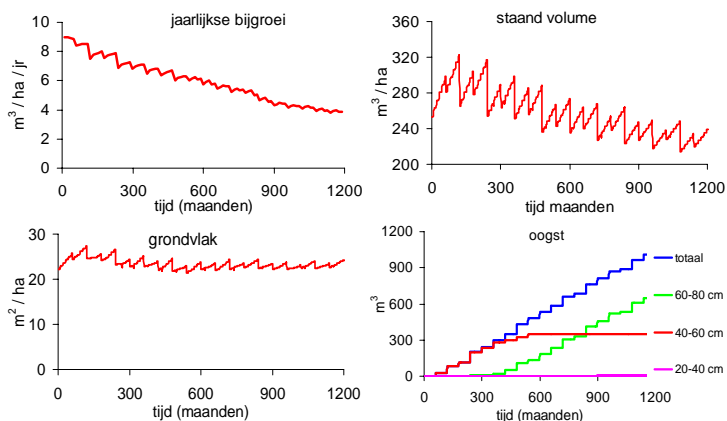
leeftijd: 80 jaar; vakgrootte: 9 ha ; stamtal: 135 bomen per ha; gemiddelde dbh: 46 cm; gemiddelde hoogte: 28 m; gemiddelde bijgroei: 8 m³/ha/jaar

Beheer:

iedere 5 jaar groepenkap van 30x30m op 6.25% van het vak. Dus na 80 jaar is het gehele gebied omgevormd, en loopt de maximale leeftijd op tot 160 jaar. Tijdens een ingreep wordt bovendien een dunning uitgevoerd waarbij er maximaal 20% van het aanwezige volume wordt gedund, maar zodanig dat er een grondvlak van tenminste 26 m²/ha blijft. Als het grondvlak boven de 35 m²/ha raakt dan wordt additioneel 20% gedund, ook als dat buiten de 5-jarige cyclus van ingrepen valt

Resultaat:

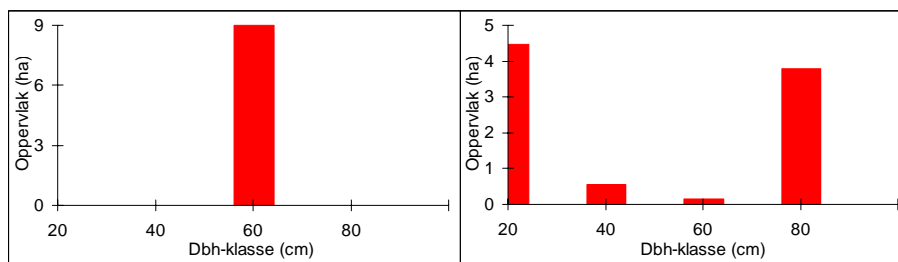
1: verloop van enkele opstandkarakteristieken over de loop van 100 jaar (1200 maanden)



2: *Vergelijk dbh-verdeling in beginsituatie en na 100 jaar omvormingsbeheer*

Beginsituatie:

Na 100 jaar:



Conclusie:

Het gevoerde beheer heeft inderdaad tot een structuurrijkere opstand geleid wat betreft dbh-verdeling en hoogteverdeling (niet getoond)



9 Initialisatie van het model

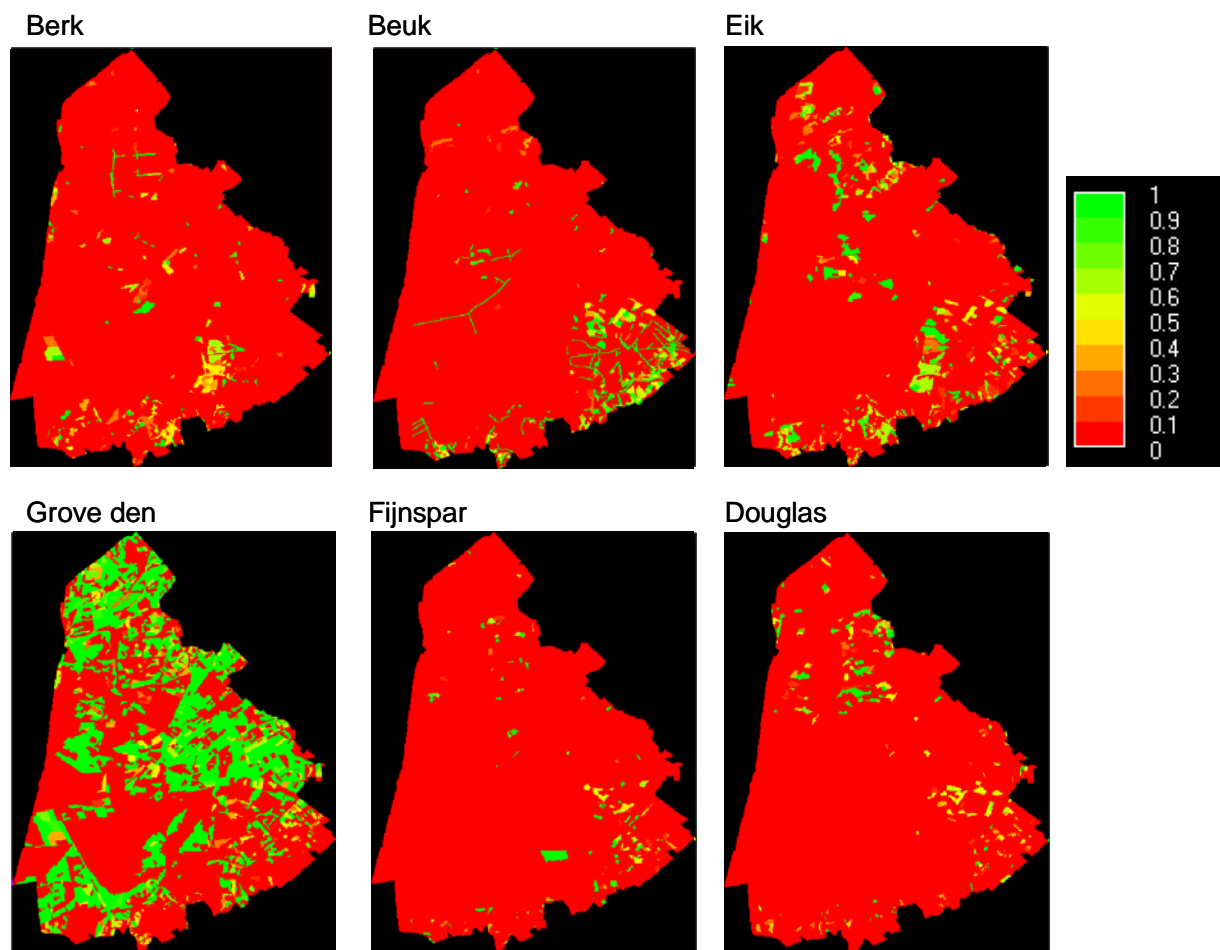
Rienk-Jan Bijlsma, Arjan Griffioen, Koen Kramer & Irma Jorritsma

Initialisatie van FORSPACE betekent het invoeren van de juiste vegetatiekaart. Daartoe is gebruik gemaakt van de Vierde Bosstatistiek en een groot aantal andere gegevens. Hiervoor wordt verwezen naar Bijlage 1. De verspreidingsgegevens zoals gebruikt voor de belangrijkste soorten uit het model staan in Figuur 9.1a voor de bomen en in Figuur 9.1b voor de grassen en kruidachtige soorten.

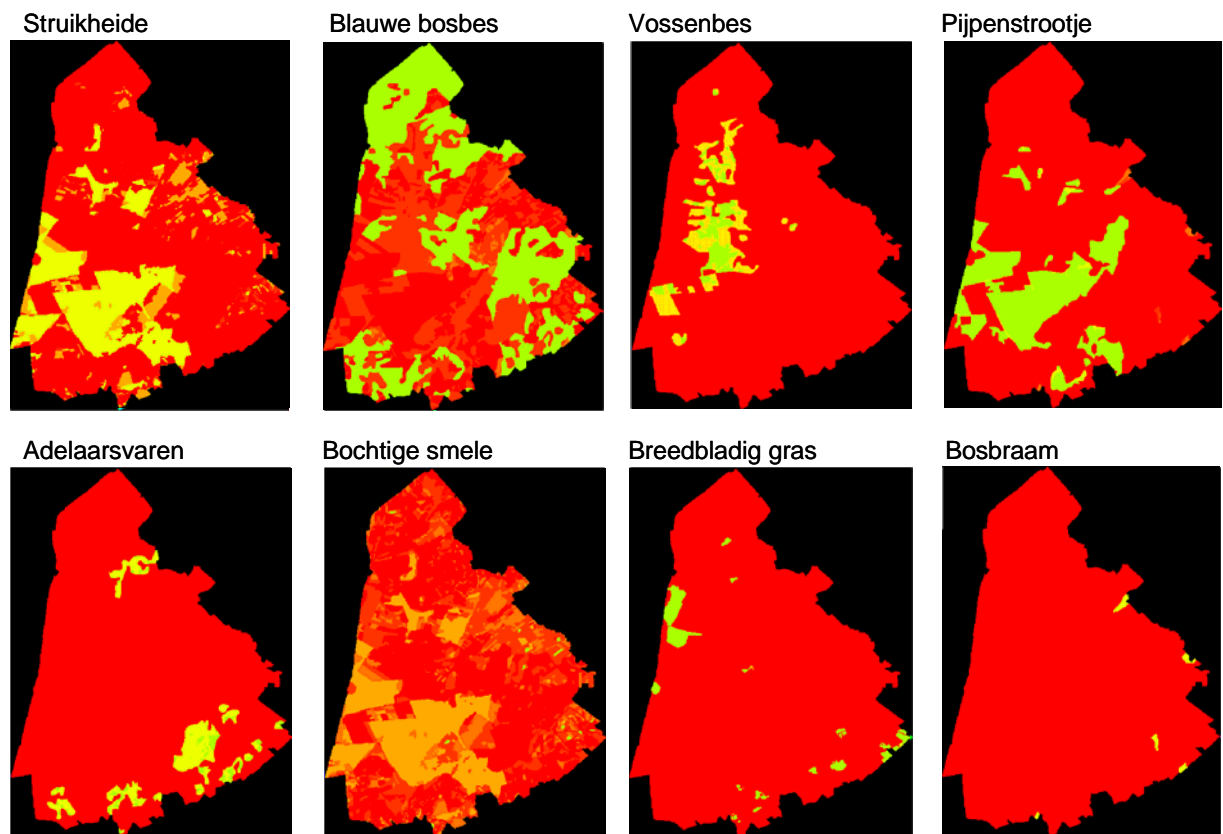
De hoefdieren kunnen niet allemaal in het gehele gebied grazen. Figuur 9.2 geeft waar welke soort kan grazen en waar niet. Bij de schapen wordt er met een vaste dichtheid van 1,3 dieren per 1 ha gerekend. Tweederde hiervan zijn ooien en eenderde lammeren. De schapen hebben prioriteit tot het voedsel dat zij kunnen verteren boven de andere hoefdieren. Dit betreft grassen en Struikheide.

Op enkele plaatsen op de Zuidoost Veluwe wordt regelmatig de opslag van houtige soorten verwijderd (Figuur 9.3). Daarnaast zijn er een aantal lanen. Hierin vindt geen sterfte plaats die op grond van de ouderdom van de door het model wel berekend zou worden (Figuur 9.4).

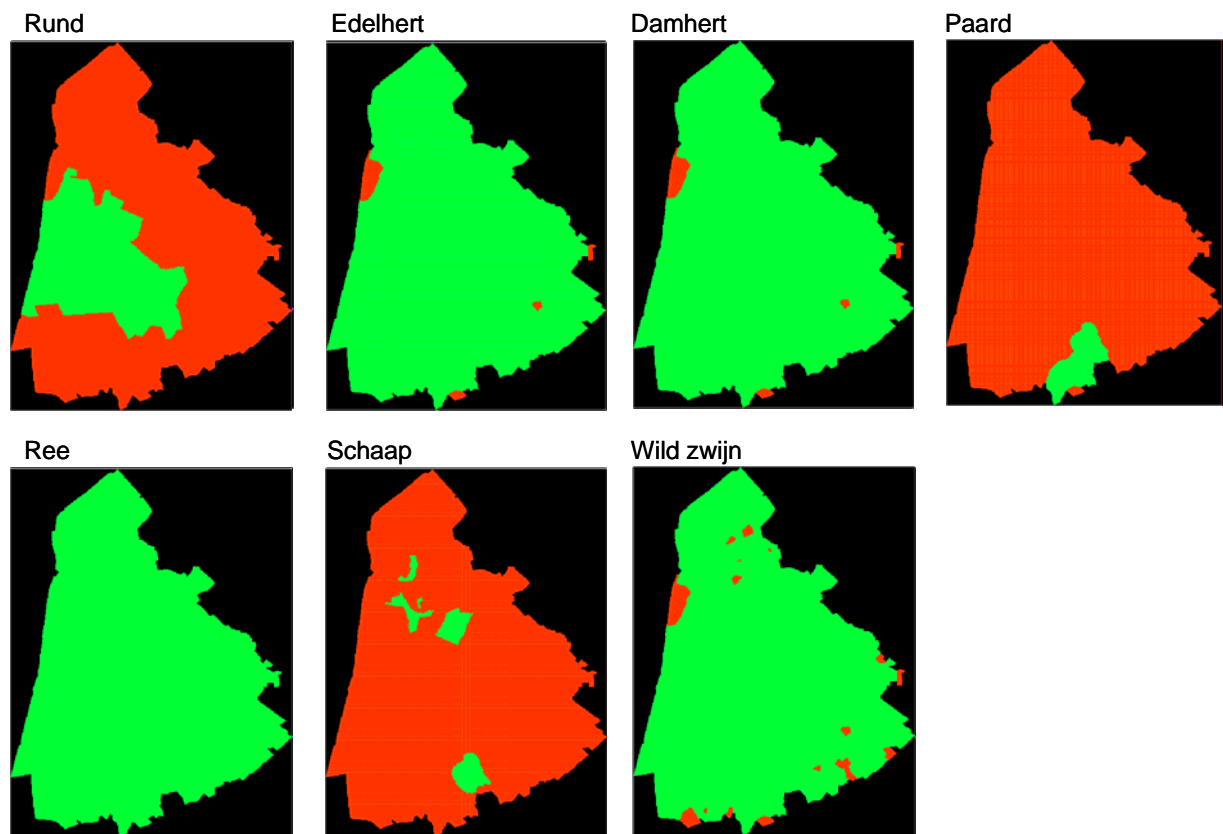
Binnen het studiegebied wordt een verschillend bosbeheer gevoerd. De ruimtelijke verdeling van de toegepaste beheerregimes worden in Fig. 9.4 getoond. Zoals gesignaleerd in de Inleiding: de pluriformiteit in de eigendomsituatie wordt weerspiegeld in verscheidenheid in het beheer (Fig. 9.5).



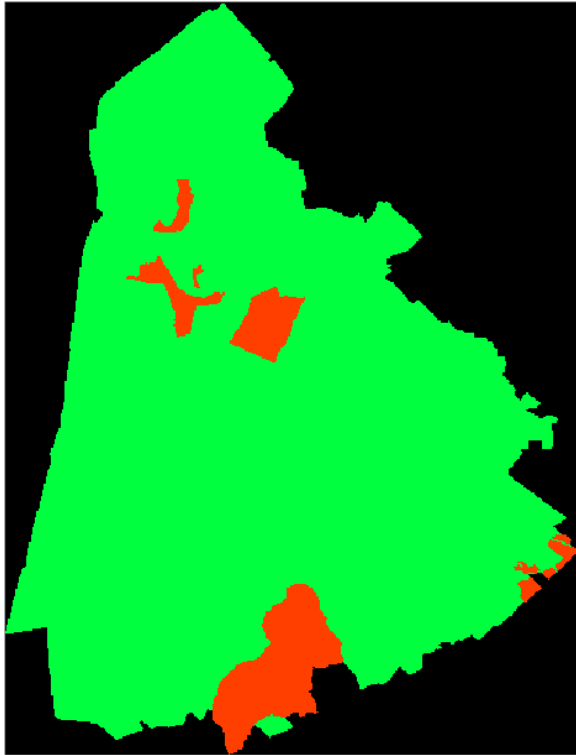
Figuur 9.1a. Verdeling van de kroonbedekking van boomsoorten, uitgedrukt als fractie (0-1) per 30x30m cel, aan het begin van de simulat



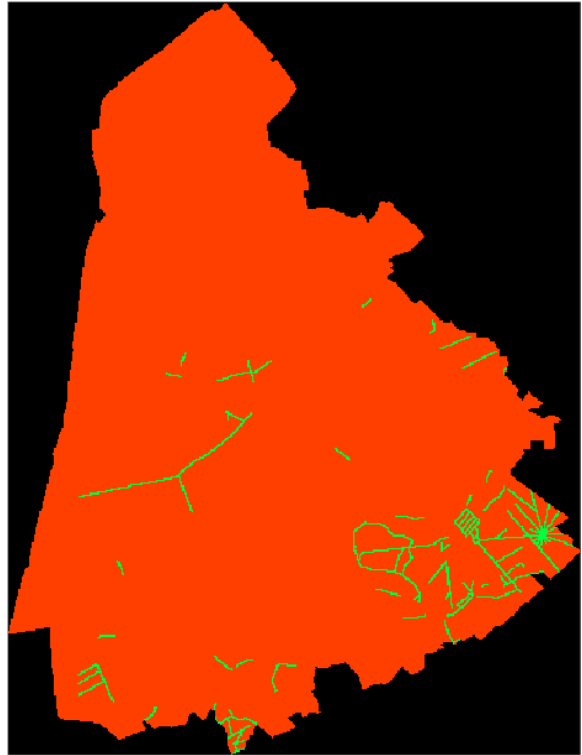
Figuur 9.1b. Verdeling van de bedekking van grassen en kruidachtigen, als fractie (0-1) per 30x30m cel, aan het begin van de simulatie



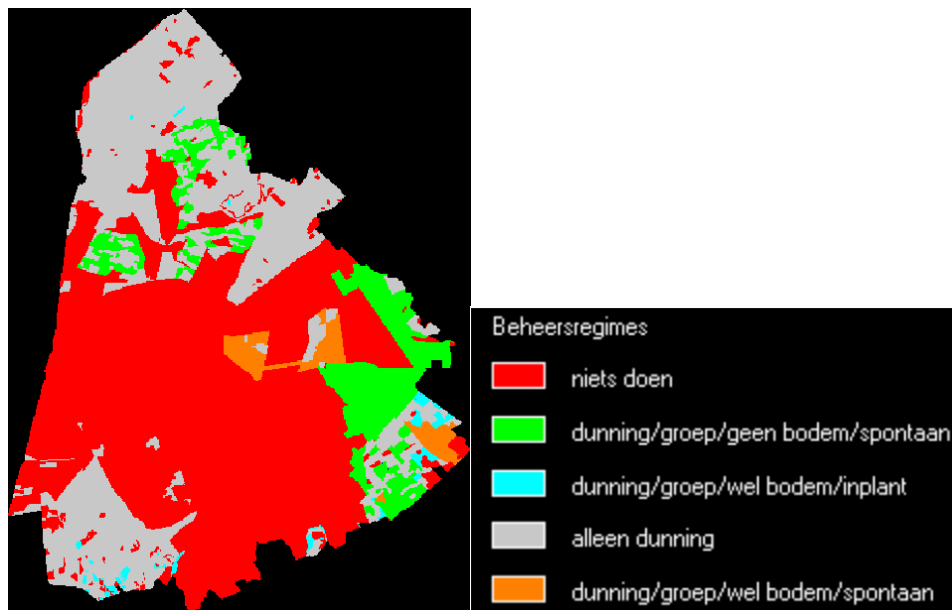
Figuur 9.2: Rasters op de ZO-Veluwe: groen: hier kan de hoefdiersoort wel grazen; rood: hier kan de hoefdiersoort niet grazen



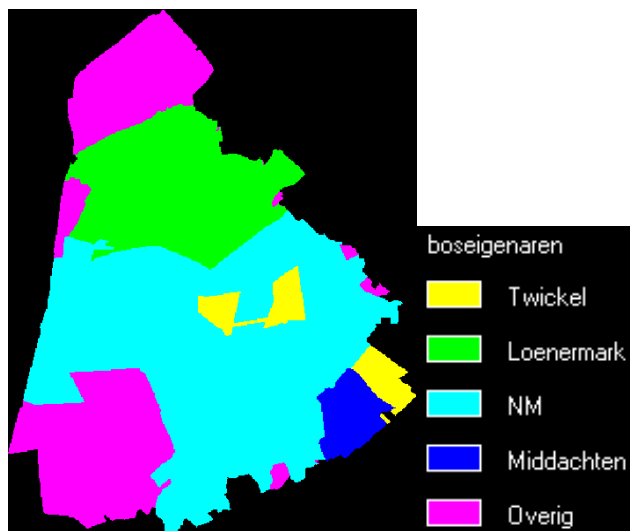
Figuur 9.3. Verwijderen van boomopslag.
Rood: opslag wordt verwijderd



Figuur 9.4. Lanen.
Groen: aanwezigheid en behoud van lanen



Figuur 9.4. Vereenvoudigde ruimtelijke verdeling van de beheersregimes over de Zuidoost Veluwe. Groepenkap-klein en groepenkap-groot zijn in één legenda eenheid weergegeven omdat groepenkap groot slechts een klein areaal bevat



Figuur 9.5. Eigenaren van de verschillende terreinen van de Zuidoost Veluwe

10 Scenario's

Geert Groot Bruinderink & Koen Kramer

De volgende scenario's zijn geëvalueerd met het model FORSPACE:

- Scenario 0:** geen bosbeheer, geen hoefdieren aanwezig
- Scenario 1:** wel bosbeheer, geen hoefdieren aanwezig
- Scenario 2:** wel bosbeheer, hoefdieren in minimale dichtheden van 1/100 ha
- Scenario 3:** wel bosbeheer, hoefdieren in huidige aantallen per 100 ha: rund: 6; paard: 6; ree: 5; edelhert: 2; damhert: 2; wild zwijn: 2
- Scenario 4:** wel bosbeheer, hoefdieren in fluctuerende dichtheden. Zie hieronder voor de precieze invulling
- Scenario 5:** wel bosbeheer, geen beheer van wilde hoefdieren, wel rund en paard
- Scenario 6:** wel bosbeheer, geen beheer van wilde hoefdieren, geen rund en geen paard
- Scenario 7:** geen bosbeheer, geen beheer van wilde hoefdieren, met rund en paard

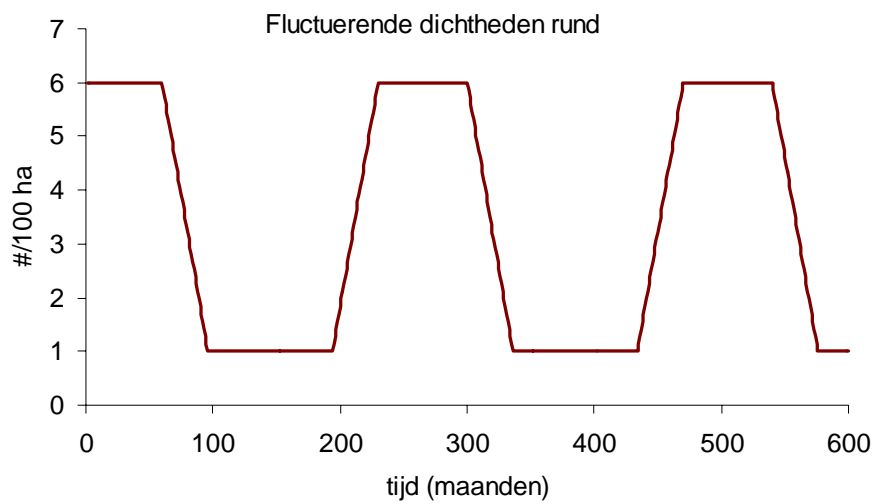
Vergelijking van de uitkomsten van de uiteenlopende scenario's biedt inzicht in effecten van beheer en/of hoefdieren. Bijvoorbeeld:

- het verschil tussen scenario 0 en 1 geeft inzicht in het effect van de uitoefening van bosbeheer sec, d.w.z. los van ieder effect van hoefdieren
- het verschil tussen scenario 0 en 3 geeft inzicht in het effect van het gangbare bos- en hoefdierbeheer ten opzichte van een situatie zonder bosbeheer en geen hoefdieren aanwezig
- het verschil tussen scenario 0 en 5 maakt inzichtelijk wat het effect is van een ontwikkeling van de aantallen wilde hoefdieren bij beëindiging van de jacht in een situatie zonder bosbeheer en zonder rund en paard. Het laatste is 'gangbaar' in het overgrote deel van de Veluwe, het eerste in opkomst
- scenario 2 en 3: het effect van hoefdieren in zeer lage dichtheden vs. hoefdieren in huidige dichtheden
- scenario 3 en 4: het effect van hoefdieren in fluctuerende dichtheden vs. hoefdieren in vigerende dichtheden
- scenario 3 en 5: het effect van staken van het beheer van hoefdieren vs. de huidige situatie
- scenario 3 en 6: het effect van staken van het beheer van wilde hoefdieren en verwijderen van rund en paard vs. de huidige situatie
- scenario 5 en 6: het effect van de aanwezigheid van rund en paard wanneer het beheer van de wilde hoefdieren wordt gestopt

Ad. Scenario 4

In het scenario met fluctuerende dichtheden is als maximale dichtheid aangehouden de actuele dichtheden (#/100 ha): 6 voor rund en paard; 5 voor ree; en 2 voor edelhert, wild zwijn en damhert. Als minimale dichtheid wordt 1 dier per 100 ha aangehouden voor alle hoefdiersoorten. De eerste reductie in aantallen begint 5 jaar na

de start van de simulatie en het kost 3 jaar om de dichtheden terug te brengen tot 1/100ha. Gedurende 7 jaar wordt vervolgens deze lage dichtheid gehandhaafd. Dan mag de dichtheid in 3 jaar tijd weer toenemen tot de maximale dichtheid van 6/100ha. In Figuur 10.1 staat als voorbeeld hoe deze fluctuaties in opgelegde hoofdierdichtheid voor het rund doorwerken.



Figuur 10.1 Verloop van het aantal runderen in scenario 4

11 Resultaten

Koen Kramer, Geert Groot Bruinderink, Dennis Lammertsma, Rik Kluiver, Herbert Prins & Sip van Wieren

11.1 Leeswijzer

11.1.1 Bedekking en bedekkingspercentage

Hieronder worden de modelresultaten gepresenteerd van de scenario's die zijn beschreven in het voorafgaande hoofdstuk. Hierbij wordt met 'bedekking' dan wel 'bedekkingspercentage' bedoeld: de fractie van de vegetatielaag (kruid-, struik- of boomlaag) die door het geprojecteerd kroonoppervlak wordt bedekt. Een bedekking van 1 (100%) betekent dat de soort die laag volledig bedekt. Er komen dan geen andere soorten in de struiklaag voor. De bedekking c.q. het bedekkingspercentage kan worden uitgedrukt voor:

1. de gehele Zuidoost Veluwe;
2. het oppervlak dat een soort op de Zuidoost Veluwe beslaat;
3. het oppervlak met eenzelfde bosbeheer, of als
4. het aandeel dat een soort in een gridcel van 30x30m beslaat.

Bijvoorbeeld, de gesimuleerde verjonging van Eik in de struiklaag beslaat ongeveer 1% van de gehele Zuidoost Veluwe. Als gevolg van begrazing kan dit afnemen tot 0.75%. Een effect van begrazing van 0.25% lijkt niet veel. Echter ten opzichte van het areaal van Eik *zelf* is dit een afname van 25%, wat geïnterpreteerd kan worden als een wezenlijk effect. Op de schaal van een deelgebied met eenzelfde bosbeheer met bijvoorbeeld 3% bedekking van de verjonging van Eik, kan de afname weer veel geringer of juist meer zijn. In dit rapport zal in histogrammen het bedekkingspercentage van een soort voor het gehele gebied gepresenteerd worden. In de begeleidende tekst en in de tabellen wordt het bedekkingspercentage voor het eigen areaal of voor het areaal in een deelgebied met eenzelfde bosbeheer gepresenteerd. Tenslotte wordt de bedekking per gridcel gebruikt om het effect van enkele scenario's als kaart te presenteren (zie hieronder).

11.1.2 Semi-kwantitatieve weergave van de resultaten

De ontwikkelingen die het model over een periode van 50 jaar beschrijft kunnen het best semi-kwantitatief worden geduid, omdat het vooral gaat om bandbreedtes in plaats van exacte uitkomsten. Daarom wordt bij de beschrijving van de resultaten de procentuele verandering als volgt aangemerkt:

- >0-10%: zeer geringe verandering;
- >10-25%: geringe verandering;
- >25-50%: matige verandering;
- >50-75%: sterke verandering;
- >75-100%: zeer sterke verandering.

Hierbij kan de verandering zowel een toename als een afname zijn.

Om het taalgebruik beknopt te houden zal niet steeds worden verwezen naar het feit dat de resultaten modeluitkomsten zijn. Een zin als: *'Afwezigheid van hoefdieren leidt tot een sterke toename van Berk.'* Moet gelezen worden als: *'Het model voorspelt dat het scenario waarin geen begrazing door hoefdieren gesimuleerd wordt tot een sterke toename van Berk kan leiden ten opzichte van het scenario waarin wel begrazing van hoefdieren gesimuleerd wordt.'*

Evenzogoed wordt met: *'er wordt regelmatig gedund in combinatie met een kleine groepenkap' bedoeld: 'het model simuleert regelmatig dunnen in combinatie met een kleine groepenkap, door volgens die beheerssystemen bomen te selecteren en uit de dynamische database te verwijderen'.*

11.1.3 Kaartjes en histogrammen

Wat betreft de bosontwikkeling worden de resultaten 'top-down' gepresenteerd: van algemene beelden van dominante soorten tot gedetailleerde verschillen tussen de scenario's per boomsoort en per deelgebied van de Zuidoost Veluwe. Achtereenvolgens worden de resultaten gepresenteerd: (1) ruimtelijk op gebiedschaal en (2) in histogrammen.

De ruimtelijke weergave van het gehele gebied

Drie typen uitkomsten worden gepresenteerd per gridcel en per scenario:

- (1) de boomsoort in de struiklaag met de hoogste bedekking, mits de bedekking minimaal 1% is;
- (2) het aantal boomsoorten in de struiklaag, eveneens mits de bedekking van een soort tenminste 1% is; en
- (3) het verschil in bedekking in de struiklaag ten opzichte van het scenario zonder bosbeheer en zonder hoefdieren (referentie scenario 0) voor Berk, Beuk, Grove den en Eik (verschillenkaarten). Het verschil in bedekking per gridcel loopt van -1 tot +1 met alles daartussen:
-1: wil zeggen een afname van een bedekking van 1 (100%) in de referentie tot 0 in het behandelde scenario;
+1: wil zeggen een toename van de bedekking van 0 in de referentie tot 1 in het behandelde scenario.

Van deze verschillen zijn vervolgens de contouren weergegeven rond de gridcellen met eenzelfde mate van verandering ten opzichte van de referentie (contourplots). Dit geeft een duidelijk ruimtelijk interpreteerbaar beeld van:

- (1) het effect van alleen bosbeheer, zonder hoefdieren (verschil met scenario 1);
- (2) het effect van bosbeheer in combinatie met huidige aantallen hoefdieren (verschil met scenario 3);
- (3) het effect van bosbeheer en de theoretische situatie wanneer de wildstand in het gehele gebied niet meer gereguleerd zou worden, echter wel met behoud van begrazing binnen de huidige rasters (verschil met scenario 5).

De histogrammen

De histogrammen worden getoond zowel voor het gehele studiegebied als uitgesplitst naar beheerregime. Belangrijk is te realiseren dat zowel het bosbeeld als het bosbeheer tussen de terreineigenaren van de Zuidoost Veluwe verschilt. Op ongeveer de helft van het gebied wordt een niets doen beheer gevoerd, zodat voor deze delen er geen verschil is met de scenario's zonder bosbeheer. Op ca. 30% van het gebied bestaat het bosbeheer alleen uit het regelmatig uitvoeren van dunningen. Op ruim 10% van het gebied wordt er behalve regelmatig gedund ook een kleine groepenkap uitgevoerd, zonder aanvullende bodemverwonding. Op de gronden van

Stichting Twickel en delen van het Landgoed Middachten wordt bij ditzelfde beheersregime van regelmatig dunnen en groepenkap wel een bodembewerking uitgevoerd om de verjonging te bevorderen. Tenslotte wordt op minder dan 1% van het gebied Eik ingeplant en beschermd tegen vraat.

Deze ongelijke verdeling van de verschillende bosbeheerregimes over het studiegebied maakt het niet mogelijk de interacties tussen bosbeheerregime en scenario's systematisch te analyseren. Dit is voor deze studie ook niet zinvol. Bijvoorbeeld, het bosbeheer met inplant van Eik simuleren voor de gehele Zuidoost Veluwe is niet realistisch. Het zou theoretisch de analyse wel beter maken maar geen inzichten opleveren die voor de gehele Veluwe toepasbaar zijn. Bovendien kost het 'draaien' van één scenario ca. 2 dagen en de uitwerking en analyse van de resultaten een veelvoud daarvan. Om deze redenen is er voor gekozen het bosbeheer zo dicht mogelijk bij de realiteit te houden hoewel er natuurlijk geen zekerheid is over het bosbeheer de komende 50 jaar. Om die reden worden tenslotte de effecten van de verschillende scenario's op de verjonging per boomsoort en per bosbeheerregime gepresenteerd, ten opzichte van het huidige regime.

11.1.4 De resultaten slaan op de struiklaag

Van alle mogelijke modeluitvoer hebben we ons beperkt tot bedekking van de verjonging van boomsoorten tussen de 1.35 en 8 m hoog, d.i. de 'struiklaag'. Het bleek dat de verjonging tot 1.35 m ('kruidlaag') zeer dynamisch is, zowel in de tijd als in de ruimte, terwijl er binnen de gesimuleerde tijdhorizont van 50 jaar er nog nauwelijks iets gebeurt in de laag boven de 8 m ('boomlaag'). De kruid- en boomlaag zijn daarom weinig geschikt om de effecten van de scenario's te evalueren en daarvan worden dan ook geen resultaten gepresenteerd. Daarentegen geeft de soortensamenstelling in de struiklaag een goede indruk van de volgende generatie bos.

11.1.5 Aantallen hoefdieren

Het aantalverloop van de hoefdieren wordt alleen voor scenario 5 en 6 gepresenteerd. In die scenario's vindt geen beheer (aantalcontrole) van de hoefdieren door de mens plaats. Bij scenario 5 zijn rund en paard aanwezig en bij scenario 6 is dat niet het geval. Voor alle andere scenario's is het aantalverloop opgelegd als aangegeven in het voorafgaande hoofdstuk.

Om eventueel uitsterven van hoefdiersoorten in het studiegebied te voorkomen wordt er een minimum aantal dieren (1/100 ha) in het gebied van elders toegelaten. Dit wordt gedaan zodra er minder dan 2 volwassen dieren van een soort aanwezig zijn.

11.1.6 Resultaten en hun interpretatie

Ter bevordering van de leesbaarheid van het rapport kiezen wij ervoor om bij de presentatie van de resultaten direct in te gaan op mogelijke verklaringen.

11.2 De ruimtelijke weergave van de effecten van de scenario's op de bedekking per boomsoort

Voor een eerste indruk van het effect van de verschillende scenario's is in Figuur 11.1 de ruimtelijke verdeling van de dominante boomsoorten in de struiklaag weergegeven. De dominante soort is gedefinieerd als de meest voorkomende in de betreffende cel, mits de bedekking minimaal 1% is. Enkele zaken die opvallen in Figuur 11.1:

1. De figuur van scenario 3 geeft de consequentie aan van voortzetting van het huidige beheer in de komende 50 jaar wat betreft bosbeheer en hoefdieren. Duidelijk zijn een paar grote open plekken te onderscheiden (zwart): de heideterreinen binnen in het gebied en voormalige cultuurgronden aan de westzijde. Hier blijft de bedekking van de verjonging van de boomsoorten onder de 1%. Dit geldt ook voor de terreinen met schapenbegrazing (zie Figuur 9.2) en daar waar de verjonging wordt verwijderd (zie Figuur 9.3)
2. De figuur van scenario 0 en 1 geeft aan wat er zou gebeuren wanneer we de hoefdieren zouden verwijderen. Overal zien we een toename van Berk en Grove den. In de meeste open plekken is Berk en Grove den aanwezig, hoewel dit nog met een lage bedekking kan zijn. Let bijvoorbeeld eens op de voormalige cultuurgronden. Ook in de rest van het gebied nemen Berk en Grove den toe.
3. De figuur van scenario 0 en 1 toont het effect van bosbeheer in afwezigheid van de hoefdieren. Zonder bosbeheer zien we meer Fijnspar, Douglas en Beuk verschijnen. Het voeren van bosbeheer leidt tot het verjonging van Grove den en Berk in bos zonder struiklaag (zie bv in de kop van de kaartjes van Scenario's 0 en 1) omdat er meer licht op de bosbodem valt. Ook komt door bosbeheer de Eik iets prominenter in beeld. De figuur van scenario 2 laat zien dat reeds bij de introductie van minimale dichtheden aan hoefdieren het landschap open blijft en dit beeld wordt nog iets versterkt wanneer we de stap zetten naar de huidige dichtheden (Figuur 11.1 van scenario 3).
4. De figuur van scenario 5 laat zien wat er gebeurt als we nu zouden stoppen met het beheer van de hoefdieren terwijl het huidige bosbeheer wordt voortgezet. Ten opzichte van de huidige situatie, weergegeven in de figuur van scenario 3, verandert er weinig aan het algemene beeld. Vooral de verjonging van Berk komt lokaal erg onder druk te staan. Het effect van de aanwezigheid van rund en paard is minder duidelijk.

Zonder het overzicht te willen verliezen wordt in Figuur 11.1a een uitsnede van het zuid-oostelijke deel van het onderzoeksgebied getoond. De conclusies zijn dezelfde als besproken bij Figuur 11.1 en worden hier dan ook niet herhaald.

Figuur 11.1 levert kaartjes met één, namelijk de dominante soort per cel, terwijl er meerdere soorten per cel aanwezig kunnen zijn. Het aantal houtige soorten in de struiklaag per cel is daarom weergegeven in Figuur 11.2, eveneens met een minimum bedekking van 1%. Wat opvalt in Figuur 11.2:

1. Het meest opvallende in deze figuren is de algemene trend dat er meer houtige soorten in de struiklaag voorkomen als er geen begrazing is. Zonder begrazing komen overal op de voormalige cultuurgronden houtige soorten voor. Hetzelfde geldt voor enkele grote gebieden met Struikheide en Bochtige smele. Begrazing vermindert dus niet alleen de *bedekking* maar ook het *aantal* houtige soorten in de struiklaag. Dit komt omdat alle hoefdiersoorten kiemplanten van deze soorten en de zaden van Beuk en Eik hoog op hun voorkeurslijst hebben staan.
2. Het effect van begrazing in afwezigheid van bosbeheer is te zien door de figuur bij scenario 2 met die van scenario 7 te vergelijken. Het aantal boomsoorten in de struiklaag in de figuur van scenario 7 is minder dan in de figuur van scenario 2. In scenario 7 wordt de stand van alle hoefdieren 'losgelaten' met kennelijk een remmend effect op de vorming van jong bos.

De resultaten van de 'verschillenkaarten' zijn als contourplots weergegeven in Figuur 11.3. Deze figuren vatten bovengenoemde ruimtelijke resultaten samen per boomsoort en zijn alleen voor de belangrijkste boomsoorten Berk, Beuk, Grove den en Eik gepresenteerd. Hier zien we de verschillen in bedekking in de struiklaag na 50 jaar t.o.v. scenario 0: geen bosbeheer en geen hoefdieren aanwezig. Zwart wil zeggen: de soort in kwestie komt daar niet voor zowel in scenario 0 als in het onderzochte scenario. Wat opvalt in Figuur 11.3:

1. Het effect van bosbeheer

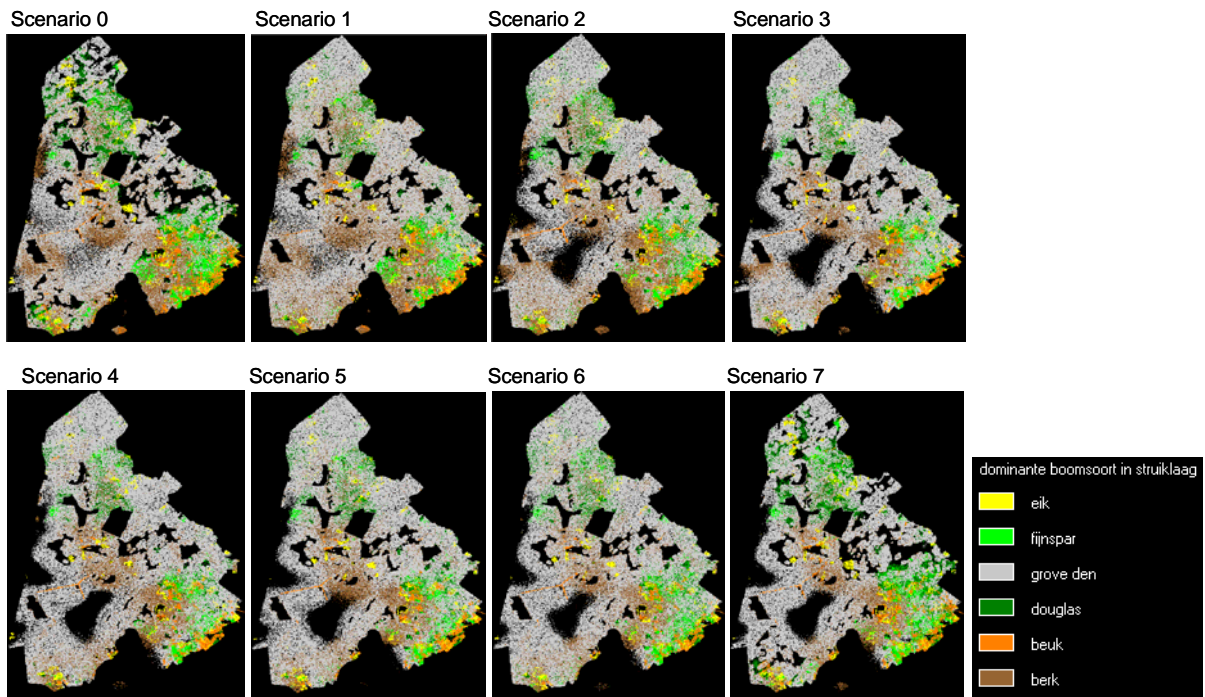
De introductie van bosbeheer betekent meer kansen voor de verjonging van alle vier soorten. Met als rangorde van meest tot minst profiterend van bosbeheer: Grove den – Berk – Eik – Beuk. Lokaal kan het effect van bosbeheer echter negatief zijn voor elk van deze soorten.

2. Het effect van bosbeheer met hoefdieren in de huidige dichtheden

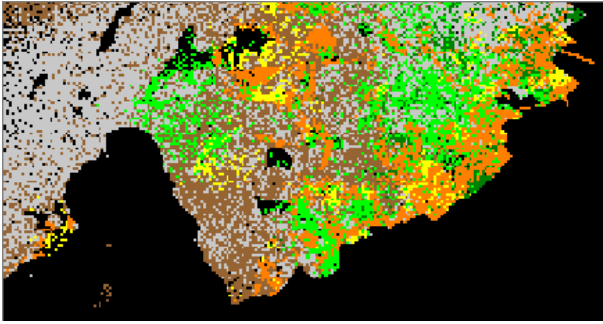
Begrazing vermindert het gunstige effect van het voeren van bosbeheer op de verjonging. Voor Grove den is deze vermindering echter het geringst. De grote open gebieden worden minder gekoloniseerd, maar in de bosgedeelten met Grove den is de combinatie van bosbeheer + huidige dichtheden gunstiger dan alleen bosbeheer. Voor Berk wordt het gunstige effect van bosbeheer sterker teniet gedaan door begrazing met huidige hoefdierdichtheden dan voor Grove den. Berk kan vooral de grote open gebieden niet meer koloniseren en verjongt zich ook minder in het bos. Voor Beuk en Eik gaat het gunstige effect van bosbeheer goeddeels weer verloren door begrazing met huidige aantallen en kan zich alleen dichtbij de zaadbronnen nog verjongen.

3. Het effect van de introductie van bosbeheer en hoefdieren zonder aantalcontrole.

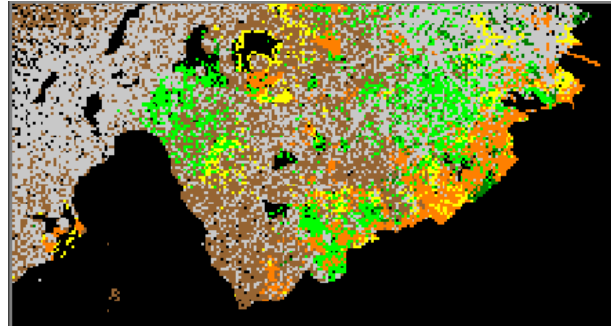
De verschillen met het vorige situatie met bosbeheer en de huidige aantallen hoefdieren zijn betrekkelijk gering voor Grove den en Berk, terwijl de verjonging Eik en Beuk nog sterker teruggedrongen lijkt te worden. Voor geen van deze boomsoorten leidt deze situatie echter tot een sterke vermindering van de verjonging ten opzichte van de situatie zonder bosbeheer en zonder begrazing.



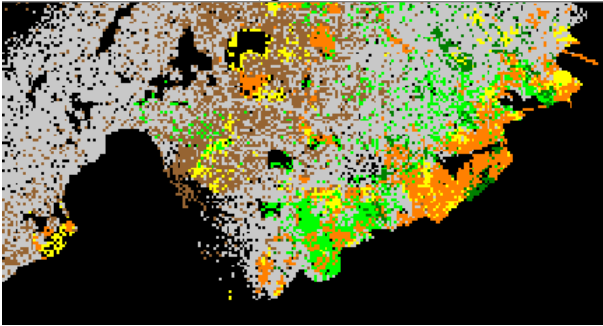
Figuur 11.1. Gesimuleerde verdeling van dominante boomsoort in de struiklaag (1.35 - 8m) na 50 jaar onder 8 scenario's. Scen. 0: zonder bosbeheer, zonder hoefdieren. Scen. 1: met bosbeheer, zonder hoefdieren. Scen. 2: met bosbeheer, minimale hoefdierdichtheden. Scen. 3: met bosbeheer, huidige hoefdierdichtheden. Scen. 4 met bosbeheer, fluctuerende hoefdierdichtheden. Scen. 5: met bosbeheer, geen regulatie hoefdierdichtheden met rund en paard. Scen. 6: met bosbeheer, geen regulatie hoefdierdichtheden zonder rund en paard. Scen. 7: zonder bosbeheer, geen regulatie hoefdierdichtheden, met rund en paard



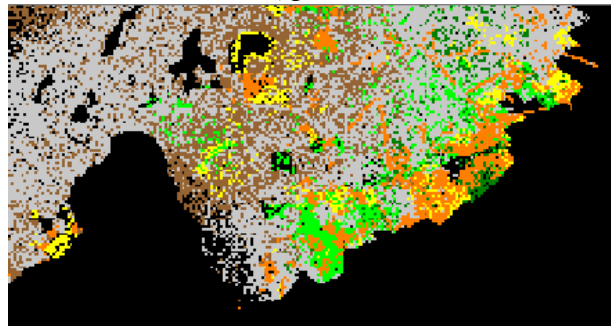
Scenario 0. Geen bosbeheer; geen hoefdieren



Scenario 1. Wel bosbeheer; geen hoefdieren

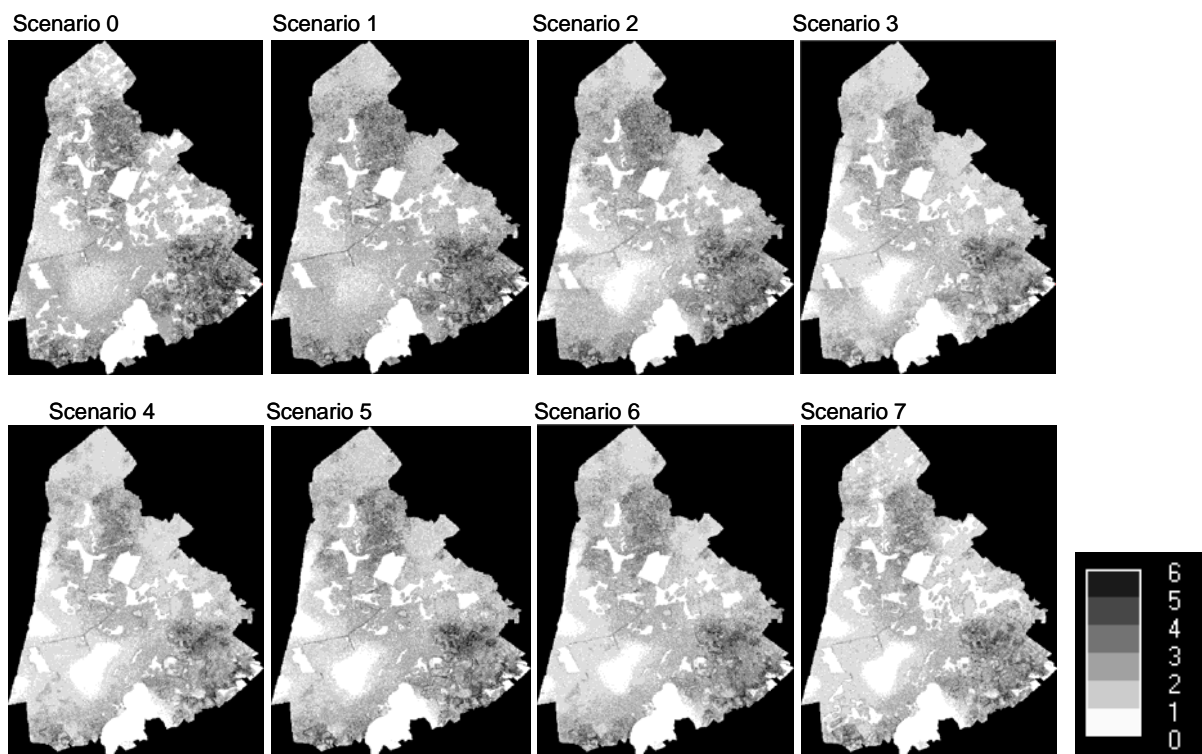


Scenario 3. Wel bosbeheer; huidige hoefdier dichtheden rund

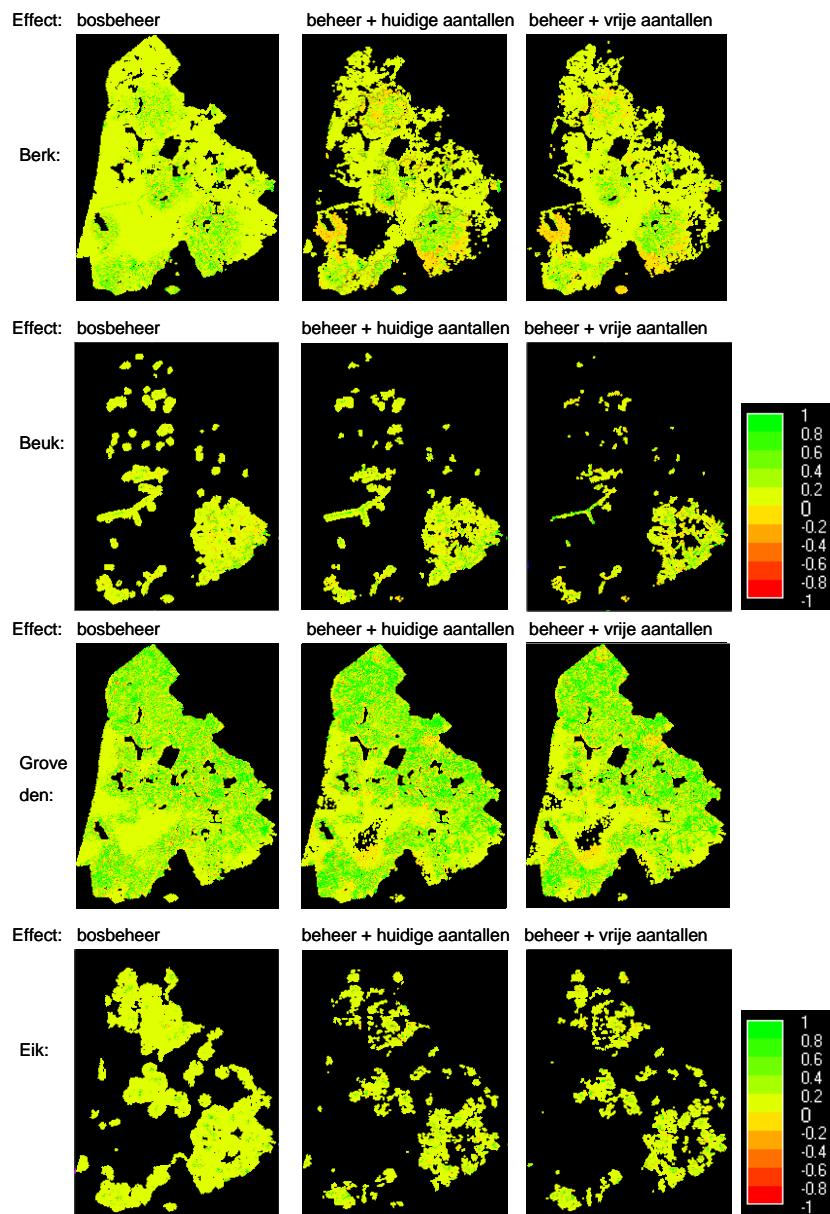


Scenario 5. Wel bosbeheer; vrije aantallen hoefdieren met en paard

Figuur 11.1a Uitsnede van zuid-oostelijke deel van figuur 11.1. Gesimuleerde verdeling van dominante boomsoort in de struiklaag (1.35 - 8m) na 50 jaar onder 4 scenario's. Legenda als in Figuur 11.1.



Figuur 11.2. Gesimuleerde verdeling van aantal boomsoorten in de struiklaag (1.35 - 8m) na 50 jaar onder 8 scenario's. Scen. 0: zonder bosbeheer, zonder hoefdieren. Scen. 1: met bosbeheer, zonder hoefdieren. Scen. 2: met bosbeheer, minimale hoefdierdichtheden. Scen. 3: met bosbeheer, huidige hoefdierdichtheden. Scen. 4 met bosbeheer, fluctuerende hoefdierdichtheden. Scen. 5: met bosbeheer, geen regulatie hoefdierdichtheden met rund en paard. Scen. 6: met bosbeheer, geen regulatie hoefdierdichtheden zonder rund en paard. Scen. 7: zonder bosbeheer, geen regulatie hoefdierdichtheden, met rund en paard



Figuur 11.3. Contourplots van verschillenkaartjes van de bedekking in de struiklaag na 50 jaar van de scenario's 1, 3 en 5 met de referentie, scenario 0. Het verschil tussen scenario 1 en 0 geeft het effect van beheer weer; het verschil tussen scenario 3 en 0 het effect van beheer met huidige hoefdieraantallen; en het verschil tussen scenario 5 en 0 het verschil in bosbeheer en de situatie waar de hoefdieraantallen niet worden gereguleerd maar vrij in aantal kunnen fluctueren

11.3 Histogrammen van de effecten van de scenario's op de bedekking per boomsoort

De scenario's leveren specifieke resultaten voor de bedekking in de struiklaag na 50 jaar van Grove den, Berk, Douglas, Beuk, Fijnspar en Eik. Hieronder wordt eerst het effect van de verschillende scenario's op de bedekking van deze boomsoorten besproken ten opzichte van scenario 3: het scenario met huidige hoefdieraantallen en het huidige bosbeheer. Dit beheer wordt steeds 'het huidige beheer' genoemd. Deze resultaten worden achtereenvolgens gepresenteerd voor het hele studiegebied en per beheerregime. Dit laatste kan ook gelezen worden als per deelgebied waarvoor dat specifieke beheerregime geldt.

Tenslotte worden de hoefdieraantallen en hun totale biomassa gepresenteerd voor de scenario's waarin de ze niet worden gecontroleerd door beheer. Aantallen en biomassa zijn onder die omstandigheden de resultante van dynamische interacties om het beschikbare voedsel.

11.3.1 Effecten van de scenario's voor het hele studiegebied

Figuur 11.5 en Tabel 11.1 tonen de effecten van de scenario's op de bedekking in de struiklaag van Grove den, Berk, Douglas, Beuk, Fijnspar en Eik. Deze volgorde is de volgorde van voorkomen in het studiegebied. De bedekking is hier de fractie van het gehele studiegebied (%) dat door de kruin van een boomsoort in de struiklaag in beslag wordt genomen. Deze gebiedsresultaten maken de indruk dat de verschillen tussen de scenario's binnen een soort gering zijn. In geen enkel scenario verjongt een soort in het geheel niet, en er is ook geen scenario waarbij één soort sterk in aandeel toeneemt. De verschillen tussen de scenario-uitkomsten worden echter 'gedempt' door het grote oppervlak van het studiegebied. Reken maar uit, de gemiddelde bedekking over ca. 11.000 ha van de relatief weinig voorkomende Eik in de struiklaag! Waar plaatselijk Eik echter wat algemener voorkomt, kunnen de scenario-uitkomsten wel degelijk leiden tot significante verschillen. Mede daarom is aan de figuur een overzichtstabel van de resultaten toegevoegd.

Grove den

De Grove den is veruit de meest voorkomende boomsoort in het gebied. Na 50 jaar beslaat de verjonging van Grove den 15-20% van het gehele gebied, afhankelijk van het gekozen scenario. In het deelgebied waar het beheersregime "Alleen dunnen" wordt uitgevoerd kan die bedekking zelfs tot 30% oplopen. Ten opzichte van Grove den is de verandering in de verjonging van alle andere boomsoorten zeer gering, hooguit enkele procenten van het gehele studiegebied. Dit is een belangrijk resultaat die men bij het lezen van de resultaten van de andere boomsoorten steeds in het achterhoofd moet houden: ook als de bedekking van Grove den in de struiklaag met 25% afneemt, de hoogste gevonden afname, is het nog steeds bij verre de meest voorkomende soort in deze vegetatielaag.

Ten opzichte van de huidige aantallen hoefdieren en het huidige bosbeheer laten alle scenario's, behalve het scenario zonder rund en paard, een afname van de verjonging van Grove den zien. De toename van de verjonging van Grove den in afwezigheid van rund en paard is echter zeer gering en bestaat uit het 'vollopen' van de grote open heidecomplexen met Grove den, mogelijk in lage dichtheden. Hiermee wordt bedoeld dat het model voorspelt dat in iedere gridcel in deze heidegebieden Grove den voorkomt echter dat het na 50 jaar nog steeds

om enkele exemplaren kan gaan. Deze kolonisatie van heideterreinen door Grove den wordt wel sterk verminderd door begrazing door rund en paard, maar begrazing door welke hoefdieresoort dan ook kan deze bosontwikkeling op de heide niet voorkomen.

Het huidige bosbeheer met de huidige aantallen hoefdieren is gunstig is voor de verjonging van Grove den. Het zorgt voor voldoende licht op de bodem en de begrazing verwijdert vooral de beter verteerbare concurrenten van Grove den als Berk, Beuk en Eik. Het eventueel beëindigen van het huidige bosbeheer leidt tot minder licht op de bodem, en daardoor minder verjonging van Grove den in het bos. Het verwijderen van alle hoefdieren of het laten fluctueren van hun aantallen, leidt tot minder verjonging van Grove den in het bos. De oorzaak is dat ook de concurrenten van Grove den minder worden begraasd waardoor de Grove den moet concurreren. Stoppen met het beheren van wilde hoefdieren en rund en paard verwijderen, zou een gunstig effect hebben op de verjonging van Grove den. Ook hier moet de oorzaak worden gezocht in de begrazingsdruk op de concurrenten van Grove den.

Berk

Het aandeel van Berk in de struiklaag is na 50 jaar gemiddeld 4% van het hele gebied. Berk is daarmee na Grove den de meest voorkomende boomsoort. Afhankelijk van het gevolgde scenario en deelgebied beslaat Berk 1-8% van de bedekking in de struiklaag in het gehele studiegebied.

Veranderingen ten opzichte van het huidige beheer zijn over het algemeen van weinig invloed op de verjonging van Berk.

Een bosbeheerregime van groepenkap en dunnen, waardoor er meer licht op de bosbodem komt, bevordert het voorkomen van Berk. Het verwijderen van de hoefdieren (scenario's 0 en 1) of het verlagen van hun dichtheden (scenario 2) is gunstig voor de verjonging van Berk. Dit geldt met en zonder bosbeheer. Dit effect van begrazing kan gecompenseerd worden door een bodembewerking waardoor de kiemomstandigheden voor Berk sterk worden verbeterd. De aanwezigheid van zaadbronnen in de buurt speelt voor Berk geen grote rol, omdat Berk veel zaad produceert en deze over grote afstanden verspreidt.

Beuk

De verjonging van Beuk beslaat na 50 jaar gemiddeld tot 2% van het gehele gebied, maar lokaal kan dit oplopen tot maximaal 14% afhankelijk van het gevoerde beheer.

Begrazing heeft een licht negatief effect op het voorkomen van Beuk, hoewel de effecten lokaal groot kunnen zijn. De ontwikkeling van Beuk wordt gestimuleerd door beschaduwing, eventueel aangevuld met een grondbewerking. Het huidige bosbeheer in combinatie met de huidige hoefdierdichtheden is niet ongunstig voor de verjonging van Beuk, want de meeste alternatieve scenario's pakken slechter uit. Wel is duidelijk dat het verwijderen van hoefdieren of het terugbrengen van hun dichtheden gunstig is voor Beuk. Hetzelfde geldt voor het geheel achterwege laten van bosbeheer in combinatie met het verwijderen van de hoefdieren. Beuk is immers een schaduwtolerante, door hoefdieren gegeten soort. Voor het verschijnsel dat de overstap naar een regime met minimale dichtheden aan hoefdieren negatief uitpakt voor Beuk, ontbreekt op dit moment een verklaring. Hier kan echter sprake zijn van een tijdelijk effect: Berk, Grove den en Eik krijgen onder die omstandigheden meer kansen.

Beuk wordt ingesloten, maar zal op de lange termijn met name op de betere bodems de concurrentie op boomniveau gaan winnen. Het lijkt erop dat door de huidige begrazingsdruk Beuk in elk geval lokaal wordt gestimuleerd. Bij toenemende dichtheden slaat dit effect echter om. Dit zou op experimentele schaal moeten worden getoetst.

Douglas en Fijnspar

Verjonging van Douglas komt met een aandeel van minder dan 2% voor over het gehele gebied en voor Fijnspar ligt dit percentage rond de 1.5%, afhankelijk van het gevoerde scenario.

Het achterwege laten van het huidige bosbeheer is gunstig voor Douglas en Fijnspar. De aanwezigheid van hoefdieren blijkt dan minder relevant, zoals blijkt bij vergelijking van de uitkomst van scenario's 1 en 7. Douglas en Fijnspar zijn, net als Beuk, schaduwtolerante soorten. Ze hebben er baat bij als er geen bosbeheer van groepenkap en dunning uitgevoerd wordt, om dezelfde reden als Beuk. Ook is er onder die omstandigheden een verminderde concurrentie met Berk en Groveden. Dat de overstap van het huidige beheer van bos en hoefdieren naar minder of in het geheel geen hoefdieren een positief effect heeft op de verjonging van Fijnspar, hangt dan ook samen met de hoeveelheid licht. Minder begrazing betekent meer schaduw op de bosbodem en daarmee relatief gunstiger omstandigheden voor de Fijnspar.

Echter anders dan Beuk verspreiden Fijnspar en Douglas hun zaden over grote afstanden en zijn daardoor veel invasiever. Dit invasieve vermogen kan overschat worden door het model, omdat ook andere factoren als licht en dikte van de strooisellaag een rol kunnen spelen.

Ondanks het feit dat Douglas en meer nog Fijnspar relatief slecht verteerbare soorten zijn, kan begrazing lokaal een negatief effect hebben op hun verjonging. Dit hangt samen met de verteerbaarheid van de vegetatie waarin deze soorten kiemen. Begrazing kan het voorkomen van deze soorten echter ook stimuleren door preferentieel concurrenten weg te vreten. Van beide effecten zijn voorbeelden gevonden in de simulatie van de Zuidoost Veluwe.

Op hoofdlijnen wijken de resultaten voor Douglas niet af van die voor Fijnspar. Ook hier een positief effect van de overstap naar minimale dichtheden, weinig baat bij fluctuerende dichtheden of vrije aantallen hoefdieren. Voor het sterk positief effect van de overstap van het huidige beheer naar een beheer met vrije aantallen wilde hoefdieren zonder rund en paard onder een regime van D+G+B+P-, ontbreekt vooralsnog een verklaring.

Eik

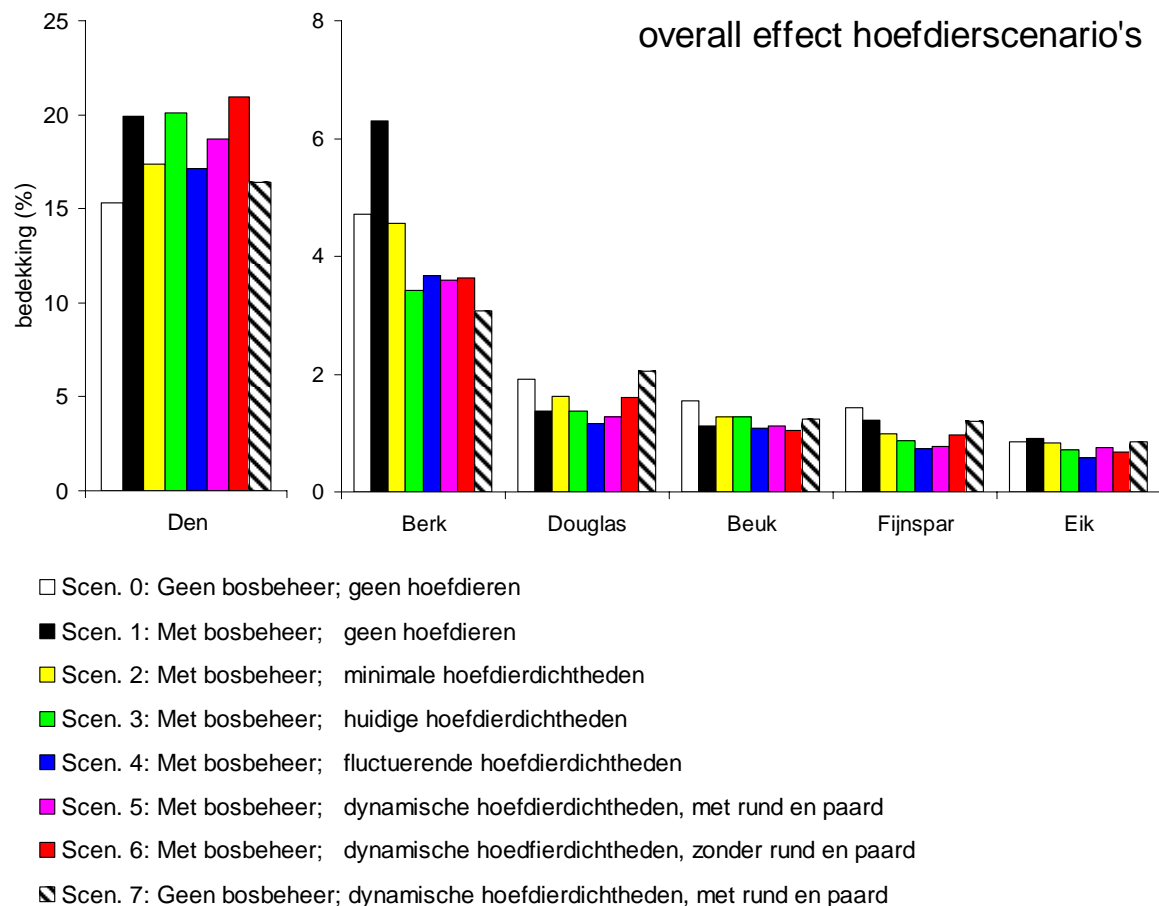
De verjonging van Eik beslaat met een bedekking in de struiklaag rond de 1% over het gehele gebied het kleinste aandeel in de verjonging van alle boomsoorten. Dit maakt dat de verjonging van Eik sterk bepaald wordt door (de kwaliteit van) de aanwezige verjonging van de andere boomsoorten en de begrazing van de hoefdieren daarop.

Verwijderen van alle hoefdieren bij continuering van het huidige bosbeheer (scenario 1) is van positieve invloed op de verjonging van Eik. Het bosbeheer van groepenkap en dunnen heeft een gunstig effect op het voorkomen van Eik. Dit effect wordt verminderd door begrazing. Dit geldt al bij een lage begrazingsdruk (1 dier/100 ha), gezien de geringe verschillen tussen de scenario's waar begrazing een rol speelt. Lokaal kan dit een effect van 10-tallen procenten zijn, echter voor de gehele Zuidoost Veluwe blijft Eik aanwezig met een aandeel van 2-3 procent, onafhankelijk van het scenario. De ontwikkeling van Eik kan dus lokaal worden bevorderd door het uitsluiten van

begrazing. Dit geldt met name onder omstandigheden waar veel licht beschikbaar is en er geen zaadbronnen van Beuk in de nabije omgeving aanwezig zijn.

Samenvatting histogrammen hele leefgebied

Het achterwege laten van de huidige vorm van bosbeheer zal naar verwachting een positief effect hebben op de verjonging van Douglas, Fijnspar en Beuk en een negatief effect op de verjonging van Grove den. Dit ongeacht de aanwezigheid van hoefdieren. Bij Berk is de situatie omgekeerd: hier overheerst het negatieve effect van hoefdieren de mogelijke effecten van een veranderend bosbeheer. Een situatie met minder hoefdieren is gunstig voor verjonging van Eik en Beuk.



Figuur 11.5. Overzicht van het overall effect van de scenario's op de bedekking van Grove den, Berk, Douglas, Beuk, Fijnspar en Eik

Tabel 11.1 Verschil in bedekking van de verjonging van boomsoorten in de struiklaag (1.3 – 8 m) tussen de scenario's ten opzichte van het huidige beheer, scenario 3. zg: zeer gering > 0-10%; g: geringe verandering: > 10-25%; m: matige verandering: >25-50%; s: sterke verandering: >50-75%; zs: zeer sterke verandering: >75-100%.+: toename; - afname ten opzichte van het huidige beheer

Scen. nr.	huidige bos-beheer toepassen	hoefdier beheer	Effect ten opzicht van huidige beheer					
			den	berk	Douglas	beuk	fijnspar	eik
0	niet	geen hoefdieren aanwezig	- g	+ m	+ m	+ g	+ s	+ g
1	wel	geen hoefdieren aanwezig	- zg	+ zs	+ zg	- g	+ m	+ m
2	wel	minimum dichtheden	- g	+ m	+ g	+ zg	+ g	+ g
4	wel	fluctuerende dichtheden	- g	+ zg	- g	- g	- g	- g
5	wel	vrije aantallen + rund en paard	- zg	+ zg	- zg	- g	- g	+ zg
6	wel	vrije aantallen - rund en paard	+ zg	+ zg	+ g	- g	+ g	- zg
7	niet	vrije aantallen + rund en paard	- g	- g	+ m	- zg	+ m	+ g

11.3.2 Effecten van de scenario's per deelgebied met een gegeven bosbeheerregime

Hierboven zijn we al even ingegaan op de vraag of de effecten van de scenario's op boomsoortniveau verschillen tussen deelgebieden met uiteenlopend beheerregime. De deelgebieden worden hieronder naar het gevoerde beheer vernoemd. Daarbij gaat het om het al dan niet uitvoeren van: Dunningen (D + of -), Groepkap (G + of -), Bodembewerking (B + of -) en Planten van Eik (P + of -). Het deelgebied met een niets doen beheer wordt dus gekarakteriseerd als 'D-G-B-P'. Dit hoeft echter niet een aaneengesloten deelgebied te zijn! De deelgebieden verschillen echter niet alleen wat betreft bosbeheer, maar kunnen ook sterk verschillen in vegetatie. Een vergelijk tussen bosbeheerregimes is dus niet mogelijk met deze gegevens, maar wel een vergelijk tussen verschillende scenario's per deelgebied met een gegeven bosbeheer.. Iedere beheerder kan opzoeken in Figuur 11.6 en de bijbehorende tabellen welke situatie het meest op hem/haar betrekking heeft.

Figuur 11.6 toont de resultaten voor de effecten van de scenario's per boomsoort per deelgebied *ten opzichte van het huidige beheer (scenario 3)*. De bedekking is hier de fractie van het gebied met een bepaald bosbeheer dat door kruinen van een boomsoort in de struiklaag in beslag wordt genomen. Ook hier staan de boomsoorten op volgorde van meest tot minst voorkomende, maar dan in het deelgebied met een bepaald beheerregime.

Mede om Figuur 11.6 goed te kunnen lezen worden per boomsoort in tabelvorm de overzichten gepresenteerd van het effect van de scenario's op de bedekking in de struiklaag *per deelgebied met een gegeven bosbeheerregime* ten opzichte van scenario 3, het huidige bos- en hoefdierbeheer. We beperken ons tot de signalering van de opvallendste resultaten.

Omdat het hier juist gaat om de effecten van diverse bosbeheerregimes, presenteren we per boomsoort niet de resultaten van scenario 0 en 7. Ingrepen als het lokaal verwijderen van opslag uit de heide, begrazing door schapen en het beheer van lanen, worden in het model niet 'uitgezet' bij scenario 0, 6 en 7.

Grove den

Wanneer het bosbeheerregime bestaat uit 'dunnen + groepenkap + bodembewerking + aanplant van Eik in kokers' (D+G+B+P+), dan heeft vervanging van het huidige hoefdierbeheer door een scenario met hoefdieren in minimale dichtheden, een gunstig effect op de verjonging van Grove den. Ook het scenario met fluctuerende dichtheden biedt in dit opzicht perspectief. Voor het overige zou je kunnen zeggen is Grove den erg gebaat bij continuering van het huidige bos- en hoefdierbeheer (Tabel 11.2).

Tabel 11.2 Effect van de scenario's op de bedekking van Grove den in de struiklaag (1.3 – 8 m) per deelgebied met een specifiek bosbeheerregime (zie Fig 11.6) ten opzichte van scenario 3, het huidige bos- en hoefdierbeheer. D: dunnen; G: dunnen + groepenkap; B: bodembewerking; P: inplant van Eik. 0: geen verandering; zg: zeer geringe verandering: > 0-10%; g: geringe verandering: > 10 – 25%; m: matige verandering: > 25 – 50%; s: sterke verandering: > 50 – 75%; zs: zeer sterke verandering: > 75 – 100%

Grove den		deelgebied met bosbeheerregime:				
scenario		D-G-B-P-	D+G-B-P-	D+G+B-P-	D+G+B+P-	D+G+B+P+
1	Geen hoefdieren aanwezig	+ zg	- zg	- zg	+ zg	- zg
2	Minimum dichtheden	- g	- g	- g	0	+ s
4	Fluctuerende dichtheden	- g	- g	- g	0	+ m
5	Vrije aantallen met rund en paard	- zg	- zg	- zg	+ zg	- g
6	Vrije aantallen zonder rund en paard	+ zg	+ zg	+ zg	+ g	+ zg

Berk

Voor Berk is bij alle bosbeheerregimes de omslag naar een scenario zonder hoefdieren of hoefdieren in dichtheden die lager zijn dan de huidige, gunstig. Fluctuerende dichtheden, vrije aantallen met of zonder rund en paard betekenen weinig verschil voor de verjonging van Berk onder de huidige bosbeheerregimes (Tabel 11.3).

Tabel 11.3. Effect van de scenario's op de bedekking van Berk in de struiklaag (1.3 – 8 m) per deelgebied met een specifiek bosbeheerregime ten opzichte van scenario 3, het huidige bos- en hoefdierbeheer. Voor verklaring van de legenda zie Tabel 11.2

Berk						
scenario		deelgebied met bosbeheerregime				
Scen. nr.	Hoefdier beheer	D-G-B-P-	D+G-B-P-	D+G+B-P-	D+G+B+P-	D+G+B+P+
1	Geen hoefdieren aanwezig	+ s	+ zS	+ zS	+ zS	+ zS
2	Minimum dichtheden	+ g	+ m	+ m	+ zS	+ zg
4	Fluctuerende dichtheden	+ zg	+ zg	+ zg	+ zS	+ zg
5	Vrije aantallen met rund en paard	+ zg	+ zg	+ zg	+ zg	+ g
6	Vrije aantallen zonder rund en paard	+ zg	+ g	+ g	-g	+ zg

Eik

In een oogopslag wordt duidelijk dat er voor de verjonging van Eik kansen zijn ten opzichte van het huidige bosbeheer (Tabel 11.4). In het deelgebied waar dunning, groepenkap en bodembewerking plaatsvinden, kan het aandeel Eik in de verjonging worden bevorderd door de aantallen hoefdieren los te laten. Het is betrekkelijk onbelangrijk of in deze situatie de beheerder Eik aanplant of niet. De aanwezigheid van rund en paard en zelfs ree (scenario 6) doet er hier niet erg veel toe. Dit wordt begrijpelijk wanneer we naar de ontwikkeling van hun aantallen kijken (Fig. 11.7 en 11.8). Wel is het effect minder duidelijk bij scenario 6 dan bij scenario 5. Dit wordt veroorzaakt door de substantieel hogere dichtheden aan damherten in scenario 6. Aan het wilde zwijn kan dit niet liggen. De dichtheid daarvan schommelt in beide scenario's naar verwachting op termijn rond het huidige niveau. Per saldo luidt de conclusie dat hoge dichtheden aan edelherten en damherten op termijn gunstig kunnen zijn voor verjonging van Eik. Dit gaat op totdat de dichtheid aan damherten te ver toeneemt. Begrazing door 'herten' in substantieel hogere dichtheden dan nu het geval is, leidt klaarblijkelijk tot betere kiem-, vestigings- en groeiomstandigheden voor Eik. Dit voordeel moet groter zijn dan het nadeel dat Eik voorkeursvoedsel is. De meest voor de hand liggende verklaring is een gunstiger lichtklimaat, ontstaan door de grote graasdruk op de vegetatie waarin Eik kiemt.

Er is nog een andere verklaring maar die kan niet uit het model worden afgeleid. De uitkomst is echter hetzelfde. In scenario 5 en 6 is sprake van een situatie met veel meer edelherten en damherten dan nu het geval is. Het is bekend dat bij toenemende dichtheden de groepsverbanden toenemen en dat die grotere groepen meer de open ruimten gaan opzoeken. De relatief kleine open plekken in het bos, nodig voor de

verjonging van Eik, zullen voor de grotere groepsverbanden van wilde hoefdieren die gaan ontstaan minder aantrekkelijk worden (Groot Bruinderink 2003).

Overigens wordt het ons inziens tijd voor een experiment op grote schaal om dit resultaat te toetsen.

Tabel 11.4 Effect van de scenario's op de bedekking van Eik in de struiklaag (1.3 – 8 m) per deelgebied met een specifiek bosbeheerregime (zie Fig 11.6) ten opzichte van scenario 3, het huidige bos- en hoefdierbeheer. Voor verklaring van de legenda zie Tabel 11.2

Eik						
scenario		deelgebied met bosbeheerregime				
Scen. nr.	Hoefdier beheer	D-G-B-P-	D+G-B-P-	D+G+B-P-	D+G+B+P-	D+G+B+P+
1	Geen hoefdieren aanwezig	+m	+g	+zg	+m	+g
2	Minimum dichtheden	+g	+g	+zg	-zg	+s
4	Fluctuerende dichtheden	-g	-m	-g	-g	+m
5	Vrije aantallen met rund en paard	+zg	-g	+zg	+s	+s
6	Vrije aantallen zonder rund en paard	-zg	-g	-g	+m	+s

Beuk

Over het algemeen is het huidige bosbeheer 'beukvriendelijk' (Tabel 11.5). Veranderingen in dit beheer hebben bijna altijd een negatief effect op de verjonging van Beuk. In het bijzonder voor het deelgebied waar er naast dunning en groepenkap een bodembewerking plaatsvindt, kan een overstap naar een ander scenario sterk negatief uitpakken. Het bijzondere is dat dit ook geldt voor de overstap naar een scenario met minimum dichtheden: er vindt nauwelijks begrazing plaats en toch verjongt Beuk zich slechter.

Tabel 11.5. Effect van de scenario's op de bedekking van Beuk in de struiklaag (1.3 – 8 m) per deelgebied met een specifiek bosbeheerregime (zie Fig xx) ten opzichte van scenario 3, het huidige bos- en hoefdierbeheer. Voor verklaring van de legenda zie Tabel 11.2

Beuk						
scenario		deelgebied met bosbeheerregime				
Scen. nr.	Hoefdier beheer	D-G-B-P-	D+G-B-P-	D+G+B-P-	D+G+B+P-	D+G+B+P+
1	Geen hoefdieren aanwezig	-g	-g	+zg	-m	-m
2	Minimum dichtheden	+zg	+m	+g	-m	-s
4	Fluctuerende dichtheden	-zg	-g	-zg	-m	-m
5	Vrije aantallen met rund en paard	-g	-zg	-zg	-g	-g
6	Vrije aantallen zonder rund en paard	-zg	-g	-g	-m	-s

Fijnspar

Het is duidelijk dat de Fijnspar niet erg zal reageren op fluctuaties in dan wel het geheel loslaten van de hoefdierdichtheid (Tabel 11.6). Rund en paard blijken in die situatie de ontwikkeling van Fijnspar te kunnen remmen. De overstap van het huidige beheer van bos en hoefdieren naar een situatie met minder (scenario 2) of in het geheel geen hoefdieren (scenario 1), kan echter voor alle deelgebieden een positief effect hebben op de verjonging van Fijnspar.

Tabel 11.6 Effect van de scenario's op de bedekking van Fijnspar in de struiklaag (1.3 – 8 m) per deelgebied met een specifiek bosbeheerregime (zie Fig xx) ten opzichte van scenario 3, het huidige bos- en hoefdierbeheer. Voor verklaring van de legenda zie Tabel 11.2

Fijnspar						
scenario		deelgebied met bosbeheerregime				
Scen. nr.	Hoefdier beheer	D-G-B-P-	D+G-B-P-	D+G+B-P-	D+G+B+P-	D+G+B+P+
1	Geen hoefdieren aanwezig	+m	+s	+g	+s	0
2	Minimum dichtheden	+zg	+m	+zg	+zs	+s
4	Fluctuerende dichtheden	-g	-g	-g	+zg	-m
5	Vrije aantallen met rund en paard	-g	-g	-zg	+m	-g
6	Vrije aantallen zonder rund en paard	-zg	+m	+zg	+zs	+zg

Douglas

Op hoofdlijnen wijken de resultaten voor Douglas niet af van die voor Fijnspar. Ook hier een positief effect van de overstap naar minimale dichtheden, weinig baat bij fluctuerende dichtheden of vrije aantallen hoefdieren. En ook hier blijken rund en paard in die laatste situatie de ontwikkeling van Douglas te kunnen remmen. (Tabel 11.7)

Tabel 11.7 Effect van de scenario's op de bedekking van Douglas in de struiklaag (1.3 – 8 m) per deelgebied met een specifiek bosbeheerregime (zie Fig xx) ten opzichte van scenario 3, het huidige bos- en hoefdierbeheer. Voor verklaring van de legenda zie Tabel 11.2

Douglas						
scenario		deelgebied met bosbeheerregime				
Scen. nr.	Hoefdier beheer	D-G-B-P-	D+G-B-P-	D+G+B-P-	D+G+B+P-	D+G+B+P+
1	Geen hoefdieren aanwezig	-zg	+zg	-zg	+m	+m
2	Minimum dichtheden	+g	+g	+g	+s	+zs
4	Fluctuerende dichtheden	-m	-g	-g	-m	-m
5	Vrije aantallen met rund en paard	-g	-zg	-zg	-m	-m
6	Vrije aantallen zonder rund en paard	+g	+g	+g	+s	+zs

Samenvatting resultaten op gebiedsschaal

Het achterwege laten van de huidige vorm van bosbeheer zal naar verwachting een positief effect hebben op de verjonging van Beuk, Douglas en Fijnspar en een negatief effect op de verjonging van Grove den. Dit ongeacht de aanwezigheid van hoefdieren. Bij Berk is de situatie omgekeerd: hier overheerst het negatieve effect van hoefdieren de mogelijke effecten van een veranderend bosbeheer. Dit kan gevolgen hebben de levensduur van heide en voormalige cultuurgronden. Minder hoefdieren is gunstig voor verjonging van Beuk. Per saldo luidt de conclusie voor Eik dat hoge dichtheden aan edelherten en damherten op termijn gunstig kunnen zijn voor de verjonging. Dit gaat op totdat de dichtheid aan damherten te ver toeneemt.

Samenvatting resultaten per deelgebied met een specifiek bosbeheerregime

Wanneer we ons beperken tot de samenvatting van de belangrijkste veranderingen (s: 50 – 75% en zs: 75 – 100%) voor de onderscheiden boomsoorten als gevolg van een gewijzigd hoefdierbeheer, ontstaat onderstaand beeld (Tabel 11.8).

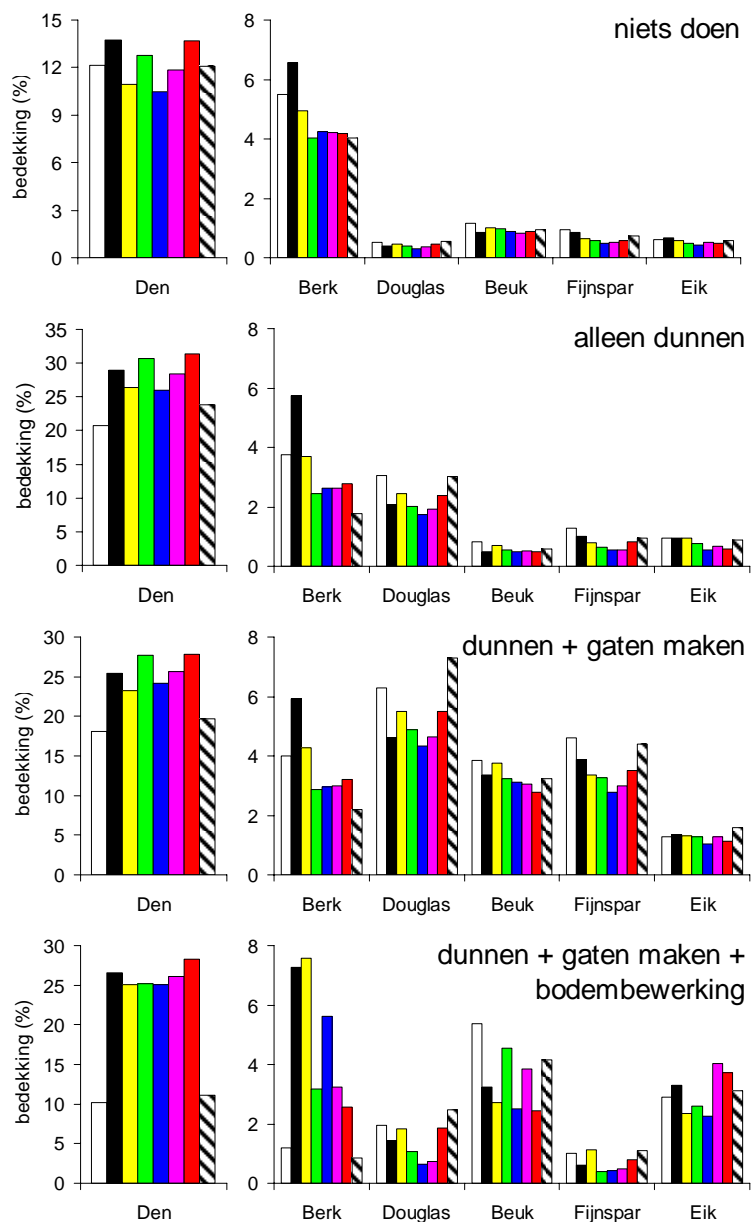
Tabel 11.8 De belangrijkste effecten (50 – 100%) van de scenario's op de bedekking van Grove den (gd), Berk (be), Eik (ei), Beuk (bu), Fijnspar (fs) en Douglas (dg) in de struiklaag (1.3 – 8 m) per deelgebied met een specifiek bosbeheerregim (zie Fig 11.6) ten opzichte van scenario 3, het huidige bos- en hoefdierbeheer. + en -: positief respectievelijk negatief effect op aandeel van de betreffende boomsoort in de verjonging. D: dunnen; G: dunnen + groepenkap; B: bodembewerking; P: inplant van Eik.

scenario		deelgebied met bosbeheerregime				
Scen. nr.	Hoefdier beheer	D-G-B-P-	D+G-B-P-	D+G+B-P-	D+G+B+P-	D+G+B+P+
1	Geen hoefdieren aanwezig	be+	be+; fs+	be+	be+; fs+	be+
2	Minimum dichtheden				be+; dg+	gd+; ei+; fs+; dg+; bu-
4	Fluctuerende dichtheden				be+	
5	Vrije aantallen met rund en paard				ei+	ei+
6	Vrije aantallen zonder rund en paard				fs+; dg+	ei+; dg+; bu-

De regel 'deelgebied met bosbeheerregime' kan worden gelezen als 'locatie' door te kijken naar Figuur 7.4: opnieuw kan iedere beheerder dan zijn eigen situatie herkennen.

Een aantal zaken valt op:

1. Wijziging van het gangbare hoefdierbeheer heeft bij alle beheerregimes een positief effect op het aandeel van alle onderscheiden boomsoorten in de struiklaag behalve Beuk. Zo'n wijziging komt dus de variatie in de struiklaag, uitgedrukt in het aantal boomsoorten, ten goede.
2. De intensiteit van het bosbeheer neemt naar rechts in de tabel toe. De gevolgen van een ander dan het huidige hoefdierbeheer pakken prominenter uit op de deelgebieden waar het meest wordt 'gedaan'.
3. Onder de huidige beheerregimes heeft geen enkele bosbeheerder baat bij het verwijderen van alle hoefdieren. Wel is het gunstiger om over te stappen naar een scenario met minimale dichtheden: lage hoefdierdichtheden bevorderen de variatie in de struiklaag met name bij de bosbeheerregimes met de meeste beheersingrepen.
4. De huidige, meest intensieve bosbeheerregimes (waar de meeste beheeringrepen worden toegepast) zijn daarom het meest gebaat bij invoering van ander hoefdierbeheer: voor de bevordering van Eik door invoering van de scenario's 2, 5 en 6; voor de bevordering van Fijnspar en Douglas door invoering van de scenario's 1, 2 en 6. Het minst gebaat zijn deze bosbeheerregimes bij invoering van scenario 4.



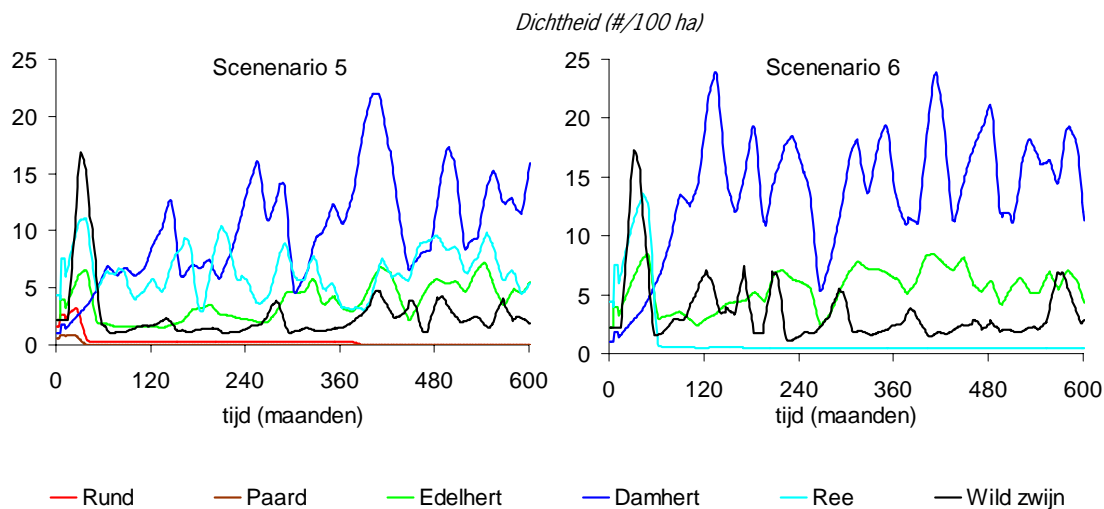
Figuur 11.6. Effect van de scenario's op de bedekking van Berk, Beuk, Grove den, Eik, Douglas en Fijnspar per beheerregime (legenda: Zie volgende pagina)

- Scen. 0: Geen bosbeheer; geen hoefdieren
- Scen. 1: Met bosbeheer; geen hoefdieren
- Scen. 2: Met bosbeheer; minimale hoefdierdichtheden
- Scen. 3: Met bosbeheer; huidige hoefdierdichtheden
- Scen. 4: Met bosbeheer; fluctuerende hoefdierdichtheden
- Scen. 5: Met bosbeheer; dynamische hoefdierdichtheden, met rund en paard
- Scen. 6: Met bosbeheer; dynamische hoefdierdichtheden, zonder rund en paard
- Scen. 7: Geen bosbeheer; dynamische hoefdierdichtheden, met rund en paard

11.4 Verloop van hoefdierdichtheden bij scenario's zonder aantalsregulatie

Figuur 11.7 toont het verloop van de hoefdierdichtheden bij scenario 5: met bosbeheer, zonder regulatie van de aantallen wilde hoefdieren, met rund en paard en scenario 6: geen bosbeheer, eveneens zonder regulatie van de aantallen wilde hoefdieren maar dan zonder rund en paard. Er wordt in deze scenario's een minimumdichtheid van 1 dier per 100 ha opgelegd als er minder dan 2 adulte individuen in het gebied aanwezig zijn. Omdat de jaarlijkse dynamiek van de seizoenen in deze figuren een nogal onrustig en daardoor moeilijker te interpreteren beeld geeft is het voortschrijdende gemiddelde gepresenteerd over de duur van 12 maanden.

In scenario 5 zien we dat de toename van de aantallen wilde hoefdieren maakt dat paard en rund zich niet kunnen handhaven. In scenario 6 zien we dat de afwezigheid van paard en rund met name gevolgen heeft voor de dichtheid van reeën. Het damhert steekt qua dichtheid met kop en schouders boven de andere hoefdiersoorten uit. De dichtheden zijn een factor 3 groter dan die van edelhert en ree. Het wilde zwijn handhaaft zich op een dichtheidsniveau iets onder edelhert en ree. Opvallend zijn bij alle soorten de fluctuaties tussen de jaren.



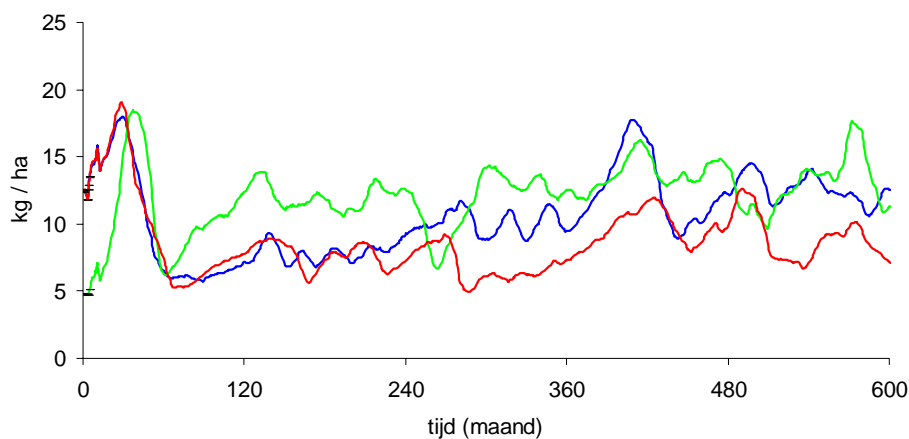
Figuur 11.7. Verloop van dichtheden (aantal per 100 ha) bij scenario 5: zonder aantalsregulatie met rund en paard, en scenario 6: zonder aantalsregulatie zonder rund en paard

De grote schommelingen in de aantallen hoefdieren bij uitblijven van aantalcontrole zijn terug te voeren op schommelingen in het voedselaanbod. Mast en weersomstandigheden spelen hierbij een belangrijke rol. Immers het aanbod aan bulkvoedsel zoals Bochtige smele, Blauwe bosbes en Struikheide is over een periode van 50 jaar redelijk constant. Overigens zijn de schommelingen op zichzelf een belangrijker resultaat dan het exacte niveau waarop ze zich afspelen. De trends zijn het belangrijkste, niet de absolute getallen. Edelhert en damhert, beide intermediaire soorten, bereiken relatief hoge dichtheden ongeacht de aanwezigheid van rund en paard. Rund en paard, meer dan edelhert en damhert aangewezen op de relatief schaarse 'breedbladige grassen', ondervinden kennelijk een sterke voedselconcurrentie van edelhert en damhert. De laatste twee soorten staat bovendien een groter leefgebied en daardoor een groter voedselaanbod ter beschikking.

In scenario 5 zijn de dichtheden van ree beduidend hoger dan in scenario 6 waar deze soort al snel uit beeld verdwijnt. Het achterliggende mechanisme is niet duidelijk maar er zijn twee verklaringen mogelijk. De eerste is dat bosbeheer gunstig is voor reeën. Het ree is een pioniersoort die op open plekken en in bosranden naar verhouding veel goed voedsel vindt. Een tweede mogelijkheid is dat een faciliterend effect uitgaat van begrazing door rund en paard op ree. En tenslotte blijkt in afwezigheid van rund en paard het ree een sterkere voedselconcurrentie te ondervinden van damhert en edelhert. Het wilde zwijn profiteert in eerste instantie van het wegvallen van rund en paard, doordat hij meer toegang heeft tot gebieden met veel breedbladig gras. Het wilde zwijn heeft echter grotendeels zijn eigen dynamiek, gestuurd door het aanbod aan mast dat wisselt tussen de jaren.

Figuur 11.8 geeft het verloop van de totale hoefdierbiomassa weer in het gehele gebied, gesommeerd over alle hoefdiersoorten en over de volwassen en jonge dieren.

De totale hoefdierbiomassa in de situatie zonder bosbeheer (scen. 7) is lager dan wanneer er wel bosbeheer wordt verricht (scen. 5 en 6). In afwezigheid van runderen en paarden is de totale hoefdierbiomassa de eerste helft van de simulatie groter dan in aanwezigheid van rund en paard (vgl. scen. 5 en 6), maar dit verschil wordt later tenietgedaan.



- Scenario 5: met bosbeheer, geen aantalsregulatie met rund en paard
- Scenario 6: met bosbeheer, geen aantalsregulatie zonder rund en paard
- Scenario 7: geen bosbeheer, geen aantalsregulatie met rund en paard

Figuur 11.8. Verloop van de totale hoefdierbiomassa (kg per ha) bij scenario 5: zonder aantalsregulatie met rund en paard, scenario 6: zonder aantalsregulatie zonder rund en paard en scenario 7: zonder bosbeheer, zonder aantalsregulatie en met rund en paard

Zonder bosbeheer blijkt de totale hoefdierbiomassa na een ontwikkeling van 50 jaar ca. 25% lager dan met bosbeheer. De verklaring hiervoor is dat in deze situatie minder voedsel geproduceerd wordt, doordat er in het bos minder licht op de bosbodem beschikbaar is voor de kruidachtigen en grassen. De begrazingsdruk in het bos op de verjonging van houtige soorten is daardoor eveneens minder.

Dat in afwezigheid van runderen en paarden de totale hoefdierbiomassa de eerste helft van de simulatie groter is dan in aanwezigheid van rund en paard, een verschil dat later wordt tenietgedaan, komt door het lagere reproductievermogen van rund en paard ten opzichte van de overige hoefdiersoorten.

12 Discussie

Geert Groot Bruinderink & Koen Kramer

Een deel van de discussie van de gevonden resultaten is direct bij deze resultaten in het voorgaande hoofdstuk gepresenteerd. In dit hoofdstuk wordt stilgestaan bij de algemene inzichten die de scenario's hebben opgeleverd. Daarbij wordt onderscheid gemaakt tussen het effect van het bosbeheer en van het introduceren van wilde hoefdieren. Ook wordt ingegaan op lokale verschillen die daarbij kunnen optreden. Ontwikkelingen van de aantallen hoefdieren en de hoefdierbiomassa onder verschillende scenario's worden besproken. Er wordt stilgestaan bij mogelijke implicaties van de resultaten voor het beheer. Aandachtspunten daarbij zijn de fluctuerende dichtheden, zonering van vraadruk en het maken van open plekken bij groepenkap, schermkap en eindkap. Tenslotte worden suggesties gedaan voor in dit verband nuttige, aanvullende scenario's en wordt ingegaan op de rol van modellen bij het bos- en natuurbeheer.

12.1 Algemene inzichten op grond van de scenario's

12.1.1 Simulatiemodel in relatie tot de bosontwikkeling

De korte doorrekening van 50 jaar die gebruikt is voor het FORSPACE model, heeft te maken met het feit dat er voor het doorrekenen van 8 verschillende scenario's is gekozen. Met minder scenario's kan langer worden doorgerekend per scenario. In relatie tot de bosontwikkeling die, afhankelijk van de gekozen beheerdoelen, kan variëren tussen 100 jaar en 'permanent' in een permanent nagenoeg natuurlijk bossysteem, is 50 jaar een korte periode. De ervaring leert dat in zelfregulerende bossystemen, en bij afwezigheid van calamiteiten zoals storm en bosbrand, er nauwelijks of geen waarneembare veranderingen hoeven te ontstaan in kronendak en/of bodemvegetatie.

In geïntegreerd beheerde bosgebieden, waar de doelstelling voor een belangrijk deel ligt bij de productie van oogstbaar (kwaliteits)hout, is het de mens die de grootste invloed heeft op de boomsoortensamenstelling en de bosontwikkeling. De beheerder bepaalt in hoge mate of en hoeveel het kronendak gelicht wordt, of er gebruikt gemaakt wordt van natuurlijke verjonging of dat er geplant wordt. In veel gevallen wordt ook door de beheerder bepaald welke boomsoorten geplant en/of gehandhaafd blijven bij de dunning tijdens de ontwikkeling van het bos in de verdere omloop.

Het model geeft echter goed inzicht in de mogelijke ontwikkelingen van het bos onder invloed van de al of niet aanwezige hoefdieren maar vooral wat er gebeurt met het bos onder invloed van de door de beheerders aangeleverde beheersscenario's.

Het beheer beïnvloedt de hoeveelheid hoefdieren door het populatiebeheer en via dunning en groepenkap het bos en de bosontwikkeling zodanig, dat de interactie tussen de mens en het bos de meest belangrijkste factor is geworden die invloed heeft op de vegetatie en bosontwikkeling in het algemeen.

Effecten van graasdruk en bosbeheer

Op deze plaats herhalen we dat we voortdurend spreken over veranderingen in de struiklaag. De argumentatie daarvoor wordt gepresenteerd bij de Leeswijzer van het hoofdstuk Resultaten.

Het algemene beeld dat volgt uit de simulaties is, dat het effect van een toenemende graasdruk ongunstig is voor de verjonging van de bij de hoefdieren geliefde Eik, Beuk en Berk, en gunstig voor de minder geprefereerde Grove den, Douglas, en Fijnspar. De algemene indruk bij toenemende intensiteit van het bosbeheer, bestaande uit dunningen, groepenkap, bodembewerking en eventueel inplant van Eik is, dat dit gunstig is voor de lichtsoorten Berk en Grove den, maar ongunstig voor de schaduwsoorten Beuk, Douglas en Fijnspar. Deze laatste ondervinden dan meer concurrentie van de lichtsoorten. Op grond van de simulaties (b)lijkt er echter geen scenario te zijn waarbij één boomsoort volledig de overhand krijgt, dan wel zich in het geheel niet verjongt. Het is niet duidelijk of zich hier de relatief korte simulatieduur van 50 jaar wreekt.

Dat de gevonden effecten gemiddeld genomen vooral in de categorie "geringe verandering" (10-25%) ten opzichte van het huidige beheer vallen, komt omdat er over een groot gebied wordt gemiddeld. Het gaat om het gemiddelde van vaak 10-duizenden gridcellen van 30x30m. Op een lokale schaal van enkele 10-tallen meters kunnen er naburige gridcellen zijn die een tegenovergesteld effect van een scenario laat zien. De gevonden effecten zijn dus schaalafhankelijk. Door te middelen op grote schaal zal de voorspelde algemene trend door het model goed weergegeven worden, waaromheen er veel variatie is in de tijd en in de ruimte. Als het model voor de gehele Veluwe toegepast zou worden, dan zouden de effecten nog kleiner zijn. Echter ook dan kunnen ze lokaal nog zeer betekenisvol zijn.

12.1.2 Effect van uitvoeren van bosbeheer op de vegetatie

Het effect van het uitvoeren van bosbeheer (vgl. scenario's 0 en 7 t.o.v. de overige scenario's) lijkt over het algemeen duidelijker dan het effect van de verschillende vormen van hoefdierbeheer. Dit effect wordt voor een belangrijk deel veroorzaakt door het dunnen en groepenkap in bijvoorbeeld Grove den, waardoor er meer licht op de bosbodem komt en verjonging mogelijk wordt. Daarnaast blijkt bodembewerking zeer bevorderend te zijn voor de ontwikkeling voor bijvoorbeeld Berk en overschaduwde dit het effect van de hoefdieren.

Verder is het uitvoeren van groepenkap een belangrijk beheerinstrument om de verjonging te stimuleren. Uit deze modelstudie blijkt dat de positie ten opzichte van zaadbronnen cruciaal is voor het succes van deze methode. Vindt het plaats in een door Grove den gedomineerde opstand dan zal Grove den nagenoeg volledig voor de verjonging in het ontstane gat zorgdragen. Vindt het op een rijkere locatie plaats en zijn er zaadbronnen van Beuk in de buurt aanwezig, dan zal Beuk de volgende generatie bos zijn. Dit ondanks eventuele inplant en bescherming van Eik. Om Eik in deze situatie in het bos te houden is het dus nodig Eik regelmatig vrij te stellen.

12.1.3 Effect van hoefdieren op de vegetatie

Het effect van het introduceren van hoefdieren onder het huidige bosbeheer (vgl. scen. 2-6 t.o.v. scen. 1), laat zien dat daarmee de opslag van houtige soorten op de grote open gebieden van de Zuidoost Veluwe in belangrijke mate wordt tegengegaan. Het onderzoek maakt duidelijk dat begrazing niet alleen de bedekking maar

ook het aantal houtige soorten in de struiklaag vermindert. Uit onderzoek naar de dieetkeus is bekend dat alle hoefdiersoorten kiemplanten van deze soorten en de zaden van Beuk en Eik hoog op hun voorkeurslijst hebben staan (Groot Bruinderink et al. 1994; Van Wieren et al. 1997). Succesvolle verjonging van Eik in het bos vindt pas plaats wanneer voldoende licht beschikbaar is en er weinig tot geen hoefdieren aanwezig zijn. Soms kan hierbij fysieke bescherming tegen vraat (bijvoorbeeld door beschermende struiken als braam, meidoorn en sleedoorn) een rol spelen. Gelet op de voorkeur van hoefdieren voor Eik is het begrijpelijk dat de huidige bosbeheerregimes waar de meeste beheeringrepen worden toegepast, voor de spontane verjonging van Eik gebaat zijn bij invoering van scenario 2. Een onverwacht resultaat is dat ook de overstap naar scenario 5 en 6 dit resultaat laten zien. Wanneer een hoog aandeel Eik een belangrijk element is van de beheerdoelstellingen voor een gebied is het noodzakelijk om additionele beheersmaatregelen te nemen (zoals bijplanten, afrasteren, zuiveren en vrijstellen). De ervaring leert dat Eik zich op de heide met succes kan verjongen, zonder additionele beheersmaatregelen.

In een situatie waarin geen beheer van hoefdieren plaatsvindt, wordt verjonging van Grove den op de grote open gebieden bevorderd door verwijderen van rund en paard. Rund en paard zijn onder die omstandigheden dus van belang voor de instandhouding van open terreinen. Begrazing kan echter de ontwikkeling van houtige soorten in de struiklaag met een lage bedekking niet voorkomen.

12.1.4 Lokale verschillen en interacties

De omgeving waarin het bosbeheer wordt uitgevoerd en de ruimtelijke samenhang met de deelgebieden die begraasd worden, kunnen leiden tot belangrijke lokale verschillen in de uitkomsten van de scenario's. Tenminste vier factoren spelen daarbij een belangrijke rol:

1. De samenstelling van de boomlaag

Aanwezige zaadbronnen bepalen in hoge mate de uitwerking van een scenario, gegeven het bosbeheer op een bepaalde plaats. Zo leidt groepenkap in een opstand van Grove den haast uitsluitend tot een volgende generatie Grove den. Begrazing versterkt dit proces omdat goed verteerbare loofboomsoorten uit de gaten worden weggevreten. De modeluitkomsten geven verder aan dat aanplant van Eik, in een situatie waar er veel Beuk in de omgeving is en het bodemtype gunstig is voor Beuk, leidt tot een snelle ontwikkeling van een ondergroei van Beuk.

2. Directe ruimtelijke effecten van bosbeheer

Dunningen en groepenkap leiden tot een hogere wildstand en daarmee tot een grotere graasdruk, ook op plaatsen waar geen dunningen worden uitgevoerd of gaten gemaakt zijn. Dit komt doordat naast verjonging van boomsoorten ook kruiden en grassen een hogere productiviteit hebben in deze gaten omdat er meer licht op de bosbodem valt.

3. Interacties tussen hoefdiersoorten

In een eerder onderzoek, uitgevoerd op voormalige cultuurgronden op de Zuidoost Veluwe, werd gevonden dat facilitatie optrad door runderen van edelhert en wild zwijn. Ook werd gesteld dat dit bij hoge dichtheden om kon slaan in competitie (Groot Bruinderink & Lammertsma 2001). De grotere tijd- en gebiedschaal waarover FORSPACE simuleert, levert in dit opzicht nieuwe inzichten op. De simulaties van de aantallen hoefdieren tekenen

een dramatisch beeld voor rund en paard: door competitie met damhert en edelhert verdwijnen ze op termijn uit het systeem. Voordat dat het geval is remmen zij de populatieontwikkeling van damhert en edelhert en beïnvloeden zij daarmee indirect positief de dichtheid aan reeën. De lagere dichtheid van het damhert is immers gunstig voor ree, omdat deze binnen het bos de sterkste concurrentie ondervindt van damhert als gevolg van een grote overlap in menukeus (Prins 1987).

Het is belangrijk om te beseffen dat dit resultaat wordt gevonden voor de situatie waarin de hoefdieren niet worden beheerd en hoge dichtheden kunnen bereiken. In de praktijk worden bijvoorbeeld de aantallen edelherten en wilde zwijnen kunstmatig laag gehouden. De aantallen damherten zijn nog gering in het door runderen en paarden begraasde gebied. En erg veel hangt juist af van de dichtheid van de verschillende hoefdiersoorten.

De analyse van de modelresultaten suggereren dat er sprake zou kunnen zijn van de hieronder beschreven mechanismen. Hierbij is van centraal belang dat de huidige situatie in het studiegebied zodanig is dat edelherten, damherten, wilde zwijnen en reeën overal kunnen komen, zowel binnen als buiten de rasters van rund en paard, terwijl rund en paard begrensd zijn tot een deel van het gebied.

A. Een lage dichtheid van runderen en paarden

Bij een lage dichtheid van runderen en paarden mag daarvan een faciliterend effect worden verwacht op de edelherten, damherten en wilde zwijnen. Bij gelijkblijvende aantallen wilde hoefdieren op de Zuidoost Veluwe, leidt dit tot gemiddeld lagere dichtheden aan wilde hoefdieren buiten het runder- en paardenraster. Daar wordt de situatie relatief gunstig voor reeën, maar omdat reeën territoriaal zijn zal dit effect naar verwachting beperkt zijn.

B. Stijgende dichtheden van runderen en paarden

Bij een toenemende dichtheid van runderen en paarden neemt de competitie met damhert, edelhert, wild zwijn en ree toe. Nogmaals bij gelijkblijvende aantallen wilde hoefdieren zullen deze laatste in toenemende mate hun voedsel zoeken buiten het runder- en paardenraster. Met name het ree zal hier de negatieve gevolgen van ondervinden. Dit mechanisme is bijvoorbeeld bevestigd in de Oostvaardersplassen.

C. Stijgende dichtheden van wilde hoefdieren

Naar verwachting zullen de aantallen damherten in het gebied gaan toenemen. Zonder aantalscontrole voorspelt het model dat zeer hoge dichtheden van damherten worden bereikt. Dit wordt bijvoorbeeld bevestigd in de Amsterdamse Waterleidingduinen. De druk van de wilde hoefdieren op de voedselbronnen van rund en paard neemt dan sterk toe.

D. Stijgende dichtheden van alle hoefdiersoorten

Worden de dichtheden van alle hoefdiersoorten losgelaten dan komt het modelresultaat in beeld. Rund, paard en ree zouden uit het systeem kunnen verdwijnen. Co-existentie van alle hoefdiersoorten lijkt niet mogelijk in deze ruimtelijke configuratie van toegestane en niet-toegestane begrazing van deelgebieden.

Conclusies

Bij gelijkblijvende aantallen wilde hoefdieren bepaalt de dichtheid aan rund en paard de druk op het gebied buiten het runder- en paardenraster. Bij toenemende aantallen damherten en edelherten zullen rund, paard en ree de

negatieve gevolgen eveneens in toenemende mate ondervinden. Waar het omslagpunt tussen facilitatie en competitie ligt is niet bekend.

4. Interacties tussen plantensoorten

De verteerbare energie-inhoud van de bodemvegetatie waarin een boomsoort kiemt en zich vestigt, bepaalt de graasdruk die de soort ondergaat. In een vegetatie waarin goed verteerbare soorten overheersen, ondervindt een jong boompje een grotere graasdruk dan in een 'slecht verteerbare vegetatie'. Ook een individu van een slecht verteerbare soort wordt, op grond van de modelaannamen, begraasd als er in de cel waarin deze voorkomt goed verteerbare soorten voorkomen. Dit mechanisme speelt bijvoorbeeld bij Fijnspar en Douglas die nagenoeg dezelfde verteerbaarheid hebben voor de verschillende hoefdiersoorten, maar verschillend reageren op de een toenemende graasdruk.

Er zijn aanvullende waarnemingen nodig om vast te stellen of bovengenoemde mechanismen en interacties ook in het veld aantoonbaar zijn. Wel vormen de resultaten uit deze studie een substantiële aanvulling op het resultaat van het eerder geciteerde 'bosbegrazingsonderzoek' (Jorritsma et al. 1997; Van Wieren et al. 1997). Bij de toepassing van FORGRA ontbrak immers de ruimtelijke component en mogelijke interacties tussen de hoefdieren en hoefdiersoorten. Bovendien was er geen terugkoppeling van de vegetatie (voedselaanbod) naar de dichtheid aan hoefdieren (er werd gewerkt met opgelegde dichtheden). Wat beide onderzoeken gemeen hebben is de gevoeligheid van Eik voor begrazing. De winst van voorliggend onderzoek is dat het belang van de ruimtelijke context duidelijker is geworden: het maakt nogal wat uit waar die Eik staat en welk beheerregime voor die plek, maar ook de omgeving, toegepast wordt.

12.1.5 Implicaties voor het beheer

Hoefdierdichtheden

Het gebruik van rasters om het aandeel Eik in de verjonging te stimuleren, is een dure oplossing. Lagere dichtheden aan hoefdieren is goedkoper. In de voorafgaande paragraaf werd ingegaan op effecten van interacties tussen de soorten op hun dichtheden. Een lage dichtheid aan rund en paard kan in dit opzicht buiten hun raster enig soelaas bieden. Het loslaten van de dichtheden van alle hoefdiersoorten is op termijn gunstig voor de verjonging van Eik. Het is voorstelbaar dat de beheerders van Twickel en Middachten dit risico niet willen lopen, te meer daar een duidelijke verklaring ontbreekt.

Fluctuaties in de aantallen hoefdieren zouden hier wellicht soelaas kunnen bieden. De dalwaarden van de dichtheden moeten dan zo laag zijn en de dalperiode zo lang, dat 'gewenste' soorten als Eik boven de vraatlijn kunnen uitgroeien. De verwachting luidt dat in een dalperiode een type bos tot ontwikkeling kan komen van een gevarieerder soortensamenstelling, in het bijzonder wat betreft de loofboom component, dan het type bos dat ontstaat in de aanwezigheid van wilde hoefdieren (Groot Bruinderink et al. 1998; Kuiters & Slim 2000). Rekolonisatie van dit nieuwe bos door hoefdieren na de dalperiode kan dit effect natuurlijk weer deels tenietdoen (Smit et al. 1998). De resultaten van deze modelstudie wijzen erop dat een scenario met aantalfunctuaties meer verjongingskansen biedt voor Berk, Douglas en Grove den. Aanvullend veld- en modelonderzoek zal moeten aangeven welke dalwaarden van dichtheden van wilde hoefdieren moeten worden aangehouden en waar, hoe lang en hoe dit moet worden gerealiseerd.

Dit laatste geldt ook voor eventuele andere mogelijkheden om de vraatdruk te beheersen. De optie om gedurende een aantal jaren delen van de Veluwe vrij van alle hoefdieren te maken stuit op een aantal praktische en ethische bezwaren. Uit voorliggende studie blijkt dat dunningen en groepenkap tot een hogere wildstand en daarmee tot een grotere graasdruk kunnen leiden. Dit laatste kan dan ook gelden voor de plaatsen waar deze beheersingrepen niet worden toegepast. De groei van de populaties wordt hier veroorzaakt door een toename van de hoeveelheid en de kwaliteit van het voedsel als gevolg van de toegenomen straling op de (open) bosbodem (Groot Bruinderink 2003). Bij een eventuele zonering van de vraatdruk over grote delen van de Veluwe is dan ook van belang of als uitgangspunt wordt gehanteerd dat de aantallen hoefdieren gelijk blijven.

Het huidige beheerregime en veranderingen in het beheer van hoefdieren

Het onderzoek toont aan dat de gevolgen van een ander hoefdierbeheer dan het huidige niet voor iedere beheerder dezelfde zullen zijn. Vooral de beheerders die met het oog op hun productiedoelstelling intensief beheren, zullen de gevolgen ondervinden. Die zijn negatief voor bedrijven die afhankelijk zijn van de exploitatie van Beuk. Continuering van het huidige beheer luidt dan het devies.

Wanneer die afhankelijkheid van Beuk er niet is, ontstaan er mogelijkheden. Immers voor de andere onderzochte boomsoorten geldt dat het aantal en aandeel in de struiklaag bij gewijzigd hoefdierbeheer toeneemt. Het aandeel Grove den, Eik, Fijnspar en Douglas bijvoorbeeld kan worden gestimuleerd door over te stappen op een beheer met minimale dichtheden aan hoefdieren. Voor Fijnspar en Douglas geldt dit ook bij een beheer met vrije aantallen wilde hoefdieren in afwezigheid van rund en paard.

Opvallend is het effect van de aanwezigheid van rund en paard in de situatie waarbij de wilde hoefdieren niet langer worden beheerd. Hun aanwezigheid kan een positief effect hebben op het aandeel Eik in de struiklaag. Het mechanisme dat hier wellicht een rol speelt (schaal!), is hierboven besproken.

12.2 Aanvullende scenario's

In deze studie kon slechts een beperkt aantal scenario's worden doorgerekend en geanalyseerd. Zoals eerder aangegeven, zou het nuttig zijn deze uit te breiden met de volgende scenario's:

1. Fluctuerende hoefdierdichtheden
Dit scenario kan worden uitgesplitst in een breder scala van scenario's met lagere dichtheden gedurende een dalperiode en een kortere of langere duur daarvan, zodat de ondergrens bepaald kan worden waarbij er nog wel ruim voldoende verjonging optreedt (vanuit het oogpunt van houtteelt)
2. Zonering
Het laag of hoog houden van de begrazingsdruk in deelgebieden. Dit is in de onderliggende studie niet geanalyseerd, maar het model biedt wel mogelijkheden dit te doen. In het concept FBE plan is dit overigens het handvat voor de komende periode van 5 jaar.
3. Bosbeheer
Het bosbeheerregime in het gehele gebied op een zelfde manier uitvoeren, daarbij de hoefdierscenario's variëren en dit herhalen bij verschillende bosbeheerregimes. Hierdoor is de interactie tussen bosbeheerregime en hoefdier beheer beter te analyseren.

4. Scenario's herhalen
Als dezelfde scenario's meerdere malen herhaald worden is er een schatting te maken van de variatie in uitkomsten door toevalsprocessen in het model, bv. in het weer (temperatuur en licht), in dispersie en in sterfte. Dit biedt dan de mogelijkheid om te toetsen of de gevonden verschillen statistisch significant zijn.
5. Uitwerking van weersextremen en landschapsvormende processen
Uitzonderlijke omstandigheden (extreem droge of natte periodes, storm, brand) leggen mogelijk een groter stempel op de ontwikkelingen in een gebied dan jaargemiddelden. Klimaatmodellen voorspellen voor de naaste toekomst een frequenter optreden van weersextremen. Is de impact van extreme weercondities en landschapsvormende processen als storm en brand op de dynamiek van het boslandschap niet vele malen groter dan van hoefdieren?

In deze studie is niet getoetst of de getoonde verschillen in bedekking in de struiklaag van de verschillende boomsoorten statistisch significant zijn. De hierboven onder punt 4 genoemde procedure is noodzakelijk om een goede schatting te kunnen maken van de variatie in uitkomsten. Met een simulatieduur van bijna 3 dagen per scenario was dat niet doenlijk. Omdat FORSPACE een vereenvoudigde weergave is van de werkelijkheid en veel toevallige factoren die in werkelijkheid het effect van een bepaald beheer vertroebelen niet in het model meegenomen zijn, zijn de gesimuleerde effecten zeer waarschijnlijk wel betekenisvol. Wij hebben er vertrouwen in dat trends en verschillen tussen de uitkomsten van de scenario's representatief zijn voor wat er in werkelijkheid plaats vindt, omdat het model de belangrijkste processen die bosontwikkeling bepalen goed beschrijft. Mits genoemde scenario's en bosbeheer inderdaad de komende 50 jaar toegepast zouden worden en er geen andere ingrijpende gebeurtenissen plaatsvinden!

Er is in deze studie niet gevarieerd met de grootte van de groepenkap. De gatgrootte van 30x30m bleek voldoende voor de verjonging van lichtboomsoorten. Middels detailstudies, niet voor de hele Zuidoost Veluwe, kan nader onderzocht worden bij welke gatgrootte met name schaduwtolerante soorten als Beuk, Fijnspar en Douglas kunnen verjongen.

12.3 Beperkingen van FORSPACE

FORSPACE is een ruimtelijk model dat de interacties tussen vegetatie en hoefdieren dynamisch beschrijft. De uitdaging voor een modellenbouwer is de complexe werkelijkheid te versimpelen tot de belangrijkste sleutelprocessen en deze zo goed mogelijk te beschrijven in een aantal mathematische formules. Een model biedt in principe de mogelijkheid de interactie tussen herbivoren en de vegetatie dynamisch te beschrijven, waarbij allerlei terugkoppelingen optreden.

De werkelijkheid is echter complexer dan het model. Zo stuurt in FORSPACE enkel het voedselaanbod en niet sociale interacties, recreatiedruk of ziektes. Epidemieën en andere catastrofes, bijvoorbeeld langdurige vorst, sneeuw en ijs, zijn in te bouwen in het model, maar het probleemoplossend vermogen neemt dan snel af en het aantal scenario's neemt explosief toe. De kwaliteit van de verjonging wordt niet meegenomen, net zo min als de genetische component, terwijl die voor de bosbouw zeer belangrijk zijn. Ook ontbreekt de vertaling van de onderzochte bosverjonging in houtopbrengst en – kwaliteit bij de oogst. Over de effecten op de overige, niet-hoefdier-fauna is weinig bekend en dit aspect is buiten het model gehouden. Vanuit het beheer staat een doelstelling voorop, terwijl het model andersom werkt. FORSPACE rekent 'progressief' en rekent niet uit wat je

moet doen om van de uitgangssituatie naar de gewenste situatie te komen. Het model werkt met bosbeheerregimes, waarbij de ingrepen vastliggen in de tijd.

12.4 Validatie

Voortdurend moet men voor ogen houden dat de centrale vraag van dit onderzoek gaat over de invloed van hoefdieren op spontane verjonging. Inplant van Eik (veren) en lanen zitten wel in het model. De nauwkeurigheid van de uitkomsten van de simulaties hangt in hoge mate af van de juistheid van de gebruikte gegevens bij initialisatie en parametrisatie. We zijn ons bewust van deze beperkingen en willen op deze plaats nog eens beklemtonen dat de uitkomsten niet moeten worden geïnterpreteerd als harde cijfers. Veel meer moeten ze worden gezien als trends, richtingen waarin het bosesysteem Zuidoost Veluwe zich kan ontwikkelen. Niettemin kan o.i. door het vergelijken van deze trends inzicht ontstaan in de effecten van bepaalde vormen van beheer van zowel bos als hoefdieren.

Een moeilijkheid is dat het niet eenvoudig is om de uitkomsten te toetsen aan de praktijk, aangezien de modeluitkomsten betrekking hebben op een termijn van enkele tientallen jaren. Van groot belang is daarom het verzamelen van lange waarnemingsreeksen om te bezien of de waargenomen ontwikkelingen in aantallen hoefdieren en bossuccessie sporen met de voorspellingen van het model. Een integrale modeltoets op landschapschaal blijft echter onmogelijk.

13 Dankwoord

Dit project werd uitgevoerd dankzij subsidies van Vereniging Natuurmonumenten, Stichting Twickel, Landgoed Middachten, Bosgroep Midden Nederland en Stichting Het Geldersch Landschap. Vanuit het ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Voedselkwaliteit werd deze studie ondersteund door de DWK-programma's 382 en 381.

Een bijzonder woord van dank gaat uit naar de beheerders van genoemde bos- en natuurgebieden, waarvan sommigen zitting hadden in het projectteam. Zij boden de juiste ambiance en faciliteiten voor vruchtbare vergaderingen van het projectteam. Daarnaast was hun inhoudelijke inbreng onmisbaar. Hoewel zij hun werk liever in de anonimiteit willen doen, moeten vermeld worden:

Walter de Wit en André ten Hoedt van Vereniging Natuurmonumenten, Age Fennema en Henri Kleyer, respectievelijk rentmeester en bosbaas van Landgoed Middachten, Hans Gierveld en Ron Blom, respectievelijk rentmeester en bosbeheerder van Stichting Twickel (Hof te Dieren), Jaap Rouwenhorst, medewerker bij het Staatsbosbeheer, Gerard Van Griensven, opzichter Oost Veluwe van Stichting Het Geldersch Landschap en Gerrit Jan Spek van Spek-Faunaadvies. De kwaliteit van het werk werd behalve door de onderzoekers en beheerders bewaakt door een begeleidingscommissie. Naast genoemde beheerders hadden zitting in deze commissie: Jan Eising, Johan Cronau en Bea Claessens van de provincie Gelderland en Gerrit Jan Spek van de Vereniging Wildbeheer Veluwe.

De positief kritische instelling van deze commissie is de kwaliteit van het project en de rapportage zeer ten goede gekomen.

Tenslotte gaat onze dank uit naar Jan Huttinga die belangeloos zijn dia's ten beschikking stelde.



Literatuur

- Bainbridge, R., Evbans G.C. & O. Rackham 1966. Light as an ecological factor. Blackwell, Oxford.
- Bakker, E.S. 2003. Herbivores as mediators of their environment. The impact of large and small species on vegetation dynamics. Ph.D. Thesis, Wageningen University, Wageningen.
- Bakker, M. 1980. Enkele waarnemingen aan zaadverspreiding en kiemingskans bij *Betula pubescens* Ehrh. Stichting Noordhollandsch Landschap [etc.], Amsterdam. 20 p.
- Bannink, J.F., H.N. Leys, et al. (1973). Vegetatie, groeiplaats en boniteit in Nederelandse naaldbossen. Verslagen van landbouwkundige onderzoeken. Wageningen: 183 pp.
- Bastide, J.G.A.I. & C.L.H. van Vredenburg 1970. Influence of weather conditions on the seed production of some forest trees in the Netherlands. [s.n.], Wageningen. 12 p.
- Bijlsma, R.J., H. van Blitterswijk, A.P.P.M. Clerx, J.J. de Jong, M.N. van Wijk & L.J. van Os 2001. Bospaden voor bosplanten. Bospaden en –wegen als transportroute, vestigingsmilieu, refugium en uitvalsbasis voor bosplanten. Alterra-rapport 193.
- Bokdam, J. 2003. Nature conservation and grazing management. Free-ranging cattle as driving force for cyclic vegetation succession. Ph.D. Thesis. Wageningen University, Wageningen.
- Bossema, I. 1979. Jays and oaks: an eco-ethological study of symbiosis. Brill, Leiden. 117 p.
- Bouman, F. 2000. Verspreiding van zaden. KNNV Uitgeverij, Utrecht. 240 p; p.
- Broekmeyer, M.E.A., W. Vos & H. Koop 1993. European Forest Reserves. Proceedings of the European Forest Reserves Workshop, 6-8 May 1992, Wageningen, The Netherlands. Pudoc Scientific Publishers, Wageningen, 306pp.
- Bugmann, H. & P.J. Weisberg 2003. Forest-Ungulate Interactions: Monitoring, Modeling and Management. Journal of Nature Conservation (special issue).
- Burg, J. v. d. (1995). De groei van Berk in Nederland. Wageningen, IBN-DLO: 37 pp.
- De Boer, W.F. & H.H.T. Prins 1990. Large herbivores that strive mightily but eat & drink as friends. *Oecologia*, 82, 264-74.
- De Jong, J.J., M.N. van Wijk & C.A. van de Berg 2001. 5 jaar voorbeeldbedrijven geïntegreerd bosbeheer in Gelderland. Alterra-rapport 338.
- Deursen, W.P.A. Van (1995). Geographical Information Systems and Dynamic Models: development and application of a prototype spatial modelling language. Doctor's dissertation, Utrecht University, NGS 190.
- Dodds, W.K. 1997. Interspecific interactions: constructing a general neutral model for interaction type. *Oikos* 78: 377-383.
- Edwards, G.P., D.B. Croft & T.J. Dawson. 1996. Competition between red kangaroo (*Macropus rufus*) & sheep (*Ovis aries*) in the arid rangelands of Australia. *Austr. J. Ecol.* 21: 165-172.
- Eindeloze Veluwe Deel 1 en 2 1999; 2000. Visie op de toekomst van de Zuidelijke en Noordelijke Veluwe. Vereniging Natuurmonumenten, 's-Graveland.
- Estrada, A. & T.H. Fleming 1986. Frugivores and seed dispersal. Junk, Dordrecht [etc.]. 392 p.
- Fanta, J. 1986. Primary forest succession on blown-out areas in the Dutch drift sands. In: J. Fanta (ed.), Forest dynamics research in Western and Central Europe. Pudoc, Wageningen. 236 p.

- Fenner, M. 1985. Seed ecology. Chapman and Hall, London [etc.]. 151 p.
- Fenner, M. 1992. Seeds: the ecology of regeneration in plant communities. C.A.B. International, Wallingford. 373 p.
- Fleming, T.H. & A. Estrada 1993. Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects. Kluwer, Dordrecht [etc.]. 392 p.
- Gordon, I.J. & A.W. Illius 1989. Resource partitioning by ungulates on the isle of Rhum. *Oecologia* 79: 383-389.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A. & D.R. Lammertsma 2001. Terreingebruik en gedrag van runderen, paarden, edelherten, reeën en wilde zwijnen in he Nationaal Park Veluwezoom van de Vereniging Natuurmonumenten. Alterra-rapport 343.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A. & E. Hazebroek 1996. Wild boar (*Sus scrofa scrofa* L.) rooting and forest regeneration on podzolic soils in the Netherlands. *Forest Ecology and Management* 88: 71-80.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A. 2003. Hoefdieren op de Veluwe. *Landschap* 20(4):217-223.
- Groot Kuiters, G.W.T.A., A.T. Kuiters & D.R. Lammertsma 1998. Geïntegreerd bosbeheer en grofwild. *Ned. Bosbouw tijdschrift* 70: 50-58.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A., Baveco, J.M., Kramer, K., Kuiters, A.T., Lammertsma, D.R., Wijdeven, S., Cornelissen, P., Vulink, J.Th., Prins, H.H.T., Wieren, S.E. van, Roder, F. de, Wigels, W. 1999. Dynamische interacties tussen hoefdieren en vegetatie in de Oostvaardersplassen. IBN-DLO, Wageningen, The Netherlands, p. 132.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A., D.R. Lammertsma & A.T. Kuiters 2000. Interacties tussen runderen, edelherten en wilde zwijnen op de Zuidoost Veluwe. Alterra-rapport 150.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A., D.R. Lammertsma & E. Hazebroek 2000. Effects of cessation of supplemental feeding on mineral status of red deer *Cervus elaphus* and wild boar *Sus scrofa* in the Netherlands. *Acta Theriologica* 45(1): 71-85.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A., Hazebroek, E. & H. Van der Voet 1994. Diet and condition of wild boar, *Sus scrofa scrofa*, without supplementary feeding. *J. Zool., Lond.* 233: 631-648.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A., J.M. Baveco, K. Kramer, D.R. Lammertsma, A.T. Kuiters, S.J. Wijdeven, H.H.T. Prins, S.E. van Wieren. P. Cornelissen, J.Th. Vulink, F. de Roder & V. Wigbels 2000a. Modellen voor het beheer van hoefdierpopulaties in natuurterreinen. *Vakblad Natuurbeheer* 5: 71 – 73.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A., S.E. van Wieren, E. Hazebroek, M.H. den Boer, F.I.M. Maaskamp, W. Lamers, P.A. Slim & C.B. de Jong 1997. De ecologie van hoefdieren. In: Wieren, S.E. van, G.W.T.A. Groot Bruinderink, I.T.M. Jorritsma & A.T. Kuiters 1997 (red.). *Hoefdieren in bossen*. Backhuys Publishers, Leiden. pp. 31-70.
- Gwyne, M.D. & R.H.V. Bell 1968. Selection of vegetation components by grazing ungulates in the Serengeti National Park. *Nature* 220: 390-393.
- Haaf ten, J. van 1968. Das Rehwild in verschiedenen Standorten der Niederlande und Slowenien. Mit besondere Berücksichtigung der Standortsabhängigkeit. Centrum voor landbouwpublicaties en landbouwdocumentatie, Wageningen.
- Hees, A.F.M. van 1984. De vegetatieontwikkeling in gelichte Beukenopstanden na oppervlakkige bodembewerking en bekalking. *Ned. Bosbouw tijdschrift* 56: 154-158.
- Hees, A.F.M. van, A.T. Kuiters, & P.A. Slim. 1996. Growth and development of silver birch, pedunculate oak and beech as affected by deer browsing. *Forest Ecology and Management* 88: 55-63.
- Hester, A.J., C.H. Gimingham & J. Miles 1991. Succession from Heather Moorland to Birch Woodland .3. Seed Availability, Germination and Early Growth. *Journal of Ecology*. 79:329-344.

- Hofmann, R.R. 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia* 78: 443-457.
- Jagt, J.L. van der , J.M. Paasman, L.A.S. Klingen, M.R. Houtzagers & C.J.F. Konings, 2000. Geïntegreerd bosbeheer. Praktijk, voorbeelden en achtergronden. Rapport nr. 50, Expertisecentrum LNV, Wageningen.
- Jans, L. 1993. Inventarisatie van de natuurlijke verjonging van de dominante boomsoorten in het bosgebied van het nationale park 'De Hoge Veluwe'. IBN-rapport 018. DLO-Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen. 61 p.
- Jansen, J.J., Sevenster J., & Faber P.J. 1996. Opbrengsttabellen voor belangrijke boomsoorten in Nederland. Landbouwwuniversiteit & IBN-DLO, Wageningen, The Netherlands.
- Jansen, P.A. 2003. Scatterhoarding and tree regeneration: ecology of nut dispersal in a Neotropical rainforest. s.n], [S.l. 164 p; p.
- Jedrzejewska, B., W. Jedrzejewski, A.N. Bunevich, L. Milkowski & Z.A. Krasinski, 1996. Ungulates in Bialowieza primeval forest (Poland & Belarus)-200 years of population dynamics. Springer Verlag.
- Jorritsma, I.T.M., A.F.M. van Hees & G.M.J. Mohren 1999. Forest development in relation to ungulate grazing: A modeling approach. *Forest Ecology and Management*. July 12, 1999;. 120:23-34.
- Jorritsma, I.T.M., G.M.J. Mohren, A.F.M. van Hees & G. Seigers 1997. Bosontwikkeling onder invloed van hoefdieren: scenario-analyses. In: Wieren, S.E. van, G.W.T.A. Groot Bruinderink, I.T.M. Jorritsma & A.T. Kuiters 1997 (red.). *Hoefdieren in bossen*. Backhuys Publishers, Leiden. pp.165-191.
- Karlsson, M. 2001. Natural regeneration of broadleaved tree species in Southern Sweden : effects of silvicultural treatments and seed dispersal from surrounding stands. Swedish University of Agricultural Sciences, Alnarp. [135] p; p.
- Karssenberg, D. (2002). Building dynamic spatial environmental models. Doctor's dissertation, Utrecht University.
- Kemmers, R., R. de Waal, B. van Delft & P. Mekink 2002. Ecologische typering van bodems. *Landschap* 19: 89-103.
- Klinka, K. R.N. Green, R.L. Towbridge & L.E. Lowe 1981. Taxonomic classification of humus forms in ecosystems of British Columbia. First approximation. Land management Report 8, Vancouver. 54 pp.
- Kobe, R.K., S.W. Pacala, J.A. Silander, Jr. & C.D. Canham 1995. Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. *Ecological Applications*. 5:517-532.
- Kramer, K., H. Baveco, R.J. Bijlsma, A.P.P.M. Clerkx, J. Dam, T.A. Groen, G.W.T.A. Groot Bruinderink, I.T.M. Jorritsma, J. Kalkhoven, A.T. Kuiters, D. Lammertsma, H.H.T. Prins, M. Sanders, R. Wegman, S.E. van Wieren, S. Wijdeven & R. van der Wijngaart 2001. Landscape forming processes and diversity of forested landscapes – description and application of te model FORSPACE. Alterra-report 216.
- Kramer, K., T.A. Groen & S.E. van Wieren 2003. The interacting effects of ungulates and fire on forest dynamics: an analysis using the model FORSPACE. *Forest Ecology and Management*. 181:205-222.
- Kuiters A.T. & P.A. Slim. 2003. Tree colonisation of abandoned arable land after 27 years of horse grazing: the role of bramble as a facilitator of oak wood regeneration. *Forest Ecology and Management* 181: 239-251.
- Kuiters, A.T. & P.A. Slim 2000. Bosverjonging onder invloed van wilde hoefdieren in het Staatsdomein bij Het Loo. Alterra-rapport 165.
- Kuiters, A.T. & Slim, P.A. 2002. Regeneration of mixed deciduous forest in a Dutch forest-heathland, following a reduction of ungulate densities. *Biological Conservation* 105, 65-74.

- Kuiters, A.T., G.M.J. Mohren, & S.E. van Wieren 1996. Ungulates in Temperate Forest Ecosystems. *Forest Ecology and Management* 88: 1-214 (special issue)
- LB&P Ecologisch advies BV en Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO) 1997. Ecologische Verkenning Veluwe. Onderzoeksrapport, bijlagenbundel en kaartenmap. Rapport 50242 LB&P, Arnhem.
- Leijssen, J.P.A. van 2002. Begrazing in het NP Veluwezoom. Afstudeerrapport Hogeschool INHOLLAND, Delft.
- Loach 1970. Shade tolerance in tree seedlings. *New Phytologist*:273-286.
- Loft, E.R., J.W. Menke & J.G. Kie 1991. Habitat shifts by mule deer: the influence of cattle grazing. *J. Wildl. Manage.* 55: 16-26.
- Lyr, H.G., G. Hoffman & W. Engel 1965. Über den Einfluss unterschiedlicher Beschattung auf die Stoffproduktion von Jungpflanzen einiger Waldbäume. *Flora (Jena)*:305-330.
- Mitscherlich, G., E. Künstle & W. Lang 1967. Ein Beitrag zur Frage der Belichtungsstärke im Bestande. *Allgemeine Forst und Jagdzeitung.* 138:213-223.
- Murray, D.R. 1986. Seed dispersal. Academic Press, Sydney [etc.]. 322 p.
- Nabuurs, G.J. 1996. Quantification of herb layer dynamics under tree canopy. *Forest Ecology and Management.* 88:143-148.
- Olf, H, F.W.M. Vera, J. Bokdam, E.S. Bakker, J.M. Gleichman, K. de Maeyer & R. Smit 1999. Shifting mosaics in grazed woodlands driven by the alternation of plant facilitation and competition. *Plant Biol.* 1: 127-137.
- Olsthoorn, A.F.M. & A. Oosterbaan 1998. Trends in het bosbeheer. *Nederlands Bosbouw Tijdschrift* 70(1): 26-31.
- Owen-Smith, R.N. 1988. Megaherbivores: the influence of very large body size on ecology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Pacala, S.W., C.D. Canham, J.A. Silander, Jr. & R.K. Kobe 1994. Sapling growth as a function of resources in a north temperate forest. *Canadian Journal of Forest Research.* 24:2172-2183.
- Prins, H.H.T. 1996. Ecology and behaviour of the African buffalo.: social inequality and decision making. Chapman & Hall, London.
- Prins, H.H.T. 1998. Competition between wildlife and livestock in Africa. In: H.H.T. Prins & J.G. Grootenhuis (eds): Costs and benefits of wildlife utilisation. Kluwer Academic, Boston.
- Prins, R.A. 1987. Damhert. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Arnhem. 37 pp.
- Provincie Gelderland 2000. Veluwe 2010, een kwaliteitsimpuls! Provincie Gelderland, Arnhem.
- Provincie Gelderland 2002. Nota Flora en Faunabeleid. Provincie Gelderland, Arnhem.
- Putman, R.J. 1996. Competition & resource partitioning in temperate ungulate assemblies. Chapman & Hall, London.
- Putman, R.J. 1996. Ungulates in temperate forest ecosystems: perspectives and recommendations for future research. *Forest Ecology and Management* 88: 205-214.
- Rebollo, S., L. Robles & A. Gomez-Sal 1993. The influence of livestock management on land use competition between domestic and wild ungulates: sheep & chamois *Rupicapra pyrenaica parva* Cabrera in the Cantabrian Range. *Pirineos* 141-142: 47-62.
- Röhrig, E. 1967. Wachstum junger Laubholzpflanzen bei unterschiedlichen Lichtverhältnissen. *Allgemeine Forst und Jagdzeitung.* 138:224-239.
- Salter, R.E. & R.J. Hudson 1980. Range relationships of feral horses with wild ungulates and cattle in western Alberta. *Journal of Rangeland Management* 33: 266-271.
- Schopmeyer, C.S. 1974. Seeds of woody plants in the United States. Usda, Washington. 883 p.
- Schutz, P.R. & G.van Tol 1990. Aanleg en beheer van bos en beplantingen. Pudoc, Wageningen. 504p.

- Shaw, M.W. 1974. The reproductive characteristics of oak. In: M.G. Morris & F.H. Perring (eds.), *The British Oak*. Claxsey, Berkshire, 162-181.
- Siegl, T. & A.V. Schoenborn 1990. Fruktifikatie der Fichte (*Picea abies* (L.) Karsten) : eine Interpretation des Fruktifikationsgeschehens anhand des geernteten Saatgutes aus dem Einzugsgebiet der Bayerischen Staatlichen Samenklänge Laufen von 1957 bis 1988 und der Meldungen zu Bluetenansatz und Zapfenbehang von 1954 bis 1988. Ludwig-Maximilians-Universität, München. 50 p.
- Sinclair, A.R.E. & M. Norton-Griffith 1982. Does competition or facilitation regulate migrant ungulate populations in the Serengeti? A test of hypothesis. *Oecologia* 53: 364-369.
- Smit, R. 2002. The secret life of woody species. A study on woody species establishment, interactions with herbivores and vegetation succession. Ph.D. Thesis, Wageningen University, Wageningen.
- Smit, R., J. Bokdam & M.F. Wallis de Vries 1998. Grote herbivoren & vegetatie in het Nationale Park De Hoge Veluwe. Effecten van rasterverwijdering. Departement Omgevingswetenschappen, Leerstoelgroep Natuurbeheer & Plantenecologie, Landbouwniversiteit Wageningen.
- Stortelder, A.H.F., J.H.J. Schaminée & P.W.F.M. Hommel 1999. De vegetatie van Nederland 5. Plantengemeenschappen van ruigten, struwelen en bossen. Opulus Press, Uppsala, Leiden.
- Ten Houte de Lange, S. M. (Ed.) 1977. Rapport van het Veluwe-onderzoek. Pudoc, Wageningen.
- Vera, F.W.M. 1997. Metaforen voor de wildernis: Eik, hazelaar, rund en paard. Proefschrift Landbouwniversiteit Wageningen. 426 p.
- Vesey-Fitzgerald, D.F. 1960. Grazing succession among East African game animals. *J. Mammal.* 41: 161-72.
- Waenink, A. W. & K. R. v. Lynden (1988). "Een systeem voor de geschiktheitsbeoordeling van gronden voor bos. 1: Opbouw en uitgangspunten." *Nederlands Bosbouw Tijdschrift* 60(1): 12-22.
- Waenink, A. W. & K. R. v. Lynden (1989). "Een systeem voor de geschiktheitsbeoordeling van gronden voor bos. 2: Verificatie en toepassing." *Nederlands Bosbouw Tijdschrift* 61(3): 81-87.
- Weisberg, P.J. & H. Bugmann 2003. Forest dynamics and Ungulate Herbivory. From Leaf to Landscape. *Forest Ecology and Management* 181: 1-280 (special issue).
- Werf, S. van der 1991. Bosgemeenschappen. Reeks Natuurbeheer in Nederland, deel 5. Pudoc, Wageningen.
- Wiens, J.A. 1989. The ecology of bird communities. Vol. 2 Processes & variations. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wieren, S.E. van & G.W.T.A. Groot Bruinderink. I.T.M. Jorritsma & A.T. Kuiters (red.). 1997. Hoefdieren in het boslandschap. Backhuys Publishers, Leiden. 224 p.
- Willson, M.F. 1983. Plant reproductive ecology. Wiley, New York. 282 p.
- Young, J.A. & C.G. Young 1992. Seeds of woody plants in North America. Dioscorides, Portland. 407 p.
- Youngblood, A. & T.A. Max 1992. Dispersal of white spruce seed on Willow Island in interior Alaska. Pacific Northwest Research Station, Portland. 17 p.
- Zasada, J.C., M.J. Foote & F.J. Deneke 1978. Case history of an excellent white spruce cone and seed crop in Interior Alaska: cone and seed production, germination, and seedling survival. Usda, Portland. 53 p.

Bijlage 1 Initialisatie boom-, struik- en kruidlaag

Bijdrage: Rienk-Jan Bijlsma, Arjan Griffioen, Koen Kramer, Irma Jorritsma

Doel

Initialisatie op celbasis van percentage bedekking en hoogtes van boom-, struik- en kruidlaagsoorten in de Veluwezoom Zuidoost Veluwe, verrasterd tot 30x30m cellen ten behoeve van modelsimulaties.

Uitgangspunten

- gebruik maken van aanwezige bestanden op Alterra en bij de beheerders
- beperken van het aantal houtige en kruidachtige soorten tot de meest dominante en/of structuurbepalende
- aanvullen van ontbrekende informatie op basis van reproduceerbare en consequent toe te passen beslisregels.

Documentatie

Alle basisbestanden, een gedetailleerd logboek en de corresponderende Access-database met beslisregels (queries en modules in VBA) en primaire en afgeleide tabellen, gebruikt bij de initialisatie, maken deel uit van de projectdocumentatie. Onderstaande toelichting is een samenvatting hiervan.

Basisbestanden

code	informatie	afkomstig van
B1	schattingen bedekking (aandeel) boomsoorten in boomlaag (>8m) en struiklaag (<8m) op perceelbasis	4de bosstatistiek 1983/84 (Alterra)
B2	hoogte van boomsoorten in boom- en struiklaag	idem
B3	lanen Amerikaanse eik	beheerders
B4	lanen Beuk	idem
B5	geïsoleerde bomen en boomgroepen	Recente Top10vector (Topografische Dienst)
B6	bodemkaart 1:50,000	Alterra
B7	vegetatiekaart 1:100,000	Rapport van het Veluweonderzoek 1977
B8	rasters hert, ree, zwijn, koe en paard	beheerders

Het gebruik van basisbestanden die sterk verschillen in actualiteit is vanuit het perspectief van bosontwikkeling niet problematisch zolang het project zich richt op patronen in vegetatieontwikkeling in relatie tot bodem, uitgangstoestand, terreingebruik e.d. De vegetatiekaart is geïnterpreteerd als kaart voor de potentieel natuurlijke vegetatie en is als zodanig actueel.

Stap 1. Laden van basisbestanden

Alle basisbestanden zijn geladen in een Access-database zodanig dat voor elke cel de basiseigenschappen bekend zijn en de ruimtelijke samenhang van cellen gewaarborgd is.

Stap 2. Samenvoegen van boomsoorten

Aan de database zijn zgn.. modelsoorten toegevoegd. Vanaf stap 3 worden aan deze soorten bedekkingen en hoogtes toegekend uitgaande van de basisbestanden waarbij soorten volgens onderstaand schema worden samengevoegd.

model	4de bosstatistiek	toelichting
Bet(ula)	Betula	belangrijkste loofverliezende pioniersoort
Pse(udotsuga)	Pseudotsuga	belangrijk in productiefunctie en als mogelijke bedreiging van inheemse bostypen
Fag(us)	Fagus + Acer pseudoplatanus + Robinia + Prunus avium + overige loofbomen	belangrijkste loofverliezende climaxsoort; sterk in uitbreiding; overige soorten spelen in de spontane bosontwikkeling op de Veluwe geen belangrijke rol en komen voor in kleine oppervlaktes
Lar(ix)	Larix decidua + L. kaempferi	enige loofverliezende naaldhoutsoort
Pin(us)	Pinus sylvestris + nigra + contorta + strobus	lichtrijk naaldbos excl. Larix
Pic(ea)	Picea abies + sitchensis + omorika + Abies alba + grandis + Chamecyparis + Tsuga + overige naaldbomen	donker naaldbos excl. Douglas met weinig mogelijkheden bij spontane ontwikkeling; aparte (heterogene) categorie om het zuiver aandeel Douglas te kunnen volgen
Que(rcus)	Quercus robur + petraea	belangrijke maar bosbouwkundig problematische climaxsoort; aparte categorie om het zuiver aandeel te kunnen volgen
Q(uercus) ru(bra)	Quercus rubra	invasieve loofhoutsoort vanuit lanen en opstanden; loof en Eikels zeer geliefd bij het wild

Stap 2: Aandelen van boomsoorten in boom- en struiklaag

stap	omschrijving
2.1	op basis van bestanden B3 en B4 krijgen alle cellen die behoren tot een laan een bedekking van 100% Beuk of Amerikaanse eik in de boomlaag; de overige soorten in de boomlaag en alle soorten in de struiklaag krijgen een bedekking van 0%.
2.2	op basis van bestand B1 krijgen alle cellen die niet behoren tot een laan, bedekkingen van boomsoorten in boom- en struiklaag uitgaande van het schema van stap 1.
2.3	bestand B5 is geïnterpreteerd als Pinus in de struiklaag met bedekking van 4% (gesloten kroon van 5x5m) alleen voor cellen zonder boom- en struiklaag volgend uit de stappen 2.1 en 2.2.
2.4	boomsoort Sorbus toegekend in boomlaag als losse bomen met kroonprojectie 5x5 m en 50% kroonbedekking (dus bedekking van 2% in cel) en een hoogte van 9 m random aan 10% van cellen die voldoen aan: bodemcode in (Hd, Y, Ld of EZ): humuspodzolen en rijkere bodems

	bedekking van Quercus of Pinus in boomlaag >5% (lichtrijk bos) totale bedekking boomlaag < 95% NB Na enig proberen levert deze combinatie een redelijk verspreidingspatroon en dichtheid Sorbus toegekend aan struiklaag met bedekking 2% en hoogte 2,5m in alle cellen grenzend aan en incl. cellen met Sorbus in boomlaag die voldoen aan de criteria voor toevoeging aan de boomlaag met als extra criterium: totale bedekking struiklaag < 80%
2.5	boomsoort Ilex wordt vooralsnog alleen aan de struiklaag toegekend (bomen hoger dan 8 m worden geacht nog niet voor te komen) met bedekking 1% en hoogte 3m; random toekenning aan 2,5% van de cellen die voldoen aan: bodemcode Y, Ld of EZ: lemige bodems of (vml.) eerdgronden totale bedekking boomlaag >25% (vorstgevoelige hulst vestigt zich vooral in beschutting van boomlaag) aandeel Beuk in boomlaag > 0% en <100% (er moet dus iets Beuk inzitten; hulst is veelal een Beukvolger) bedekking struiklaag < 80%
2.6	struiksoort Prunus serotina wordt met bedekking 10% en hoogte 2,5m random toegekend aan 50% van de cellen die voldoen aan: vegetatietype is "bos: Amerikaanse vogelkers-type" of "bos: verrijkt tot ruderaal type" of bodemcode is EZ (eerdgrond) totale bedekking boomlaag >0% totale bedekking struiklaag <80%
2.7	struiksoort Rhamnus frangula wordt met bedekking 4% en hoogte 2,5m random toegekend aan 5% van de cellen die voldoen aan: vegetatietype is "bos: dopheidetype" of "bos: Pijpenstrootjetype" of "bos: voedselrijk vochtig tot nat" of bodemtype is Y of Ld (dus op iets vochthoudende bodems, door lemigheid of stagnatie) totale bedekking boomlaag >0% totale bedekking struiklaag <80%
	NB. De stappen 2.4 t/m 2.7 zijn het resultaat van aanpassingen zodanig dat het uiteindelijk patroon van voorkomen als aannemelijk werd ervaren.
2.8	totale bedekkingen van boom- en struiklaag worden gecorrigeerd op basis van Sorbus, Ilex, Prunus en Rhamnus

Stap 3. Hoogtes soorten in boom- en struiklaag

Op basis van bestand B2 krijgen cellen die behoren tot één opstand per soort slechts één hoogte. Dit is in feite de gemiddelde hoogte van de opstand van die soort. Om een meer natuurlijke hoogteverdeling te krijgen, wordt voor elke cel per soort de initiële hoogte Hg0 aangepast door een random waarde tussen 0 en 10% van Hg0 toe te voegen of weg te halen. Een opstand van 30m hoog eindigt dus met een hoogte ergens tussen de 27 en 33m. Als door deze procedure de boomhoogte onder de 8m zou komen, blijft de hoogte Hg0 gehandhaafd. Voor modelsoorten die volgens stap 1 zijn samengevoegd uit meerdere soorten is Hg0 de gemiddelde hoogte van de samenstellende soorten met hoogte > 0m. De hoogtes in de struiklaag zijn niet aangepast. Hier is de initiële hoogte gelijk aan de gemiddelde hoogte van de samenstellende soorten met hoogte > 0m.

Stap 4. Bedekking van kruiden in de kruidlaag

De volgende kruidsoorten worden in het model onderscheiden:

Cal(luna)	Struikheide
Gra	breedbladig gras
Des(champsia)	Bochtige smele
Mol(inia)	Pijpenstrootje
Pte(ridium)	adelaarsvaren
Rub(us)	bosbraam
V(ac)c(inium) m(yrtillus)	bosbes
V(ac)c(inium) v(itis-idaea)	vossenbes

De kruidlaag is samengesteld uitgaande van 8 (samengevoegde) vegetatietypen (bestand B7). Per vegetatietype zijn 5 typen boomlaag onderscheiden en per boomlaag 2 typen struiklaag. In totaal worden dus 80 verschillende kruidlagen onderscheiden.

De vegetatietypen zijn:

1. adelaarsvaren-type
2. opgaand loofbos-type (vnl. Beuk)
3. dopheide- en Pijpenstrootje-type
4. Vossebes-type
5. Amerikaanse vogelkers-, ruderaal- en voedselrijk tot nat bos-type
6. bosbes-type
7. droog cultuurland
8. Bochtige smele- en armere typen incl. heide.

De typen boomlaag per vegetatietype zijn:

1. bedekking Beuk \geq 80% of Douglas \geq 80% of spar \geq 80% (dicht Beukenbos of wintergroen, donker naaldbos)
2. overige boomlagen met totale bedekking \geq 80%
3. overige boomlagen met totale bedekking \geq 50%
4. overige boomlagen met totale bedekking \geq 10%
5. overige boomlagen (zeer open bos)

De typen struiklaag per boomlaag zijn:

1. totale bedekking struiklaag \geq 50%
2. overige struiklagen.

Afhankelijk van het vegetatietype (VEG) is de samenstelling van de kruidlaag ingevuld (als percentage bedekking) zodanig dat per combinatie van boom- en struiklaag (BL resp. SL) de totale bedekking van de kruidlaag gelijk is. In onderstaande tabel is de samenstelling van de kruidlaag uitgewerkt:

VEG	BL	SL	Cal	Clt	Des	Mol	Pte	Rub	Vcm	Vcv
1	1	1								
		2					1			
	2	1					5			
		2					10			
	3	1					15		5	
		2			5		25		10	
	4	1					30		10	
		2			5		65		10	
	5	1			5		45		10	
		2			5		80		5	
2	1	1								
		2							1	
	2	1							5	
		2							10	
	3	1							20	
		2			5				35	
	4	1			5				35	
		2			10				70	
	5	1			10				50	
		2			20				70	
3	1	1								
		2				1				
	2	1					5			
		2					10			
	3	1					20			
		2					35		5	
	4	1					35		5	
		2					70		10	
	5	1					50		10	
		2					80		10	
4	1	1								
		2							1	
	2	1							4	1
		2							5	5
	3	1							5	15
		2			5				5	30
	4	1			5				5	30
		2			5				10	65
	5	1			5				5	50
		2			5				10	75
5	1	1								
		2							1	
	2	1					1		4	
		2					3	2	5	

VEG	BL	SL	Cal	Clt	Des	Mol	Pte	Rub	Vcm	Vcv
	3	1			5	5		5	5	
		2			15	5		5	15	
	4	1			10	10		5	15	
		2			15	15		10	40	
	5	1			5	10		5	40	
		2			15	15		10	50	
6	1	1								
		2							1	
	2	1			1				4	
		2							10	
	3	1			5				15	
		2			10				30	
	4	1			10				30	
		2			20				60	
	5	1			10				50	
		2			20				70	
7	1	1								
		2			1					
	2	1		3	2					
		2		5	5					
	3	1		15	5					
		2		30	10					
	4	1		30	5			5		
		2		60	15			5		
	5	1		50	5			5		
		2		70	15			5		
8	1	1								
		2			1					
	2	1							5	
		2			10					
	3	1			15				5	
		2	15		20				5	
	4	1	10		20				10	
		2	10		60				10	
	5	1	30		20				10	
		2	50		30				10	

Per cel wordt tot slot de totale bedekking van de kruidlaag (excl. boom- en struiksoorten) bepaald.

Stap 5. Aandelen boomsoorten in de kruidlaag

De beslissingsregels zijn per boom- en struiksoort uitgewerkt:

Betula

- als bedekking Betula in boomlaag >0%
- en bedekking boomlaag <50%
- en bedekking kruidlaag <70%
- en vegetatietype bos: lichenen-type of bos: kraaiheide-type of bos: gaffeltandmostype of bos: Bochtige smele-type of bos: bosbes-type of bos: dopheide-type of bos: Pijpenstrootje-type
- dan bedekking Betula in kruidlaag 4% random in 50% van deze cellen

Douglas, Fagus, Larix, Picea, Quercus rubra

- als bedekking boomsoort in boomlaag >0%
- en bedekking boomlaag <80%
- en bedekking kruidlaag <70%
- dan bedekking boomsoort in kruidlaag 4% random in 50% van deze cellen

Ilex

- als bedekking Ilex in struiklaag >0%
- en bedekking kruidlaag <70%
- dan bedekking Ilex in kruidlaag 1% random in 10% van deze cellen

Pinus

- als bedekking Pinus in boomlaag >0%
- en bedekking boomlaag <50%
- en bedekking kruidlaag <70%
- en vegetatietype bos: lichenen-type of bos: kraaiheide-type of bos: gaffeltandmostype of bos: Bochtige smele-type of heide: Bochtige smele-type of heide: dopheide-type of heide: Pijpenstrootje-type
- dan bedekking Pinus in kruidlaag 4% random in 50% van deze cellen

Quercus inlands

- zie Pinus (vervang Pinus door Quercus inlands), echter random in 10% van de geselecteerde cellen

Sorbus

- zie Fagus (vervang Fagus door Sorbus), echter bedekking in kruidlaag 1%

Prunus serotina

- als bedekking van Prunus in struiklaag >0%
- en bedekking boomlaag <80%
- en bedekking kruidlaag <70%
- dan bedekking Prunus in kruidlaag 1% random in 50% van deze cellen

Rhamnus frangula

- zie Prunus (vervang Prunus door Rhamnus)

Tot slot wordt de totale bedekking van de kruidlaag gecorrigeerd met boom- en struiksoorten.

Stap 6. Uitvoer initiële bestanden

Bedekkingen (aandelen) van soorten in de boom-, struik- en kruidlaag zijn nu bekend in de database evenals de hoogtes van boom- en struiksoorten. Met het programma SpatialAccess worden voor elke soort bedekking en (indien relevant) hoogte weggeschreven naar bestanden die het model kan inlezen.

NB: 1) lariks vervangen door Grove den (tijdgebrek); 2) prunus verdwijnt (lage bedekking)

Bijlage 2 Parameterwaarden voor hoefdieren

Zie Kramer et al (2003) voor referenties

<i>Beschrijving</i>	<i>Eenheid</i>	<i>Rund</i>	<i>Paard</i>	<i>Edelhert</i>	<i>Ree</i>	<i>Damhert</i>	<i>Wild zwijn</i>
gemiddeld lichaamsgewicht adulten	kg	343	340	106	21	57	42
tijdstip wanneer dracht begint	maand	juni	juni	oktober	januari	oktober	november
geortegewicht	kg individu ¹	29	30	7	1.5	4.5	1
tijdstip wanneer melkgift eindigt	maand	september	september	september	september	september	juli
tijdstip wanneer dracht eindigt	maand	april	april	mei	juni	juni	maart
fractie jongen dat gepredeerd wordt, vlak na geboorte	0-1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1
groei coefficient die energie opname omzet in hoefdierbiomassa	MJ kg ⁻¹	37	35	37	41	37	25
coefficient vor de kossten van melkgift	MJ kg ^{-0.81} maand ¹	5.02	5.02	5.02	6.28	5.02	6.28
hoogte van de vegetatie waaronder de hoefdieren niet kunnen grazen	m	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02
coefficient voor minimale kosten voor lichaamsonderhoud	MJ kg ^{-0.75}	10	11	11	12	11	11
minimum lichaamsgewicht, waaronder individu sterft	kg	210	210	75	12	32	31
maximale aandeel van de populatie dat drachtig kan zijn	0-1	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5
maximale hoogte waartot een hoefdier kan grazen	m	1.5	2.0	2.0	1.5	2.0	1
coefficient voor maximale kosten voor lichaamsonderhoud	MJ kg ^{-0.75}	270	330	120	45	85	63
maximum opname	kg DM individu ¹	1	1	1	2	1	6
maximum aantal nakomelingen	# per individu	14	19	15	20	15	14
coefficient voor de kosten van dracht	MJ kg ^{-0.75}	7.6	7.6	7.6	7.6	7.6	7.6
respiratie coefficient	MJ kg ^{-0.75}	30	30	30	30	30	30