

ZOOGDIEREN,  
BOSSEN EN  
WEDERZIJDSSE  
INVLOEDEN  
T.van Vuure



8B11



# **Zoogdieren, bossen en wederzijdse invloeden**

**T. van Vuure**



**Pudoc Wageningen 1985**

### **CIP-gegevens**

Vuure, T. van

Zoogdieren, bossen en wederzijdse invloeden / T. van Vuure. – Wageningen : Pudoc. – Ill. – (Literatuuroverzicht ; nr. 43) Met lit. opg., reg.

ISBN 90-220-0886-X

SISO 578.1 UDC 630\*15:599

Trefw.: zoogdieren ; bossen ; ecologie.

ISBN 90 220-0886-X

© Pudoc, Centrum voor Landbouwpublicaties en Landbouwdocumentatie, Wageningen, 1985.

Niets uit deze uitgave, met uitzondering van titelbeschrijving en korte citaten ten behoeve van een boekbespreking, mag worden gereproduceerd, opnieuw vastgelegd, vermenigvuldigd of uitgegeven door middel van druk, fotokopie, microfilm, langs elektronische of elektromagnetische weg of op welke andere wijze ook zonder schriftelijke toestemming van de uitgever Pudoc, Postbus 4, 6700 AA Wageningen. Voor alle kwesties inzake het kopiëren uit deze uitgave: Stichting Reprerecht, Amsterdam.

Gedrukt in Nederland.

# Inhoud

	<b>Ten geleide</b>	7
1	<b>Inleiding</b>	10
2	<b>Voorkeur voor bosontwikkelingsfase</b>	13
2.1	Bossuccessie	13
2.2	Niches van zoogdieren	19
2.3	Bespreking van de bevindingen	34
2.4	Samenvatting	39
3	<b>Invloed op de bosontwikkeling</b>	41
3.1	Zaadverspreiding en -predatie	41
3.1.1	Zaadverspreiding	41
3.1.1.1	Epizoöchorie	41
3.1.1.2	Synzoöchorie	42
3.1.1.3	Endozoöchorie	43
3.1.2	Zaadpredatie	47
3.2	Predator-prooi-relaties	49
3.2.1	Kaibab-plateau	49
3.2.2	Isle Royale	50
3.3	Tempo van de bossuccessie	53
3.3.1	Bevers	54
3.3.2	Konijnen en hazen	56
3.3.3	Woelmuizen	58
3.3.4	Grote herbivoren	59
3.3.4.1	Minnesota	59
3.3.4.2	Isle Royale	62
3.3.4.3	Conclusies	66
3.4	Grondwoeling	70
3.5	Samenvatting	74
4	<b>Invloed van bosbeheer en aanbevelingen</b>	75
4.1	Veranderingen in het bos	75

4.2	Voedsel	75
4.3	Schuil- en nestplaatsen	77
4.4	Natuurwaarde	80
4.5	Onderzoek	81
5	<b>Levenswijze, voedsel en biotoopkeuze</b>	84
	Insekteneters	84
	Vleermuizen	88
	Haasachtigen	90
	Knaagdieren	91
	Roofdieren	102
	Onevenhoevigen	109
	Evenhoevigen	109
	<b>Woord van dank</b>	114
	<b>Literatuur</b>	115
	<b>Register</b>	133

## Ten geleide

In een gesprek onlangs met een oud en ervaren bosbouwer viel de opmerking dat de jongere generatie bezig is met de 'inlijving van het kwade'. Zaken als strooiselroof en veeweiden in het bos, die nog twintig jaar geleden als absolute bosbouwkundige ketterij golden, worden thans overwogen. In de bosbescherming denkt men aan het selecteren van rassen die niet meer volstrekt, maar alleen in zekere mate resistent zijn tegen bepaalde schimmels of insecten, om zodoende de schade binnen de perken te houden terwijl de druk op de parasiet om via mutatie nieuwe 'wapens te ontwikkelen' afneemt. Aan deze voorbeelden kan men er vele toevoegen, niet de minste wellicht de vervanging van 'houtteelt' door 'bosteelt' aan de Landbouwhogeschool.

Mijn voorganger, prof.dr. Hellinga, besloot zijn activiteiten als hoogleraar met een rede over 'De gulden middenweg'. Dat is een andere manier om te waarschuwen tegen al te dogmatische opvattingen van bosbouwkundig goed en kwaad. Want met het probleem van goed en kwaad zijn we zeker bezig. De Westeuropese bosbouw, zoals wij die vandaag kennen, stoelt op de vroegere probleemgerichte aanpak van een situatie die gekenmerkt werd door sterke overbeweiding in het boerenbos, sterke teruggang van de bodemvruchtbaarheid van bosgronden door strooiselroof en sterke overexploitatie van het bestaande bos om de door oorlogen en industrie ontstane sterke houttekorten te dekken. Veeweiden, strooiselroof en kap zonder herplant werden derhalve vanzelfsprekend doodzonden. Zijn ze dat nog steeds, heden ten dage? De noodzaak van veeweiden en strooiselroof is gaandeweg verdwenen door de ontwikkeling van de twintigste-eeuwse landbouwmethoden. Deze hangen in hoge mate af van subsidies, niet in de eerste plaats in klinkende munt maar vooral in energie voor mechanisatie en in produkten ter bemesting en ziektebestrijding van gewassen. De houttekorten schijnen niet meer te bestaan, maar dit berust op een gigantische import uit het buitenland, waarbij met name ook de gematigde natuurbossen in Noord-Amerika en de tropische natuurbossen bij de leveranciers horen. Een kleine verstoring in de wereldhandel is voldoende om de vroegere doodzonden van de bosbouw - strooiselroof, veeweiden en niet herplanten - weer volledig actueel te maken. Elke benadering van het Nederlandse bos die hiermee niet volledig rekening houdt, berust op een perspectivische vertekening.

De adempauze die ons is gegund omdat de bosproblemen in ons land thans niet zo nijpend zijn als nog gedurende de laatste wereldoorlog het geval was, moet goed gebruikt worden. Er is nu in het bijzonder tijd om twee dingen grondig te doen. In de eerste plaats is dat de controle van onze uitgangspunten. Ten tweede moeten wij over-

wegen hoe althans in Nederland het grote probleem van de uitputting en verarming van de levende natuur moet worden aangepakt, een wereldprobleem dat hier zijn eigen dimensies heeft, zijn eigen varianten kent. Met beide zaken houdt zich het werk van Van Vuure bezig.

Dat het bos, of het nu 'geteeld' of 'oer' is, een levensgemeenschap is waarin de bomen de hoofdrol spelen, begint op het ogenblik een steeds wijder verbreid idee te worden. De consequenties van deze opvatting zijn echter nog verre van doordacht. In deze ideeënwereld is thans een soort wildgroei gaande, waarin allerlei alleenzalmakende recepten worden gelanceerd, die vaak bij nader inzien wel mooi klinken maar of zonder gezonde basis van kennis en inzicht blijken te zijn, ofwel deeloplossingen die ten onrechte als universeel worden gepropageerd. Voorbeelden zijn de actieve propaganda voor een 'beheer van niets doen' in elk bos dat er aardig uitziet, of de 'maximalisatie van dood hout' als beheersdoelstelling voor alle bossen. In een groot aantal van zulke recepten spelen de dieren een rol, terwijl er in feite slechts een onvolmaakt instrumentarium van theorie, methode en praktijk bestond om faunabeheer in bossen op andere dan empirische basis te stoeien. Het probleemveld geeft al aan waarom hier een samenwerkingsverband tussen LH-Bosteelt en LH-Natuurbeheer voor de hand lag. Standpunten en ervaringen van jagers, bosbouwers en zoölogen hadden zo weinig gemeen, dat discussies tussen vertegenwoordigers van deze groepen vaak leken op gesprekken tussen doven.

Het werk van Van Vuure geeft een eerste aanzet om een meer geïntegreerd beeld van de zoogdierfauna als element van de boslevensgemeenschap te schetsen. Op basis van de eenvoudige vraag, *waar* in het bos een bepaald dier nu wel huist, wordt een serie uitgangspunten geschapen voor beter onderling begrip. Jagers redeneerden veelal in termen van *aantallen* dieren van verschillende soort: hen wordt hier voorgehouden dat de *plaatsen*, die een bepaald bos door zijn specifieke opbouw en produktiepatroon aan dieren biedt, bepalend zijn voor die aantallen. Bosbouwers zagen dieren vooral als potentiële *schadeveroorzakers* aan de planten, allereerst de bomen: aan hen wordt hier feitenmateriaal voorgelegd om te denken over de vraag welke *dieren het bos nodig heeft* om als bos te functioneren. Zoölogen bekeken graag het '*verlanglijstje*' van een diersoort om daarvan uitgaande het biotoop te beschrijven: hen wordt inzicht geboden in de mogelijkheden en onmogelijkheden die bepaalde soorten bos hebben om zulke *verlanglijstjes ook te honoreren*. Op grond van het feitenmateriaal dat Van Vuure verzameld heeft, kan een zakelijke en beter geïnformeerde discussie gevoerd worden dan tot nu toe mogelijk was. Het is te hopen dat dit ook leidt tot een toenemend aantal nieuwe en werkbare oplossingen voor de vele problemen die het Nederlandse faunabeheer kent en mede daardoor ook het Nederlandse bosbeheer.

Ofschoon het hier gepresenteerde werk alleen de zoogdieren betreft, zijn veel gegevens bruikbaar voor andere diergroepen, die op een analoge manier kunnen worden benaderd. Het is verbazend te constateren hoe weinig direct onderzoek over het onderwerp gedaan is en hoeveel van de hier geleverde gegevens stammen uit indirecte inlichtingen van auteurs met andere benaderingen. Men moet dan ook de moeilijkheden niet onderschatten die Van Vuure heeft ontmoet alvorens tot het in de volgende pagi-



na's geschetste beeld te komen. De verdienste van de auteur is er des te groter omdat hij, wanneer de gegevens daartoe aanleiding gaven, geen heilige huisjes heeft gespaard. De aanzet tot een discussie over de praktische consequenties die zijn bevindingen meebrengen, in een apart hoofdstukje, is uiteraard nog onvolledig: deze behoeft thans reacties en aanvullingen uit de praktijk, alsmede de vindingrijkheid van de veldbeheerders tot het vinden van methodieken.

Deze publikatie wordt allen van harte aanbevolen die met de Nederlandse in het wild levende zoogdieren te maken hebben: als denkstuk en als naslagwerk, maar ook om gewoon in één adem uit te lezen.

Prof.dr.ir. R.A.A. Oldeman

# 1 Inleiding

Vanaf het ogenblik dat, eeuwen geleden, met bosbouw werd begonnen, zijn veel dieren door bosbouwers steeds als ongewenste lastposten beschouwd. Hoe intensiever de bosbouw en hoe meer de natuurlijke processen werden verstoord, des te sterker werd dit zo gevoeld. Ook tegenwoordig nog, ondanks de erkenning van het multiple-use principe voor het bos, is houtproductie dominant gebleven en worden dieren nog steeds gewantrouwd. Dit wantrouwen heeft vaak het beeld vertroebeld van de werkelijke rol die dieren in de levensgemeenschap bos spelen. Die rol werd óf niet volledig weergegeven, bijvoorbeeld vanwege gebrek aan kennis, óf slechts belicht aan de hand van voorbeelden van situaties waarin ernstige verstoring van zowel flora als fauna was ontstaan. Grotere kennis uit langdurig onderzoek verkregen van de relaties tussen zoogdieren en de bossen waarin ze leven, heeft aanleiding gegeven tot veranderde inzichten.

Met het doel nu eens niet de 'schade'aspecten van zoogdieren te belichten, wat al zo vaak gebeurd is, maar de overige aspecten, gezien binnen het hele ecosysteem, te onderzoeken, is deze literatuurstudie oorspronkelijk opgezet. Door de bij wetenschappers en particuliere organisaties toegenomen belangstelling voor een natuurlijker bosontwikkeling is bovendien getracht antwoord te vinden op vragen omtrent een aantal natuurprocessen, die van groot belang zijn bij plant-dierrelaties. Hoe liggen precies de betrekkingen tussen zoogdieren en de bossuccessies. Wat is de invloed van zoogdieren op het bos, en omgekeerd, wat is de invloed van bossuccessie op zoogdieren? In hoeverre is houtteelt te combineren met de eisen die zoogdieren aan hun biotoop stellen? Hoe zou een zo natuurlijk mogelijk bos er uit moeten zien om optimaal te kunnen functioneren voor een verscheidenheid van zoogdieren? Hoe is de oorspronkelijke zoogdierfauna te herstellen? Kortom wat kan gedaan worden om de natuurwaarden van onze bossen te vergroten.

Dit onderzoek is verricht in het kader van de TAP (= Tijdelijke ArbeidsPlaatsen)-regeling en duurde van 15 juni 1981 tot 15 juni 1982. Na de zomer van 1982 is niet systematisch meer naar nieuwe literatuur gezocht, maar werd alleen sporadisch nog wat aan de literatuurlijst toegevoegd. De Nederlandse landzoogdieren werden voor deze literatuurstudie gekozen, omdat ze voor de gestelde termijn een goed te bestuderen groep vormden. Wat betreft de invloed van de bossuccessie op zoogdieren (hoofdstuk 2) kon deze redelijk goed beschreven worden voorzover de vaak beperkte gegevens uit de literatuur dat tenminste toelieten. De methode van literatuuronderzoek was de volgende. Begonnen werd met een literatuuronderzoek via de zoeksystemen

van Pudoc. Dit leverde echter weinig op dat aansloot bij de probleemstelling. Het resultaat was sterk beperkt tot enkele voor het merendeel niet-Nederlandse diersoorten, terwijl andere helemaal niet ter sprake kwamen; van weinige veel, van vele niets. Hierna werd zelf gezocht in de bibliotheken van het RIN in Arnhem en Leersum, en in die van de vakgroepen Natuurbeheer en Bosteelt van de Landbouwhogeschool in Wageningen. Over het verband tussen dieren en bossuccessie is echter weinig onderzoek bekend en van veel zoogdieren zijn alleen wat vage aanwijzingen beschikbaar. Om voor dit verband toch basisinformatie te verschaffen was het daarom nodig eerst een gedegen literatuurstudie te maken van levenswijze, voedselkeuze en biotoopvoorkeur van de afzonderlijke zoogdieren (hoofdstuk 5). Hieruit kon dan, voor zover mogelijk, de relatie met de bosstructuur voor de betreffende dieren afgeleid worden. Ook voor de andere hoofdstukken kwam deze informatie van pas. Wat betreft de relaties tussen zoogdieren en bosstructuur bestaan er nog steeds verscheidene hiaten en onzekerheden (zie hoofdstuk 2).

Het idee om de bestudeerde dieren in te delen naar hun voorkeur voor een bepaalde bosontwikkelingsfase is ontstaan na lezing van de onderzoeken van Charles-Dominique et al. (1981). Deze onderzoekers gingen in Frans Guyana de betrekkingen na tussen zoogdieren, bosontwikkeling en de aanwezigheid van voedsel, en legden de voorkeur voor bosstructuur vast in een (tamelijk lastig te interpreteren) transecttekening. Voor Nederland had Van Wijngaarden (1962) al een eerste onderzoek gedaan om verband te leggen tussen de bosstructuur en het vóórkomen van zoogdieren.

Wat niet volledig besproken kon worden waren alle effecten die zoogdieren hebben op het bos, elkaar en andere diergroepen (hoofdstuk 3). Dit onderdeel bleek zóveel facetten en facetjes te kennen dat het onmogelijk was alle relaties in 1 jaar tijd volledig te beschrijven. Daarom is een keuze gemaakt en worden sommige dingen wél behandeld, maar andere niet. Wat bijvoorbeeld slechts in geringe mate genoemd is, is de invloed die zoogdieren hebben op de soortensamenstelling van de vegetatie. Hierbij zijn vele aspecten van belang zoals onder andere de diersoorten en de dichtheid ervan, het vegetatietype en de invloed van de mens op zowel flora als fauna.

Wat betreft de zoogdiersoorten die bij deze studie betrokken zijn, kan gezegd worden dat alleen soorten werden behandeld waarvan aangenomen mag worden dat ze van nature, dus zonder tussenkomst van de mens, inheems (zouden kunnen) zijn. Hiertoe behoren dus niet soorten als bruine rat, steenmarter, huisspitsmuis en hamster, die bovendien in Nederland zelden of nooit in het bos te vinden zijn. Wél erbij betrokken is het konijn, door de mens hier gebracht, aangezien dit dier zó ingeburgerd is dat het niet meer weg te denken (èn weg te krijgen) is. Ook uitgeroeide dieren als oeros en bostarpan komen ter sprake. Dit alles in de eerste plaats om een volledig beeld te geven en in de tweede plaats omdat sommige van deze soorten op de nominatie staan om uitgezet te worden.

De transecttekeningen (zie hoofdstuk 2) zijn gemaakt in de bossen ten oosten van Bennekom. Slechts de tekening van de aftakelingsfase berust op fantasie, aangezien een dergelijke fase in ons land niet te vinden is.

Deze literatuurstudie is tot stand gekomen in het kader van de samenwerking tussen

de vakgroepen Bosteelt en Natuurbeheer van de Landbouwhogeschool in Wageningen.

## 2 Voorkeur voor bosontwikkelingsfase

### 2.1 Bossuccessie

Hoewel deze literatuurstudie niet bedoeld is om de bossuccessie in al haar verschijningsvormen uitgebreid te behandelen, zal toch, in het kort, worden ingegaan op de belangrijkste principes die hieraan ten grondslag liggen. Wie zich in de natuurlijke bossuccessie wil verdiepen wordt verwezen naar o.a. Hallé et al. (1978), Koop (1981), Leibundgut (1959, 1978), Mayer & Neumann (1981) en Oldeman (1981), voor de ontwikkeling van cultuurbossen naar o.a. Houtzagers (1956), Leibundgut (1966) en Van Miegroet (1976).

De ontwikkeling van een cultuurbos is een afwijkende variatie op het thema van de ontwikkeling in één van de successiestadia van een natuurlijk bos. In een natuurlijk bos in Europa kunnen verschillende successiestadia elkaar opvolgen, zoals een pionierstadium met berk, lijsterbes en eik, een hoofdstadium met beuk en haagbeuk en een eindstadium met hulst of taxus (Koop, 1981; Oldeman, 1981). Het voorkomen van een boom wordt bepaald door zijn 'karakter'-eigenschappen en de mate van bosverstoring.

Binnen zo'n successiestadium en ook in de ontwikkeling van een cultuurbos komen verschillende fasen voor, afhankelijk van de leeftijd en de structuur van de opstand. Deze reeks begint met de (1) kale fase. Dit is de zaailingenfase, een kruidachtig stadium van de boom, waarin deze op kruidachtige wijze met andere kruiden concurreert. In de meeste cultuurbossen vindt dit plaats na kaalkap, in het natuurlijk bos na windworp, vuur, insectenvraat, lawines e.d. In de volgende fase, de (2) jonge fase, groeien de boompjes verspreid boven de grassen en kruiden uit. In het cultuurbos zijn deze boompjes er door kunstmatige en/of natuurlijke verjonging gekomen, in het natuurlijk bos uiteraard door natuurlijke verjonging. In de volgende fase, de (3) dichte fase, zijn de bomen tot een gesloten struikgewas opgegroeid. Hierna volgt de (4) stakenfase, waarin de bomen een hoogte hebben bereikt van 10 à 20 m. Bij nóg grotere hoogte wordt gesproken van (5) boomfase. Hierna houdt in het cultuurbos de reeks op, de bomen worden, nog vóór de boomfase is afgesloten, geoogst en er ontstaat weer een kapvlakte. In het natuurlijke bos volgt nog een laatste fase, de (6) aftakelingsfase, waarin de grote bomen aftakelen om ruimte te maken voor kleinere. Vindt deze aftakeling op een kleine oppervlakte plaats, dan kan het volgende successiestadium zich ontwikkelen (anticipatie). Gaat het om grotere oppervlakten, dan kan terugval plaatsvinden naar een vorig stadium of vorige fase (regressie). In het algemeen geldt, dat aftake-



Foto 1. De jonge fase. In deze fase zijn de bomen nog klein. Er tussen is nog veel ruimte voor de groei van grassen en kruiden. (Foto RBL 'De Dorschkamp')



Foto 2. De dichte fase. De bomen zijn groter geworden en raken elkaar met hun takken, zodat een dicht struikgewas is ontstaan. Er is weinig ruimte overgebleven voor grassen en kruiden. (Foto RBL 'De Dorschkamp')



Foto 3. De stakenfase. De boomhoogte is 10-20 m. Door het dichte, gesloten kronendak valt weinig licht op de grond. Hierdoor groeien er, naar verhouding, weinig planten onder de bomen. (Foto RBL 'De Dorschkamp')



Foto 4. De boomfase. De bomen zijn nu hoger dan 20 m. Het kronendak wordt steeds ijler en op de bosgrond gaan steeds meer planten groeien. (Foto RBL 'De Dorschkamp')



Foto 5. Aftakelingsfase. In deze fase sterven steeds meer bomen af en vallen om. In het kronendak ontstaan grote gaten en veel licht bereikt de bosbodem. Jonge bomen nemen de plaats in van oude. (Foto Henk Koop)

lingsfasen over grotere oppervlakten plaatsvinden naarmate het milieu onherbergzamer (Oldeman 1981), bijvoorbeeld het bostype voedselarmer is (Koop, 1981) (fig. 1). De eerste tot en met de vierde fase worden gerekend tot de dynamische periode met sterke groei, de vijfde en zesde tot de biostatische, met weinig groei.

De meeste cultuurvarianten van de natuurlijke successie vertonen de volgende afwijkingen. In een natuurlijk bos hebben verjongingseenheden zelden een grotere doorsnee dan 2 à 3 maal de boomhoogte, in een cultuurbos is dat meestal meer. In een cultuurbos worden, anders dan in een natuurbos, de dode stammen afgevoerd en mede hierdoor zijn de omstandigheden op een kapvlakte extremer dan op een kleine open plek in een natuurlijk bos.

De vegetatiekundige veranderingen, die zich in de reeks van fasen voordoen en die in belangrijke mate bepalend zijn voor het voorkomen van dieren, worden op hun beurt bepaald door de microklimatologische en bodemomstandigheden die in de verschillende bosstructuren bestaan. Vooral de extreme omstandigheden in de eerste fase komen in een cultuurbos vaker voor dan in een natuurlijk bos. Als in het cultuurbos de bomen omgezaagd en verwijderd worden, ondergaat een aantal standplaatsfactoren een grondige verandering. De hoeveelheid licht, die de door houtafvoer ontblote bodem bereikt, neemt sterker toe dan in bos waar het hout blijft liggen en, hoewel de maxima en minima meer uit elkaar komen te liggen, stijgt ook de gemiddelde tempe-



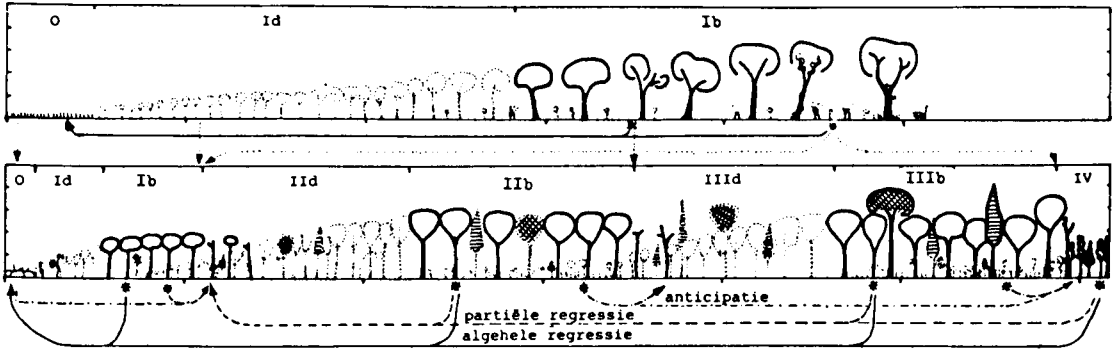


Fig. 1. Model voor de cyclus van de bosontwikkeling (sylvigenetische cyclus) in het vroegere be- weide bos en in de huidige bosreservaten. De laatste is mede gebaseerd op waarnemingen in het bosreservaat van Bialowieza (oostelijk Polen). Het proces van de bosontwikkeling kan worden verdeeld in successiestadia (Knapp, 1974), met ieder een dynamische groeiperiode (jonge fase, dichte fase, stakenfase of jonge boomfase) aangeduid met Id, IId, etc. en een periode met minimale groei (biostatische periode: boomfase eindigend met aftakelingsfase, Ib, IIb, etc.). Sterren vertegenwoordigen het ontstaan van een open plek door ontwortelingen of stambreuk (met een oude Franse bosbouwkundige term ook 'chablis' genaamd). In grote chablis kan algehele terug- gang naar het pionierstadium optreden (getrokken pijlen, regressie). In kleinere chablis treedt gedeeltelijke teruggang (partiële regressie) op naar de eigen dynamische groeiperiode of naar het voorafgaande stadium (onderbroken lijnen). Zijn er genoeg potentiële bomen en is de scha- de door omgevallen bomen niet te groot dan vindt een vooruitlopen (anticipatie) plaats naar een later successiestadium (streep-punt-lijnen). Overgangen van de vroegere cyclus van het be- weide bos naar de huidige cyclus zijn met gestippelde lijnen aangegeven.

Stadium I bestaat uit berk, ratelpopulier, eik en lijsterbes.

Stadium II bestaat uit beuk, haagbeuk, linde, fijnspar en eik.

Stadium III bestaat uit eik, fijnspar, linde met daaronder beuk, haagbeuk, fijnspar en linde.

Stadium IV bestaat uit hulst of taxus.

(Naar Koop, 1981)

ratuur van de lucht en de bovenste bodemlaag (Kratochvil & Gaisler, 1967; Leitinger- Micoletzky, 1940). Bovendien neemt, vergeleken met de oude opstand, het vochtge- halte van de bodem toe, omdat meer regenwater de grond kan bereiken (Bastiaens et al., 1980). Deze factoren zijn, naast de activiteiten van de bodemfauna, bepalend voor een versterkte afbraak van organisch materiaal, waardoor een belangrijke hoeveelheid plantenvoedingsstoffen òf ter beschikking komt (Houtzagers, 1956) òf uitspoelt (Bor- mann & Likens 1979).

Vlak na het verwijderen van de oude opstand is de bedekkingsgraad van de grond met planten nog tamelijk laag, zeker vergeleken met de weelderige plantengroei, die korte tijd later als gevolg van sterk veranderde groeiomstandigheden op gang komt. Vooral lichtminnende planten gaan de boventoon voeren in de soortenrijke vegetatie. Het dichtere plantendek doet, in combinatie met de sterkere luchtcirculatie en zon- bestraling, de verdamping stijgen.

Naarmate het aantal struiken en kleine bomen toeneemt en de bomen steeds groter worden, veranderen geleidelijk de microklimatologische omstandigheden. Minder

zonlicht bereikt de bodem, het vochtgehalte van de grond neemt af en de gemiddelde temperatuur daalt, terwijl de maxima en minima daarvan minder extreem worden. De soortenrijkdom aan planten en de bedekkingsgraad op de kaalkapvlakte nemen af naarmate de boomkronen naar elkaar toe uitgroeien en minder licht naar de bodem doorlaten. De dichte fase en de stakenfase zijn over het algemeen het soortenarmst, vooral als het om schaduwboomsoorten gaat (Koop, 1981; Thomas, 1979). In de boomfase worden de groeiomstandigheden weer gunstiger door verminderde concurrentie van de bomen onderling, de ruimere stand ervan en de geringere sluitingsgraad van de boomkronen (Kratochvil & Gaisler 1967, Thomas 1979). In deze fase vindt, na het wegvallen van een boom, het opvullen van het kronendak door naburige bomen steeds moeilijker plaats. De na de boomfase in het natuurbos voorkomende aftakelingsfase, vertoont de grootste structuurdiversiteit. De veranderingen in vegetatie en structuur worden in figuur 2 globaal weergegeven. In deze figuur is de kale fase weggelaten omdat deze vrijwel overeenkomt met de jonge fase, wat betreft leefomstandigheden.

Het is erg moeilijk voor deze reeks van fasen een tijdschaal aan te geven. De lengte van de verschillende fasen is erg variabel, al naar het bostype, het successiestadium of de grondsoort. De boomfase duurt naar verhouding meestal het langst. Illustratief is

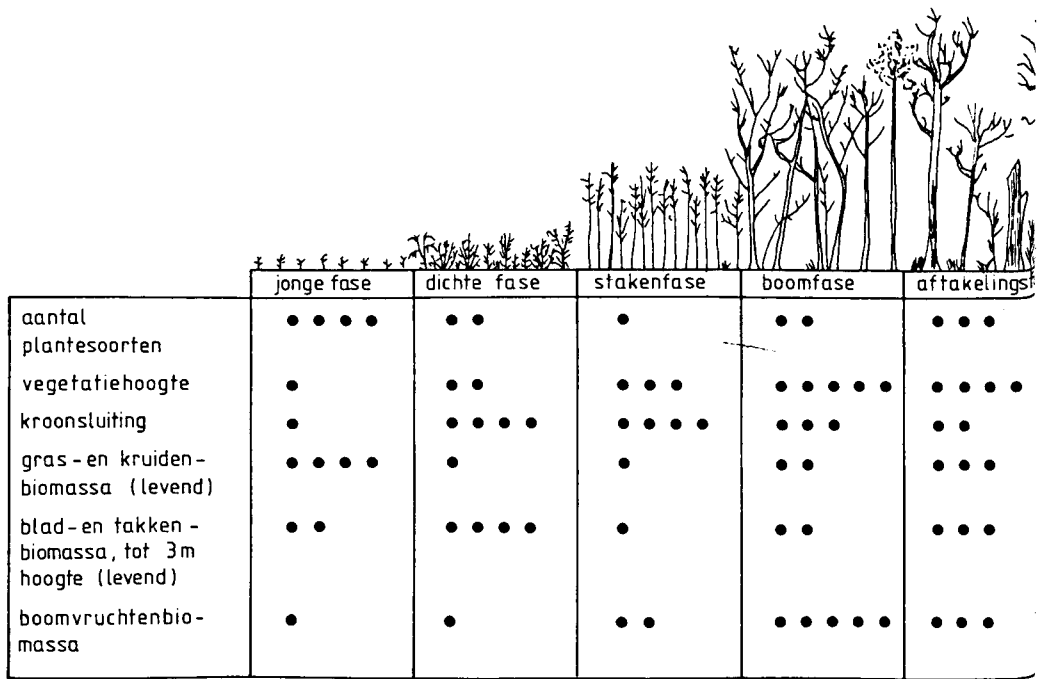


Fig. 2. Veranderingen van verschillende vegetatieaspecten in opeenvolgende bosontwikkelingsfasen. Per ontwikkelingsfase zijn een of meer stippen afgebeeld. Hoe meer stippen, des te meer plantesoorten, des te hoger de vegetatie, des te sterker de kroonsluiting of des te groter de biomassa. (Gewijzigd naar Thomas, 1979).

bladoppervlak (ha/ha)

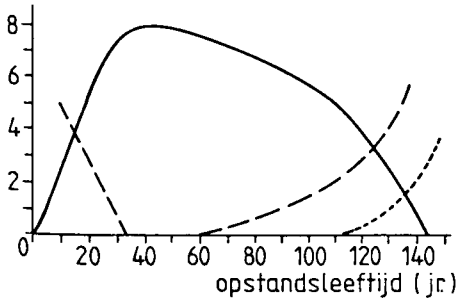


Fig. 3. Relatie tussen de opstandsleeftijd en de bladoppervlakte voor de verschillende etages in het bos. — = boomlaag; - - - = kruidlaag; ···· = struiklaag. (Naar Sukachev & Dylis, 1964)

ook figuur 3, waarin het bladoppervlak van zowel de boomlaag, de struiklaag als de kruidlaag in verband wordt gebracht met de opstandsleeftijd. Bij een gering bladoppervlak van de bomen kunnen struiken en kruiden zich sterk ontwikkelen, maar bij een groot oppervlak niet.

## 2.2 Niches van zoogdieren

De veranderingen die in de hiervoor beschreven bosontwikkeling plaatsvinden, zijn van fundamenteel belang voor het voorkomen en de dichtheid van zoogdieren. Zoals hierna te zien is, bleek het over het algemeen mogelijk dit in schematische tekeningen duidelijk te maken. Aangezien in de literatuur dit verband tussen bosontwikkeling en de aanwezigheid van zoogdieren slechts zelden expliciet gelegd is, is volstaan met het aangeven van vier ontwikkelingsfasen. De voor het overgrote deel Engelstalige literatuur hanteert vrijwel uitsluitend de begrippen 'plantation' (jonge fase), 'thicket' (dichte fase), 'polestand' (stakenfase) en 'timberstand' (boomfase). De aftakelingsfase komt vrijwel nergens in de literatuur voor. Vandaar dat in de tekeningen slechts de 4 eerste fasen zijn weergegeven. De sporadische onderzoeken waarbij een fijner onderscheid werd gemaakt, zoals dat van Kratochvil & Gaisler (1967), werden terwille van de vergelijkbaarheid vertaald naar vier fasen.

Om het voorkomen van de behandelde zoogdieren zo duidelijk mogelijk te laten uitkomen, is gekozen voor een indeling per fase in vijf graden (vakken). Hierbij duiden vijf zwarte vakken onder een transectschema op een uitgesproken voorkeur voor een bepaalde fase. Hoe minder vakken per ontwikkelingsfase zwart zijn, des te minder belangstelling heeft het dier ervoor. Komt een dier zelden of nooit voor in een bepaalde ontwikkelingsfase, dan is dit met stippen aangegeven, in plaats van met één geheel zwarte balk.

Onder 'voorkomen' worden verschillende activiteiten samengevat, namelijk rusten, foerageren, schuilen, trekken en dergelijke. Het klimmen of vliegen van bepaalde

soorten is in de tekeningen aangegeven door middel van streepjeslijnen. Hierbij kan nog onderscheid gemaakt worden naar soorten die veelvuldig klimmen en soorten die wel kunnen klimmen maar het sporadisch doen. Dit laatste is aangegeven door de streepjeslijn in één enkele boom te trekken, variërend naar de hoogte die het dier meestal bereikt. Gaat het om zeer natte biotopen, zoals bij dwergmuis, noordse woelmuis en bever, dan is dat aangegeven door middel van 'golfjes' onder de tekening. Voor de argumentatie en voor gegevens die niet in de tekening verwerkt konden worden, wordt verwezen naar het tekstgedeelte over het betreffende dier in hoofdstuk 6.

De behandelde zoogdieren zijn in drie groepen verdeeld, namelijk:

I Landgebonden dieren

II Watergebonden dieren

III Vliegende dieren

Groep I werd verder opgesplitst in vijf groepen, te weten in dieren met:

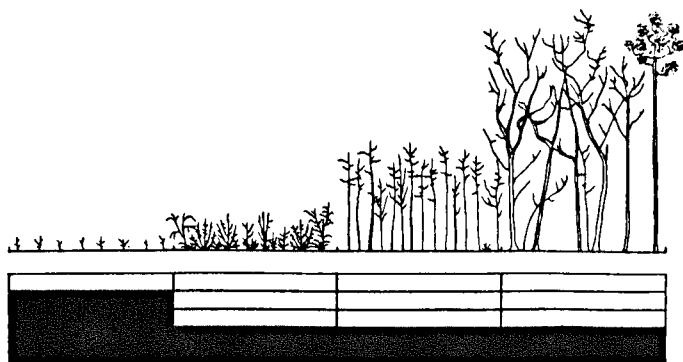
- Ia voorkeur voor de jonge fase,
- Ib voorkeur voor de jonge en de dichte fase,
- Ic voorkeur voor de dichte fase,
- Id voorkeur voor de boomfase,
- Ie weinig of onbekende voorkeur.

Zijn in een bepaalde fase twee of meer zwarte vakken meer aanwezig dan in de naast liggende fase, dan vindt indeling plaats in groep Ia, Ic of Id. In groep Ib blijken de jonge en dichte fase samen duidelijk af te steken tegen de andere fasen.

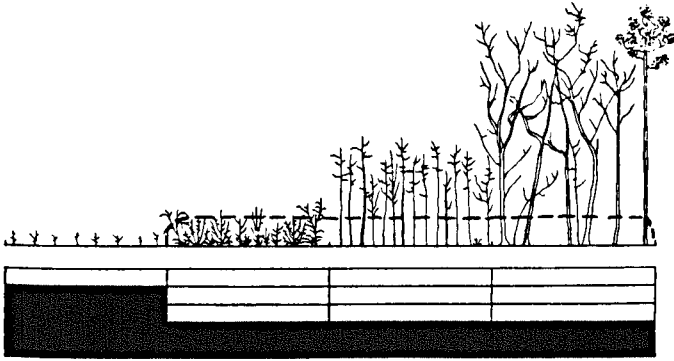
Zoals zal blijken, is er geen zoogdier dat een uitgesproken voorkeur heeft voor alleen de stakenfase. De meest daarin geïnteresseerde is de bever, die ook belangstelling heeft voor andere fasen.

I Landgebonden dieren

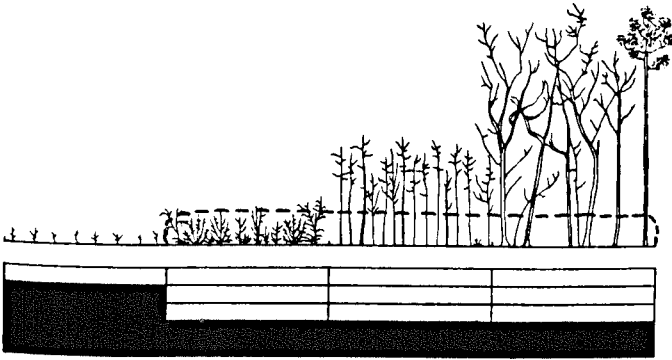
*Ia. Dieren met een duidelijke voorkeur voor de jonge fase*



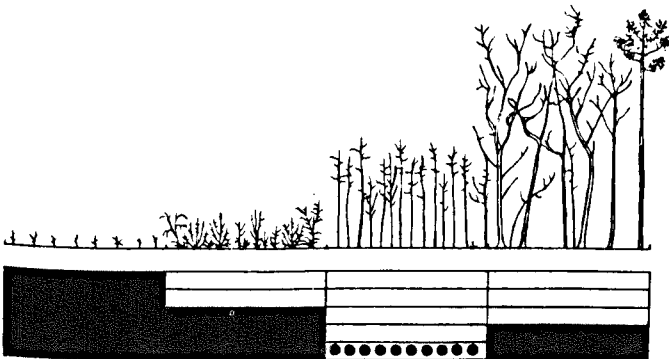
**Mol (*Talpa europaea*).** Er zijn geen directe gegevens van bekend. Afgeleid uit het voorkomen van zijn hoofdvoedsel, regenwormen (*Lumbricidae*).



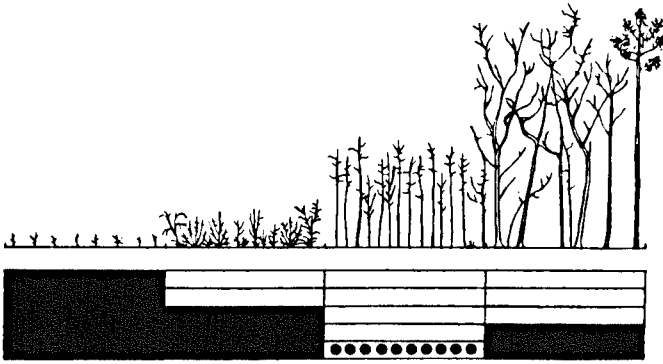
**Dwergspitsmuis (*Sorex minutus*).** Volgens Wolk & Wolk (1982) komt dit dier bij voorkeur voor in de jonge fase. Ook Wammes (1979) vond hem weinig in opgaand bos.



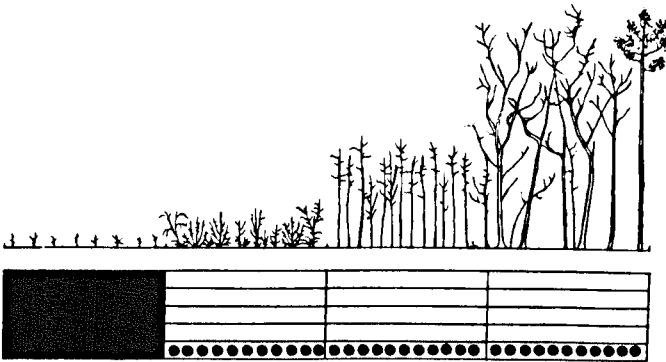
**Bospitsmuis (*Sorex araneus*).** Gebaseerd op gegevens van Kratochvil & Gaisler (1967). Bospitsmuizen hebben een duidelijke voorkeur voor open plekken in het bos.



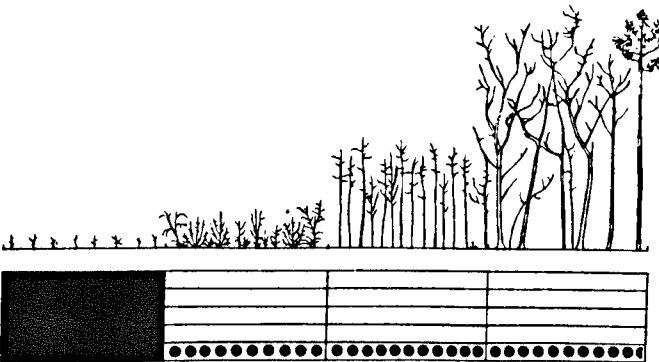
**Haas (*Lepus europaeus*).** Er zijn geen directe gegevens bekend. Afgeleid uit zijn voedselvoorkeur: grassen, kruiden. De haas kan als inheems beschouwd worden (dr. S. Broekhuizen, mond. med.). Hij komt echter weinig in bossen voor, maar waarschijnlijk meer bij afwezigheid van konijnen.



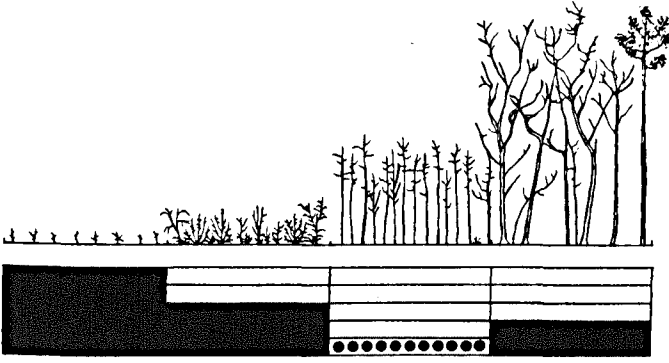
**Konijn** (*Oryctolagus cuniculus*). Afgeleid uit zijn voorkomen en voedselkeuze, die ongeveer gelijk zijn aan die van de haas.



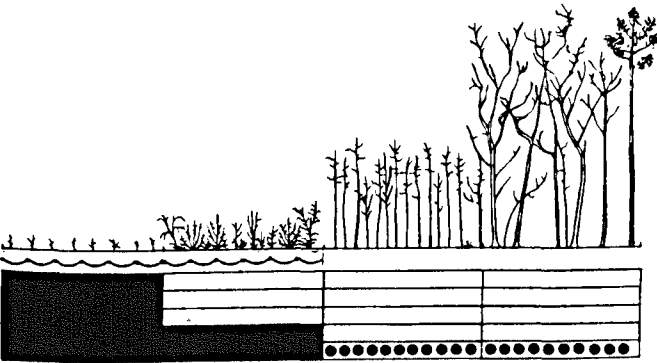
**Veldmuis** (*Microtus arvalis*). De veldmuis is een bosvreemd dier en heeft een zeer sterke voorkeur voor open terrein.



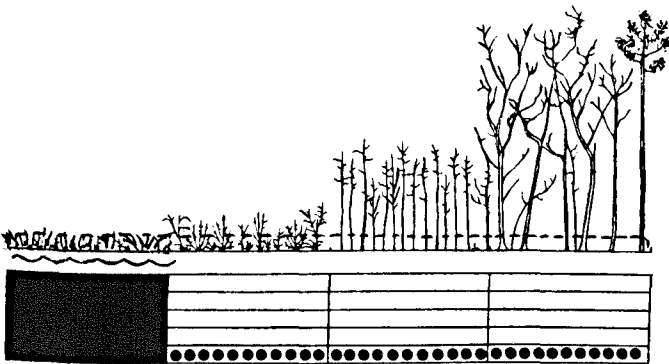
**Aardmuis** (*Microtus agrestis*). De aardmuis is een bosvreemd dier en heeft een zeer sterke voorkeur voor open terrein.



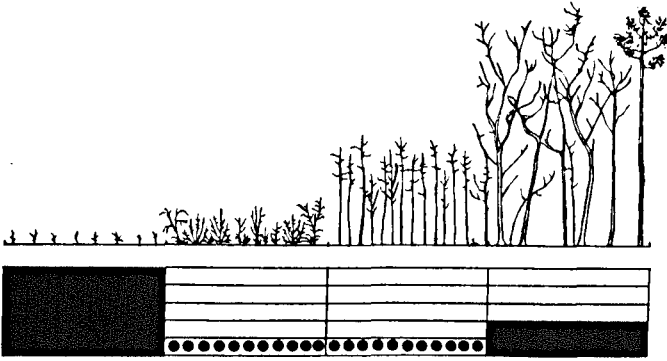
**Ondergrondse woelmuis (*Pitymys subterraneus*).** Gebaseerd op gegevens van Kratochvil & Gaisler (1967). Deze woelmuis houdt van open, ruig begroeide, plaatsen.



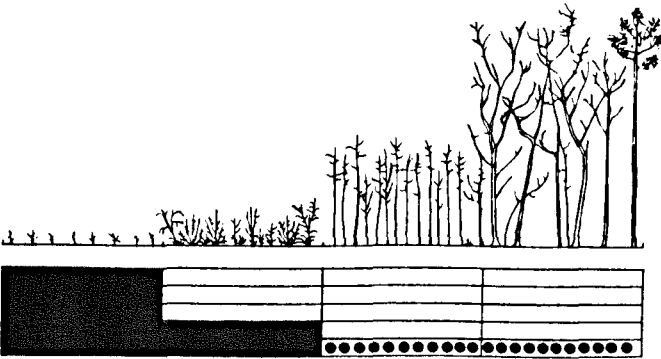
**Noordse woelmuis (*Microtus oeconomus*).** Zeer sterk gebonden aan natte biotopen, die open of met struiken begroeid zijn.



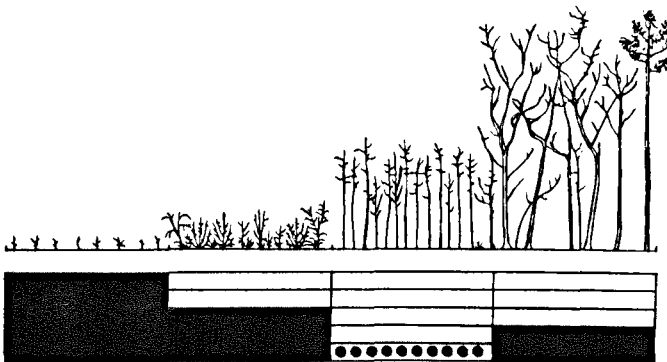
**Dwergmuis (*Micromys minutus*).** Bij voorkeur in riet- en zeggevegetaties, minder graag in hoge grasvegetaties op drogere plaatsen.



**Wolf (*Canis lupus*).** Gebaseerd op zijn voedselkeuze (vooral hertachtigen) en zijn jachttechniek. Wolven hebben ruimte nodig om te hollen en hun prooi in het oog te houden. Ze volgen daarom open bosstructuren, zoals kaalkap- en brandvlakten, meer- en zeeoeveren en wissels van grote herten.

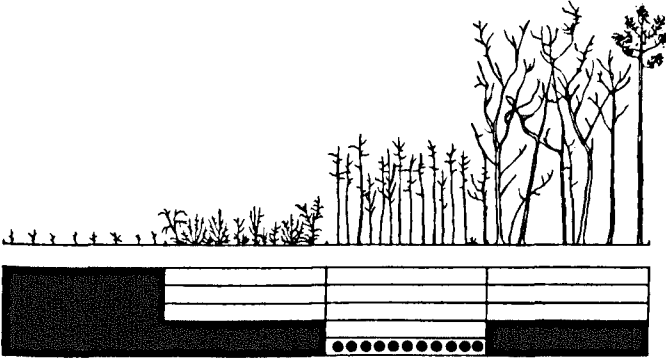


**Wezel (*Mustela nivalis*).** Gebaseerd op gegevens over zijn voorkomen en het voorkomen van zijn prooi, kleine knaagdieren (vooral woelmuizen), waarop hij gespecialiseerd is.



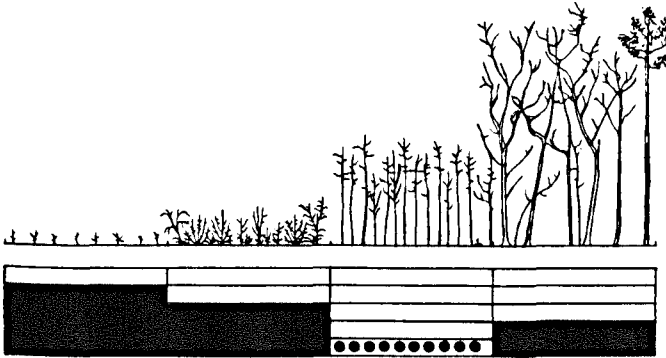
**Bostarpan (*Equus przewalskii*).** Gebaseerd op voedselkeuze.



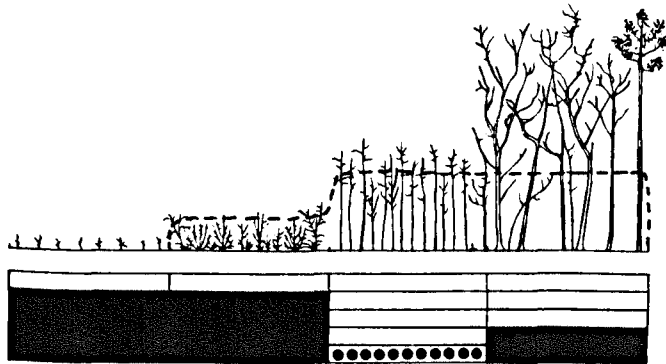


**Oeros (*Bos primigenius*).** Gebaseerd op voedselkeuze.

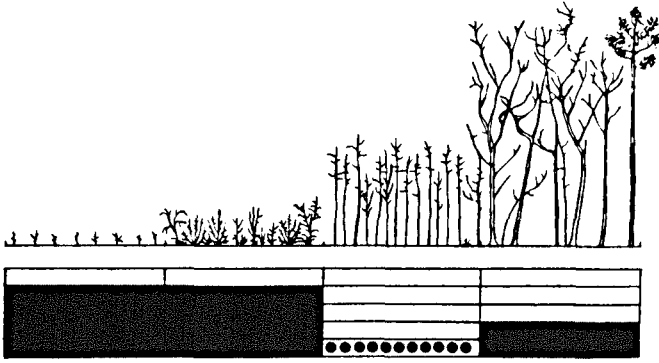
*Ib. Dieren met een duidelijke voorkeur voor de jonge en de dichte fase*



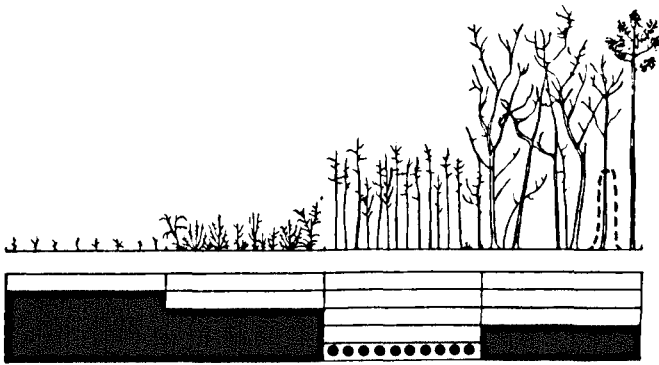
**Egel (*Erinaceus europaeus*).** Weinig gegevens van bekend. Er zijn enkele aanwijzingen van Morris (1970) en Herter (1938).



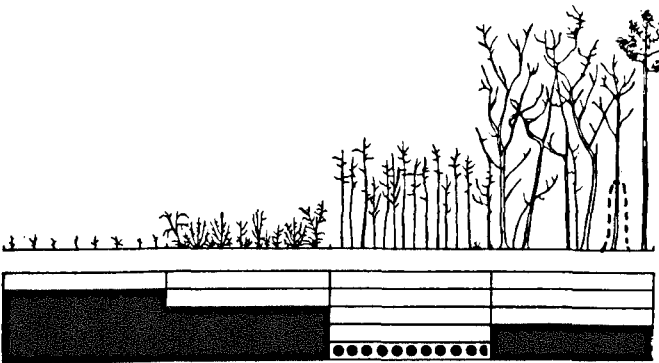
**Eikelmuis (*Eliomys quercinus*).** Weinig gegevens van bekend. Gebaseerd op Kratochvil (1967).



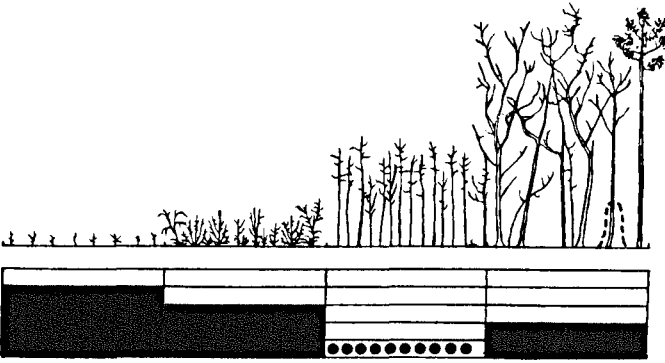
**Vos (*Vulpes vulpes*).** Voornamelijk gebaseerd op voedselkeuze (kleine knaagdieren en haasachtigen). Het hol ligt bij voorkeur in oud bos.



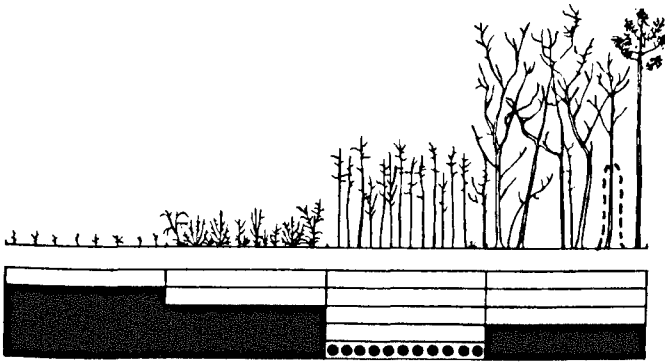
**Das (*Meles meles*).** Gebaseerd op voedselkeuze. Gegevens over dassen zijn vrijwel uitsluitend afkomstig uit landbouw- en veeteeltgebieden en nauwelijks uit bossen.



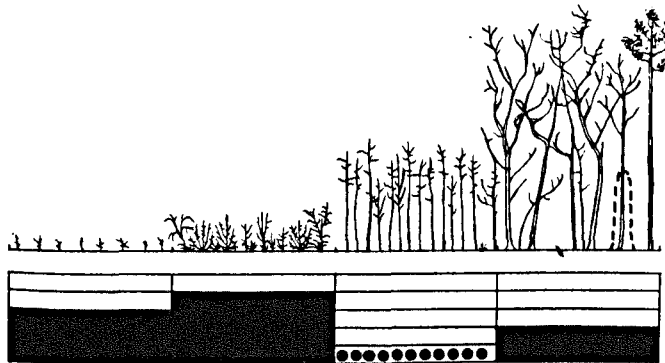
**Hermelijn (*Mustela erminea*).** Gebaseerd op gegevens over voorkomen en voedselkeuze.



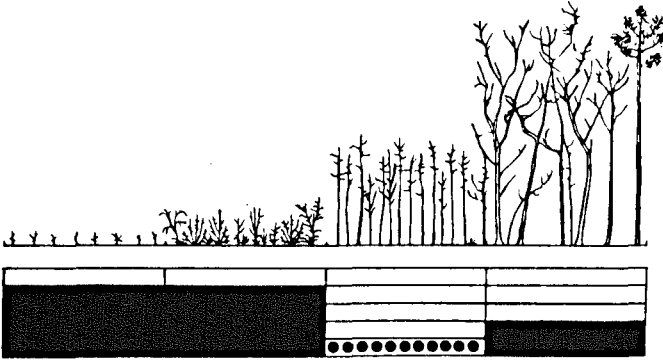
**Bunzing** (*Putorius putorius*). Er is weinig bekend over bunzings in bossen. Voornamelijk gebaseerd op Gautschi (1983).



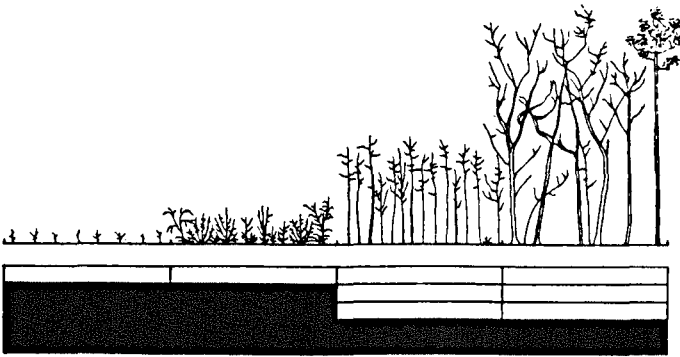
**Wilde kat** (*Felis silvestris*). Gebaseerd op gegevens over voorkomen en voedselkeuze.



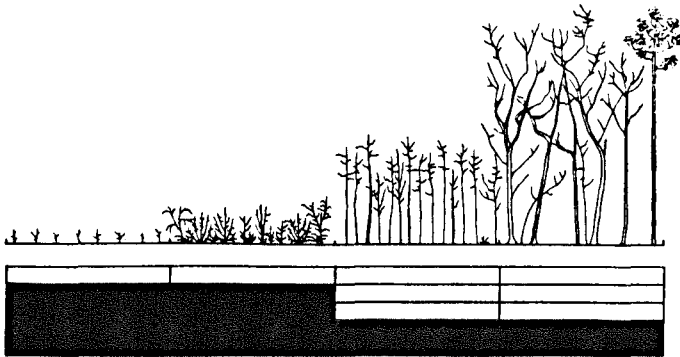
**Los** (*Lynx lynx*). Gebaseerd op zijn voedselkeuze, zijn jachtroutes en -methoden.



**Ree** (*Capreolus capreolus*). Gebaseerd op zijn voedselkeuze en gegevens over voorkomen.

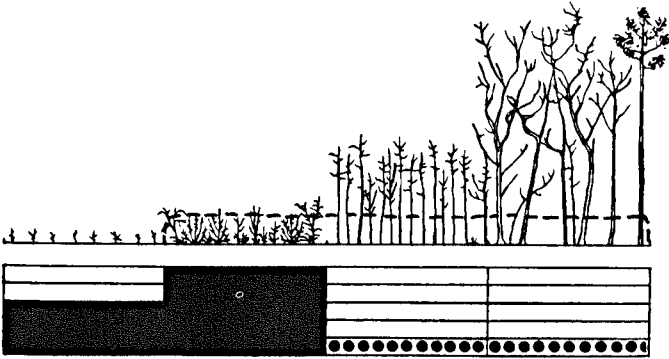


**Edelhert** (*Cervus elaphus*). Gebaseerd op zijn voedselkeuze en gegevens over voorkomen.

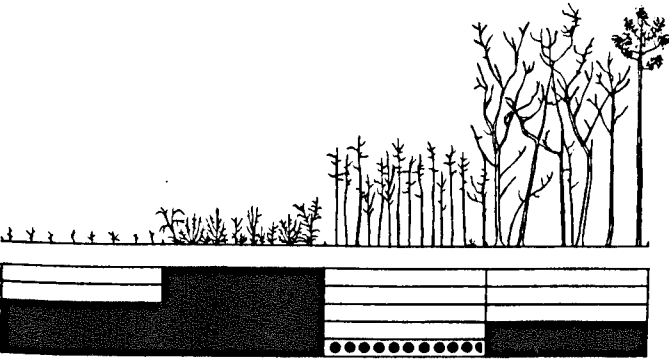


**Wisent** (*Bison bonasus*). Gebaseerd op gegevens van Borowski & Kossak (1972).

Ic. Dieren met een duidelijke voorkeur voor de dichte fase

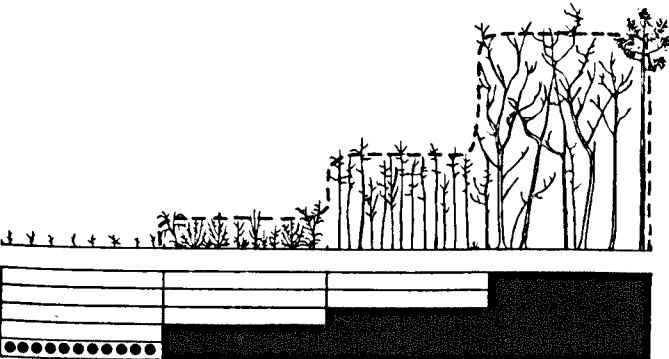


**Hazelmuis** (*Muscardinus avellanarius*). Gebaseerd op gegevens over voorkomen. De hazelmuis is sterk gebonden aan het struikgewasstadium. Wat betreft de nicheverdeling bij slaapmuizen kan nog gezegd worden dat de, elders in Europa voorkomende, relmuis (*Glis glis*) een duidelijke voorkeur heeft voor de boomfase (Kratochvil, 1967).

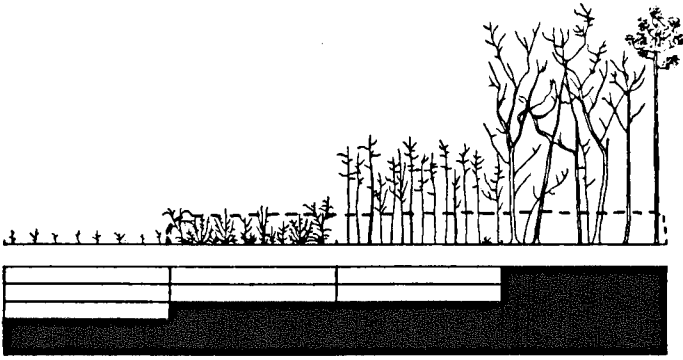


**Eland** (*Alces alces*). Gebaseerd op voedselvoorkeur en voorkomen.

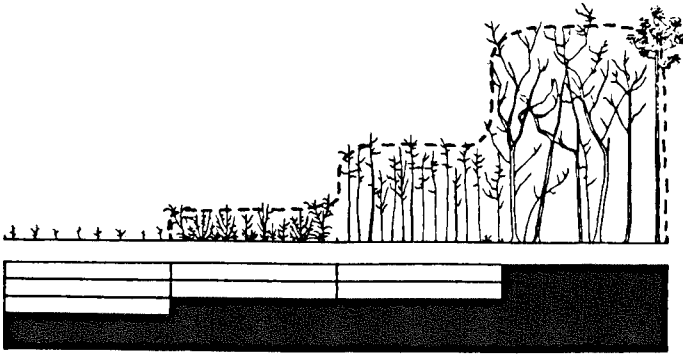
Id. Dieren met een duidelijke voorkeur voor de boomfase



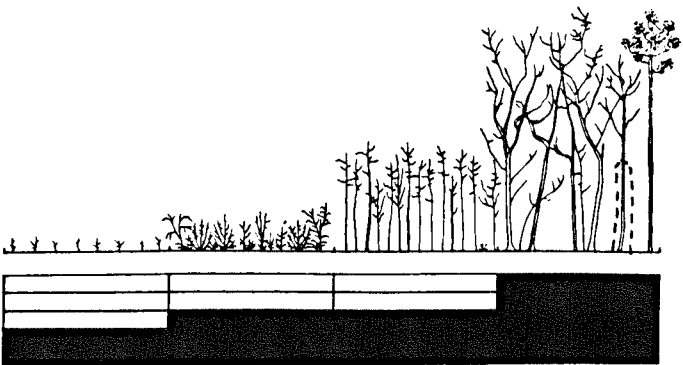
**Eekhoorn** (*Sciurus vulgaris*). Gebaseerd op voedselkeuze en voorkomen.



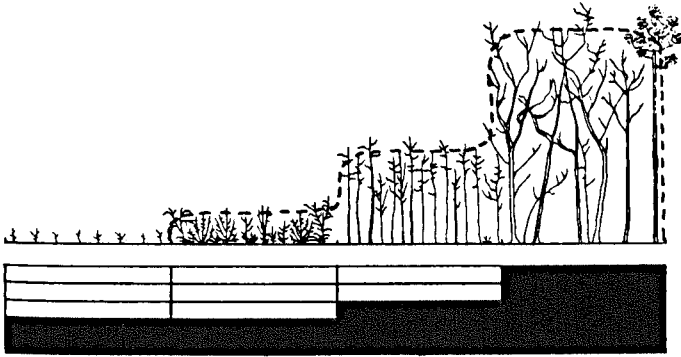
**Rosse woelmuis** (*Clethrionomys glareolus*). Voornamelijk gebaseerd op de gegevens van Kratochvil & Gaisler (1967). Ook Hansson (1978) en Wammes (1979) komen tot de conclusie dat deze soort een duidelijke voorkeur heeft voor gesloten opgaand bos.



**Grote bosmuis** (*Apodemus flavicollis*). Gebaseerd op voedselkeus en voorkomen.

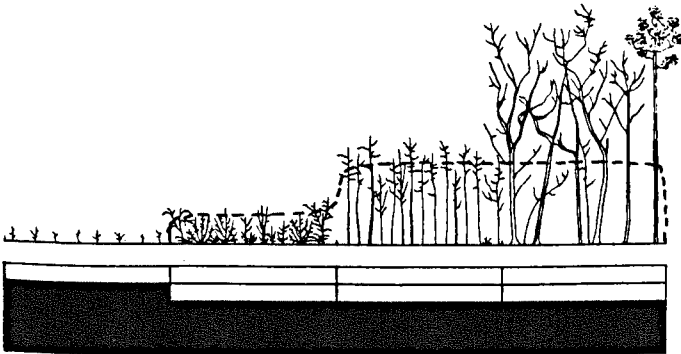


**Bruine beer** (*Ursus arctos*). Er is weinig bekend over voorkomen van beren in bossen. Voornamelijk gebaseerd op Elgmork (1978).

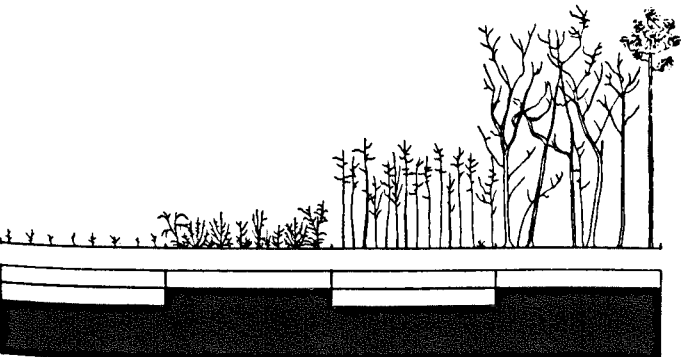


**Boommarter** (*Martes martes*). Gebaseerd op voedselkeuze en voorkomen. Deze is sterk afhankelijk voor boomholten voor bewoning.

*1e. Dieren met weinig of onbekende voorkeur*

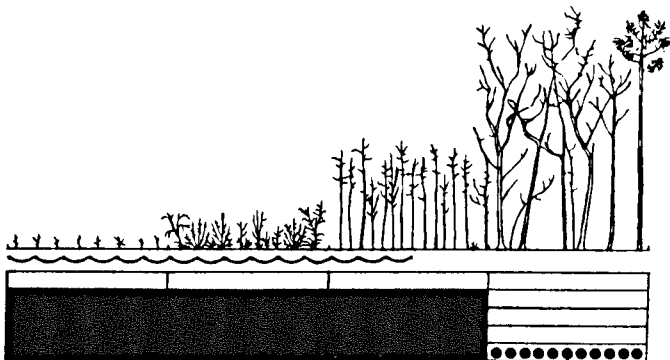


**Bosmuis** (*Apodemus sylvaticus*). Bosmuizen hebben niet alleen weinig voorkeur voor een bepaald bostype, maar evenmin voor een bepaalde bosstructuur. Waarschijnlijk hebben ze een lichte voorkeur voor open terrein (Hansson, 1978).



**Wild zwijn** (*Sus scrofa*). Gegevens over verspreiding van wilde zwijnen in het bos zijn zeer schaars. Vast staat echter dat ze dicht struikgewas en dergelijke benutten om zich in terug te trekken. Boomzaden, vooral aanwezig in de boomfase, zijn, met name in mastjaren, een belangrijk zwijnenvoedsel.

## II Watergebonden dieren



**Bever** (*Castor fiber*). De bever is het enige zoogdier voor wie ook de stakenfase interessant is. Gebaseerd op voedselkeuze (boombast, takken, kruiden).

De overige watergebonden dieren zijn:

- **Otter** (*Lutra lutra*),
- **Woelrat** (*Arvicola terrestris*),
- **Waterspitsmuis** (*Neomys fodiens*).

Van deze drie soorten is moeilijk aan te geven hoe het verband ligt met de structuur van het bos. Wat betreft de otter zijn feitelijk geen gegevens over otterpopulaties in bossen bekend. Evenmin is bekend hoe de visrijkdom is van wateren die de verschillende bosontwikkelingsfasen doorsnijden. Van de otter is alleen bekend dat hij ruigbegroeide oevers met struikgewas preferereert.

Van de woelrat en de waterspitsmuis is bekend dat ze, op enkele uitzonderingen na, uitsluitend bij het water worden gesignaleerd. Van beide is bekend dat ze grote voorkeur hebben voor een dichte oevervegetatie.

## III Vliegende dieren

Tot deze groep behoren alleen de vleermuizen. Hoewel er al veel onderzoek aan vleermuizen is gedaan, is men pas sinds kort met de bestudering van boombewonende en in het bos levende vleermuizen begonnen. Van de 19 soorten vleermuizen die in Nederland voorkomen, is slechts een gering deel regelmatig tot uitsluitend boombewonend. Voûte (1983) noemt als vleermuizen die van boomholten gebruik maken, grootvleermuis (*Plecotus auritus*), watervleermuis (*Myotis daubentonii*), franjestaart (*Myotis nattereri*), Bechsteins vleermuis (*Myotis bechsteinii*), dwergvleermuis (*Pipistrellus pipistrellus*), rosse vleermuis (*Nyctalus noctula*), bosvleermuis (*Nyctalus leisleri*) en Nathusius' dwergvleermuis (*Pipistrellus natusii*). De laatste drie soorten zijn zowel 's zomers als 's winters op holle bomen aangewezen. Deze winterbomen moeten dik zijn om voldoende isolatie tegen de kou te kunnen bieden. Volgens Voûte



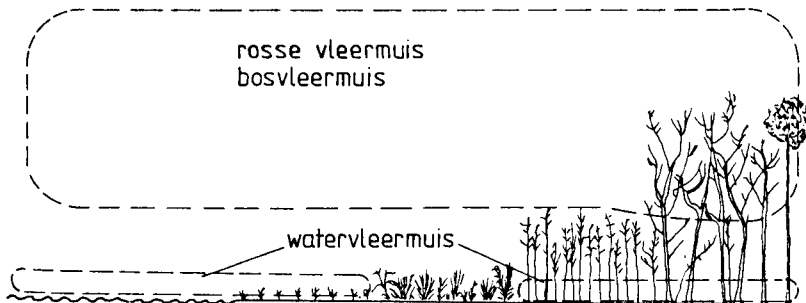


Fig. 4. Voorkeur van verschillende vleermuissoorten voor bepaalde bosontwikkelingsfasen. Getekend naar gegevens van Helmer (1982) en Nyholm (1965).

(mond. med.) moet de wanddikte van de boomholte minstens 20 cm bedragen.

Over de verspreiding van vleermuizen in het bos is voorlopig nog weinig te zeggen. Dat er verband bestaat tussen bosstructuur en in het bos jagende vleermuizen staat echter wel vast. Nyholm (1965) vond dat het jachtterrein van de watervleermuis in het bos gedurende het hele seizoen en ook vaak in volgende jaren een specifieke, constante vorm had. Dit werd waarschijnlijk beïnvloed door de topografie van het terrein, de



Foto 5. Boomholte in een beuk. Na beschadiging is door rotting een holte ontstaan, die van nut is voor vele diersoorten, bijvoorbeeld boombewonende vleermuizen als rosse vleermuis en bosvleermuis. (Foto RIN)

dichtheid van de bomen en de rijkdom aan bepaalde insecten. Dat er een bepaalde nicheverdeling bestaat wat betreft vlieghoogte, is ook waarschijnlijk. De watervleermuis vliegt zelden hoger dan 3 m, terwijl de rosse vleermuis en de bosvleermuis hoog tussen de bomen en meestal zelfs boven de bomen vliegen.

Misschien moeten deze twee jachtterreinen als uitersten van de nicheverdeling gezien worden, met daartussen plaats voor andere soorten. Vermoedelijk heeft deze verdeling ook te maken met bepaalde insectesoorten en met de vliegtechniek van de verschillende vleermuissoorten. Vliegers met een trage vleugelslag zullen meer ruimte nodig hebben dan snelle wendbare vliegers.

De boomfase en de aftakelingsfase zijn voor alle boombewonende vleermuizen belangrijk, omdat daar de meeste boomholten voorkomen.

### 2.3 Bespreking van de bevindingen

Zoals uit het voorgaande duidelijk zal zijn geworden en in figuur 5 nog eens kort samengevat is, blijkt dat voor de landgebonden zoogdieren (groep I) de eerste twee fasen van de bosontwikkeling het allerbelangrijkst zijn. De meeste soorten hebben daar hun voorkeursgebied liggen. De stakenfase is het minst interessant en de boomfase ligt daar tussenin. Voor het merendeel van de zoogdieren vormt het opgaande bos geen interessante situatie. Dit is niet verwonderlijk, aangezien deze dieren 'bodembegonnen' zijn en direct afhankelijk van wat er vlak boven en onder het bodemoppervlak aan voedsel te vinden is. Zelfs dieren als de eekhoorn, de grote bosmuis en de boomarter, die prima aangepast zijn aan het boomleven, zoeken het grootste deel van hun voedsel op de grond. Afgezien van de vleermuizen, die aan het luchtleven zijn aangepast, zijn er in Europa eigenlijk geen zoogdieren die continu in bomen leven zoals in de tropen met vele soorten apen, knaagdieren en buideldieren het geval is.

Ook de boomzaden etende vliegende eekhoorn uit Noord-Europa (*Pteromys volans*) is een dier dat geregeld, zij het wat moeilijk lopend, op de grond te vinden is. De winterperiode brengt hij slapend door (Van den Brink, 1978).

De oorzaak voor dit geringe aanwezig zijn van zoogdieren in 'boomniches' moet voor ons klimaatgebied misschien gezocht worden in de, gedurende het jaar, sterk wisselende beschutting in de boomkronen en de eveneens daar zeer wisselende hoeveelheden voedsel, in de vorm van bladeren en vruchten. Ook in vergelijkbare gebieden in Noord-Amerika en het oostelijk deel van Siberië worden boomniches door zoogdieren weinig bezet. Om het voorbeeld van de vliegende eekhoorns door te trekken, is het interessant om te zien dat daarvan in oostelijk deel van Siberië één soort voorkomt (Walker 1968) en in Noord-Amerika twee (Burt & Grossenheider, 1976). Mogelijkerwijs hebben vooral vogels in dergelijke gebieden bezit genomen van vacante boomniches.

Zoals al in paragraaf 2.1 bij de bossuccessie gezegd is, bevindt de grootste hoeveelheid plantaardig voedsel voor de besproken zoogdieren zich in de jonge fase (gras en kruiden) en in de dichte fase (takken en bladeren). Dieren die dit plantaardige voedsel gebruiken zullen vooral in deze fasen huizen en er zal daar dus een grote dichtheid van aanwezig zijn. Evenzo zullen de predatoren van deze dieren daar present zijn, aange-

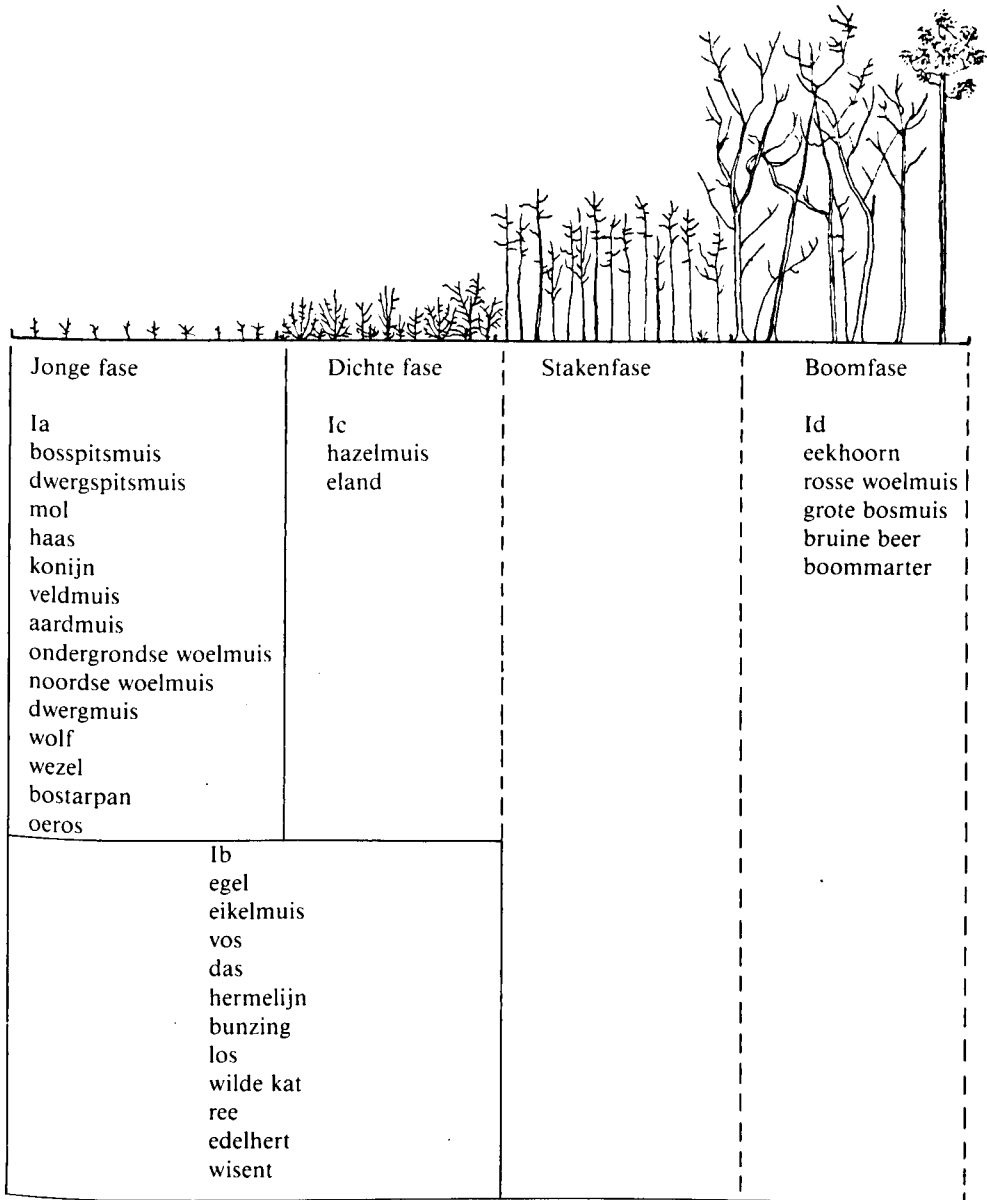


Fig. 5. Landgebonden zoogdieren, gerangschikt naar voorkeur voor bosontwikkelingsfasen.

zien er ook voor hén het meeste voedsel te vinden is. De door het hoger worden van de bomen veranderende gras-, kruiden- en bladproductie zal, via de veranderende dichtheid van planteneters, ook z'n invloed hebben op het aantal predatoren.

Naast de plantaardige produktie bestaat er nog een andere belangrijke bron van basisvoedsel en wel de micro-organismen, insecten, wormen e.d. Dit dierlijke voedsel,

dat bepalend is voor het voorkomen van vele diersoorten zoals mollen, spitsmuizen en egels, wordt ook weer gedeeltelijk bepaald door de plantaardige productiepatronen. Niet alleen de productie aan plantaardig materiaal is op kapvlaktes het grootst, ook de bodemfauna bevindt zich daar op een hoger niveau. Huhta (1976) vond, dat na kaalkap de totale biomassa van bodemorganismen toenam en na een aantal jaren weer afnam tot het oorspronkelijke niveau. Het grootste deel van de biomassa van de bodemfauna wordt gevormd door regenwormen (Lumbricidae), maar de vergroting van het aantal en de massa van regenwormen houdt wat minder lang aan dan dat van het totaal aan grondbewonende organismen. Oorzaak van deze veranderingen in de bodemfauna zijn waarschijnlijk de gunstiger omstandigheden voor de afbraak van organisch materiaal (zie paragraaf 2.1).

Hetzelfde effect op de bodemfauna kan geconstateerd worden na dunning van het bos (Bornebusch, 1932), zij het in minder sterke mate.

Leitinger-Micoletzky (1940) onderzocht de populaties van kleine op de bodem en in de kruidlaag levende organismen als insecten, slakken, spinnen e.d. Zij deed dit in zes opeenvolgende bosontwikkelingsfasen, in leeftijd variërend van 0-35 jaar. Hoewel het onderzoek dus helaas slechts tot en met de stakenfase liep, konden toch interessante conclusies getrokken worden. Ook zij vond namelijk dat de soorten en individuenrijkdom het grootst was in de jonge en dichte fase en sterk afnam naarmate de bomen in de stakenfase kwamen. Gezien het feit dat de groeiomstandigheden voor grassen en kruiden gunstiger worden naarmate de boomfase zich verder ontwikkelt (zie fig. 2), mag verwacht worden dat ook voor insecten, slakken e.d. de leefomstandigheden wat beter worden, hoewel voor deze dieren in de literatuur nauwelijks gegevens over een dergelijke ontwikkeling gevonden werden. Waarschijnlijk bevestigt het artikel van Bink (1982) deze trend voor wat betreft de soortenrijkdom aan insecten. Een dergelijke trend werd ook gevonden voor kleine zoogdieren als muizen, woelmuizen en spitsmuizen, te weten bij de onderzoeken van Grodzinski (1959), van Kratochvil & Gaisler (1967) en van Wolk & Wolk (1982).

Grodzinski kon nog slechts een hypothetische ontwikkeling aangeven (fig. 6) voor

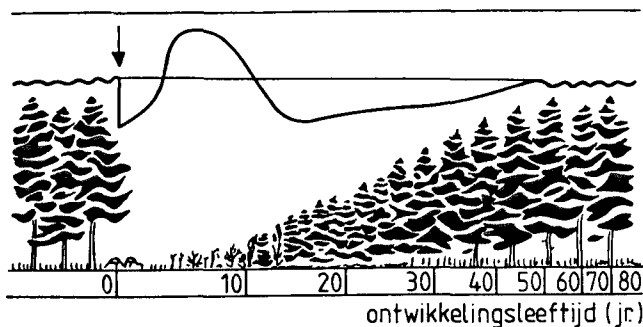


Fig. 6. Tendensen van de dichtheidsverandering van kleine zoogdieren in relatie tot de ontwikkelingsfasen van een naaldbos (Naar Grodzinski, 1959). Hypothetische curve.

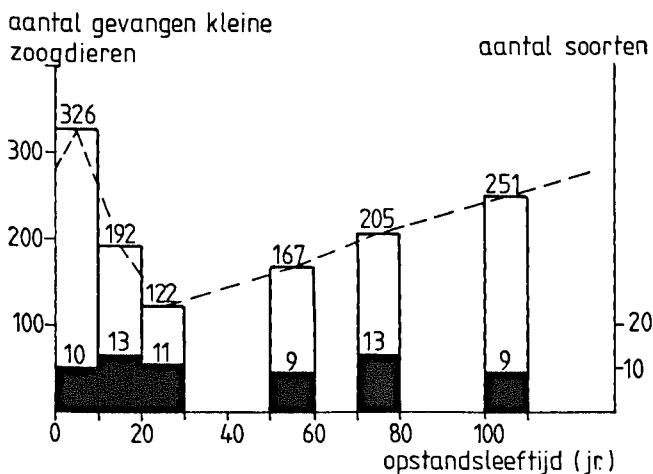


Fig. 7. Veranderingen in dichtheden van kleine zoogdieren in relatie tot de ontwikkeling van een *Sorbetto-Picetum*-naaldbos. De witte blokken geven het aantal gevangen dieren, de zwarte het aantal soorten. (Vrij naar Kratochvil & Gaisler, 1967)

populaties van kleine zoogdieren in een steeds dichter en hoger wordend bos, gedeeltelijk gebaseerd op vangstgegevens. De andere auteurs staaften dit tevens met cijfers.

Kratochvil & Gaisler hanteerden bij hun onderzoek zes opeenvolgende ontwikkelingsfasen van kaalkapterrein (0-10 jaar oud) tot oud bos (100-110 jaar oud) en konden ook nog een vergelijking maken met een daar in de buurt aanwezig oerbos. Uiteindelijk verkregen ze grote vangstaantallen en konden, hoewel enkele leeftijdsgroepen van het bos ontbraken, daarmee de vermoedens van Grodzinski bevestigen (fig. 7).

In tegenstelling tot de vangstaantallen, die een duidelijke trend vertonen, kon voor de relatie tussen bosontwikkelingsfase en soortenaantal geen duidelijk beeld verkregen worden. Uit onderzoek van Wolk & Wolk (1982) in Bialowieza kwam wél een duidelijke trend naar voren. In de eerste perioden (met het hoogtepunt van 11 tot 14 jr.) kwamen daar meer soorten voor dan in het oudere opgaande bos, namelijk 9 tegenover 4. Uit de genoemde onderzoeken bleek dat de grote vangstaantallen in de beginfase van het bos vooral op naam kwamen van typische begeleiders van open terreinen, zoals dwerg- en bosspitsmuizen, ondergrondse woelmuis, veldmuis en aardmuis. In opgaand bos waren het met name rosse woelmuis en grote bosmuis. Soorten van open terrein bleken ook in oud bos aanwezig te zijn, echter in geringe aantallen. Evenzo kwamen soorten die typisch zijn voor oud bos ook voor in de eerste fasen, eveneens in geringe aantallen. De indicatorwaarde van deze kleine zoogdieren voor een bepaalde bosstructuur ligt dan ook niet zozeer in het voorkomen van dat dier, maar eerder in zijn frequentie ter plaatse, vergeleken met andere plaatsen. Het voorkomen van een diersoort met een duidelijke voorkeur voor een bepaalde bosstructuur maakt het echter zeer waarschijnlijk met een dergelijke structuur te maken te hebben. Zo wijst bijvoorbeeld de ondergrondse woelmuis op ruig begroeide kaalslag en de hazelmuis op

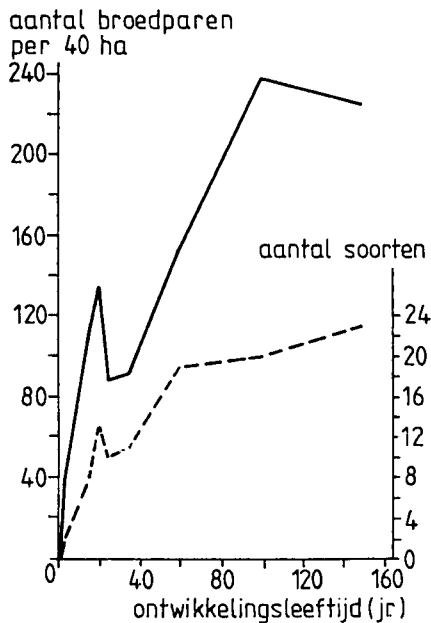


Fig. 8. Veranderingen in dichtheid en soortenaantal van broedvogels met voortgaande bosontwikkeling. De getrokken lijn geeft het aantal broedparen, de gebroken lijn het aantal soorten. (Naar Johnston & Odum, 1956)

struikgewas. Wat dat betreft ligt het bij indicatorplanten veel duidelijker, terwijl ze bovendien stil staan. Dieren daarentegen zijn mobiel en kunnen zich tijdelijk ophouden in terrein dat niet hun voorkeur heeft. Incidentele vangsten zijn dus niet indicatief.

Eenzelfde trend als hiervóór is aangegeven voor kleine zoogdieren, kon door Johnston & Odum (1956) voor vogels in Noord-Amerika aangetoond worden (fig. 8). Na kaalkap stijgt ook hier de dichtheid en het aantal soorten vrij-snel tot een hoogtepunt, om daarna weer snel af te nemen. Na een dieptepunt bereikt te hebben stijgen ze vervolgens langzaam. Betreft het vochtige, voedselrijke bossen, dan stijgt zowel de dichtheid als het soortenaantal later weer boven de piek in het begin uit. Gaat het om droge, voedselarme bossen, dan blijven ze steeds beneden die piek. Dat vogels vaak in opgaand bos in grotere dichtheden en met meer soorten aanwezig kunnen zijn, is waarschijnlijk te verklaren uit het feit dat ze zowel op de grond als op boomstammen en in boomkronen hun voedsel kunnen zoeken, in tegenstelling tot zoogdieren in de gematigde streken, die dat vrijwel alleen op de grond doen.

Het is interessant om te zien dat niet alleen bij kleine zoogdieren, maar ook bij vogels in het begin van de bosontwikkeling een, enkele jaren durende, piek in de populatiedichtheid en voor vogels ook in het aantal soorten optreedt. Kennelijk ontwikkelen zich gedurende korte tijd zeer gunstige leefomstandigheden, die een stijging in aantallen en soorten tot gevolg hebben. Bij nader inzien gaat het hier om een situatie waarbij de jonge fase bezig is over te gaan naar de dichte fase. Er ontstaat voor korte tijd een

mozaïek van jonge en dichte fasen, oftewel een 'bosrandeffect'. Deze 'fase' creëert dus zeer vele snel voorbijgaande niches. In die situatie is er kennelijk zo'n gunstige combinatie van voedsel (gras, kruiden, insecten, slakken e.d.) en schuil- en broedgelegenheid, dat het een tijdelijke, sterke vergroting van het aantal dieren en aantal soorten mogelijk maakt. Vooral soorten die meerdere eisen stellen aan hun biotoop, wat betreft voedsel en dekking, zullen door deze randeffecten bevoordeeld worden. In dit verband kan men zich afvragen in hoeverre de gegevens over het voorkomen van dieren in cultuurbossen over te dragen zijn op natuurlijke bossen, waar de bosontwikkelingsfasen mozaïekvormig door elkaar liggen en vaker kleiner van oppervlak zijn, het dode hout blijft liggen en randeffecten waarschijnlijk een belangrijke rol spelen.

Over het algemeen zullen de bevindingen in cultuurbossen in principe overeenstemmen met de situatie in oerbossen. Een mooi voorbeeld hiervan is in het onderzoek van Kratochvil & Gaisler de bosspitsmuis, die een duidelijke voorkeur heeft voor de kapvlakte. In het vijfde proefvak, een bos van 70-80 jaar oud, was de dichtheid al sterk afgenomen. Op een kleine open plek in dat bos, door windworp ontstaan, was het aantal bosspitsmuizen echter sterk toegenomen, vergeleken met de situatie elders in dat bos. Bij andere dieren zal het in het oerbos weer iets anders liggen. De rosse woelmuis b.v. heeft een duidelijke voorkeur voor oud bos en verschijnt veel minder in open terrein (Kratochvil & Gaisler, 1967). Deze onderzoekers vonden echter dat dit dier op open plekken in het oerbos nog lang aanwezig kan zijn, omdat daar onder de omgevallen bomen voldoende dekking en voedsel gevonden kan worden om te leven. Hetzelfde gedrag vertoont *Clethrionomys gapperi*, een rosse woelmuissoort uit Noord-Amerika. Ook deze preferereert oud bos (Powell, 1972), maar benut de omgevallen bomen op open terrein en verdwijnt pas als die verwijderd zijn (Ream & Gruell, 1980). Zo blijkt dus dat een combinatie van factoren bepalend is voor het voorkomen van dieren in een bos. Voedsel is waarschijnlijk de allerbelangrijkste, verder schuilgelegenheid, nestgelegenheid e.d., maar liefst natuurlijk een combinatie daarvan. Een ree preferereert de combinatie open plek (voedsel) en struikgewas (dekking, voedsel), een vos de combinatie open plek (voedsel) en oud bos (hol).

Waarschijnlijk is het mogelijk in het cultuurbos het 'wensenpakket' van zoogdieren in grote lijnen te schetsen, maar zal in een natuurlijk bos blijken dat er allerlei variëtingen bestaan, die in een cultuurbos zijn vervallen. Daarom zou het interessant zijn na te gaan in hoeverre de bevindingen in het cultuurbos, voor zover het soms schaarse onderzoek ons daarvan iets geleerd heeft, over zijn te brengen op de omstandigheden in een natuurlijk bos. Uiteindelijk hebben de dieren zich in de loop van de evolutie daaraan aangepast.

## 2.4 Samenvatting

De ontwikkeling van een kaalkapcultuurbos is te vergelijken met die in een vroeg successiestadium van een natuurlijker bos. Tijdens die ontwikkeling worden de volgende fasen doorlopen: kale fase - jonge fase - dichte fase - stakenfase - boomfase - aftakelingsfase. Gedurende de ontwikkeling van het bos veranderen de standplaatsfac-

toren en, als gevolg daarvan, de beschikbare hoeveelheid basisvoedsel voor zoogdieren (grassen, kruiden, insecten, wormen enz.) en de schuilgelegenheid.

Van elk zoogdier afzonderlijk wordt, met behulp van transektschema's, aangegeven naar welke bosontwikkelingsfase(n) de voorkeur uitgaat. Er was een indeling mogelijk van dieren met voorkeur voor de jonge fase, de jonge én de dichte fase, de dichte fase en de boomfase. Slechts weinig dieren hadden geen of weinig voorkeur. Van de meeste zoogdieren die aan water gebonden zijn (otter, woelrat, waterspitsmuis) viel, wat dit betreft, niets te zeggen. Bij de vleermuizen kon van slechts enkele soorten de voorkeur worden bepaald.

Het grootste deel van de bestudeerde diersoorten geeft de voorkeur aan de jonge en de dichte fase. Voor de boomfase heeft slechts een beperkt aantal dieren voorkeur. Dit voorkeursbeeld valt te verklaren uit het feit dat in de eerste twee fasen de grootste hoeveelheid voedsel aanwezig is. Uit nog schaarse onderzoeken mag aangenomen worden, dat ook van zoogdieren zich daar de grootste biomassa bevindt. Op de grens van jonge en dichte fase bestaan voor de meeste zoogdieren de gunstigste leefomstandigheden ('bosrandeffect').



## 3 Invloed op de bosontwikkeling

### 3.1 Zaadverspreiding en -predatie

#### 3.1.1 Zaadverspreiding

Vele soorten zoogdieren zijn in staat vele soorten planten te verspreiden. Aangezien het onmogelijk is om in dit korte bestek álle planten te noemen die verspreid kunnen worden, zullen hier daarom alleen de principes en wat voorbeelden gegeven worden. Verspreiding door zoogdieren kan op de volgende manieren gebeuren:

1. Door vruchten of zaden niet op te eten, maar onbewust aan poten of pels gehecht (epizoöchorie), of bewust, b.v. in de bek (synzoöchorie), mee te nemen en elders te deponeren.
2. Door de vruchten of zaden op te eten, te vervoeren en elders te deponeren (endozoöchorie).

##### 3.1.1.1 Epizoöchorie

Hierbij hoeft geen onderscheid gemaakt te worden naar zoogdiersoort, aangezien alle soorten er in zekere mate aan kunnen bijdragen. Er kunnen drie vormen onderscheiden worden.

1. *Aanhechting zonder speciale voorzieningen.* Vruchten of zaden die nat zijn geworden door de regen of ingebed zitten in natte modder kunnen aan poten of pels geplakt, vervoerd worden. Het gaat hier in het algemeen om kleine diasporen (= verspreidingseenheden, b.v. zaden en vruchten) van b.v. grassen, zeggen en zuring (Ridley, 1930). Ook planten die meestal door de wind worden verspreid, zoals paardebloem, wilg en populier, worden vaak door dieren op hun pels verspreid.

2. *Aanhechting met behulp van kleefstof.* Deze kleefstof kan geproduceerd worden door speciale klierharen of gewoon uit de zaad- of vruchtwand naar buiten treden (Müller-Schneider, 1977). Verschillende soorten diasporen kunnen op die manier kleverig worden en meegevoerd worden. Bij ijzerhard (*Verbena officinalis*) is het de calyx (vruchtkelk) die kleverig is en vervoerd wordt; de vruchtjes vallen er later uit. Het kandelaartje (*Saxifraga tridactylites*) en planten van het geslacht *Cerastium* (hoornbloem) zijn geheel met klierharen bezet en kunnen ook in hun geheel vervoerd worden. Meestal zijn het echter de zaden of vruchten die kleverig zijn. Kleverige zaden vindt men o.a. bij de grote weegbree (*Plantago major*), het driekleurig viooltje (*Viola trico-*

lor), robertskruid (*Geranium robertianum*) en planten van de geslachten *Luzula* en *Juncus* (Müller-Schneider, 1977; Ridley, 1930). Kleverige vruchten komen o.a. voor bij het linnaeusklokje (*Linnaea borealis*) en sommige composieten, zoals echte kamille (*Matricaria chamomilla*), margriet (*Chrysanthemum leucanthemum*) en soorten van het geslacht *Artemisia* (alsem).

3. Aanhechting met behulp van haakjes, stekels e.d. Zoogdieren zijn voor deze manier van verspreiden beter geëigend dan vogels, zowel vanwege hun harige pels als vanwege het feit dat ze, meer dan vogels, tussen planten doorlopen (Ridley, 1930). Deze haakjes kunnen op verschillende onderdelen van de plant voorkomen. Bij agrimonie (*Agrimonia eupatoria*) staan ze op de brakteeën, evenals bij de planten van het geslacht *Arctium* (klit). Bij de grassen van het geslacht *Bromus* (dravik) zijn het de kafjes die vasthaken, bij *Rumex bucephalophorus* en malrove (*Marrubium vulgare*) de periantbladen. Bij sommige *Ranunculaceae* zoals akkerboterbloem (*Ranunculus arvensis*) en *Rosaceae* zoals nagelkruid (*Geum urbanum*) zijn het de stijlen die tot haakjes zijn omgevormd. Ook bij sommige soorten *Medicago* (rupsklaver) is dit het geval. Zaden met haakvormige haartjes zijn te vinden bij de watergentiaan (*Nymphoides peltata*), vruchten met dergelijke haartjes worden o.a. gevonden bij heksenkruid (*Circaea lutetiana*), kleefkruid (*Galium aparine*), stekelzaad (*Lappula squarrosa*) en hondstong (*Cynoglossum officinale*).

Volgens Müller-Schneider (1977) is het kenmerkend voor planten die hun zaden middels epizoöchorie verspreiden, dat de diasporen langs een groot deel van de stengel of langs de gehele stengel verspreid zitten, in tegenstelling tot windverspreiders, waarbij de diasporen bovenin de plant zitten.

### 3.1.1.2 Synzoöchorie

Bij deze methode van verspreiding worden de vruchten en/of zaden van een geprefereerde plant door het dier meegenomen met de bedoeling ze ergens anders op te eten of op te slaan, b.v. eikels, beukennoten, hazelnoten, dennezaden en hindezaden. Tijdens het transport kunnen ze worden verloren, maar ook na het opslaan kunnen ze vergeten of slechts gedeeltelijk opgegeten worden. Dit alles kan bijdragen tot de verspreiding van planten. Tot de zoogdieren in bossen die voedselvoorraden aanleggen behoren eekhoorns, muizen en woelmuizen. Tijdens het voedseltransport kunnen zaden en vruchten verloren worden, zoals ook van slaapmuizen, die geen voedselvoorraad aanleggen, bekend is (Müller-Schneider, 1977). Het effect van het aanleggen van voedselvoorraden op de vegetatie wordt bij 'zaadpredatie' beschreven.

Tot de synzoöchorie kan ook het vervoer gerekend worden (ten behoeve van nestbouw) van plantaardig materiaal waarin diasporen zitten. Dieren die hiervoor in aanmerking komen zijn o.a. diverse muizesoorten, beren, dassen en egels. Het transport van takken en de bouw van dammen en hutten door bevers kan eveneens in dit licht gezien worden.

### 3.1.1.3 Endozoöchorie

Bij deze vorm van verspreiding kan onderscheid gemaakt worden tussen plantenvruchten (of -zaden) zonder en met bijzondere lokmiddelen. Tot de eerste categorie behoren vele soorten grassen, zeggens en kruiden, die vaak in grote hoeveelheden opgenomen worden door b.v. paarden, runderen en herten. Door het soms langdurige verblijf in het maagdarmkanaal van deze dieren zijn de zaden weliswaar verminderd kiemkrachtig geworden, maar het gaat steeds om grote aantallen, dus er blijven nog ruim voldoende zaden over om verspreid te worden (Müller-Schneider, 1977). Aangezien vooral de oeros en de bostarpan droge, vezelrijke planten (in uitgebloeide toestand) aten, zullen ze veel hebben bijgedragen tot de verspreiding ervan. Sommige planten, zoals de witte klaver (*Trifolium repens*) hebben zich aangepast aan een dergelijke verspreiding door begrazing. Na de bloei blijven de vruchten namelijk zeer lang aan de plant vast zitten en worden op die manier in grote hoeveelheden opgenomen door grazende dieren (Müller-Schneider, 1977).

Tot de planten met bijzondere lokmiddelen behoren soorten die vruchten produceren met een opvallende kleur en een aangename geur en smaak, zoals kersen, bosbessen en bramen. Deze vruchten worden bewust door dieren gegeten.

Dat planten op deze manier door zoogdieren verspreid kunnen worden, staat wel vast, maar over in hoeverre de kiemkracht wordt aangetast of juist bevorderd bestaat nog veel onduidelijkheid. Misschien is die afhankelijk van zowel het soort zaad als van het dier dat het at. Müller-Schneider (1977) noemt voerproeven bij runderen, waarbij alle gevoerde gras- en kruidzaden na afloop een verminderd kiempercentage vertoonden. Modlin (1960) stelt daarentegen dat door hazen gegeten zaden van de geslachten *Amaranthus* (amarant), *Chenopodium* (ganzevoet) en *Atriplex* (melde) beter kiemden dan ongegeten zaden. Alexandre (1978) vond dat de zaden van boomvruchten, door olifanten in het Forêt de Tai in Ivoorkust gegeten, hetzelfde kiempercentage hadden, maar sneller kiemden en beter groeiden dan ongegeten zaden.

Tabel 1 bevat een lijst van de in deze literatuurstudie besproken zoogdieren, die via endozoöchorie planten kunnen verspreiden.

Een speciale vermelding verdient de verspreiding van schimmelsporen door zoogdieren. Hiervan is feitelijk nog weinig onderzocht, terwijl het waarschijnlijk zeer belangrijk is. Volgens Ridley (1930) konden in uitwerpselen van paarden en koeien vele schimmelsporen worden aangetoond, zoals van de geslachten *Ascobolus*, *Pilobolus*, *Coprinus*, *Peziza* en *Paneolus*. Van veel dieren als herten, zwijnen, knaagdieren en marters is bekend dat ze bovengronds groeiende paddestoelen eten en op die manier waarschijnlijk de sporen ervan verspreiden. De laatste jaren wordt echter steeds meer bekend omtrent de verspreiding van schimmels, die ondergronds (hypogaeïsch) vruchtlichamen vormen, zoals de truffels. In Europa zijn ze niet zo rijk vertegenwoordigd als in Noord-Amerika. Volgens De Vries (1971) komen er in Nederland 38 soorten voor, maar waarschijnlijk zullen er nog meer ontdekt worden. In Noord-Amerika gaat het om honderden soorten (F. Tjallingii, mond.med.). Zowel in Europa als in Noord-Amerika vormen vrijwel alle hypogaeïsche schimmels (ecto)-mycorrhiza's met bomen

Tabel 1. Overzicht van zoogdieren die via endozöochorie planten kunnen verspreiden.

Zoogdier	Plantesoorten	Literatuurverwijzing
mol	diverse grassen en kruiden (via het eten van regenwormen)	Müller-Schneider (1977)
egel	idem	Müller-Schneider (1977)
bosspitsmuis	idem	Müller-Schneider (1977)
dwerfspitsmuis	idem	Müller-Schneider (1977)
haas	soorten van de geslachten <i>Amaranthus</i> , <i>Chenopodium</i> en <i>Atriplex</i> o.a. <i>Rosa canina</i> , <i>Crataegus monogyna</i> en <i>Prunus spinosa</i> <i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Vaccinium</i> spp.	Modlin (1960) Turček (1964) Ridley (1930)
eekhoorn	o.a. <i>Empetrum nigrum</i> , <i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Vaccinium</i> spp. <i>Crataegus</i> spp., <i>Rubus</i> spp., <i>Taxus baccata</i>	Müller-Schneider (1977) Ridley (1930)
eikelmuis	o.a. <i>Fragaria vesca</i> , <i>Rubus idaeus</i> , <i>Solanum dulcamara</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i>	Müller-Schneider (1977)
hazelmuis	sappige vruchten	Müller-Schneider (1977)
rosse woelmuis	<i>Vaccinium myrtillus</i>	Müller-Schneider (1977)
bosmuis	<i>Vaccinium myrtillus</i> en <i>V. vitis-idaea</i>	Müller-Schneider (1977)
wolf	<i>Prunus spinosa</i> <i>Crataegus</i> spp.	Turček (1967) Peterson et al. (1981)
vos	<i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Vitis vinifera</i> , <i>Vaccinium</i> spp. en <i>Prunus avium</i> <i>Prunus cerasus</i> , <i>P. domestica</i> , <i>Vaccinium</i> <i>oxycoccus</i> o.a. <i>Prunus spinosa</i> en <i>Rosa canina</i>	Müller-Schneider (1977) Ridley (1930) Turček (1967)
bruine beer	<i>Vaccinium</i> spp., <i>Rubus</i> spp., <i>Rosa canina</i> , <i>Sorbus aucuparia</i> <i>Empetrum nigrum</i> <i>Vitis vinifera</i> , <i>Ribes</i> spp., <i>Lonicera</i> spp.	Ridley (1930) Turček (1967) Müller-Schneider (1977)
das	<i>Vitis vinifera</i> <i>Malus</i> spp., <i>Prunus</i> spp. en <i>Pyrus</i> spp. o.a. <i>Rubus</i> spp. en <i>Sorbus aucuparia</i>	Ridley (1930) Neal (1971) Turček (1967)
boommarter	<i>Malus</i> spp., <i>Prunus</i> spp., <i>Vaccinium</i> <i>myrtillus</i> , <i>Sorbus aucuparia</i> <i>Rubus</i> spp. o.a. <i>Empetrum nigrum</i> , <i>Prunus avium</i> , <i>Taxus baccata</i> , <i>Juniperus communis</i>	Lockie (1961) Ridley (1930) Turček (1967)

Vervolg tabel 1.

hermelijn	kleine vruchten	Corbet & Southern (1977)
wild zwijn	<i>Vaccinium myrtillus</i> <i>Prunus serotina</i> , <i>Amelanchier laevis</i> <i>Sorbus aucuparia</i>	Groot Bruinderink (1977) Van Laveren (1968) Turček (1967)
edelhart	diverse kruiden en grassen zoals <i>Chenopodium album</i> , <i>Galium mollugo</i> , <i>Trientalis europae</i> en <i>Phleum pratense</i>	Ridley (1930)
ree	diverse grassen en kruiden zoals <i>Plantago major</i> , <i>Chenopodium album</i> , <i>Stellaria media</i> en <i>Poa annua</i>	Ridley (1930)
eland	o.a. <i>Betula verrucosa</i> , <i>Rhamnus frangula</i> , <i>Rubus idaeus</i> , <i>Comarum palustre</i> , <i>Calluna vulgaris</i>	Ridley (1930)
koe (oeros)	tientallen soorten grassen en kruiden, zoals <i>Ranunculus</i> spp., <i>Amaranthus</i> spp., <i>Chenopodium album</i> , <i>Polygonum</i> spp., <i>Rumex</i> spp., <i>Poa annua</i> , <i>Agrostis tenuis</i> en <i>Phleum pratense</i> . Ook <i>Juniperus</i> spp. en <i>Berberis vulgaris</i>	Müller-Schneider (1977) en Ridley (1930)
paard (bostarpan)	tientallen soorten grassen en kruiden, zoals <i>Holcus lanatus</i> , <i>Lolium perenne</i> , <i>Bromus mollis</i> , <i>Ranunculus</i> spp., <i>Medicago</i> spp., <i>Veronica</i> spp., <i>Calluna vulgaris</i> en <i>Poa</i> spp. Ook <i>Rosa rubiginosa</i>	Ridley (1930)

(Maser et al., 1978; De Vries, 1971) en zijn zodoende van belang voor een goede bosontwikkeling. Ze komen vooral voor in de gematigde streken en weinig in de tropen (G.A. de Vries, mond.med.). De verspreiding van de sporen van deze schimmels komt in Europa op naam van wormen, insecten, herten, reeën, wilde zwijnen, konijnen en knaagdieren (De Vries, 1971). Van de knaagdieren zijn het in Europa vooral de woelmuizen die dergelijke ondergrondse vruchtlichamen eten (Drozd, 1966). In Noord-Amerika, waar wilde zwijnen van nature ontbreken, worden de sporen, waarschijnlijk voor het grootste deel, door tientallen soorten kleine zoogdieren (vooral knaagdieren van de families *Sciuridae*, *Geomyidae*, *Cricetidae* en *Microtidae*) verspreid (Maser et al., 1978, Trappe & Maser, 1977). De vruchtlichamen worden op de geur gevonden, opgegraven en gegeten. Sommige knaagdiersoorten bleken zelfs zó sterk afhankelijk te zijn van het vóórkomen van vruchtlichamen van bepaalde soorten, dat van een sym-

biose gesproken kon worden.

Het laatste voorbeeld toont weer eens te meer aan hoe betrekkelijk de begrippen 'nuttig' en 'schadelijk' voor een bepaalde diersoort zijn. De vanwege hun knaagactiviteiten veel verguisde knaagdieren vervullen waarschijnlijk een onvervangbare rol in de ontwikkeling van bossen.

Over de effecten van epizoöchorie en endozoöchorie op de soortensamenstelling van de vegetatie valt weinig te zeggen. Bij epizoöchorie spelen vele zoogdiersoorten een rol, maar ook vogels en verder ook mensen, die de zaden aan hun kleding of schoeisel kunnen meenemen. Het is dus tamelijk moeilijk om uit te maken welke soort wát bijdraagt aan de vegetatie en verder dan enkele incidentele gevallen, zoals het voorkomen van hondstong bij konijnholen en vlieren rond dassenburchten, is men nog niet gekomen.

Bij endozoöchorie ligt het in grote lijnen net zo. Vrijwel alle planten die door zoogdieren verspreid kunnen worden, kunnen dat ook en vaak nog beter door vogels. Dit gaat vooral op voor boomvormige planten als kers, lijsterbes, meidoorn en taxus. Voor de verspreiding van vele grassen en kruiden is voor sommige zoogdieren waarschijnlijk wél een belangrijke rol weggelegd. Bostarpan en oeros waren in staat deze planten in verdorde toestand te verteren. Op die manier konden de zaden niet alleen



Foto 6. Vlierbomen op een dassenburcht: een voorbeeld van endozoöchorie. Dassen deponeren veel van hun uitwerpselen op de grond van de burcht. In de uitwerpselen zitten zaden van de gegeten vlierbessen. (Foto Paul Vriënds)

verspreid worden, maar beschikten zodoende ook over een goed kiemingsmedium, in de vorm van de uitwerpselen van die dieren. Wat het verdwijnen van deze grote grazers in dit verband betekend zou kunnen hebben is alleen na te gaan door ze in de een of andere vorm weer in het bos terug te brengen. Tenslotte moet nog gezegd worden, dat niet alle zaden, die uiteindelijk in uitwerpselen terecht komen ook zullen kiemen. Vele zaadpredatoren staan vaak klaar om ze alsnog op te eten (Janzen, 1971).

### 3.1.2 Zaadpredatie

Zaad vormt een voedsel van hoog-energetische waarde en is als zodanig dan ook van groot belang voor vele diersoorten, zowel vogels, zoogdieren als insecten. In een bos zijn het natuurlijk vooral de boomzaden die de hoofdmoot vormen. In een eikenhaagbeukenbos kan, in een mastjaar, volgens Aulak (1970) per ha 6480 kg boomzaden op de grond terecht komen. Zo'n goed jaar heeft een regelrecht effect op b.v. de muizenstand. Er worden meer worpen geproduceerd, vaak tot laat in het jaar en de populatie neemt in omvang toe (Grodzinski, 1959; Le Louarn & Schmitt, 1972). Evenzo zijn er jaren waarin de zaadval zeer gering is en ook dát heeft zijn effect op de dieren (Aulak, 1970). Veel dieren leven van zaden en dat houdt in dat er dus veel van vernietigd worden en niet tot kieming komen. Michaelis (geciteerd door Briedermann, 1968) vond dat in een bepaald jaar de beukenotenoogst door toedoen van vogels, muizen, herten en zwijnen met 61-92% gereduceerd werd. In mastjaren kan het voedsel van wilde zwijnen voor ruim 75% uit eikels bestaan (Briedermann, 1968). Le Louarn & Schmitt (1972) berekenden dat van de beukenootproductie van 1968 in het daaropvolgende voorjaar door toedoen van bosmuizen 41% was verdwenen. Van de oogst van 1970 verdween zelfs 74%. In het Tien-Shan-gebergte (Rusland) werd 34-60% van de zaden van *Picea schrenkiana* door kleine zoogdieren opgegeten (Zhiryakov, 1977). Volgens Gashwiler (1967) verdwenen van een kaalkap in Oregon 88% van de douglaszaden, 69% van de zaden van *Tsuga heterophylla* en van de zaden van *Thuja plicata* 35%.

Onduidelijk is vaak, bij de vele onderzoeken op dit gebied, welk dier welk aandeel heeft in het 'verdwijnen' van de verschillende zaden (Gashwiler, 1967; Smith & Aldous, 1947), hetgeen ook moeilijk te bepalen is. Vaak wordt de schuld aan muizen gegeven, maar volgens Tanton (1965) zijn eekhoorns, duiven en gaaien veel meer de schuldigen. Bovendien zou, volgens deze auteur, gedeeltelijke beknaging van b.v. eikels, de kieming daarvan niet altijd verhinderen.

Het verdwijnen van zaden hoeft echter lang niet altijd te leiden tot vernietiging daarvan. Uit proeven door Abbott (1961), waarbij de zaden van *Pinus strobus* in grote hoeveelheden aan muizen en woelmuizen werden gevoerd, bleek dat de helft van die zaden ter plaatse werd opgegeten, de andere helft meegenomen en ergens opgeslagen. Turček (1967) geeft vele voorbeelden van opslagactiviteiten van knaagdieren. Deze voedselvoorraden kunnen weer opgezocht worden om de honger te stillen. In Michigan (V.S.) waren eekhoorns in staat 415 van de 419 *Carya*-noten terug te vinden (Janzen, 1971). Ook uit andere voorbeelden die deze auteur geeft bleek dat knaagdieren

zeer goed in staat waren hun opgeslagen voedsel terug te vinden. Dit is echter geen regel. In jaren van voedselovervloed (mastjaren, vergelijkbaar met de proef van Abbott 1961) wordt veel voedsel opgeslagen en daarvan blijft een belangrijk deel onaangeroerd en geschikt om te kiemen. Volgens Abbott & Quink (1970) gaat dit inderdaad op voor *Pinus strobus*, maar in jaren met een gering tot normaal zaadaanbod blijven er maar weinig zaden over om een wezenlijke bijdrage te leveren aan de regeneratie van deze boomsoort. Saigo (geciteerd door Ream & Gruell, 1980) vond in een bepaald stuk bos, dat de zaailingen van *Pinus ponderosa* voor minstens 50% afkomstig waren van zaad uit knaagdiervoorraden. Uit onderzoek van West (1968) bleek, dat 15% van de *P. ponderosa* zaden afkomstig was uit dergelijke voorraden en 90% van de zaden van *Purshia tridentata*. Aangezien het om zaden uit opslag gaat, staan de planten die daaruit kiemen meestal in groepjes.

In het Speulderbos is gedurende 15 jaar onderzoek verricht naar de effecten van dieren op de kieming van boomzaden, waarbij in proefvakken met behulp van speciale rasters bepaalde diersoorten al of niet konden worden buitengesloten (Schimmel, 1979). Uit deze proeven bleek, dat er geen verschillen in aantallen kiemplanten optraden tussen het proefvak waarin geen dieren konden binnen komen en dat waar ze wél toegang hadden. Kennelijk spelen andere factoren een grotere rol bij de kieming.

Begraven worden is voor zaad over het algemeen zeer gunstig te noemen (Janzen, 1971; Turček, 1967). Voor de kieming zijn namelijk voldoende vocht en contact met de minerale grond van groot belang. Té diep begraven is echter niet goed, omdat dan de erboven liggende grondlaag te dik is om doorgroeid te worden. Ook opslagplaatsen als boomholten zijn niet gunstig in dit verband. Vlak onder het bodemoppervlak kunnen ook gunstige kiemingsomstandigheden voorkomen. Turček (1967) vond herhaaldelijk in ingestorte, verlaten gangen van de rosse woelmuis talrijke 1-3 jaar oude planten van beuk, haagbeuk, eik en taxus.

Dat de diepte van begraven van invloed is op de kieming, bewijst het volgende voorbeeld van dezelfde auteur. In mei 1952 stelde hij, in een vrijwel natuurlijk bos van zilverden, beuk en esdoorn in het Polanagebergte (Tsjecho-Slowakije) 56 000 beukenkiemplanten per ha vast. Kort daarop doodde een zware nachtvorst (-6°C) al deze boompjes. In juni echter konden 3 000 nieuwe kiemplanten per ha worden vastgesteld. Vrijwel al deze planten bleken afkomstig uit de voedselvoorraden van de rosse woelmuis, die toen zeer veel voorkwam. Zelfs in juli bleken daarin nog kiemende beukenoten aanwezig te zijn. Door de beukenoten op verschillende diepten te begraven werd de kiemingsperiode sterk uitgerekt. Uit experimenten van Ovington (1960) bleek, dat begraven worden van fundamenteel belang is voor bv. eikels. Van de eikels die 2,5 cm (1 inch) diep begraven werden kiemde ruim 80%, van de eikels die op de grond lagen kiemde minder dan 1%. Uitdroging van de wortels was daarvan de oorzaak.

Zoals blijkt is er dus een complex van factoren dat bepaalt hoeveel zaden er uiteindelijk overblijven om te kiemen, zoals de beschikbare hoeveelheid zaad, de diersoort en z'n voorkeur, de plaats en manier van verstoppingen, en de grondsoort. Bij de kieming spelen weer andere factoren een belangrijke rol, zoals kiemkracht en concurrentievermogen. Men moet dus ieder geval op zich beoordelen en niet generaliseren. Dat knaagdieren echter zo'n 'slechte' rol zouden spelen, gaat in lang niet alle gevallen op.



### 3.2 Predator-prooi-relaties

In hoofdstuk 5 zal steeds voor ieder dier vermeld worden welke de daarbij behorende predatoren zijn. Er wordt wel verondersteld dat de predator de prooidierpopulatie reguleert, d.w.z. op een bepaald aantal handhaaft. Deze veronderstelling leeft nog zeer sterk, vooral aan jagerszijde (Van Wijngaarden, 1975). De predator zou, door het eten van prooidieren, het aantal prooidieren bepalen. Wordt de predator onderdrukt, dan neemt de prooi populatie sterk in aantal toe en is er voor jagers meer te schieten. Uit vele onderzoeken van de laatste tijd blijkt echter dat de zaken anders liggen (Klomp et al., 1977; Van de Veen, 1981; Van Wijngaarden, 1975). Om nu niet alle, in deze literatuurstudie beschreven zoogdiersoorten stuk voor stuk te hoeven behandelen, zal geprobeerd worden de, waarschijnlijk algemeen geldende, regels bij de predator-prooi-relatie uiteen te zetten aan de hand van twee voorbeelden. Vooral bij het tweede voorbeeld speelde de bosstructuur een fundamentele rol in de gebeurtenissen.

#### 3.2.1 Kaibab-plateau

Het eerste voorbeeld is het 'klassieke' voorbeeld van het Kaibab-plateau in Arizona (Ver. Staten). Dit gebied is 2 900 km<sup>2</sup> groot en ligt vrijwel geïsoleerd vanwege steile hellingen en canyons (Tschumi, 1973). In 1906 werd de Kaibab tot wildreservaat verklaard en 'ter bescherming' van de herten werden van 1906 tot 1939 816 poema's, 30 wolven en honderden kleine roofdieren afgeschoten. Wat gehoopt werd gebeurde: de stand van muildeerherten (*Odocoileus hemionus macrotis* Say) begon sterk te stijgen (fig. 9). In 1906 werd het bestand nog op 4 000 dieren geschat, in 1924 op ongeveer 100 000, oftewel 35 herten op 100 ha. Hoe groter de stand werd, des te groter werd ook de schade

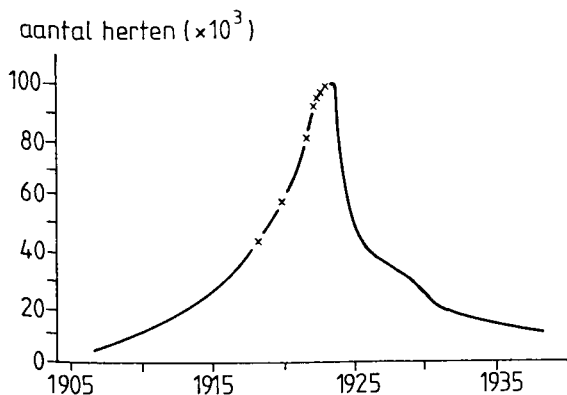


Fig. 9. Veranderingen in het aantal muildeerherten op het Kaibab-plateau. De kruisjes geven de momenten aan waarop gewaarschuwd werd dat het aantal herten te hoog was ten opzichte van de draagkracht van het terrein. (Vereenvoudigd naar Tschumi, 1973)

aan de vegetatie. Na 1924 stortte de hertenpopulatie echter in elkaar. In twee opeenvolgende winters stierven 60 000 herten aan de gevolgen van ondervoeding. In de daarop volgende jaren daalde het aantal muidierherten verder tot ongeveer 10 000 stuks.

Volgens sommige mensen lijkt hiermede de rol van de predator als regulerende factor duidelijk bewezen; door het wegvallen van de predator loopt de hertenstand uit de hand. Echter een andere faktor heeft waarschijnlijk een belangrijkere rol gespeeld.

Toen het Kaibab-plateau tot reservaat verklaard werd, zochten niet alleen wilde dieren daar hun voedsel, maar daarnaast ook 200 000 schapen, 20 000 runderen en talrijke paarden. Deze aantallen werden in de loop van ongeveer tien jaar teruggebracht tot nul. Hoewel deze huisdieren niet zulke typische browsers zijn als het muidierhert, zullen grote aantallen ervan een belangrijke invloed hebben gehad op de beschikbare hoeveelheid voedsel voor de herten. Het verwijderen van die duizenden koeien, paarden en schapen maakte dat er meer voedsel voor de herten beschikbaar kwam en deed de stand sterk stijgen. In 1924 was hun aantal zó hoog opgelopen, dat de hoeveelheid voedsel opraaakte en de herten van ondervoeding stierven. Welk belang er aan elk van beide factoren (de predator en de hoeveelheid voedsel) gehecht moet worden, is uit dit voorbeeld natuurlijk moeilijk af te lezen. Waarschijnlijk werpt het volgende voorbeeld daar meer licht op.

### 3.2.2 *Isle Royale*

De gebeurtenissen die het tweede voorbeeld vormen, speelden en spelen zich af op *Isle Royale*, een eiland ten grootte van 55 000 ha, gelegen in het Bovenmeer (Ver. Staten), op ongeveer 30 km afstand van het Canadese vasteland. Daar heeft men gedurende ongeveer 70 jaar de aantalsfluctuaties na kunnen gaan van elanden en wolven (fig. 10). Tevens was het mogelijk schattingen te maken van de in verschillende jaren beschikbare hoeveelheid voedsel voor de elanden. Het eiland ligt vrijwel geïsoleerd en is voor dieren als elanden en wolven alleen zwemmend of 's winters via het ijs te bereiken. Echter de afstand tot het vasteland is groot en in lang niet alle winters ligt er een voldoende dikke ijslaag.

Toen de elanden, na aanvankelijk uitgeroeid te zijn, in het begin van deze eeuw weer op het eiland kwamen, troffen ze daar gunstige leefomstandigheden aan. Door brand en houtkap op grote schaal was over grote oppervlakten jong bos opgeslagen, ideaal voedsel voor elanden. Er kwamen maar weinig wolven voor en de laatsten werden omstreeks 1920 gedood. Het enige dier dat als gedeeltelijke, voedselconcurrent zou kunnen optreden, het rendier (*Rangifer tarandus*), kwam in slinkende aantallen voor en verdween in 1925. De oorzaak van zijn verdwijnen lag waarschijnlijk in de afname van het percentage oud naaldbos, waarin dit dier zijn wintervoedsel (korstmossen) vindt (Telfer, 1974). De elandenstand begon meteen geweldig te stijgen en aan het eind van de twintiger jaren werd een maximum van enkele duizenden exemplaren bereikt. De beschikbare hoeveelheid voedsel was ondertussen sterk afgenomen en in de daaropvolgende jaren stortte de populatie in elkaar, talloze elanden verhongerden (Krefting, 1974; Mech, 1966). Een dieptepunt werd omstreeks 1940 bereikt (ca. 170 elanden). En-

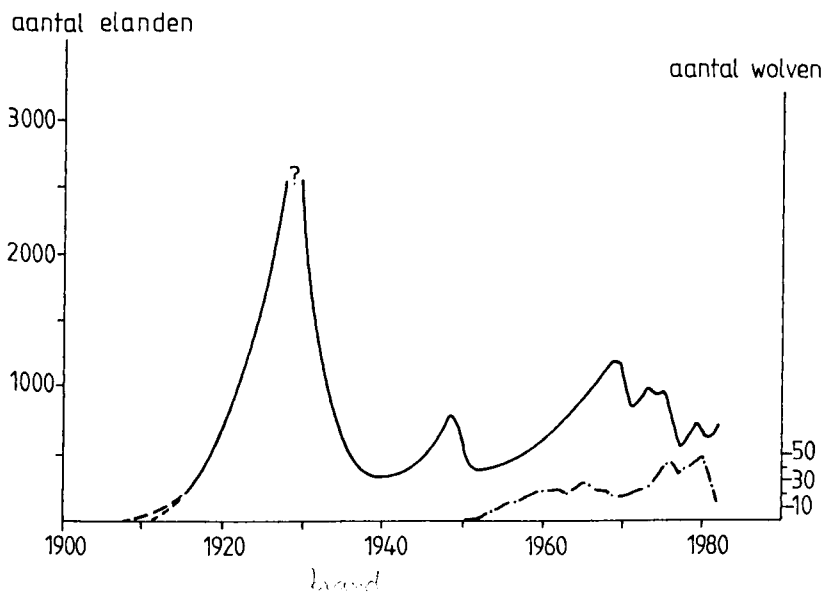


Fig. 10. Aantalsfluctuaties van elanden en wolven op Isle Royale. Naar gegevens van Krefting (1974), Mech (1966) en Peterson et al. (1981 en 1982; pers. meded.).

kele jaren daarvoor, in 1936, vond een gebeurtenis plaats die van fundamenteel belang zou zijn voor de verdere populatie-ontwikkelingen van elanden én wolven. In de zomer van dat jaar verwoestte namelijk een geweldige brand het centrale deel van het eiland (ca. 10 000 ha). Op deze oppervlakte ging een uitgestrekt jong bos groeien van wilgen, populieren en berken, wat een voedseltoename voor de elanden betekende. De stand daarvan begon dan ook wederom te stijgen, maar kennelijk te sterk want omstreeks 1948 was het terrein sterk overvreten. Het aantal elanden was te sterk toegenomen, in twee opvolgende jaren verhongerden veel dieren en viel de stand weer terug tot een minimum. Daarna zette opnieuw een stijging in.

Ondertussen waren, via het ijs omstreeks 1950, wolven op het eiland verschenen. Aanvankelijk waren het er nog maar enkele, in 1952 2 stuks, in 1953 5 (Mech, 1966). Rond 1960 was de wolvenstand opgelopen tot ongeveer 20 en zou vanaf dat ogenblik gedurende ongeveer 10 jaar vrij constant blijven, afgezien van een lichte stijging en een lichte daling. Ondanks de aanwezigheid van de wolven bleef de elandenstand echter een duidelijke stijging vertonen. In de 60-er jaren begon evenwel het in 1936 afgebrande gebied steeds minder interessant voor de elanden te worden. Het bos groeide steeds meer boven hun bereik uit, het aantal struiken nam af, kortom de hoeveelheid voedsel werd kleiner (Peterson, 1974, 1979). De elanden bezochten dat gebied steeds minder vaak en werden gedwongen elders in opgaand bos, waar ook weinig struiken zijn, hun voedsel te zoeken. De afnemende hoeveelheid voedsel weerspiegelde zich in de slechter wordende gezondheidstoestand van de elanden. Het vetgehalte van het beenmerg nam af, de grootte van de kalveren daalde en evenzo nam de reproductie,

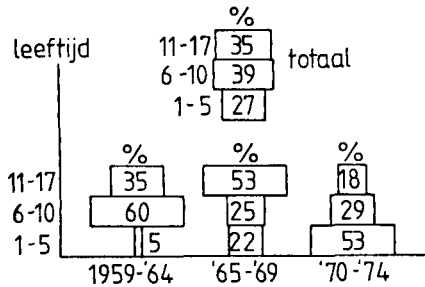


Fig. 11. Leeftijdsverdeling van door wolven gedode elanden op Isle Royale. (Peterson, 1979)

gemeten aan het aantal tweelingen, af. Steeds vaker werden verhongerde elanden gevonden. Het aantal elanden bereikte in 1969 een maximum van ongeveer 1 200 stuks (Peterson et al., 1982; pers. meded.).

De winters van 1968/'69 en 1969/'70 waren streng en produceerden een dikke sneeuwlaag. Hiermee begon de neergang van de elandenstand. Door de dikke sneeuwlaag kwam nog minder voedsel ter beschikking en vooral de kalveren werden kwetsbaarder voor wolven. Hun dodental steeg relatief sterk (fig. 11).

In de eerste helft van de 70-er jaren viel het wolven steeds makkelijker elanden te doden en het aantal gedode dieren nam dan ook sterk toe. Kon het vóór 1969 nog vaak gebeuren dat de wolven één of twee dagen later nog eens terug keerden om het soms diepgevroren karkas af te knagen, ná dat jaar was er zo'n grote hoeveelheid voedsel beschikbaar, dat ze het karkas maar gedeeltelijk gebruikten en slechts genoeg namen met vers elandvlees. Dat was dan ook de reden dat de wolvenstand begon te stijgen; in 7 jaar tijds verdubbelde de populatie. Na een korte inzinking steeg het aantal verder, tot in 1980 het maximum van 50 stuks was bereikt.

De elandstand zakte, na een tijdelijk herstel, verder naar beneden. Hoe minder elanden er waren en hoe meer wolven, des te moeilijker werd het voor de wolven om elanden te doden. In 1975-1976 werden door 44 wolven 187 elanden gedood, maar in 1979-1980 door 50 wolven 94 elanden, oftewel een daling met 50%, terwijl de wolvenstand met 14% toenam (Peterson et al., 1981). Ondanks een toename van het aantal elanden na 1977 viel de wolvenstand sterk terug. In de winter van 1980 waren er nog 50 wolven, in de daaropvolgende zomer werden nog 8 jongen gesignaleerd, maar in de winter van 1981 waren er nog maar 30 over; de stand was in een jaar vrijwel gehalveerd. Ook in het daaropvolgende jaar vond halvering plaats en in de winter van 1982 waren er nog 14 wolven over. Her en der werden verhongerde, broodmagere wolven gevonden en geen der jongen bleef in leven. Ook het eten van meer bevers en vruchten kon geen hulp bieden. Het effect van de brand van 1936 is momenteel vrijwel verdwenen en wellicht zal een wat stabielere situatie ontstaan.

Wat al in eerdere onderzoeken is aangetoond (Kruuk, 1972; Hornocker, 1977; Pimlott, 1960) en hier nog duidelijker wordt gemaakt, is dat het vertrouwde beeld van de regulerende predator niet opgaat. Het zijn niet de wolven die het aantal elanden bepa-

len, maar eerder moet vanuit de eland geredeneerd worden. In feite is het de conditie van de elandpopulatie die bepaalt hoeveel dieren door wolven gedood kunnen worden en die conditie wordt weer bepaald door de beschikbare hoeveelheid voedsel. Die hoeveelheid plantaardig voedsel had, via de elanden, zijn invloed op de wolven en vormde zodoende de belangrijkste regulerende factor. Mech & Karns (1977) komen voor witstaartherten en wolven in het noorden van Minnesota tot dezelfde conclusies.

Toch oefenen predatoren wel een bepaald effect op hun prooipopulatie uit. Bij afwezigheid van wolven zouden de aantalsfluctuaties van elanden in de afgelopen dertig jaar waarschijnlijk extremer zijn verlopen, met een steilere toe- en afname. In de door mensen zwaar bejaagde Kenai National Moose Range (Alaska) duikelde de elandpopulatie om dezelfde reden als op Isle Royale in vier jaar tijd door verhongering met 50% naar beneden (Peterson, 1979). Een ander effect van predatie is dat de prooipopulatie zo gezond mogelijk blijft, aangezien zieken en zwakken worden geëlimineerd. Verder kan gedacht worden aan een betere spreiding van prooidieren over het terrein met daardoor een verminderde druk op de vegetatie.

Dat het voedsel de belangrijkste regulerende factor is, impliceert dat er ook bij afwezigheid van predatoren een evenwicht kan ontstaan. Hierover zal nog nader in paragraaf 3.3 gesproken worden.

### 3.3 Tempo van de bossuccessie

De aanwezigheid in het bos van dieren die op de een of andere manier in staat zijn levende onderdelen van bomen te eten, heeft bij bosbouwers nogal eens afkeurende reacties opgewekt. Inderdaad, wie zonder tegenwerking van insecten, muizen, herten e.d. zo veel mogelijk foutvrij hout wil telen, heeft er een moeilijke taak aan. Het eten van bladeren, takken, bast of wortels heeft in meer of mindere mate invloed op de groei en de vorm van bomen. Bosbeweiding, waarbij dit o.a. kan optreden, is om die reden dan ook steeds verfoeid. Dat daartoe goed opgezette vormen van beweiding, uit bosbouwkundig oogpunt gezien, ook een gunstig effect hebben op de boomgroei is echter nauwelijks bekend. Hedrick & Keniston (1966) deden gedurende 7 jaar in een jonge douglasopstand een begrazingsproef met schapen en vergeleken de douglasgroei met die in een onbegrasd terrein. Ieder jaar, gedurende 3-4 weken in het voorjaar, lieten ze de dieren daar grazen. Schapen behoren tot het type van de grazer en hun hoofdvoedsel is dan ook gras (Van de Veen & Van Wieren, 1980). Na die 3-4 weken was het voedsel (in de vorm van gras) voor de schapen grotendeels op en werden ze verwijderd.

In de eerste 3 jaar van de proef was de douglas in het onbegrasde stuk iets hoger dan die, waar de schapen hadden gegraasd (fig. 12). In de daaropvolgende 4 jaar begon er echter een groeiverschil, in het voordeel van de douglas in het begrasde stuk, te ontstaan. Na stopzetting van de proef werd het verschil zelfs nog wat groter; 4 jaar na stopzetting bedroeg het hoogteverschil 50 cm (27%).

De grond van het begrasde terrein bleek een duidelijk hoger vochtgehalte te hebben dan die van het onbegrasde stuk. Verminderde concurrentie door gras en een ho-

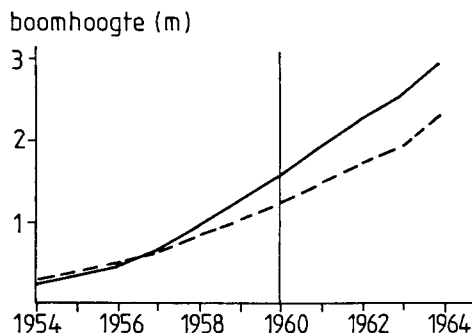


Fig. 12. Invloed van begrazing van 1954 t/m 1960 door schapen gedurende de proef en daarna op de groei van douglas. De getrokken lijn geeft de boomhoogte voor begraasde terreinen, de gebroken lijn voor de onbegraasde. (Hedrick & Keniston, 1966)

ger vochtgehalte in de bodem zijn waarschijnlijk de oorzaken geweest voor de snellere groei van de douglas in het begraasde deel. Zolang de schapen zich in hoofdzaak tot het gras beperkten en niet de bomen bevraten, betekende dit voor de bomen een groeistimulus. Ook uit ander onderzoek (Fröhlich, 1951; MacBrayne, 1981) bleek dat bosbegrazing, onder bepaalde omstandigheden, een gunstig effect kan hebben op de ontwikkeling van het bos.

De dieren, die door hun vraatactiviteiten in meer of mindere mate de bossuccessie kunnen beïnvloeden, kunnen, voorzover het vraat aan bomen betreft, globaal in 4 groepen worden ingedeeld:

1. bevers,
2. konijnen en hazen,
3. woelmuizen,
4. grote herbivoren.

Deze indeling berust voornamelijk op het patroon van aantasting.

### 3.3.1 Bevers

Bevers zijn gebonden aan een biotoop waar al of niet stromend water voorkomt. Dit kan dus zijn in dalen van beken en kleine rivieren, maar ook aan oevers van meren, baaien e.d. (Hinze, 1950; Peterson et al., 1981). In beek- en rivierdalen, waar het water stroomt, worden dammen gebouwd om op die manier een stuwmeer met een constant waterpeil te krijgen. In en rond deze meertjes wordt voedsel gezocht in de vorm van boombast, -takken, -bladeren en vele soorten kruiden (vooral waterplanten) (Hinze, 1950). Waar het water niet stroomt, zoals aan meeroevers, worden geen dammen gebouwd en wordt het voedsel langs de oevers opgescharreld (Simonsen, 1973). Is er een steile oever langs de rivier of het meer aanwezig, dan wordt daarin een hol gegraven om in te wonen. Ontbreekt zo'n oever, dan wordt van takken en modder een koepelvormige hut gefabriceerd. Vooral voor het aanleggen van dammen is tamelijk veel



Foto 7. Beverdam met overstort (links op de foto). In gebieden met wisselende waterstanden bouwen bevers dammen. Hierdoor ontstaat stroomopwaarts een ondiep stuwmeer, waarin de beverhut gesitueerd is. Langs de oevers ontstaat een open, grazig bos (Foto RIN)

hout nodig en worden veel meer bomen geveld dan wanneer geen dammen nodig zijn (Lebret, 1976). Om bomen te vellen zullen bevers zich in het algemeen niet ver van de oever verwijderen. Volgens Richard (1959) niet verder dan 20 m, volgens Simonsen (1973) niet verder dan 100 m en volgens Grzimek (1964) niet verder dan 200 m. Hoe verder ze zich van het water verwijderen, des te kwetsbaarder worden ze voor predatoren als de wolf (Peterson et al., 1981). Aangezien hun hoofdvoedsel uit bast van *Salix*- en *Populus*-soorten bestaat (Hinze, 1950; Niethammer & Krapp, 1978) zal daarvan, verder van de oever, steeds minder te vinden zijn. Worden voor de bouw van dammen veel bomen geveld, dan ontstaat er een open terrein, dat in sommige gevallen enkele hectaren groot kan zijn (zie b.v. de foto's in het boek van Dugmore, 1914). Zijn er geen dammen nodig dan worden maar weinig bomen geveld en ontstaat er langs de oevers geen volledig open terrein, maar meer een ijl, grazig bos (Lebret, 1976). In Wisconsin (Ver. Staten) kwam in 10 jaar tijd, door de aanleg van 228 beverdammen, 147 ha bos in het opstuwingsgebied te liggen (Kools, 1974).

Over de hoeveelheden hout die bevers nodig hebben zijn in de literatuur slechts vage gegevens bekend. Niethammer & Krapp (1978) stellen dat een bever jaarlijks 4 000 kg hout (inclusief bast) nodig heeft, Grzimek (1964) heeft het over 200-300 populierestammen, Van Wijngaarden (1966) over 50 vuistdikke boompjes en Simonsen (1973) voor meeroeverbewonende bevers over 12-47 bomen en struiken per maand. De dikte

van door bevers gevelde bomen ligt meestal in de orde van 8-20 cm (Grzimek, 1964; Simonsen, 1973).

Op het eerste gezicht lijken bevers dus in staat hun eigen leefgebied te creëren door het onder-water-zetten van bossen, waarin ze op een veilige manier voedsel kunnen zoeken. Het is echter waarschijnlijk dat ze het systeem niet volledig in de hand hebben en niet naar willekeur kunnen beschikken over voldoende voedsel. Er zijn namelijk enkele gevallen bekend (Mech, 1966) waarbij beverpopulaties aan sterke fluctuaties onderhevig waren. De fundamentele oorzaak voor deze veranderingen ligt waarschijnlijk in de beschikbare hoeveelheid voedsel (Mech, 1966; Peterson, 1981; Simonsen, 1973) en niet bij een predator als de wolf, met wiens aan- of afwezigheid de fluctuaties geen verband hielden. Of door de bevers zelf óf mede door toedoen van een voedselconcurrent als de eland, die ook veel struiken en waterplanten eet (Aho & Jordan, 1979), kunnen de voedselvoorraden zodanig slinken dat het gevolgen heeft voor het aantal bevers. Kennelijk zijn bevers, door verschillende oorzaken, zoals voedselconcurrentie en veranderende watertoevoer, niet altijd in staat een stabiele situatie te creëren met een geregelde toevoer van voedsel.

Voor tal van dieren kunnen de activiteiten van bevers van groot voordeel zijn. Zowel het creëren van ondiepe meertjes als het verwijderen van bomen hebben ingrijpende gevolgen. Die ondiepe meertjes bevatten relatief warm water en er ontstaat een overvloedige groei van waterplanten. Voor verschillende vissoorten ontstaan ideale paaiplaatsen (Knudsen, 1962; Krefting, 1974). Dit geldt ook voor veel amfibieënsoorten zoals de Europese moerasschildpad (Weinzierl, 1973). De rijkdom aan waterplanten en vis trekt elanden en vele soorten vogels als eenden en reigers aan en de beverdammen bieden broedgelegenheid aan holenbroedende vogels (Krefting, 1974). Door het verwijderen van bomen ontstaat een grazig terrein, dat grote aantrekkingskracht heeft op grote dieren als herten en runderen (Krefting, 1974; Lebret, 1976), maar uiteraard ook op vele andere diersoorten die hun optimum hebben in de jonge en dichte fase (zie paragraaf 2.2). Het effect wordt nog vergroot als de bevers het terrein verlaten. De dammen raken dan in verval en het bevermeer loopt leeg. Op die manier komt een nog groter open terrein beschikbaar voor de genoemde diersoorten.

Door de opstuwung van het water van beken en riviertjes vindt een langzame, meer geleidelijke waterafvoer plaats, waardoor het gevaar voor erosie sterk verkleind wordt (Grzimek, 1964). Tevens bezinkt in het bevermeer veel slib, dat aangevoerd wordt door het stromende water. Dit komt de vruchtbaarheid van de grond ten goede.

### *3.3.2 Konijnen en hazen*

Konijnen en hazen eten van bomen de bast en takjes. Hierdoor kunnen die, meestal jonge, boompjes zwaar beschadigd worden of zelfs sterven als b.v. de bast rondom gerind wordt. Vooral konijnen en in mindere mate hazen (waar weinig bij onderzocht is) hebben in de afgelopen eeuwen gezorgd voor zware schade aan jonge bosaanplant (Sheail, 1971; Westhoff, 1967). De aantallen konijnen waren vaak zó hoog, dat het niet mogelijk was jonge bosaanplant oningerasterd te laten opgroeien (Voûte, 1946). Er



werd dan ook stelselmatig jacht op ze gemaakt om de aanwas binnen de perken te houden. Feitelijk heeft dit maar zelden succes gehad, temeer ook daar er bij vele jagers helemaal niet de opzet aanwezig was ze uit te roeien, maar er gedurende lange tijd 'jachtgenot' aan te beleven (Sheail, 1971, blz. 200-201). Zo lieten ook mensen die van de konijnenjacht hun beroep hadden gemaakt, steeds een bepaalde fokpopulatie in leven, om er het jaar daarop van te kunnen profiteren. Interessant is het om te zien wat er gebeurt als er helemaal geen jacht door mensen plaatsvindt en de natuur wat meer z'n gang kan gaan. Zo'n situatie wordt vermeld door Voûte (1946). Tijdens de 2e wereldoorlog werd op de Hoge Veluwe hoofdzakelijk op herten en moeflons gejaagd, op andere dieren vrijwel niet. De vossenstand nam toen sterk toe en de konijnenstand, die voordien hoog was, af. Voor het eerst in de bosbouwgeschiedenis van Nederland komen jonge bosaanplant oningerasterd laten opgroeien. Eenzelfde situatie zou zich volgens Houtzagers (geciteerd door Voûte, 1946) tijdens de 1e wereldoorlog in Noord-Frankrijk hebben voorgedaan. Voûte suggereerde dat het toegenomen aantal vossen de konijnenstand had gedecimeerd. Sheail (1971, blz. 103) beweert echter dat predatoren als haviken, vossen, bunzings e.d. niet in staat zijn konijnen onder de duim te houden. Gezien in het licht van recente onderzoeken (b.v. Isle Royale, paragraaf 3.2) kan aangenomen worden, dat predatoren inderdaad niet in staat zijn hun prooipopulatie op een constant peil te houden, maar dat in feite de hoeveelheid voedsel bepalend is voor de populatie-omvang. Aangezien konijnen vele malen per jaar jongen kunnen werpen, kan het punt waarop voedselgebrek ontstaat zeer snel bereikt worden en zet de daling ook snel in. De daling kan veroorzaakt worden door sterfte (honger of predatie) of door uitwijking naar voedselrijke gebieden. Deze laatste situatie deed zich volgens Sheail (1971, blz. 171) in het begin van deze eeuw op sommige Engelse landgoederen voor, waar de eigenaren niet op konijnen wensten te jagen. Zonder menselijk ingrijpen kan er in het bos een zodanig evenwicht tussen konijnen en hun voedsel ontstaan, dat bosverjonging goed mogelijk is. Klomp & Voûte (1961) concluderen dat bejaging van konijnen door mensen soms een populatieverhogend effect heeft, waardoor schade aan bosverjonging optreedt. Dit kan ook uit het volgende voorbeeld blijken.

In de zestiger jaren werd een premiestelsel ingesteld om houtduiven te bestrijden. Ondanks de grote aantallen duiven die in de loop der jaren werden ingeleverd, bleek dat na zeven jaar de houtduivenstand hoger was dan ooit tevoren (Eijgenraam et al., 1969). De verklaring hiervoor is waarschijnlijk de volgende. In de natuur vindt regulatie van houtduiven in de winter plaats als gevolg van voedselgebrek. Door de sterke onderlinge concurrentie om een afnemende hoeveelheid voedsel, vindt in die periode een grote sterfte plaats (fig. 13). Door een bepaalde mate van exploitatie, in de vorm van menselijke jacht, ontstaat er al in het begin van de winter een sterke daling van het aantal duiven. Er blijft daardoor gedurende de verdere winterperiode naar verhouding meer voedsel beschikbaar voor de rest van de populatie, er treedt verminderde sterfte op en in het voorjaar kan er een hogere uitgangspopulatie aanwezig zijn dan van nature mogelijk was. In de daaropvolgende zomer wordt de houtduivenpopulatie daardoor groter dan zonder menselijke bejaging. Een dergelijke verklaring zou ook van toepassing kunnen zijn op konijnenpopulaties.

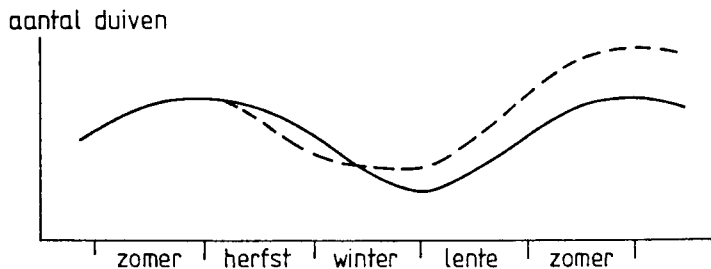


Fig. 13. Veranderingen in aantallen duiven bij menselijke bejaging (---) en bij ontbreken daarvan (—). Hypothetisch.

Verderop in dit hoofdstuk zal nog een experiment van Krefting (1975) behandeld worden, waarbij gedurende lange tijd het effect van zowel sneeuwschoenhazen (*Lepus americanus*) als witstaartherten op jong bos is nagegaan.

Zoals vele andere diersoorten hebben ook konijnen voorkeur voor en afkeer van bepaalde planten. Wat betreft bijvoorbeeld houtige gewassen hebben ze een afkeer van vlier en meidoorn. De invloed die konijnen kunnen hebben op de soortensamenstelling van de vegetatie kan aanzienlijk zijn (Westhoff, 1967). De invloed die konijnen uitoefenen op de ontwikkeling van het bos is echter miniem, vergeleken met de invloed die de bosontwikkeling heeft op het vóórkomen en de dichtheid van konijnen (P. Oosterveld, mond. med., 1982).

### 3.3.3 Woelmuizen

Van de kleine zoogdieren zijn het vooral de woelmuizen (b.v. aardmuis, veldmuis, rosse woelmuis, woelrat) die jonge boompjes kunnen beschadigen en zelfs doden door de bast en/of de wortels ervan te eten (Ashby, 1959; Bang, 1975; Teivainen, et al., 1979). De mate van aantasting kan van jaar tot jaar en van plaats tot plaats variëren en de dood van soms 75% van de bomen tot gevolg hebben (Charles, 1956). Buchalczyk et al. (geciteerd in Hayward & Phillipson, 1979) constateerden in een jonge aanplant van *Populus nigra*, *Salix purpurea* en *Alnus glutinosa*, dat 48-67% van alle bomen aangevreten was door *Microtus oeconomus*, maar dat slechts 6-7% als gevolg daarvan stierf. Ook Dinesman (geciteerd in hetzelfde artikel) komt tot een laag sterftepercentage. Over aanwasverliezen bestaan geen cijfers.

De kennis van de invloed van woelmuizen op de bosontwikkeling berust op verschillende kleine, kortlopende onderzoeken. Langdurig, systematisch onderzoek hierover is nooit gedaan. Zodoende is weinig of niets bekend over het effect van woelmuisvraat op lange termijn.

### 3.3.4 Grote herbivoren

De eigenschap die deze dieren gemeen hebben, is dat ze van bomen takken, bladeren of bast eten, waarvan de hoeveelheid al naar de diersoort kan variëren. Dit soort vraat heeft invloed op de ontwikkeling van bomen, maar niet alle boomsoorten zullen dezelfde reactie vertonen. Eiberle (1975b) bootste bij 18 soorten bomen reeënvraat na en wel in verschillende maten van aantasting. Reeënvraat, in de vorm van het afbijten van dunne takjes, wordt in het algemeen als lichte vraat beschouwd, maar toch vertoonden de verschillende boomsoorten uiteenlopende reacties. Naaldbomen bleken veel gevoeliger voor dit soort aantasting dan loofbomen. Vooral zilverden, weymouthden en grove den hadden ervan te lijden. Weinig last hadden loofbomen als ratelpopulier, wintereik en haagbeuk.

Krefting et al. (1966) onderzochten gedurende 11 jaar de groeireactie van *Acer spicatum* op zowel wintervraat van witstaartherten als de door mensenhand nagebootste vorm daarvan. Het percentage door herten verwijderde jaarscheutlengte varieerde in de loop der jaren van 38-94%. Bij de simulatie werd 20, 40, 60, 80 of 100% jaarscheutlengte weggenomen. Er bleek, dat hoe meer taklengte was weggenomen er des te minder takken het volgend jaar werden gevormd omdat er minder knoppen beschikbaar waren. Er trad echter compensatie op in de vorm van taklengte. De totaal gevormde taklengte hield evenwel geen verband met de mate van aantasting. Andere factoren hadden daar kennelijk meer invloed op. Ongeacht dus de mate van vraat produceerden de gesnoeide bomen evenveel taklengte als ongesnoeide. Uiteraard mag uit dit voorbeeld, waarbij het gaat om een bepaald soort vraat van een bepaald soort hert, niet altijd automatisch het effect van andere hertesorten afgeleid worden. Ook de boomsoort speelt natuurlijk een rol (Eiberle, 1975b).

Kortlopende onderzoeken naar, of gewoonweg constatering van, vraat van dieren aan bomen zijn in de literatuur in ruime mate voorhanden. Vooral van diverse hertesorten is op die manier vastgesteld dat ze door hun manier van eten duidelijke invloed kunnen uitoefenen op de hoogte- en diameteraanwas van jonge bomen en het sterftepercentage ervan (Krefting, 1975). Om echter aan de weet te komen wat het effect daarvan, op de lange duur, op de bosontwikkeling is, is het zaak om eveneens langdurende onderzoeksprojecten op te zetten. Dergelijke experimenten, hoewel zeer gering in aantal, zijn inderdaad gedaan. Hier zullen twee voorbeelden daarvan gegeven worden, beide in de Verenigde Staten uitgevoerd door Krefting (1974, 1975). Het eerste voorbeeld speelt zich af in het noorden van Minnesota, het tweede op Isle Royale.

#### 3.3.4.1 Minnesota

In de 30-er en 40-er jaren was in het noorden van Minnesota het aantal witstaartherten (*Odocoileus virginianus*) en sneeuwschoenhazen (*Lepus americanus*) geweldig sterk toegenomen als gevolg van bosbranden en houtoogst op grote schaal (Krefting, 1975; Spurr & Barnes, 1980, blz. 351). Deze grote aantallen dieren bleken een duidelijk

effect te hebben op de vele jonge bomen, die in het kader van herbebossingsprogramma's waren uitgeplant. Dit effect uitte zich o.a. in een verhoogde sterfte van die bomen. Door de lokale bosbouwers werd van 'overbrowsing' gesproken, Krefting (1975) echter sprak van 'heavy browsing'. Om het effect op lange termijn op de vegetatie na te gaan in de plaatselijke door herten en/of hazen overbevolkte gebieden, werden omstreeks 1950 een aantal experimenten gestart (Krefting, 1975). Op 21 lokaties in het noorden van Minnesota werden proefvelden aangelegd, waarop gepoogd werd de invloed van zowel herten als hazen duidelijk te maken. Op ieder proefveld was een controlestuk waar herten en hazen beide toegang hadden, een omheind deel waar herten niet maar hazen wél konden komen en een omheind deel waar geen van beide toegang had. De omheinde gedeelten worden 'exclosures' genoemd. Van de bomen van zowel het controlestuk als de exclosures werden de aantallen, de hoogten en de diameters bepaald en onderling vergeleken. De metingen werden in 1974 beëindigd. De auteur verdeelde de 21 proefvelden in de volgende 5 categorieën:

1. Proefvelden met daarop geplante coniferen: 6 stuks, waarvan 1 met *Pinus banksiana*, 2 met *Pinus resinosa*, 2 met *Pinus strobus* en 1 met zowel *Pinus resinosa* en *Picea glauca*.
2. Proefveld met natuurlijke opslag van *Pinus banksiana*: 1 voorbeeld.
3. Proefvelden met 'swamp forest' vegetatie: 7 stuks.
4. Proefvelden in 'forest openings': 1 voorbeeld op een verlaten akker en 1 op een door onduidelijke oorzaak in het bos ontstaan open terrein.
5. Proefvelden op brandvlakten: 5 stuks.

Van de laatste 14 proefvelden vermeldt de auteur niet of het om geplante dan wel van nature opgeslagen bomen gaat.

De meetresultaten lieten zien, dat van de zes proefvelden van categorie 1 er drie waren, namelijk Toimi, Headquarters en Indian Graves, waar een duidelijke invloed van hazen en herten te merken viel, bij de andere drie niet of nauwelijks. Die invloed bestond uit een verhoogde sterfte en een geringere hoogte- en diameteraanwas op het controlestuk. Het effect op lange termijn hiervan was dat het langer duurde alvorens een voldoende aantal bomen van een bepaalde lengte bereikt was.

Op Toimi was de invloed van hazen veel belangrijker dan die van herten en uitte zich vooral in een verminderde hoogtegroeï (fig. 14). Op Headquarters, waar *Pinus resinosa* was geplant, was de invloed van hazen verwaarloosbaar, maar die van herten groot. Op het controlestuk stierven twee maal zoveel boompjes als binnen de exclosure. De hoogtegroeï werd beïnvloed (fig. 15), maar de diameters vertoonden geen verschil. Op Indian Graves, waar *Pinus strobus* was geplant, was eveneens de invloed van hazen verwaarloosbaar, maar van herten groot. Op het controlestuk overleefde 21% van de geplante *Pinus resinosa*, in de hertexclosure 11% en in de hert-haasexclosure 36%. Tot de sterftefactoren werden tevens gerekend de wintervorst en de schimmel *Cronartium ribicola*. De herten (mede geholpen door *Cronartium*?) hadden een grote invloed op de hoogtegroeï (fig. 16).

Op het proefveld van categorie 2, waar *Pinus banksiana* van nature was opgeslagen, hadden herten en hazen geen invloed op de sterfte, noch op de hoogtegroeï. Wel was

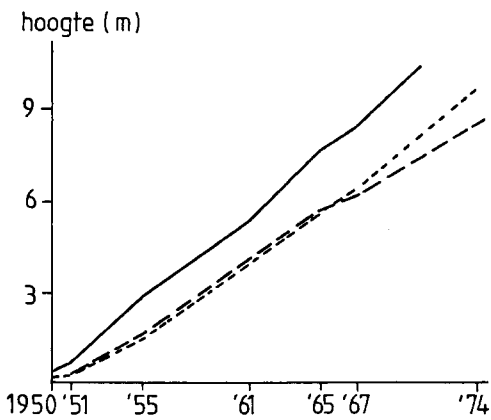


Fig. 14. Gemiddelde hoogten van *Pinus banksiana* in de hert-haasexclosure (—), de hertexclosure (····) en de controle (---) op Toimi. (Krefting, 1975)

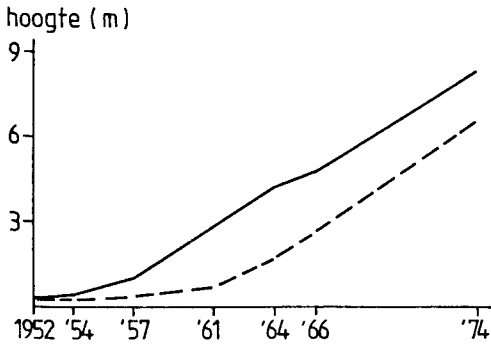


Fig. 15. Gemiddelde hoogten van *Pinus resinosa* in de exclosure (—) en de controle (---) op Headquarters. (Krefting, 1975)

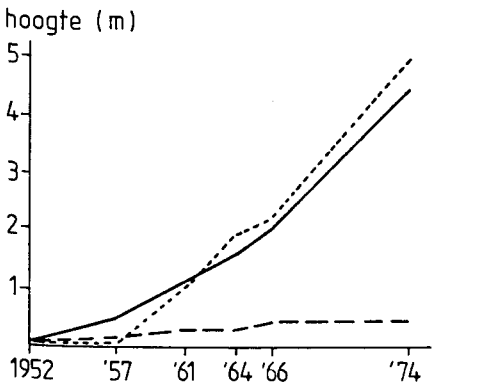


Fig. 16. Gemiddelde hoogten van *Pinus strobus* in de hert-haasexclosure (—), de hertexclosure (····) en de controle (---) op Indian Graves. (Krefting, 1975)

Tabel 2. Gemiddelde hoogten (in m) van vier boomsoorten op Jonvik 1. (Krefting, 1975)

Boomsoort	1950		1955		1962		1965		1974	
	exclos.	contr.	exclos.	contr.	exclos.	contr.	exclos.	contr.	exclos.	contr.
<i>Abies balsamea</i>	0,3	1,0	0,3	0,9	0,5	1,3	0,6	1,5	1,4	2,6
<i>Betula papyrifera</i>	2,2	0,5	4,8	0,5	6,6	0,7	7,2	0,8	5,7	0,7
<i>Prunus pennsylvanica</i>	2,8	0,5	4,4	0,5	5,7	0,4	4,5	0,4	9,0	—
<i>Thuja occidentalis</i>	0,9	0,2	0,9	0,2	1,2	0,2	1,5	0,3	1,8	0,3

er een merkbare invloed op de diameteraanwas.

Bij zes van de zeven proefvelden uit categorie 3 was er weinig of geen effect van vraat te bespeuren. Op één veld, namelijk Jonvik 1, hadden beide diersoorten wel grote invloed. Dit is ook de enige van de 21 lokaties waarvan Krefting exacte aantallen herten aangeeft. In 1935 zaten er 39 herten per 100 ha, in 1959 55 herten en in 1973 45 herten, oftewel gedurende lange tijd zeer grote dichtheden. De ontwikkeling van de verschillende boomsoorten werd er sterk door beïnvloed (tabel 2). Op dit proefveld was maar één type enclosure, namelijk een hert-haasenclosure. Zoals te zien is, hadden *Betula papyrifera*, *Prunus pennsylvanica* en *Thuja occidentalis* zwaar te lijden, in tegenstelling tot *Abies balsamea*. Deze laatste soort is niet geliefd bij witstaartherten en wordt alleen in uiterste nood gegeten. De sterkere groei van deze boomsoort op het controlestuk, vergeleken met de enclosure, wordt waarschijnlijk veroorzaakt door de verminderde concurrentie van andere soorten daar.

Op de overige zeven proefvelden uit de categorieën 4 en 5 hadden herten en hazen niet of nauwelijks invloed.

Resumerend kan gezegd worden, dat herten en hazen op 4 van de 21 proefvelden wezenlijke invloed uitoefenden op de groei van bomen, waarbij herten de hoofdrol speelden. Deze invloed uitte zich in verhoogde sterfte, geringere hoogtegroei of geringere diameteraanwas. Echter, dit effect veroorzaakte op de lange duur slechts uitstel bij het tot stand komen van een opstand van voldoende bomen met een bepaalde hoogte. Op het merendeel van de proefvelden was de onderlinge competitie tussen bomen, in de vorm van b.v. wortelconcurrentie of beschaduwing door de dominante bomen, op den duur van veel groter belang voor de ontwikkeling van bomen dan vraat van herten en hazen.

#### 3.3.4.2 Isle Royale

In paragraaf 3.2 zijn de ontwikkelingen op Isle Royale uiteengezet. Tot de vele onderzoeken die op dat eiland zijn uitgevoerd, behoren ook die, welke betrekking hebben op de relatie tussen de eland en z'n voedsel. Aangezien elanden voor een belangrijk deel takken en bladeren van bomen eten, bestond het vermoeden dat deze dieren veel invloed zouden kunnen uitoefenen op de groei daarvan. Om dat uit te zoeken werden door Krefting (1974) vier proefvelden aangelegd, namelijk in oktober 1948

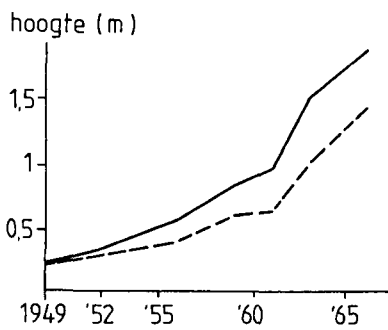


Fig. 17. Gemiddelde hoogten van houtige gewassen in de exclosure (—) en de controle (---) op Daisy Farm (Krefting, 1974).

Tabel 3. Aantal bomen per ha van 3 m of hoger op Daisy Farm. (Krefting, 1974)

Boomsort	1961		1963		1966		1972	
	excl.	contr.	excl.	contr.	excl.	contr.	excl.	contr.
<i>Populus tremula</i>	0	0	0	0	700	0	1200	0
<i>Abies balsamea</i>	200	0	1200	0	2250	250	3200	600
<i>Betula papyrifera</i>	0	0	0	0	0	0	200	0
<i>Picea glauca</i>	0	0	0	0	0	0	200	600

Windigo, in mei 1949 Daisy Farm en Siskiwit Lake, en in mei 1950 Siskiwit Camp.

Net als in het noorden van Minnesota waren ook hier op elk proefveld een controlestuk waar elanden toegang hadden en een exclosurestuk, dat omheind was en waar geen eland in kon. Zowel in de exclosures als op de controlestukken werden van alle houtige gewassen de hoogten gemeten en het stamtal bepaald en onderling vergeleken. De laatste meting werd in 1972 gedaan.

**Daisy Farm.** De meetgegevens toonden aan dat vraat door elanden een duidelijk effect had op de hoogtegroeï van *Populus tremuloides*, *Abies balsamea*, *Cornus stolonifera* en *Betula papyrifera*. De gemiddelde hoogten van alle houtige gewassen zijn weergegeven in figuur 17. Elanden kunnen bomen tot een hoogte van 3 m beschadigen. Het deel van de boom dat daarboven uit steekt is in het algemeen niet meer voor ze bereikbaar. In tabel 3 is van de hoofdboomsoorten het aantal bomen per ha aangegeven dat ca. 3 m of hoger is. Krefting hanteert 400 bomen per acre (ca. 1 000 bomen per ha), met een hoogte van 3 m of meer, als 'bosnorm'. Op Daisy Farm waren op het controlestuk alleen *Abies balsamea* en *Picea glauca* in staat de 3 m grens te halen. Hierbij moet bedacht worden dat elanden niet van *Picea glauca* houden en hem maar zelden eten.

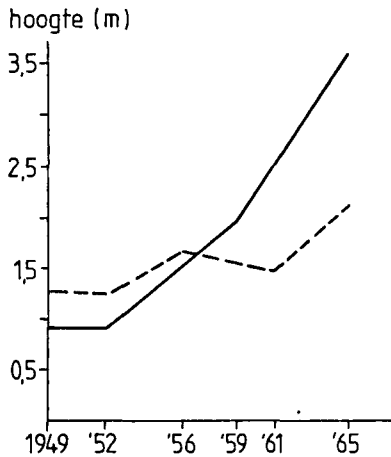


Fig. 18. Gemiddelde hoogten van houtige gewassen in de exclusure (—) en de controle (---) op Siskiwit Lake. (Krefting, 1974)

Tabel 4. Aantal bomen per ha van 3 m of hoger op Siskiwit Lake. (Krefting, 1974)

Boomsort	1949		1952		1956		1966	
	excl.	contr.	excl.	contr.	excl.	contr.	excl.	contr.
<i>Populus tremula</i>	0	250	0	1500	1750	2250	3000	3500
<i>Betula papyrifera</i>	0	0	0	0	3500	500	5500	3750
<i>Picea glauca</i>	0	0	0	0	0	0	0	750

**Siskiwit Lake.** Hier bleek dat elanden een duidelijke invloed hadden op de hoogtegroei van *Populus tremuloides*, *Betula papyrifera*, *Cornus stolonifera* en *Alnus rugosa*. De gemiddelde hoogten van alle houtige gewassen zijn weergegeven in figuur 18. In tabel 4 is van de hoofdboomsoorten aangegeven hoeveel de 3-m-grens gepasseerd zijn.

**Siskiwit Camp.** Hier hadden elanden alleen invloed op de hoogtegroei van *Betula papyrifera* en *Prunus pennsylvanica*. De gemiddelde hoogten van alle houtige gewassen zijn weergegeven in figuur 19. In tabel 5 is van de hoofdboomsoort, *Betula papyrifera*, aangegeven hoeveel exemplaren de 3-m-grens zijn gepasseerd.

**Windigo.** Op deze plaats was de invloed op bomen het grootst. Het meest hadden te lijden *Populus tremuloides*, *Abies balsamea*, *Lonicera canadensis*, *Betula papyrifera*, *Cornus stolonifera*, *Acer spicatum* en *Sorbus americana*. Op dit proefveld was tevens invloed van bevers aanwezig. In 1960 namelijk drongen bevers de exclusure binnen en



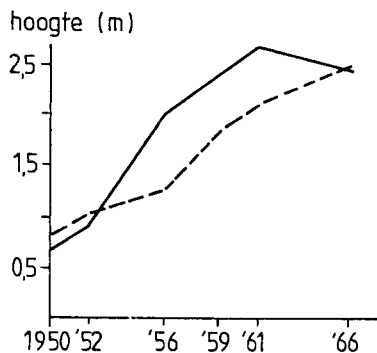


Fig. 19. Gemiddelde hoogten van houtige gewassen in de exclosure (—) en de controle (---) op Siskiwit Camp. (Krefting, 1974)

Tabel 5. Aantal bomen per ha van 3 m of hoger op Siskiwit Camp. (Krefting, 1974)

Boomsort	1952		1956		1959		1966	
	excl.	contr.	excl.	contr.	excl.	contr.	excl.	contr.
<i>Betula papyrifera</i>	250	0	7250	250	7750	3750	8500	4750

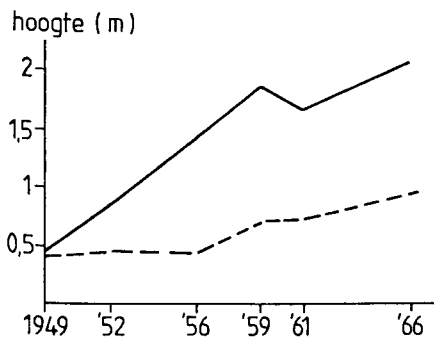


Fig. 20. Gemiddelde hoogten van houtige gewassen in de exclosure (—) en de controle (---) op Windigo. (Krefting, 1974)

Tabel 6. Aantal bomen per ha van 3 m of hoger op Windigo. (Krefting, 1974)

Boomsort	1961		1966	
	excl.	contr.	excl.	contr.
<i>Abies balsamea</i>	750	0	2000	0
<i>Betula papyrifera</i>	250	0	1250	0
<i>Picea glauca</i>	500	250	500	250

velden vele bomen en struiken, waaronder vooral *Populus tremuloides*. In figuur 20 zijn de gemiddelde hoogten van alle houtige gewassen weergegeven. Slechts 250 *Picea glauca*-bomen konden op het controlevlak de 3 m grens passeren. De gemiddelde hoogte van die boomsoort op het controlestuk nam toe van 1,6 m in 1949 tot 4,7 m in 1966. Die van *Abies balsamea* nam toe van 0,2 tot 0,6 en *Betula papyrifera* van 0,4 tot 1,2. In tabel 6 is van de belangrijkste boomsoorten aangegeven hoeveel er de 3-m-grens zijn gepasseerd.

### 3.3.4.3 Conclusies

Kort samengevat kan gezegd worden, dat de elanden op Isle Royale in staat waren door het eten van takken en bladeren sterke invloed uit te oefenen op de hoogtegroei van vele soorten bomen en struiken. Ze hadden echter geen effect op de sterfte. De mate van sterfte was nl. binnen de exclusies gelijk aan die op de controlestukken. Het effect van hazen bleek op dit eiland te verwaarlozen. De tijd vereist voor een bos om zich te vestigen met 1 000 bomen per ha en een hoogte van minstens 3 m varieerde per boomsoort en mate van elandvraat op de verschillende proefvelden. Ondanks de invloed van deze herten kon het bos na enige tijd boven hun bereik uitgroeien. Dit ondanks het feit dat tijdens de experimenten de elandstand steeg van 400 tot 1 000 exemplaren. De oorzaak, waardoor elanden niet in staat waren bomen in een struikgewasstadium te fixeren om er op die manier constant voedsel van te betrekken, is onduidelijk. Misschien ligt deze o.a. in het feit dat deze dieren voor hun voedsel afhankelijk zijn van verschillende boomsoorten, die zelden alle op dezelfde plaats aanwezig zijn (Cowan et al., 1950; Oldemeyer et al., 1977). Ze zijn daardoor gedwongen regelmatig van standplaats te wisselen en kunnen daardoor hun voedselbomen niet systematisch snoeien. Dit zou wél bij zeer hoge dichtheden kunnen, b.v. op Isle Royale rond 1929 toen er een dichtheid was van 1 eland op 20 ha. Vermoedelijk ging dit dan echter ten koste van één of meer voedingsfactoren, waardoor de gezondheidstoestand achteruit ging en de stand weer daalde. Bij een uiteindelijke evenwichtstoestand zou er een zodanig aantal elanden aanwezig zijn, dat hun aanspraak op de bladeren en takken van bomen ruim lag beneden de totale jaarlijkse produktie daarvan. Op Isle Royale zou, naar het zich nu laat aanzien, een evenwichtspopulatie van 600-700 dieren ontstaan, ofwel 1 eland op 80 ha. Vergeleken met het vasteland van Noord-Amerika is dit als zeer hoog te beschouwen, maar op Isle Royale ontbreken voedselconcurrenten als het wapitihert en hertensoorten van het geslacht *Odocoileus*.

De mate van vraat wordt, naast 'smakelijkheid', voor een belangrijk deel veroorzaakt door de dichtheid van de betreffende eter. Holloway, geciteerd door Mitchell et al. (1977) vond, dat bij een winterdichtheid van 1 edelhert op 4 ha weinig berken, lariksen en grove dennen langer dan 10 jaar leefden en alle kort gehouden werden. Bij 1 hert op 25 ha leefden ze langer en konden sommige zich tot bomen ontwikkelen. Bij een winterdichtheid van 1 hert op 60 ha werd de boomontwikkeling nauwelijks gehinderd. Volgens Ahlén (1965) ondervindt de vegetatie duidelijk schade bij een dichtheid groter dan 1 hert op 30 ha. In het Zwitserse Nationale Park Engadin, dat in 1914 als

strikt reservaat werd ingesteld, stijgt de hertenstand sedertdien nog steeds. In het reservaat zijn geen grote predatoren aanwezig. Volgens Tschumi (1973) bedroeg de stand in 1970 ongeveer 2 000 herten (= 18/100 ha). Blankenhorn (1977) schat, dat er in sommige perioden van het jaar 4 000-5 000 dieren aanwezig zijn. Vóór de 2e wereldoorlog kon de hele populatie (300-500 stuks) 's zomers én 's winters in het gebied verblijven. Tegenwoordig trekt het merendeel 's winters naar omliggende gebieden en zelfs 's zomers is maar gedurende enkele maanden de maximumpopulatie aanwezig (Mayer, 1975; Tschumi, 1973). Terwijl de reeën en gemzen een tamelijk constante populatie zijn gaan vormen, kan dat van de edelherten nog niet gezegd worden. De hoge hertenstand heeft duidelijk gevolgen voor de vegetatie. De weilanden die in 1914 aanwezig waren zijn nog steeds niet helemaal dichtgegroeid met bos. De weilanden die nog overgebleven zijn, worden overbeweid en verarmen duidelijk (Kurth et al., 1960; Mayer, 1975). Buiten het park wordt veel schade aangericht aan land- en bosbouw. De gezondheidstoestand van de herten verslechtert, want in strenge winters vindt grote sterfte plaats en de herten die constant in het centrale deel van het reservaat verblijven, zijn ruim 10% lichter in gewicht dan herten uit randgebieden van het Nationale Park (Blankenhorn, 1977). De reden waarom de hertenstand niet ineens stort, zoals de elandpopulatie van Isle Royale omstreeks 1929, is dat er nog steeds uitwijkmogelijkheid buiten het reservaat bestaat. Deze uitwijkmogelijkheid naar voldoende voedsel laat het toe dat er gedurende een bepaalde periode van het jaar in het Nationale Park een zeer hoge hertenpopulatie kan bestaan. Zou het om een gesloten systeem gaan, dan was de hertenpopulatie allang ineengestort. De natuurlijke dichtheden van edelherten lagen waarschijnlijk zeer laag (4-10/1 000 ha volgens Meister, 1969; 2-4/1 000 ha volgens Fröhlich, 1955).

Het effect van reeënvraat wordt in het algemeen als gering beschouwd (Eiberle, 1975). Pas bij zeer hoge dichtheden, zoals van 69 reeën per 100 ha die door Schmidt (1978), met bijvoeding binnen een omheining werden gehouden, kan wezenlijke invloed uitgeoefend worden op de ontwikkeling en de soortensamenstelling van de vegetatie. Volgens Mlinšek (1969) kan echter ook bij een geringe dichtheid effect geconstateerd worden. In sommige delen van Joegoslavië zou de beuk bevoorreed worden tegenover *Abies alba*, aangezien van de laatste de knoppen met graagte door reeën gegeten werden. De natuurlijke dichtheden lagen voor reeën waarschijnlijk zeer laag (1-2/100 ha volgens Meister, 1969; 2-3/100 ha volgens Schwend, 1950).

Over de invloed van wisenten op het bos bestaat nog weinig zekerheid. Krajnova & Zablokaja (geciteerd door Borowski et al., 1967) stellen dat de wisenten in het Kaukasus Nationale Park en in het Prioksko-Terrasnyj-reservaat bij Moskou geen wezenlijke invloed op het bos uitoefenen. De door wisenten bij voorkeur gegeten planten, *Rubus caesius* en *Festuca montana*, ontwikkelen zich prima. De dichtheid van wisenten in de Kaukasus ligt rond de 8 dieren per 1 000 ha (Borowski et al., 1967), bij Bialowieza rond de 12 per 1 000 ha (Krasinski, 1978). Fruzinski et al., (1975) constateerden dat de wisenten in de bossen bij Bialowieza slechts een geringe invloed hebben op de bosstructuur. De door deze dieren omgeduwde bomen zijn meestal de zwakkere exemplaren. Bovendien gaat het bij omgeduwde of rondom geschilde bomen om hooguit enkele

procenten van het totale aantal bomen (eigen waarneming). Geschild worden meestal bomen die 4 à 15 cm dik zijn. Zoals al bij verschillende boomsoorten aangetoond is, heeft het schillen geen wezenlijke invloed op de hoogtegroeï ervan, hoogstens op de kwaliteit van het hout (eik en es volgens Borowski & Van Vuure, 1974; grove den volgens Pels Rijcken, 1965; douglas volgens Reijnders & Van de Veen, 1974). Waar wisenten wél veel effect kunnen hebben, is 's winters rond de voederplaatsen, als dichtheden bereikt worden van 200 dieren/ 1 000 ha (Krasinski, 1978). In een straal van 500 m rond deze voederplaatsen is dan geen bosregeneratie meer mogelijk (Borowski et al., 1967). Wat er precies zou gebeuren als de wisenten van Bialowieza 's winters niet meer met hooi bijgevoerd werden, is moeilijk te zeggen. Waarschijnlijk zouden ze zich dan over een groter gebied gaan verspreiden. In de strenge winter van 1916/'17, toen geen hooi voor bijvoer beschikbaar was, bestond hun voedsel voor een zeer groot deel uit takken en bast, vooral betrokken van door de Duitse bezetter gevelde bomen (Escherich, 1917). De dieren doorstonden de winter toen goed. Wisenten hebben, net als veel andere dieren, een voorkeur voor of afkeer van bepaalde planten. Zo worden bv. takken van grove den en fijnspar niet of nauwelijks gegeten, de bast ervan daarentegen wél graag (Gebczynska & Krasinska, 1972).

Wat bij wilde dieren aan hoge dichtheden niet mogelijk is, is dat wel bij door mensen gehouden gedomesticeerde dieren als koeien en paarden. Sinds enkele jaren worden in sommige Nederlandse natuurreservaten *paarden of koeien* gehouden met het doel een bepaald landschapstype in stand te houden. Op de Groede (Terschelling) worden koeien en paarden gehouden in een dichtheid van 1 op 3 ha, in de Baronie Cranendonck (Noord-Brabant) paarden in een bezetting van 1 op 5 ha (Thalen, 1981). Veel langer al wordt dit systeem in het buitenland toegepast, zoals met koeien en paarden in New Forest (Engeland) en het Borkener Paradijs (West-Duitsland) (Tubbs, 1969; Outhuis, 1980). Het effect van dergelijke grote dichtheden is o.a. dat van bosregeneratie niet of nauwelijks meer sprake is. Koeien en paarden eten hoofdzakelijk gras en in mindere mate takken en bladeren (Van de Veen & Van Wieren, 1980), maar het in grote aantallen voorkomen van deze dieren legt toch een zware druk op de ontwikkeling van jonge bomen. In het Borkener Paradijs liep vóór 1958 1 koe (of paard) per ha. Er was toen van uitbreiding van bos of struikgewas geen sprake. Na 1958 werd de dichtheid teruggebracht tot 1 koe per 2,5 ha. Vanaf dat ogenblik trad een duidelijke uitbreiding van het bosareaal op. In New Forest leven naast 6 000 paarden en koeien (1 per 3,5 ha) nog ongeveer 2 000 (vooral) herten en reeën (Van de Veen & Van Wieren, 1980). Als gevolg hiervan is er van bosverjonging nauwelijks sprake. Dat al deze dieren het terrein (21 000 ha) echter niet optimaal benutten, blijkt uit het feit dat men jaarlijks ongeveer 1 000 ha moet branden of maaien om te voorkomen dat de vegetatie verruit en de ongewenste (schaarse) jonge boompjes zich tot bomen zouden ontwikkelen (Edlin, 1969). 's Zomers is er in dergelijke gebieden voor de vele dieren nog wel voldoende te eten, maar in de winterperiode ontstaan grote problemen. Zou er niet bijgevoerd worden of een aantal dieren op stal gezet, dan zouden vele van honger omkomen.

Zonder alternatieven als bijvoeren, op stal zetten of uitwijken naar voedselrijkere



Foto 8. De koe behoort tot het herkauwerstype van de grazer. Dit betekent dat zijn voedsel voornamelijk uit gras bestaat. Daarnaast wordt graag aan bomen en struiken gegeten. Grote aantallen koeien kunnen daarom invloed op het bos uitoefenen. (Foto RIN)

gebieden, zouden dichte populaties van herten, runderen en paarden snel uitgedund worden. Ondanks vraat van deze dieren, zou het bos, vooropgesteld dat het om voor bomen gunstige groeiplaatsen gaat, van nature een vrijwel gesloten eenheid vormen, met hier en daar verspreide open plekken. Het opengooien van het bos is alleen mogelijk door toedoen van bevers, mensen en natuurlijke 'katastrofen' als storm en brand. Van deze is alleen nog de mens in staat terrein blijvend open te houden. Ook grote dieren zoals olifanten zijn niet in staat het bos een open, parkachtig karakter te geven, maar blijven in feite afhankelijk van het door andere factoren veroorzaakte vóórkomen van secundair bos, waarin veel gras (hun hoofdvoedsel), kruiden en boombladeren te vinden zijn (Olivier, 1978, 1980; Wing & Buss, 1970). In, door gebiedsinking, tijdelijk overbevolkte terreinen kunnen olifanten wél fataal worden voor het bos (Buechner & Dawkins, 1961; Glover, 1963). Ook een grote boombladeren- en boomtakkeneter als de Javaanse neushoorn is in het Ujung Kulon reservaat (Indonesië) niet in staat een open bosbeeld te scheppen, hoewel er hier en daar wél plaatsen zijn met 'rhinocharacter', omgeduwde bomen, die weer doorgroeien, bevreten worden enz. (Hoogerwerf, 1970). Tot 1921 werden de graslanden ten behoeve van de jacht op bantengs door mensenheden in stand gehouden. Het dichtgroeien van de graslanden daarna kon door de neushoorns en bantengs niet tegengehouden worden, ondanks het feit dat het, voor de neushoorns, om favoriete voedselbomen ging.

### 3.4 Grondwoeling

De bodem is voor veel zoogdiersoorten van fundamenteel belang in verband met hun specifieke levenswijze. De bodem kan doorwoeld worden om plantaardig of dierlijk voedsel te zoeken en er kunnen gangen en holen (nesten) in gemaakt worden om de jongen te werpen, te (winter)slapen of voedsel op te slaan. De mate waarin dit alles gebeurt hangt zowel af van de diersoort als van de aard en de voedselrijkdom van de grond. Gronden die voedselarm zijn, zeer rotsachtig of waar het grondwater vrijwel tot aan het oppervlak staat, worden weinig doorwoeld. In voedselrijke, diepgrondige bodems is daarentegen wél veel woelactiviteit. In tabel 7 is aangegeven welke diersoorten, al of niet geregeld, met een bepaald doel de grond doorwoelen. Andere bodemactiviteiten, zoals het rollen in modder of blubber door wisenten, edelherten en wilde zwijnen of het voedsel zoeken door eekhoorns, muizen e.d. tussen de dorre bladeren, zullen hier verder niet behandeld worden.

Door bovengenoemde woelactiviteiten kan belangrijke invloed uitgeoefend worden op b.v. de aëratie van de grond, de vocht- en mineralenhuishouding en de vegetatie. Voronov (geciteerd door Golley et al., 1975) maakte schattingen van graafactiviteiten van verschillende zoogdieren (tabel 8). Helaas werd er niet bij vermeld binnen welke tijdsperiode dit gebeurde.

Door Golley et al. (1975) worden nog meer gegevens geleverd over door dieren verplaatste hoeveelheden grond. In loofbossen kunnen 11 of 12 mollen van de soort *Talpa caucasica* 0,15 m<sup>3</sup> grond per ha per dag verzetten. In *Picea*-bossen kunnen mollen tot 19 000 kg aarde per ha per jaar verplaatsen. Onder laboratoriumomstandigheden verplaatste een bosmuis in 2 uur tijd 1 à 3 kg aarde. Woelmuizen in een dichtheid van 300

Tabel 7. Activiteiten van verschillende zoogdiersoorten in de grond van bossen.

Diersoort	Gangstelsel	Nestholte	Voedsel zoeken
mol	x	x	x
bosspitsmuis	x	-	x
waterspitsmuis	x	x	-
konijn	x	x	x
bever	-	x	-
woelmuizen	x	x	x
bosmuis	x	x	x
grote bosmuis	x	x	x
wolf	-	x	-
vos	x	x	-
beer	-	x	x
otter	-	x	-
das	x	x	x
bunzing	-	x	-
wild zwijn	-	-	x

Tabel 8. Graafactiviteiten van verschillende zoogdieren. (Naar Golley et al., 1975)

Zoogdiersoort	Ganglengte (cm)	Nestvolume (cm <sup>3</sup> )	Hoeveelheid verplaatste grond (m <sup>3</sup> )
mol	6000	2096	0,077
das	4600	398000	2,896
vos	2700	440000	2,103
bosmuis	100	351,2	0,0012
grote bosmuis	100	2280	0,0043
rosse woelmuis	95	283	0,0011
woelrat	1500	4886	0,053
veldmuis	40	3299	0,0037

à 400 individuen per ha kunnen 10 m<sup>3</sup> aarde per ha per jaar verzetten.

Een van de dieren die het meest in de grond graaft en waarbij ook het meest onderzocht is, is de mol. Uit onderzoek van Voronov (1968) en Abaturov (1968) bleek dat mollengangen drainerend werkten op de bodem. In de gangen bestaat namelijk een zekere luchtcirculatie en de wanden van mollengangen zijn droger dan de omringende grond, waardoor zij een drainerend effect hebben (Voronov, 1968). Ook de grond waaruit de molshoop bestaat is duidelijk droger dan ongestoorde grond. Na regen zakt het water op plaatsen waar mollengangen liggen sneller de grond in dan daar waar niet gegraven is (Abaturov, 1968).

De door mollen omhooggebrachte grond is relatief arm aan humus, vergeleken met die uit de ongestoorde bovenste grondlaag, maar daarentegen veel rijker aan b.v. Ca, Mg en Al. Mollen zijn in staat in kortere tijd meer minerale stoffen omhoog te brengen dan door planten mogelijk is (Abaturov, 1968). Als gevolg van het graven door mollen worden in de bovenste 40 cm grond de bodemhorizonten sterk vermengd, wordt grond van soms grote diepten omhooggebracht en worden podzoliseringsprocessen verlangzaamd.

Hoe ouder de molshoop wordt, des te hoger wordt het humusgehalte vanwege de toenemende plantengroei. De molshoop zakt steeds meer in elkaar, maar kan soms zelfs na 20 jaar nog als een lichte verhoging waargenomen worden (Abaturov 1968). Zowel verse als oude molshopen kunnen door bepaalde mierensoorten, b.v. *Lasius flavus* en *Lasius niger*, gekoloniseerd worden. Deze dieren slepen dan plante- en bodemdeeltjes aan, waardoor de hoop vergroot wordt en langer blijft bestaan (Voronov, 1968). Zodoende ontstaat een sterker bodemreliëf.

De vegetatie, die zich aanvankelijk op molshopen ontwikkelt wijkt duidelijk af van die er omheen (Elton, 1966; Knapp, 1959; Voronov, 1968) vanwege andere groeiomstandigheden (relatieve voedselrijkdom, geringe concurrentie, losse bodemstructuur). Verschillende onderzoekers vonden, waarschijnlijk als gevolg van variërende standplaatsen, verschillende planten als kolonisatoren. Soms was het vooral gras, soms ging het vooral om kruiden. Volgens Knapp (1959) zijn het vooral nitrofiële planten met bovengrondse uitlopers die een grote rol spelen. Volgens Elton (1966) zou

er na 2 jaar al geen verschil meer zijn tussen de plantengroei op molshopen en die daaromheen. Volgens Voronov (1968) duurt dat veel langer en kunnen zelfs in de loop van de tijd verschillende opeenvolgende perioden in de vegetatieontwikkeling onderscheiden worden. Ook de uitgegraven grond voor konijne-, dasse- en vosseholen, draagt vaak een afwijkende flora (Elton, 1966). Zo kan er zich, volgens Van Wijngaarden & Van de Peppel (1964), op dergelijke grond, mede als gevolg van dasseuitwerpse- len, een typische nitrofiële vegetatie ontwikkelen van b.v. brandnetels, braam en vlier.

Ook voor bomen nemen molshopen een speciale plaats in. Op dergelijke hopen kunnen namelijk verschillende boomsoorten kiemen en opgroeien. Voronov (1968) vond dat in een stuk berkenbos 38% van de molshopen met jonge berken was bezet. Sukachev & Dylis (1964) vonden dat de kieming van eik en esdoorn op molshopen twee maal zo hoog was als op ongestoorde grond. Ook ratelpopulier, fijnspar en iep kunnen op molshopen groeien (Abaturov, 1968; Sukachev & Dylis, 1964; Voronov, 1968). Voronov voert verschillende oorzaken aan voor de groei van bomen op molshopen. In de eerste plaats heersen er op molshopen gunstige kiemings- en groeiomstandigheden (zie ook hiervoor). In de tweede plaats worden boomzaden die door mols-  
hoopaarde zijn bedekt beschermd tegen knaagdieren en verkeren eveneens in gunstige kiemingsomstandigheden (zie paragraaf 3.2.2). In de derde plaats zou het vee dergelij-  
ke op molshopen groeiende planten (en dus ook bomen) in de regel onaangeroerd laten. De reden hiervan is niet duidelijk.

Een andere vorm van groundbewerking wordt gedaan door dieren als dassen, beren en wilde zwijnen. Op zoek naar voedsel wordt, met poten of snuit, de bovenste grond- laag doorwoeld. Vooral wilde zwijnen staan hierom bekend. Het effect van deze die- ren op het bos is veelzijdig (Briedermann, 1968; Vietinghoff-Riesch, 1952). Door het woelen ('breken') van de grond vindt, als gevolg van een sterkere aëratie en menging, een betere strooiselvertering plaats. Tevens kan op die manier een goed zaaibed ont- staan voor de kieming van bomen. Dergelijke gegevens, gecombineerd met het feit dat wilde zwijnen veel planten- en zaadetenden insecten verteren, hebben veel bijgedragen tot het algemene beeld van de 'nuttige' wilde varkens. Door het breken van de grond kunnen echter veel jonge boompjes ontworteld worden en door wortelbeschadiging kunnen schimmelinfecties worden overgebracht. Ook kan het een sterke vergrassing tot gevolg hebben (b.v. van *Aira* en *Agrostis* spp., Vietinghoff-Riesch, 1952), waardoor bomen aan een sterkere concurrentie komen bloot te staan. Aan de andere kant eten wilde zwijnen ook gras en b.v. adelaarsvaren, wat weer als gunstig voor bomen be- schouwd kan worden. Aangezien eikels en beukenoten van levensbelang zijn voor deze dieren, betekent dit, dat het in grote hoeveelheden eten van deze vruchten zal bijdra- gen tot een verminderd aantal kiemplanten. Dat omgewoelde grond een goed kiembed voor berkezaad kan vormen, wordt vermeld in een voorbeeld gegeven door Vietinghoff-Riesch (1952). Daaruit zou moeten blijken, dat een eikenhaagbeukenbos in de loop van de tijd, als gevolg van vraat en wroeten van wilde zwijnen, veranderd is in een berkenbos.

Volgens Briedermann (1968) is het percentage voedsel dat door wilde zwijnen in de grond gevonden wordt relatief gering. In mastjaren wordt voor 2% aan ondergrondse





Foto 9. Tussen de boompjes (midden op de foto) is gewroet door wilde zwijnen (op de achtergrond nog zichtbaar). Dit doen ze als ze op zoek zijn naar wortels, insecten en muizen. Naast bosbouwkundig nuttige aspecten zitten er aan dit gewroet ook schadelijke. (Foto RIN)

plantedelen verteerd, in overige jaren 7 %. Het percentage onderaards dierlijk voedsel is 3%. Dit duidt niet op grote woelactiviteit. Het oppervlakkig doorzoeken van de laag dorre bladeren naar eikels en beukenoten wordt hier niet bijgerekend. Bij het optreden van grote hoeveelheden insecten kan soms wél veel, vlaktegewijs gewoeld worden. Voorwaarde daarvoor is dan een hoge zwijnenstand. Het effect van wilde zwijnen op insectenpopulaties is volgens Briedermann (1968), op grond van eigen en literatuuronderzoek, echter niet essentieel te noemen. Weliswaar kunnen ze grote hoeveelheden, voor de bosbouw schadelijke, insecten vernietigen, maar toch zijn ze zelfs bij hoge dichtheden, b.v. 2 varkens per 100 ha, niet in staat de insectenpopulatie beneden het schadeniveau te houden. Bij de insecten die gegeten worden, zitten ook roofinsecten zoals loopkevers. Deze auteur komt dan ook tot de conclusie, dat voor de bosbouw nut en schade van het wilde zwijn met elkaar in evenwicht zijn. Vietinghoff-Riesch noemt dit dier, in dit verband, een indifferentie soort.

Ook hier geldt dus weer dat niet al te overhaast moet worden geoordeeld over activiteiten van bepaalde dieren. Grondwoeling vormt een essentieel onderdeel van het ecosysteem bos, zij het niet altijd even opvallend.

### 3.5 Samenvatting

Zoogdieren kunnen op verschillende manieren zaden en vruchten van planten en schimmels verspreiden. Ze kunnen, gehecht aan poten of pels, vervoerd worden (epizoöchorie), ze kunnen meegenomen worden om elders geconsumeerd of opgeslagen te worden (synzoöchorie) en ze kunnen gegeten worden en later uitgescheiden (endozoöchorie). Consumptie van zaden en vruchten door b.v. muizen of wilde zwijnen kan soms grote vormen aannemen. Vooral in zaad- en vruchtarme jaren kan er door predatie weinig van overblijven. In jaren echter waarin er veel van zijn (mastjaren), worden grote hoeveelheden zaden en vruchten door verschillende diersoorten, vaak ondergronds, opgeslagen. Dit kan veel bijdragen tot verspreiding en kieming.

Aan de hand van twee voorbeelden, waarvan één zich op Isle Royale afspeelt, wordt geprobeerd het belangrijkste principe duidelijk te maken, dat ten grondslag ligt aan de predator-prooi-relatie. Vooraf vroeger dacht men, dat de predator de belangrijkste prooi-regulerende factor was. Tegenwoordig wordt echter steeds duidelijker dat niet de predator, maar de hoeveelheid voedsel de prooidierpopulatie reguleert. Neemt de hoeveelheid voedsel toe dan stijgt het aantal prooidieren. Daalt de hoeveelheid voedsel dan neemt het aantal prooidieren af. De predator kan alleen dan meer prooidieren bemachtigen als deze, door gebrek aan voedsel, in slechte conditie komen te verkeren. De plantaardige produktie reguleert indirect de predatoren.

Het eten van bladeren, knoppen, takken, bast of wortels kan de groei van bomen en dus van bossen beïnvloeden. Bevers veroorzaken, wat dat betreft, wel het grootste effect, aangezien ze in staat zijn grote stukken bos te doen verdwijnen. Minder effect sorteren over het algemeen hazen, konijnen, muizen, herten, runderen, paarden enz. Echter in bepaalde situaties waarin er, om wat voor reden dan ook, grote dichtheden voorkomen, kan de bosontwikkeling sterk vertraagd worden. Voor natuurlijke evenwichtsituaties mag aangenomen worden, dat zoogdieren (afgezien van bevers) niet in staat zijn het bos, op hiervoor geschikte groeiplaatsen, een open parkachtig karakter te geven.

Veel zoogdiersoorten graven om verschillende redenen in de grond. Hierbij kunnen vaak grote hoeveelheden grond verzet worden. De mol is, wat dit betreft, uitgebreid onderzocht. Door het graven van onderaardse gangen wordt de grond gedraineerd en de bovenste grondlaag goed dooreen gemengd. Molshopen kunnen voor bepaalde miersoorten belangrijk zijn en verder een interessante plantengroei vertonen. Het wroeten van wilde zwijnen in de grond heeft veelzijdige effecten, zowel positieve als negatieve. Voor het bos als geheel is het wilde zwijn waarschijnlijk als indifferent te beschouwen.

## 4 Invloed van bosbeheer en aanbevelingen

### 4.1 Veranderingen in het bos

In de voorafgaande hoofdstukken is duidelijk geworden, dat er een zeer sterke wisselwerking bestaat tussen zoogdieren en de bossen, waarin ze leven. Veranderingen in bosstructuur en -samenstelling, om wat voor reden dan ook, hebben grote invloed op de erin levende zoogdieren en, omgekeerd, kunnen deze dieren een bepaald effect uitoefenen op het bos.

In de loop van de eeuwen is de invloed van de mens op dit systeem in Europa en vooral in ons land steeds groter geworden. Het karakter van het bos werd steeds sterker door hem veranderd, de omvang ervan teruggebracht, diersoorten uitgeroeid en de aantallen van de overige soorten gewijzigd. Uiteindelijk bleef er in de hooggeïndustrialiseerde Europese landen nergens een ongeschonden stuk natuur over.

Sinds de mens zich bezig ging houden met landbouw werden steeds grotere stukken bos gerooid. Van de overblijvende bossen begon de karakterverandering in de middeleeuwen sterk door te zetten (Gossow, 1977). In die periode werd in Europa de eik bevoordeeld ten opzichte van andere boomsoorten, omwille van hout, looistof en vee-weide. De beuk o.a. verdween naar de achtergrond. Aan het eind van de middeleeuwen begon men op steeds grotere schaal kunstmatig bomen (grove den) aan te planten en geleidelijk aan werd het loofbos steeds meer vervangen door naaldbos. Uiteindelijk ontstond als reactie op de door de Napoleontische oorlogen ontstane houtschaarste het kaalkapcultuurbos, zoals we dat tegenwoordig kennen, zowel in boomsoortsaamenstelling, structuur als schaal sterk afwijkend van het oorspronkelijke oerbos.

### 4.2 Voedsel

Voor de dierenwereld heeft deze ontwikkeling belangrijke gevolgen gehad. In de eerste plaats wat betreft de factor voedsel. In de huidige cultuurbossen met overwegend houtteeltkundige doelstelling bestaat in feite geen echt klimaxstadium zoals in oerbossen, maar betreft het een door de mens bepaalde vorm. In deze cultuurbossen spelen lichtboomsoorten (meestal pioniersoorten) als grove den, lariks, eik en berk een belangrijke rol. Dit soort bossen wordt gekenmerkt door een naar verhouding rijke groei van grassen en kruiden, ook in de stakenfase. Door de sterk lichtdoorlatende kronen kan zelfs in deze fase voldoende licht op de bosbodem vallen, zij het minder dan in de overige fasen. In cultuurbossen wordt bovendien in alle fasen, maar vooral

in de dichte fase en stakenfase, eerder en sterker gedund dan van nature het geval zou zijn. Ook hierdoor kan meer licht de grond bereiken. Op de oorspronkelijke gronden kwam waarschijnlijk een oerbos voor waarin de pioniers een bescheidener en de schaduwverdragende boomsoorten een belangrijke rol vervulden.

Een ander belangrijk verschil met het oerbos is, dat in het cultuurbos door de mens een kortere en constantere omloop wordt gehanteerd. Dit is het duidelijkst bij hakhout (6 tot 26-jarige omloop) en middenbos (zelfde omloop, overstaanders een veelvoud hiervan). Bij vlaktegwijs geteeld naaldhout hield men gedurende de laatste eeuw een omloop van rond 60 jaar aan. In ons land zijn vooral hakhoutssystemen en naaldhoutplantages lang de overwegende bossen geweest en ook nu nog wordt, in vergelijking met natuurbos, een korte omloop aangehouden. Daardoor ontstaat een bosmilieu met grote oppervlakten (tijdelijk) kaalkapterrein en jong opgroeiend bos (jonge fase, dichte fase en stakenfase), maar betrekkelijk weinig boomfase. Bovendien werd de boomfase vrijwel steeds voortijdig beëindigd. De aftakelingsfase ontbrak geheel. In oerbossen was de verjonging op grote schaal via pioniersoorten zeldzamer en die op kleine schaal via schaduwverdragende soorten frequenter; het patroon kende minder grote en meer kleine verjongingsvlakten. In het oerbos trad dus niet alleen maar kleinschalige verjonging op, wel was deze veel frequenter. Hoe kleiner de oppervlakte van een open plek, temidden van hoge bomen, des te sterker wordt het effect van schaduwwerking op de gras- en kruidengroei en des te minder wordt de biomassa ervan. Hoe groter dus de schaal van het cultuurbos, hoe groter de biomassa grassen, kruiden en struiken.

Uit deze verschillen kan geconcludeerd worden, dat voor het merendeel van de zoogdieren die in deze literatuurstudie behandeld zijn, de hoeveelheid voedsel in de huidige cultuurbossen ten opzichte van het oerbos vergroot is. Het plenterbos staat er gens tussen deze twee uitersten in (Fröhlich 1951). Door het grotere aandeel jonge en dichte fasen is de biomassa van grassen, kruiden en insecten in het bos als geheel toegenomen. Als gevolg hiervan kon de dichtheid van veel dieren sterk toenemen. Dit betekent tevens dat er in de oerbos situatie duidelijk minder voedsel was en dat er dus ook veel minder dieren konden leven. In figuur 21 is te zien dat er een duidelijk verband bestaat tussen het geogste aantal m<sup>3</sup> hout en het aantal geschoten reeën in de boswachterij Ebrach (West-Duitsland). Naarmate er meer kaalslag plaatsvond, ontstond er meer voedsel en kon de reeënstand toenemen.

Een hierop gelijkende situatie beschrijft Fröhlich (1955) uit het begin van deze eeuw, in de toen nog niet of nauwelijks door mensen beïnvloede uitgestrekte bossen van de zuidelijke en oostelijke Karpaten. Fröhlich schatte de edelhertenstand destijds op 2 à 4 per 1 000 ha en het vergde dagenlang zoeken om een hert te vinden. Toen echter het gebied in de twintiger jaren ontsloten werd en er op grote schaal gekapt ging worden, stegen de aantallen van zowel herten als reeën sterk, als gevolg van de toegenomen hoeveelheid voedsel. Edelherten bereikten een dichtheid van 30 à 40 stuks per 1 000 ha. Fröhlich suggereerde dat bejaging van predatoren dit grote aantal herten tot gevolg had. Dat predatoren niet zo'n invloed hebben als Fröhlich meende, mag blijken uit paragraaf 3.2. Zoals de edelherten grote voorkeur vertoonden voor het jonge cultuurbos,

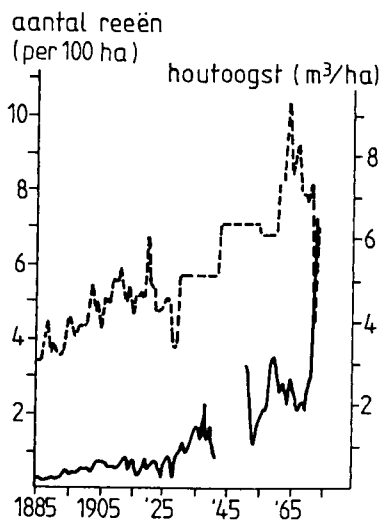


Fig. 21. Het aantal geschoten reeën (—) en de houtoogst (---) van 1885 tot 1975 in de boswachterij Ebrach (West-Duitsland). (Sperber, 1975)

zo kan nog heden ten dage geconstateerd worden dat ook de wisenten in de bossen rond Bialowieza (Polen) zich hoofdzakelijk in de cultuurgedeelten ophouden en vrijwel niet in het oerbosreservaat, waar ze slechts nu en dan komen (Krasinski, 1967).

Een ander aspect dat te maken heeft met de verandering van de hoeveelheid voedsel, is de omzetting van loofbos in naaldbos. Gebleken is namelijk dat voor veel zoogdieren in loofbossen meer voedsel te vinden is dan in naaldbossen. Nu staan naaldbossen meestal op voedselarmer gronden dan loofbossen, maar zelfs als naald- én loofbos naast elkaar op dezelfde grondsoort voorkomen, is het verschil te zien. Dieren waarvoor dit is waargenomen zijn o.a. de egel (Bijlsma, 1977), de das (Pelikan & Vackar, 1978) en de mol (Stein, 1959). Vermoedelijk heeft dit te maken met de hoeveelheden wormen en insecten aanwezig in de verschillende bostypen. Gedetailleerde onderzoeksresultaten bestaan, wat dit betreft, echter niet. Indien dus het naaldbos meer in loofbos zou worden omgezet, zou dit de voedselsituatie voor bepaalde dieren nog verder verbeteren.

### 4.3 Schuil- en nestplaatsen

Nog een aspect dat belangrijke veranderingen onderging is de beschikbaarheid van schuil- en nestplaatsen. Dieren kunnen bovengronds schuilen in struikgewas, onder omgevallen bomen of in boom- of rotsholten. De oppervlakte struikgewas/dichte fase is in een kaalkapcultuurbos sterk toegenomen ten opzichte van de situatie in een oerbos, waar er betrekkelijk weinig van aanwezig is (Fröhlich, 1951). Wat dat betreft zijn dus de mogelijkheden om te schuilen uitgebreid. Sterk afgenomen is echter de moge-

tussen wortels en onder  
overhangende wortelkluit

onder de stam, in holtes  
erin of achter losse schors

tussen takken en ruigte

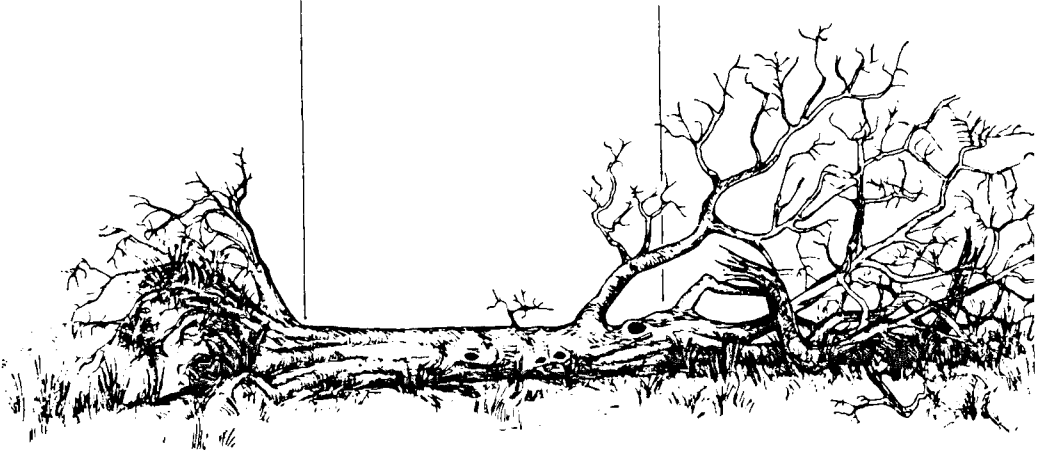


Fig. 22. Verschillende onderdelen van een boom kunnen van nut zijn voor zoogdieren als schuilplaats.

lijkheid om onder omgevallen bomen of in boomholten te schuilen. Waren die in het oerbos nog regelmatig aanwezig, in het cultuurbos is dat nauwelijks nog het geval, aangezien alle dode bomen daar opgeruimd worden. Zowel levende als dode staande bomen kunnen boomholten bevatten, ontstaan door activiteiten van spechten, door rotting, of beide. Liggende bomen kunnen, naast boomholten, nog meer schuilplaatsen bieden, namelijk onder de overhangende wortelkluit, onder de stam of in de wirwar van takken en vegetatie op de plaats, waar de kroon is neergekomen (fig. 22).

Boomholten kunnen, wat grootte betreft, sterk variëren. Zowel kleine dieren kunnen er in terecht, b.v. (vleer)muizen, als ook grote, zoals beren (Thomas, 1979). Grote dieren blijven echter steeds afhankelijk van door rotting ontstaan holten, aangezien spechtengaten slechts beperkte afmetingen hebben. In tabel 9 is aangegeven in welke mate door in Nederland in het bos voorkomende zoogdieren gebruik wordt gemaakt van boomholten. Zoals te zien is, gebruiken de meeste dieren slechts nu en dan boomholten om in te schuilen of te nestelen. Dit zal deels veroorzaakt worden door een geringe behoefte (zoals bij woelmuizen), deels door een gebrek aan geschikte (grote) holten, zoals voor de wilde kat geldt.

Een dier dat, evenals de vleermuis, wel behoefte heeft aan boomholten, is de boommarter. Van dit dier is bekend, dat het een grote voorkeur heeft voor opgaand bos (boomfase en aftakelingsfase) en in de huidige Europese cultuurbossen meer in loofbos te vinden is dan in naaldbos. Volgens Gautschi (1981) is de oorzaak hiervan dat loofbos wel oud genoeg kan worden om voldoende boomholten te bevatten, maar naaldbos niet. Volgens Van Balen et al. (1982) zullen zelfs in oud naaldbos weinig boomholten aanwezig zijn, in loofbos daarentegen veel meer. Dat de boommarter voor zijn voedsel niet afhankelijk is van de boomfase, bleek uit onderzoek van Lockie

Tabel 9. De mate waarin, in Nederlandse cultuurbossen, door bepaalde zoogdieren gebruik wordt gemaakt van boomholten.

Zoogdiersoort of -groep	Mate van gebruik		
	soms	vaak	zeer vaak
egel ( <i>Erinaceus europaeus</i> )	x	-	-
spitsmuizen (Soricidae)	x	-	-
vleermuizen (Microchiroptera)	-	-	x
eekhoorn ( <i>Sciurus vulgaris</i> )	x	-	-
eikelmuis ( <i>Eliomys quercinus</i> )	-	x	-
hazelmuis ( <i>Muscardinus avellanarius</i> )	-	x	-
woelmuisen (Microtidae)	x	-	-
bosmuis ( <i>Apodemus sylvaticus</i> )	x	-	-
grote bosmuis ( <i>Apodemus flavicollis</i> )	x	-	-
boomarter ( <i>Martes martes</i> )	-	-	x
otter ( <i>Lutra lutra</i> )	x	-	-
bunzing ( <i>Putorius putorius</i> )	x	-	-
wezel ( <i>Mustela nivalis</i> )	x	-	-
hermelijn ( <i>Mustela erminea</i> )	x	-	-
wilde kat ( <i>Felis silvestris</i> )	x	-	-

(1961) in een open bosgebied in Schotland. Daar waren deze dieren zowel in de boomfase als in de jonge fase te vinden. Hun woonruimte hadden ze in de boomfase en voedsel werd gezocht in beide. Hieruit blijkt, dat hoe kleinschaliger het bos is en hoe meer het de mozaïkvorm van het oerbos benadert, des te meer een dier als de boomarter daar nut van zal hebben. Ook dieren als eikelmuis en hazelmuis, die hoofdzakelijk in de eerste bosontwikkelingsfasen te vinden zijn, zullen dan als gevolg van een zekere behoefte aan boomholten, gebaat zijn bij, op geringe afstand aanwezig, oud bos.

... Een andere functie van dood hout kan zijn die van indirecte voedselbron. Dieren als beren, dassen en wilde zwijnen kunnen het aan invertebraten relatief rijke dode hout (Piotrowski & Wolk, 1975) met klauwen of tanden open scheuren om insecten en dergelijke te eten. Woelmuisen kunnen in vermolmd hout gangen graven om de daarin groeiende vruchtlichamen en myceliumdraden van schimmels te eten (Thomas, 1979).

Het laten staan of liggen van dode bomen kan dus sterk de populaties bevorderen van vleermuizen, boomarters enz. Dit achterlaten van soms grote afmetingen dood hout is nooit in de bosbouwpraktijk opgenomen, niet alleen uit overwegingen van netheid en houtverlies, maar ook uit angst voor brandgevaar of het aantrekken van dieren als insecten, muizen en konijnen. Vooral het laatste argument wordt vaak benadrukt. Dood hout wordt gezien als bron voor aantasting van het produktiesysteem. Dimock (1974) echter komt in een literatuurstudie over het verband tussen het laten liggen van houtafval en schade door dieren aan het bos uiteindelijk tot de conclusie, dat die schade in het algemeen minder zal zijn in situaties waarin het hout niet verwijderd is dan

waarin dat wel het geval is. Thomas (1979) beveelt voor Noord-Amerika aan om voldoende dood hout te laten liggen ten gunste van kleine zoogdieren, die een belangrijke rol vervullen bij de verspreiding van sporen van mycorrhiza's vormende schimmels (zie paragraaf 3.1.1).

#### 4.4 Natuurwaarde

Wat kan gedaan worden om de natuurwaarde van het huidige bos te vergroten of te wel om van het vlaktegewijs geteelde bos een meer of zelfs geheel natuurlijk bos te maken? Indien de beheersdoelstellingen van een bosgebied een bepaalde 'natuurwaarde-doelstelling' bevatten, van welke prioriteit dan ook, dan kunnen de volgende ingrepen, al dan niet gecombineerd, bijdragen tot het verwerkelijken van zo'n doelstelling:

1. Omvorming van naaldbos tot loofbos: hierdoor ontstaat een bosmilieu dat van nature beter geschikt is voor ons klimaatgebied. De drie inheemse naaldboomsoorten moeten hierin uiteraard wel hun specifieke rol kunnen spelen. Door de omvorming zal voor verschillende zoogdiersoorten een betere voedselsituatie ontstaan.

2. Omloop van het bos verlengen. Dit geldt met name voor naaldbos, omdat de omloop daarvan relatief kort is. Een langere omloop betekent meer boomholten, vooral in loofbos. Ook ontstaat er een stabielere levensgemeenschap, waarin veranderingen geleidelijker verlopen. Om de abrupte overgang bij de eindkap te voorkomen kan het weghalen van bomen beter in groepenkap, schermkap of een daaropgelijkend kapstelsel plaatsvinden. Het voordeel van oud bos is verder, dat het kronendak steeds ijler wordt en daardoor meer grassen en kruiden op de bosbodem gaan groeien. Echter de biomassa daarvan zal geringer zijn dan in een bos met een kortere omloop.

3. Het fijnmaziger maken van het bosmozaïek. Dit kan gebeuren door een aantal grote gelijkjarige opstanden op te splitsen in kleinere óf door bij het uitvoeren van groepenkap de verschillende groepen vloeiend in elkaar te laten overgaan. Met meer (maar niet uitsluitend) kleinere verjongingseenheden krijgt het mozaïek een natuurlijker karakter. Zoogdieren die, zoals boomarter, das of vos, profiteren van doorengemengde kleine oppervlakten met verschillende bosfasen (omdat bijvoorbeeld voedsel en onderdak elk in een andere fase zitten), vinden in een op deze manier veranderd bosmozaïek betere bestaansvoorwaarden.

4. Een ander beleid ten aanzien van dood hout. In verreweg de meeste cultuurbossen is er óf geen dood hout óf het bestaat alleen uit takhout en stompjes. Vergroting van het aantal dode bomen kan verrijkend werken op het dierlijk leven en hoeft nauwelijks afbreuk te doen aan de houtproductie. Of 'dood-hout-insekten' werkelijk de houtproductiefunctie van de staande opstand kunnen schaden en op welke schaal van bosbeheer, zou eindelijk eens goed onderzocht moeten worden. Voor zoogdieren als boomarters en vleermuizen (vooral gebaat bij dikke bomen) ontstaat meer schuil- en nest-



gelegenheid. Boomlijken kunnen ook invloed hebben op het microklimaat. Dit wordt er gevarieerder door en vestigingsmogelijkheden voor planten en kleine dieren worden uitgebreid. Bovendien kunnen dode bomen als belangrijke indirecte voedselbron fungeren.

5. Wijziging van het dunningsregiem tijdens de stakenfase. Deze fase vormt voor zoogdieren de minst interessante fase. Door sterker te dunnen maakt men deze opener, door vaker te dunnen gaat hij sneller voorbij om te worden opgevolgd door een boomfase waarin de bomen vaak een geringer vrij stamstuk hebben en een diepere kroon. In feite wordt hier het sterftepatroon gewijzigd. Hoewel deze maatregel niet overeenstemt met het natuurlijke proces, creëert zij wel een voor zoogdieren gunstiger situatie.

6. Bij de verjonging van het bos kunnen de volgende punten van belang zijn:

- Regeneratie van het bos door middel van natuurlijke verjonging kan beschouwd worden als uitgangspunt voor een zo groot mogelijke natuurwaarde ervan. De keuze van de boomsoorten moet aan de standplaats worden aangepast in de juiste menging, en (in de beginjaren) worden onderworpen aan natuurlijke selectie.
- Overal waar de natuurlijke verjonging niet meteen aanslaat is geduld nodig en moet niet te snel bij worden gepland: over een paar jaar komt er toch wel verjonging en dit bevordert de ongelijkjarigheid en kleinschaligheid.
- Gras- en kruidenvegetatie moet aan de dieren worden overgelaten. Chemisch en mechanisch ingrijpen moet tot een minimum worden beperkt; dat vermindert eveneens de kosten en verhoogt de natuurwaarde.
- Hoewel er in de natuur wel 'rijtjes' jonge bomen voorkomen, zoals op rottende dode stammen (Koop, 1981), betekent het bevorderen van natuurlijke patronen in geval van 'de natuur helpen' eerst zaaien en pas in het uiterste geval planten. Speelt de kostenfactor een belangrijke rol, dan zijn rijtjes uit technisch en financieel oogpunt onvermijdelijk. Is dit niet het geval dan hoeft bij het met de hand planten niet op rijtjes gelet te worden. Verspreid staande boompjes creëren een situatie met meer schuilgelegenheid en een gunstiger microklimaat.

De hiergenoemde aanbevelingen voor een wat meer aan de natuur aangepast bosbeheer zijn natuurlijk niet alleen van belang voor bepaalde zoogdiersoorten, maar kunnen ook betere bestaansmogelijkheden verschaffen aan insecten, vogels, epifyten enz.

#### 4.5 Onderzoek

Naar aanleiding van de in dit hoofdstuk gedane suggesties en voortvloeiend uit de resultaten van voorafgaande hoofdstukken, kan het onderzoek zich richten op onder andere de volgende punten:

1. De in dit hoofdstuk beschreven aanbevelingen zouden aan de praktijk moeten worden getoetst ten behoeve van een ander bosbeheer. Er is nog weinig definitiefs bekend over een dergelijk beheer, vooral niet over het effect op lange termijn. Veel hangt af van de beginsituatie; van jong bos uitgaan is bijvoorbeeld veel moeilijker dan van oud bos. Bedacht moet worden dat het bos in zijn oorspronkelijke vorm nooit meer terug zal keren; de bodem is te sterk beïnvloed en de boomsoortensamenstelling is onomkeerbaar gewijzigd. Dit geldt evenzeer voor de fauna. Bovendien is niet volledig bekend hoe het oerbos er in ons land heeft uitgezien en in hoeverre (zoog)dieren dat mede bepaalden. Ondanks al deze onzekerheden moet het ongetwijfeld mogelijk zijn een zelfregulerend bossysteem te doen ontstaan, dat een goede benadering vormt van de oorspronkelijke situatie en minstens zo interessant is. Het instellen van bosreservaten, waar aan deze doelstelling gewerkt kan worden, is dan ook een eerste vereiste. Hierin kan veel ervaring worden opgedaan, bijvoorbeeld met natuurtechnisch bosbeheer.

2. Er zou meer zoölogisch onderzoek in zowel cultuurbossen als bosreservaten moeten worden uitgevoerd, eveneens voor het bepalen van overeenkomsten en verschillen daartussen. Suggesties hiervoor zijn:

– Herhaling van het experiment van Kratochvil & Gaisler (1967), maar dan onder Nederlandse omstandigheden. Van de zoogdieren lenen de verschillende muizesoorten zich het best voor onderzoek naar relaties met bosstructuren. Wat de kennis van deze dieren betreft bestaan hieromtrent nog veel onzekerheden en hiaten. Evenzeer als voor zoogdieren geldt dit ook voor vogels en insecten (Stocki, 1981).

– Heroverweging van de jacht. Gebleken is dat de jacht op de kleinere zoogdieren (tot en met het formaat van de vos) in Nederlandse natuurgebieden overbodig is. Bij het ontbreken van predatoren als wolf en los zullen grotere zoogdieren (herten, zwijnen) door de mens gereguleerd dienen te worden. Deze regulatie kan het beste geschieden door deskundige beroepskrachten, op een manier die de natuurlijke selectie zo goed mogelijk benadert en de overblijvende dieren niet schuw maakt.

– Onderzoek naar hoe in het bos, al naar het bossysteem (kaalkapcultuurbos, plenterbos, natuurbos enz.), de grondsoort, de ontwikkelingsfase en het bostype, de biomassa van grassen, kruiden, insecten, wormen en dergelijke, varieert. Hier is nog nooit gedegen onderzoek naar gedaan, terwijl het toch van fundamenteel belang is voor de aanwezigheid en dichtheid van zoogdieren. Voedsel vormt namelijk voor de meeste zoogdieren de belangrijkste verspreidingsfactor.

– Onderzoek naar de aanwezigheid in het bos van cultuurvolgende zoogdieren. Verscheidene inheemse soorten, bijvoorbeeld das, bunzing en mol zijn hoofdzakelijk in akker- en weilandgebieden bestudeerd, omdat daar immers hun voorkeur ligt. Hoe hun leven zich afspeelt als ze volledig op bos zijn aangewezen, is vrijwel niet bekend.

– Onderzoek naar bosbeheer, gericht op het scheppen van vestigingsmogelijkheden voor bedreigde of reeds verdwenen diersoorten. Van de ene soort is het biotoop geheel of gedeeltelijk verdwenen, van de ander is het nog steeds aanwezig, maar waren er andere oorzaken van verdwijning. Niet altijd echter was een bepaald bosbeheer daar de oorzaak van. De doelstelling 'natuurlijk bos' houdt ook in dat er naar een diersoort

tensamenstelling toegewerkt zal moeten worden, die de oorspronkelijke situatie zo goed mogelijk benadert, daar zelfs wezenlijk aan bijdraagt en zonder veel menselijke bemoeienis te continueren is.

## 5 Levenswijze, voedsel en biotoopkeuze

### Insekteneters (Insectivora)

#### *Egel (Erinaceus europaeus L.)*

**Levenswijze:** De egel houdt zich over het algemeen overdag verscholen in dicht struikgewas, takkenbossen, onder omgevallen bomen, in ruigte e.d. (Bijlsma, 1977; Herter, 1963; IJsseling & Scheygrond, 1962). 's Nachts en vooral in de schemering gaat hij op zoek naar voedsel. Tegen de winter gaat hij in winterslaap in een zorgvuldig gebouwd nest van gras en bladeren, verscholen onder struikgewas, bramen, in holle bomen en soms in een konijnenhol (Corbet & Southern, 1977; Herter, 1963; Morris, 1970). De winterslaap kan één of meer keer onderbroken worden om voedsel te zoeken (Morris, 1970). De paartijd duurt van april tot in augustus en de 2-10 jongen worden geboren in de periode mei-september (Herter, 1963); soms wordt tweemaal per jaar geworpen. Het werpen en zogen gebeurt in een goed verborgen, speciaal van mos, gras en bladeren gebouwd, bolvormig nest (Bijlsma, 1977; Corbet & Southern, 1977). Egels worden gegeten door roofvogels (b.v. havik), uilen (b.v. bosuil), boommarter, bunzing en vos (Herter, 1963; Morris, 1970).

**Voedsel:** De egel gebruikt voornamelijk dierlijk voedsel. Het merendeel daarvan vormen kevers, regenwormen en rupsen, die op de grond of in het strooisel leven. Voor het overige deel gaat het om een heel scala van dieren, zoals duizendpoten, kikkers (Schäuffelen, 1961), slakken, slangen, vogeleieren, jonge vogels (Bang, 1975) en aas. (Burton, 1969; Herter, 1963; Morris, 1970). Volgens Herter (1963) vangen ze zelden of nooit muizen. Ook plantaardig voedsel wordt graag gegeten, zoals bessen, noten, appels en brood. Wintervoorraden worden niet aangelegd (Herter, 1963).

**Biotoop:** De egel vertoont een voorkeur voor een halfopen landschap met weilanden, hekken, struikgewas, hakhout, bosranden, tuinen e.d. (Corbet & Southern, 1977; Morris, 1970). Daar vindt hij het meeste voedsel en optimale schuil- en nestgelegenheid; hij kan als cultuurvolger betiteld worden (Herter, 1963). Hoewel hij goed kan zwemmen, vermijdt hij zo veel mogelijk moerasgebieden (Burton, 1969; Kratochvil, 1966). In bosgebieden heeft hij een uitgesproken voorkeur voor loofbos (o.a. Herter, 1963). De oorzaak hiervan zou zijn, dat in loofbossen meer insecten op de bodem voorkomen dan in naaldbossen, die wat dat betreft relatief arm zijn (Bijlsma, 1977;

Burton, 1969). Morris (1970) noemt nog een andere oorzaak voor de gebondenheid aan loofhout (b.v. eik en esdoorn). Ten behoeve van zijn winternest verzamelt de egel (vooral) dorre bladeren en gras. Hierin rolt hij zich om en om tot zich een dik pakket aan z'n stekels heeft gehecht. Dit zou warmer en droger zijn dan een nest gemaakt van naalden. Als gevolg van die gebondenheid zou, volgens Morris, de egel in gebergten niet hoger gaan dan de boomgrens. Kratochvil (1966) beweert, dat egels zoveel mogelijk het hooggebergte mijden. In het bos prefereert de egel open terrein (b.v. kaalslag, Herter, 1938). Over de grootte van het territorium bestaat nog onzekerheid. Bijlsma (1977) die onderzoek deed in een bosgebied ('de Sijsselt') meent, dat het varieert van 2 500-10 000 m<sup>2</sup>. Onderzoekresultaten van Burton (1969) duiden op dezelfde orde van grootte, misschien zelfs nog kleiner (stedelijke omgeving).

*Bosspitsmuis (Sorex araneus L.)*

**Levenswijze:** De bosspitsmuis zoekt zijn voedsel op en in de grond. In de grond graaft hij zelf gangen, maar gebruikt ook die van andere dieren (Corbett & Southern, 1977). Hij leeft voornamelijk ondergronds (Croin Michielsen, 1966). Zowel overdag als 's nachts is hij actief, maar vooral 's nachts (Crowcroft, 1957). Kan zowel klimmen als zwemmen (Crowcroft, 1957). Bovengronds wordt een bolvormig nest gemaakt van gras, bladeren, mos e.d. De voortplantingstijd duurt van april tot in oktober (Crowcroft, 1957). De worpgrootte is 5-7 (Corbet & Southern, 1977). Volgens Crowcroft (1957) kan tot driemaal toe geworpen worden, volgens Corbet & Southern (1977) tot vijfmaal. Uilen vormen de belangrijkste predatoren, in mindere mate wezels.

**Voedsel:** Het voedsel is hoofdzakelijk dierlijk, zoals insekten, wormen, spinnen en slakken (Buckner, 1969; Dehnel, 1961; Pernetta, 1976); plantaardig materiaal wordt weinig gegeten. De bosspitsmuis leeft vooral van in de grond levende dieren. Bij een groot voedselaanbod worden voedselvoorraden aangelegd (Crowcroft, 1957; Dehnel, 1961) van zowel zaden als dieren. Bosspitsmuizen kunnen dagelijks driemaal hun gewicht aan voedsel eten (Kulicke, 1963).

**Biotoop:** Kratochvil & Gaisler (1967) vonden een duidelijke voorkeur voor een bepaalde fase in de bosontwikkeling, namelijk de jonge fase. Ook Spitzenberger & Steiner (1967) en Hansson (1978) kwamen tot die conclusie. Volgens Corbet & Southern (1977) heeft dit dier grote voorkeur voor dekking. Aulak (1970) vond, dat de bosspitsmuis in het oerwoud van Bialowieza in een reeks van bostypen voorkwam en een lichte voorkeur had voor het *Peucedano-Pinetum* (de rijkere vorm) en het *Tilio-Carpinetum stachytosum sylvaticae*. Door zijn ondergrondse leefwijze kan hij niet in té natte biotopen leven. Het territorium van de bosspitsmuis is volgens Croin Michielsen (1966) 370-630 m<sup>2</sup>.

### *Dwergspitsmuis (Sorex minutus L.)*

**Levenswijze:** Deze spitsmuis zoekt zijn voedsel voornamelijk bovengronds, soms ondergronds via gangen, die door andere dieren gegraven zijn (Crowcroft, 1955). Zowel overdag als 's nachts is hij actief, maar vooral overdag (Crowcroft, 1957). Hij kan zowel klimmen als zwemmen (Crowcroft, 1957; Holisova, 1969). Bovengronds wordt een bolvormig nest gemaakt van gras, bladeren, mos e.d. (Crowcroft, 1957; Grainger & Fairley, 1978). Daniel & Mrciak (1963) vonden 's winters twee nesten van dwergspitsmuizen, uitgegraven in het vermolmd hout van dode bomen. De voortplantingstijd duurt van april tot in oktober (Crowcroft, 1957) en de worpgrootte is 4-7. Volgens Crowcroft (1957) kan tot driemaal toe geworpen worden, volgens Corbet & Southern (1977) tot vijfmaal. Uilen vormen de belangrijkste predatoren, in mindere mate wezels.

**Voedsel:** Het voedsel is hoofdzakelijk dierlijk, zoals insecten, wormen, spinnen en slakken (Dehnel, 1961; Pernetta, 1976). Plantaardig materiaal wordt weinig gegeten. Bij een groot voedselaanbod worden voorraden aangelegd (Crowcroft, 1957; Dehnel, 1961) van zowel zaden als dieren.

**Biotoop:** Aulak (1970) vond, dat de dwergspitsmuis in het oerwoud van Bialowieza een reeks van bostypen bewoont, maar een lichte voorkeur heeft voor het *Betulo-Salicetum repentis* en het *Salicetum pentandro-cinereae x Vaccinio uliginosi-Pinetum*. Volgens Croin Michielsen (1966) komt dit dier zowel in natte als droge biotopen voor. Noch Kratochvil & Gaisler (1967), noch Spitzenberger & Steiner (1967) konden, als gevolg van geringe vangstaantallen, een duidelijke voorkeur voor een bepaalde bosontwikkelingsfase ontdekken. Volgens Wolk & Wolk (1982) heeft *S. minutus*, net als *S. araneus*, grote voorkeur voor de jonge fase. Volgens Wammes (1979) zou dit dier weinig in het bos voorkomen. Het territorium van de dwergspitsmuis is volgens Croin Michielsen (1966) 530-1860 m<sup>2</sup>.

### *Waterspitsmuis (Neomys fodiens Schreber)*

**Levenswijze:** De waterspitsmuis is, voor zijn voedsel, voornamelijk gebonden aan (niet vervuild) water, hoewel hij soms ook op het land voedsel zoekt (Corbet & Southern, 1977; Crowcroft, 1957). Hij graaft in oevers van meren en rivieren een uitgebreid gangenstelsel met ingangen boven en/of onder water (Corbet & Southern, 1977; Jsseling & Scheygrond, 1962). Het nest ondergronds, gevoerd met gras, bladeren e.d. Hij is zowel overdag als 's nachts actief, maar vooral 's nachts (Crowcroft, 1957). De voortplantingstijd loopt van april tot in september. Er kunnen twee of meer worpen per jaar geproduceerd worden; de worpgrootte varieert van 2-8 (Crowcroft, 1957). Waterspitsmuizen worden gegeten door uilen, carnivore zoogdieren en vissen (Corbet & Southern, 1977). Hij kan uitstekend zwemmen, maar niet klimmen (Crowcroft, 1957).

**Voedsel:** Het grootste deel van het voedsel wordt in het water bemachtigd, een klein deel op het land (Kraft & Pleyer, 1978). Het bestaat uit vissen, kikkers, slakken en insecten. Plantaardig voedsel wordt zelden gegeten. Het voedsel wordt op het land op bepaalde vreetplaatsen verorberd (Kraft & Pleyer, 1978). Bij een groot voedselaanbod wordt het opgeslagen (Buchalczyk & Pucek, 1963). Ook aas wordt gegeten.

**Biotoop:** Zowel Kratochvil & Gaisler (1967) als Zejda & Klima (1958) vonden de waterspitsmuis uitsluitend in de nabijheid van water. Toch komt hij ook wel op grote afstand van water voor (Corbet & Southern, 1977; Dehnel, 1950; Van Laar, 1969). Hij heeft een duidelijke voorkeur voor plaatsen met een dichte vegetatie, b.v. van waterkers (Crowcroft, 1957).

*Mol (Talpa europaea L.)*

**Levenswijze:** Mollen zijn dag en nacht actief in een bepaald ritme (Godfrey & Crowcroft, 1960). In de grond worden gangen gegraven (Skoczen, 1958). Ze komen zelden boven de grond en dan vooral in juni (Haeck, 1969). In rulle grond, b.v. bosgrond, worden zelden molshopen opgeworpen (Bang, 1975; Mellanby, 1971). De paartijd valt in maart/april en de jongen worden in april/mei geboren (Haeck, 1969). Meestal worden eenmaal per jaar gemiddeld 4 jongen geboren. Als predatoren komen in aanmerking roofvogels, uilen, reigers en marterachtigen en o.a. katten (Godfrey & Crowcroft, 1960) wanneer mollen bovengronds komen. Wezels jagen ook ondergronds.

**Voedsel:** Het grootste deel van het voedsel bestaat, zowel in arme als rijke gronden, uit regenwormen (*Lumbricidae*) en de rest uit insecten (Godfrey & Crowcroft, 1960; Haeck, 1969; Schaerffenberg, 1940). Hoe droger de grond, des te groter wordt het aandeel insecten. In de herfst en de winter wordt voedsel opgeslagen in de vorm van voornamelijk regenwormen (Godfrey & Crowcroft, 1960; Skoczen, 1961). Ook 's winters blijft de mol actief, maar moet dan meer graven, aangezien zijn prooidieren dan weinig actief zijn (IJsseling & Scheygrond, 1962).

**Biotoop:** De meeste mollen zitten daar waar de meeste regenwormen zitten (Funmilayo, 1977). De bodemomstandigheden bepalen de verspreiding en de dichtheid van regenwormen en indirect die van mollen (Funmilayo, 1977; Milner & Ball, 1970). In het bos zitten wormen het meest op open plekken en kaalkapterrein (Huhta, 1976; Sokolov, 1979). Volgens Ronde (1951) komen wormen daar voor, waar de grond vochtig en voedselrijk is en een weelderige bodemvegetatie bezit, b.v. vooral in elzenessenbossen. Stein (1959) vond weinig mollen in droge voedselarme zandgrond, maar veel in voedselrijke grond.

## Vleermuizen (Chiroptera)

**Levenswijze:** Vleermuizen vormen de enige groep zoogdieren die kan vliegen (Corbet & Southern, 1977). Ze kunnen niet allemaal even goed vliegen. Gaisler (1959) onderzocht het vliegvermogen van vleermuizen en vond dat de soorten met smalle, spitse vleugels (b.v. van het geslacht *Nyctalus*) het best konden vliegen. Het slechtst vlogen soorten met brede, stompe vleugels (b.v. de kleine hoefijzerneus). Naast de normale 'roei'-vlucht zijn vleermuizen in staat stil te staan in de lucht ('bidden') en korte glijvluchten te maken (Eisentraut, 1937). Vleermuizen zijn over het algemeen nacht- en schemeringdieren, hoewel soms ook overdag wordt gevlogen (Eisentraut, 1937; Punt et al., 1974). Het voedsel wordt op verschillende manieren opgespoord. Naast echolotatie kunnen, al naar de soort, ook het gezicht en de reuk een rol spelen. De prooi kan met de bek gevangen worden, maar ook met behulp van het staartvlies, van waaruit het vervolgens gegeten wordt (Webster & Griffin, 1962). 's Winters wordt een winterslaap gehouden (Eisentraut, 1937; Natuschke, 1960). Als winterverblijven komen in aanmerking vooral grotten, in mindere mate holle bomen, spouwmuren, kelders e.d. (Punt et al., 1974). De winterslaap wordt regelmatig onderbroken om een andere plek op te zoeken of om te paren (Van Nieuwenhoven, 1956; Bongers, 1960). Dit laatste vindt ook wel in de herfst plaats (Corbet & Southern, 1977; Punt et al., 1974). De bevruchting vindt plaats in april/mei. Na de winterslaap worden de zomerverblijven opgezocht. Dit kunnen holle bomen zijn, spouwmuren, kelders of ook wel grotten (Punt et al., 1974). De bevruchte vrouwtjes verzamelen zich in zgn. kraamkamers, waarin geen mannetjes aanwezig zijn. Hier baren ze, over het algemeen in juni, meestal één jong, soms twee (Yalden & Morris, 1975). De eerste weken klemt het jong zich aan de moeder vast, ook tijdens de jacht. Predatoren van vleermuizen kunnen zijn uilen (Corbet & Southern, 1977; Natuschke, 1960), katten, boommarters (Henze, 1963; Natuschke, 1960) en vlaamse gaaien (Henze, 1963). Een belangrijke doodsoorzaak vormt ook het weer. Koude en natte periodes kunnen fataal zijn voor (vooral) jonge vleermuizen (Eisentraut, 1937; Van Heerdt & Sluiter, 1962; Natuschke, 1960). Vleermuizen zijn meestal nogal honkvast maar trekken soms over grote afstanden (Bels, 1952). Voor verdere gegevens over de levenswijze van boombewonende vleermuizen wordt verwezen naar Helmer (1982) en Voûte (1982).

**Voedsel:** Het voedsel van boombewonende vleermuissoorten bestaat vrijwel volledig uit insekten (Corbet & Southern, 1977; Eisentraut, 1937; Kolb, 1957). Van de meer-vleermuis en de watervleermuis wordt vermoed dat ze ook vis eten (Brosset, 1966; Punt et al., 1974), doch bewezen is het niet. Brosset (1966) toonde aan dat de watervleermuis in gevangenschap een duidelijke voorkeur heeft voor vis. Zowel vliegende als op de grond en op bomen kruipende insecten worden bemachtigd. De meeste soorten vangen vliegende insecten. Vleermuizen kunnen per dag hun eigen lichaamsgewicht aan voedsel opeten (Punt et al., 1974).



**Biotoop:** Van de 19 vleermuissoorten die momenteel in ons land voorkomen (Voûte, 1983) is niet precies vast te stellen welke van nature inheems zijn en welke niet, aangezien het merendeel ervan voor schuilgelegenheid afhankelijk is van gebouwen en/of groeven. Zowel gebouwen als groeven zijn, in ons land, door menselijke activiteiten ontstaan. Naar verblijfplaatskeuze deelt Voûte (1983) de inheemse vleermuizen in drie categorieën in:

1. Soorten die voor zover wij weten geen gebruik maken van boomholten, die althans nooit in boomholten zijn aangetroffen: grote hoefijzerneus (*Rhinolophus ferrum-equinum*), kleine hoefijzerneus (*Rhinolophus hipposideros*), meervleermuis (*Myotis dasycneme*), baardvleermuis (*Myotis mystacinus*), Brandt's vleermuis (*Myotis brandtii*), vale vleermuis (*Myotis myotis*), ingekorven vleermuis (*Myotis emarginatus*), tweekleurige vleermuis (*Eptesicus murinus*), laatvlieger (*Eptesicus serotinus*), mopsvleermuis (*Barbastella barbastellus*), grijze grootoorvleermuis (*Plecotus austriacus*).
2. Soorten die vermoedelijk alleen 's zomers gebruik maken van boomholten: grootoorvleermuis (*Plecotus auritus*), watervleermuis (*Myotis daubentonii*), franjestaart (*Myotis nattereri*), Bechsteins vleermuis (*Myotis bechsteinii*), dwergvleermuis (*Pipistrellus pipistrellus*).
3. Soorten die vrijwel zeker winter en zomer aangewezen zijn op holle bomen: rosse vleermuis (*Nyctalus noctula*), bosvleermuis (*Nyctalus leisleri*), Nathusius' dwergvleermuis (*Pipistrellus nathusii*).

Mogelijk kunnen bepaalde soorten uit categorie 1 in ons land ook nog eens in holle bomen aangetroffen worden óf omdat ze momenteel zeer zeldzaam zijn, óf omdat ze elders in Europa wel in holle bomen zijn gevonden.

Van de boomsoorten die door boombewonende vleermuizen worden gebruikt, is alleen te zeggen, dat de rosse vleermuis vooral beuken en eiken betreft, soms acacia's (Fuchs, 1981) en grove dennen (Voûte, 1983), de bosvleermuis Amerikaanse eiken, zomereiken en grove dennen (Helmer, 1982) en de watervleermuis beuken, Amerikaanse eiken (Helmer, 1982), berken, zwarte en witte elzen, espen, zomereiken en grove dennen (Nyholm, 1965). Vermoedelijk zijn de aanwezigheid en de vorm van boomholten belangrijker dan de boomsoort op zich. De bomen die dienen als winterverblijfplaats moeten dikker zijn dan 50 cm, aangezien de dikte van de holtewand minstens 15 cm moet zijn om goed tegen de kou te kunnen isoleren (Voûte, 1982). Holten kunnen ontstaan zijn door activiteiten van spechten of door natuurlijke rotting.

Over de voorkeur van boombewonende vleermuizen voor bepaalde bostypen is niets bekend. Van hun jachtgebieden kan alleen globaal wat gezegd worden. De gegevens daarvoor zijn afkomstig uit Van den Brink (1978) en Punt et al. (1980), behalve waar anders vermeld. De franjestaart en de grootoorvleermuis jagen zowel in stedelijke als beboste omgeving. De watervleermuis jaagt zowel in het bos als boven wateroppervlakten (Helmer, 1982; Nyholm, 1965), de Bechsteinvleermuis in bossen en de dwergvleermuis zowel in stedelijke omgeving als in open landschap. De rosse vleermuis en de bosvleermuis jagen zowel in bossen als in open landschap en de Nathusius' dwergvleermuis in stedelijke omgeving, in bebost en open landschap. De vlieghoogten en nicheverdeling worden behandeld in paragraaf 2.2.

Over territoria van vleermuizen bestaat nog veel onzekerheid. Volgens Voûte (1972) vertoont de meervleermuis geen territoriumgedrag. Nyholm (1965) constateerde echter bij de watervleermuis zowel individueel als groepsterritoriaal gedrag.

### **Haasachtigen (Lagomorpha)**

#### *Haas (Lepus europaeus Pallas)*

**Levenswijze:** De haas is overwegend 's nachts actief, soms ook overdag (Corbet & Southern, 1977; Koenen, 1956). Indien hij niet actief is, houdt hij zich schuil in hoge vegetatie, onder struiken of in het open veld in een ondiep kuiltje in de grond ('leger'). Hij leeft solitair, behalve in de voortplantingstijd, die van januari tot oktober kan duren (Frylestam, 1979). Meestal worden drie worpen per jaar geproduceerd en het aantal jongen per jaar ligt in Europa tussen 7 en 12, in Nederland rond 11 (Broekhuizen, 1982). De haas kent vele predatoren, zoals roofvogels (buizerd, havik), uilen, kraaiachtigen, marterachtigen, vossen, honden en katten (Koenen, 1956). Onder meer natuurlijke omstandigheden komen daar nog bij o.a. wolven, lynxen en arenden.

**Voedsel:** Het voedsel van hazen is volledig plantaardig. Het bestaat in hoofdzaak uit kruiden en grassen, waarvan de jonge, tere delen gegeten worden (Brüll, 1973; Homolka, 1982). Van juni tot oktober bestaat het voedsel voor 50% uit grassen en 50% uit kruiden. Hazen preferen gemaaid weiland boven hooiland (Frylestam, 1979). Van oktober tot juni bestaat het voedsel voor 90% uit grassen en de rest uit kruiden, twijgen en bast van bomen, vruchten en zaden. Bast en takken worden bij voorkeur gegeten van o.a. *Malus*-soorten, *Salix*-soorten, *Populus*-soorten en *Crataegus monogyna* (Brüll, 1973; Matuszewski, 1966). Bij een dikke sneeuwlaag kunnen bast en takken 60-80% van de totale hoeveelheid voedsel uitmaken (Modlin, 1960). Het voedsel van hazen lijkt veel op dat van konijnen.

**Biotoop:** Hazen komen zowel voor op droge als op vochtige en zelfs moerassige gronden, bij voorkeur de meer vruchtbare (Corbet & Southern, 1977). Hun biotoop kan gekarakteriseerd worden als het grensgebied tussen bos en veld (Bresinski & Chlewski, 1976; Pielowski, 1966). Bosjes (tot 1,5 ha grootte) en bosstroken (niet breder dan 50 m) in open terrein oefenen, vooral 's winters, duidelijk aantrekkingskracht op hazen uit, waarschijnlijk vanwege schuilgelegenheid voor slechte weersomstandigheden (Bresinski & Chlewski, 1976). 's Winters zitten in dergelijke kleine stukjes bos meer hazen dan in het open veld. Bosjes met dichte ondergroei worden geprefereerd boven bosjes zonder ondergroei. De dichtheid van hazen kan variëren van 1 haas op 2-5 ha (Corbet & Southern, 1977).

## *Konijn (Oryctolagus cuniculus L.)*

**Levenswijze:** Konijnen gaan meestal in de schemering en 's nachts op zoek naar voedsel, in rustige gebieden ook vaak overdag (Lincke, 1943). Ze graven zelf in de grond een uitgebreid stelsel van gangen en hollen, tot soms 3 m diep (Thompson & Worden, 1956), waar ze zich overdag en/of bij gevaar in ophouden. Soms, b.v. als de vegetatie zeer dicht is, worden geen hollen gegraven (Phillips, 1953). Het konijn is een sociaal dier, het leeft met vele andere in hetzelfde hollenstelsel. De populaties zijn opgedeeld in groepen met ieder een duidelijk sociaal-hiërarchisch systeem en groepsterritoriaal gedrag (Myers & Poole, 1959). Niethammer (1937) constateerde dat ze zeer honkvast zijn en zich zelden verder dan 1 km van hun hol verwijderen. De voortplantingsperiode duurt meestal van januari tot augustus (Corbet & Southern, 1977). Aangezien de draagtijd ongeveer 30 dagen is en vlak na de bevalling opnieuw bevruchting kan plaatsvinden, zijn vele worpen per jaar mogelijk (Phillips, 1953). De worpgrootte varieert van 3-7. Naast een sterftfactor als de myxomatose, die al veel minder groot is dan vroeger (Hartsuyker, 1964), kent het konijn vele predatoren, zoals vossen, wezels, hermelijnen, dassen, buizerden, haviken, bunzings en katten. (Corbet & Southern, 1977; Rogers, 1970).

**Voedsel:** Het voedsel is volledig plantaardig en bestaat vooral uit grassen en kruiden (Hartsuyker, 1964; Rogers, 1981, Rogers & Myers, 1979; Williams et al., 1974). De samenstelling kan, al naar de omgeving, sterk wisselen. Vooral 's winters worden ook bast, knoppen en twijgen van houtige gewassen gegeten. Van sommige planten hebben konijnen een afkeer, b.v. van vlierbast (Corbet & Southern, 1977). Het voedsel van konijnen lijkt veel op dat van hazen.

**Biootoop:** In Nederland komen konijnen vooral voor op droge zandige gronden. In hun natuurlijke verspreidingsgebied (Spanje, Zuid-Frankrijk) blijken ze echter grote voorkeur te hebben voor vochtige graslanden, vooropgesteld echter, dat er zandruggen aanwezig zijn om een hol in te graven (Rogers, 1981; Rogers & Myers, 1979). Ze hebben voorkeur voor plaatsen met een dichte vegetatie (Corbet & Southern, 1977; Sheail, 1971). Waar ze in ons land voorkomen (duinen, beboste zandgronden) prefereren ze open plekken en bosranden.

## **Knaagdieren (Rodentia)**

### *Bever (Castor fiber L.)*

**Levenswijze:** Bevers zijn voornamelijk in de schemering en 's nachts actief (Niethammer & Krapp, 1978), soms ook overdag (Hinze, 1950). Ze leven in familieverband (ouders met kinderen) bijeen en het territorium wordt tegen andere families verdedigd. Zij kunnen zeer goed zwemmen en lang onder water blijven (tot 20 minuten, Niethammer & Krapp, 1978). Bevers houden zich overdag schuil in óf een zelfgegraven oeverhol

(bij hoge oevers, b.v. aan de Elbe), óf in een van takken en aarde zelfgebouwde hut (bij lage oevers) (Hinze, 1950). De een of meer toegangen tot de woonruimte liggen onder water, de woonruimte zelf boven water. In gebieden waar de waterstand sterk wisselt worden van takken, aarde en stenen dammen gebouwd, om zo, door middel van een stuwmeer, een constante waterstand te krijgen (Hinze, 1950; Van Wijngaarden, 1966). Is het waterpeil vrijwel constant, dan worden geen dammen gebouwd (Lebret, 1977; Simonsen, 1973). De paartijd duurt van januari tot maart en ieder jaar wordt eenmaal geworpen. De worpgrootte varieert van 1-5 (Niethammer & Krapp, 1978). Natuurlijke vijanden van de bever kunnen zijn: wolf, vos, lynx, wilde kat en visotter (Hinze, 1950). De bever schuwt de menselijke omgeving niet (Weinzierl, 1973; Lebret, 1976).

**Voedsel:** De bast van loofbomen vormt het hoofdvoedsel van de bever (Hinze, 1950; Niethammer & Krapp, 1978). Bij voorkeur worden *Salix*- en *Populus*-soorten gegeten, minder graag berken en elzen. Andere boomsoorten (o.a. naaldbomen) worden weinig gegeten. Naast boombast eet de bever boombladeren en een grote variëteit aan kruiden (Weinzierl, 1973; Van Wijngaarden, 1966), zoals waterlelie, gele plomp, brandnetel en riet. In de herfst wordt begonnen met het aanleggen van een wintervoedselvoorraad (Richard, 1959; Weinzierl, 1973). Deze bestaat uit een verzameling takken, die onder water wordt opgeslagen. Bij voorkeur wordt van 8-20 cm dikke bomen de bast gegeten (Grzimek, 1964). Hiertoe worden ze doorgeknaagd. Niet verder dan 200 m van het water wordt voedsel verzameld (Grzimek, 1964); volgens Richard (1959) niet verder dan 20 m. De opgaven in de literatuur over de hoeveelheden hout die bevers nodig hebben variëren nogal. Niethammer & Krapp (1978) stellen dat een bever jaarlijks 4 000 kg hout inclusief bast nodig heeft, Grzimek (1964) heeft het over 200-300 populierestammen en Van Wijngaarden noemt 50 vuistdikke boompjes.

**Biotoop:** Volgens Van Wijngaarden (1966) zijn bevers gebonden aan *Salicion*- en *Alnion-incanae*-associaties, plantengezelschappen dus van meer of minder stromend water. Ook bij stilstaand water kunnen bevers leven (Niethammer & Krapp, 1978; Simonsen, 1973), inaien er in elk geval *Salix*- en/of *Populus*-soorten groeien. De waterdiepte moet minstens 1,5 m bedragen. Volgens Van Wijngaarden (1966) kunnen bevers zowel op voedselrijke als tamelijk voedselarme gronden leven. Een minimumpopulatie van 50 bevers heeft ongeveer 400 ha moerasbos nodig of 6 km rivier- of beekdal-lengte (Van Wijngaarden, 1966). Bevers kunnen niet in sterk verontreinigd water leven (maagdarmstoornissen).

*Eekhoorn (Sciurus vulgaris L.)*

**Levenswijze:** Eekhoorns zijn overwegend overdag actief en rusten 's nachts in hun boomnest of -holte (Tittensor, 1975). Om in uit te rusten, te baren en/of te schuilen voor slecht weer of belagers bouwt de eekhoorn een bolvormig nest in een boom, ter grootte van een voetbal (Tittensor, 1970), meestal meerdere per eekhoorn (Corbet & Southern, 1977). Het bestaat uit een vlechtwerk van twijgen, van binnen opgevuld met

gras, mos en bladeren en meestal zit het dicht tegen de stam aan, 3,60-18 m boven de grond (Shorten, 1962). Soms wordt ook gebruik gemaakt van een boomholte. Hoewel eekhoorns zeer goed kunnen klimmen en springen en goed aangepast zijn aan het boomleven, brengen ze een groot deel van de dag op de grond door (Schürmann, 1974). De voortplantingsperiode duurt van december tot september (Shorten, 1962; Tittensor, 1975). Meestal wordt tweemaal per jaar geworpen en de worpgrootte is gemiddeld 3. Als predatoren worden in de literatuur genoemd o.a. de boommarter, de havik, uilen, de vos, kraaien, hond en (wilde) kat (Hanskamp, 1974; Shorten, 1962; Tittensor, 1975).

**Voedsel:** Het voedsel is in hoofdzaak plantaardig (Hanskamp, 1974; Tittensor, 1975). Het dierlijk aandeel is gering (insekten, slakken, jonge vogels). Het plantaardige voedsel bestaat hoofdzakelijk uit zowel rijpe als onrijpe vruchten en zaden van naaldbomen (b.v. fijnspar, larix, *Pinus*-soorten) en loofbomen (b.v. eik, beuk, kastanje, hazelaar). Verder worden gegeten boombast (vooral van naaldbomen), boomknoppen, paddestoelen en wortels.

In tijden van voedselovervloed (b.v. de herfst) worden voorraden aangelegd, variërend van één tot honderden zaden (Hanskamp, 1974), in hun nesten, boomholten of in de grond. Indien de voorraden al teruggevonden worden, gebeurt dit met behulp van de reuk en niet met het geheugen. Eekhoorns hebben grote behoefte aan drinken, waarschijnlijk vanwege het eten van de (droge) zaden (Gerwalt, 1956). Open water in plasjes, beken, boomholten e.d. zijn dan ook erg belangrijk voor hen.

**Biotoop:** Aangezien het hoofdvoedsel uit boomzaden en -vruchten bestaat, zijn eekhoorns sterk gebonden aan vruchtdragende bomen (Tittensor, 1975). Deze kunnen ze zowel vinden op een open terrein met vliegdennen (Hanskamp, 1974) als in parken en bossen. In een gesloten bos zullen de bomen ouder moeten zijn om vrucht te dragen; naaldbos minstens 20-30 jaar en loofbos (eik of beuk) minstens 30-40 jaar (Houtzagers, 1956). Hoewel ze de zaden van zowel naald- als loofbomen eten, schijnen ze toch een lichte voorkeur voor naaldbos te hebben (Corbet & Southern, 1977). Ze komen niet voor in berken- en elzenbossen (Gewalt, 1956; Hanskamp, 1974). Over de dichtheid van eekhoorns bestaat onduidelijkheid. Zij kan variëren van 1 (Schürmann, 1974) tot 5 (Corbet & Southern, 1977) per 10 ha. Volgens Niethammer en Krapp (1978) vertonen eekhoorns geen territoriumgedrag. Het nest wordt wél verdedigd.

#### *Hazelmuis (Muscardinus avellanarius L.)*

**Levenswijze:** De hazelmuis is vrijwel uitsluitend 's nachts actief (Laufens, 1974). Overdag houdt hij zich schuil in vogelnestkastjes of zelf gemaakte nesten (Sidorowicz, 1959). Deze van gras, bladeren en mos gemaakte bolvormige nesten zitten verscholen in struiken, boomholten of nestkasten (Van Laar, 1971; Walhovd, 1970). 's Winters gaan hazelmuizen in winterslaap, die meestal duurt van oktober tot april (Corbet & Southern, 1978; Sidorowicz, 1959). Dit wordt gedaan in een ondergronds nest (Kah-

mann & Frisch, 1951), maar soms ook in nestkastjes of onder liggende bomen (Van Laar, 1971). De paartijd begint meteen na het ontwaken uit de winterslaap (Niethammer & Krapp, 1978). Twee worpen per jaar zijn normaal en tot in september worden jongen geboren, meestal 3-5 per worp. Hazelmuisen kunnen zeer goed klimmen (Corbet & Southern, 1978). Over predatie is weinig bekend, waarschijnlijke predatoren zijn uilen, vossen, dassen en kraaiachtigen (Corbet & Southern, 1978, Husson, 1962).

**Voedsel:** Het voedsel is overwegend plantaardig (Niethammer & Krapp, 1978; Wachtendorf, 1951) en bestaat uit zaden en vruchten van bomen en struiken, zoals hazelaar, vlier, eik, beuk, es, framboos, braam en roos. Verder ook knoppen, twijgen, bladeren en bast. Het dierlijke deel van het voedsel bestaat vooral uit insecten en hun larven, die met name in de voorzomer belangrijk schijnen te zijn (Holišová, 1968).

**Biotoop:** De hazelmuis komt vooral voor in loof- en gemengd bos, minder in naaldbos (Sidorowicz, 1959). In deze bossen is de hazelmuis sterk aan struikgewas gebonden, zoals dat voorkomt langs bosranden (Van Laar, 1979), in hakhout (Van Laar, 1971a) en in struikgewas op kaalslagen (Wachtendorf, 1951). Verdwijnt dit struikgewas door het ouder worden van het bos of door het weg te halen, dan verdwijnt daar ook de hazelmuis (Wachtendorf, 1951). Hij kan ook in zeer vochtige bossen voorkomen (b.v. moerasbos) (Sidorowicz, 1959).

#### *Eikelmuis (Eliomys quercinus L.)*

**Levenswijze:** De eikelmuis is 's nachts actief (Jaeger & Hemmer, 1980) en wordt des te actiever naarmate de temperatuur stijgt (Niethammer & Krapp, 1978). 's Winters wordt een winterslaap gehouden; volgens Le Louarn & Spitz (1974) van oktober tot april. Dit kan gebeuren in de grond, in boomholten, rotsspleten, nestkasten (Niethammer & Krapp, 1978) of in een tot bolvorm omgewerkt vogelnest (Schoemakers, 1943). Winterslaapnesten worden gemaakt van gras, mos, bladeren e.d. Eikelmuisen kunnen zeer goed in bomen klimmen en springen, en bewegen zich daar zeer behendig (Schoemakers, 1943). De voortplantingsperiode kan van april tot augustus duren (Le Louarn & Spitz, 1974), in Midden-Europa is de werptijd voornamelijk in mei en juni (Kahmann & Staudenmayer, 1970). Eén worp per jaar is gebruikelijk (Niethammer & Krapp, 1978); de worpgrootte is meestal 4 tot 6. De jongen worden geboren in een van gras, mos en bladeren gebouwd bolvormig nest, in dichte vegetatie, struiken en rots- of andere holten (Kahmann & Staudenmayer, 1970; Schoemakers, 1943). Over predatoren is weinig bekend, in elk geval worden ze wel eens door uilen gegeten (Husson, 1962).

**Voedsel:** Het voedsel van de eikelmuis is voor het grootste deel dierlijk (Holišová, 1968; Le Louarn & Spitz, 1974). Vooral insecten (b.v. vlinders, vlinderlarven en kevers) en duizendpoten worden gegeten. Verder slakken, wormen, jonge knaagdieren en vogels (b.v. koolmezen en hun jongen). Het plantaardige deel omvat o.a. beukennoten en andere boomzaden, boomknoppen en -bladeren, en fruit (b.v. appels en peren) (Niet-

hammer & Krapp, 1978). Ook worden bomen geringd door het eten van bast (Ritzema Bos, 1911). Voedselvoorraden worden waarschijnlijk niet aangelegd.

**Biotoop:** Er is een sterke voorkeur voor rotsachtige biotopen; de aanwezigheid van bos en/of ondergroei is van secundair belang (Niethammer & Krapp, 1978; Kratochvil, 1967). De eikelmuis komt soms ook voor in open terrein. Hij komt vaak voor in tuinen en boomgaarden en kan soms als cultuurvolger beschouwd worden. Hij leeft in de Alpen tot aan de boomgrens, zowel in naald- als loofbos (Le Louarn & Spitz, 1974), bij voorkeur daar waar een schaarse gras- en dwergstruikbegroeiing staat. Volgens Kratochvil (1967) komt de eikelmuis vooral voor aan bosranden en op open plekken met hier en daar bomen.

#### *Noordse woelmuis (Microtus oeconomus Pallas)*

**Levenswijze:** De noordse woelmuis is zowel overdag als 's nachts actief (Gebczynska, 1970). Als de grondwaterstand het toelaat, wordt een ondergronds gangenstelsel aangelegd (Van Wijngaarden, 1969). Is de waterstand hoog, dan worden bovengronds in dichte vegetatie van riet, zegge e.d. gangen gemaakt (Bauer, 1953). Afhankelijk van de waterstand worden zowel boven- als ondergrondse nesten aangelegd (Van Wijngaarden, 1969). De voortplantingsperiode duurt meestal van april tot september (Pop, 1975), maar kan bij gunstige voedselomstandigheden ook 's winters doorgaan (Tast & Kaikusalo, 1976). Het aantal worpen per jaar is meestal 3 tot 4 en de worp grootte varieert van 2 tot 7 (Mohn, 1950). Predatoren van deze woelmuis zijn uilen en wezels. Door wassend water kunnen zomer-wintermigraties plaatsvinden (Tast, 1966).

**Voedsel:** Het voedsel is volledig plantaardig (Van Wijngaarden, 1969). Spruiten, wortels (vooral 's winters) en zaden van vele soorten grassen en kruiden worden gegeten. 's Winters worden ook bast en wortels van loofbomen gegeten (Gebczynska, 1970).

**Biotoop:** Bij aanwezigheid van concurrerende woelmuissoorten (veldmuis, aardmuis) houdt de noordse woelmuis zich vooral op in zeer natte terreinen, zoals natte weilanden en rietvelden, zowel op voedselarme als voedselrijke grond (Tast, 1966; Wammes, 1979; Van Wijngaarden, 1969). Bij hoog water worden hoger liggende terreinen opgezocht. Er is grote voorkeur voor een dichte vegetatie. Aulak (1973) vond dat deze woelmuis in het oerwoud van Bialowieza vooral zat in het *Betulo-Salicetum repentis* en in *Potametea*. Bij afwezigheid van concurrerende woelmuissoorten (b.v. op Texel) kunnen ze ook droge terreinen bewonen, zoals duinen, wegbermen en braamstruiken (Van Wijngaarden, 1969).

#### *Aardmuis (Microtus agrestis L.)*

**Levenswijze:** De aardmuis is zowel overdag als 's nachts actief in 2-urige cycli (Dienske, 1980). Hij graaft een ondergronds gangenstelsel, waarin nestholtes zijn opgeno-

men (Dienske, 1980). Ook worden soms bovengronds in dichte vegetatie, bolvormige grasnesten gebouwd (Voesenek, 1979). De voortplantingsperiode duurt meestal van maart tot september, maar gaat soms ook 's winters door (Smyth, 1966). Het aantal worpen per jaar is meestal 3-4 en het aantal jongen per worp 4-7 (Mohr, 1950). Predatoren van de aardmuis zijn o.a. roofvogels, uilen, marterachtigen, vossen en katten (Corbet & Southern, 1977).

**Voedsel:** Het voedsel is vrijwel volledig plantaardig (Corbet & Southern, 1977) en bestaat vooral 's winters uit grassen (Hansson, 1971). 's Zomers neemt het aandeel kruiden sterk toe. Verder worden gegeten zaden (vooral van grassen), mossen, bollen en knollen. Ook worden bast en wortels gegeten van o.a. grove den en appel (Bang, 1975), wilgen (Teivainen, 1979), fijnspar, sitkaspar, Japanse lariks, *Pinus contorta* en beuk (Charles, 1956). In de herfst worden voedselvoorraden aangelegd van o.a. zaden (Turček, 1967). 's Winters worden ook insecten gegeten, b.v. dennespannerpoppen en bladwespkokons (Kulicke, 1963).

**Biotoop:** De aardmuis komt evenals de veldmuis vrijwel alleen voor in open terreinen met dichte vegetatie (Corbet & Southern, 1977; Hansson, 1978; Voesenek, 1979). In een jonge bosaanplant daalt het aantal aardmuizen sterk naarmate de opstand zich sluit (Ferns, 1979). Indien de veldmuis in hetzelfde terrein aanwezig is, wordt de aardmuis verdreven naar voor hem ongunstiger plaatsen met hoge vegetatie (Dienske, 1980). Is de veldmuis niet aanwezig, dan heeft de aardmuis geen duidelijke voorkeur voor vegetatiehoogte. Grodzinski (1959) en Kratochvil & Gaisler (1967) vonden de aardmuis vrijwel alleen in de eerste stadia van de bossuccessie. Aulak (1970) vond in het oerwoud van Bialowieza dat de aardmuis vrijwel alleen voorkwam in het *Salicetum pentandro-cinereae x Vaccinio uliginosi-Pinetum*, voorkomend op voedselarme, natte gronden. Ook Wammes (1979) vond de aardmuis vooral in natte hooilanden, rietlanden en moerasbossen.

#### *Veldmuis (Microtus arvalis Pallas)*

**Levenswijze:** De veldmuis is zowel overdag als 's nachts actief in 2-urige cycli (Dienske, 1980). Hij graaft zelf een uitgebreid ondergronds gangenstelsel, waarin nestholten en voorraadkamers zijn opgenomen (Stein, 1958). Ook worden gangen van mollen gebruikt. Zelden worden bovengrondse nesten aangelegd. Veldmuizen leven met vele in kolonievorm bijeen (Stein, 1958). De voortplantingsperiode duurt meestal van februari tot september, maar kan in cultuurgebieden in zachte winters ook 's winters doorgaan (Corbet & Southern, 1977; Stein, 1958). Het aantal worpen is 3 tot 4 per jaar en de worpgrootte ligt meestal tussen 5 en 6 (Stein, 1958). Predatoren van de veldmuis zijn o.a. roofvogels, uilen, reigers, kraaiachtigen, marterachtigen, wilde zwijnen en katten (Stein, 1958).



**Voedsel:** Het voedsel van de veldmuis is geheel plantaardig (Corbet & Southern, 1977). Vooral de vegetatieve delen van grassen en kruiden worden gegeten, in mindere mate de zaden. Ook cultuurplanten worden veel gegeten, zowel hun boven- als ondergrondse delen (Stein, 1958). 's Winters worden ook bast en wortels van bomen gegeten (Bang, 1975). Zowel 's zomers als 's winters wordt voedsel opgeslagen in de vorm van wortels en zaden van grassen en kruiden (Stein, 1975; Turček, 1967).

**Biotoop:** Aulak (1970) vond in het oerwoud van Bialowieza als voorkeursbiotoop voor de veldmuis het *Tilio-Carpinetum typicum*, op vochtige vruchtbare gronden. In andere bosgezelschappen kwam deze soort vrijwel niet voor. Grodzinski (1959) vond de veldmuis als bewoner van open terrein en niet in het bos. Aangezien de veldmuis en de aardmuis elkaar beconcurreren, heeft de veldmuis bij aanwezigheid van de aardmuis, voorkeur voor een geringe vegetatiehoogte (Dienske, 1980). Bij afwezigheid van de aardmuis bestaat geen voorkeur. Wammes (1979) vond de veldmuis weinig in het bos, maar vooral in open, gevarieerde kruidenvegetaties op vochtige tot droge gronden. De dichtheid van veldmuizen kan variëren van 1-20 per 100 m<sup>2</sup> (Stein, 1958). De laatstgenoemde dichtheid wordt bereikt bij plagen.

#### *Ondergrondse woelmuis (Pitymys subterraneus De Sélys-Longchamps)*

**Levenswijze:** De ondergrondse woelmuis is zowel overdag als 's nachts actief (Langenstein-Issel, 1950). Deze woelmuizen graven zelf een ondergronds gangenstelsel, waarin verscheidene nestholten zijn opgenomen (Langenstein-Issel, 1950), maar gebruiken ook gangen van andere dieren. Ook bovengronds worden, in dichte vegetatie, soms (bolvormige) nesten gemaakt. De voortplantingsperiode duurt het gehele jaar door (Langenstein-Issel, 1950; Wasilewski, 1960), de meeste worpen vinden echter plaats in voorjaar en zomer. Het aantal worpen ligt waarschijnlijk rond de 9 en de worpgrootte is meestal 2-3 (Schröpfer, 1977; Wasilewski, 1960). Wat betreft de predatoren is alleen bekend dat ze door uilen worden gegeten (Schröpfer, 1977).

**Voedsel:** Het voedsel is vrijwel volledig plantaardig, een zeer gering deel is dierlijk, b.v. insecten (De Rooter, 1974; Holišová, 1965). Volgens Holišová (1965) en Schröpfer (1977) worden hoofdzakelijk vegetatieve delen van (vooral) kruiden en grassen gegeten. Verder mossen, paddestoelen, wortels en vruchten. Schröpfer (1977) noemt als vruchten eikels, beukenoten, kastanjes en het vruchtvlees van rozebottels. Ander auteurs benadrukken het aandeel ondergrondse plantedelen zoals wortels en bollen (De Rooter, 1974). Wintervoorraden worden waarschijnlijk niet aangelegd (Langenstein-Issel, 1950; Schröpfer, 1977).

**Biotoop:** De ondergrondse woelmuis heeft een voorkeur voor zeer dichte vegetaties van grassen en kruiden, zoals op open plekken in het bos, in verwaarloosde boomgaarden, wegbermen en weilanden (Van Laar, 1971b; Van Lehmann, 1955; De Rooter, 1974). Zowel Kratochvil & Gaisler (1967) als Grodzinski (1959) vonden de ondergrond-

se woelmuis als bewoner van het eerste stadium van de bossuccessie, dus op open plaatsen met dichte vegetatie. In het oerwoud van Bialowieza bewoont deze woelmuis met grote voorkeur de bosgezelschappen *Tilio-Carpinetum typicum* en *Tilio-Carpinetum stachyetosum silvaticae* (Aulak, 1970; Wasilewski, 1960). Hij komt weinig of niet voor op droge, voedselarme gronden en zeer natte plaatsen (dit laatste waarschijnlijk in verband met graafactiviteiten). Langenstein-Issel (1950) vond op een almweide van 1400 m<sup>2</sup> drie groepen ondergrondse woelmuizen van in totaal 25 stuks, oftewel een dichtheid van 1 woelmuis op 56 m<sup>2</sup>.

### *Woelrat (Arvicola terrestris L.)*

**Levenswijze:** Woelratten zijn vooral overdag actief, in mindere mate 's nachts (Van Wijngaarden, 1954). Woelratten kunnen uitstekend zwemmen en duiken. Ze graven gangen en nestholte in de oevers van waterlopen (Van Wijngaarden, 1954), maar ook mollegangen worden door hen gebruikt (Kratochvil & Grulich, 1961). Soms worden bovengronds nesten aangelegd, in dichte vegetatie (Bang, 1975). In Midden-Europa zijn ze minder sterk aan water gebonden dan in Nederland (Corbet & Southern, 1977). De voortplantingsperiode duurt meestal van april tot oktober (Van Wijngaarden, 1954), het aantal worpen per jaar is waarschijnlijk 4 en de worpgrootte ligt gemiddeld rond de 5. Als predator komt vooral de hermelijn in aanmerking (Van Wijngaarden & Mörzer Bruyns, 1961). Verder o.a. wezel, bunzing, katten, roofvogels, uilen en snoeken.

**Voedsel:** Het voedsel van woelratten is vrijwel volledig plantaardig (Van Wijngaarden, 1954; Holišová, 1970) en bestaat vooral uit bladeren van grassen en kruiden (vooral waterplanten). Verder uit wortels, wortelstokken, knollen, bollen, bloemen en vruchten van vele plantesoorten (zowel wilde als cultuursoorten). Ook wortels en bast van zowel loof- als naaldbomen worden gegeten (Bang, 1975; Teivainen et al., 1979). Een enkele maal wordt ook dierlijk voedsel gegeten, zoals mossels, slakken en waterkevers (Van Wijngaarden, 1954). Van ondergrondse plantedelen worden wintervoorraden aangelegd.

**Biotoop:** Woelratten zijn sterk gebonden aan de omgeving van waterlopen, plassen e.d. (Zejda & Zapletal, 1969; Van Wijngaarden, 1954). De oevers moeten bij voorkeur begroeid zijn met een dichte, hoge vegetatie. Wordt deze gemaaid of verwijderd, dan verdwijnen de woelratten. Verder mag het water niet te snel stromen (minder dan 0,5 m/sec, Zejda & Zapletal, 1969), de waterstand niet te sterk wisselen en de golfslag niet te sterk zijn. Woelratten graven bij voorkeur in losse grond (Teivainen et al., 1979). Aulak (1970) vond de woelrat in het oerwoudreservaat van Bialowieza, vooral in *Potametea*. Over dichtheden is weinig bekend: Van Wijngaarden (1954) berekende voor een open poldergebied een dichtheid van 16 woelratten per hectare.

*Rosse woelmuis (Clethrionomys glareolus Schreber)*

**Levenswijze:** De rosse woelmuis is zowel overdag als 's nachts actief, maar 's zomers meer 's nachts (Olszewski, 1968; Kikkawa, 1964). Hij graaft ondergrondse gangen met een nest in het centrum (Von Wrangel, 1939). Het nest, dat bekleed is met gras, bladeren, mos, e.d., kan ondergronds liggen, maar ook bovengronds in dichte vegetatie of boomstronken. Hij kan goed klimmen en doet dat ook (Holišová, 1969). Indien omgevallen bomen aanwezig zijn loopt hij bij voorkeur onderlangs die bomen (Olszewski, 1968). De voortplantingsperiode duurt meestal van april tot in oktober, maar kan bij overvloedig voedselaanbod tot in de winter doorgaan (Smyth, 1966). In een normaal jaar kan 4 tot 5 keer geworpen worden en de gemiddelde worpgrootte ligt rond de vier (Corbet & Southern, 1977). Predatoren van de rosse woelmuis zijn uilen, roofvogels en carnivoren, vooral de wezel (Corbet & Southern, 1977, King, 1971).

**Voeding:** Het voedsel is vrijwel volledig plantaardig (Watts, 1968). Vruchten en zaden van bomen en struiken worden gegeten evenals de bladeren ervan. Verder kruiden, mos, plantenwortels, gras en bloemen. Bast en knoppen worden gegeten zowel van loof- als naaldbomen (Bang, 1975). In de herfst worden voedselvoorraden aangelegd, zowel ondergronds als in holle bomen (Turček, 1967). Deze voorraden bestaan voornamelijk uit vruchten en zaden. Vooral 's winters kan het voedselpakket in belangrijke mate aangevuld worden met poppen van b.v. bladwespen en dennespanners (Kulicke, 1963).

**Biotoop:** De rosse woelmuis heeft een duidelijke voorkeur voor gesloten, opgaand bos (Hansson, 1978; Kratochvil & Gaisler, 1967; Wammes, 1979; Wolk & Wolk, 1982). Hij komt in mindere mate voor op open plekken in bossen, in jonge bossen, parken en landbouwgronden (Corbet & Southern, 1977). Er is een grote voorkeur voor dichte vegetatie (Wammes, 1979). Volgens Wammes (1979) en Hansson (1978) heeft hij een voorkeur voor bossen op vochtige tot natte bodems. Volgens Aulak (1970) komt de rosse woelmuis in een reeks van bostypen voor en heeft een lichte voorkeur voor het *Salicetum pentandro-cinereae* x *Vaccinio uliginosi-Pinetum* en het *Tilio-Carpinetrum stachyetosum silvaticae*. De dichtheid van woelmuizen kan variëren van 12-74 per ha (Corbet & Southern, 1977).

*Bosmuis (Apodemus sylvaticus L.)*

**Levenswijze:** De bosmuis is hoofdzakelijk 's nachts actief, 's winters vooral bij zonopkomst en zonsondergang (Gurnell, 1979). Overdag houdt hij zich schuil in een uitgebreid, zelfgegraven gangenstelsel. Onderdelen van dit stelsel vormen verschillende nesten en opslagruimten (Dufour, 1972). Ondergrondse nestkamers worden bekleed met gras en bladeren. Soms worden nesten aangelegd in vermolmd hout, vogelnestkasten of omgebouwde vogelnesten (Niethammer & Krapp, 1978). Bosmuizen kunnen goed klimmen en springen (Gurnell, 1979). Ze gedragen zich zeer behoedzaam en

schichtig (Hoffmeyer, 1973). De voortplantingsperiode duurt meestal van maart tot in oktober. Een goed zaadjaar kan die periode aanzienlijk verlengen (Le Louarn & Schmitt, 1972). Er kan verschillende malen per jaar geworpen worden (maximaal 4 maal) en meestal zijn er 5 tot 6 jongen per worp (Corbet & Southern, 1977). Predatoren zijn er vele, zoals uilen, torenvalken, vossen, katten en marterachtigen.

**Voedsel:** Het voedsel is grotendeels plantaardig en bestaat voornamelijk uit zaden. De bosmuis eet minder boomzaden dan de grote bosmuis (*A. flavicollis*), maar meer zaden van grassen en kruiden (Holišová, 1960). De rest van het plantaardig voedsel wordt gevormd door vruchten, bloemen en wortels. Het dierlijk deel van het voedsel bestaat uit insectlarven en -imago's en wormen (Hansson, 1971b). In de herfst worden ondergrondse voorraden aangelegd van allerlei zaden.

**Biotoop:** De bosmuis heeft een brede oecologische amplitude en komt zowel voor in open natuur- en cultuurgebied als in bosgebieden (Hansson, 1978; Niethammer & Krapp, 1978; Wammes, 1979). Heeft grote behoefte aan dekking (Corke, 1970; Hoffmeyer, 1973). Volgens Hansson (1978) en Spitzenberger & Steiner (1967) heeft de bosmuis een lichte voorkeur voor de jonge fase van de bosontwikkeling. Volgens Wammes (1979) zitten bosmuizen 's zomers vooral in akkerland en ruderaal terrein en 's winters vooral in bossen en struwelen. Het voorkomen van de grote bosmuis (*A. flavicollis*) sluit de bosmuis uit (Hoffmeyer, 1973). De grootte van het leefgebied kan variëren van 100-3 000 m<sup>2</sup> (Gurnell, 1979).

#### *Grote bosmuis (Apodemus flavicollis Melchior)*

**Levenswijze:** De grote bosmuis is overwegend 's nachts actief. Voor de rest van de dag houdt hij zich schuil in een ondergronds nest, dat bekleed is met mos en bladeren. Dit nest maakt met andere nesten deel uit van een ondergronds zelfgegraven gangenstelsel. Volgens Schmidt (1975) worden de gangen bij voorkeur onder bomen gegraven, als bescherming tegen wilde zwijnen. Hij kan zeer goed klimmen en doet dat ook graag (Hoffmeyer, 1973). Volgens Borowski (1963) klimt de grote bosmuis tot in de hoogste toppen der bomen (40-50 m). De voortplantingsperiode duurt meestal van maart tot oktober (Corbet & Southern, 1977). Twee worpen per jaar zijn normaal en de gemiddelde worpgrootte is 5,5 (Niethammer & Krapp, 1978). Als kraamnesten worden ook vogelnestkasten gebruikt. Grote bosmuizen hebben een duidelijke voorkeur om over de stammen van omgevallen bomen te lopen (Olszewski, 1968). Predatoren zijn er vele: uilen (Wendland, 1975), torenvalken, vossen, marterachtigen en katten (Corbet & Southern, 1977).

**Voedsel:** Het voedsel is voor het overgrote deel plantaardig (ongeveer 75%). Dit plantaardige deel bestaat vooral uit zaden van bomen en struiken (fijnspar, beuk, eik, kornoelje, roos e.a.) (Niethammer & Krapp, 1978). Ander plantaardig voedsel zijn graszaden, bloemen, bladeren en mos. Het dierlijke deel van het voedsel bestaat vooral uit

vlinderlarven en -poppen, kevers en keverlarven, duizendpoten, spinnen en soms regenwormen en slakken (Obrtel, 1973). In de herfst kunnen voedselvoorraden van b.v. eikels worden aangelegd in ondergrondse nesten of vogelnestkasten.

**Biotoop:** Het biotoop van de grote bosmuis wordt gekarakteriseerd door opgaand bos, met of zonder ondergroei (Corke, 1970; Hansson, 1978; Hoffmeyer, 1973). Volgens Aulak (1970) prefereert deze soort vooral het *Tilio-Carpinetum stachyetosum silvaticae*. Hij zoekt ook geregeld open terrein op, maar heeft hier minder de neiging toe dan de bosmuis. Is niet afhankelijk van dichte vegetatie als dekking. De verspreiding is meestal pleksgewijs (Gurnell, 1979). Al naar de voedselomstandigheden en de tijd van het jaar varieert de grootte van het leefgebied van 1 000-6 000 m<sup>2</sup> per dier (Radda, 1969).

#### *Dwergmuis (Micromys minutus Pallas)*

**Levenswijze:** 's Winters is de dwergmuis vooral 's nachts actief, maar 's zomers meer overdag, vooral 's middags (Piechocki, 1958). Hij houdt zich, als hij niet actief is, verborgen in een zelfgebouwd bolvormig nest, opgehangen aan stevige plantenstengels in een dichte gras- of zeggevegetatie, tot 1 m boven de grond (Gurnell, 1979). Dit nest wordt gemaakt van met behulp van de tanden uiteengerafelde grasbladeren (Walrecht, 1956). Winternesten zitten meestal dichtbij de grond (Feldmann, 1975). De voortplantingsperiode duurt van mei tot oktober, soms tot in december (Corbet & Southern, 1977). Eén worp per jaar is normaal, maar 2 en zelfs 3 komen ook voor. Dwergmuizen kunnen goed klimmen (met b.v. de staart) en zwemmen. Predatoren van de dwergmuis zijn uilen, roofvogels, kraaien, vossen en marterachtigen, zoals wezels en hermelijnen (Gurnell, 1979; Piechocki, 1958).

**Voedsel:** Het voedsel is zowel plantaardig als dierlijk (Niethammer & Krapp, 1978). Het plantaardige deel bestaat uit zaden van allerlei soorten planten en verder knoppen, bladeren en bessen. Het dierlijke deel bestaat uit insecten, b.v. in rietstengels verborgen zittende vlinderpoppen (Kulicke, 1963; Niethammer & Krapp, 1978). 's Winters worden geen voorraden aangelegd en bij voedselschaarste kan kannibalisme optreden (Piechocki, 1958).

**Biotoop:** De dwergmuis is sterk gebonden aan dichte, hoge vegetaties van grassen (vooral riet en zegge) met name op moerassige plaatsen, zoals verlandingsgezelschappen met riet, *Typha* en *Phalaris arundinacea* (Feldmann, 1975; Piechocki, 1958). Aulak (1970) vond de dwergmuis vooral in *Potametea*. Tweede keus vormen open plekken in bossen met dichte vegetatie van gras (b.v. pijpestrootje) en lage struiken (Gurnell, 1979). Ook korenvelden en hooilanden worden bewoond. Dichtheden tot 200 per ha kunnen bereikt worden (Gurnell, 1979).

## Roofdieren (Carnivora)

### *Vos (Vulpes vulpes L.)*

**Levenswijze:** De vos is hoofdzakelijk 's nachts actief, maar soms ook overdag (Verink, 1976). Gerust wordt óf bovengronds in dichte vegetatie, óf ondergronds in een zelfgegraven stelsel van gangen en holen ('burcht'). Vaak worden ook holen van konijnen en dassen gebruikt (Burrows, 1968). De burcht heeft één of meer uitgangen. De vos is een solitaire jager, maar leeft desondanks in familiegroepjes bijeen (Niewold, 1976). De leden van zo'n familiegroep hebben aparte activiteitsgebieden. De paartijd valt in de periode december-februari (Corbet & Southern, 1977) en de jongen worden meestal in maart/april geworpen (Niewold, 1976). Eenmaal per jaar wordt geworpen en het aantal jongen ligt meestal rond de 6 (Niewold, 1976). Predator van de vos in een natuurlijke situatie is de lynx (Matjuschkina, 1978), waarvan de maaginhoud soms voor 10% uit vossen bestaat.

**Voedsel:** Het voedsel van de vos is hoofdzakelijk dierlijk (Corbet & Southern, 1977; Hewson et al., 1975). In gebieden waar geen of vrijwel geen konijnen voorkomen, vormen kleine knaagdieren het belangrijkste voedsel, vooral veldmuizen (Goszczyński, 1974; Lever, 1959). Zijn er wel konijnen aanwezig, dat vormen die, samen met woelmuizen, het hoofdvoedsel (Burrows, 1968; Dorresteyn, 1971). Andere soorten dierlijk voedsel zijn vogels, insecten en wormen. Ook aas vormt vaak een essentieel onderdeel (Dorresteyn, 1971; Lever, 1959). Het plantaardige deel van het voedsel bestaat uit gras, vruchten, granen, paddestoelen e.d. (Dorresteyn, 1971).

**Biotoop:** De vos kiest dát biotoop als jachtterrein, waar hij de meeste prooi kan vangen (Lloyd, 1980). Aangezien die prooi vooral bestaat uit *Microtus*soorten en konijnen is z'n voorkeursbiotoop het open of halfopen terrein. De burcht wordt in het bos gebouwd en meer aan de bosrand dan in het centrum van een boscomplex (Fuchs, 1973; Pelikan & Vačkař, 1978). Er is hierbij geen voorkeur voor loof- of naaldbos, wél voor de leeftijd van de opstand. Bij voorkeur wordt de burcht in oudere opstanden aangelegd; in jonge opstanden zijn er geen of weinig (Pelikan & Vačkař, 1978). Dichte vegetatie wordt geprefereerd om in te rusten (Verink, 1976). De oppervlakte van activiteitsgebieden kan variëren, volgens Niewold (1976) van 116 tot 1 000 ha, het aantal burchten van 0,03-0,8 per km<sup>2</sup>. In de natuurlijke situatie was de dichtheid van vossen waarschijnlijk zeer gering (Burrows, 1968).

### *Wolf (Canis lupus L.)*

**Levenswijze:** De wolf jaagt zowel overdag als 's nachts (Mech, 1966), vooral in groepsverband (meestal 5-10 stuks), soms ook alleen (Frijlink, 1976). Voor het opsporen van de prooi worden lange tochten ondernomen; de eigenlijke achtervolging van de prooi gaat echter over hoogstens enkele kilometers (Mech, 1975). De paartijd valt meestal in

februari en eenmaal per jaar worden, meestal in april, gemiddeld 5-6 jongen geworpen (Pulliainen, 1975). Voor het werpen wordt in de grond een hol gegraven of een natuurlijk hol of vossehol gebruikt of aangepast (Pulliainen, 1975).

**Voedsel:** Wolven jagen vooral op grootwild (Mech, 1966). Al naar gelang de streek vormen bepaalde soorten hun prooi. In Europa zijn dat vooral edelhert, ree, eland, rendier en wild zwijn (Pulliainen, 1975; Suminski, 1975). Verder eten ze een reeks kleinere dieren, zoals bevers (Mech, 1966), vossen, hazen, vogels en kleine knaagdieren (Pulliainen, 1975). Van de huisdieren worden koeien, paarden en schapen gegeten. Aas wordt niet versmaad. Ook vruchten worden gegeten (Peterson et al., 1981).

**Biotoop:** Wolven zoeken zoveel mogelijk open bosstructuren, zoals kap- en brandvlakten, bosranden, stranden en wissels van grote dieren (Mech, 1966; Pulliainen, 1965). Dit wordt gedaan in verband met zowel de jachttechniek als de kans om bepaalde prooidieren te vinden. De dichtheid van wolven in het zuiden van Canada ligt rond 1 wolf op 24 km<sup>2</sup> (Frijlink, 1976). Een groep wolven bejaagt een bepaald territorium (Frijlink, 1976; Mech, 1966).

*Beer (Ursus arctos L.)*

**Leefwijze:** In het voorjaar en de herfst is de beer zowel overdag als 's nachts actief, in de zomer alleen 's nachts (Craighead & Craighead, 1972). Gerust wordt in dicht struikgewas of onder omgevallen bomen. 's Winters houden ze een (weinig intense vorm van) winterslaap (Folk et al., 1970), in een zelfgegraven of natuurlijk hol, dat jaren achtereen gebruikt wordt (Curry-Lindahl, 1970). De beer kan goed klimmen (Krott, 1960). De paring vindt plaats in de periode mei-juni en eenmaal per twee jaar baart de berin 1-3 jongen in haar hol (Curry-Lindahl, 1970). Beren hebben in Europa als enige predator de wolf en in Oost-Siberië de tijger (Mazak, 1979).

**Voedsel:** Beren zijn omnivoor (Almasan & Vasiliu, 1967; Krott, 1960; IJzerman, 1978), maar eten (hoofdzakelijk) plantaardig materiaal, zoals gras, kruiden, wortels, bollen en vruchten (bessen, eikels, beukenoten). Als dierlijk voedsel komen in aanmerking insecten, muizen, vis en amfibieën. Ook aas wordt graag gegeten. Soms worden herten buitgemaakt.

**Biotoop:** De laatste berenpopulaties in Europa zijn vrijwel helemaal beperkt tot berggebieden. Volgens Novakova et al. (1969) bewonen beren in Tsjechoslowakije bij voorkeur het *Abieto-Piceetum* en het *Sorbeto-Piceetum*. Van laaglandbossen is niets bekend. Beren hebben een voorkeur voor oud bos boven jong bos en kapvlakte (Elgmork, 1978) en vooral bossen met een rijke ondergroei (Curry-Lindahl, 1970). De dichtheid in Tsjechoslowakije is gemiddeld 0,5/1 000 ha (Novakova et al., 1969).

### *Hermelijn (Mustela erminea L.)*

**Levenswijze:** De hermelijn is zowel overdag als 's nachts actief (Bäumler, 1973). Hij rust op een verborgen plaats, zoals een boomholte of een door andere dieren gegraven onderaards hol (Corbet & Southern, 1977). Hij kan goed klimmen en jaagt solitair. De paring vindt plaats in de periode mei-augustus en eenmaal per jaar worden in de periode april-juni gemiddeld ongeveer 6 jongen geboren (Corbet & Southern, 1977; Müller, 1954) in een nest op een verborgen plaats. Predatoren van de hermelijn zijn o.a. grotere carnivoren, roofvogels en uilen (Corbet & Southern, 1977).

**Voedsel:** Het voedsel van hermelijnen is volledig dierlijk (Bijl, 1973; King & Moors, 1979). Zowel kleine dieren (woelmuizen) als grotere (hazen, konijnen) zijn belangrijk (niche-onderscheiding met wezel en bunzing, Brugge, 1977). Verder worden gegeten andere kleine zoogdieren (muizen, insekteneters), vogels en insekten. Het zuigen van bloed moet tot de fabels gerekend worden (IJsseling & Scheygrond, 1962). Soms worden ook kleine vruchten gegeten (Corbet & Southern, 1977).

**Biotoop:** Over voorkeur voor een bepaald bostype is niets bekend. Wel is bekend, dat hermelijnen in het bos bij voorkeur open terrein en vroege bosontwikkelingsfasen bewonen (De Vries, 1963; Simms, 1979). Het leefgebied van een ♂-hermelijn is ongeveer 10-30 ha, dat van een ♀-hermelijn ongeveer de helft (Corbet & Southern, 1977; Simms, 1979).

### *Wezel (Mustela nivalis L.)*

**Levenswijze:** Zowel overdag als 's nachts is de wezel actief (Corbet & Southern, 1977). Hij houdt zich schuil op allerlei plaatsen, zoals aardholten en -gangen (door andere dieren gegraven), in holle bomen, dicht struikgewas, tussen stenen enz. (De Vries, 1963). Hij jaagt solitair, vooral in knaagdiergangen en minder bovengronds (King & Moors, 1979; De Vries, 1963). De voortplantingsperiode duurt meestal van februari tot september en 1-2 maal per jaar worden 4-6 jongen geworpen, vooral in de periode april/mei (Corbet & Southern, 1977). Het nest waarin ze geboren worden ligt in een schuilplaats en is gevoerd met gras en bladeren (De Vries, 1963). Predatoren van de wezel zijn o.a. de roofvogels, uilen, vossen, bunzings en katten (Corbet & Southern, 1977).

**Voedsel:** Wezels zijn gespecialiseerd in kleine knaagdieren, vooral woelmuizen (Brugge, 1977; King & Moors, 1979). Bij afwezigheid van woelmuizen zijn ze zelfs niet in staat zich te handhaven (Van Wijngaarden & Mörzer Bruyns, 1961). Verder worden nog gegeten andere muizensoorten, hazen, konijnen, vogels en insekten. De ♂♂ bejagen over het algemeen een wat grotere prooi dan de ♀♀.



**Biotop:** Wezels hebben een voorkeur voor open terreinen en open jonge bosaanplanten, maar minder voor opgaand bos (King & Moors, 1979; De Vries, 1963). Dekking in de vorm van ruigte of struikgewas moet aanwezig zijn. Van voorkeur voor bostypen is niets bekend. De grootte van het leefgebied is voor ♂ wezels wat groter dan voor ♀ wezels. Voor de eerste is het gemiddeld 1,7 ha, voor de tweede gemiddeld 1,2 ha (De Vries, 1963).

#### *Bunzing (Putorius putorius L.)*

**Levenswijze:** De bunzing is overwegend 's nachts actief (Braakhekke, 1979). Hij rust overdag in een dichte vegetatie, onder omgevallen bomen enz. (Braakhekke, 1979; Poole, 1970). De paartijd is in de maanden maart/april en in de periode april-juni worden gemiddeld 4-5 jongen geworpen in het hol of in een nest op een verdekte plaats (Leeuwenberg, 1976). Van predatoren van de bunzing onder natuurlijke omstandigheden is nauwelijks wat bekend.

**Voedsel:** Het voedsel is volledig dierlijk (Corbet & Southern, 1977) en is verschillend in droge en natte biotopen. Vooral hazen, konijnen en vogels (Bijl, 1973; Leeuwenberg, 1976) worden gegeten. Verder knaagdieren, insekteneters, vogeleyen, insekten (vooral in natte biotopen) amfibieën. Ook vis wordt gegeten (Poole, 1979).

**Biotop:** De bunzing komt zowel voor in bossen als op velden en boerenhoeven (Corbet & Southern, 1977; Poole, 1970), zowel in natte als droge biotopen (Leeuwenberg, 1976). In cultuurgebieden bij voorkeur in 'ruig' terrein. Ruilverkavelingen zijn wat dat betreft nadelig. Van bosbewonende populaties is nauwelijks wat bekend. Volgens Poole (1970) en Gautschi (1983) leven ze waarschijnlijk het meest op open plekken en struikgewas en niet in oud bos. De waarnemingen van Bauer (1960) stemmen hiermee overeen. Het leefgebied (in cultuurgebieden) is ongeveer 40 à 50 ha per bunzing (Braakhekke, 1979).

#### *Otter (Lutra lutra L.)*

**Levenswijze:** De otter is overwegend 's nachts actief (Corbet & Southern, 1977). Houdt zich overdag schuil in dichte vegetatie, holle bomen e.d. De otter kan uitstekend zwemmen en duiken (Harvis, 1968). Hij leeft solitair. In de meeste gevallen wordt een bovengronds nest aangelegd in dichte moerasvegetatie van zegge, riet e.d. (Van Wijngaarden & Van de Peppel, 1970), maar soms wordt ook een hol in de oever gegraven of een holle boom benut. Paringen vinden over het gehele jaar verspreid plaats en als gevolg daarvan ook de geboorten (Corbet & Southern, 1977; Van Wijngaarden & van de Peppel, 1970). De otter heeft weinig predatoren.

**Voedsel:** Het voedsel van de otter is volledig dierlijk (Erlinge, 1967; Van Wijngaarden & Van de Peppel, 1970). De helft tot driekwart hiervan bestaat uit vis, meestal met een

lengte van 10-15 cm (Erlinge, 1967). De rest bestaat uit vogels, kleine zoogdieren, schaaldieren, rivierkreeften, amfibieën en insecten. Ook aas wordt gegeten.

**Biotop:** Otters zijn gebonden aan water. Zowel meren, beken, rivieren, moerassen als kusten kunnen het leefgebied voor de otter vormen (Corbet & Southern, 1977). Van groot belang is dat er langs de oever van die meren en rivieren een dichte hoge vegetatie van riet en struiken aanwezig is om in te schuilen en/of het nest in aan te leggen (Van Wijngaarden & Van de Peppel, 1970). Volgens Erlinge (1968) is, in goede biotopen, het leefgebied van één otter 4-5 km rivier, oftewel 1 km<sup>2</sup>. Volgens Veen (1975) kan het leefgebied van een otterfamilie ongeveer 10 km<sup>2</sup> beslaan.

#### *Boommarter (Martes martes L.)*

**Levenswijze:** De boommarter is waarschijnlijk hoofdzakelijk 's nachts actief (Corbet & Southern, 1977; Hurrell, 1968). Hij rust overdag in boomholten, vogel- of eekhoornnesten en soms in dichte vegetatie of holen in de grond (Willems, 1968). Hij klimt zeer goed in bomen (Hurrell, 1968) en maakt daar grote sprongen en zeilvluchten. Ondanks het feit dat hij is aangepast aan het boomleven brengt hij het grootste deel van zijn tijd op de grond door (Corbet & Southern, 1977). De paartijd ligt in de nazomer en eenmaal per jaar worden in maart/april ongeveer 3 jongen geworpen (Corbet & Southern, 1977), in boomholten, eekhoornnesten e.d. (Smit, 1965). Als predatoren van de boommarter kunnen genoemd worden o.a. de vos (Willems, 1968), de steenarend (Corbet & Southern, 1977) en de havik.

**Voedsel:** Het voedsel van de boommarter is vooral dierlijk, in mindere mate plantaardig (Lockie, 1961; Willems, 1968). Het dierlijke deel bestaat vooral uit eekhoorns en vogels (Höglund, 1960; Willems, 1968). Verder uit (jonge) konijnen, kleine knaagdieren, insecten, spitsmuizen en eieren. Ook aas wordt gegeten. Bij afwezigheid van eekhoorns bestaat het hoofdvoedsel uit kleine knaagdieren (woelmuizen) en vogels (Lockie, 1961). Het plantaardige deel van het voedsel bestaat uit vruchten (appels, pruimen, kersen, bosbessen, lijsterbessen) en soms gras (Lockie, 1961).

**Biotop:** De boommarter heeft een duidelijke voorkeur voor loofbos boven naaldbos, en voor oud bos boven jong bos (Pelikan & Vačkář, 1978; Willems, 1968). Wat het laatste betreft is er overeenkomst met de Amerikaanse boommarter (*Martes americana*) (Soutière, 1979). Als bomen, waar marters in verblijven, worden genoemd eik, beuk, wilg (Willems, 1968), berk (Smit, 1965) en lariks (Pelikan & Vačkář, 1978), over het algemeen oude bomen. Als populatiedichtheid in opgaand loofbos wordt meestal genoemd één marter op ongeveer 250 ha (Corbet & Southern, 1977; Pelikan & Vačkář, 1978; Willems, 1968).

### *Das (Meles meles L.)*

**Levenswijze:** De das is overwegend 's nachts actief (Corbet & Southern, 1977), soms overdag. Hij houdt zich overdag schuil in een zelfgegraven burcht, bestaande uit een stelsel van gangen en woonkamers (Neal, 1971). De burcht kan zeer groot zijn (ruim 1 ha, Van Wijngaarden & Van de Peppel, 1964) en zeer lang gebruikt worden (Pelikán & Vačkař, 1978). Dassen leven in sociale groepen bijeen (Kruuk, 1978). Er zijn ook kleinere, tijdelijke burchten (Van Wijngaarden & Van de Peppel, 1964). Hij klimt soms in bomen (Neal, 1971). De paartijd ligt hoofdzakelijk in de periode februari-mei en de werptijd in de periode januari-maart (Corbet & Southern, 1977). Eenmaal per jaar wordt een worp van 2-3 jongen geproduceerd. In een natuurlijke situatie zijn predatoren van de das soms lynxen en wolven.

**Voedsel:** Dassen zijn omnivore dieren en hebben een uitgebreid voedselpakket (Neal, 1971). Het belangrijkste voedsel vormen wormen. In het zuidwesten van Engeland bestond 65% van de inhoud van dassenmagen uit wormen (Corbet & Southern, 1977). Verder eten ze (jonge) konijnen, muizen, woelmuizen, slakken, insecten en vogeleieren. Vooral 's winters wordt ook aas gegeten. Het plantaardig deel van het voedsel bestaat uit vruchten (appels, peren, kersen, eikels enz.), zaden van tarwe en maïs en verder gras, klaver en plantewortels (Neal, 1971; Wiertz, 1976).

**Biotoop:** De dassenburcht wordt bij voorkeur aangelegd in heuvels in de onmiddellijke omgeving van water (Neal, 1971), wegens de grote behoefte van de das aan drinkwater. Ook bestaat, voor het aanleggen van de burcht, grote voorkeur voor loofbos boven naaldbos (6:1, Pelikan & Vačkař, 1978) en voor bosranden boven het centrum van een boscomplex. Volgens Neal (1971) en Van Wijngaarden & Van de Peppel (1964) graaft de das zijn burcht vooral in een dichte vegetatie van struiken en/of hakhout). Pelikan & Vačkař (1978) vonden dat dassenburchten vrijwel alleen in oude opstanden lagen (100-120 jr). In het huidige cultuurlandschap is de das voor z'n voedsel sterk gebonden aan voedselrijke graslanden, vooral die van het *Arrhenatherion* (Van Wijngaarden & Van de Peppel, 1964). De bossen waar hij woont en voedsel zoekt liggen op voedselrijke gronden. De bostypen op die plaatsen zijn b.v. *Querceto-Carpinetum*, *Querceto-Betuletum sessiliflorae* en die van het *Alno-Ulmiontype* (Van Wijngaarden & Van de Peppel, 1964). Omzetting van eikenhakhout in spaartelgenbos heeft tot gevolg dat dassen wegtrekken (Van Wijngaarden & Van de Peppel, 1964). Wat betreft de dichtheid kan als goed gemiddelde genoemd worden 1 das per 100 ha (1 burcht per 200 ha). Wil tussen twee burchten uitwisseling bestaan, dan mogen ze niet verder dan 10 km van elkaar verwijderd liggen (Van Wijngaarden & Van de Peppel, 1964).

### *Los (Lynx lynx L.)*

**Levenswijze:** De los is hoofdzakelijk 's nachts actief (Hell, 1978). Hij rust overdag op een open of overdekte plaats (struikgewas, omgevallen bomen, vossehol) (Matjusch-

kin, 1978). Hij jaagt solitair, klimt goed, maar doet dat laatste zelden. De paartijd ligt in de periode februari-maart en in mei worden op een verscholen plaats 2-3 jongen geworpen (Matjuschkin, 1978). Lossen hebben nauwelijks predatoren, maar soms worden ze door wolven gedood (Matjuschkin, 1978).

**Voedsel:** Het hoofdvoedsel van de los bestaat uit kleine hertachtigen, in Europa vooral reeën (Hell, 1978; Matjuschkin, 1978). Ook edelherten en rendieren worden gedood, met name de jonge dieren. Verder worden gegeten hazen, konijnen, vossen, wilde zwijnen, vogels, kleine knaagdieren en insecten.

**Biotoop:** De los komt zowel in naald- als loofbossen voor, maar van voorkeur voor een bepaald bostype is niets bekend (Matjuschkin, 1978). Als jachtgebied zijn vooral van belang struikgewas, open terreinen en bosranden (Matjuschkin, 1978). Ook uit het voorkeursbiotoop van zijn prooidieren (herten, hazen enz.) is dit al af te leiden. Om zijn prooi te vinden worden vaak kilometerslange tochten ondernomen, bij voorkeur langs paden, beken en bosranden (Matjuschkin, 1978). Het leefgebied van een los varieert meestal van 1 000-5 000 ha (Matjuschkin, 1978; Nováková & Hanzl, 1968).

#### *Wilde kat (Felis silvestris Schreber)*

**Levenswijze:** De wilde kat is hoofdzakelijk 's nachts actief (Van 't Oever, 1978). Hij houdt zich overdag schuil in dichte vegetatie, boomholtes, oude vossen- of dassenburchten enz. (De Leuw, 1970). Hij leeft solitair (De Leuw, 1970) en kan goed klimmen. De paartijd valt in de maanden februari en maart en hoofdzakelijk in mei worden meestal eenmaal per jaar, gemiddeld 4 jongen geworpen op een verborgen plaats (Corbet & Southern, 1977). Als predatoren van de wilde kat komen de los (Cosijn, 1982) en de oehoe in aanmerking (De Leuw, 1970).

**Voedsel:** Het voedsel van de wilde kat is vrijwel volledig dierlijk, een klein deel is plantaardig (gras, bladeren) (Condé et al., 1972; Sládek, 1973). Hoofdbestanddeel van het voedsel vormen kleine knaagdieren, vooral veldmuizen. Daarnaast zijn hazen en vogels belangrijk. Van ondergeschikt belang zijn de overige knaagdieren, spitsmuizen, jonge reeën, reptielen, insecten, vis (De Leuw, 1970) e.d. Volgens Parent (1975) drinken wilde katten graag. Strengere winters kunnen fataal zijn vanwege de dikke sneeuwlaag (De Leuw, 1970).

**Biotoop:** Volgens Parent (1975) komen wilde katten in bossen vooral voor in eikenbeukenbossen (*Querceto-Fagetea*) en eikenberkenbossen (*Querceto- robori petraeae*). Volgens Heptner & Naumov (1980) komen ze in een reeks van vegetatietypen voor, niet alleen in bossen, maar ook in moerassige gebieden met rietvelden. De aanwezigheid van water (om te drinken) is altijd belangrijk (Parent, 1975). Geprefereerde terreintypen zijn bosranden, kaalkapterreinen, weilanden, akkers en struikgewas (Van 't Oever, 1978; De Leuw, 1970). Oude bosopstanden worden weinig bezocht. De grootte van het

leefgebied van een wilde kat is waarschijnlijk gemiddeld ongeveer 100 ha (Heptner & Naumov, 1980; De Leuw, 1970).

### **Onevenhoevigen (Perissodactyla)**

*Bostarpan (Equus przewalskii silvaticus Vetulani)*

**Levenswijze:** Feitelijk is van de levenswijze van deze in het bos geleefd hebbende paarden niets bekend. Aangezien dit paard sterk verwant was aan het Przewalskipaard zal het er mogelijk veel mee gemeen hebben gehad. Zie daarvoor Mohr (1970).

**Voedsel:** Het voedsel van paarden bestaat grotendeels uit gras (Janis, 1976; Pruski, 1963; Tyler, 1972). Ook takmateriaal kan goed verteerd worden (Frens, 1943).

**Biotoop:** Van biotoopvoorkeur is eveneens weinig bekend. Uit hun voedselvoorkeur kan afgeleid worden dat paarden een sterke voorkeur zullen hebben gehad voor open plekken in het bos.

### **Evenhoevigen (Artiodactyla)**

*Wild zwijn (Sus scrofa L.)*

**Levenswijze:** Het wilde zwijn is hoofdzakelijk 's nachts actief (Van Lavieren, 1968) en rust overdag in dichte dekking (Heck & Raschke, 1980). Hij leeft over het algemeen in groepsverband. Hij besteedt veel tijd aan zoelen in modderige poelen (Van Lavieren, 1968). De paartijd ligt hoofdzakelijk in november-december en in maart-april worden gemiddeld 5-6 jongen geworpen (Heck & Raschke, 1980; Mohr, 1960). Na een goed eikeljaar kan wel twee maal per jaar geworpen worden. Predatoren van het wilde zwijn waren vroeger wolf, beer en lynx (Heck & Raschke, 1980).

**Voedsel:** Het wilde zwijn is een alleseter, maar het plantaardige deel van het voedsel is groter dan het dierlijke (Briedermann, 1968; Genov, 1981; Groot Bruinderink, 1977). In mastjaren (jaren met grote eikel- of beukennotenproductie) worden veel eikels en beukennoten gegeten. Verder komen als natuurlijk plantaardig voedsel in aanmerking de boven- en ondergrondse delen van grassen en kruiden en de wortels van adelaarsvarens, bomen en struiken. Aan dierlijk voedsel eten ze insecten, regenwormen en muizen. Verder soms konijnen en reekalveren. Aas wordt graag gegeten.

**Biotoop:** De verspreiding van wilde zwijnen valt samen met de verspreiding van eiken (Van Lavieren, 1968). Wat betreft bostype gaat de voorkeur van wilde zwijnen uit naar vochtige tot natte loofbossen van eiken, beuken, essen of elzen, liefst met weelderige bodemvegetatie (Bauer, 1960; Briedermann, geciteerd door Heck & Raschke, 1980). Jong, dicht bos wordt benut als schuil/rustplaats. Een bepaalde voorkeur voor

bosstructuur bestaat waarschijnlijk niet, hoewel wilde zwijnen zich in goede mastjaren bij voorkeur ophouden in vruchtleverende eiken- en beukenbossen. Van natuurlijke dichtheden is weinig bekend. Volgens Weyland (1981) kan 1-1,5 zwijn per 100 ha als redelijke stand worden beschouwd. Oloff (1951) echter noemt als toelaatbare dichtheid 4/1 000 ha gemengd bos.

### *Ree (Capreolus capreolus L.)*

**Levenswijze:** De ree is zowel overdag als 's nachts actief (Ellenberg, 1978) en rust in dichte dekking (Van Haaften, 1968; Sperber, 1975). 's Zomers leeft hij over het algemeen solitair, 's winters in soms grote groepen (Corbet & Southern, 1977). De paartijd is in de periode juli-augustus en eenmaal per jaar worden in mei-juni meestal twee kalveren geworpen (Corbet & Southern, 1977). Predatoren van reeën, onder natuurlijke omstandigheden, in Europa zijn vooral lossen (Matjuschkina, 1978) en verder wolven, vossen en grote roofvogels.

**Voedsel:** Het voedsel dat reeën zoeken moet makkelijk verteerbaar zijn en snel in de maag worden omgezet ('browser', Hofmann et al., 1976). In het groeiseizoen bestaat dit vooral uit kruiden en verder uit jong gras, jonge bladeren van bomen en struiken en vruchten (Ellenberg, 1978; Van Herwerden, 1968). 's Winters worden vooral twijgen en bladeren van bomen en struiken gegeten en verder kruiden. Zelfs bij een dikke sneeuwlaag blijven reeën veel van hun voedsel van de grond betrekken (Cederlund et al., 1980).

**Biotoop:** Als voorkeursbiotoop voor reeën gelden de bossen van de vochtige, voedselrijke gronden, de *Querceto-Fagetea* (Borowski & Kossak, 1975; Van Herwerden, 1968). Voor het vinden van zijn voedsel is de ree vooral aangewezen op kaalkapterrein en struikgewas, dit laatste ook om zich in terug te trekken (Van Haaften, 1968; Sperber, 1975). Reeën houden van kleine open plekken (Papageorgiou, 1978). Minder vaak houden reeën zich op in opgaand bos en dan vooral daar, waar veel ondergroei is (Sperber, 1975). Van Haaften (1968) noemt als maximale, nog redelijke, wilddichtheid 12 reeën per 100 ha bos. In vroeger eeuwen, toen nog van een natuurlijke situatie gesproken kon worden, lagen de dichtheden waarschijnlijk veel lager (1-2 reeën per 100 ha volgens Meister, 1969; 2-3 per 100 ha volgens Schwend, 1950).

### *Edelhert (Cervus elaphus L.)*

**Levenswijze:** Van nature is het edelhert zowel overdag als 's nachts actief (Von Raesfeld, 1957) en rust bij voorkeur in jong, dicht bos. Hij leeft in kleine groepen (Eygenraam, 1963). De paartijd is in de periode september-oktober en in mei-juni wordt meestal één kalf geworpen (Mitchell et al., 1977; Von Raesfeld, 1957). Edelherten nemen graag een modderbad (zoelen) (Von Raesfeld, 1957). De natuurlijke predator van het edelhert is vooral de wolf (Suminski, 1975); in mindere mate ook de lynx (Mat-

juschkin, 1978). Ook vossen en steenarenden eten soms (jonge) herten (Mitchell et al., 1977).

**Voedsel:** Het edelhert zit, wat zijn voedselstrategie betreft, in tussen een 'browser' en een 'grazer', met een duidelijke tendens naar gras eten ('intermediate feeder'; Hofmann et al., 1976; Van de Veen, 1979). Het voedsel varieert sterk, al naar het jaargetijde. In het groeiseizoen worden vooral grassen en blad van loofbomen (eik, beuk, lijsterbes, Amerikaanse vogelkers) gegeten en verder bosbesscheuten en kruiden. 's Winters vooral dwergstruiken (heide, bosbes, vossebes), scheuten van naald- en loofbomen (grove den, zomereik, haagbeuk, enz.) en in mindere mate grassen (Borowski & Kossak, 1975; Dzieciolowski, 1970; Van de Veen, 1979). In de herfst kunnen soms eikels en beukenootjes belangrijk zijn. Boomschors wordt gegeten als voedsel of als herkauwsubstraat ten gunste van een goede spijsvertering (Van de Veen, 1979).

**Biotoop:** De voorkeursbostypen van edelherten liggen op vochtige, voedselrijke gronden, b.v. eikenhaagbeukbossen (Borowski & Kossak, 1975; Dzieciolowski, 1970). Wat betreft bosstructuur prefereren edelherten de jongere bosfasen (Borowski & Kossak, 1975). Wat betreft de wilddichtheid houdt Ueckermann (1960) 1,5-2,5 stuks per 100 ha aan. Vroeger, in natuurlijker situaties, lagen de dichtheden waarschijnlijk veel lager. Meister (1969) noemt voor Oberbayern 0,4-1 edelhert/100 ha en Fröhlich (1955) vermeldt voor de Karpaten 0,2-0,4 per 100 ha.

### *Eland (Alces alces L.)*

**Levenswijze:** Zowel overdag als 's nachts is de eland actief (Morow, 1975). Hij rust zowel in jong, dicht bos als opgaand bos. Hij leeft hoofdzakelijk solitair, soms in kleine groepen (Mech, 1966). De paartijd is in september en in mei-juni worden 1 of 2 kalveren geworpen (Markgren, 1969). Predatoren van de eland zijn wolven en beren (Filonov, 1974).

**Voedsel:** Elanden zoeken voedsel dat makkelijk verteerbaar is en snel in de maag wordt omgezet ('browser', Van de Veen, 1979). 's Zomers bestaat het voor ruim de helft uit bladeren, takjes van bomen (vooral berken) en struiken en voor de rest uit kruiden, waaronder ook waterplanten (Cederlund et al., 1980; Krefting, 1974). 's Winters bestaat het voedsel vrijwel volledig uit (dunne) takken van bomen en struiken, vooral grove den, berk, ratelpopulier en wilg (Cederlund et al., 1980; Krefting, 1974; Pulliainen et al., 1968).

**Biotoop:** De eland komt vrijwel hoofdzakelijk voor in de naaldbosgordel van het noordelijk halfmond (Pimlott, 1960). Bij elanden kan onderscheid gemaakt worden in een winter- en zomerverblijfplaats. 's Zomers worden vooral natte tot zeer natte biotopen geprefereerd, 's winters worden drogere gebieden opgezocht (Joyal & Scherrer, 1974; Sukachev & Dylis, 1964; Morow, 1975). Vanwege zijn behoefte aan takken en bladeren heeft de eland vooral 's winters grote voorkeur voor gebieden waar veel strui-

ken en kleine bomen staan, met name dus de jonge bosfasen (Cowan et al., 1950; Kref-ting, 1974; Morow, 1975). De dichtheid van elanden kan in Noord-Amerika variëren van ongeveer 1-3/1 000 ha (Pimlott, 1960). Morow (1976) noemt voor Polen als redelij-ke dichtheid 3-4 elanden per 1 000 ha.

*Oeros (Bos primigenius Boj.)*

**Levenswijze:** De oeros leefde hoofdzakelijk in groepsverband (Lukaszewicz, 1952). De paartijd lag in de periode augustus-september en in mei-juni werd meestal 1 kalf ge-worpen. Predator van de oeros was de wolf (Lukaszewicz, 1952).

**Voedsel:** In verband met zijn voedselstrategie at de oeros vnl. moeilijk verteerbaar voedsel, dat lang in de maag verbleef ('grazer', Van de Veen & Van Wieren, 1980). Dit voedsel bestond hoofdzakelijk uit gras (Lukaszewicz, 1952; Van de Veen & Van Wie-ren, 1980). 's Zomers trokken de oerosen vroeger graag de korenvelden en weilanden in om te grazen. Ook het hooi dat 's zomers in hopen te drogen stond werd gegeten. In de herfst werden o.a. eikels gegeten. 's Winters werden ze, in hun laatste toevlucht-soord – de bossen bij Jaktorów (Polen) – met hooi bijgevoerd en als natuurlijk voedsel kwamen in dat jaargetijde ook boomschors en takken in aanmerking (Lukas-zewicz, 1952).

**Biotoop:** Van de biotoopkeuze van de oeros is niet veel bekend. De bossen bij Jaktorów werden doorsneden door een netwerk van beken en riviertjes en gezien de vele daar voorkomende boomsoorten bestond er een rijke schakering van bostypen (Hey-manowski, 1972). In die bossen had de oeros een voorkeur voor grazige open plekken. Van dichtheden is niet veel bekend. Na de strenge winter van 1557, die veel sterfte had veroorzaakt, leefden er nog ruim 50 dieren in het ongeveer 20 000 ha grote bosgebied (Heymanowski, 1972).

*Wisent (Bison bonasus L.)*

**Levenswijze:** Zowel overdag als 's nachts is de wisent actief, maar vooral 's nachts (Mohr, 1952). Hij leeft in groepen van meestal 2-15 dieren (Krasinski, 1978). Hij neemt graag zandbaden (Mohr, 1952). De paartijd is in augustus-september en in de periode mei-juni wordt meestal 1 kalf geworpen (Krasinski & Raczynski, 1967). Predatoren van de wisent waren wolven en beren (Mohr, 1952).

**Voedsel:** De wisent behoort tot de 'intermediate feeders' (Van de Veen & Van Wieren, 1980). In het groeiseizoen bestaat het voedsel voor ongeveer 2/3 deel uit grassen, zeg-gen en kruiden en voor 1/3 deel uit takken, schors en bladeren van bomen en struiken, vooral zomereik, haagbeuk en es (Borowski & Kossak, 1972). Van het natuurlijke win-tervoedsel dat gegeten kan worden is feitelijk weinig bekend, maar waarschijnlijk zal het aandeel schors en takken aanzienlijk hoger liggen (Borowski & Kossak, 1972;



Escherich, 1917). In Bialowieza (Polen) wordt 's winters hooi bijgevoerd. Schors wordt meestal gegeten van bomen die 4-15 cm dik zijn.

**Biotoop:** Wisenten hebben een voorkeur voor loof- en gemengde bossen boven naaldbossen en het meest bezochte bostype is het eikenhaagbeukenbos (Borowski & Kossak, 1972). Wat betreft de bosstructuur hebben open terreinen en struikgewas de voorkeur (Borowski & Kossak, 1972). *Van de natuurlijke dichtheid is niets bekend. In de bossen bij Bialowieza, waar het een onnatuurlijke situatie betreft, is de feitelijke dichtheid 12 dieren per 1 000 ha (Krasinski, 1978).*

## Woord van dank

Hierbij wil ik de heren W. Bongers, J.G. van de Made, R.A.A. Oldeman, C.W. Stortenbeker en A. van Wijngaarden hartelijk danken voor de kritische begeleiding van deze literatuurstudie en de afdeling Tekstverwerking van de Landbouwhogeschool te Wageningen voor het prima typewerk.

## Literatuur

- Abaturov, O.B.D., 1968. Vlijanie rojuščeĭ, dejatelnosti krota (*Talpa europaea* L.). Pedobiologia 8 (2): 239-264.
- Abbott, H.G., 1961. White pine seed consumption by small mammals. Journal of Forestry 59 (1): 197-201.
- Abbott, H.G. & T.F. Quink, 1970. Ecology of eastern white pine seed caches made by small forest mammals. Ecology 51 (2): 271-278.
- Ahlén, I., 1965. Studies on the red deer, *Cervus elaphus* L., in Scandinavia III. Ecological investigations. Viltrevy 3: 177-376.
- Aho, R.W. & P.A. Jordan, 1979. Production of aquatic macrophytes and its utilization by moose on Isle Royale National Park. Proceedings of the 1th Conference on Scientific Research in the National Parks, Volume 1: 341-348.
- Alexandre, D.Y. 1978. Le rôle disseminateur des éléphants en Forêt de Taï, Côte-d'Ivoire. La Terre et la Vie, 31 (1): 47-72.
- Almasan, H.A. & G.D. Vasiliu, 1967. Zur Kenntnis des Rumänischen Karpätenbär. Acta Theriologica 12 (4): 47-66.
- Andersen, J. 1957. Studies in danish hare-populations. 1: Population fluctuations. Danish Review of Game Biology 3(2): 85-131.
- Andrzejewski, R. & J. Olszewski, 1963. Social behaviour and interspecific relations in *Apodemus flavicollis* (Melchior 1834) and *Clethrionomys glareolus* (Schreber 1780). Acta Theriologica 7 (10): 155-168.
- Arsenjew, W.K. 1924. In der Wildnis Ostsibiriens; Forschungsreisen im Ussurigebiet. Band 1-2. Berlin.
- Ashby, K.R. 1959. Prevention of regeneration of woodland by field mice (*Apodemus sylvaticus* L.) and voles (*Clethr. glareolus* Schreber) and *Microtus agrestis* L.). Quarterly Journal of Forestry 53: 228-236.
- Aulak, W. 1970. Small mammal communities of the Bialowieza National Park. Acta Theriologica 15 (29): 465-515.
- Bäumler, W. 1973. Über die Aktivitätsperiodik des Iltisses (*Mustela putorius*) und des Hermelins (*Mustela erminea*) sowie über dessen Farbwechsel. Säugetierkundliche Mitteilungen 21: 31-36.
- Balát, F. & J. Pelikán, 1959. On the inhabitation of *Apodemus flavicollis* Melch. in nest boxes for birds. Zoologické Listy 8 (3): 275-287.
- Balen, H.J. van, C.J.H. de Booy, J.A. van Franeker & E.R. Osieck, 1982. Studies on hole-nesting birds in natural nest sites. I. Availability and occupation of natural nest sites. Ardea 70 (1): 1-24.
- Bang, P. 1975. Elseviers diersporengids. Amsterdam, 240 pag.
- Bastiaens, H., J. Bruggenkamp, G. Derkman, A. Ebregt, J. Kroes & G. Wijnen, 1980. Schaal, bos en samenleving -subgroep bos: Vergelijkend ecologisch onderzoek op kapvlakten van verschillende grootte. Landbouwhogeschool, Wageningen, 219 pag.
- Bauer, K., 1953. Zur Kenntnis von *Microtus oeconomus* *Méhelyi* Ehik. Zoologische Jahrbücher

- 82: 69-94.
- Bauer, K., 1960. Die Säugetiere des Neusiedlersee-Gebietes. Bonner Zoologische Beiträge 11 (2-4): 141-344.
- Bauerová, Z., 1978. Contribution to the trophic ecology of *Myotis myotis*. Zoologické Listy 27 (4): 305-316.
- Bels, L., 1939. Leven en trek van de rosse vleermuis (*Nyctalus noctula*). De Levende Natuur 43 (10): 289-299.
- Bels, L., 1952. Fifteen years of bat banding in the Netherlands. Proefschrift Maastricht, 99 pag.
- Berthoud, G., 1978. Note préliminaire sur les déplacements du hérisson européen (*Erinaceus europaeus* L.). La Terre et la Vie 32: 73-82.
- Bijl, A.L., 1973. Het voedsel van de wezel, de hermelijn en de bunzing, bepaald aan de hand van maag-en darminhoud. RIN-rapport, 10 pag.
- Bijlsma, R., 1977. In het wild levende egels (*E. eur.*); hun activiteiten en gedrag. De Bosmuis 15 (3): 45-52.
- Bink, F.A., 1982. Bosbouw en energie: ecologische aspecten VI. De entomofauna. Nederlands Bosbouw Tijdschrift 54 (7/8): 241-243.
- Blankenhorn, H.J., 1977. Angewandte Wildforschung und das Hirschproblem im Nationalpark und seiner Umgebung. Schweizer Naturschutz 43 (6): 7-9.
- Bongers, W., 1960. Oecologische waarnemingen betreffende vleermuizen in de Grote en de Kleine Dolekamer in het Savelsbos te Gronsveld in Zuid-Limburg in de winter van 1958/1959. Studenten verslag Zoölogie RUU, 65 pag.
- Bormann, F.H. & G.E. Likens, 1979. Pattern and process in a forested ecosystem. New York.
- Bornebusch, C.H., 1932. Das Tierleben des Waldböden. Forstwissenschaftliches Centralblatt 54: 253-266.
- Borowski, S., 1963. *Apodemus flavicollis* (Melchior 1834) in the tops of tall trees. Acta Theriologica 6 (11): 314.
- Borowski, S. & S. Kossak, 1972. The natural food preferences of the European bison in seasons free of snowcover. Acta Theriologica 17 (13): 151-169.
- Borowski, S. & S. Kossak, 1975. The food habits of deer in the Bialowieza Primeval Forest. Acta Theriologica 20 (32): 463-506.
- Borowski, S., Z. Krasinski & L. Milkowski, 1967. Food and role of the European bison in forest ecosystems. Acta Theriologica 12 (25): 367-376.
- Borowski, S., & T. van Vuure, 1974. Impact of bark peeling on growth height in oak and ash. Sylwan 118 (2): 30-36.
- Braakhekke, W., 1979. Het terreingebruik van bunzing (*Putorius putorius* Linn.) en steenmarter (*Martes foina* Erxl.). Studentenverslag, RIN-Arnhem, 70 pag.
- Braaksma, S., 1968. Nieuwe gegevens over de verspreiding van de laatvlieger, *Eptesicus serotinus*, in Nederland. De Levende Natuur 71: 181-188.
- Braaksma, S. & A. van Wijngaarden, 1969. Winterverblijfplaats van rosse vleermuizen in een kasteel. De Levende Natuur 72: 185-188.
- Bree, P.J.H. van & S. Braaksma, 1967. Nieuwe faunistische gegevens betreffende de vleermuis *Plecotus austriacus* Fischer, 1829, in Nederland. Natuurhistorisch Maandblad 56: 8-12.
- Bree, P.J.H. van & B. Dulič, 1963. Notes on some specimens of the genus *Plecotus* Geoffroy, 1818 (*Mammalia, Chiroptera*) from the Netherlands. Beaufortia 10 (113): 7-18.
- Bresinski, W. & A. Chlewski, 1976. Tree stands in fields and spatial distribution of hare populations. In: Ecology and management of European hare populations. Z. Pielowski & Z. Pucek (eds.) pag. 185-193.
- Briedermann, L., 1968. Die biologische und forstliche Bedeutung des Wildschweines im Wirtschaftswald. Archiv für Forstwesen 17 (9): 943-967.
- Brink, F.H. van de, 1978. Zoogdierengids. Elsevier, 274 pag.
- Broekhuizen, S., 1976. The position of the wild rabbit in the life system of the European hare.

- Broekhuizen, S., 1982. Hazen in Nederland. Dissertatie Wageningen, ca. 90 pag.
- Broekhuizen, S. & R. Kemmers, 1976. The stomach worm, *Graphidium strigosum* (Dujardin) Roulliet and Henry, in the European hare, *Lepus europaeus* Pallas. In: Ecology and management of European hare populations. Z. Pielowski & Z. Pucek (eds.). pag. 157-171.
- Brosset, A., 1966. La Biologie der Chiroptères. Masson, Paris, 237 pag.
- Brüll, U., 1973. Wildfutterpflanzengesellschaften und Futterwert der von Feldhasen (*L. europaeus*) genutzten Pflanzen. Hamburg Univ., 162 pag.
- Brugge, T., 1977. Prooidierkeuze van wezel, hermelijn en bunzing in relatie tot geslacht en lichaamsgrootte. Lutra 19 (1-2): 39-49.
- Buchalczyk, T. & Z. Pucek, 1963. Food storage of the european water shrew *Neomys fodiens* (Pennant, 1771). Acta Theriologica 7: 376-377.
- Buckner, C.H., 1969. The common shrew *Sorex araneus* as a predator of the winter moth *Operophtera brumata* near Oxford England. Canadian Entomologist 101 (4): 370-374.
- Buechner, H.K. & H.C. Dawkins, 1961. Vegetation change induced by elephants and fire in Murchison Falls National Park, Uganda. Ecology 42: 752-766.
- Burrows, R., 1968. Wild fox. Newton Abbott, 203 pag.
- Burt, W.H. & R.P. Grossenheider, 1976. A field guide to the mammals. The Peterson Field Guide Series nr. 5, Boston.
- Burton, M., 1969. The hedgehog. The Trinity Press, Worcester, 111 pag.
- Cederlund, G., H. Ljungquist, G. Markgren & F. Stafelt, 1980. Foods of moose *Alces alces* and roe deer *Capreolus capreolus* at Grimso in Central Sweden, results of rumen content analyses. Viltrevy, 11 (4): 169-247.
- Charles, W.N., 1956. The effects of a vole plague in the Carron valley, Stirlingshire. Scottish Forestry 10 (1): 201-204.
- Charles-Dominique, P., M. Atramentowicz, M. Charles-Dominique, H. Gérard, A. Hladik, C.M. Hladik & M.F. Prévost, 1981. Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt Guyanaise: interrelations plantes-animaux. La Terre et la Vie 35 (3): 341-435.
- Condé, B., Nguyen-Thi-Thu-Cuc, F. Vaillant & B. Schauenberg, 1972. Le régime alimentaire du chat forestier (*F. silvestris* Schr.) en France. Mammalia 36: 112-119.
- Corbet, G.B. & H.N. Southern, 1977. The handbook of british mammals. Oxford enz., Blackwell, 520 pag.
- Corke, D., 1970. The local distribution of the yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis*). Mammal Review 1 (3): 62-66.
- Cosijn, R., 1982. De los (*Lynx lynx* L.). Rapport Vakgroep Natuurbeheer, Landbouwhogeschool, nr. 597.
- Cowan, I.M., W.S. Hoar & J. Hatter, 1950. The effect of forest succession upon the quantity and upon the nutritive values of woody plants used as food by moose. Canadian Journal of Research, sec. D., 28: 249-271.
- Craighead, F.C. jr. & J.J. Craighead, 1972. Grizzly bear prehibernation and denning activities as determined by radiotracking. Wildlife monographs nr. 32.
- Croin Michielsen, N., 1966. Intraspecific and interspecific competition in the shrews *S. araneus* L and *S. minutus* L.. Proefschrift Leiden.
- Crowcroft, P., 1954. The daily cycle of activity in British shrews. Proceedings of the Zoological Society of London 123: 715-729.
- Crowcroft, P., 1955. Notes on the behaviour of shrews. Behaviour 8 (1): 63-80.
- Crowcroft, P., 1957. The life of the shrew. London.
- Curry-Lindahl, K., 1967. The beaver, *Castor fiber* Linnaeus, 1758, in Sweden -extermination and reappearance. Acta Theriologica 12 (1): 1-15.
- Curry-Lindahl, K., 1970. The brown bear (*Ursus arctos*) in Europe: decline, present distribution, biology and ecology. In: Bears -their biology and management. Papers and Proceedings

- of the International Conference on bear research and management. pag. 74-80.
- Daan, S., 1973. Activity during natural hibernation in three species of vespertilionid bats. *Netherlands Journal of Zoology* 23 (1): 1-71.
- Daniel, M. & M. Mrciak, 1963. Winternester der Zwergspitzmaus, *Sorex minutus* Linné, 1766. *Säugetierkundliche Mitteilungen* 11 (1): 12-16.
- Davies, G., 1936. Distribution of the badger (*Meles meles*) around Denbigh with notes on its food and habits. *Journal of Animal Ecology* 5: 97-104.
- Degn, H.J., 1974. Feeding activity in the red squirrel (*Sciurus vulgaris*). *Journal of Zoology* 174: 516-520.
- Dehnel, A., 1950. Studies on the genus *Neomys* Kaup. *Annales Universitatis Mariæ Curie-Sklodowska, C*,4: 17-102.
- Dehnel, A., 1961. Aufspeicherung von Nahrungsvorräten durch *Sorex araneus* Linnaeus 1758. *Acta Theriologica* 4 (14): 265-268.
- Diencke, H., 1980. De hoofdrol van gedrag bij concurrentie tussen de aardmuis en de veldmuis (*Microtus agrestis* en *M. arvalis*). *Vakblad voor Biologen* 60 (6): 92-96.
- Dimock, E.J. II, 1974. Animal populations and damage. In: Environmental effects of forest residues management in the Pacific North-west: A state-of-knowledge compendium. General Technical Report Pacific Northwest Forest and Range Experiment Station. Forest Service United States Department of Agriculture. PNW-24: O-1 tot O-28.
- Dirks, H., 1979. De steenmarter (*Martes foina* Erxleben): literatuuroverzicht. RIN Leersum.
- Dorresteyn, A.H., 1971. Voedselonderzoek bij de vos (*Vulpes vulpes* L.) Studentenverslag, RIN-Arnhem.
- Drozdz, A., 1966. Food habits and food supply of rodents in the beech forest. *Acta Theriologica* 11 (15): 363-384.
- Dufour, B., 1972. Adaptations du terrier d'*Apodemus sylvaticus* à la température et à la lumière. *Revue Suisse de Zoologie* 79: 966-969.
- Dugmore, A.R., 1914. The romance of the beaver. J.P. Lippincott Company Philadelphia, 225 pag.
- Dzieciolowski, R., 1970. Variation in red deer food selection in relation to environment. *Ekologia Polska* 18 (32): 635-645.
- Dzieciolowski, R., 1979. Structure and spatial organisation of deer populations. *Acta Theriologica* 24 (1): 3-21.
- Dzieciolowski, R., 1980. Impact of deer browsing upon forest regeneration and undergrowth. *Ekologia Polska, Ser. A*, 28 (4): 583-599.
- Edlin, H.L. (ed.), 1969. New Forest. Forestry Commission Guide.
- Eiberle, K., 1975a. Das Rotwildproblem im Schweizerischen Nationalpark. *Allgemeine Forstzeitschrift* 30: 604-605.
- Eiberle, K., 1975b. Ergebnisse einer Simulation des Wildverbisses durch den Triebsschnitt. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 126: 821-839.
- Eijgenraam, J.A., 1963. Het sociale leven van edelherten. ITBON-mededeling nr. 62.
- Eijgenraam, J.A., H. Klomp & J. Rooth, 1969. De invloed van milieuveranderingen, jacht en vangst op de avifauna. *De Nederlandse Jager* 74 (25): 848-850.
- Eisentraut, M., 1937. Die deutsche Fledermäuse. Schöps, Leipzig, 184 pag.
- Elgmork, K., 1978. Human impact on a brown bear population (*Ursus arctos* L.). *Biological Conservation* 13 (2): 81-103
- Ellenberg, H., 1978. Zur populationsökologie des Rehes (*Capreolus capreolus* L., Cervidae) in Mitteleuropa. *Spixiana, Supplement* 2.
- Elton, C.S., 1966. The pattern of animal communities. Methuen, London.
- Erlinge, S., 1967. Food habits of the fish-otter, *Lutra lutra* L., in south Swedish habitats. *Viltrevy* 6 (4): 369-443.
- Erlinge, S., 1968. Territoriality of the otter *Lutra lutra* L.. *Oikos* 19: 81-98.

- Escherich, G., 1917. In den Jagdgründen des Zaren. In: Bialowies in deutscher Verwaltung. Militärforstverwaltung Bialowies, p. 192-218.
- Feldmann, R., 1975. Beobachtungen an einer Population der Zwergmaus (*Micromys minutus*) im Ruhrtal. Natur und Heimat 35 (1): 8-13.
- Ferns, P.N., 1979. Growth, reproduction and residency in a declining population of *Microtus agrestis*. Journal of Animal Ecology 48: 739-758.
- Filonov, C.P., 1974. Geographical variation of moose predation. In: 10th North American moose conference and workshop, Duluth, Minnesota. pag. 299-313.
- Folk, G.E., M.A. Folk & J.J. Minor, 1970. Physiological conditions of three species of bears in winter dens. In: Bears -their biology and management. Papers and Proceedings of the International Conference on bear research and management. pag. 107-124.
- Frank, F., 1957. Zucht und Gefangenschaftsbiologie der Zwergmaus (*Micromys minutus subobscurus* Fritsche). Zeitschrift für Säugetierkunde 22: 1-44.
- Frankenhuyzen, A. van, 1981. Opkomst en ondergang van een plakkerplaag. Nederlands Bosbouwkundig Tijdschrift 53 (11/12): 344-347.
- Franklin, J.F., 1981. Wilderness for baseline ecosystem studies. Proceedings XVIII IUFRO World Congress, Japan, Division I: 37-48.
- Frens, A.M., 1943. Boombladeren en twijgen als veevoeder. Landbouwkundig Tijdschrift 55: 377-387.
- Frijlink, J.H., 1976. In het spoor van de wolf. Strenholt, Naarden. Strenholts kynologie-reeks nr. 7, 109 pag.
- Fröhlich, J., 1951. Urwaldpraxis. Neumann Verlag, Radebeul und Berlin.
- Fröhlich, J., 1955. Wald und Wild im Urzustand. Allgemeine Forstzeitung 66: 192-193.
- Fruzinski, B., L. Labudzki & M. Wlazelko, 1975. Debarking impact upon silvicultural values of deciduous thickets. Polish Ecological Studies 1 (2): 51-60.
- Frylestam, B., 1979. Population ecology of the european hare in southern Sweden. Dissertation Lund Universität 84 pag.
- Fuchs, H., 1981. Vleermuisbomen in het westen van 't Gooi. Verslag Vakgroep Natuurbeheer, Landbouwhogeschool, Wageningen, nr. 590, 90 pag.
- Fuchs, F., 1973. Studies of the structures built by the red fox *Vulpes vulpes* in the hilly area around Bern. Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Bern 30: 40-50.
- Funmilayo, O., 1977. Distribution and abundance of moles (*Talpa europaea* L.) in relation to physical habitat and food supply. Oecologia 30: 277-283.
- Gaisler, J., 1959. Beitrag zum vergleichenden Studium des Flugapparates der Fledermäuse (*Microchiroptera*). Zoologické Listy 8 (1): 37-52.
- Gashwiler, J.S., 1967. Conifer seed survival in a western Oregon clearcut. Ecology 48 (3): 431-438.
- Gauckler, A. & M. Kraus, 1970. Kennzeichen und Verbreitung von *Myotis brandtii* (Eversmann, 1845). Zeitschrift für Säugetierkunde 35: 113-124.
- Gautschi, A., 1981. Über die Biotopansprüche des Edelmarders (*Martes martes* L.). Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 132 (11): 965-976.
- Gautschi, A., 1983. Nachforschungen über den Iltis (*Mustela putorius* L.). Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 134: 49-60.
- Gebczyńska, Z., 1970. Bioenergetics of a root vole population. Acta Theriologica 15 (3): 33-66.
- Gebczyńska, Z. & M. Krasinska, 1972. Food preferences and requirements of the European bison. Acta Theriologica 17 (10): 105-117.
- Gelmroth, K.G., 1969. Die Aktivitätsmuster von Gelbhalsmäusen (*Apodemus flavicollis*) und Zwergmäusen (*Micromys minutus*) aus dem Raume Kiel. Zeitschrift für Säugetierkunde 34: 371-375.
- Genov, P., 1981. Food composition of wild boar in north-eastern and western Poland. Acta Theriologica 26: 185-205.

- Gewalt, W., 1956. Das Eichhörnchen. Neue Brehm-Bücherei nr. 183.
- Glover, J., 1963. The elephant problem at Tsavo. *East African Wildlife Journal* 1: 1-10.
- Godfrey, G. & P. Crowcroft, 1960. The life of the mole. London, Museum Press, 152 pag.
- Golley, F.B., L. Ryszkowski & J.T. Sokur, 1975. The role of small mammals in temperate forests, grasslands and cultivated lands. In: Small mammals. F.B. Golley, K. Petrusewicz & L. Ryszkowski (eds.). IBP Handboek 5: 223-241.
- Gossow, H., 1977. Waldstruktur und Wildstandsentwicklung. Seminar Wald + Wild 1977. Tagung der Fachgruppe Forst-und Holzwirtschaft Universität für Bodenkultur in Wien. pag. 1-27.
- Goszczyński, J., 1974. Studies on the food of foxes. *Acta Theriologica* 19 (1): 1-18.
- Goszczyński, J., 1976. Composition of the food of martens. *Acta Theriologica* 21 (36): 527-534.
- Grainger, J.P. & J.S. Fairley, 1978. Studies on the biology of the pygmy shrew *Sorex minutus* in the west of Ireland. *Journal of Zoology* 186: 109-141.
- Grodzinski, W., 1959. The succession of small mammal communities on an overgrown clearing and landslip mountain in the Beskid Sredni (Western Carpathians). *Ekologia Polska, serie A, deel VII* (4): 83-143.
- Groot Bruinderink, G., 1977. Maaginhoudonderzoek van het wilde zwijn (*Sus scrofa Linnaeus*, 1758) op de Veluwe. *Lutra* 19 (3): 73-85.
- Grzimek, B., 1964. Im Schlafwagen in das Sowjetischen Biberkloster. *Das Tier* nr. 6: 14-22.
- Gurnell, J., 1979. Woodland mice. *Forest Record*, Forestry Commission nr. 118.
- Haafden, J.L. van, 1968. Das Rehwild in verschiedenen Standorten der Niederlande und Slowenien. ITBON-mededeling nr. 76.
- Haeck, J., 1969. Colonization of the mole (*Talpa europea* L.) in the IJsselmeerpolders. Proefschrift, Netherlands Journal of Zoology 19 (2): 145-248.
- Haglund, B., 1967. Winterhabits of the lynx (*Lynx lynx*) and the wolverine (*Gulo gulo*) as revealed by tracking in the snow. Les rapports du VIIe Congrès de l'Union internationale des biologistes du gibier. Beograd, pag. 51-55.
- Hallé, F., R.A.A. Oldeman & P.B. Tomlinson, 1978. Tropical trees and forests. Springer Verslag, Berlin, Hamburg, New York, 441 pag.
- Hanák, V., 1969. Ökologische Bemerkungen zur Verbreitung der Langohren (Gattung *Plecotus* Geoffroy, 1818) in der Tschechoslowakei. *Lynx* 10: 35-39.
- Hanák, V., 1971. *Myotis brandtii* (Eversmann, 1845) (*Vespertilionidae*, *Chiroptera*) in der Tschechoslowakei. *Věstník Československe Spolecnosti Zoologicke* 35 (3): 175-185.
- Hanák, V. & J. Gaisler, 1976. *Pipistrellus nathusii* (Keyserling et Blasius, 1839) (*Chiroptera: Vespertilionidae*) in Czechoslovakia. *Věstník Československe Spolecnosti Zoologicke* 60 (1): 7-23.
- Hanskamp, B., 1974. De eekhoorn, *Sciurus vulgaris* L. Rapport RIN.
- Hansson, L., 1971a. Habitat, food and population dynamics of the field vole, *M. agrestis* (L.) in south Sweden. *Viltrevy* 8: 267-378.
- Hansson, L., 1971b. Small rodent food, feeding and population dynamics. A comparison between granivorous and herbivorous species in Scandinavia. *Oikos* 22: 183-198.
- Hansson, L., 1978. Small mammal abundance in relation to environmental variables in three Swedish forest phases. *Studia Forestalia Suecica* nr. 147.
- Harris, C.J., 1968. Otters: a study of the recent Lutrinae. Wiedenfeld & Nicholson, London.
- Hartsuyker, L., 1964. Myxomatose. Scriptie, aanwezig als separaat nr. 17547 op het RIN in Arnhem.
- Hayward, G.F. & J. Phillipson, 1979. Community structure and functional role of small mammals in ecosystems. In: *Ecology of small mammals*. D.M. Stoddart (ed.). pag. 135-211. Chapman and Hall, Londen, 386 pag.
- Heck, L. & G. Raschke, 1980. Die Wildsauern; Naturgeschichte, Ökologie, Hege und Jagd. Paul Parey, Hamburg, Berlin, 216 pag.



- Hedrick, D.W. & R.F. Keniston, 1966. Grazing and douglas-fir growth in the Oregon white-oak type. *Journal of Forestry*: 64 (11) 735-738.
- Heerdt, P.F. van & J.W. Sluiter, 1960. Een merkwaardige verblijfplaats van de dwergvleermuis, *Pipistrellus pipistrellus*. *De Levende Natuur* 63: 72.
- Heerdt, P.F. van & J.W. Sluiter, 1962. Invloed van het koude voorjaar 1962 op de ontwikkeling van de jongen van de rosse vleermuis. *De Levende Natuur* 65 (11): 251-252.
- Hell, P., 1978. Die Situation des Karpatenluchses (*Lynx lynx orientalis*) in der Tschechoslowakei. In: H. Kiener (red.). *Der Luchs, Erhaltung und Wiedereinbürgerung in Europa*. Symposium der 'Luchsgruppe', pag. 29-36.
- Helmer, W., 1982. Vleermuizen, in het bijzonder boomholtebewonende vleermuizen in een bosgebied bij Nijmegen. Diktoraalstudie. Dieroecologie, Katholieke Universiteit Nijmegen.
- Henderson, B.A., 1979. Regulation of the size of the breeding population of the European rabbit, *Oryctolagus cuniculus*, by social behaviour. *Journal of Applied Ecology* 16: 383-392.
- Henze, O., 1963. Hilfe für Waldfledermäuse, *Allgemeine Forstzeitschrift* 18: 437-440.
- Heptner, V.G. & N.P. Naumov, 1980. Die Säugetiere der Sowjetunion. Band III: Raubtiere (*Felidae*). Jena.
- Herter, K., 1938. Die Biologie der europäischen Igel. Leipzig.
- Herter, K., 1963. Igel. *Die Neue Brehm-Bücherei* nr. 71.
- Hewson, R., H.H. Kolb & A.G. Knox, 1975. The food of foxes (*Vulpes vulpes*) in Scottish forests. *Journal of Zoology* 176: 287-292.
- Heymanowski, K., 1972. The last mainstay of aurochs and the organization of their protection in the light of contemporary documents. *Sylvan* 116 (9): 9-28.
- Hinze, G., 1950. *Der Biber*. Akademie Verlag, Berlin, 216 pag.
- Höglund, N.H., 1960. Studier över näringen vintertid hos mörden *Martes m. martes* Linn. i Jamtlands län. *Viltrevy* 1: 319-337.
- Hoffmeyer, I., 1973. Interaction and habitat selection in the mice *Apodemus flavicollis* and *A. sylvaticus*. *Oikos* 24: 108-116.
- Hofmann, R.R., G. Geiger & R. König, 1976. Vergleichend anatomischer Untersuchungen an der Vormagenschleimhaut von Rehwild (*Capreolus capreolus*) und Rotwild (*Cervus elaphus*). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 41: 167-193.
- Holišová, V., 1960. Die Nahrung der Waldmaus *Apodemus sylvaticus* L. im Böhmischemärischen Höhenzug. *Zoologické Listy* 9 (2): 135-158.
- Holišová, V., 1965. The food of *Pitymys subterraneus* and *P. taticus* (Rodentia, Microtidae) in the mountain zone of the *Sorbeto-Piceetum*. *Zoologické Listy* 14 (1): 15-28.
- Holišová, V., 1968. Notes on the food of dormice (*Gliridae*). *Zoologické Listy* 17 (2): 109-114.
- Holišová, V., 1969. Vertical movements of some small mammals in a forest. *Zoologické Listy* 28 (2): 121-141.
- Holišová, V., 1970. Trophic requirements of the water vole *Arvicola terrestris* Linn., on the edge of stagnant waters. *Zoologické Listy* 19: 221-233.
- Homolka, M., 1982. The food of *Lepus europaeus* in a meadow and woodland complex. *Folia Zoologica* 31 (3): 243-253.
- Hoogerwerf, A., 1970. *Udjung Kulon, the land of the last Javan rhinoceros*. Brill, Leiden, 512 pag.
- Hoogesteger, J., 1976. De mol (*Talpa europaea* L.). RIN-rapport.
- Hornocker, M.G., 1970. An analysis of mountain lion predation upon mule deer and elk in the Idaho-primitive area. *Wildlife Monographs* nr. 21.
- Houtzagers, G., 1956. *Houtteelt der gematigde luchtstreek -deel II: Het bos*. Zwolle.
- Huhta, V., 1976. Effects of clear-cutting on numbers, biomass and community respiration of soil invertebrates. *Annales Zoologici Fennici* 13 (1): 63-80.
- Hurrell, H.G., 1968. Pine martens, *Forest records*, Forestry commission, nr. 64.
- Husson, A.M., 1962. Het determineren van schedelresten van zoogdieren in braakballen van

- uilen. Zoologische bijdragen, nr. 5. RMNH, Leiden, 63 pag.
- IJsseling, M.A. & A. Scheygrond, 1962. Onze zoogdieren, Zutphen.
- Issel, B. & W. Issel, 1953. Zur Verbreitung und Lebensweise der Gewimperten Fledermaus *Myotis emarginatus* (Geoffroy, 1806). Säugetierkundliche Mitteilungen 1 (4): 145-148.
- Jaeger, R. & H. Hemmer, 1980. Aktivitätsrhythmen und Winterschlaf; Untersuchungen an Gartenschläfer (*Eliomys quercinus* L. 1766). Zeitschrift Für Säugetierkunde 45 (4): 239-244.
- Janis, C., 1976. The evolutionary strategy of the equidae and the origins of rumen and cecal digestion. *Evolution* 30: 757-774.
- Janzen, D.H., 1971. Seed predation by animals. *Annual review of ecology and systematics* 2: 465-492.
- Jennings, T.J., 1975. Notes on the burrow systems of woodmice (*Apodemus sylvaticus*). *Journal of Zoology* 177: 500-504.
- Johnston, D.W. & E.P. Odum, 1956. Breeding bird populations in relation to plant succession on the Piedmont of Georgia. *Ecology*, 37: 50-62.
- Joyal, R. & B. Scherrer, 1974. Summer observations on moose activity in western Quebec. In: 10th North American moose conference and workshop. Duluth Minnesota. pag. 264-278.
- Kahmann, H. & O. van Frisch, 1950. Zur Ökologie der Haselmaus (*M. avellanarius* L.) in den Alpen. *Zoologische Jahrbücher Jena (Syst.)* 78: 531-546.
- Kahmann, H. & T. Staudenmayer, 1970. Über das Fortpflanzungsgeschehen bei dem Gartenschläfer *Eliomys quercinus* (Linnaeus 1766). *Säugetierkundliche Mitteilungen* 18 (2): 97-114.
- King, C.M. & P.J. Moors, 1979. On co-existence, foraging strategy and the biogeography of weasels and stoats (*Mustela nivalis* and *M. erminea*) in Britain. *Oecologia* 39: 129-150.
- Klomp, H., S. Broekhuizen, A.A. Mabelis, A. van Wijngaarden & J.W.G. Pfeiffer, 1977. Natuurbeheer en jacht. RIN-rapport, 37 pag.
- Klomp, H. & A.D. Voûte, 1961. Beschouwingen over de invloed van jacht en bescherming op de aantalsregulatie bij dieren. ITBON-mededeling nr. 51. pag. 4-10.
- Kminiak, M., 1968. Beitrag zur Erkenntnis der Ökologie der Art *Micromys minutus* Pallas 1771 im westlichen Teil der Reservation Jurský Súr bei Bratislava. *Zoologické Listy* 17 (2): 127-139.
- Knapp, R., 1959. Untersuchungen über den Einfluss von Tieren auf die Vegetation. I. Rasengesellschaften und *Talpa europaea*. *Angewandte Botanik* 33: 177-189.
- Knapp, R., 1974. Cyclic successions and ecosystem approaches in vegetation dynamics. *Handbook of vegetation science, part VIII, vegetation dynamics*. pag. 93-99.
- Knuudsen, G.J., 1962. Relationship of beaver to forests, trout and wildlife in Wisconsin. *Technical Bulletin* 25, Wisconsin Conservation Department.
- Koenen, F., 1956. Der Feldhase. *Die Neue Brehm-Bücherei* nr. 169.
- Kolb, A., 1957. Fledermäuse im Wald. *Allgemeine Forstzeitschrift* 12: 152-153.
- Kools, J.F., 1974. Publicaties op bosbouwkundig gebied, uit het Russisch vertaald. Wageningen.
- Koop, H., 1981. Vegetatiestructuur en dynamiek van twee natuurlijke bossen: het Neuenburger en Hasbrucher Urwald. *Verslagen van Landbouwkundige Onderzoekingen* 904, Pudoc, Wageningen, 112 pag.
- Kraft, R. & G. Pleyer, 1978. Zur Ernährungsbiologie der europäischen Wasserspitzmaus *Neomys fodiens* (Pennant, 1771), an Fischteichen. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 43 (6): 321-330.
- Krasinski, Z., 1967. Free living European bisons. *Acta Theriologica* 12 (28): 391-405.
- Krasinski, Z., 1978: Dynamics and structure of the European bison population in the Bialowieza Primeval Forest. *Acta Theriologica* 23 (1-6): 3-48.
- Krasinski, Z. & J. Raczynski, 1967. The reproduction biology of European bison living in reserves and in freedom. *Acta Theriologica* 12 (29): 407-444.
- Kratochvil, J., 1966. Zur Frage der Verbreitung der Igels (*Erinaceus*) in der CSSR. *Zoologické Listy* 15 (4): 291-304.
- Kratochvil, J., 1967. Der Baumschläfer, *Dryomys nitedula*, und andere *Gliridae*-Arten in der

- Tschechoslowakei. Zoologicke Listy 16 (2): 99-110.
- Kratochvil, J. & J. Gaisler, 1967. Die Sukzession der kleinen Erdsäugetiere in einem Bergwald *Sorbeto-Piceetum*. Zoologické Listy 16 (4): 301-324.
- Kratochvil, J. & I. Grulich, 1961. On the distribution and habitat requirements in the watervole, *Arvicola terrestris*, in Czechoslovakia. Zoologicke Listy 10 (3): 265-280.
- Kratochvil, J. & J. Pelikán, 1955. Zur Verbreitung der Feldmaus im Nationalpark der Hohen Tatra. Folia Zoologica et Entomologica 4 (4): 303-312.
- Krefting, L.W., 1974. The ecology of the Isle Royale moose, with special reference to the habitat. Technical Bulletin 297, Forest Series 15, Agricultural Experiment Station, University of Minnesota.
- Krefting, L.W., 1975. The effect of white-tailed deer and snowshoe hare browsing on trees and shrubs in northern Minnesota. Technical Bulletin nr. 302, Forestry Series 18, Agricultural Experiment Station, University of Minnesota.
- Krefting, L.W., M.H. Stenlund & R.K. Seemel, 1966. Effect of simulated and natural deer browsing on mountain maple. Journal of Wildlife Management 30 (3): 481-488.
- Krott, P., 1960. Mitteilungen zu einer Untersuchung über die Bären der Alpen (*Ursus arctos* L.). Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 111: 726-746.
- Kruuk, H., 1972. The spotted hyena - a study of predation and social behaviour. The University of Chicago Press. 335 pag.
- Kruuk, H., 1978. Spatial organization and territorial behaviour of the European badger *Meles meles*. Journal of Zoology 184: 1-19.
- Kulicke, H., 1963. Kleinsäuger als Vertilger forstschädlichen Insekten. Zeitschrift für Säugetierkunde 28 (3): 175-183.
- Kurth, A., A. Weidmann & F. Thommen, 1960. Beitrag zur Kenntnis der Waldverhältnisse im Schweizerischen Nationalpark. Mitteilungen der schweizerischen Anstalt für das forstliche Versuchswesen 36 (4): 210-378.
- Laar, V. van, 1969. Kleine zoogdieren in een Texels binnenduengebied. De Levende Natuur 72: 171-178, 208-216.
- Laar, V. van, 1971a. Gegevens over de verspreiding van de hazelmuis, *Muscardines avellanarius* L., 1758) in Nederland. RIN-rapport.
- Laar, V. van, 1971b. Over twee vindplaatsen van de ondergrondse woelmuis *Pitymys subterraneus* (de Selys Longchamps 1836), in Zuid Limburg. Natuurhistorisch Maandblad 60 (4): 52-57.
- Laar, V. van, 1979. Summer nest sites of the hazel dormouse in north-eastern France. Acta Theoriologica 24 (37): 517-521.
- Ladziansky, A., 1973. Contribution to the question of damages caused by hare, *Lepus europaeus*, on forest cultures. Acta Instituti Forestalis Zvolenensis 4: 333-361.
- Langenstein-Issel, B., 1950. Biologische und ökologische Untersuchungen über die Kurzhohrmaus (*Pitymys subterraneus* De Selys-Longchamps). Zeitschrift für Pflanzenbau und Pflanzenschutz 1: 145-183.
- Lans, H. van der, 1976. Zomergroene loofwouden van het Nederlaidse klimaatgebied; een literatuuronderzoek. RU Groningen, 119 pag.
- Laufens, G., 1975. Beginn und Ende der täglichen Aktivität freilebender Haselmäuse (*M. avellanarius* L.) und Siebenschläfer (*Glis glis* L.). Zeitschrift für Säugetierkunde 40 (2): 74-89.
- Lavieren, L.P. van, 1968. Oecologie van wilde zwijnen Verslag Natuurbeheer, Landbouwhogeschool, Wageningen.
- Lebret, T., 1976. De bever en het natuurbeheer. Natuur en Landschap 30: 18-23.
- Lebret, T., 1977. Hoe ziet een beverrivier er eigenlijk uit? De Levende Natuur 80 (7/8): 147-151.
- Leeuwenberg, F., 1976. Enkele aspecten van de biologie van de bunzing (*Mustela putorius*). RIN-rapport.
- Lehmann, E. van, 1955. Über die Untergrundmaus und Waldspitzmaus in NW-Europa. Bonner

- Zoologische Beiträge 6 (1-2): 8-27.
- Leibundgut, H., 1959. Über Zweck und Methodik der Struktur- und Zuwachsanalyse von Urwäldern. Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 110: 111-124.
- Leibundgut, H. 1966. Die Waldpflege. Haupt, Bern, 204 pag.
- Leibundgut, H., 1978. Über die Dynamik europäischen Urwälder. Allgemeine Forstzeitschrift 33: 686-690.
- Leitinger-Micoletzky, E., 1940. Die Tiersukzession auf Fichtenschlägen. Zoologische Jahrbücher (Syst.) nr. 73: 467-505.
- Leuw, A. de, 1970. Die Wildkatze. Merkblätter des Niederwildausschusses des DJV nr. 16.
- Lever, R.J.A.W., 1959. The diet of the fox since myxomatosis. Journal of Animal Ecology 28: 359-375.
- Lincke, M., 1943. Das Wildkaninchen. J. Neumann, Neudamm.
- Lloyd, H.G., 1980. Habitat requirements of the red fox. In: The red fox. E. Zimen (ed.). Symposium on behaviour and ecology, pag. 7-25. Junk, Den Haag, 285 pag.
- Lockie, J.D., 1961. The food of the pine marten *Martes martes* in West Ross-shire, Scotland. Proceedings of the Zoological Society of London 136: 187-195.
- Lockley, R.M., 1961. Social structure and stress in the rabbit warren. Journal of Animal Ecology 30: 385-423.
- Louarn, H. le & A. Schmitt, 1972. Relations observées entre la production de faines et la dynamique de population du mulot (*Apodemus sylvaticus*) en forêt de Fontainebleau. Annales des Sciences Forestières 29 (2): 205-214.
- Louarn, H. le & F. Spitz, 1974. Biologie et écologie du lérot *Eliomys quercinus* L. dans les Hautes-Alpes. La Terre et la Vie 28 (4): 544-563.
- Lukaszewicz, K., 1952. Tur (the ure-ox). Ochrona Przyrody 20: 1-33.
- MacBrayne, C.G., 1981. Forest-grazing: what can Britain learn from New Zealand? Scottish Forestry 35 (1): 22-31.
- MacDonald, D.W., R.G.H. Bunce & P.J. Bacon, 1981. Fox populations, habitat characterization and rabies control. Journal of Biogeography 8 (2): 145-151.
- MacDonald, S.M., C.F. Mason & I.S. Coghill, 1978. The otter and its conservation in the river Teme catchment. Journal of Applied Ecology 15: 373-384.
- Markgren, G., 1969. Reproduction of moose in Sweden. Viltrevy 6 (3).
- Maser, C., J.M. Trappe & R.A. Nussbaum, 1978. Fungal-small mammal interrelationships with emphasis on Oregon coniferous forests. Ecology 59 (4): 799-809.
- Matjuschkina, E.N., 1978. Der Luchs. Die Neue Brehm-Bücherei nr. 517.
- Matuszewski, G., 1966. Studies on the european hare. XIII. Food preference in relation to trees' branches experimentally placed on the ground. Acta Theriologica 11 (23): 485-496.
- Mayer, H., 1975. Der Einfluss des Schalenwildes auf die Verjüngung und Erhaltung von Naturwaldreservaten. Forstwissenschaftliches Centralblatt 94: 209-224.
- Mayer, H. & M. Neumann, 1981. Struktureller und entwicklungs-dynamischer Vergleich der Fichten-Tannen-Buchen-Urwälder Rothwald/Niederösterreich und Čorkova Uvala/Kroatien. Forstwissenschaftliches Centralblatt 100 (2): 111-132.
- Mazak, V., 1979. Der Tiger. Die Neue Brehm-Bücherei nr. 356.
- Mech, L.D., 1966. The wolves of Isle Royale. United States Government Printing Office, Washington D.C.
- Mech, L.D., 1975. Hunting behaviour in two similar species of social canids. In: The wild canids, M.W. Fox (ed.). pag. 363-368.
- Mech, L.D. & P.D. Karns, 1977. Role of the wolf in a deer decline in the Superior National Forest. Research paper NC-148, United States Department of Agriculture Forest Service, North Central Forest Experiment Station.
- Meister, G., 1969. Ziele und Ergebnisse forstlicher Planung im oberbayerischen Hochgebirge. Forstwissenschaftliches Centralblatt 88: 97-130.

- Mellanby, K., 1971. The Mole. London, 159 blz.
- Miegroet, M. van, 1976. Van bomen en bossen -deel II. Wetenschappelijke Uitgeverij, Antwerpen
- Miller, G.R. & R.P. Cummins, 1974. Liability of saplings to grazing on red deer range. In: Institute of Terrestrial Ecology, Research in Scotland, Report for 1971-73. pag. 31-33.
- Milner, C. & D.F. Ball, 1970. Factors affecting the distribution of the mole in Snowdonia. Journal of Zoology 162: 61-69.
- Mitchell, B., B.W. Staines & D. Welch, 1977. Ecology of red deer. Institute of Terrestrial Ecology, N.E.R.C.
- Mlinšek, D., 1969. Waldschadenuntersuchungen am Stammkern von erwachsenen Tannen in dinarischen Tannen-Buchen-Wald. Forstwissenschaftliches Centralblatt 88: 193-199.
- Modlin, G.W., 1960. Verspreiding van onkruidzaden door hazen. Zoologeskiy Zhurnal AN USSR, Moskou 39 (3): 472-474. Aanwezig op het RIN in Arnhem. Uit het Russisch vertaald.
- Mohr, E., 1950. Die freilebende Nagetiere Deutschlands und die Nachbarländer. Fisher, Jena, 212 pag.
- Mohr, E., 1952. Der Wisent. Die Neue Brehm-Bücherei nr. 74.
- Mohr, E., 1960. Wilde Schweine. Die Neue Brehm-Bücherei nr. 247.
- Mohr, E., 1970. Das Urwildpferd. Die Neue Brehm-Bücherei nr. 249.
- Montgomery, W.I., 1980. Spatial organization in sympatric populations of *Apodemus sylvaticus* and *A. flavicollis* (Rodentia: Muridae). Journal of Zoology 192 (3): 379-401.
- Mooyweer, Y., 1975. De zoogdierfauna van het landgoed Linschoten. Verslag Natuurbeheer, LH Wageningen, nr. 266, 68 pag.
- Morow, K., 1975. Moose population characteristics and range use in the Augustów forest. Ekologia Polska 23 (3): 493-506.
- Morow, K., 1976. Food habits of moose from Augustów forest. Acta Theriologica 21 (5): 101-116.
- Morris, P., 1970. Hedgehogs. Forest record, Forestry Commission, nr. 77.
- Morris, P., 1973. Winter nest of the hedgehog. Oecologia 11: 299-313.
- Müller, H., 1954. Zur Fortpflanzungsbiologie des Hermelins (*Mustela erminea* L.). Revue Suisse de Zoologie 61 (3): 451-453.
- Müller-Schneider, P., 1977. Verbreitungsbiologie (Diasporologie) der Blütenpflanzen. Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidgenössischen Technischen Hochschule, Stiftung Rübel, Zürich, nr. 61.
- Myers, K. & W.E. Poole, 1959. A study of the biology of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.) in confined populations 1. The effects of density on home range and the formation of breeding groups. CSIRO Wildlife Research 4 (1): 14-26.
- Myrberget, S., 1967. The beaver in Norway. Acta Theriologica 12 (2): 17-26.
- Natuschke, G., 1960. Heimische Fledermäuse. Die Neue Brehm-Bücherei nr. 269.
- Neal, E., 1971. The badger. London, 158 pag.
- Niethammer, G., 1937. Ergebnisse von Markierungsversuchen an Wildkaninchen. Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere 33: 297-312.
- Niethammer, J. & F. Krapp, 1978. Handbuch der Säugetiere Europas. Band 1, Nagetiere I. Wiesbaden, Akademische Verlagsgesellschaft.
- Nieuwenhoven, P.J. van, 1956. Ecological observations in a hibernation-quarter of cave-dwelling bats in South-Limburg. Publicatiereeks Natuurhistorisch Genootschap in Limburg, 55 pag.
- Niewold, F.J.J., 1976. Aspecten van het sociale leven van de vos. Natura 73 (9): 234-241.
- Nováková, E. & R. Hanzl, 1968. Contribution à la connaissance du rôle joué par le lynx dans les communautés sylvoicoles. Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 119 (2): 114-126.
- Nováková, E., R. Hanzl & M. Stolina, 1969. Habitats du lynx et de l'ours dans les écosystèmes sylvestres. Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 120 (5): 256-263.

- Nyholm, E.S., 1965. Zur Ökologie von *Myotis mystacinus* (Leisl.) und *M. daubentonii* (Leisl.) (*Chiroptera*). *Annales Zoologici Fennici* 2: 77-123.
- Obrtel, R., 1973. Animal food of *Apodemus flavicollis* in a lowland forest. *Zoologické Listy* 22: 15-29.
- Obrtel, R., J. Zejda & V. Holířová, 1978. Impact of small rodent predation of an overcrowded population of *Diprion pini* during winter. *Zoologické Listy* 27 (2): 97-110.
- Oever, E. van 't, 1978. De wilde kat. Verslag Natuurbeheer Landbouwhogeschool, Wageningen, nr. P 20, 56 pag.
- Oldeman, R.A.A., 1981. The design of ecologically sound agroforests. Paper presented ICRAF Nairobi, april 1981.
- Oldemeyer, J.L., A.W. Franzmann, A.L. Brundage, P.D. Arneson & A. Flynn, 1977. Browse quality and the Kenai moose population. *Journal of Wildlife Management* 41 (3): 533-542.
- Olivier, R.C.D., 1978. On the ecology of the Asian elephant: with particular reference to Malaya and Sri Lanka. Ph.D. Thesis, University of Cambridge, 454 pag.
- Olivier, R.C.D., 1980. Reconciling elephant conservation and development in Asia; ecological bases and possible approaches. In: *Tropical Ecology and Development*, J.I. Furtado (ed.). Part I, pag. 315-322.
- Oloff, H. -B., 1951. Zur Biologie und Ökologie des Wildschweines. Uitg. Dr. Paul Schöps, Frankfurt a.M.
- Olszewski, J.L., 1968. Role of uprooted trees in the movements of rodents in forests. *Oikos* 19: 99-104.
- Outhuis, H., 1980. Het Borkener Paradies; over de mogelijkheden van een vergelijking tussen Duitse en Nederlandse rivierduinlandschappen. Verslag Natuurbeheer Landbouwhogeschool Wageningen, nr. 533.
- Ovington, J.D. & C. Mac Ræe, 1960. The growth of seedlings of *Quercus petraea*. *Journal of Ecology* 48: 549-555.
- Papageorgiou, N.K., 1978. Use of forest openings by roe deer as shown by pellet group counts. *Journal of Wildlife Management* 42 (3): 650-654.
- Parent, G.H., 1975. La migration récente, à caractère invasionnel, du chat sauvage, *Felis silvestris silvestris* Schr., en Lorraine belge. *Mammalia* 39: 251-288.
- Pelikán, J. & J. Vačkař, 1978. Densities and fluctuations in numbers of red fox, badger and pine marten in the Bučín forest. *Zoologické Listy* 27 (4): 289-303.
- Pels Rijcken, P.H., 1965. Schilshade van edelherten aan de grove den. ITBON -mededeling nr. 68.
- Pernetta, J.C., 1976. Diets of the shrews *Sorex araneus* L. and *Sorex minutus* L. in Wytham grasslands. *The Journal of Animal Ecology* 45 (3): 899-912.
- Peterson, R.O., 1974. Wolf ecology and prey relationships on Isle Royale. U.S. Government Printing Office, Washington D.C.
- Peterson, R.O., 1979. The role of wolf predation in a moose population decline. Proceedings of the first conference on scientific research in the national parks. R.M. Linn (ed.). Volume I, pag. 329-333.
- Peterson, R.O., R.E. Page & P.W. Stephens, 1982. Ecological studies of wolves on Isle Royale - Annual Report 1981-82. Isle Royale National Park, Houghton, Michigan (VS).
- Peterson, R.O., P.W. Stephens & P.C. Shelton, 1981. Ecological studies of wolves on Isle Royale - Annual Report 1980-81. Isle Royale National Park, Houghton, Michigan (VS).
- Phillips, W.M., 1953. The biology of the wild rabbit. *Biology and Human Affairs* 18 (2): 1-6.
- Phillips, W.M., 1955. The effect of commercial trapping on rabbit populations. *Annals of Applied Biology* 43 (2): 247-257.
- Piechocki, R., 1958. Die Zwergmaus. *Die Neue Brehm-Bücherei* nr. 222.
- Pielowski, Z., 1966. Forschungen über den Feldhasen. XII. Die Raumstruktur der Population. *Acta Theriologica* 11 (22): 449-484.

- Pijl, L. van de, 1972. Principles of dispersal in higher plants. Springer Verlag.
- Pimlott, D.H., 1960. The ecology and management of moose in North America. In: Ecology and management of wild grazing animals in temperate zones. IUCN, 8th technical meeting, pag. 246-265.
- Piotrowski, W. & K. Wolk, 1975. Biocoenotic role of dead trees in forest ecosystems. Sylwan 119 (8): 31-35.
- Poelen, M.A.J., 1974. De verdringing van de noordse woelmuis door de veldmuis op N-Beveland. RIN-rapport.
- Poole, T.B., 1970. Polecats, Forest records, Forestry Commission nr. 76.
- Pop, G.J., 1975. Noordse woelmuis (*Microtus oeconomus Pallas*). Rat en Muis 23 (1): 9-12.
- Powell, R.A., 1972. A comparison of populations of boreal redbacked vole (*Clethrionomys gapperi*) in tornadoblowdown and standing forest. Canadian Field-Naturalist 86 (4): 377-379.
- Pruski, W., 1963. Ein Regenerationsversuch des Tarpanen in Polen. Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie 79 (1): 1-31.
- Pulliaainen, E., 1965. Studies on the wolf (*Canis lupus L.*) in Finland. Annales Zoologici Fennici 2: 215-259.
- Pulliaainen, E., 1975. Wolf ecology in northern Europe. In: The wild canids, M.W. Fox (ed.). pag. 292-299.
- Pulliaainen E., K. Loisa & T. Pohialainen, 1968. Winter food of the moose *Alces alces* in eastern Lapland, Finland. Silva Fennica 2 (4): 235-247.
- Punt, A., P.J.H. van Bree, J. de Vlas & G.J. Wiersema, 1980. De Nederlandse vlemuizen. Wetenschappelijke mededelingen KNNV nr. 104, 59 pag. (2e dr.).
- Radda, A., 1969. Untersuchungen über den Aktionsraum von *Apodemus flavicollis* (Melchior 1834). Zoologické Listy 18 (1): 11-22.
- Raesfeld, F. van, 1957. Das Rotwild. Paul Parey, Hamburg, Berlin.
- Ream, C.H. & G.E. Gruell, 1980. Influences of harvesting and residue treatments on small mammals and implications for forest management. In: Environmental consequences of timber harvesting in Rocky Mountain coniferous forests. Symposium Proceedings, Sept. 11-13, 1979, Missoula, Montana United States Department of Agriculture, Forest Service. General Technical Report INT-90, pag. 455-467.
- Reijnders, P.J.H. & H.E. van de Veen, 1974. Over de oorzaken en effecten van 'schillen' door edelherten en bosbeheer in de Nederlandse situatie. Nederlands Bosbouw Tijdschrift 46 (6): 113-138.
- Richard, B., 1959. Le castor du Rhône; statut actuel et mesures de protection. IUCN, 7th Technical Meeting, vol. 5, pag. 55-57.
- Ridley, H.N., 1930. The dispersal of plants throughout the world. Ashford, Kent, 764 pag.
- Ritzema Bos, J., 1911. De tuineekhoornmuis. Tijdschrift over plantenziekten 17: 18-29.
- Rogers, E.V., 1965. Rabbit control in woodlands. Forestry Commission Booklet nr. 14.
- Rogers, P.M., 1981. Ecology of the European wild rabbit *Oryctolagus cuniculus* (L.) in Mediterranean habitats II. Distribution in the landscape of the Camargue, S. France. Journal of Applied Ecology 18 (2): 355-371.
- Rogers, P.M. & K. Myers, 1979. Ecology of the European wild rabbit *Oryctolagus cuniculus* (L.) in Mediterranean habitats. I. Distribution in the landscape of the Coto Donana, S. Spain. Journal of Applied Ecology 16 (3): 691-703.
- Ronde, G., 1951. Vorkommen, Häufigkeit und Arten von Regenwürmern in verschiedenen Waldböden und unter verschiedenen Bestockungen. Forstwissenschaftliches Centralblatt 70 (9): 521-552.
- Ruiter, G. de, 1974. Biotoop en verspreiding van de ondergrondse woelmuis *Pitymys subterraneus* De Selys-Longchamps 1836, in het bijzonder in West-Europa. RIN-rapport.
- Schaerffenberg, B., 1940. Die Nahrung des Maulwurfs (*Talpa europaea L.*). Berlin.

- Schäuffelen, O., 1961. Zur Biologie des Igels am Neusiedler See. Säugetierkundliche Mitteilungen 9 (4): 164.
- Schimmel, H., 1979. Onderzoek natuurlijke bosverjonging in de boswachterij 'Speulder Bos'. RIN-rapport (niet gepubliceerd). 8 pag.
- Schmidt, A., 1975. Populationodynamik und Ökologie der terrestrischen Kleinsäuger des Naturschutzgebietes Schwarzerbege. Naturschutzarbeit Berlin-Brandenburg 11: 78-93.
- Schmidt, W., 1978. Einfluss einer Rehwildpopulation auf die Waldvegetation -Ergebnisse von Dauerflächenversuchen im Rehgatter Stammham 1972-1976. Phytocoenosis 7 (1/2/3/4).
- Schoemakers, J., 1943. De eikelmuis (*Eliomys quercinus*). De Levende Natuur 48: 38-41.
- Schröpfer, R., 1977. Die Kleinwühlmaus (*Pitymys subterraneus* De Selys-Longchamps, 1836) in Westfalen. Natur und Heimat 37 (3): 65-77.
- Schürmann, C.L., 1974. Inventarisatie van de eekhoorn, *Sciurus vulgaris* L., in een deel van het Utrechtse heuvellgebied. Verslag Natuurbeheer Landbouwhogeschool, Wageningen, nr. 229.
- Schwend, C., 1950. Wildstand und Lebensgemeinschaft Wald. Forstwissenschaftliches Centralblatt 69: 348-352.
- Sheail, J., 1971. Rabbits and their history. Newton Abbott, 226 pag.
- Shorten, M., 1962. Squirrels, their biology and control. Bulletin nr. 184, Ministry of Agriculture, Fisheries and Food.
- Sidorowicz, J., 1959. Über Morphologie und Biologie der Haselmaus (*Muscardinus avellanarius* L.) in Polen. Acta Theriologica 3 (5): 75-91.
- Simms, D.A., 1979. Studies of an ermine population in southern Ontario. Canadian Journal of Zoology 57: 824-832.
- Simonsen, T.A., 1973. Feeding ecology of the beaver. Meddelanden fran Statens Viltundersökelse, 2e serie, nr. 39.
- Simpson, G.G., 1945. The principles of classification and a classification of mammals. Bulletin of the American Museum of Natural History 85: 1-350.
- Skoczeń, S., 1958. Tunnel digging by the mole (*T. europaea* L.). Acta Theriologica 2: 235-249.
- Skoczeń, S., 1961. On food storage of the mole, *Talpa europaea* L. 1758. Acta Theriologica 5 (8): 23-41.
- Sládek, J., 1973. Jahreszeitliche und jahresbedingte Veränderungen der Nahrung der Wildkatze (*Felis silvestris*, Schreber 1777) in den Westkarpaten. Zoologické Listy 22 (2): 127-144.
- Slobodkin, L.B., F.E. Smith & N.G. Hairston, 1967. Regulation in terrestrial ecosystems and the implied balance of nature. The American Naturalist 101: 109-124.
- Sluiter, J.W. & P.F. van Heerdt, 1966. Seasonal habits of the noctule bat (*Nyctalus noctula*). Netherlands Journal of Zoology 16 (4): 423-439.
- Smit, A., 1965. De boomarter als predator van mezen. De Levende Natuur 68: 300-304.
- Smith, C.C., 1975. The coevolution of plants and seed predators. In: Coevolution of animals and plants. L.E. Gilbert & P.H. Raven (eds.). Pag. 53-77. Austin, University of Texas Press, 246 pag.
- Smith, C.F. & S.E. Aldous, 1947. The influence of mammals and birds in retarding artificial and natural reseeding of coniferous forests in the United States. Journal of Forestry 45 (5): 361-369.
- Smyth, M., 1966. Winter breeding in woodland mice, *Apodemus sylvaticus* and voles, *Clethrionomys glareolus* and *Microtis agrestis*, near Oxford. Journal of Animal Ecology 35: 471-485.
- Snyder, J.D. & R.A. Janke, 1976. Impact of moose browsing on boreal type forests of Isle Royale national park Michigan USA. American Midland Naturalist 95 (1): 79-92.
- Sokolov, F.P., 1979. Nutrition of the mole (*Talpa europaea*, *Mammalia*, *Insectivora*) in the biotopes of the Southern Taiga USSR. Vestnik Zoologii (4): 61-64.
- Soutiere, E.C., 1979. Effects of timber harvesting on marten (*Martes americana americana*) in Maine USA. Journal of Wildlife Management 43 (4): 850-860.
- Spannhof, L., 1952. Spitzmäuse. Die Neue Brehm-Bücherei nr. 48.



- Sperber, G., 1975. Einfluss der Altersstruktur und Mischungsform von Wäldern auf Bestand und Bejagbarkeit des Rehwildes. *Allgemeine Forstzeitschrift* 30: 1119-1122.
- Spitzenberger, F. & H.M. Steiner, 1967. Die Ökologie der *Insektivora* und *Rodentia* (*Mammalia*) der Stockerauer Donau-Auen (Niederösterreich). *Bonner Zoologische Beiträge* 18 (3/4): 258-296.
- Spurr, S.H. & B.V. Barnes, 1980. *Forest ecology*. Wiley, New York, 687 pag.
- Stein, G.H.W., 1958. Die Feldmaus. *Die Neue Brehm-Bücherei* nr. 225.
- Stein, G.H.W., 1959. Ökotypen beim Maulwurf, *Talpa europea* L. (*Mammalia*). *Mitteilungen des Zoologischen Museum Berlin* 35, 3-43.
- Stocki, J., 1981. Preliminary study on insect life-spaces in Oostereng forest. Stageverslag vakgroep Bosteelt, Landbouwhogeschool, Wageningen, 45 pag.
- Stoddart, D.M. (ed.), 1979. *Ecology of small mammals*. Chapman and Hall, London, 386 pag.
- Sukachev, V. & N. Dylis, 1964. *Fundamentals of forest biogeocoenology*. Edinburgh, 672 pag.
- Suminski, P., 1975. The wolf in Poland. In: *Wolves*, D.H. Pimlott (ed.). IUCN Publications new series. Supplementary Paper, nr. 43, pag. 44-52.
- Szederjei, A., 1959. Beobachtungen über den Feldhasen in Ungarn. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* 5 (3): 81-94.
- Szmidt, A., 1975. Food preference of roe deer in relation to principal species of forest trees and shrubs. *Acta Theriologica* 20 (15-23): 255-266.
- Szukiel, E., 1976. Damage caused by hares in forest and ways of its reduction. In: *Ecology and management of european hare populations*. Z. Pielowski & Z. Pucek, (eds.). Pag. 237-240.
- Tanton, M.T., 1965. Acorn destruction potential of small mammals and birds in British woodlands. *Quarterly Journal of Forestry* 59: 230-234.
- Tapper, S., 1979. The effect of fluctuating vole numbers (*Microtus agrestis*) on a population of weasels (*Mustela nivalis*) on farmland. *Journal of Animal Ecology* 48: 603-617.
- Tast, J., 1966. The root vole, *Microtus oeconomus* (Pallas), as an inhabitant of seasonally flooded land. *Annales Zoologici Fennici* 3: 127-171.
- Tast, J. & A. Kaikusalo, 1976. Winterbreeding of the root vole *Microtus oeconomus* in 1972/1973 at Kilpisjärvi, Finnish Lapland. *Annales Zoologici Fennici* 13 (3): 174-178.
- Teivainen, T., 1979. Palatability of some cultivated willows to field voles (*Microtus agrestis* L.) in feeding trials. *Folia Forestalia* nr. 415.
- Teivainen, T., E.-L. Jukola, A. Kaikusalo & K. Korhonen, 1979. Rootdamage of forest tree seedlings caused by water vole, *Arvicola terrestris* (L.) in the years 1973-76 in Finland. *Folia Forestalia* nr. 388.
- Telfer, E.S., 1974. Logging as a factor in wildlife ecology in the boreal forest. *The Forestry Chronicle* 50: 186-190.
- Thalen, D.C.P., 1981. Grote grazers en snelle snoeiers -het beheer van vegetaties. *Veluwe-Symposium*. Gelderse Milieu Federatie, pag. 21-39.
- Thomas, J.W. (ed.), 1979. *Wildlife habitats in managed forests*. USDA Forest Service. Agriculture handbook nr. 553.
- Thompson, H.V. & A.N. Worden, 1956. *The rabbit*. Collins, London, 240 pag.
- Tittensor, A.M., 1970. Red squirrel dreys. *Journal of Zoology* 162: 528-533.
- Tittensor, A.M., 1975. Red Squirrel. *Forest record*, Forestry Commission nr. 101.
- Tomek, A., 1977. The occurrence and some ecological parameters of the moose in Poland. *Acta Theriologica* 22 (33): 485-508.
- Trappe, J.M. & C. Maser, 1977. Ectomycorrhizal fungi: Interactions of mushrooms and truffles with beasts and trees. In: *Mushrooms and man -an interdisciplinary approach to mycology*. A.B. Walters (ed.). Pag. 163-180.
- Tschumi, P., 1973. Die Bedeutung des Raubwildes in Tiergemeinschaften. In: *Wald + Wild*. Beiheft nr. 52. Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen, pag. 137-157.
- Tubbs, C.R., 1968. *The New Forest: an ecological history*. Newton Abbot, David and Charles, 248 pag.

- Turček, F.J., 1959. Beitrag zur Kenntnis der Frasspflanzen des Wildkaninchens, *Oryctolagus cuniculus* (Linné 1758), in freier Wildbahn. Säugetierkundliche Mitteilungen 7 (4): 151-153.
- Turček, F.J., 1964. Endozoische Verbreitung von Gehölzsaamen durch den mitteleuropäischen Feldhasen *Lepus europaeus* e. Pall.. *Biológia* 19 (7): 541-549.
- Turček, F.J., 1967. Ökologische Beziehungen der Säugetiere und Gehölze. Bratislava, 210 pag.
- Tyler, S.J., 1972. The behaviour and social organization of the New Forest ponies. *Animal Behaviour Monographs* 5 (2): 85-196.
- Ueckermann, E., 1960. Wildstandbewirtschaftung und Wildschadenverhütung beim Rotwild. Paul Parey, Hamburg en Berlijn, 164 pag.
- Veen, J., 1975. The occurrence and behaviour of the fishotter (*Lutra lutra* Linnaeus 1758) in North Holland. *Lutra* 17: 21-37.
- Veen, H.E. van de, 1979. Food selection and habitat use in the red deer (*Cervus elaphus* L.). *Dissertatie Groningen*.
- Veen, H.E. van de, 1981. Naar een zelfregulerend systeem -argumenten voor het herinvoeren van grote roofdieren. Veluwe-Symposium. Gelderse Milieu Federatie, pag. 41-47.
- Veen, H.E. van de & S. van Wieren, 1980. Van grote grazers, kieskeurige fijnproevers en opportunistische gelegenhedsvreters. IVM-Amsterdam.
- Verink, J., 1976. De activiteiten van drie oude vossen (een rekel en twee moeren) en hun jongen in een zelfde gebied op de Zuidoost Veluwe. Verslag Natuurbeheer Landbouwhogeschool, Wageningen, nr. 381, 104 pag.
- Vierhaus, H., 1975. Über Vorkommen und Biologie grosser Bartfledermäuse *Myotis brandtii* (Eversmann, 1845) in Westfalen. *Natur und Heimat* 35 (1): 1-8.
- Vietinghoff-Riesch, A. von, 1952. Die Bedeutung des Schwarzwildes bei Gradationen forstschädlicher Insekten. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 71: 29-47.
- Vincent, J.P., 1977. Interaction between small mammals and forest seed production. *Annales des Sciences Forestières (Paris)* 34 (1): 77-88.
- Voesenek, L.A.C.J., 1979. De verspreiding en biotoopkeuze van de aarmuis *Microtus agrestis* L. in Noordwest Brabant. RIN-rapport.
- Volf, J., 1978. Der Tarpan und das Polnische 'Konik'. *Zeitschrift des Kölner Zoo* 21: 119-124.
- Voronov, N.P., 1968. Über die Wühltätigkeit des Maulwurfes (*Talpa europaea* L.). *Pedobiologia* 8: 97-122.
- Voûte, A.D., 1946. Een en ander over de veranderingen in de populatiedichtheid van de zoogdieren in het nationale park De Hooze Veluwe gedurende en na den oorlog. *Nederlands Bosbouw Tijdschrift* 18 (10): 217-226.
- Voûte, A.M., 1972. Bijdrage tot de oecologie van de meervleermuis *Myotis dasycneme* (Boie, 1825). Proefschrift, Utrecht, 159 pag.
- Voûte, A.M., 1976. Vleermuisbescherming. *Vakblad voor Biologen* 56 (4): 46-54.
- Voûte, A.M., 1983. De betekenis van holle bomen voor onze inheemse vleermuizen. *Nederlands Bosbouw Tijdschrift* 55(2/3): 91-99.
- Vries, G.A. de, 1971. De fungi van Nederland. III. *Hypogaea*, truffels en schijntruffels. *Wetenschappelijke Mededeling KNNV*, nr. 88.
- Vries, H. de, 1963. De wezel, *Mustela nivalis* L., een samenvattende literatuurstudie. RIVON-rapport.
- Wachtendorf, W., 1951. Beiträge zur Ökologie und Biologie der Haselmaus (*M. avellanarius*) in Alpenvorland. *Zoologische Jahrbücher (Syst.) Jena* 80: 198-204.
- Walhovd, H., 1970. Recent and some former observations of the common dormouse (*Muscardinus avellanarius* L.) and its nests in Denmark. *Flora og Fauna* 76 (1): 21-27.
- Walker, E.P., 1968. *Mammals of the World*. Vol. II. The John Hopkins Press, Baltimore, 900 pag.
- Walrecht, B.J.J.R., 1956. Een merkwaardig nest van de dwergmuis (*Micromys minutus* Pallas). *Natuurhistorisch Maandblad* 53 (9): 120-122.

- Wammes, D.F., 1979. De habitatkeuze van enige muizensoorten. RIN-rapport, 66 pag.
- Wasilewski, W., 1960. Angaben zur Biologie und Morphologie der Kurzohrmaus *Pitymys subterraneus* (de Sélvs Longchamps 1835). Acta Theriologica 4 (12): 185-247.
- Watts, C.H.S., 1968. The food eaten by wood mice (*Apodemus sylvaticus*) and bank voles (*Clethrionomys glareolus*) in Wytham Woods, Berkshire. Journal of Animal Ecology 37: 25-41.
- Watts, C.H.S., 1969. The regulation of wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) numbers in Wytham woods, Berkshire. Journal of Animal Ecology 38 (2): 285-304.
- Webster, F.A. & D.R. Griffin, 1962. The role of the flight membrane in insect capture by bats. Animal Behaviour 10: 332-340.
- Weinzierl, H., 1973. Projekt Biber: Wiedereinbürgerung von Tieren. Kosmos-Bibliothek nr. 279.
- Wendland, V., 1975. Dreijähriger Rhythmus im Bestandswechsel der Gelbhalsmaus (*Apodemus flavicollis* Melchior). Oecologia 20: 301-310.
- West, N.E., 1968. Rodent-influenced establishment of Ponderosa Pine and Bitterbrush seedlings in Central Oregon. Ecology 49 (5): 1009-1011.
- Westhoff, V., 1967. De invloed van het wild op de vegetatie. Nederlands Bosbouw Tijdschrift 39 (5): 218-232.
- Westhoff, V., 1976. Het zichzelf handhaven van bos in de gematigde luchtstreken. Nederlands Bosbouw Tijdschrift 48 (3): 58-65.
- Weyland, W.A., 1981. Zwartwildbeheer op de Veluwe. RIN-rapport.
- Wiertz, J., 1976. De voedsel­ecologie van de das (*Meles meles* L.) in Nederland. RIN-rapport, 60 pag.
- Wijngaarden, A. van, 1954. Biologie en bestrijding van de woelrat, *Arvicola terrestris* L., in Nederland. Dissertatie Leiden, 147 pag.
- Wijngaarden, A. van, 1962. De zoogdierfauna van het Speulder-en het Sprielderbos. Rapport RIVON, ongepubliceerd, 13 pag.
- Wijngaarden, A. van, 1966. De bever, *Castor fiber* L., in Nederland. Lutra 8 (3): 34-56.
- Wijngaarden, A. van, 1969. De noordse woelmuis, *Microtus oeconomus* Pall. in Nederland. RIVON-rapport.
- Wijngaarden, A. van, 1975. Jacht en predatoren. Proceedings Colloquium. Jacht en Wildbeheer, 27-29 april 1973. Antwerpen, pag. 157-173.
- Wijngaarden, A. van, V. van Laar & M.D.M. Trommel, 1971. De verspreiding van de Nederlandse zoogdieren. Lutra 13 (1-3).
- Wijngaarden, A. van & M.F. Mörzer Bruyns, 1961. De hermelijnen, *Mustela erminea* L., van Terschelling. Lutra 3: 35-42.
- Wijngaarden, A. van & J. van de Peppel, 1964. The badger, *Meles meles* (L.), in the Netherlands. Lutra 6 (1 en 2): 1-60.
- Wijngaarden, A. van & J. van de Peppel, 1970. De otter, *Lutra lutra* (L.), in Nederland. Lutra 12 (1 en 2): 1-70.
- Willems, J.T.J.M., 1968. De boomarter, *Martes martes* (L.) in Nederland. Verslag Natuurbeheer Landbouwhogeschool Wageningen, nr. 23, 84 pag.
- Williams, O.B., T.C.E. Wells & D.A. Wells, 1974. Grazing management of Woodwalton Fen: seasonal changes in the diet of cattle and rabbits. Journal of Applied Ecology 11 (2): 499-516.
- Wing, L.D. & I.O. Buss, 1970. Elephants and forests. Wildlife monograph nr. 19.
- Wolk, E. & K. Wolk, 1982. Responses of small mammals to the forest management in the Bialowieza Primeval Forest. Acta Theriologica 27 (3): 45-59.
- Wrangel, H.F. von, 1939. Beiträge zur Biologie der Rötelmaus *Clethrionomys glareolus* Schr.. Zeitschrift für Säugetierkunde 14: 52-93.
- Yalden, D.W., 1976. The food of the hedgehog in England. Acta Theriologica 21 (30): 401-424.
- Yalden, D.W. & P.A. Morris, 1975. The lives of bats. Newton Abbott, David and Charles, 247 pag.

- Yzerman, A.J., 1978. Grizzly bear studies. Verslag Natuurbeheer Landbouwhogeschool Wageningen, nr. 5 (P5), 43 pag.
- Zejda, J., 1962. Winter breeding in the bank vole, *Clethrionomys glareolus* Schreb.. Zoologické Listy 11 (4): 309-321.
- Zejda, J. & M. Klima, 1958. Die Kleinsäuger der Naturschutzgebietes Kubany-Urwald (Boubin). Zoologické Listy 7 (3): 292-308.
- Zejda, J. & J. Pelikán, 1969. Movements and home ranges of some rodents in lowland forests. Zoologické Listy 18 (2): 143-162.
- Zejda, J. & M. Zapletal, 1969. Habitat requirements of the water vole (*Arvicola terrestris* Linn.) along water streams. Zoologické Listy 18 (3): 225-238.
- Zhiryakov, V.A., 1977. The role of mammals as consumers of Schrenk spruce seeds. Ekologiya 2: 85-88.

## Register

- aantalsfluctuaties, 51, 53  
aardmuis (*Microtus agrestis* L.), 22, 35, 95  
aftakelingsfase, 13, 16, 17, 18, 76
- banteng, 69  
beer (*Ursus arctos* L.), 42, 70, 79, 103  
bever (*Castor fiber* L.), 32, 42, 54, 55, 56, 69, 70, 91  
Bialowieza, 67, 68, 77  
biomassa, 18, 36, 76, 80, 82  
biostatistische periode, 17  
biotoopkeuze, 84  
boomfase, 13, 15, 17, 18, 34, 35, 76, 81  
boomholte, 33, 78, 79, 80  
boomarter (*Martes martes* L.), 31, 35, 44, 78, 79, 106  
Borkener Paradies, 68  
bosbegrazing, 54  
bosbeheer, 75, 82  
bosmuis (*Apodemus sylvaticus* L.), 31, 44, 47, 70, 71, 79, 99  
bosontwikkeling, 17, 58  
bosontwikkelingsfase, 13, 18, 36  
bosrandeffect, 39  
bosreservaat, 82  
bosspitsmuis (*Sorex araneus* L.), 21, 35, 44, 70, 85  
bosstructuur, 33, 37, 67  
bossuccessie, 13  
bostarpan (*Equus przewalskii silvaticus* Vetulani), 24, 35, 43, 109  
bosvleermuis, 33  
bruine beer (*Ursus arctos*), 30, 35, 44  
bunzing (*Putorius putorius* L.), 27, 35, 70, 79, 105
- cultuurbos, 13, 16, 39, 75, 76, 78, 79, 80, 82  
das (*Meles meles* L.), 26, 35, 42, 44, 70, 71, 72, 77, 79, 107  
dichte fase, 13, 14, 17, 18, 34, 35, 38, 76  
dichtheid, 66, 67, 68, 73, 76  
dood hout, 79, 80  
dwergmuis (*Micromys minutus* Pallas), 23, 35, 101  
dwergspitsmuis (*Sorex minutus* L.), 21, 35, 44, 86  
dynamische groeiperiode, 17
- edelhert (*Cervus elaphus* L.), 28, 35, 45, 66, 67, 76, 110  
eekhoorn (*Sciurus vulgaris* L.), 29, 35, 42, 44, 47, 79, 92  
egel (*Erinaceus europaeus* L.), 25, 35, 42, 44, 77, 79, 84  
eikelmuis (*Eliomys quercinus* L.), 25, 35, 44, 79, 94  
eland (*Alces alces* L.), 29, 35, 45, 50, 51, 52, 53, 56, 62, 63, 64, 66, 111  
endozoöchorie, 43, 44, 46  
Engadin, 66  
epizoöchorie, 41, 46  
evenhoevigen (Artiodactyla), 109  
exclosure, 60, 63, 64, 65
- grondwoeling, 70, 73  
grote bosmuis (*Apodemus flavicollis* Melchior), 30, 35, 70, 71, 79, 100
- haas (*Lepus europaeus* Pallas), 21, 35, 44, 56, 60, 62, 90  
haasachtigen (Lagomorpha), 90  
hazelmuis (*Muscardius avellanarius* L.), 29, 35, 44, 79, 93  
hermelijn (*Mustela erminea* L.), 26, 35, 45, 79, 104  
hert, 43, 45, 60, 62  
houtduif, 57
- indicatorwaarde van kleine zoogdieren, 37

insekt, 45  
 insekteneters (Insectivora), 84  
 invloed op de bosontwikkeling, 41  
 Isle Royale, 50, 62, 66

jacht, 57, 82  
 Javaanse neushoorn, 69  
 jonge fase, 13, 14, 17, 18, 34, 35, 38, 76

Kaibab-plateau, 49  
 kale fase, 13  
 kapvlakte, 36  
 kiemkracht, 43  
 knaagdier, 43, 45  
 knaagdieren (Rodentia), 91  
 koe, 43, 68, 69  
 koe (oeros), 45  
 konijn (*Oryctolagus cuniculus* L.), 22, 35, 56, 57, 58, 70, 72, 90

levenswijze, 84  
 los (*Lynx lynx* L.), 27, 35, 107

marter, 43  
 mastjaar, 47, 48, 72  
 microklimaat, 81  
 microklimatologische omstandigheden, 16, 17  
 mier, 71  
 mol, (*Talpa europaea* L.), 20, 35, 44, 70, 71, 77, 87  
 molshoop, 71, 72  
 muilddierhert (*Odocoileus hemionus macrotis* Say), 49, 50  
 muis, 42, 47

natuurbos, 16, 18, 82  
 natuurlijk bos, 13, 16, 39  
 natuurlijke verjonging, 81  
 natuurtechnisch bosbeheer, 82  
 natuurwaarde, 80, 81  
 New Forest, 68  
 niches van zoogdieren, 19  
 noordse woelmuis (*Microtus oeconomus* Pallas), 23, 35, 95

oerbos, 76, 78, 79, 82  
 oeros (*Bos primigenius* Boj.), 25, 35, 43, 112  
 olifant, 43, 69  
 ondergrondse woelmuis (*Pitymys subterraneus* De Selys-Longchamps), 23, 35, 97  
 onevenhoevigen (Perrissodactyla), 109

ontwikkelingsfasen, 19, 37  
 otter (*Lutra lutra* L.), 32, 70, 79, 105

paard, 43, 68  
 paard (bostarpan), 45  
 paddestoelen, 43  
 plenterbos, 76, 82  
 predator-prooi-relaties, 49

ree (*Capreolus capreolus* L.), 28, 35, 45, 59, 67, 77, 110  
 regenworm (*Lumbricidae*), 36  
 roofdieren (Carnivora), 102  
 rosse vleermuis, 33  
 rosse woelmuis (*Clethrionomys glareolus* Schreber), 30, 35, 44, 71, 99

schaap, 53, 54  
 schuilgelegenheid, 39, 81  
 schuilplaats, 77, 78  
 slaapmuis, 42  
 sneeuwschoenhaas (*Lepus americanus*), 59  
 spitsmuizen (Soricidae), 79  
 stakenfase, 13, 15, 17, 18, 34, 35, 75, 76, 81  
 standplaatsfactoren, 16  
 strooiselvertering, 72  
 synzoochorie, 42

vegetatieaspecten, 18  
 veldmuis (*Microtus arvalis* Pallas), 22, 35, 71, 96  
 vergrassing, 72  
 vleermuizen (Chiroptera), 88  
 vleermuizen (Microchiroptera), 32, 79, 88  
 voedsel, 34, 35, 39, 75, 76, 77, 78, 79, 80, 82, 84  
 vogels, 38  
 voorkeur voor bosontwikkelingsfase, 35  
 vóórkomen van zoogdieren, 19  
 vos (*Vulpes vulpes* L.), 26, 35, 44, 57, 70, 71, 72, 102

waterspitsmuis (*Neomys fodiens* Schreber), 32, 70, 86  
 wezel (*Mustela nivalis* L.), 24, 35, 79, 104  
 wilde kat (*Felis silvestris* Schreber), 27, 35, 79, 108  
 wild zwijn (*Sus scrofa* L.), 31, 45, 47, 70, 72, 73, 79, 109  
 wisent (*Bison bonasus* L.), 28, 35, 67, 68, 77, 112

witstaarthert (*Odocoileus virginianus*), 53, 59  
woelen, 72  
woelmuis, 42, 45, 47, 58, 70  
woelmuizen (Microtidae), 79  
woelrat (*Arvicola terrestris* L.), 32, 71, 98  
wolf (*Canis lupus* L.), 24, 35, 44, 50, 51, 52,  
53, 55, 70, 102  
worm, 45  
  
zaadpredatie, 47  
zaadverspreiding, 41  
zwijn, 43