

Effecten van extensieve begrazing op spontane verbossingsprocessen – middellange en lange termijneffecten

Jan Van Uytvanck, Tanja Milotic, Maurice Hoffmann

INBO.R.2008.53

Auteurs:

Jan Van Uytvanck, Tanja Milotic, Maurice Hoffmann
Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek

Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek

Het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek (INBO) is het Vlaams onderzoeks- en kenniscentrum voor natuur en het duurzame beheer en gebruik ervan. Het INBO verricht onderzoek en levert kennis aan al wie het beleid voorbereidt, uitvoert of erin geïnteresseerd is.

Vestiging:

INBO Brussel
Kliniekstraat 25, 107 Brussel
www.inbo.be

e-mail:

jan.vanuytvanck@inbo.be

Wijze van citeren:

Van Uytvanck J, Milotic T, Hoffmann M. (2008). Effecten van extensieve begrazing op spontane verbossingsprocessen – middellange en lange termijneffecten. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2008 (INBO.R.2008.53). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel.

depotnr D/2008/3241/386

rapportnr INBO.R.2008.53

ISSN: 1782-9054

Verantwoordelijke uitgever:

Jurgen Tack

Druk:

Managementondersteunende Diensten van de Vlaamse overheid.

Foto cover:

Gallowayrund in de Rietbeemd - Jan Van Uytvanck

Dit onderzoek werd uigevoerd in opdracht van:

het Ministerie van de Vlaamse Gemeenschap
Agentschap voor Natuur en Bos
Onderzoeksopdracht AMINAL/B&G/30/2002 project 2

Effecten van extensieve begrazing op spontane verbossingsprocessen

Middellange en lange termijneffecten

Jan Van Uytvanck, Tanja Milotic & Maurice Hoffmann

INBO.R.2008.53

AMINAL/B&G/30/2002 project 2

Dankwoord

Met dank aan

- Guido Tack & Pieter Blondé voor de gewichtsdata van de runderen, ideeën, nuttig advies, hulp bij veldwerk en de toelating om in Bos t' Ename veldwerk uit te voeren.
- Dominique Vandenhoute voor veldobservaties i.v.m. habitat gebruik, dieet en gedrag van runderen.
- Ineke Hermans voor haar hulp bij het onderzoek naar effecten van bemesting en stikstoftransport.
- Anke Vannoyen voor haar hulp bij het onderzoek naar de effecten van begrazing op het doorgroeien van houtige soorten op voormalige akkers.
- Johan Neiryndck, Stijn Overloop & Filip Van Avermaet voor commentaar, de interpretatie en het ter beschikking stellen van data i.v.m. atmosferische stikstofdepositie (level II sites & OPS-model).
- Bernard Van Elegem (leidend ambtenaar ANB) en stuurgroepleden Kris Vandekerckhove, Arne Verstraeten, Tom Maes, Guido Tack, Paul Van den Brecht, Kris Declercq, Lander Baeten & Joost Dewyspelaere.
- Johnny Cornelis, Joris De Wolf, Godfried Merlevede, Carlos D'haeseleer, Joris Otten, Jan Francois, Herman Haustraete, Dirk Van Den Berghe, Piet Hardeman & Marc Michiels (beheerders studieterreinen, aanleveren basisinformatie).
- Stijn Van Acker & Gert Van Spaendonck (databank-ontwikkeling).
- Paul Quataert, Dirk Bauwens, Pieter Verschelde & Thierry Onckelinx voor hulp bij de statistische verwerking en proefopzet.

Samenvatting

In dit rapport worden de resultaten weergegeven van het onderzoek naar bosontwikkelingsprocessen in door grote herbivoren begraasde gebieden met een hoofdfunctie natuur. Het vormt een tweeluik met het rapport van Van Uytvanck & Declerck (2006).

- De nadruk ligt op de processen van bosontwikkeling op voormalige landbouwgronden. Deze kunnen echter niet los gezien worden van de processen in het omgevende landschap dat in vele van de extensief begraasde natuurgebieden bestaat uit een mozaïek van bos en halfnatuurlijke graslanden. Vandaar dat enkele onderzoeksitems ook handelen over wisselwerking tussen de habitats in begraasde mozaïeken en over de effecten van begrazing in het bos.
- Voor het onderzoek werd, in samenspraak met de opdrachtgevers, gekozen om vooral de ontwikkelingen op zwaardere, voedselrijke bodems te onderzoeken. Enerzijds lag daar het grootste kennishiaat, anderzijds is het ook daar dat zich recent de meeste mogelijkheden voordoen om bosuitbreiding te realiseren, nl. in de alluvia van de zandleem- en leemstreek en de aangrenzende helling- en plateaugronden.
- Het onderzoek behelsde zowel zeer praktijkgerichte onderwerpen, zoals de inschatting van de graasdruk in functie van het al of niet op gang komen van bosontwikkeling, als meer fundamentele onderwerpen zoals het mechanisme van vestiging van houtige soorten in microsites ontstaan door begrazing.

In **hoofdstuk 1** - Situering van het onderzoek - worden de recente visies op bosbeheer (van het Agentschap Natuur en Bos) en recente inzichten in successiemechanismen in begraasde ecosystemen toegelicht: schuivende mozaïeken & Resource-mediated Successional Grazing Cycle (RSGC).

Verder worden hier de onderzoeksvragen geformuleerd.

- Hoe verloopt de spontane vestiging van struiken en bomen in begraasde, open terreinen? Welke bottlenecks zijn bepalend voor deze vestiging? Welke rol spelen de vegetatiestructuur en diverse natuurlijke verstoringen in het terrein als trigger voor vestiging?
- Hoe verloopt de definitieve doorgroei van bomen en struiken in begraasde terreinen? Welke soorten? Onder welke omstandigheden in welke mate? Welke vestigingspatronen van houtige soorten zijn er te verwachten in graslanden en akkers?
- Op welke manier worden nutriënten door grote herbivoren herverdeeld in het terrein? Is het mechanisme van RSGC (nutriëntendepletie als trigger voor bosontwikkeling) ook in voedselrijke terreinen werkzaam?
- Welke gevolgen heeft dit op de bosvegetatie- en de bosontwikkeling? Worden kritische waarden voor nutriëntentoevoer in kwetsbare vegetaties overschreden? Welke rol speelt de uitgangssituatie hierin (aard en proportie van de habitats grasland, voormalige akker, bos, wastine...)? Hoe kan de recent verworven kennis gebruikt worden om de vegetatieontwikkeling/bosontwikkeling te voorspellen? Welke ecologische modellen kunnen hierbij van belang zijn?

In **hoofdstuk 2** - Methodiek - wordt de globale aanpak van het onderzoek beschreven. De gedetailleerde methodologie wordt per hoofdstuk apart beschreven, zodat deze ook apart kunnen gelezen worden met logisch opeenvolging van vraagstelling, methodiek, resultaten, bespreking en conclusies.

- Voor de vestigingsmechanismen van houtige soorten werden zowel veldexperimenten in drie gebieden (invloed van verschillende vegetatiestructuren en begrazing) als experimenten in serre/tuin (invloed van overstroming, bodemverstoring en begrazing) opgezet met gewone es en zomereik.
- Voor dezelfde soorten werd gebruik gemaakt van exclusies in vier gebieden om groei en mortaliteit van zaailingen te onderzoeken in functie van begrazing, vegetatiestructuur, tijd, timegaps (tijdelijke onderbreking in de begrazing).

- Definieve doorgroei (het uitgroeien boven de vraatlijn) werd onderzocht in 19 begraasde terreinen. In voormalige akkers werd bovendien de vergelijking gemaakt tussen gegevens van 2003/2004 en 2007.

- Inzake nutriëntentransport werd er nagegaan of het graaspatroon van grote herbivoren verschillen oplevert in de totale nutriëntenpools en de nutriëntenbeschikbaarheid van de bodem. Hiertoe werden parallelle reeksen en gradiënten bemonsterd: paden van dieren vs. controles; rustplaatsen vs. controles; exclosures vs. controles, telkens in bos en grasland. In een veldexperiment met runder- en paardenmest werd getest welke directe effecten feces hebben op totale nutriëntenpools en nutriëntenbeschikbaarheid van bodems (bos en grasland). In een derde luik wordt a.d.h.v. habitatgebruik, graasgedrag en voedselwaarde van verschillende vegetatietypes en literatuurgegevens een stikstofbalans opgemaakt voor bos, grasland en wastine in Bos t' Ename. Deze balans wordt getoetst aan modelresultaten voor stikstofdepositie en aan verschillende scenario's met variërende habitatpropties.

- Aan de hand van talrijke plots op transecten, datasets uit 1996, 2002 en 2008 werden de effecten van begrazing op de bosvegetatie bestudeerd. De invloed van begrazing op braamstruwelen en 5 bossoorten (voorjaarsflora en klimop) werd onderzocht, evenals de interactie begrazing*braamstruwelen. Verder werd ook de invloed van begrazen (vs. niet begrazen) op de bosverjonging in het bos in dezelfde transecten onderzocht.

Via gerichte veldexperimenten werden directe invloeden van begrazing en tred onderzocht op modelsoort bosanemoon.

- Via literatuuronderzoek van 3 bestaande ecologische modellen en modellen in ontwikkeling ,wordt een overzicht aangeboden van hun mogelijkheden inzake kennisopbouw en toepassingen in het beheer.

Hoofdstuk 3 - Vestiging van houtige soorten: ontluiken van zaailingen i.f.v. vegetatiestructuur, begrazing en natuurlijke verstoringvormen - geeft de resultaten weer van 2 experimenten.

- Onze resultaten tonen aan dat er in begraasde, open ecosystemen een tegenstrijdige relatie bestaat tussen het ontluiken van zaailingen enerzijds en het overleven en groeien ervan anderzijds. Ontluiken en vroege groei in het daaropvolgende levensstadium, wordt bevorderd in korte, ijle vegetatietypes, die het resultaat kunnen zijn van vroege successiestadia (bv. op voormalige akkers), begrazing (bv. door grote herbivoren) of verstoring (bv. vertrappeling). Daaropvolgende overleving en groei van zaailingen wordt echter sterk beperkt in deze vegetatietypes in begraasde ecosystemen, met uitzondering van weinig gegeten, onsmakelijke types die snel kunnen herstellen na vertrappeling.

- We konden in deze studie ook het belang aantonen van de aanwezigheid van microsites voor ontluikende zaailingen, hoewel deze achteraf ongeschikt kunnen zijn voor definitieve vestiging. De hierboven vermelde conflicten vertegenwoordigen evenveel bottlenecks bij de rekrutering van houtige soorten in begraasde systemen. Bovendien zijn de onderliggende mechanismen werkzaam op het niveau van het landschap én op het niveau van een individuele vegetatiepatch.

- Ons onderzoek geeft aan dat de rekrutering van houtige soorten in begraasde open landschappen, zoals riviervalleien, start met het creëren van microsites veroorzaakt door de begrazings- en betredingseffecten van grote grazers.

Hoofdstuk 4 - Vestigingspatronen van houtige soorten in begraasde terreinen - beschrijft de bosontwikkeling op voormalige landbouwgronden (akkers of weilanden).

- De initiële fasen van bosontwikkeling, dispersie en kieming enerzijds, en de overleving en groei van bosvormende houtige soorten anderzijds, vormen de primaire bottlenecks bij bosuitbreiding op voormalige landbouwgronden. De vegetatiestructuur waarin de kieming plaatsvindt is cruciaal omdat de overleving in het eerste jaar hierdoor sterk beïnvloed wordt.

- Braamstruwelen vervullen een belangrijke functie als safe site voor de overleving en groei van smakelijke houtige soorten. Ook ruigtevegetaties spelen een tijdelijke rol als safe site, omdat de overleving en groei van houtige soorten er tot op een zeker niveau (ongeveer tot de hoogte van de ruigtes zelf) sterk bevorderd wordt. In homogene graslanden is, zelfs bij een minimale graasdruk,

bosregeneratie zo goed als onmogelijk door de combinatie van associatieve smakelijkheid en de dichte grasmat die kieming bemoeilijkt.

- Initiële timegaps (= tijdelijke uitsluiting van begrazing) kunnen het regeneratieproces bevorderen en versnellen. In dit onderzoek is een time gap van 2 jaar bestudeerd. Voor de smakelijke soorten is deze periode echter te kort om definitief te kunnen doorgroeien buiten safe sites.

- Op voormalige akkers is het stamtal sterk afhankelijk van de vegetatiestructuur die zich kort na het stopzetten van het landbouwgebruik ontwikkelt. In de meeste gevallen ontwikkelen zich ruderales waarin het stamtal aanvankelijk zeer hoog kan zijn (tot enkele 1000den per ha). Dit aantal kan echter zeer sterk fluctueren in de daaropvolgende jaren. In struwelen vestigen zich veel kleinere aantallen bomen, maar blijft dit aantal constanter. Indien een akker zich ontwikkelt tot grasland, is en blijft het stamtal laag. In ruderales en struwelen is een verdere doorgroei mogelijk. Op voormalige akkers groeien op middellange termijn (5-15 jaar) slechts een beperkt aantal soorten door: dit zijn voornamelijk boswilg (in beperkte mate, als gevolg van massale kieming en goed regeneratievermogen na vraat) en ruwe berk (in zeer hoge mate, als gevolg van onsmakelijkheid). Deze windverbreiders bepalen grotendeels de structuur van nieuwe bossen, terwijl eenstijlige meidoorn en zwarte els in mindere mate doorgroeien. Op voormalige akkers beïnvloeden grote grazers bovendien eerder de verticale structuur (door aan toppen en zijtakken te knabbelen) dan het stamtal van houtige soorten.

In **hoofdstuk 5** - Nutriëntentransport en -depletie in een begraasd mozaïeklandschap - wordt de invloed van grote grazers op de nutriënten(her)verdeling en -concentraties in begraasde mozaïekvegetaties onderzocht.

- De invloed van het graaspatroon op de nutriëntenconcentraties in de bodem blijft echter beperkt. Voor de meeste nutriëntenconcentraties zijn er duidelijke verschillen tussen bos- en graslandbodems. Door runderen gebruikte paden hebben een beperkte invloed op de nutriëntenconcentratie in de bodem: in grasland zijn er geen duidelijke effecten waargenomen, terwijl er in het bos juist de nutriëntenconcentraties hoger zijn naast de paden. Mogelijk logen er uit de dikkere strooisellaag uit de controleplots meer nutriënten uit dan uit de mest die occasioneel op de paden terecht komt. Uit de vergelijking tussen begraasde en onbegraasde plots komen overigens geen duidelijke verschillen in nutriëntensamenstelling naar voor. Ook de rol van rustplaatsen is eerder beperkt: enkel voor kalium werd er een duidelijke gradiënt gevonden met hogere concentraties in het midden van de rustplaats. Gedacht wordt echter dat deze rustplaatsen in de toekomst verder verrijkt zullen worden met nutriënten, gesteld dat dezelfde rustplaatsen bezocht blijven worden.

- Het bemestingsexperiment leverde, behalve voor kalium, geen noemenswaardige verschillen tussen bemesting met runder- of paardenmest. De verschillen tussen bemeste en onbemeste plots blijken ook klein te zijn: er wordt enkel significant meer kalium gevonden in bemeste plots. Wat de tijdseffecten betreft, voor zover die er al zijn, is er geen rechtlijnig verloop of duidelijk patroon gevonden.

- Er is een balans opgemaakt om te bepalen of de runderen in het bos t' Ename stikstof transporteren van het ene habitat naar het andere en zo mogelijks N-depletie veroorzaken of vegetaties beïnvloeden. Het relatieve aandeel van de beschikbare habitats is hier een belangrijke factor. We vonden dat wanneer grasland relatief ondervertegenwoordigd is, er een nutriëntenarme omgeving gecreëerd kan worden (op excretievrije plekken). Dit is het resultaat van de sterke voorkeur van runderen voor grasland als graasgebied.

- De kritische lasten voor stikstof in gevoelige vegetaties worden in geen geval overschreden door stikstoftransport veroorzaakt door geïntroduceerde grazers. De hoeveelheid stikstof die door grote grazers verplaatst wordt is immers maar een fractie van de atmosferische stikstofdepositie in het gebied. Begrazing kan echter in sommige gevallen compenserend werken voor de hoge atmosferische input zodat er mesofiele tot nutriëntrijke graslandtypes kunnen behouden blijven. Een drastische vermindering van de atmosferische stikstofdepositie is echter nodig om kwetsbare, nutriëntarme graslanden te behouden of te herstellen. Bovendien kunnen de runderen onder de huidige hoge atmosferische input in geen geval een afvoer van stikstof uit het bos of beboste weilanden veroorzaken.

- Het systeem van nutriëntendepletie als trigger voor bosontwikkeling (Bokdam, 2003) lijkt dus in voedselrijke systemen niet te werken.

In **hoofdstuk 6** - Bosbegrazing: effecten van begrazing op verjonging en vegetatie – worden effecten van begrazing in het bos zelf onderzocht.

- Vier jaar jaarrond begrazing in bossen heeft een aanzienlijke invloed op de groei van houtige zaailingen en jonge bomen; hun aantallen worden echter niet beïnvloed. Hoewel voor een geslaagde natuurlijke verjonging in het bos bijkomende processen (o.a. windval en afsterven van oude bomen) nodig zijn, is het niet denkbeeldig dat dit door grazende dieren (tijdelijk) onmogelijk wordt gemaakt.

- Jaarrondbegrazing met runderen is overigens een effectieve maatregel om woekerende braamstruwelen op te ruimen: na 4 jaar begrazing blijkt de bedekking met braam voor de helft teruggedrongen.

- Op korte termijn heeft begrazing, grotendeels door vertrappeling, een negatieve invloed op de bedekking en bloei van bosanemoon. Ook de smakelijke wilde hyacinten en wintergroene soorten zoals kleine maagdenpalm en klimop nemen onder begrazing in bedekking af. Op termijn kunnen we een volledig verlies van kleine maagdenpalm en klimop in begraasd bos zelfs niet uitsluiten.

- De resultaten van het veldexperiment met gesimuleerde begrazing en vertrappeling in door bosanemoon gedomineerde vegetaties, wijzen op een afname van de bedekking en het aantal bloemen van bosanemoon in begraasde gebieden. Er is dus zeker voorzichtigheid geboden bij het inzetten van grote grazers in bosrijke gebieden met een rijke voorjaarsflora.

- Ook op lange termijn blijft de invloed van begrazing op bosflora onzeker, maar indirecte factoren zoals bodemverdichting spelen hierin eveneens mee. Daarom is het belangrijk om een evenwicht te vinden tussen de positieve en negatieve effecten van begrazing van historische bossen. Een lage tot gematigde graasdruk ($<0,25 \text{ AU ha}^{-1} \text{ j}^{-1}$) in mozaïeklandschap met een groot aandeel grasland strekt tot aanbeveling. Tijdelijke uitsluiting van begrazing uit gevoelige gebieden doet de hoeveelheid schade door begrazing afnemen en kan de kans op herstel na begrazing of vertrappeling vergroten. Seizoensbegrazing kan het verlies van wintergroene soorten tegengaan. Ook het permanent uitrasteren van kwetsbare zones, zoals in Bos 't Ename gedaan is, is een goede optie wanneer er onvoldoende zekerheid is over de te verwachten effecten van begrazing.

In **hoofdstuk 7** – Begrazingsmodellen – wordt aan de hand van twee voorbeelden geïllustreerd hoe ecologische modellen kunnen gebruikt worden om lange termijnontwikkelingen in begraasde ecosystemen met bos te begrijpen en te voorspellen. In een derde voorbeeld wordt aan de hand van een draagkrachtmodel de maximale graasdruk berekend. De drie benaderingen kunnen inzicht leveren over op welke manier en hoeveel grazers in een gebied kunnen leven en welke impact ze (zullen) hebben op de ontwikkeling van het landschap en de vegetatie. Dit hoofdstuk moet gezien worden als een eerste verkenning en aanzet om ook voor Vlaanderen relevante modellen op te stellen die kunnen gebruikt worden voor onderzoek en beheerstoeppingen.

- In het model FORGRA ligt de nadruk op een beschrijving van de populatiedynamiek in de boompopulatie, die de bossamenstelling op termijn bepaalt, in combinatie met de effecten van grote herbivoren op de bosverjonging.

- PATUMOD modelleert veranderingen in de vegetatie van sylvo-pastorale systemen door holistische entiteiten en mechanische processen op het gemeenschapsniveau te combineren.

- In het draagkrachtmodel van Ebrahimi (2007) wordt aan de hand van zowel de terreinkenmerken (voedselaanbod, kwaliteit, toegankelijkheid,...) als de voedingsbehoeften van de dieren, de optimale populatiedichtheid bepaald die een bepaald gebied op een duurzame manier kan dragen.

- Belangrijke conclusies uit de scenario-analyses zijn dat ook lage graasdrukken een belangrijke invloed hebben op de bosverjonging. Lage dichtheden van hoefdieren kunnen daardoor de ontwikkeling van het bos in een richting sturen die anders is vergeleken met een situatie waar hoefdieren zijn uitgesloten (FORGRA). In PATUMOD bleek dat, afhankelijk van de uitgangssituatie, kleine verschillen in graasdruk op langere termijn ook verschillende evenwichtssituaties kunnen doen ontstaan, waarbij meer open dan wel gesloten bosweidesystemen zich ontwikkelen.

- Het hier beschreven draagkrachtmodel is meer generiek toepasbaar, maar heeft een ander doel. Het is een instrument dat de beheerder inzicht levert in het aantal dieren dat maximaal in een gebied kan leven. Het model zou moeten uitgebreid worden met een extra module, die juist op basis hiervan de draagkracht (aantal dieren) bepaalt. Dit moeten dan ook doelstellingen zijn die te maken hebben met bv. bosuitbreiding of de ontwikkeling van bosweiden.

Hoofdstuk 8 geeft de algemene conclusies van het rapport weer.

Aanbevelingen voor beheer

Initiële vestiging bevorderen

In begraasde, open ecosystemen bestaat er een tegenstrijdige relatie tussen het kiemen en ontluiken van zaailingen enerzijds en het overleven en groeien ervan anderzijds. Kieming, ontluiken en vroege groei in het daaropvolgende levensstadium, wordt bevorderd in korte, ijle vegetatietypes, die het resultaat kunnen zijn van vroege successiestadia (bv. op voormalige akkers), begrazing (bv. door grote herbivoren) of verstoring (bv. vertrappeling). Daaropvolgende overleving en groei van zaailingen wordt echter sterk beperkt in deze vegetatietypes in begraasde ecosystemen. De vegetatiestructuur waarin de kieming en ontluiking plaatsvinden, is cruciaal omdat de overleving in het eerste jaar hierdoor sterk beïnvloed wordt.

- Een gematigde graasdruk is nodig als compromis: initiële graasdruk: 0,3-0,5 dieren/ha/jaar; later te evalueren

De aanwezigheid van microsites voor ontluikende zaailingen is van groot belang is. De vorming van microsites wordt bevorderd door grote grazers en de interactie van grazers en natuurlijke verstoringvormen.

- natuurlijke processen proberen te herstellen samen met begrazing

De hierboven vermelde processen vertegenwoordigen samen met het aanbod aan zaden van bomen uit latere successiestadia een serie bottlenecks bij de rekrutering van houtige soorten in begraasde systemen. Bovendien zijn de onderliggende mechanismen werkzaam op het niveau van het landschap én op het niveau van een individuele vegetatiepatch.

- kansrijke situaties uitkiezen, rekening houden met zaadbomen

Vestigingspatroon van bomen en struiken op middellange termijn

- Safe sites gevormd onder extensieve begrazing zijn essentieel voor de overleving en groei van smakelijke houtige soorten. Ook ruigtevegetaties spelen een tijdelijke rol als safe site, omdat de overleving en groei van houtige soorten er tot op een zeker niveau (ongeveer tot de hoogte van de ruigtes zelf) sterk bevorderd wordt.

- Initiële timegaps (= tijdelijke uitsluiting van begrazing) bevorderen en versnellen het regeneratieproces. Deze timegaps zijn minimum 2 jaar lang.

De directe invloed van het graaspatroon van grote grazers op de nutriëntenconcentraties in de bodem is beperkt. Grote grazers zijn in staat om door hun selectieve graasgedrag en habitatgebruik stikstof te herverdelen in het terrein. Daarbij treedt er een netto-transport op van grasland naar bos. Dit transport is steeds vrij klein, zeker in vergelijking met atmosferische stikstofdepositie.

- Er zijn weinig argumenten om in voedselrijke systemen het opgang komen van regeneratie te verwachten als gevolg van nutriëntenverplaatsing door grote grazers. Het systeem van nutriëntendepletie als trigger voor bosontwikkeling (Bokdam, 2003) lijkt dus in voedselrijke systemen niet te werken.

Effecten op het bos

De kritische lasten voor stikstof in gevoelige (bos)vegetaties zullen op het niveau van percelen of gebieden niet overschreden worden door stikstoftransport veroorzaakt door geïntroduceerde grazers. De hoeveelheid stikstof die door grote grazers verplaatst wordt is klein in vergelijking met de atmosferische stikstofdepositie in het gebied.

- Er zijn geen argumenten gerelateerd aan nutriëntentransport om bossen niet in een begrazingsblok onder te brengen als het bos een substantieel deel uitmaakt van dit blok (minimum: $\pm 25\%$)

De effecten van begrazing het bos zijn vrij evenwel groot:

- Vier jaar jaarrond begrazing in bossen heeft een aanzienlijke invloed op de groei van houtige zaailingen en jonge bomen; hun aantallen werden echter niet beïnvloed. Jaarrondbegrazing met runderen is een effectieve maatregel om woekerende braamstruwelen op te ruimen of onder controle te houden: na 4 jaar begrazing blijkt de bedekking met braam voor de helft teruggedrongen. Er werden ook negatieve effecten op bosflora waargenomen door vraat en vertrappeling

- Tijdelijke onderbrekingen in het graasbeheer zijn aan te bevelen om verjonging en regeneratie van bosflora mogelijk te maken.

Lange termijneffecten

- Gezien de geringe ervaring in binnen- en buitenland is onze voornaamste conclusie dat het voor het graasbeheer van de Vlaamse natuurgebieden en Erkende natuurreservaten een enorme hulp zou zijn, als er een relatief eenvoudig model zou bestaan dat de effecten van begrazing op de vegetatie- en bosontwikkeling op langere termijn kan beschrijven aan de hand van scenario's. De inzichten opgedaan in de voorbije jaren, waarover hier en in Van Uytvanck & Decler (2006) werd gerapporteerd, kunnen hiervoor samen met de methodieken van de modelstudies een basis vormen.

English abstract

Woodland regeneration under grazed conditions is a complex and difficult to predict process. However, low intensity grazing with large herbivores is increasingly used to steer the development of mosaic landscapes and woodland expansion on former agricultural land.

Seedling emergence and grazing

Tree establishment in grazed vegetation mosaics faces a series of early bottlenecks, including seed dispersal, germination, seedling emergence, survival and growth. In a field experiment, we studied seedling emergence of *Fraxinus excelsior* and *Quercus robur* in five different vegetation types (grazed and ungrazed): grassland, ruderal pioneers, soft rush tussocks, tall sedges and bramble scrub. In a simulation experiment, we studied the interaction effects of pre-emergence flooding, trampling and grazing of grassland vegetation on the emergence and early growth of the same species.

Seedling emergence was enhanced in low or sparsely vegetated swards. In general, grazing of surrounding vegetation and the interaction of flooding and trampling enhanced emergence. Early growth of emerged seedlings was positively influenced by clipping surrounding vegetation. We discuss the results in the framework of natural disturbances, altered competition and the discordant relationship between seedling emergence and seedling growth and survival during the establishment process in grazed landscapes.

Woodland regeneration patterns and grazing

We studied the establishment and growth pattern of woody species on former agricultural land. Sapling frequencies were 2-3 times higher in tall herb and scrub patches compared to grassland. Only the spiny *Crataegus monogyna* established in higher frequencies in grassland plots. In floodplains, we found 2-3 times more established woody saplings in wet tall herb plots, compared to moist and wet grassland plots and moist tall herb plots. Browsing reduced sapling height in grassland and tall herb. Only in scrub patches in grassland and tall herb patches on former arable land, did average height (± 2.5 m) reach above the browse-line. Initial time gaps (2 years) before grazing reduced mortality and enhanced growth significantly. Grazing pressure needs to be low ($< \pm 0.5$ AU ha⁻¹y⁻¹) to allow outgrowth of established saplings but it was not determining the pattern. Distance to seed trees did have an impact on sapling number, but finally vegetation structure determined the pattern after 10-15 years. Our findings show that tree establishment occurs in spatial association with scrub and tall herb patches that offer protection against browsing. Fast growing spiny shrubs like *Rubus* sp. offer protection for palatable saplings, allowing establishment and growing out beyond the browse-line. Alternatively, increased establishment occurs in wet tall herb patches, where soil disturbance by moderate trampling favours germination and emergence and, subsequently, saplings are protected at least temporarily against browsing by unpalatable tall herbs. It is argued that non-continuous management measures have to be used to allow more natural vegetation dynamics.

Grazing impact in forest ground flora and bramble scrub

We further investigated whether grazing management with large herbivores is appropriate to reduce expanding bramble (*Rubus* sp.) in an ancient forest in Flanders (N. Belgium). We further studied interaction effects of four years (all year-round) grazing and *Rubus* cover on the presence, cover, and flowering of five forest ground flora species (palatable: *Anemone nemorosa* and *Primula elatior*; unpalatable: *Hyacinthoides non-scripta*, *Vinca minor* and *Hedera helix*). We collected data on eight transects and in 412 plots in adjacent grazed and ungrazed forest and used baseline datasets of 1996 and 2002 in the same area (i.e. before grazing). In a field experiment, we simulated grazing (by clipping) and trampling (by pressing a weight) in eight homogeneous *A. nemorosa* vegetation stands.

Large *Rubus* thickets had a clear negative impact on cover and flowering of *A. nemorosa* due to competition for light. Four years of cattle grazing reduced bramble cover by more than 50%, but then the limiting factor for *A. nemorosa* cover and flowering shifted to trampling damage. We also found lower cover and flowering of *H. non-scripta* in grazed plots, as a consequence of direct grazing. The evergreen species *V. minor* and *H. helix* totally disappeared from the grazed forest. Simulated once-only effects of grazing and trampling had a small and short term negative impact on cover of *A. nemorosa*, but flowering was strongly reduced. Grazing reduced biomass with 25-30

% in the following years. Year-round grazing with large herbivores is an appropriate measure for bramble control in forests, but negative effects on ground flora are possible if grazing pressure is high. A low or moderate grazing pressure (< 0.25 animal units $\text{ha}^{-1}\text{y}^{-1}$) should be maintained in landscape mosaics with grassland and forest; or intermittent periods of non-grazing should be provided to maintain forest ground flora diversity.

Nitrogen redistribution by large herbivores

In a mosaic landscape in N-Belgium (W-Europe), consisting of forest, grassland and wooded pasture on former agricultural land, we assessed nitrogen redistribution by introduced free-ranging cattle (± 0.2 animal units $\text{ha}^{-1}\text{y}^{-1}$) among these habitats. The aim was to assess the possibilities to restore nutrient-poor conditions by depletion (for conservation purposes) or the risk of eutrophication of vulnerable habitats in a predominantly nutrient-rich landscape.

We used nitrogen content of different diet classes, habitat use, foraging and defecation behavior, weight gain and nitrogen losses in the actual situation to explore four different habitat proportion scenarios and two different foraging strategies to calculate net nitrogen offtake per habitat. An atmospheric deposition of $30 \text{ kg N ha}^{-1}\text{y}^{-1}$ with varying interception factors according to the habitat types, was included in an integrated nitrogen balance.

In all scenarios we found a net nitrogen transport from grassland and wooded pasture to forest habitat. We found that nitrogen redistribution strongly depends on habitat proportion. Nitrogen offtake can be high in the preferred grassland habitat, given its proportion is small. Depletion is only to be expected at excretion free areas and probably is of minor importance as a trigger for the establishment of woody species. In general, nitrogen transported by cattle was much lower than input by atmospheric deposition, but grazing can compensate for high N inputs in excretion free areas and maintain mesic to nutrient-rich grassland types that support critical nitrogen loads of $20\text{--}25 \text{ kg N ha}^{-1}\text{y}^{-1}$. In none of the scenarios, critical nitrogen loads to vulnerable forest ground vegetation were exceeded as a result of N transport by cattle.

Models to predict long term woodland regeneration in a grazed environment

We discuss two published studies and propose a “model under construction” to explore the possibilities of the use of models in nature and forest management.

Inhoudstafel

DANKWOORD	3
SAMENVATTING	5
AANBEVELINGEN VOOR BEHEER	11
ENGLISH ABSTRACT	13
INHOUDSTAFEL	15
1. SITUERING VAN HET ONDERZOEK	21
1.1. Achtergronden en recente inzichten.....	21
1.1.1. Beheervisie openbare bossen.....	21
1.1.2. Bosuitbreiding en -ontwikkeling en “schuivende mozaïeken”.....	21
1.2. Onderzoeksvragen en Doelstellingen	22
1.2.1. Deelvragen	23
1.2.2. Wetenschappelijke doelstellingen	25
1.2.3. Doelstellingen inzake beleidstoepassingen	25
2. METHODIEK	27
2.1. Vestiging van houtige soorten.....	27
2.2. Definitieve doorgroei van bomen en struiken in begraasde terreinen ...	27
2.3. Nutriëntentransport	27
2.4. Effecten van bosbegrazing en vegetatiestructuur op de verjonging in bos	28
2.5. Literatuuronderzoek begrazingsmodellen	29
3. VESTIGING VAN HOUTIGE SOORTEN: ONTLUIKEN VAN ZAAILINGEN I.F.V. VEGETATIESTRUCTUUR, BEGRAZING EN NATUURLIJKE VERSTORINGSVORMEN.	31
3.1. Vraagstelling	31
3.2. Methodiek	31
3.2.1. De rol van het vegetatiestructuurtype	32
3.2.1.1. Proefopzet	32
3.2.1.2. Metingen	32
3.2.1.3. Dataverwerking	33
3.2.2. De invloed van diverse natuurlijke verstoringvormen	33
3.2.2.1. Proefopzet	33
3.2.2.2. Metingen	34

3.2.2.3. Dataverwerking	35
3.3. Resultaten	35
3.3.1. De rol van vegetatiestructuur en begrazing op het ontluiken van gewone es en zomereik.....	35
3.3.2. Invloed van natuurlijke verstoringsvormen	36
3.4. Bespreking van de resultaten	39
3.5. Conclusies	40
 4. VESTIGINGSPATRONEN VAN HOUTIGE SOORTEN IN BEGRAASDE TERREINEN	 41
4.1. Vraagstelling	41
4.1.1. Link met voorgaand onderzoek	41
4.1.2. Huidig Onderzoek	41
4.2. Methodiek	42
4.2.1. Definitieve doorgroei van houtige soorten; de rol van initiële timegaps (vragen 1 en 2).....	42
4.2.1.1. Studieterreinen en modelsoorten	42
4.2.1.2. Proefopzet	42
4.2.1.3. Metingen	43
4.2.1.4. Dataverwerking.....	44
4.2.2. Doorgroeimogelijkheden van houtige soorten in voormalige akkers (deelvragen 1, 3 & 4).....	44
4.2.2.1. Onderzoeksopzet	44
4.2.2.2. Metingen	45
4.2.2.3. Dataverwerking.....	45
4.3. Resultaten	46
4.3.1. Definitieve doorgroei van houtige soorten; de rol van initiële timegaps	46
4.3.1.1. Mortaliteit.....	46
4.3.1.2. Groei	48
4.3.1.3. Time gaps	49
4.3.2. Doorgroeimogelijkheden van houtige soorten in voormalige akkers (deelvragen 1, 3 & 4).....	51
4.3.2.1. Stamaltotalen: alle zaailingen en jonge bomen	51
4.3.2.2. Doorgroei van houtige soorten in begraasde plots	52
4.3.2.3. Vergelijking van het stamtal, hoogte, diameter (op 0,5 m) en groeivorm in begraasde vs. onbegraasde plots.	53
4.3.2.4. Welke soorten kunnen doorgroeien?.....	56
4.4. Bespreking van de Resultaten	58
4.4.1. Time Gaps	58
4.4.2. Vestigingspatroon	58
4.4.3. Doorgroeimogelijkheden voor houtige soorten in akkers	59
4.4.3.1. Hoogte en diameter	59
4.4.3.2. Vertakking.....	60
4.4.3.3. Vraatsporen.....	60
4.5. Conclusies	61
4.5.1. Safe sites en time gaps.....	61
4.5.2. Doorgroeimogelijkheden van houtige soorten in voormalige akkers	61

5. NUTRIËNTENTRANSPORT EN - DEPLETIE IN EEN BEGRAASD MOZAÏEKLANDSCHAP	63
5.1. De rol van het graaspatroon: verkennend onderzoek	63
5.1.1. Vraagstelling	63
5.1.2. Methodiek	63
5.1.2.1. Proefopzet	63
5.1.2.1.1. Paden	63
5.1.2.1.2. Rustplaatsen	64
5.1.2.1.3. Verschillen tussen exclosures en 3 jaar begraasd bos	64
5.1.2.2. Bodemanalyses	64
5.1.2.3. Dataverwerking	65
5.1.3. Resultaten	65
5.1.3.1. Paden	65
5.1.3.2. Rustplaatsen	67
5.1.3.3. Vergelijking begraasd - onbegraasd terrein	67
5.2. Impact van mest van grote grazers op de beschikbaarheid van nutriënten in grasland- en bosbodems	69
5.2.1. Vraagstelling	69
5.2.2. Methodiek	70
5.2.2.1. Proefopzet	70
5.2.2.2. Dataverwerking	71
5.2.3. Resultaten	71
5.3. Opstellen van een stikstofbalans in een voedselrijke mozaïekvegetaties: scenario's voor variërende habitatproporties.	74
5.3.1. Vraagstelling	74
5.3.2. Methodiek	74
5.3.2.1. Habitatgebruik, graasgedrag en graastijden	74
5.3.2.2. Voedselkwaliteit van verschillende vegetatietypes	75
5.3.2.3. Opbouw van de stikstofbalans	75
5.3.2.3.1. Netto opname van nutriënten door begrazing	75
5.3.2.3.2. Verdeling van nutriënten over het terrein	77
5.3.2.3.3. Habitat-proportie scenario's	77
5.3.2.3.4. Geïntegreerde nutriëntenbalans	78
5.3.3. Resultaten	78
5.3.3.1. Dieetkeuze en dieetsamenstelling	78
5.3.3.2. Geïntegreerde nutriëntenbalans	80
5.4. Bespreking van de resultaten	82
5.4.1. De rol van het graaspatroon	82
5.4.1.1. Paden en rustplaatsen	82
5.4.1.2. Vergelijking begraasd vs. onbegraasd terrein	83
5.4.1.3. Vergelijking bos - grasland	84
5.4.2. Directe beïnvloeding door mest	84
5.4.3. Stikstofbalans in een voedselrijke begraasde mozaïekvegetatie	85
5.4.3.1. Depletie door stikstoftransport door grote grazers	85
5.4.3.2. Kritische lasten voor kwetsbare vegetatietypen en N-transport door grote grazers	86
5.5. Conclusies	87
5.5.1. Rol van het graaspatroon in de verdeling van nutriënten	87
5.5.2. Impact van mest op de nutriëntenbeschikbaarheid in de bodem	87
5.5.3. Geïntegreerde nutriëntenbalans	88

6. BOSBEGRAZING: EFFECTEN VAN BEGRAZING OP VERJONGING EN VEGETATIE	89
6.1. Vraagstelling	89
6.2. Methodiek	90
6.2.1. Begrazingseffecten op natuurlijke verjonging, het voorkomen van braamstuwelen en voorjaarsflora	90
6.2.1.1. Onderzoekopzet	90
6.2.1.2. Dataverwerking	92
6.2.2. Effecten van gesimuleerde begrazing en vertrappeling op bosanemoonvegetaties	92
6.2.2.1. Proefopzet	92
6.2.2.2. Dataverwerking	93
6.3. Resultaten	93
6.3.1. Bosverjonging	93
6.3.1.1. Totale aantallen houtige soorten	93
6.3.1.2. Rol van bostype en begrazing op het voorkomen van verschillende houtige soorten	94
6.3.1.3. Hoogte en diameterklassen van zaailingen	96
6.3.1.4. Vraatsporen	97
6.3.1.5. Effecten van 1 jaar bosbegrazing op juveniele bomen en zaailingen in Bos t' Ename	97
6.3.2. Bosvegetatie: invloed van begrazing op het voorkomen van bramen en voorjaarsflora	97
6.3.2.1. Bedekking en voorkomen van bramen vóór en na vier jaar begrazing (dataset 2002 & 1996-2008)	97
6.3.2.2. Bedekking en voorkomen van bosflora vóór en na vier jaar begrazing (dataset 2002 – 2008)	98
6.3.2.3. Bramen en Bosflora in begraasde en onbegraasde plots (dataset 2008) ..	99
6.3.2.4. De impact van betreding en begrazing op door bosanemoon gedomineerde vegetaties?	101
6.4. Bespreking van de resultaten	102
6.4.1. Effecten van begrazing op de verjonging in het bos	102
6.4.2. Bosflora en Bramen	102
6.5. Conclusies	104
7. BEGRAZINGSMODELLEN	105
7.1. Inleiding	105
7.2.1. Inleiding	106
7.2.1.1. Simulatie van bosdynamiek	106
7.2.1.2. Mogelijkheden en beperkingen	107
7.2.2. Opbouw van het model FORGRA	107
7.2.2.1. Bosontwikkeling	107
7.2.2.2. Voedselaanbod	108
7.2.2.3. Dieet	108
7.2.3. Scenario-analyse	109
7.2.3.1. Voorbeeld 1: zaailingen in zomereikenbos op stuifzand	109
7.2.3.2. Voorbeeld 2: grondvlakverdeling in een Beukenbos op rijkere zandgronden	110
7.2.4. Conclusies	112

7.3. PATUMOD	113
7.3.1. Inleiding: dynamisch modelleren van bosweidesystemen	113
7.3.1.1. Vegetatie van bosweidesystemen	113
7.3.1.2. Phytocoenosen	113
7.3.2. Doelen en verwacht “gedrag” van het model	115
7.3.2.1. Doelen	115
7.3.2.2. Referentie patronen voor het gedrag	115
7.3.3. Opbouw van het model	116
7.3.4. Werking	117
7.3.5. Enkele resultaten van het model	118
7.3.5.1. Evenwichtsituaties	118
7.3.5.2. Scenario analyses	119
7.3.5.3. Ecologische hypothesen	119
7.3.6. Evaluatie	119
7.4. Draagkrachtmodel	120
7.4.1. Inleiding en opzet	120
7.4.2. Opbouw	120
7.4.2.1. Toegankelijkheid van het voedsel	122
7.4.2.2. Fytomassa	123
7.4.2.3. Smakelijkheid of dieetkeuze	123
7.4.2.4. Oogstcoëfficiënt	124
7.4.2.5. Voedselkwaliteit	124
7.4.2.6. Voedselbehoeften van de grazers	125
7.4.2.7. Berekening van de graascapaciteit	125
7.4.3. Applicatie	125
7.4.4. Gevoeligheid van het model	127
7.4.5. Conclusies	130
7.5. Algemene conclusies en toepasbaarheid van ecologische modellen in Vlaanderen	131
8. ALGEMENE CONCLUSIES	133
LITERATUUR	137

1. Situering van het onderzoek

1.1. Achtergronden en recente inzichten

1.1.1. Beheervisie openbare bossen

In de beheervisie voor openbare bossen van de Afdeling Bos & Groen (Buysse *et al.*, 2001), wordt veel aandacht besteed aan het mozaïekcyclusconcept: hierbij zijn alle ontwikkelingsfasen van een bos belangrijk en wordt ook voor een procesgerichte i.p.v. een biotoopgerichte benadering gekozen. Allerlei verstoringsvormen worden hierbij gezien als de basismotor voor een natuurlijke ontwikkelingsdynamiek. De nadruk wordt gelegd op voldoende grote terreinen, waar ruimte is voor een dergelijke dynamiek. Bossen moeten dus gezien worden op het niveau van een boscomplex of op het landschapsniveau: dit betekent dat er vooral naar grote aaneengesloten eenheden bos of bos gecombineerd met andere natuur moet gestreefd worden. In dit opzicht is bosuitbreiding een cruciale factor voor het realiseren van de in de beheervisie voorgestelde doelstellingen. Bij die doelstellingen voor het openbare bos wordt, naast de waardering van de typische bosfuncties (economisch en ecologisch), expliciet het belang erkend van (semi-)permanente open ruimtes (interne en externe), mantels en zomen, lichtminnende planten (incl. houtige soorten), en het behoud of de creatie van zeldzame struweelvegetaties. De hoge natuurwaarden van mozaïeken met de hier vermelde vegetatiestructuren worden vaak geassocieerd met extensief graasbeheer (Bokdam, 1990; Olff *et al.*, 1999; Kruess & Tschardt, 2002). Op langere termijn bieden een aantal van deze vegetatiestructuren ook mogelijkheden voor effectieve bosuitbreiding (Vera, 1997; Olff *et al.*, 1999).

1.1.2. Bosuitbreiding en -ontwikkeling en "schuivende mozaïeken"

Bosuitbreiding zelf wordt zeer summier behandeld in de beheervisie; niettemin zijn de doelstellingen en de mogelijke streefbeelden vrij duidelijk geformuleerd, met o.a. veel aandacht voor open plekken en inheemse boomsoorten. Hoewel begrazing wordt beschouwd als een volwaardig deel van de spontane processen in het bos, wordt dit bij bosuitbreiding niet expliciet overwogen. Begrazing wordt nog steeds vaker met bosdegradatie geassocieerd dan met bosuitbreiding en -ontwikkeling.

Recente inzichten in het natuurbeheer, waarbij gebruik gemaakt wordt van extensieve begrazing met grote grazers, nuanceren dit beeld. Schuivende mozaïeken met verschillende successiestadia in de richting van bos kunnen ontstaan in begraasde terreinen door een combinatie van facilitatie en competitie.

Voor voedselarme gronden werd dit verder uitgewerkt in de "Resource-mediated Successional Grazing Cycle" (RSGC) theorie (Bokdam, 2003). Grote grazers fungeren als drijvende kracht achter successiecycli in de vegetatie. Daarbij vervangen bos/heide, grasland en struweel elkaar in de loop van de tijd. Het proces van ruimtelijke associatie met onsmakelijke en/of doornige planten laat toe dat ook smakelijke planten (waaronder een hele serie loofbomen) zich toch kunnen vestigen en overleven in begraasde terreinen (associatieve resistentie). Begrazing veroorzaakt bovendien verschuivingen in de beschikbaarheid van voedingsstoffen voor planten, waardoor nieuwe successiestadia (met onsmakelijke soorten op voedselarmere geworden terreinen) kunnen ontwikkelen. De graascycli zoals de RSGC theorie ze beschrijft, bieden een nieuwe mechanistische verklaring voor cyclische vegetatiesuccessie en mozaïekontwikkeling in begraasde landschappen. Dit werd recent voor voedselarme terreinen getest (Bokdam, 2003). Onderzoek in het veld bevestigde de veronderstelling dat de belangrijke stadia in de vegetatiesuccessie konden ontstaan onder begrazing, zij het dat grazers niet in staat bleken te zijn grote bomen te doden, noch om gaten in het kronendak te maken. Hiervoor bleken sterfte door ouderdom en windworp veel belangrijker. De overige stadia (struwelen, struwelen met boomopslag) die te maken hebben met de ontwikkeling van bos op plekken waar geen bos is/was zijn in het licht van bosuitbreiding zeer belangrijk.

Kunnen deze inzichten een toepassing hebben in Vlaanderen? Onderzoek naar alternatieve mogelijkheden voor bosuitbreiding (zoals onder begrazing) en de ev. meerwaarden die dit oplevert voor de biodiversiteit moet gezien worden in het kader van de beheervisie voor openbare bossen

en de 10000 ha ecologische bosuitbreiding zoals voorzien in het Ruimtelijk Structuurplan Vlaanderen.

Baeté & Vandekerckhove (2001) formuleerden op basis van uitgebreid literatuuronderzoek criteria voor de wenselijkheid van begrazing in de bossfeer. Naast begrazing *in* het bos, worden hier ook enkele mogelijke doelstellingen (streefbeelden) beschreven die in relatie kunnen staan met bosuitbreiding. Dit zijn het halfnatuurlijk boslandschap met een groot aandeel gesloten loofbos en het halfopen boslandschap.

Gezien het overgrote aandeel voedselrijke gronden (van nature of door hoge bemesting onder voormalig landbouwgebruik) dat momenteel voor de uitbreiding van bossen of natuurgebieden beschikbaar komt, is het onderzoek naar bosuitbreiding op dergelijke gronden voor Vlaanderen het meest relevant. Gezien het belang van de voedselrijkdom (of juist voedselschaarste) van de bodem voor het functioneren van de RSGC, is het niet vanzelfsprekend dat deze theorie ook opgaat voor voedselrijke gronden.

Recent onderzoek naar extensieve begrazing op voedselrijke gronden is net vaak gericht op het beheer en/of het behoud van open landschappen of biotopen (Vulink, 2001). Lopend onderzoek naar bosuitbreiding onder begrazing focust op de initiële fasen van bosvorming (vestiging en overleving van kiemplanten en jonge bomen in verschillende vegetatiestructuren (Jan Van Uytvanck et al., 2008a). Experimenteel onderzoek, dat onderbouwing geeft aan de wijze waarop begraasde boslandschappen op voedselrijke gronden ontstaan, ontbreekt voorlopig. Naast de associatie met doornstruwelen op voedselarm geworden terreinen (cf. RSGC) lijken in voedselrijke landschappen ook andere vegetatietypen te kunnen fungeren als safe site (b.v. vochtige ruigtes en braamstruwelen).

Het inzicht in het functioneren van dergelijke landschappen (i.c. de dynamische Nederlandse uiterwaarden en alluviale riviervalleien (Olff *et al.*, 1999; Bakker *et al.*, 2004) is vnl. theoretisch en gebaseerd op observaties en steunt net als de RSGC op de interactie van associatieve resistentie, associatieve smakelijkheid en competitie, waarbij de indirecte effecten van planten op elkaar via grote grazers verlopen. Verschillende vormen van verstoring, eerder dan nutriëntentransport of lokale verschraling, zouden op voedselrijkere bodems de aanzet vormen tot nieuwe ontwikkelingsstadia in (uniforme) graslandvegetaties

1.2. Onderzoeksvragen en Doelstellingen

In Fig. 1.1 wordt een overzicht gegeven van de verschillende fasen in bosontwikkeling en – uitbreiding onder graasbeheer, de verschillende (globale) onderzoeksmethoden, de te verwerven inzichten en de praktische toepassingen hiervan.

Hoewel extensieve begrazing bij het beheer van natuur- en bosgebieden een vaak (en steeds meer) gebruikte maatregel is, is er een frappant gebrek aan inzicht in de interactie van de diverse processen die met begrazing gerelateerd zijn. Dit inzicht is nochtans onontbeerlijk wanneer in het kader van ecologisch bosbeheer of effectieve bosuitbreiding doelstellingen worden geformuleerd, die een gewenst patroon (van vegetatie- of bosontwikkeling) beschrijven. De huidige kennis is zeer vaak anekdotisch en heeft weinig generaliserende of voorspellende waarde.

In dit onderzoek focust de wetenschappelijke kennisontwikkeling zich op de initiële fasen van bosontwikkeling, met name op de kiemings- en vestigingsmogelijkheden van houtige soorten en op de overlevingskansen in de juveniele fase van deze soorten. Kennis en inzicht op ontwikkeling in de latere fasen steunt vnl. op de hoger genoemde waarnemingen. Het grote kennishiaat situeert zich in de fase van bosontwikkeling na vestiging, meer bepaald: welke processen bepalen in interactie met begrazing de richting die de bosontwikkeling uitgaat (zowel wat betreft structuur als soortensamenstelling). Hiervoor moet een modelmatige, voorspellende aanpak worden aangewend.

In het hier gepresenteerde onderzoeksvoorstel wordt het verwerven van inzicht en kennis beoogd in een aantal aan elkaar gerelateerde processen die bepalend zijn voor bosontwikkeling in begraasde ecosystemen, waarbij ook voormalige landbouwgronden geïntegreerd worden. Deze processen worden vertaald naar een 5-tal deelvragen (zie verder).

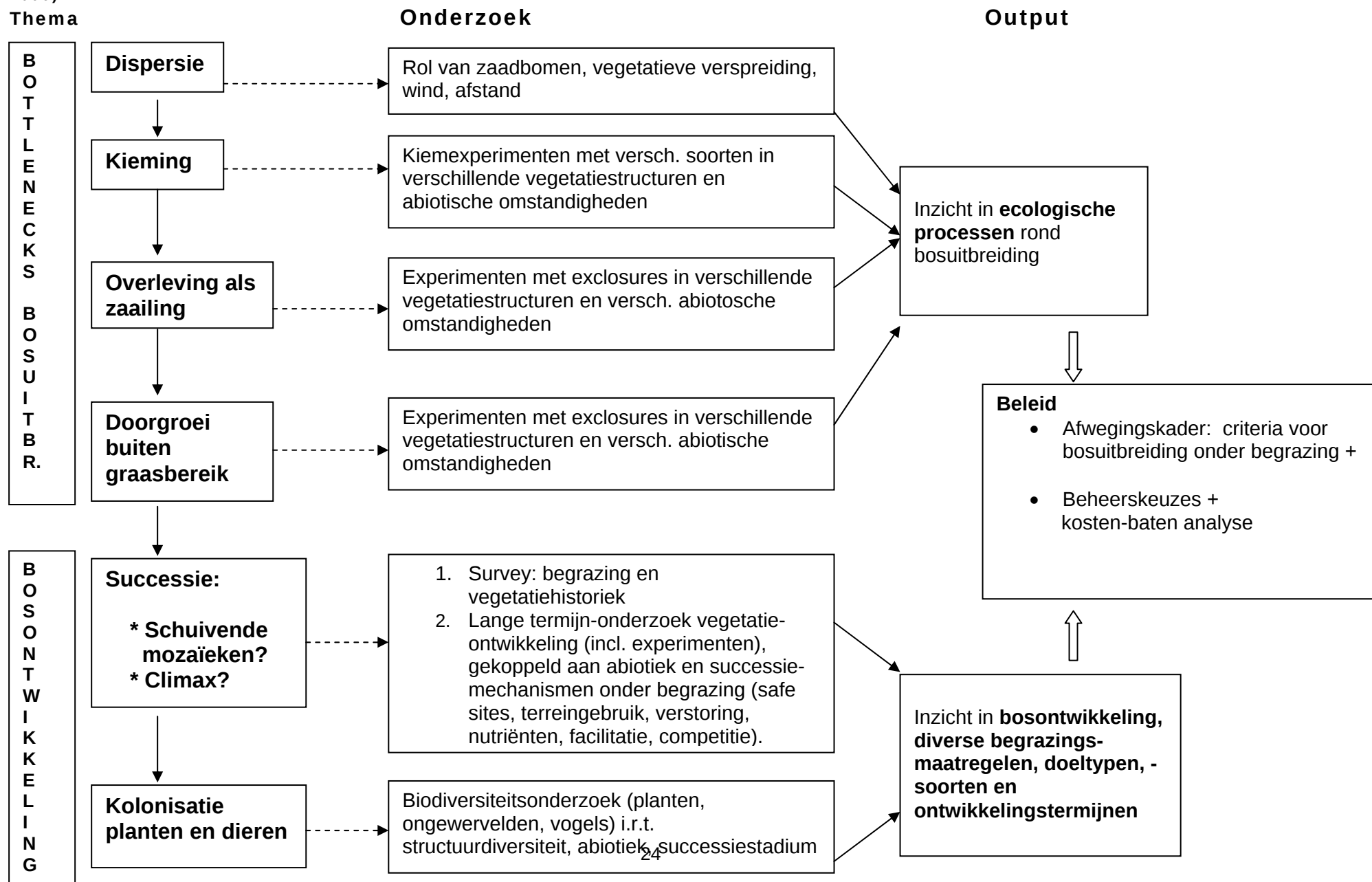
Het hier voorgestelde onderzoek vertrekt vanuit recent verworven kennis inzake de initiële ontwikkelingsfasen in begraasde, vnl. voedselrijke terreinen in Vlaanderen (deelvragen 1a en 5), maar probeert via de noodzakelijke nieuwe vragen (1b, 2, 3 en 4) de hiaten op te vullen, waardoor een kader gecreëerd wordt dat inzicht biedt in ontwikkelingen op middellange en lange termijn. Deze ontwikkelingslijnen omvatten enerzijds op grote schaal de halfnatuurlijke boslandschappen (van gesloten tot halfopen; al dan niet met schuivende mozaïeken) en anderzijds op kleinere

schaal: min of meer geïsoleerde (multifunctionele) bossen, bosweiden en graslanden met verspreide bomen en struiken. Deze ontwikkelingslijnen en de uit het onderzoek afgeleide evidentie voor hun functioneren en ontstaan (mechanistisch model) vormen een afwegingskader voor het zinvol en doelgericht inzetten van grote grazers in natuur- en bosgebieden (zie Fig. 1.1).

1.2.1. Deelvragen

1. Hoe verloopt de spontane vestiging van struiken en bomen in begraasde, open terreinen?
 - 1a. Welke bottlenecks zijn bepalend voor deze vestiging? Hier wordt meer inzicht beoogd in het drieluik “dispersie-kieming-ontluiken-overleving” (m.a.w. de initiële stadia) in begraasde terreinen.
 - dispersie: rol en afstand van zaadbomen i.r.t diverse mechanismen (wind, zoöchore verspreiding, zaadpredatie);
 - kieming: interactie bodem-vegetatiestructuur-begrazing;
 - overleving: groei en overleving i.r.t. de vegetatiestructuur (associatieve resistentie en associatieve smakelijkheid)
 - 1b. Welke rol spelen diverse natuurlijke verstoringen (overstroming, windval, betreding...) in het terrein als trigger voor vestiging?
2. Hoe verloopt de definitieve doorgroei van bomen en struiken in begraasde terreinen; welke soorten kunnen dit, onder welke omstandigheden (alternerende facilitatie en competitie in veranderende vegetatiestructuren) en in welke mate? Welke vestigingspatronen van houtige soorten zijn er te verwachten in graslanden en akkers?
3. Op welke manier en in welke mate beïnvloedt het aan begrazing gerelateerde nutriëntentransport en/of de versnelde nutriëntencyclus de vestiging van houtige soorten? Is het mechanisme zoals beschreven in de RSCG-theorie van Bokdam ook in voedselrijke terreinen werkzaam.
4. Welke rol speelt begrazing en ev. nutriëntentransport in terreinen waarin ook begraasde bossen aanwezig zijn? Welke gevolgen heeft dit op de bosvegetatie- en de bosontwikkeling? Worden kritische waarden voor nutriëntentoevoer in kwetsbare vegetaties overschreden. Welke rol speelt de uitgangssituatie hierin (aard en proportie van de habitats grasland, voormalige akker, bos, wastine...).
5. Hoe kan de recent verworven kennis van voedselkeuze en -kwaliteit, terrein- en habitatgebruik van grote grazers gerelateerd worden aan de vestigingspatronen van houtige soorten en kan deze kennis gebruikt worden om de vegetatieontwikkeling te voorspellen?

Figuur 1.1: Theoretisch kader bosuitbreiding en -ontwikkeling onder graasbeheer: items behandeld in huidig onderzoek en in Van Uytvanck & Decleer, 2006)



1.2.2. Wetenschappelijke doelstellingen

- Bij het afronden van het onderzoek (na 2 jaar), inzicht in:
 - het functioneren van verschillende vegetatiestructuren als safe site voor houtige soorten en dit over een periode van 4-5 jaar.
 - de vestigingsmogelijkheden voor houtige soorten in diezelfde vegetatiestructuren (dispersie + kieming)
 - de aard (naar structuur en soortensamenstelling) van de onder extensieve begrazing ontstane (bos)landschappen.
 - de mechanismen van bosuitbreiding en -ontwikkeling of het ontstaan van schuivende mozaïeken onder begrazing.
 - de rol van het nutriëntenaanbod en de veranderingen hierin onder begrazing voor bosuitbreiding en -ontwikkeling.
 - de rol van verschillende beheersvormen en -strategieën voor bosuitbreiding en -ontwikkeling.
- Op langere termijn, inzicht in:
 - de mechanismen van successie (bosuitbreiding en -ontwikkeling) en het functioneren van schuivende mozaïeken onder begrazing op voedselrijke gronden.
 - de biodiversiteit (ongewervelden, planten, vogels...) van begraasde boslandschappen.

1.2.3. Doelstellingen inzake beleidstoepassingen

Het onderzoek moet leiden tot een beter inzicht in het functioneren van begraasde boslandschappen.

Meer in detail moet een goede inschatting kunnen gemaakt worden van de te verwachten ontwikkelingen in de vegetatie wanneer verschillende vormen van extensief graasbeheer worden ingeschakeld in functie van bosuitbreiding en -ontwikkeling in van nature voedselrijke terreinen.

Uiteindelijk moeten **beheerskeuzes** kunnen gemaakt worden die inspelen op:

- het verlies aan biodiversiteit, dat zich vnl. de laatste eeuw manifesteerde, in de habitats van het halfnatuurlijk boslandschap met een groot aandeel gesloten loofbos en het halfopen boslandschap (Van Wieren, 1998; WallisDeVries, 1998)
- het behoud en het herstel van zeldzame en bedreigde ecosystemen zoals halfopen riviervalleien met een grote mate van zelfregulatie, rekening houdend met hun vaak complexe maatschappelijke functies.
- de vraag naar (de heden in snel tempo verdwijnende) aantrekkelijke landschappen voor recreatie.

Mogelijke beheerskeuzen die moeten gemaakt worden zijn:

- Welke grazers?
- Welke graasdruk hanteren?
- Tijdelijk verwijderen van grazers of lokale raster?
- Seizoens- of jaarrondbegrazing?
- Beheer van wilde herbivoren (konijn, haas, ree)?
- Bijvoeding? En zo ja, waar?
- Welke oppervlakte?
- Welke habitats meebegrazen?
- Aanvullend (bos)beheer nodig?

De verworven inzichten en ervaring moeten ook gebruikt kunnen worden voor directe ondersteuning bij het opmaken van beheersvisies voor het Agentschap Natuur en Bos en andere terreinbeherende instanties. In concrete dossiers kan begrazingsadvies verstrekt worden of kan een kritische afweging gemaakt worden van de mogelijke beheerskeuzes.

2. Methodiek (aanpak)

In Fig. 1.1 werd een overzicht weergegeven van de wijze waarop de verschillende experimenten die gepland zijn, gekoppeld aan reeds uitgevoerd onderzoek, tot de gewenste wetenschappelijke en beleidsgerichte output zal leiden.

In de volgende paragrafen wordt kort de methodiek geschetst voor de verschillende deelonderzoeken. Per deelvraag wordt de methodiek uitvoeriger behandeld in de verschillende hoofdstukken van dit rapport.

2.1. Vestiging van houtige soorten

Er werden 2 reeksen experimenten opgezet:

- *Een reeks kiemexperimenten met gewone es en zomereik in verschillende vegetatiestructuurtypes.*

Dit is een uitbreiding van de dataset die in de Boelaremeersen werd opgestart (preliminaire resultaten in Van Uytvanck & Decleer, 2006). Er wordt verder gebruik gemaakt van lokale exclosures en begraasde plots in o.m. Rietbeemd, Steenbergbos en Boelaremeersen.

- *Een reeks experimenten met dezelfde soorten (zomereik en gewone es) in graslanden en akkers en onderworpen aan verschillende behandelingen.*

Deze behandelingen zijn: betreding met vertrappeling van de vegetatie en het effect van overstroming. Deze experimenten werden uitgevoerd onder gecontroleerde omstandigheden (proefterreinen Wenduine). Tred en inundatie (en een combinatie van beide) worden gesimuleerd in met gras ingezaaide en onbegroeide plots.

2.2. Definitieve doorgroei van bomen en struiken in begraasde terreinen

- Hiervoor werd gewerkt met de reeds uitgebreide set van 112 plots met transplanten van gewone es en zomereik in diverse vegetatiestructuurtypes (zie Van Uytvanck & Decleer, 2006). Enerzijds werden de begraasde plots verder opgevolgd; anderzijds werd met een parallelle set plots het effect van time gaps in begrazing onderzocht. Hiervoor werden de exclosures uit het hoger vermelde onderzoek verwijderd.
- In verschillende terreinen werd in 2003 en 2004 via een survey-onderzoek jonge bosontwikkeling in kaart gebracht. Voor de bosontwikkeling in akkers werden deze punten in september 2007 opnieuw bemonsterd en vergeleken met de resultaten uit het vorige onderzoek.

2.3. Nutriëntentransport

Dit deelonderzoek werd vnl. uitgevoerd om de mogelijkheid van nutriëntendepletie in voedselrijke terreinen te testen (cf. resource mediated grazing cycle theorie (Bokdam, 2003) in voedselarme terreinen.

Er werd een case study uitgevoerd in het Bos t' Ename. Er werd nagegaan of het graaspatroon van grote herbivoren verschillen oplevert in de totale nutriëntenpools en de nutriëntenbeschikbaarheid van de bodem. Hiertoe werden parallelle reeksen en gradiënten bemonsterd:

- *paden vs. controleplots (bos en grasland).*
- *begraasde plots vs. exclosure plots (bos en grasland).*

- *runderrustplaatsen: in een gradiënt van het veel gebruikte centrum naar de periferie (bos).*

In een tweede luik werd in een experiment met runder- en paardenmest getest welke directe effecten feces hebben op totale nutriëntenpools en nutriëntenbeschikbaarheid van bodems (bos en grasland). Hiervoor werden de effecten bestudeerd in een tijdsreeks van 3 maanden.

In een derde luik wordt a.d.h.v. voormalig onderzoek in Bos t' Ename inzake habitatgebruik, graasgedrag en voedselwaarde van verschillende vegetatietypes (Heens, 2003; Vandenhaute, 2005) en literatuurgevens een stikstofbalans opgemaakt. Deze worden getoetst aan modelresultaten voor stikstofdepositie en aan verschillende scenario's met variërende habitatproporties.

2.4. Effecten van bosbegrazing en vegetatiestructuur op de verjonging in het bos

Voor dit luik werd gebruik gemaakt van de kansen in het Bos t' Ename om begraasde en niet begraasde situaties in gelijkaardige omstandigheden met elkaar te vergelijken.

Als belangrijke te onderzoeken effecten worden onderzocht:

- *invloed van begrazen (vs. niet begrazen) op de ontwikkeling van bramen in het bos.*

Aan de hand van transecten met daarop een groot aantal plots in begraasde en niet begraasde bosdelen van het zelfde type werd de bedekking van bramen ingeschat. De resultaten werden vergeleken met opnamegegevens van voor de start van de begrazing.

- *invloed van begrazen (vs. niet begrazen) op de bosverjonging in het bos.*

De aanpak is tweeledig:

Aan de hand van dezelfde transecten in begraasde en niet begraasde bosdelen van het zelfde type worden zaailingen van alle voorkomende houtige soorten geteld.

Via een steekproef met opmetingen op vaste punten werden in 2006 in begraasd en onbegraasd terrein zaailingen in kaart gebracht (cf. methodiek beschreven in Van Uytvanck & Decler, 2006). De opmetingen werden herhaald in 2007.

- *invloed van begrazen (vs. niet begrazen) op de ontwikkeling van voorjaarsflora (i.c.) bosanemoon.*

Ook hier is de aanpak tweeledig:

Aan de hand van transecten met daarop een groot aantal plots in begraasde en niet begraasde bosdelen van het zelfde type wordt de bedekking geschat, het vraatpatroon vastgesteld en het aantal bloeiende bosanemonen geteld.

Via gerichte veldexperimenten in rijke voorjaarsvegetaties met dominantie van bosanemoon wordt de invloed van begrazing en tred (beide gesimuleerd) onderzocht. Dit onderzoek wordt uitgevoerd in het Hayesbos (Brakel). In 2006 wordt de uitgangssituatie beschreven en wordt de behandeling uitgevoerd. Het effect van de behandeling wordt gemeten in 2007.

2.5. Literatuuronderzoek begrazingsmodellen

Dit deel refereert naar de nood aan inzichten van de ontwikkelingen op lange termijn. De enige manier om dit voor bosonderzoek te doen is door de beschikking te hebben over lange termijnreeksen of door het gebruik van ecologische modellen. Voor begraasde ecosystemen bestaan er geen lange termijnreeksen die afdoende en op een generaliserende manier veranderingen in de vegetatie beschrijven. Met het gebruik van modellen kan dit wel. Nieuwe inzichten kunnen dergelijke modellen voeden. De resultaten uit dit onderzoek kunnen als bouwstenen fungeren voor een nog te ontwikkelen dynamisch begrazingsmodel.

In dit rapport (hoofdstuk 7) worden drie verschillende begrazingsmodellen besproken, die telkens vanuit een andere invalshoek de effecten van begrazing in de tijd beschrijven. Dit deel van het onderzoek dient dan ook als aanzet voor nog te ontwikkelen begrazingsmodellen die toepasbaar zijn in Vlaanderen.

Belangrijke vragen/items zijn hier:

- Welke verhoudingen bos/struweel/ruigte/grasland ontwikkelen zich?
- Blijven open plekken (intern of extern) open of net niet en onder welke omstandigheden gebeurt dit?
- Onder welke omstandigheden ontstaan er nieuwe open plekken?
- Op welke plaatsen treedt struweelvorming op en kan deze fase belangrijk zijn voor verdere bosontwikkeling?
- Is er ook sprake van rechtstreekse bosvorming zonder struweelfase?
- Welke mogelijkheden zijn er voor bosverjonging in het bos zelf?
- Kan bos op lange termijn blijven bestaan? En onder welke graasdruk kan dit?

3. Vestiging van houtige soorten: ontluiken van zaailingen i.f.v. vegetatiestructuur, begrazing en natuurlijke verstoringsvormen.

3.1. Vraagstelling

In begraasde terreinen is de vestiging van houtige soorten vaak problematisch. Een eerste bottleneck is dispersie, een tweede betreft de mogelijkheden tot kieming van zaden en een derde het ontluiken van zaailingen. In de praktijk zijn de laatste twee fenomenen moeilijk te scheiden. Kieming kan wel slagen, maar niet leiden tot het ontluiken van de zaailing omdat de wortelscheut uitdroogt, niet in de bodem kan dringen of omdat er geen voldoende krachtige topscheut kan gevormd worden. Daarom worden in deze studie enkel ontloken zaailingen gebruikt, die naast een succesvolle kieming ook de eerste fase van vestiging hebben doorlopen.

In Van Uytvanck & Decler (2006) werd over de rol van zaadbomen a.d.h.v. een 15-tal proefterreinen reeds uitvoerig gerapporteerd. In dezelfde studie werden enkele preliminaire kiemings/ontluikings-experimenten uitgevoerd op het terrein. De voornaamste conclusies waren dat:

- de bereikbaarheid van terreinen voor windverbreidende soorten geen enkel probleem vormt;
- er voor de soorten met zwaardere zaden, die vaak door dieren verbreid worden, wel degelijk een afstandseffect speelt;
- beide bovenstaande effecten ondergeschikt zijn aan de rol van de vegetatiestructuur in begraasde terreinen. Deze conclusie werd versterkt door de eerste resultaten van de kiemexperimenten met zaden van gewone es en zomereik in diverse vegetatiestructuren, zij het dat er tegenstrijdige effecten waren inzake kieming/ontluiking enerzijds en overleving/groei anderzijds.
- er waarschijnlijk een belangrijke rol is weggelegd voor natuurlijke verstoringsprocessen, gerelateerd aan, of in interactie met begrazing.

Op deze laatste 2 effecten gaan we in dit deel van het onderzoek verder. Concreet stellen we ons de volgende vragen (steeds met zomereik en gewone es als modelsoorten):

1. Welke rol speelt betreding van de vegetatie (tred door grazers) met betrekking tot kiemen/ontluiken? M.a.w.: spelen gaps in de vegetatie als gevolg van tred een rol voor kieming/ontluiken?
2. Welke rol speelt de vegetatiestructuur (vegetatiehoogte) met betrekking tot ontluiken? M.a.w.: in welke omstandigheden ontluiken zaailingen het best? Kortgrazige vegetaties of onbegraasde ruigtes?
3. Welke rol spelen natuurlijke overstromingen van graslanden op het ontluiken van houtige soorten?
4. Welke belangrijke interacties tussen deze natuurlijke verstoringsvormen (grazen, overstromen, betreding) zijn er te verwachten met betrekking tot kiemen/ontluiken?

3.2. Methodiek

We maakten gebruik van twee experimenten, waarin we het ontluiken van zaailingen onder verschillende omstandigheden, gerelateerd aan begrazing en natuurlijke verstoringsvormen onderzochten.

In een eerste experiment, gestart in oktober 2005, werd in het veld de invloed van verschillende vegetatiestructuren, die optreden in begraasde mozaïeken, op de kieming en het ontluiken van bomen in onderzocht.

In het najaar van 2006 werd een 2^{de} experiment opgezet in de proefterreinen in en rond de serres van Wenduine (VLIZ). Er werd gekozen voor een experiment waarin natuurlijke verstoringseffecten gesimuleerd worden in niet begraasde en kortgrazige (geknijpte) graslandvegetaties.

Voor beide experimenten werden zaden van gewone es en zomereik verzameld, afkomstig van enkele bomen in de leemstreek in het zuiden van Oost-Vlaanderen (Oktober 2005 en oktober 2006; 50°46'N; 3°45'E). De zaden werden in een klimaatkamer (Brussel) bewaard op 4°C tot het moment van planten in de eerste weken van november. Enkel gezonde zaden, in het geval van gewone es eigenlijk de vruchten met daarin zaden, werden gebruikt: geen zichtbare vraat of infectiesporen, essenvruchten met voldoende grote zaden (>5 mm). De zaden werden niet uit de vruchten verwijderd omdat dit geen aanzienlijke invloed uitoefent op de kiemsnelheid (lange dormantieperiode) (Gardner 1977).

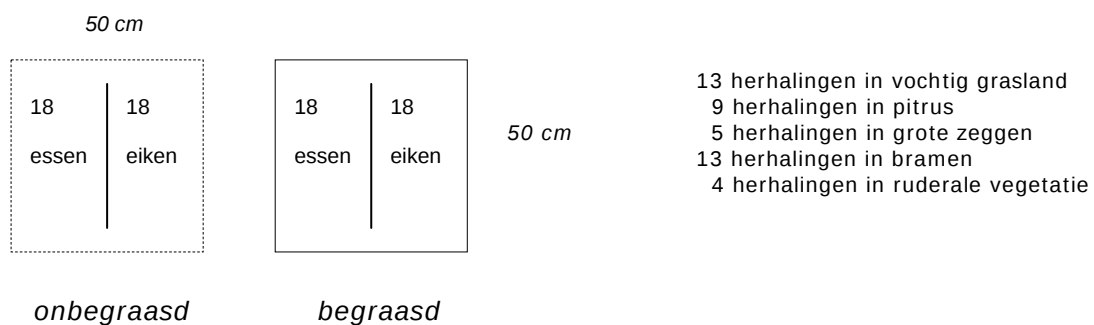
Een ontloken zaailing werd in beide experimenten als dusdanig genoteerd, als hij cotylen had ontwikkeld, een opwaartsgroeiende scheut en op zijn minst één blad.

3.2.1. De rol van het vegetatiestructuurtype

3.2.1.1. Proefopzet

Er werd gebruik gemaakt van de exclosures in de Boelaremeersen, De Rietbeemd en het Steenbergbos om een experiment op te zetten in begraasde en onbegraasde plots in 5 verschillende vegetatiestructuren. Hiervoor werden in totaal 1584 zaden van gewone essen en zomereiken geplant in vochtig grasland, pitrusvegetatie, grote zeggen, braamstruwelen en ruderales vegetaties. De zaden werden in de tweede helft van november 2005 verzameld (alle eikels en essenzaden zijn afkomstig van één boom) en geplant.

Met behulp van een houten grid van 50 x 50 cm werden in exclosures en net daarbuiten plots afgebakend (middenpunt permanent gemarkeerd). In totaal werden op deze manier 88 gepaarde plots ingericht (44 subplots in exclosures; 44 in aanpalend begraasd terrein), waarbij in de ene helft van een subplot 18 eikels en in de andere helft 18 essenzaden in een regelmatig patroon werden geplant (Fig. 3.1). Dit resulteerde in 176 experimentele eenheden. De zaden werden net onder het maaiveld, voorzichtig in de grond gewerkt.



Figuur 3.1: opzet kiemexperiment.

3.2.1.2. Metingen

In april, juni, augustus en september 2006 werden in alle plots de aanwezige kiemplanten geteld. We deden dit opnieuw voor gewone es in 2007. Gegevens betreffende bodemvochtigheid, lichtpenetratie en vegetatiehoogte van alle plots werden gebruikt uit de voorgaande studie (Van Uytvanck & Declerck 2006). Voor een bepaald vegetatietype zijn in begraasde plots de vegetatiehoogtes steeds lager dan in de onbegraasde plots; lichtpenetratie is steeds hoger in de begaasde plots (zie Tabel 3.1).

Tabel 3.1. Veldexperiment: aantal plots per vegetatietype met gemiddelde vegetatiehoogte, lichtpenetratie en bodemvochtigheid; BM = Boelaremeersen; RB = Rietbeemd; SB = Steenbergbos.

	aantal plots			vegetatiehoogte (cm)		lichtpenetratie (%)		bodemvochtigh. (Ellenberg getal)
	BM	RB	SB	onbegraasd	begraasd	onbegraasd	begraasd	
grasland	5	4	4	54.6 (± 19.0)	21.9 (± 9.94)	84.0 (± 18.0)	89.9 (± 14.5)	6.3 (± 0.2)
ruderaal pioniersveg.	-	-	4	66.2 (± 1.4)	15.8 (± 4.6)	73.3 (± 29.6)	83.7 (± 20.5)	5.1 (± 0.3)
pitrus (<i>Juncus</i>)	5	4	-	92.2 (± 11.6)	74.1 (± 13.1)	58.1 (± 21.2)	72.6 (± 18.0)	7.0 (± 0.1)
grote zeggen (<i>Carex</i>)	5	-	-	97.2 (± 16.9)	71.3 (± 18.4)	25.8 (± 16.0)	53.8 (± 17.0)	8.8 (± 0.1)
braam (<i>Rubus</i>)	5	4	4	87.4 (± 26.6)	79.6 (± 16.6)	21.5 (± 23.9)	22.1 (± 22.5)	6.4 (± 0.3)

3.2.1.3. Dataverwerking

We gebruikten gemengde lineaire modellen (SAS 9.1, proc glimmix) voor de verwerking van de data (percentages ontloken zaailingen). Omdat voor beide soorten de kiemsnelheid sterk varieert, werden de uiteindelijke aantallen ontloken zaailingen verwerkt: d.w.z. na de laatste observaties in september (10 maanden na planten voor zomereik; 22 maanden na planten voor gewone es). De responsvariabele (percentage ontloken zaailingen) werd logit getransformeerd. Vegetatiestructuur, soort en begrazing werden als onafhankelijke variabelen in de analyse gebracht; gebied en plot als random factor (plot genest in vegetatietype). AIC- waarden werden gebruikt om modellen te vereenvoudigen (backward procedure). We gebruikten post hoc Tukey-testen om onderlinge verschillen tussen groepen (controle en behandelingen) te testen op statistische significantie.

3.2.2. De invloed van diverse natuurlijke verstoringsvormen

3.2.2.1. Proefopzet

144 proefbakjes (40cm x 42cm) werden in oktober 2006 gevuld met potgrond en ingezaaid met een grasmengsel (commercieel weidemengsel). Hierdoor kon nog voor de winter een gesloten grasmat verkregen worden (Fig. 3.2).



Figuur 3.2: Voorbereiding van de zaaibedden in de serre

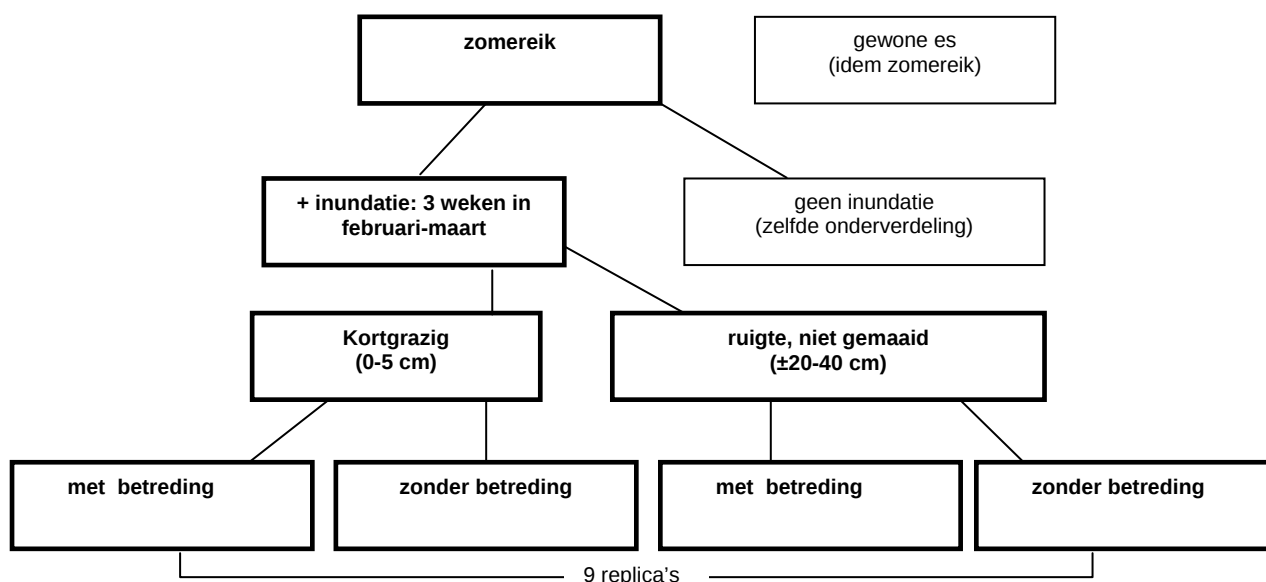
In elk proefbakje werden, in november 2006, 36 zaden van gewone es of zomereik geplant. In totaal werden hiervoor 5184 zaden gebruikt. De 144 proefbakjes (= experimentele eenheden) bleven in de serre tot februari 2007.

De verstoringfactoren werden gesimuleerd in februari, na het overbrengen van de proefbakjes in open lucht.

De proefbakjes werden geordend in 2 x 9 blokken (= replica's), met 4 factoren (soort: gewone es of zomereik), inundatie (of niet), knippen van de zaaibedvegetatie (of niet) en betreding (of niet) (Fig. 3.3).

- Knippen van de zaaibedvegetatie (= gesimuleerde begrazing):
hiervoor werd grasmat kort (tot 0-5 cm) gehouden; controle = ongemaaide plots met ruigtevegetatie (hoogte $29,4 \pm 12,8$ cm), waarin ook platgevallen grassen en in 2008 ook strooiselvorming optrad. Deze behandeling werd gestart in december (vóór inundatie).
- Inundatie:
de helft van de plots werd onderworpen aan een inundatie van ± 3 weken (27/02/2007 – 22/03/2007) met een waterkolom van 20-15 cm boven de vegetatie; de andere helft (controle) werd niet geïnundeerd.
- Betreding:
de helft van de plots werd betreden met een dummy van een runderpoot (basaal hoefoppervlak = 49cm^2 ; druk ca. $100\text{ kg} = 2\text{kg/cm}^2$, dit is te vergelijken met de druk die een volwassen runderpoot uitoefent op de bodem); de andere helft (controleplots) werd niet betreden. De betreding werd uitgevoerd onmiddellijk na inundatie en bestond uit 25 indrukken per plot, hetgeen resulteerde in de volledige vertrappeling van bodem én vegetatie. De hoogte van de vegetatie werd gereduceerd tot 0-5 cm; de bodem werd verstoord in de bovenste 5cm (± 2), waarbij ook gaten in de vegetatie (gaps) ontstonden.

Aangezien gewone es een vrij lange natuurlijke dormantieperiode kent en slechts kiemt na gemiddeld 20 maanden (met 2 winters, Gardner 1977) werden de behandelingen herhaald in 2008.



Figuur 3.3: Proefopzet van de experimenten in Wenduine. In elk bakje (= onderste serie vakjes) werden 36 zaden geplant in een 6x6 grid (in totaal = 5184 zaden)

3.2.2.2. Metingen

In functie van de verschillende behandelingen werden kiemingspercentages (en indien mogelijk ook fitnesskenmerken van zaailingen) gemeten.

Het ontluiken van zaailingen werd twee keer per groeiseizoen gecontroleerd, nl. in mei en in september 2007 en voor gewone es ook in 2008. De hoogte van alle zaailingen werd gemeten in september.

De vegetatiehoogte van de niet geknipte plots werd gemeten op 4 punten; op dezelfde punten werd ter hoogte van het maaiveld ook de photon flux dichtheid ($\mu\text{mol photons s}^{-1}\text{m}^{-2}$) gemeten (fotometer: Skye Instruments LTD, SKP 200) gemeten. De uiteindelijke lichtpenetratie per plot werd bepaald als het gemiddelde van de verhoudingen van de 4 metingen tot een 5^{de} lichtmeting boven het plot (50 cm) zonder interferentie van vegetatie.

Een belangrijk probleem dook op wanneer in mei 2007 een substantieel deel van de eikels werd uitgegraven en opgegeten door eikelmuisen (*Elyomys quercinus*), die de experimentele plots waren binnengedrongen. Ongeveer 1200 eikels gingen op deze manier verloren; in de overstroomde plots verloren sommige experimentele plots 2/3 van alle geplante eikels. Per plot werd het aantal verdwenen eikels genoteerd om de percentages ontloken individuen te corrigeren. Hoewel de essenzaden nog een jaar langer in de plots bleven, werden deze niet gepredeerd.

3.2.2.3. Dataverwerking

We gebruikten gemengde lineaire modellen (SAS 9.1, proc glimmix) voor de verwerking van de data (percentages ontloken zaailingen) (zie ook 3.2.1.3.).

Door de problemen met de predatie van de eikels werd besloten om beide soorten apart te analyseren. Zaailing-hoogte (continue variable) werd geanalyseerd met proc glm (SAS 9.1). De verschillende behandelingen (knippen vs. niet knippen, inundatie vs. controle, vertrappelling vs. controle en alle interacties) werden als onafhankelijke variabelen in de analyse gebracht.

3.3. Resultaten

3.3.1. De rol van vegetatiestructuur en begrazing op het ontluiken van gewone es en zomereik

In Van Uytvanck & Decler (2006) werd een preliminair kiem/ontluikings-experiment uitgevoerd in de Boelaremeersen. Door de grote variatie binnen de plots van eenzelfde vegetatietype en de te kleine dataset konden weinig conclusies getrokken worden. De huidige resultaten zijn afkomstig van een veel grotere dataset (88 plots i.p.v. 40) en komen uit drie gebieden i.p.v. uit één. De data zijn bovendien veel beter gespreid.

Zowel het vegetatietype, de soort als het al of niet begrazen hadden een significant effect op het aantal ontloken zaailingen (zie Tabel 3.2). De random factoren "gebied" en plot waren van gering belang (resp. $s^2 = 0.067 \pm 0.069$ st. err.; $s^2 = 0.024 \pm 0.021$ st. err.). Beide factoren werden in de uiteindelijke analyse toch weerhouden omdat ze inherent deel uitmaken van het design van het experiment.

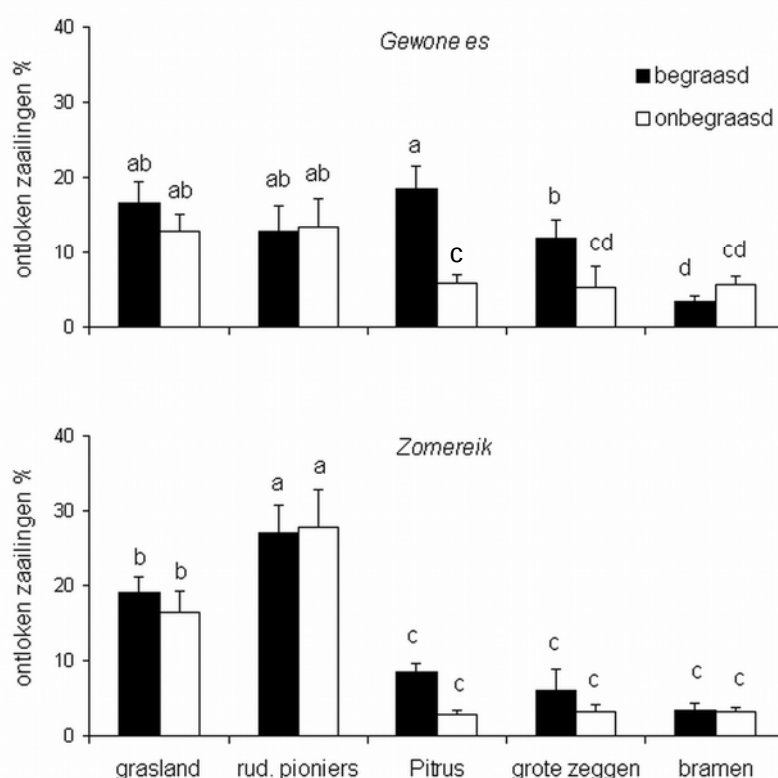
Tabel 3.2: resultaten van de GLM-analyse met het percentage ontloken zaailingen als afhankelijke en vegetatiestructuurtype (veg), behandeling (begraasd vs. niet begraasd) en soort als onafhankelijke variabelen.

Onafhankelijk factoren	nom. DF	den. DF	F Value	Pr > F	significantieniv.
veg	4	156	164.68	<.001	***
soort	1	156	6.72	<.001	***
behandeling	1	156	37.79	0.003	***
veg*soort	4	156	28.01	<.001	***
veg*behandeling	4	156	5.87	<.001	***
soort*behandeling	1	156	0.32	0.575	N.S.
veg*soort*behandeling	4	156	4.24	0.003	**

Zomereik en gewone es ontloken in hogere aantallen in lage en ijle vegetatietypes (graslanden en ruderaie pioniersvegetaties, zie Fig. 3.4). Significante verschillen tussen de vegetatietypes traden bij de zomereik op tussen de groep van grasland- en pioniersvegetaties enerzijds en de groep van pitrusvegetaties, grote zeggen en bramen anderzijds (alle Tukey $P < 0.05$). Bij de gewone es zijn deze verschillen minder uitgesproken (alle Tukey $P > 0.05$).

Begrazing van de omgevende vegetatie had over het algemeen een positief effect op het ontluiken van beide soorten. Dit positieve effect was echter enkel significant voor gewone es in pitrus- en grote zeggenvegetaties (significante interactie $\text{veg} \times \text{soort} \times \text{behandeling}$; $P = 0.003$). In alle andere vegetatietypes, en voor zomereik in alle vegetatietypes, gaf begrazing geen aanleiding tot verhoogde ontluikingspercentages.

Over het algemeen werden de hoogste ontluikingspercentages aangetroffen bij de zomereik, behalve in pitrusvegetaties, maar verschillen waren steeds klein. Het duidelijkste verschil tussen de soorten vinden we in ruderaie pioniersvegetaties, waarin de zomereik significant meer opdook dan de gewone es (Tukey $P < 0.05$).



Figuur 3.4: percentages ontloken zaailingen ($\pm$ st. error) van gewone es en zomereik in 5 vegetatiestructuurtypen. Verschillende letters duiden (per soort) significante verschillen aan tussen percentages (Tukey-test; $P < 0.05$).

3.3.2. Invloed van natuurlijke verstoringsvormen

In droge plots was de vegetatiehoogte na vertrappeling (februari) hersteld in mei: $26,2 \pm 11,5$ cm. Overstroming zorgde voor een verlaagd herstel van de vegetatie in niet geknipte plots: het herstel van de vegetatie was onregelmatig, met nog duidelijke hoofafdrukken aanwezig en veel variabelere vegetatiehoogte ($24,2 \pm 22,1$ cm). In september was de vegetatiehoogte gelijk in zowel droge als overstroomde, vertrappelde als niet vertrappelde plots ($38,4 \pm 15,6$ cm). Lichtpenetratie was hetzelfde in alle geknipte plots (steeds meer dan 95%). In niet geknipte plots varieerde de gemiddelde lichtpenetratie van 52,2 tot 71,3 %, behalve voor de overstroomde en vertrappelde plots in mei: $87,1 \pm 9,4$ %.

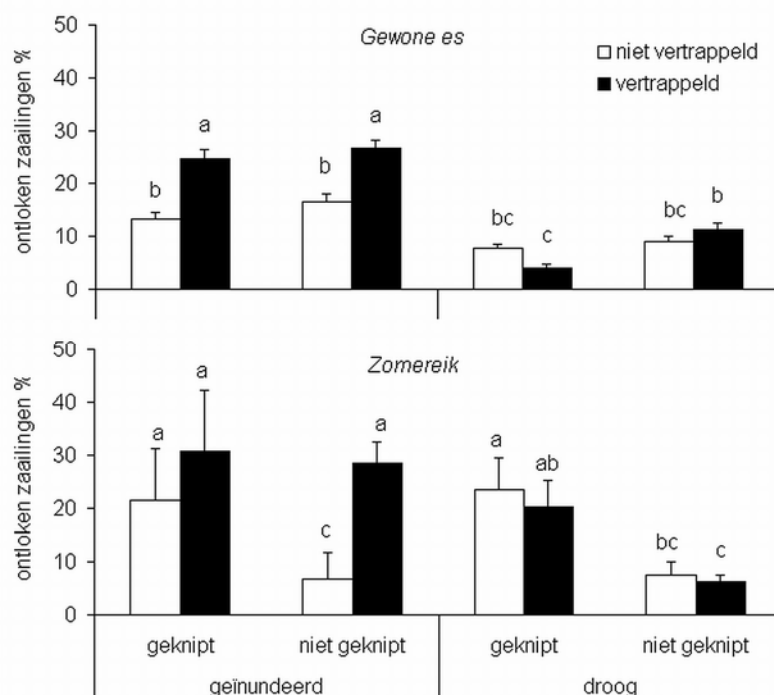
Inundatie, knippen van de vegetatie en vertrappeling hadden een significant effect op het ontluiken van zaailingen (Tabel 3.3). Deze effecten zijn niet eenduidig, maar over het algemeen bevorderden ze ontluiking (Fig. 3.5). Knippen van de vegetatie bevorderde het ontluiken van zomereik, maar had een complex effect op gewone es (significant effect knippen*vertrappelen*inundatie; $P=0.037$): geen effect in overstroomde plots en een significant maar klein positief effect in droge, vertrappelde plots.

Het meest uitgesproken effect was dit van de interactie tussen vertrappeling en inundatie: voor beide soorten verhoogde vertrappeling in overstroomde plots het ontluiken, terwijl dit in droge plots niet het geval was. Dit effect was significant voor gewone es, niet voor zomereik, waar evenwel dezelfde trend werd waargenomen (hier speelde wellicht het effect mee van het gereduceerde aantal individuen als gevolg van de predatie van eikels).

Over het algemeen vertoonde de zomereik de hoogste ontluikingspercentages, maar de verschillen waren klein: resp. $6,17 (\pm 1,45)$ – $30,86 (\pm 11,42)$ % en $4,01 (\pm 0,67)$ – $26,54 (\pm 1,72)$ % voor respectievelijk zomereik en gewone es.

Tabel 3.3: Ontluiken van zaailingen (%). Resultaten van de GLM-analyse. Onafhankelijke factoren: knippen, vertrappeling (=vertr) & inundatie (=inund).

	onafhankelijke factor	nom. DF.	den. DF.	F waarde	Pr > F
gewone es	knippen	1	64	9.14	0.004
	inund	1	64	59.86	<0.001
	vertrapp	1	64	1.87	0.176
	knippen*vertrapp	1	64	2.25	0.138
	knippen*inund	1	64	3.27	0.075
	vertrapp*inund	1	64	9.17	0.004
	knippen*vertrapp*inund	1	64	4.54	0.037
zomereik	knippen	1	64	32.08	<0.001
	inund	1	64	7.83	0.007
	vertrapp	1	64	5.34	0.024
	knippen*vertrapp	1	64	2.66	0.108
	knippen*inund	1	64	3.05	0.086
	vertrapp*inund	1	64	11.11	0.002
	knippen*vertrapp*inund	1	64	3.10	0.083

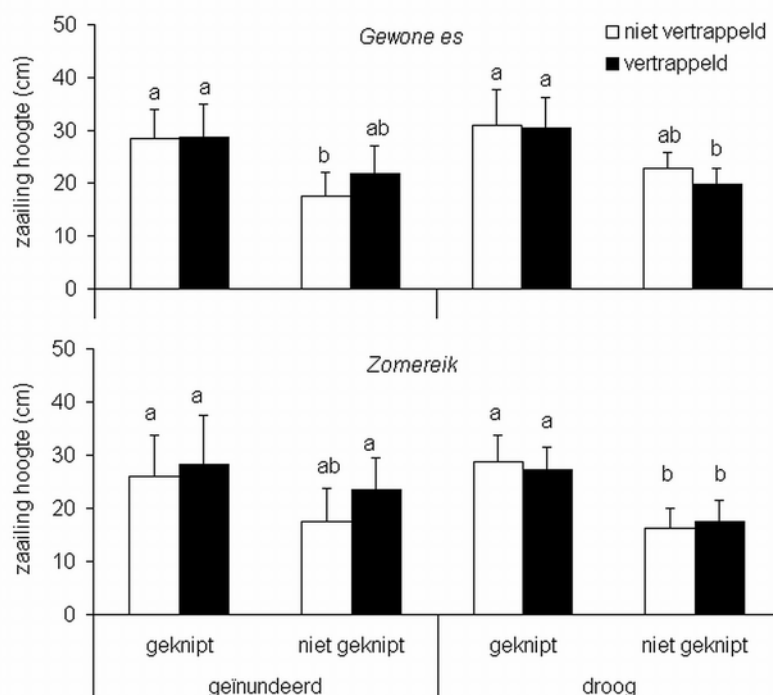


Figuur 3.5. Ontluiking (%) van zaailingen in geknipte (kortgrazig grasland) en ongeknipte (ruigte) plots al of niet onderworpen aan inundatie en vertrappeling. Verschillende letters duiden (per soort) significante verschillen aan tussen percentages (Tukey-test $P < 0.05$).

De lengte van de opwaartse scheut na het eerste groeiseizoen werd vooral beïnvloed door het al of niet knippen van de omringende vegetatie; andere factoren hadden hier geen effect op (Tabel 3.4). Voor beide soorten waren zaailingen ± 9 cm groter in geknipte plots (Fig. 3.6)

Tabel 3.4: Hoogte van zaailingen na één groeiseizoen. Resultaten van de GLM-analyse. Onafhankelijke factoren: knippen, vertrappeling (=vertr) & inundatie (=inund).

	onafhankelijke factor	nom. d.f.	den. d.f.	F value	Pr > F
gewone es	knippen	1	359	39.83	0.002
	inund	1	359	2.33	0.162
	vertrapp	1	359	1.13	0.403
	knippen*vertrapp	1	359	0.46	0.500
	knippen*inund	1	359	0.11	0.742
	vertrapp*inund	1	359	0.01	0.932
	knippen*vertrapp*inund	1	359	3.01	0.198
zomereik	knippen	1	243	37.24	<0.001
	inund	1	243	2.16	0.248
	vertrapp	1	243	0.98	0.424
	knippen*vertrapp	1	243	1.66	0.374
	knippen*inund	1	243	3.05	0.156
	vertrapp*inund	1	243	0.05	0.830
	knippen*vertrapp*inund	1	243	0.22	0.642



Figuur 3.6. Hoogte (cm) van ontloken zaailingen na het eerste groeiseizoen in geknipte (kortgrazig grasland) en ongeknipte (ruigte) plots al of niet onderworpen aan inundatie en vertrappeling. Verschillende letters duiden (per soort) significante verschillen aan tussen percentages (Tukey-test $P < 0.05$).

3.4. Bespreking van de resultaten

Zowel gewone es als zomereik ontluiken in een eerder gering aantal in pitrus- en grote zeggenruigtes en in braamstruwelen. In $\pm 10\%$ van de plots in deze vegetatietypes kwam geen enkele zaailing uit. In grasland en ruderaal pioniersvegetaties lag het kiemingspercentage hoger ($\pm 15 - 25\%$). Open en korte vegetaties bieden niet alleen hogere kiemkansen, ze worden ook gemeden door kleine knaagdieren (vnl. bosmuizen), waarvan bekend is dat ze door predatie en verzamelen van zaden een grote invloed hebben op de vestiging van houtige soorten (Smit et al., 2006b).

Er is een klein, maar significant positief effect van begrazing op het ontluiken van zaailingen in ruigtevegetaties (pitrus en grote zeggen). Mogelijk ligt de verklaring in het creëren van een meer lichtrijke situatie in de begraasde ruigtes door het verlagen (korter grazen) van deze vegetaties. Hoewel ruigtes vnl. onsmakelijke vegetatietypes zijn, worden ze toch gegeten in droge periodes (bv. grote zeggen, eigen waarnemingen). Runderen grazen ook tussen pitruspollen, waardoor ze deze vegetatiestructuur een meer open karakter geven met een hogere lichtpenetratie als gevolg. In de overige vegetatietypes speelde begrazing geen rol in functie van het waargenomen ontluikingspercentage.

Opmerkelijk is dat de bottleneck “ontluiken”, wat de vegetatiestructuur betreft, nagenoeg volledig tegengesteld is aan de bottlenecks “overleving” en “groei”, waar juist ruigtes en struwelen de meeste kansen bieden (Van Uytvanck et al., 2008a).

Het positieve effect van inundatie op het ontluiken van zaailingen van gewone es en zomereik is enigszins verrassend. Verschillende auteurs vinden een verlaagde of uitgestelde kieming/ontluiking van boomsoorten na inundatie (Jinks et al., 2006; Walls et al., 2005). Kühne & Bartsch (2007) vonden ook een verlate kieming van zomereik na overstroming, maar stelden wel vast dat meer zaailingen ontloken (73-83% vs. 48% in de controle). Koud en zuurstofrijk water kunnen de kieming bevorderen, evenals de groei van zaailingen (Baskin & Baskin, 2001), meer bepaald van het wortelstelsel, hetgeen met het oog op definitieve vestiging zeer belangrijk is. De combinatie van vertrapping en inundatie resulteerde duidelijk in een verhoogd aantal ontloken zaailingen. Wellicht veroorzaakt deze combinatie een meer drastisch effect op de grasmat dan op niet geïnundeerde bodems. Zowel wortelstelsel als bovengrondse plantendelen van de grasmat worden meer beschadigd, waardoor er op het ogenblik van kieming en ontluiken op zijn minst een tijdelijke situatie van verminderde competitie ontstaat. Deze resultaten komen overeen met vroegere observaties in alluviale riviervalleien (Van Uytvanck et al., 2008b) en meer in het algemeen met studies waarin het creëren van openingen in de vegetatie, of het verwijderen van vegetatie het ontluiken van zaailingen bevordert (Agestam et al., 2003; Vandenberghe et al., 2006). Anderzijds moet worden gezegd dat in een verder levensstadium het vertrappen van zaailingen juist een van de belangrijkste doodsoorzaken is in begraasde ecosystemen (Gómez et al., 2001). De complexiteit van regeneratie in begraasde systemen werd verder aangetoond door onderzoek van Smit et al. (2006b): deze auteurs vonden verhoogde zaadpredatie (knaagdieren, insecten, vogels) in safe sites (voor de overleving en groei) van zaailingen. Safe sites voor zaailingen zijn dat dus niet steeds voor zaden.

Onze experimenten tonen aan dat zaailingen in kortgrazige vegetaties beter groeien. Voorafgaande vertrapping van de plots had geen effect op de groei. Vermoedelijk speelt ook hier verlaagde competitie een rol. Zich vestigende zaailingen gaan in competitie voor licht met de omgevende grassen. Deze bovengrondse competitie wordt beïnvloed door het verwijderen van de vegetatie (Weiner, 1990). De ondergrondse competitie was wellicht laag als gevolg van de zeer voedselrijke omstandigheden van de experimentele plots. Onder dergelijke omstandigheden van gereduceerde stress, die zich ook kunnen voordoen in voedselrijke alluviale systemen, is een goede bovengrondse groei te verwachten, ten nadele van de groei onder de grond (Husheer et al., 2006). In contrast hiermee wordt in systemen met een hoge ondergrondse competitie (voor water en nutriënten) een verhoogde groei van het wortelstelsel verwacht (Meiners & Handel, 2000), waardoor ook de negatieve effecten van de omgevende vegetatie op de zaailingen geminimaliseerd worden (Vandenberghe et al., 2007).

3.5. Conclusies

1. Onze resultaten tonen aan dat er in begraasde, open ecosystemen een tegenstrijdige relatie bestaat tussen het ontluiken van zaailingen enerzijds en het overleven en groeien ervan anderzijds. Ontluiken en vroege groei in het daaropvolgende levensstadium, wordt bevorderd in korte, ijle vegetatietypes, die het resultaat kunnen zijn van vroege successiestadia (bv. op voormalige akkers), begrazing (bv. door grote herbivoren) of verstoring (bv. vertrappeling).
2. Daaropvolgende overleving en groei van zaailingen wordt echter sterk beperkt in deze vegetatietypes in begraasde ecosystemen, met uitzondering van weinig gegeten, onsmakelijke types die snel kunnen herstellen na vertrappeling.
3. We konden in deze studie ook het belang aantonen van de aanwezigheid van microsites voor ontluikende zaailingen, hoewel deze achteraf ongeschikt kunnen zijn voor definitieve vestiging.
4. De hierboven vermelde conflicten vertegenwoordigen evenveel bottlenecks bij de rekrutering van houtige soorten in begraasde systemen. Bovendien zijn de onderliggende mechanismen werkzaam op het niveau van het landschap én op het niveau van een individuele vegetatiepatch. Ons onderzoek geeft aan dat de rekrutering van houtige soorten in begraasde open landschappen, zoals riviervalleien, start met het creëren van microsites veroorzaakt door de begrazings- en betredingseffecten van grote grazers. Voor de daaropvolgende overleving en groei daarentegen zijn er beschermende structuren nodig zoals ruigtes en struwelen. Dit houdt de noodzaak in van een dynamische vegetatiestructuur, die het mogelijk maakt dat de kwaliteit en aard van een bepaalde vegetatiepatch verandert in de ruimte en in de tijd. Grote herbivoren zijn in staat om de balans tussen grasland en houtige vegetatie te regelen en op die manier fijnmazige ruimtelijke mozaïeken met verschillende successiestadia te onderhouden (Bokdam & Gleichman, 2000; Hodder et al., 2005). Het dynamisch functioneren van dergelijke landschappen kan verklaard worden door het "schuivende mozaïeken model" van Olff et al. (1999). Voor het herstel van dergelijke mozaïeken met inheemse boom- en struiksoorten zal het echter vaak onvoldoende zijn een aangepast graasbeheer toe te passen. Ook het herstel van natuurlijke verstoringen zoals tijdelijke overstromingen in riviervalleien is hierbij vereist.

4. Vestigingspatronen van houtige soorten in begraasde terreinen

4.1. Vraagstelling

Dit deel van het onderzoek sluit aan bij het voorgaande onderzoek dat door deze stuurgroep werd begeleid (Van Uytvanck & Decler, 2006).

4.1.1. Link met voorgaand onderzoek

In het kader van bosuitbreiding werden volgende onderzoeksdoelstellingen vooropgesteld:

- een beter inzicht in de processen van spontane verbossing bij verschillende uitgangssituaties qua actueel bodemgebruik (akker of weiland), aanwezige vegetatiestructuur, bodemtype, aanwezige zaadbronnen;
- het verwerven van inzichten in hoeverre extensieve begrazing kan ingeschakeld worden in het Vlaamse bosuitbreidingsbeleid;
- het verwerven van inzicht in de eventuele ecologische meerwaarde die bosuitbreiding via extensieve begrazing kan betekenen (veranderingen in de biodiversiteit);
- een set richtlijnen voor "bosuitbreiding in de praktijk" via extensieve begrazing.

In dit onderzoek lag de focus op de initiële fasen van bosontwikkeling, zijnde dispersie en kieming (samen vestiging) en overleving van bosvormende houtige soorten. Deze drie fasen zijn de primaire bottlenecks bij bosuitbreiding.

4.1.2. Huidig Onderzoek

De belangrijkste vragen in het huidige onderzoek zijn:

1. Hoe verloopt de definitieve doorgroei van bomen en struiken in begraasde terreinen;
2. Wat is het belang van initiële timegaps in het graasbeheer. M.a.w.: wordt spontane bosvorming op niet-bosgronden bevorderd door een initiële periode waarin grote grazers worden geweerd, en in welke mate gebeurt dit?
3. Welke soorten kunnen dit?
4. Onder welke omstandigheden (alternerende facilitatie en competitie in veranderende vegetatiestructuren, graasdruk...) en in welke mate gebeurt dit?
5. Welke patronen van houtige soorten ontstaan in grasland en op voormalige akkers?

4.2. Methodiek

4.2.1. Definitieve doorgroei van houtige soorten; de rol van initiële timegaps (vragen 1 en 2)

4.2.1.1. Studioterreinen en modelsoorten

Voor een beschrijving van de studioterreinen (Bos t' Ename, Steenbergbos, Boelaremeersen en Rietbeemd), de gebruikte modelsoorten (gewone es en zomereik), de bestudeerde vegetatiestructuurtypes (ruderales vegetaties op voormalige akkers, graslanden, pitrusvegetaties, grote zeggen en braamstruwelen) en hun abiotische kenmerken (bodemkarakteristieken, vochtgehalte en lichtdoorval), verwijzen we naar (Van Uytvanck & Decleer, 2006).

4.2.1.2. Proefopzet

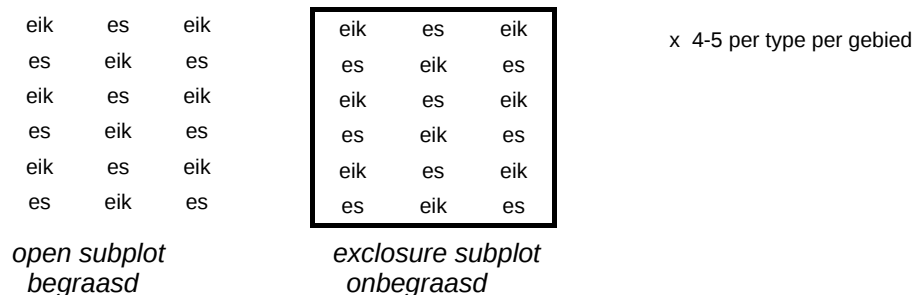
- De invloed van herbivorie op het overlevingssucces van zomereik en gewone es werd onderzocht aan de hand van een transplantatie-experiment (De Steven, 1991a; De Steven, 1991b). Het transplanteren van zaailingen gebeurde in een block design (Fig. 4.1) waarbij telkens een open subplot, waar alle grote en kleine herbivoren toegang hebben en een ingerasterde subplot (= enclosure) waar alleen kleine vertebraten (konijnen, muizen) en invertebraten toegang hebben, naast elkaar liggen. Door zorgvuldige implementatie van het block design wordt abiotische variabiliteit zoveel mogelijk vermeden. De subplots zijn 4 m² groot (2m x 2m); de met 4 prikkeldraden ingerasterde subplots zijn ± 1,60 m hoog.

In totaal werden er in de geselecteerde vegetatiestructuurtypes in de eerste week van mei 2003 (Boelaremeersen) en in de eerste week van mei 2004 (Rietbeemd, Bos t' Ename & Steenbergbos) 56 gepaarde plots ingericht, (4-5 replica's per vegetatietype; zie Tabel 4.1).

Tabel 4.1: studioterreinen met aanduiding van de onderzochte vegetatiestructuurtypes en het aantal replica's (plots).

	Akker	Grasland	pitrus	grote zeggen	Braam	Totaal
Alluviale valleien						
Boelaremeersen	-	5	5	5	5	20
Rietbeemd	-	4	4	-	4	12
Helling- en plateaugronden						
Bos t' Ename	4	4	-	-	4	12
Steenbergbos	4	4	-	-	4	12
Totaal	8	17	9	5	17	56

Het aantal transplanten in alle structuurtypes wordt gelijkgesteld om herbivorie onafhankelijk van dispersie en granivorie te bestuderen: in elke plot werden daarom telkens 9 gewone essen en 9 zomereiken actief en in een vast rasterverband aangeplant (Fig. 4.1).



Figuur 4.1a: Proefopzet



Figuur 4.1.b: voorbeeld graslandplot met enclosure aan de Kattenberg in het Bos t' Ename

De aangeplante zaailingen varieerden in hoogte (bovengronds) van 15-45 cm en werden onmiddellijk na aanplant een eerste keer opgemeten. Bij aanplant werden de laterale spruiten weggeknipt, zodat tijdens de volgende metingen de groei van de apicale spruit kon gemeten worden op een vergelijkbare manier bij alle aangeplante zaailingen. Elk individu had een unieke code en plaats in het subplot, zodat de metingen op het individuele niveau konden gebeuren. In totaal werden metingen uitgevoerd op 2016 individuen.

- In april 2006 werden alle exclusies afgebroken. Hiermee werd een initiële timegap voor de start van de begrazing gesimuleerd. De controleplots veranderen vanaf dit tijdstip in timegap plots. Dergelijke initiële time gaps komen in de praktijk frequent voor als bewuste maatregel om spontane bosontwikkeling op gang te laten komen, maar ook ongewild bij de overgang van een landbouwgebruik naar een gebruik als natuurgebied, bosuitbreidingsgebied e.d.

4.2.1.3. Metingen

- De plots werden na 1 week gecontroleerd, waarbij dode exemplaren werden vervangen (zeer gering aantal); nadien werden ze maandelijks gecontroleerd, waarbij volgende waarnemingen gebeurden:

per plot:	betreding van het plot: ja of nee (max. 1 per controle)
per individu:	levend of dood: ja of nee
	hoogte (cm)
	aantal bladeren
	vraatsporen: ja of nee (max. 1 per controle)
	evt. insectenvraat
	tredschade
	evt. abiotische effecten (bv. droogte)

De waarnemingen werden uitgevoerd in de periode mei 2003– oktober 2007. In de beginfase werd er meer gecontroleerd (na een week, na 2 weken) om de geschikte periodiciteit van waarnemen te kunnen inschatten. In 2003-2005 gebeurden de metingen maandelijks, vanaf 2006 jaarlijks (na het groeiseizoen).

Met de herhaalde metingen werd de invloed van verschillende graasduren als maat voor de graasintensiteit onderzocht. De exclusies vormden hierbij permanente controleplots. In september 2004 werd in alle plots de vegetatiehoogte en de lichtdoorval gemeten. Alle metingen werden op het moment van de verwijdering van de exclusies en in de herfst van 2007 herhaald.

4.2.1.4. Dataverwerking

Voor de controle van de proefopzet (DCA-analyse vegetatiestructuurtypes, vegetatiehoogtes, bodemvochtigheid en lichtdoorval verwijzen we naar (Van Uytvanck & Decler, 2006)

Modellering van mortaliteit en groei

Veralgemeende en algemene gemengde lineaire modellen (SAS 9.1, proc glimmix en proc mixed) werden gebruikt om resp. de mortaliteit/overleving en de groei van zaailingen van gewone es en zomereik te modelleren.

Voor de bestudeerde responsvariabelen, die niet normaal verdeeld zijn (mortaliteit: tellingen van het aantal dode individuen, vraatfrequentie...) werden veralgemeende gemengde lineaire modellen gefit (proc glimmix). Deze modellen vertonen op het specificeren van de distributie (Poisson) en de link functie (log) na, qua opbouw dezelfde kenmerken als de algemene lineaire modellen (met normaal verdeelde gegevens (groei)). Dezelfde serie onafhankelijke variabelen (fixed factors) en dezelfde randomeffects structuur (hier een geneste structuur) geldt voor beide modeltypes. Een correctie voor het aantal onafhankelijke waarnemingen werd in beide types modellen doorgevoerd volgens Kenward-Roger.

Als fixed factors werden gebruikt: vegetatiestructuurtype (akker, grasland, braamstruweel, pitrus- en grote zeggenvegetatie), soort (zomereik en gewone es), graasduur (1-3 jaar) en behandeling (begraasd en onbegraasd). Replica (plot) en gebied (en de interactie met vegetatiestructuur) werden als random factors gemodelleerd, waarbij individu genest is in replica en replica genest is in vegetatiestructuur. In het model worden aanvankelijk ook alle interacties meegenomen en getest op hun belang. Het model wordt stap voor stap vereenvoudigd tot die variabelen en interacties die een significante bijdrage ($P < 0,05$) leveren of een trend ($0,05 < P < 0,1$) aangeven. Voor de herhaalde metingen van de groei werd in het model gebruik gemaakt van het "repeated" statement.

Om inzicht te krijgen in de complexe datastructuur en het belang van de randomfactor "gebied" werden eerst de controleplots (exclosures) afzonderlijk geanalyseerd.

Voor de de groei werden zomereik en gewone es afzonderlijk gemodelleerd (te grote onderlinge verschillen in groei- en regeneratiesnelheid, inherent aan de soort).

Steeds werden post hoc Tukey-tests uitgevoerd om onderlinge verschillen tussen relevante situaties met elkaar te vergelijken.

De rol van time gaps (eveneens op groei en mortaliteit) werd geanalyseerd door de twee behandelingstypes "3 jaar begrazing" en "timegap" te vergelijken.

4.2.2. Doorgroeimogelijkheden van houtige soorten in voormalige akkers (deelvragen 1, 3 & 4)

4.2.2.1. Onderzoeksopzet

- Er werd een selectie gemaakt van onderzoeksterreinen waar in 2003 en 2004 via survey-onderzoek met plotless sampling jonge bosontwikkeling in kaart werd gebracht. De plots werden in de nazomer en herfst van 2007 opnieuw bemonsterd. De keuze werd gemaakt om de akkerplots opnieuw op te nemen. Daar zijn twee redenen voor:

- Het was wegens tijdsgebrek onmogelijk om alle in het voorgaande onderzoek bemonsterde terreinen opnieuw op te nemen.
- Het vorige onderzoek leerde dat de ontwikkelingen in graslanden veel trager gaan, waardoor op een tijdspanne van 3-4 jaar slechts geringe veranderingen te verwachten zijn. Het leek ons bijgevolg zinvoller om de snellere ontwikkelingen in akkers te evalueren.

De terreinen die in het onderzoek werden betrokken worden weergegeven in Tabel 4.2..

Tabel 4.2: overzicht van de studieterreinen van het survey-onderzoek met aanduiding van de uitgangssituatie, de ontwikkelingstijd en het aantal bestudeerde plots (tussen haakjes; 6 extra enclosureplots in Bos t' Ename).

uitgangssituatie	<6jaar	6 – 10 jaar	11 – 15 jaar
akker	Moenebroek 4 (11) Bos t' Ename 2 (12 + 6) Bos t' Ename 3 (16)	Altenbroek (12) Boembeke 2 (7) Moenebroek 3 (9)	Moenebroek 2 (7)

De herhaalde bemonstering gebeurde in de op transecten uitgezette plots. Niet alle plots uit 2003 en 2004 konden teruggevonden worden. In totaal werden in de 7 verschillende onderzoeksterreinen 80 plots teruggevonden en opgemeten. Voor de ligging van deze terreinen en de transecten verwijzen we naar (Van Uytvanck & Decleer, 2006).

4.2.2.2. Metingen

Metingen gebeurden volgens de methode van Rondeux (1993); zie voor een beschrijving van deze methode ook Van Uytvanck & Decleer (2006). Per plot werden de 10 dichtste bomen tot het centrale plotpunt opgemeten. Volgende data werden per individu geregistreerd:

1. Boomnr. 2. Vegetatiestructuur waarin de boom wordt aangetroffen 3. Boomsoort 4. Hoogteklasse (hoogte = H) a H < 0,5 m b 0,5 < H < 1 m c 1 < H < 1,5 m d 1,5 < H < 2 m 2 2 m < H < 3 m 3 3 m < H < 4 m 4 4 m < H < 5 m 5 5 m < H < 10 m 10 > 10 m	5. Diameterklasse 0 0-1 cm 1 1-2 cm 2 2-3 cm 3 3-4 cm 4 4-5 cm 5 5-10 cm 10 > 10 cm 6. Vraatschade 0 geen i insectenvraat k konijnenvraat S slagschade T top Z zijtak TZ top+zijtak TZS top+zijtak+slagschade 7. Vertakking aan de basis van de stam: ja of nee (maat voor vraatschade in zeer vroeg stadium)
--	---

Per plot werd ook de vegetatiestructuur bepaald die als matrix voor de zaailingen/jonge bomen fungeert. We onderscheidden 3 klassen: grasland, ruigte en struweel. In Bos t' Ename werd gebruik gemaakt van een enclosure om verschillen in de ontwikkeling tussen begraasd en onbegraasd bos te analyseren (2 series van 6 plots).

4.2.2.3. Dataverwerking

De initiële opzet van het onderzoek was om data van het type “repeated measures” op het niveau van het individu (zaailing) te analyseren. Dit leek in de praktijk geen haalbare kaart door de te grote veranderingen die gedurende de 3-4 jaar waren opgetreden. Daardoor bestond te weinig zekerheid over individuele ontwikkelingen van zaailingen. Daarom werd het niveau van de herhaalde metingen op het niveau van het plot gelegd, waarbij uiteraard wel metingen aan individuele zaailingen/jonge bomen worden gebruikt. Plotless sampling gegevens werden getransformeerd naar data per plot van 314 m² (= cirkelvormige plots met een diameter van 10 m²) zodat ook plots met minder dan 10 bomen per plot mee geanalyseerd konden worden.

De analysetechnieken variëren naargelang de gebruikte datasets. Veralgemeende en algemene gemengde lineaire modellen (SAS 9.1, proc glimmix en proc mixed; zie

4.1.2.4.)) werden gebruikt om resp. de stamtallen/vraatpatronen en hoogte/diameter van zaailingen of jonge bomen te analyseren.

Onafhankelijke factoren zijn vegetatiestructuur, jaartal, soort en behandeling (3-4 jaar begrazing vs. niets doen), jaartal en de interacties van deze factoren. Randomfactoren zijn gebied en plot (met plot als repeated measures factor). Bij herhaalde metingen op dezelfde plots zijn vooral de interactietermen “jaartal*vegetatiestructuur”, “jaartal*behandeling” en “soort*jaartal” van belang omdat hierdoor de effecten van verschillende vegetatiestructuren en behandelingen in de tijd kunnen geanalyseerd worden.

4.3. Resultaten

4.3.1. Definitieve doorgroei van houtige soorten; de rol van initiële timegaps

De resultaten i.v.m. de doorgroei (periode van 3 jaar) en de rol van timegaps uit het experimentele onderzoek worden hier besproken.

4.3.1.1. Mortaliteit

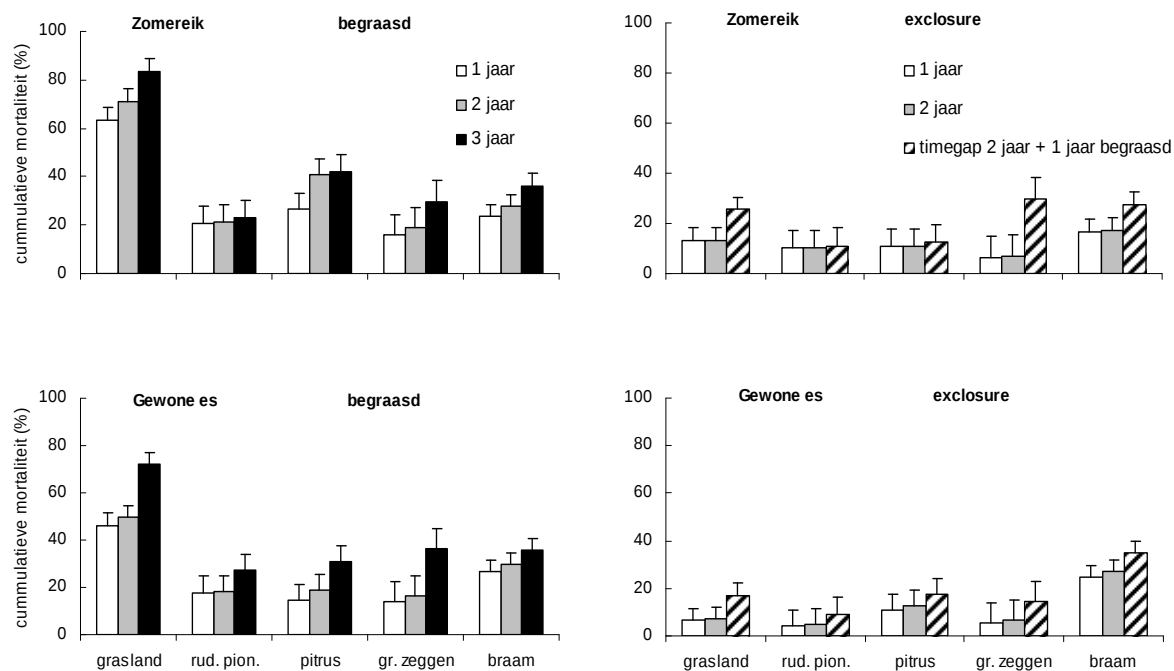
Afhankelijk van de behandeling (begrazing vs. niet begrazen), tijd (1-3 jaar), soort en vegetatiestructuurtype, varieerde de mortaliteit tussen 0 en 75% (Fig. 4.2). Behandeling en tijd zijn de belangrijkste factoren; ze hebben ook significante interacties met vegetatiestructuurtype (Tabel 4.3)

In onbegraasde plots is de mortaliteit het hoogst in bramen (maar niet significant meer); in begraasde plots is dit in grasland (Tukey-test $P < 0,001$). Over het algemeen is de mortaliteit hoger in begraasde plots voor zowel zomereik als gewone es, maar dit is niet het geval in bramenplots (beide soorten) en ruigteplots (grote zeggen- en pitrusplots, voor gewone es). Over het algemeen is de mortaliteit groter bij zomereik dan bij de gewone es, maar het verschil is vrij klein (gemiddeld 10%).

De mortaliteit neemt toe met toenemende tijd in het experiment (1-3 jaar) in alle vegetatiestructuren (Tukey-test: $P < 0,05$), behalve in braamstruwelen ($P > 0,05$), maar is steeds klein in vergelijking met de mortaliteit die optreedt in het eerste jaar. Na verloop tijd vervaagt het verschil tussen de verschillende vegetatiestructuurtypes in begraasde plots (na 3 jaar geen significante verschillen meer tussen de types onderling (Tukey-test: $P > 0,05$ in alle onderlinge vergelijkingen, behalve in de vergelijkingen met grasland ($P < 0,01$ in alle gevallen)). In grasland is de mortaliteit steeds veel hoger (Fig. 4.2).

Tabel 4.3: resultaten van de GLM-analyse met mortaliteit (%) als afhankelijke en vegetatiestructuurtype (veg), behandeling, tijd en soort als onafhankelijke variabelen. tijd: 1 tot 3 jaar (2 jaar voor onbegraasde plots).

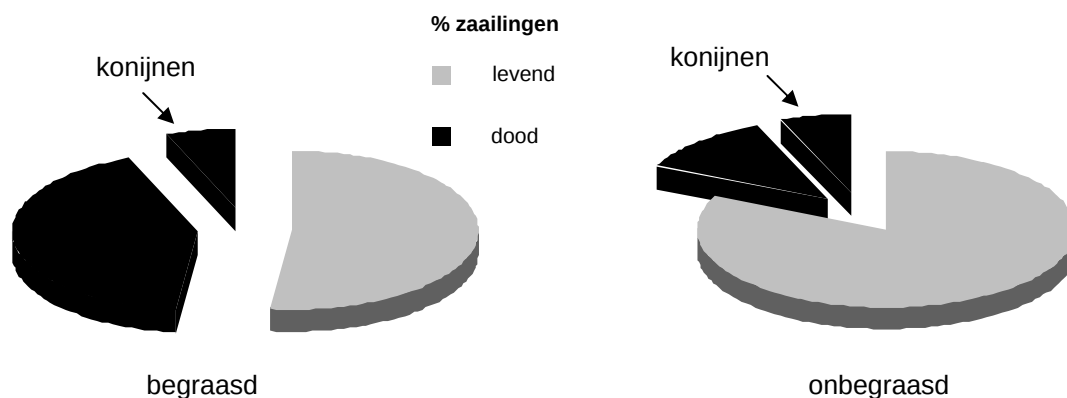
Onafhankelijke factoren	nom. DF	den. DF	F Value	Pr > F	significantienv.
veg	4	19	1.29	0.308	NS
behandeling	1	516	48.24	0.003	**
tijd	2	516	66.79	<0.001	***
soort	1	516	4.17	0.042	*
veg*behandeling	4	516	16.07	<0.001	***
veg*soort	4	516	4.13	0.003	***
tijd*veg	4	516	8.86	<0.001	***
tijd*behandeling	2	516	4.97	0.026	*
behandeling*soort	4	516	5.06	0.025	*



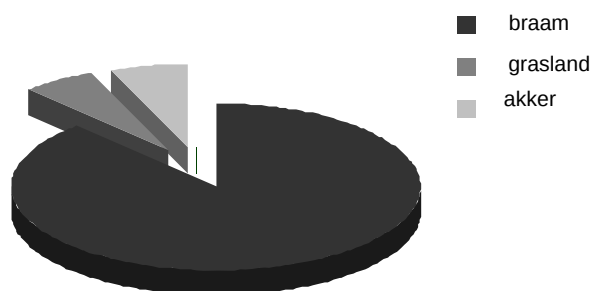
Figuur 4.2: Cumulatieve mortaliteit (percentages: gemiddelde + st. err.) van zaailingen van *Quercus robur* en *Fraxinus excelsior* in verschillende vegetatiestructuurtypen na 1, 2 en 3 jaar en onder verschillende behandelingen. In de onbegraasde plots werden de exclosures verwijderd na 2 jaar (time gap behandeling). Begrazing startte daar in jaar 3 (diagonale arcering).

Konijnen zijn verantwoordelijk voor de dood van 6.3% van alle zaailingen; dit is ongeveer 1/5 van alle dode individuen. Ter vergelijking: mortaliteit door droogte bedroeg 0,9% (vnl. in Steenbergbos en Boelaremeersen). In de valleigebieden is mortaliteit door konijnenbegrazing laag (1,8% van alle zaailingen); in de drogere gebieden is dit veel hoger: 12,9% (Fig. 4.3a). 87.5% van de mortaliteit, veroorzaakt door konijnenvraat, vindt plaats in bramenstruwelen (Fig. 4.3b).

a



b



Figuur 4.3. a: het relatieve aandeel van konijnen bij de mortaliteit van zaailingen; b: mortaliteit als gevolg van konijnenvraat in verschillende vegetatiestructuren

4.3.1.2. Groei

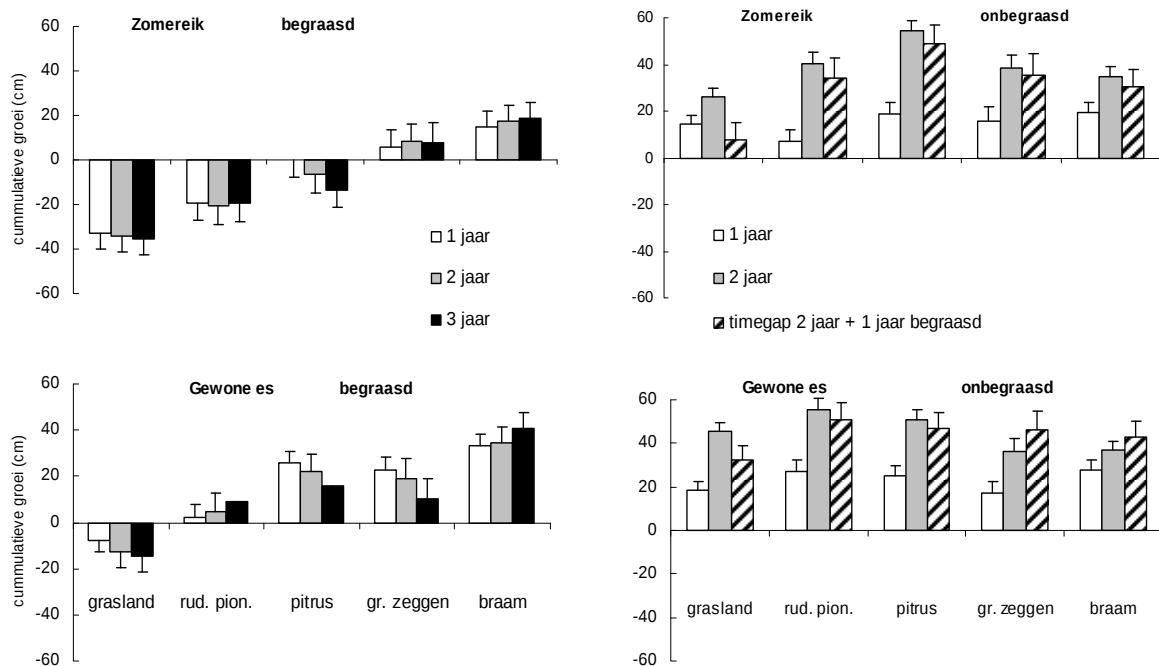
De gemiddelde groei varieerde van -17 tot +52 cm voor gewone es en van -36 tot +52 cm voor zomereik (Fig. 4.4). Voor beide soorten hebben behandeling, tijd, vegetatiestructuurtype (niet voor gewone es) en de interacties tussen deze factoren een significante invloed (Tabel 4.4). Over het algemeen is er een lagere groei in begraasde plots, behalve voor zomereik in braamstruweel en in één jaar begraasde grote zeggenplots (Tukey-test: alle $P > 0.05$) en voor gewone es in braamstruweel en in één jaar begraasde grote zeggen en pitrusplots (Tukey-test: alle $P > 0.05$).

Effecten van vegetatiestructuurtype zijn enkel significant in begraasde plots. Voor de gewone es is de gemiddelde groei negatief in grasland en in ruderaal pioniersvegetaties op voormalige akkers. De hoogste gemiddelde groei treedt op in braamstruweel, grote zeggen- en pitrusvegetaties nemen een intermediaire positie in en verschillen significant van de grasland- en akkerplots in alle gevallen. Vergeleken met bramenplots is er enkel een verschil in 3 jaar begraasde grote zeggenplots ($P = 0.031$). Voor de zomereik treedt er een negatieve groei op in grasland-, akker- en pitrusplots, die significant verschilt van de gemiddelde groei in bramen en grote zeggenplots (Tukey-test: alle $P < 0.01$).

In de begraasde plots zijn de verschillen in groei tussen de verschillende graasduren klein (zelfs niet significant in vegetatiestructuurtypes met een gemiddelde positieve groei in opeenvolgende jaren).

Tabel 4.4. Resultaten van de GLM-analyse voor gewone es en zomereik afzonderlijk, met groei als afhankelijke en vegetatiestructuurtype (veg), behandeling en tijd als onafhankelijke variabelen. tijd: 1 tot 3 jaar (2 jaar voor onbegraasde plots).

Onafhankelijke factoren	nom. DF	den. DF	F Value	Pr > F	significantienv.
zomereik					
veg	4	97.5	5.59	<0.001	***
behandeling	1	2405	4.35	0.037	*
tijd	2	2405	71.18	<0.001	***
veg*behandeling	4	2405	24.46	<0.001	***
tijd*behandeling	2	2405	114.35	<0.001	***
tijd*veg	8	2405	6.93	<0.001	***
gewone es					
veg	4	68.8	1.61	<0.182	NS
behandeling	1	2405	7.94	0.005	**
tijd	2	2405	103.95	<0.001	***
veg*behandeling	4	2405	41.23	<0.001	***
tijd*behandeling	2	2405	111.30	<0.001	***
tijd*veg	8	2405	3.89	0.004	***



Figuur 4.4. Cumulatieve groei (gemiddelde + st. err.) van zaailingen van *Quercus robur* en *Fraxinus excelsior* in verschillende vegetatiestructuurtypen na 1, 2 en 3 jaar en onder verschillende behandelingen. In de onbegaasde plots werden de exclosures verwijderd na 2 jaar (time gap behandeling). Begrazing startte daar in jaar 3 (diagonale arcering). Gemiddelde negatieve groei treedt op wanneer de gemiddelde hoogte van de zaailingen lager is dan de gemiddelde hoogte bij de start van het experiment.

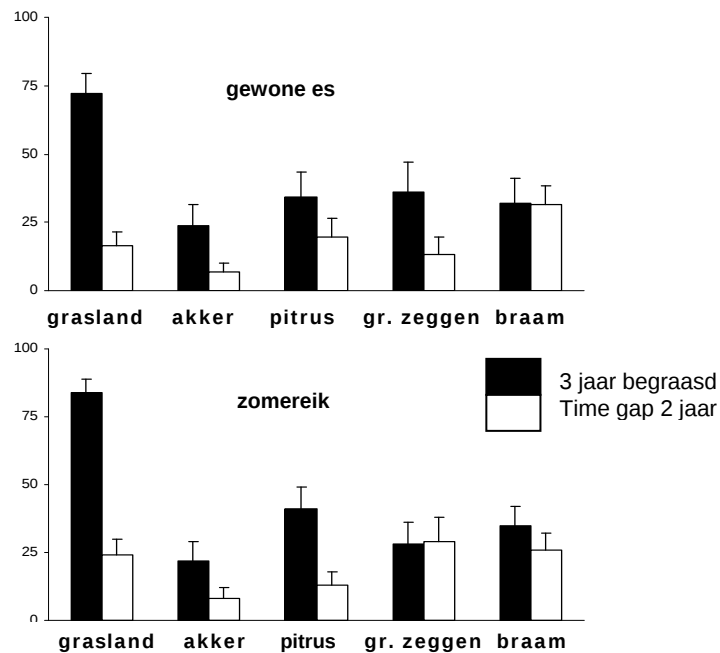
Afhankelijk van het vegetatiestructuurtype, is een variabel aantal individuen in staat te groeien. In Tabel 4.5 worden de percentages weergegeven van zaailingen met een positieve groei na drie jaar begrazing. Deze percentages zijn laag in grasland voor beide soorten en in pitrusplots voor zomereik ($\pm 9-24\%$). In de andere vegetatiestructuurtypen is $\pm 40-70\%$ van alle zaailingen in staat te groeien.

Tabel 4.5: Percentages (gemiddelde + st. err.) van zaailingen met een positieve groei na 3 jaar begrazing

Vegetatiestructuurtype	zomereik	gewone es
grasland	9.43 (± 9.36)	22.99 (± 7.55)
akker	40.56 (± 10.73)	67.08 (± 10.08)
pitrus	24.44 (± 10.33)	58.91 (± 9.50)
grote zeggen	40.69 (± 12.05)	61.29 (± 12.14)
bramen	64.11 (± 10.05)	61.97 (± 7.67)

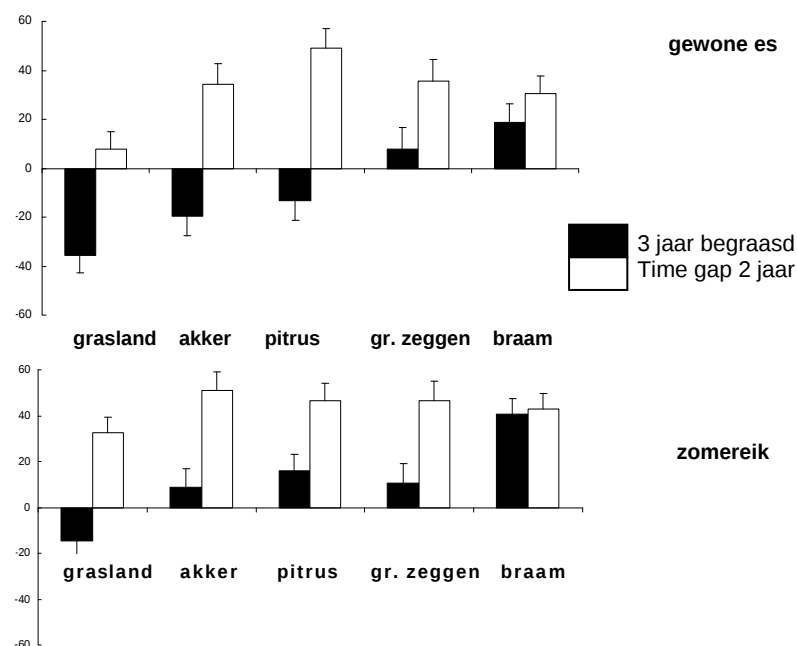
4.3.1.3. Time gaps

Een 2 jaar durende initiële time gap voor de begrazing (met een duur van 1 jaar) heeft een significant effect op de mortaliteit in vergelijking met de 3 jaar begraasde plots. Dit was het geval in grasland voor beide boomsoorten (Tukey-test: alle $P < 0.001$) en in pitrusplots voor de zomereik ($P = 0.003$), waar de mortaliteit 3-4 keer lager is dan in de continu begraasde plots (Fig. 4.5). Tussen de andere vegetatiestructuurtypen zijn er geen significante verschillen, maar over het algemeen is de mortaliteit wel lager dan in de continu begraasde plots. Binnen de plots met time gap-behandeling zijn er geen verschillen tussen de vegetatiestructuurtypen.



Figuur 4.5: Mortaliteitspercentages van zaailingen na 3 jaar: continue begrazing vs. timegapbehandeling (2 jaar) voor de start van de begrazing.

Time gaps resulteren in een significant hogere groei voor gewone es (32,4 – 50,9 cm) en zomereik (7,6 – 49,2 cm) in vergelijking met de 3 jaar begraasde plots (Fig. 4.6). Er worden echter geen verschillen gevonden in braamstruwelen (Tukey-test: $P > 0.05$). Onder de verschillende vegetatiestructuurtypes mét time gap-behandeling worden ook geen verschillen in groei gevonden, met uitzondering van graslandplots (significant lager; Tukey-tests: alle $P > 0.05$). Enkel voor gewone es in bramen- en grote zeggenplots treedt er een gemiddeld positieve groei (resp. +4,9 en +8,2 cm) op na het openen van de exclusures, maar deze groei is niet significant hoger. In graslandplots, daalt de gemiddelde groei zeer sterk voor zomereik (Tukey-test $P = 0.003$); in de overige vegetatiestructuren komt de groei tot stilstand voor beide soorten.



Figuur 4.6: Groei van zaailingen na 3 jaar: continue begrazing vs. timegap behandeling (2 jaar) voor de start van de begrazing

4.3.2. Doorgroeimogelijkheden van houtige soorten in voormalige akkers (deelvragen 1, 3 & 4)

4.3.2.1. Stamtaltotalen: alle zaailingen en jonge bomen

De vegetatiestructuur die initieel aanwezig is ($P < 0,0001$) en jaartal (= effect van drie jaar begrazing; $P < 0,0001$) hebben een significant effect op de stamtallen: het hoogste aantal individuen is te vinden in ruigtes. Zeer lage aantallen worden aangetroffen in plots waar zich snel grasland ontwikkelt. De interactie tussen jaartal en vegetatie is niet significant ($P = 0,1495$) (Tabel 4.6). Dit betekent dat in alle vegetatietypes een gelijkaardig effect van 3 jaar begrazing optreedt: het stamtal daalt (Fig. 4.7), behalve daar waar zich struwelen ontwikkelen (stamtal blijft gelijk). Random factoren (gebied en plot) hebben een belangrijk effect: covariance parameter estimates voor random factoren ($= 2,0789 \pm 0,3776$). Er zijn dus grote verschillen tussen gebieden. Voornamelijk in het Altenbroek en in Moenebroek 2 zijn zeer hoge stamtallen te vinden. De ontwikkelingstijd (verdeeld in 3 klassen) van een bepaald project levert eveneens een significant effect. In jonge projecten (< 10 jaar) is het stamtal meer variabel in de onderzochte periode van 3 jaar. In oudere projecten blijft het stamtal eerder stabiel.

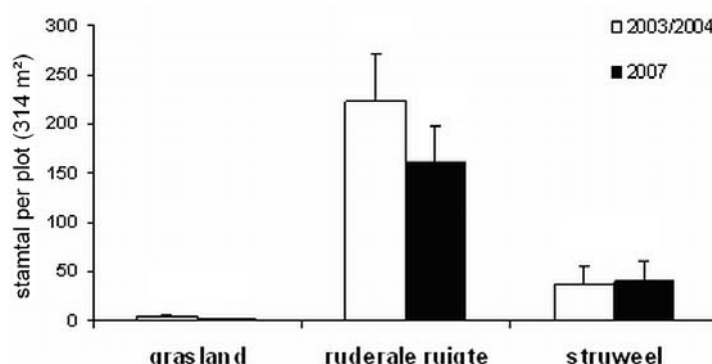
Tabel 4.6.: GLM-analyse totaal stamtal (veg = vegetatiestructuurtype; jaar = 3 jaar begrazing tussen 2004 en 2007)

onafhankelijke factoren	nom. DF	den. DF	F Value	Pr > F	significantieniv.
Veg	2	66.42	48.54	<0.001	***
jaar	1	136	36.80	<0.001	***
jaar*veg	2	1	21.88	0.1495	NS
ouderdom project	2	71.54	10.57	<0.001	***

In ruderaal ruigte en grasland is het stamtal in 2004 groter dan in het jaar 2007. Drie jaar begrazing heeft een duidelijk effect op de stamtallen, zij het enkel in ruderaal op een significante manier (Tukey-test $P = 0,047$). In grasland wordt het aantal stamtallen per plot gehalveerd, maar zijn er wellicht te weinig waarnemingen om significante verschillen te kunnen aantonen.

In de ruderaal ruigte vestigen zich ondanks het negatieve effect van begrazing toch beduidend meer houtige planten dan in struweel. In dit laatste type is er een lichte stijging merkbaar van het aantal individuen. Een verklarende factor hiervoor is dat struweel fungeert als safe site; ruderaal ruigtes doen dat in mindere mate, terwijl er in grasland nauwelijks vestiging mogelijk is (minder kiemingskansen en hogere mortaliteit door associatieve smakelijkheid).

In struweel kunnen zich minder soorten vestigen (minder licht in struwelen), maar als ze zich vestigen hebben ze wel meer kans op overleving.



Figuur 4.7 : Totaal stamtal per plot en per vegetatietype

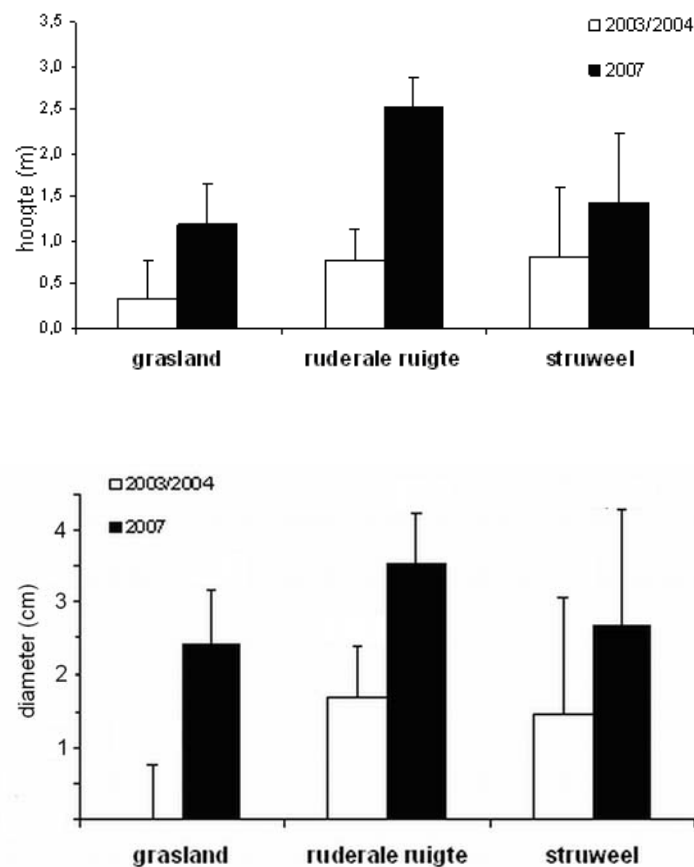
4.3.2.2. Doorgroei van houtige soorten in begraasde plots

De groei van de gevestigde houtige soorten werd bestudeerd aan de hand van hoogte- en diametermetingen. Opnieuw werden zowel de verschillen bekeken tussen de vegetatiestructuurontwikkelingen in de onderzochte plots. Beide analyses (hoogte & diameter) leveren gelijkaardige resultaten op. Het vegetatietype is op zich niet van belang, maar jaartal heeft een significant effect en er treedt een significante interactie op tussen vegetatie en jaartal (Tabel 4.7).

Tabel 4.7: GLM-analyse hoogte en diameter van gevestigde houtige soorten in akkers

onafhankelijke factoren	nom. DF	den. DF	F Value	Pr > F	significantieniv.
hoogte					
veg	2	8.67	1.88	0.2094	NS
jaar	1	1317	139.78	<0.001	***
jaar*veg	2	1307	20.35	<0.001	***
diameter					
veg	2	9.73	3.32	0.0796	NS
jaar	1	1327	324.29	<0.001	***
jaar*veg	2	1306	9.13	<0.001	***

De hoogtegroe van gevestigde bomen is het grootst in ruderales vegetaties, in grasland het laagst. De hoogste bomen komen voor in ruderales vegetaties. In 2004 waren er nauwelijks verschillen in hoogte; in 2007 is er een duidelijk verschil in hoogte tussen individuen in grasland en in ruderales ruigte (hoewel Tukey-test $P = 0.051$); er is geen significant verschil met struvelen (Fig. 4.8a). De diktegroe is het grootst in graslanden, hoewel globaal genomen de diameters in grasland het kleinst zijn (Fig. 4.8b); het hoogst in ruderales ruigtes.



Figuur 4.8. a: gemiddelde hoogte (m) van gevestigde bomen in diverse vegetatiestructuurtypes; b: gemiddelde diameter (cm) van gevestigde bomen in diverse vegetatiestructuurtypes

Zowel voor de hoogte als de diameter is de variatie hoog te noemen. Dit wordt bevestigd door de analyse van de randomfactoren gebied en plot die steeds belangrijk zijn.

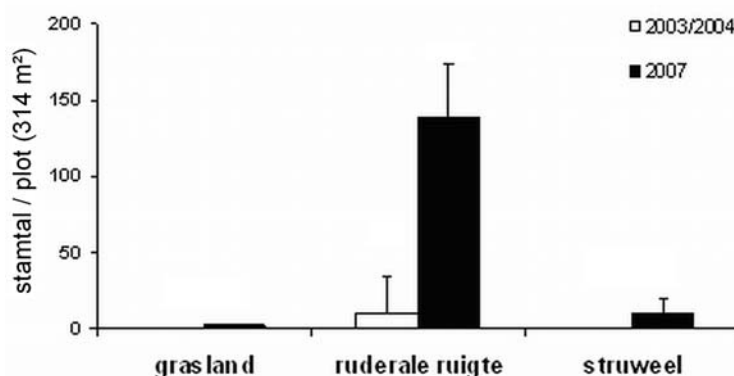
Voor de uiteindelijke doorgroei is het van belang dat houtige soorten boven de vraatlijn kunnen uitkomen. Hoewel soms ook bomen groter dan 2 meter nog kunnen neergehaald worden, is deze grens die ook de vraatlijn aangeeft een goede maat om in te schatten of doorgroei mogelijk is. De stamtalanalyse werd daarom herhaald met de individuen die groter zijn dan 2 meter (Tabel 4.8).

De interactieterm jaar*veg in Tabel 4.8 duidt op belangrijke verschillen in doorgroeimogelijkheden in verschillende vegetatietypes: in plots waar zich snel grasland ontwikkelt groeien nauwelijks bomen uit, in ruderales stijgt het aantal fors op 3-4 jaar tijd; in struwelen kan een gering aantal bomen doorgroeien; dit gaat gepaard met de ontwikkeling van de struwelen zelf.

Tabel 4.8: GLM-analyse stamtal van bomen > 2 m (veg = vegetatiestructuurtype; jaar = 2003/2004 of 2007)

Onafhankelijke factoren	nom. DF	den. DF	F Value	Pr > F	significantiëniv.
veg	2	63	1,39	0,26	NS
jaar	1	69	25,20	<0,001	***
jaar*veg	2	69	5,71	0,005	**

De meest typische ontwikkeling op voormalige akkers (in de meeste plots en gebieden) is een snelle ontwikkeling van bos in een ruderales. De vestigingsfase is massaal, waarna het aantal zaailingen en jonge bomen daalt. Er is echter een vrij geringe nieuwe vestiging van boomsoorten in de daarop volgende jaren, terwijl een relatief groot deel van de initieel gevestigde bomen kan uitgroeien boven de vraatlijn (Fig. 4.9).



Figuur 4.9 : aantal doorgegroeide jonge bomen (met hoogte > 2 m) per plot (314 m²) in drie verschillende vegetatietypes

4.3.2.3. Vergelijking van het stamtal, hoogte, diameter (op 0,5 m) en groeivorm in begraasde vs. onbegraasde plots.

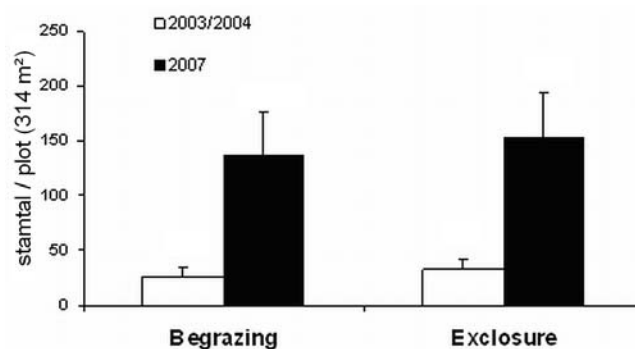
Hiervoor werd gebruik gemaakt van de ontwikkelingen in de enclosure in voormalig akkerland van het Bos t'Ename en een aanpalende set plots in begraasd terrein.

Verrassend genoeg heeft de behandeling (begraasd vs. onbegraasd) geen significant effect op het stamtallen. In beide gevallen steeg het stamtal aanzienlijk (ook geen significante interactie met tijd; Tabel 4.9).

Tabel 4.9. GLM-analyse stamtallen in begraasd vs. onbegraasd gebied (behandeling) over een periode van 3 jaar

Onafhankelijke factoren	nom. DF	den. DF	F Value	Pr > F	significantieniv.
jaar	1	18	773.88	<0.001	***
behandeling	1	8.99	0.15	0.71	NS
jaar*behandeling	1	18	0.34	0.57	NS

De vestigingsmogelijkheden van pioniersboomsoorten in een open ruderaal vegetatie zijn hier duidelijk van doorslaggevend belang in vergelijking met het effect van begrazing (Fig. 4.10). De algemeen dalende trend die we terugvinden in de globale stamtalanalyse in ruderaal vegetaties heeft zich hier (nog) niet doorgezet.



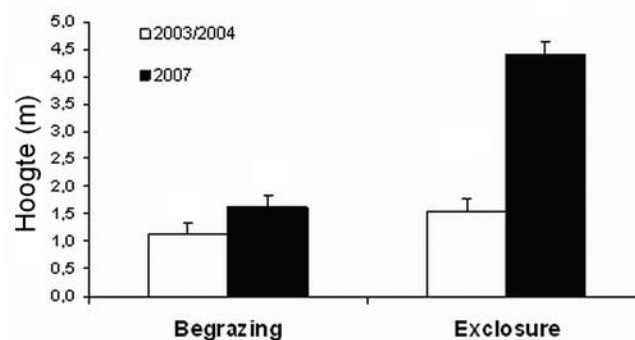
Figuur 4.10: stamtallen in begraasde vs. onbegraasde plots in Bos t' Ename

De verticale vegetatiestructuur is evenwel sterk verschillend. Zowel het effect van de behandeling als van de interactie behandeling*jaartal is significant (Tabel 4.10).

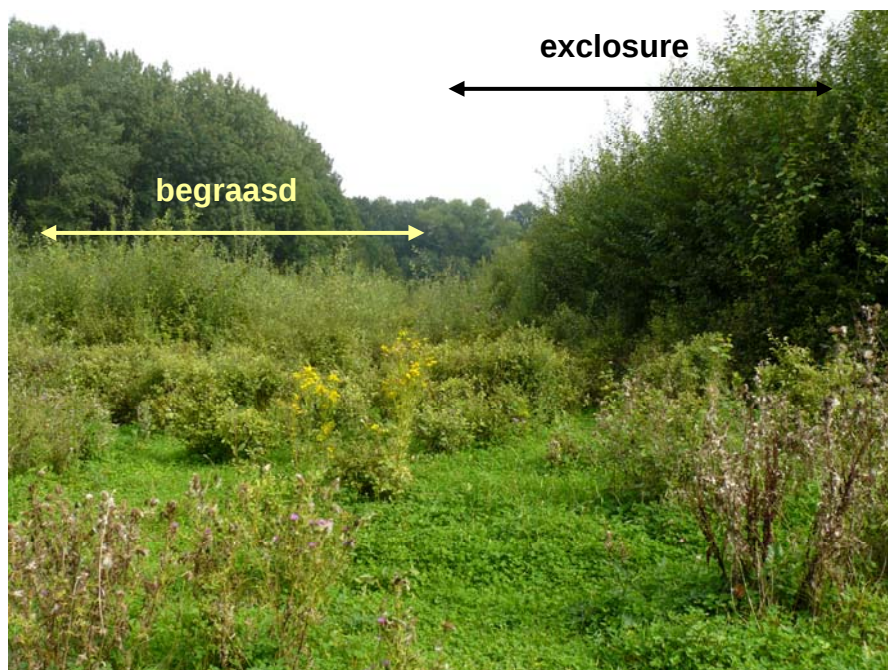
Tabel 4.10: GLM-analyse van de hoogte van gevestigde bomen in begraasde en onbegraasde plots (behandeling) in Bos t' Ename, over een periode van 3 jaar.

onafhankelijke factoren	nom. DF	den. DF	F Value	Pr > F	significantieniv.
behandeling	1	10	31.58	<0.001	***
jaar	1	226	127.55	<0.001	***
jaar*behandeling	1	226	62.52	<0.001	***

In onbegraasde plots zijn de gevestigde bomen kunnen uitgroeien (gemiddeld 2,8 m tot 4,4 m hoog); in begraasde plots is deze stijging veel geringer (gemiddeld 0,5 m tot 1,6 m hoog; Fig. 4.11a en 4.11b).



Figuur 4.11a: gemiddelde hoogte (m) in begraasde vs. onbegraasde plots

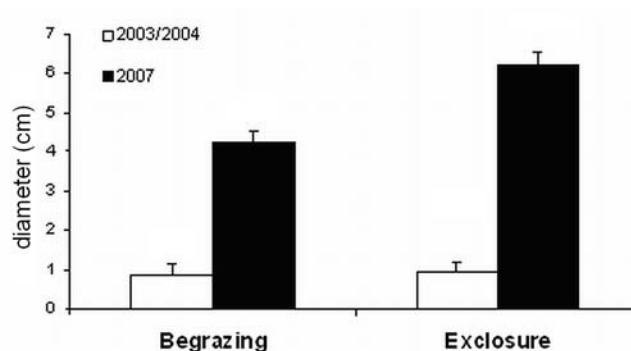


Figuur 4.11b: verschil in verticale structuur in begraasde vs. onbegraasde plots

Gelijkaardige resultaten aan deze van de hoogte worden verkregen uit de analyse van de diameters: het effect van behandeling, jaar en hun interactie is significant (Tabel 4.11). Terwijl er in 2004 nog geen verschillen in diameters gevonden worden (Tukey-test $P = 0.99$), treden deze duidelijk op tussen de behandelingen in 2007 en binnen een bepaalde behandeling: overall significante groei (Fig. 4.12).

Tabel 4.11: GLM-analyse van de diameter van gevestigde bomen in begraasde en onbegraasde plots (behandeling) in Bos t' Ename, over een periode van 3 jaar.

Onafhankelijke factoren	nom. DF	den. DF	F Value	Pr > F	significantienv.
behandeling	1	10	9.37	0.0120	*
jaar	1	226	358.22	<0.0001	***
jaar*behandeling	1	226	16.99	<0.0001	***

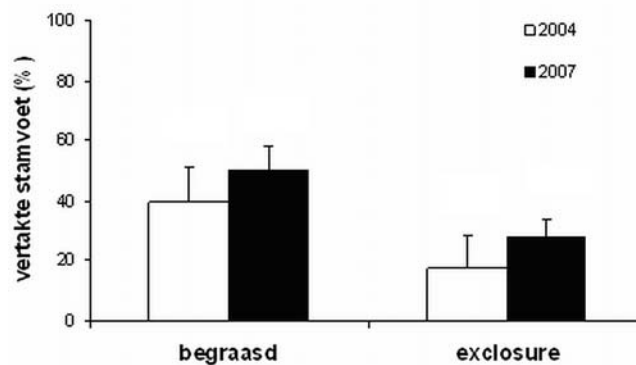


Figuur 4.12: gemiddelde diameter (cm) in begraasde vs. onbegraasde plots

Verdere verschillen tussen begraasde en onbegraasde plots uiten zich in de groeivorm van bomen. Wanneer zaailingen/juvenile bomen worden afgevreten en regenereren zijn ze aan de basis vaak vertakt, waardoor ze wijder uitgroeien en zo ook een invloed hebben op de horizontale vegetatiestructuur (Fig. 4.13). In Fig. 4.14 worden het percentage gevestigde bomen met een vertakte stamvoet weergegeven. Bijna 50% van alle gevestigde bomen heeft een vertakte stam in begraasde plots.



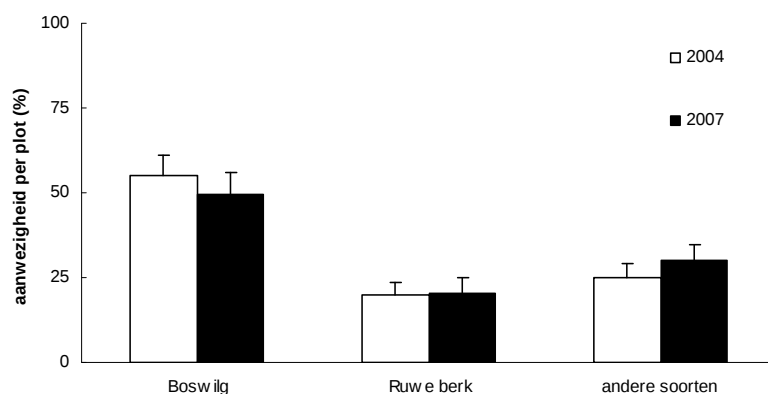
Figuur 4.13: Typische groeivorm en vestigingspatroon van begraasde boswilgen in voormalige akkers



Figuur 4.14: percentage gevestigde bomen met een vertakte stamvoet

4.3.2.4. Welke soorten kunnen doorgroeien?

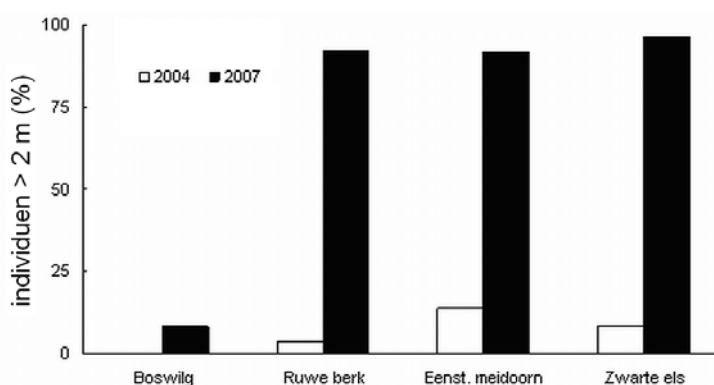
In totaal werden een 20-tal houtige soorten aangetroffen in de onderzochte plots. Er treden grote verschillen op tussen de verschillende gebieden. Slechts 1 soort komt in alle gebieden voor, en is tegelijkertijd in beide onderzochte jaren in meer dan de helft van alle plots aanwezig, nl. de boswilg. De ruwe berk is in één derde van de plots aanwezig, maar niet in alle gebieden (Fig. 4.15).



Figuur 4.15. Voorkomen (percentage + standaard error) van boswilg en ruwe berk in akkerplots

Enkele soorten komen in slechts één gebied voor, b.v. gewone esdoorn, lork, wilde lijsterbes en robinia. Soorten zoals de gewone es en de gewone esdoorn zijn typisch voor de “oudere” projecten. Verder zijn er soorten die zich specifiek vestigen in plots die een snelle ontwikkeling naar grasland kenden, nl. schietwilg en eenstijlige meidoorn.

Boswilg en ruwe berk reageren sterk verschillend op begrazing. Van alle gevestigde ruwe berken kan na 3 jaar meer dan 90% uitgroeien tot boven de vraatlijn. Bij de boswilg is dit slechts 8%. Van de andere soorten kunnen vnl. eenstijlige meidoorn en zwarte els uitgroeien boven de vraatlijn (Fig. 4.16). Samen met de boswilg en de ruwe berk maken deze soorten 97% uit van alle doorgroeide bomen. De eenstijlige meidoorn doet dit bijna uitsluitend in graslandplots; de zwarte els vnl. in ruderaal ruigtes. Van gewone esdoorn, gewone es, lork, grauwe els en robinia worden zeer kleine aantallen gevestigde én doorgroeide individuen aangetroffen.



Figuur 4.16 : % doorgroei van 4 boomsoorten in voormalige akkers

Drie van de 4 soorten die in dit onderzoek goed kunnen doorgroeien maken gebruik van “defensiemechanismen” tegen begrazing: eenstijlige meidoorns hebben doorns, zwarte els en ruwe berk zijn eerder onsmakelijke soorten. Het geringe percentage boswilgen dat kan doorgroeien dankt dit aan de verhoogde kansen voor uitgroeï door de massale vestiging in akkers en een sterk regeneratievermogen na vlaat.

Frequent voorkomende soorten die nauwelijks kunnen doorgroeien zijn schietwilg en zomereik. gewone es en gewone esdoorn zijn soorten die zich vnl. later vestigen (bijna ontbrekend in 2003/2004; aanwezig in 2007, maar bijna steeds < 2m). Over de doorgroei kan bijgevolg nog weinig gezegd worden.

4.4. Bespreking van de Resultaten

4.4.1. Time Gaps

Om processen van bosvorming in begraasde ecosystemen te laten plaatsvinden, is er een goede balans nodig tussen regeneratie en consumptie van houtige soorten. Na begrazing heeft gewone es een beter regeneratievermogen dan zomereik. Daardoor treedt gewone es ook vaker in gebieden met een matige graasdruk. Zomereik heeft onder gelijkaardige omstandigheden meer bescherming nodig (Van Uytvanck et al., 2008a).

Enkel een lage graasdruk of tijdelijke onderbrekingen in de begrazing kunnen uiteindelijk leiden tot succesvolle regeneratie van smakelijke soorten buiten de bescherming van struwelen (Mountford & Peterken, 2003). Kuiters & Slim (2002) geven aan dat graasgevoelige soorten zoals eiken niet regenereren wanneer er geen ruimtelijke of tijdelijke variatie optreedt in graasdruk. Indien dit niet gebeurt, kan bosvorming op voormalige landbouwgronden decennia lang uit blijven (Smit & Olff, 1998; Harmer et al., 2001).

We konden aantonen dat het eerste jaar in het leven van een zaailing uitermate belangrijk is voor overleving. Daarom hebben initiële time gaps in begrazing een grote, positieve impact op die overleving. Voor de definitieve uitgroei daarentegen, is een time gap van 2 jaar veelal te kort. Grote grazers hebben de neiging om na het openen van exlosures, de ontstane ruigtes binnen te gaan. Daarbij worden onvoldoende grote of sterke zaailingen begraasd of vertrappeld (Clarke, 2002). Het verlengen van de time gaps kan een optie zijn maar heft het risico dat in oorspronkelijk open landschappen soorten die om natuurbehoudsredenen belangrijk zijn verdwijnen door verruiging (Bakker et al., 2002).

4.4.2. Vestigingspatroon

In ons onderzoek was de meest typische ontwikkeling op voormalige akkers een snelle bosontwikkeling in ruderaal ruigte. Hierin troffen we de hoogste aantallen zaailingen en jonge bomen aan. Als zich na het stopzetten van het landbouwgebruik grasland ontwikkelde, kwamen er maar zeer weinig zaailingen voor. In struweel konden zich nog minder soorten vestigen (minder licht in struwelen), maar eens gevestigd, hadden ze wel meer kans op overleving.

In grasland kunnen de lage aantallen te verklaren zijn door associatieve smakelijkheid en minder kiemingskansen door een te dichte grasmat. Associatieve smakelijkheid houdt in dat in grasland de zaailingen van houtige soorten samen begraasd worden met het smakelijke gras. Een dichte grasmat verhindert de vestiging van boomsoorten door competitie voor licht en voedsel. Openingen in de grasmat hebben een positieve invloed op de vroege stadia van de ontwikkeling (Vandenberghe et al., 2006). Lokale verstoringen zoals plantensterfte kunnen die openingen creëren, maar meestal worden ze veroorzaakt door dierlijke activiteiten van (bv. door mollen) en bodemvertrapping door runderen (Goldberg & Gross, 1988; Trimble & Mendel, 1995).

Na de massale vestigingsfase, daalt het aantal zaailingen en jonge bomen. Toch kan een deel van de initieel gevestigde bomen uitgroeien boven de vraatlijn. In jonge bosontwikkelingsprojecten was het stamtal variabelere dan in oudere projecten, waar het stamtal eerder stabiel bleef. In recente voormalige akkers kan 50-60% van de biomassa uit zaailingen bestaan (Giourga et al., 1998). In voormalige akkers die 30 jaar en meer verlaten waren, bestond slechts een zeer kleine fractie uit zaailingen.

Bokdam & Gleichman (2000) concludeerden dat tijdens de eerste 5 jaar de soortenrijkdom van houtige soorten significant stijgt, tijdens de volgende 5 jaar stabiliseert de soortenrijkdom. Het is dus van belang dat de eerste vestigingsfase goed verloopt. Wanneer er, door bijvoorbeeld een te grote graasdruk, zich weinig bomen vestigen, blijft de soortenrijkdom laag. Na enkele jaren verminderen zijn de kiemkansen immers sterk door de vorming van een grasmat. Dit was bv. het geval in ons onderzoeksterrein Boembeke.

De vergelijking van stamtallen in begraasde en onbegraasde plots leverde eerder verrassende resultaten op: in beide gevallen was het stamtal vergelijkbaar. We hadden verwacht dat zich in de begraasde plots minder individuen zouden vestigen (cf. Gill & Beardall, 2001; Pépin et al., 2006).

Voor de bosontwikkeling (stamtaal) in akkers zijn de massale vestigingsmogelijkheden van pionierboomsoorten belangrijker dan het effect van al dan niet begrazen. Gelijkaardige resultaten werden verkregen door Langeveld et al. (2003): ondanks extensieve begrazing door Galloways was er een dominante aanwezigheid en een explosieve groei van de ruwe berk. De verwachting is dat de ruwe berken 70 jaar (gemiddelde leeftijd ruwe berk) het bos zullen domineren

Na vestiging daalt het stamtaal na 3 jaar in ruigte en grasland. In struwelen was er een lichte stijging van het stamtaal. Struweel fungeert hier als safe site; ruderaal ruigtes doen dat in mindere mate. Naast struwelen kunnen allerlei beschermende structuren optreden: deze associatieve resistentie is de drijvende kracht achter de regeneratie van bomen in begraasde ecosystemen (Smit et al., 2006a).

Associatieve resistentie treedt op bij doornige, stekelige of toxische soorten (Kuiters & Slim, 2003). Ook door associatie met een onsmakelijke buur vermijden smakelijke planten dat ze worden opgegeten (Callaway et al., 2000). In ons onderzoek was struweel de beste "kraamkamer" voor jonge soorten, maar ook de ruderaal ruigte kon jonge bomen tijdelijk beschermen tegen vraat. Als de vegetatie hoog genoeg is (en liefst onsmakelijk), zijn de zaailingen ook minder zichtbaar voor de grazers (Pietrzykowski et al., 2003).

Enkele onderzoekers toonden dezelfde mechanismen aan op armere bodems. Kuiters & Slim (2003) toonden aan dat 27 jaar begrazing met paarden op voormalige akkers leidt tot graslandvegetaties met vlekken heide, bramen en pitrus (*Juncus effusus*). Braamstruwelen faciliteren regeneratie van graasgevoelige soorten, zoals de zomereik en sporkenhout (*Frangula alnus*): de houtige verjonging is er 20 keer hoger dan in open vegetatietypes. Ook in open grasland met schapenbegrazing kunnen eiken (*Quercus humilis*.) regenereren op plaatsen waar er struiken zoals palmboompje (*Buxus sempervirens*) of jeneverbess (*Juniperus communis*) aanwezig zijn (Rousset & Lepart, 2000).

Verschillende onderzoekers relateren ook de totale soortenrijkdom van een bepaald gebied aan het regeneratieproces van houtige soorten, met name aan de struiklaag: hoe groter de struiken, hoe meer kruidige soorten er worden aangetroffen (Maestre & Cortina, 2005). Meer soorten worden aangetroffen in heterogene struikengemeenschappen: hierbij speelt de asymmetrie van de verschillende bladerdekken een belangrijke rol (Lopez-Pintor et al., 2006)

4.4.3. Doorgroeimogelijkheden voor houtige soorten in akkers

4.4.3.1. Hoogte en diameter

Drie van de 4 soorten die in ons onderzoek goed doorgroeiden maken gebruik van "defensiemechanismen" tegen begrazing: eenstijlige meidoorn heeft doornen, zwarte els en ruwe berk zijn eerder onsmakelijke soorten. Boswilg was de soort die het minst van de 4 kon doorgroeien. Boswilg is een graag gegeten plant (Olff et al., 1999), hoewel hij de talrijkste soort was in de onderzochte plots. De soort heeft een sterk regeneratievermogen na vraat en een grote kolonisatiecapaciteit. Case & Kauffman (1997) testten de impact van begrazing door elanden en herten. Begrazing had een significante invloed op de groei van hoogte, kroon en biomassa bij wilgen: er was - net als in ons onderzoek - een verminderde groei vergeleken met de groei in de enclosure, maar er was nog wel een groei. Sommige boomsoorten groeien zelfs sterker na vraat door overcompensatie (Focardi & Tinelli, 2005)

Andere frequent voorkomende soorten die nauwelijks konden doorgroeien waren schietwilg en zomereik. Voor de uiteindelijke doorgroei is het van belang dat houtige soorten boven de vraatlijn uitkomen. De hoogteklaas waarin grazers zaailingen het meest aanvreten, varieert naargelang de soort en de grootte van de herbivoor. Zo prefereren herten, met een schouderhoogte van 82 tot 105 cm, wilgen met een hoogte van 85 tot 115 cm (Renaud et al., 2003). Bomen die beschermd waren tegen herten in een enclosure bereikten een veilige hoogte na 5 seizoenen van groei. Onbeschermd bomen bereikten dezelfde hoogte 1 jaar later (Welch et al., 1992).

Algemeen kunnen we zeggen dat in ons onderzoek de diameter en de hoogte van de individuen in de ruigte groter was dan in struweel en grasland. Ook de doorgroei was in ruderaal ruigtes beter dan in struweel en grasland. Volgens Bakker et al. (2004) is de groei van houtige planten het best op plekken, zoals grasland en aan de rand van sleedoornstruwelen (*Prunus spinosa*), waar voldoende licht is, maar waar er ook voldoende bescherming is tegen begrazing. In een experiment van Castro et al. (2004) werd de groei van de zaailingen niet verhinderd door het groeien onder

struiken en was de groei gelijkaardig met de planten in de open gebieden. De schade door herbivoren was echter wel lager onder de struiken.

Er was een sterk verschil in verticale vegetatiestructuur merkbaar tussen de begraasde en de onbegraasde plots. In de exclosure namen de individuen meer toe in hoogte en in diameter. Begrazing zorgt er dus voor dat de bomen niet voluit groeien. Ook Inouye et al. (1994) stelden vast dat in een exclosure van een voormalige akker de groei van de bomen significant groter was dan in de begraasde terreindelen. Holland et al. (2005) vonden gelijkaardige resultaten voor wilgen. De bomen in de lange termijn exclosure waren 1,5 keer hoger dan die in de lange termijn begrazing. Begrazing kan zaailingen dwingen tot een gesnoeide struikachtige vorm. De chronische intensiteit van de begrazing is de drempel die bepaald of regenererende bomen zich ontwikkelen tot hoge bomen of tot lage struiken (Pollock et al., 2005). Palmer & Truscott (2003) bestudeerden begrazing door het edelhert en de ree in een grove dennenbos. De zaailingen die begraasd waren hadden een kleinere stijging in diameter. Vandenhoute (2005) kwam eveneens tot dezelfde conclusie: in niet begraasde terreinen zijn de kiemplanten van bomen hoger en dikker.

4.4.3.2. Vertakking

Het vertakkingspercentage is een maat voor het begrazingsrisico in het jong stadium. Welch et al. (1992) toonden aan dat het vertakkingspercentage in relatie staat met het aantal bomen met vraat aan de hoofdtak. Onbegraasde bomen zijn meestal onvertakt en de hoge vertakking (45%) werd grotendeels veroorzaakt door herten. Vertakte bomen worden minder hoog, doordat ze meer investeren in breedte ontwikkeling dan in hoogte ontwikkeling. In deze studie zien we ook in de exclosure een aantal (17%) individuen vertakt waren en dat dat percentage na 3 jaar zelfs 10 % steeg. Andere wilde dieren, bv. konijnen, kunnen een rol gespeeld hebben.

4.4.3.3. Vraatsporen

In 2007 waren er minder individuen aangevreten aan de top dan in 2004. Een mogelijke verklaring is dat enkele bomen zijn uitgegroeid boven de vraathoogte, wat begrazing aan de top onmogelijk maakt. Ze waren wel nog op andere manieren begraasd (bv. zijtakken). Ruwe berk en zwarte els zijn eerder onsmakelijke soorten. In de beginfase van hun groei, worden ze samen begraasd met het smakelijke gras (associatieve smakelijkheid), maar wanneer ze groter zijn, worden ze vermeden.

Schietwilg en boswilg zijn smakelijke soorten en hadden bijgevolg meer te kampen met begrazing. Ondanks de stijging in vraatpercentage bij de wilg, was er toch nog een groei merkbaar. Bij de eenstijlige meidoorn was de sterkste daling in vraatpercentage merkbaar. Dat resultaat kan te verklaren zijn doordat bij zaailingen van eenstijlige meidoorns de defensiemechanismen (doornen) nog niet ontwikkeld zijn (Rackham, 1980).

In grasland en in struweel was er, in tegenstelling tot in de ruderaal ruigte, een daling in vraatpercentage (algemeen + vraat aan de top) na 3 jaar begrazing, maar individuen in grasland die niet aangevreten waren in 2007, waren allemaal eenstijlige meidoorns. Als we de eenstijlige meidoorns buiten beschouwing laten, treedt er een stijging op in vraatpercentage in grasland en in ruigte en een daling in struweel. Struweel staat bekend als een betere safe site dan de ruderaal ruigte, maar toch werden er in struweel meer bomen begraasd. Het is mogelijk dat de struwelen zich nog niet voldoende ontwikkeld hebben, maar ook variatie in graasdruk tussen de verschillende gebieden kan een oorzaak zijn.

4.5. Conclusies

4.5.1. Safe sites en time gaps

Bosontwikkeling op begraasde voormalige landbouwgronden is een complex proces. Behalve dispersie en kieming van houtige soorten, wordt de definitieve vestiging van bomen belemmerd door een dubbele bottleneck: overleving en groei.

De combinatie van safe sites en gericht beheer kan deze bottlenecks omzeilen.

1. De vegetatiestructuur, waarin de kieming plaatsvindt is cruciaal, omdat overleving in het eerste jaar cruciaal is.
2. Overleving, groei en de mogelijkheid om boven de vraatlijn uit te groeien zijn sterk gelinkt aan de vegetatiestructuur.
3. Groei treedt op in onsmakelijke ruigtes en braamstruwelen; niet in grasland.
4. Braamstruwelen functioneren als safe site voor smakelijke houtige soorten. Doorgroei van smakelijke houtige soorten kon gedurende de experimenten enkel hier worden aangetoond.
5. Ruigtevegetaties kunnen een tijdelijke rol spelen als safe site: overleving wordt sterk bevorderd; groei tot een zeker niveau ($\pm$ tot de hoogte van de ruigtes zelf); in homogene graslanden is bosregeneratie bijna onmogelijk, zelfs bij zeer geringe begrazingsdruk.
6. Initiële time gaps in begrazing kunnen het regeneratieproces bevorderen en versnellen. Een periode van 2 jaar is echter te kort voor smakelijke soorten om definitief te kunnen doorgroeien buiten safe sites. Beheerders moeten in dit verband een goede afweging maken tussen het mogelijk verlies aan biodiversiteit (b.v. door verruiging van grasland) en versnelde bosregeneratie.

4.5.2. Doorgroeimogelijkheden van houtige soorten in voormalige akkers

7. Extensieve begrazing induceert vaak de ontwikkeling van mozaïekvegetaties met grasland, ruigte en struweel.
8. Het stamtal is sterk afhankelijk van de vegetatiestructuur die zich kort na het stopzetten van akkerteelt ontwikkelt. In ruderaal ruigtes (meest voorkomend) kan het stamtal zeer hoog zijn (1000den individuen per ha), het aantal kan bovendien sterk fluctueren in de daarop volgende jaren. In grasland is en blijft het stamtal meestal zeer laag. In struwelen vestigen zich veel kleinere aantallen bomen, maar het aantal blijft constanter.
9. Doorgroei is mogelijk in ruderaal ruigtes en struwelen.
10. In voormalige akkers kan op middellange termijn (5-15 jaar) slechts een beperkt aantal soorten doorgroeien: dit zijn vnl. boswilg (in beperkte mate als gevolg van massale kieming en goed regeneratievermogen) en ruwe berk (in zeer hoge mate als gevolg van onsmakelijkheid). Deze windverbreiders bepalen de structuur van nieuwe bossen, ook onder begrazing. In mindere mate kunnen ook eenstijlige meidoorn en zwarte els doorgroeien.
11. In akkers beïnvloedt begrazing eerder de verticale structuur en de groeivorm van de gevestigde soorten dan het stamtal.

5. Nutriëntentransport en - depletie in een begraasd mozaïeklandschap

Het mechanisme van bosvorming via nutriëntendepletie is beschreven voor voedselarme, begraasde ecosystemen (Bokdam, 2003). In dergelijke ecosystemen zou de uitputting van bodemnutriënten aanleiding geven tot schuivende vegetatiemozaïeken.

In een verkennend onderzoek in Bos t' Ename werd nagegaan of het gedifferentieerde graaspatroon ook aanleiding kan geven tot verschuivingen in de concentraties van bodemnutriënten in voedselrijke terreinen met bos en grasland.

In een bemestingsexperiment met feces van grote grazers werd nagegaan in welke mate dit zou kunnen gebeuren.

Tenslotte werd met behulp van empirische gegevens uit Bos t' Ename en beschikbare kennis uit de literatuur getracht om een stikstofbalans voor het begraasde deel van Bos t' Ename op te stellen en zo het relatieve aandeel van grazers in het nutriëntentransport van en naar verschillende vegetatietypes en ev. nutriëntendepletie in te schatten.

5.1. De rol van het graaspatroon: verkennend onderzoek

5.1.1. Vraagstelling

In vaak gebruikte habitats wordt een verhoogde nutriëntenconcentratie verwacht. In dit deelonderzoek werd een antwoord gezocht op volgende vragen:

1. Zijn patronen in graasgedrag en terreingebruik belangrijk voor nutriëntentransport en zo ja, in welke mate?
2. Welke rol spelen paden en rustplaatsen?
3. Treden er verschillen op in nutriëntensamenstelling in de bodem in begraasde en onbegraasde vegetaties?

5.1.2. Methodiek

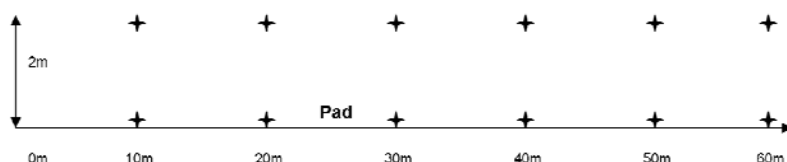
5.1.2.1. Proefopzet

In het najaar van 2006 werden de rustplekken en frequent gebruikte paden van de runderen in het gebied in kaart gebracht. De paden zijn over het algemeen goed te herkennen; tevens werden bekende, veel gebruikte rustplekken aangeduid door Pieter Blondé (beheerswerkgroep Bos t' Ename).

Vanaf januari 2007 zijn er bodemstalen met een gutsboor genomen. Per staal werden 3 tot 5 substalen verzameld van de bovenste 10 cm grond. De stalen werden de dag na de bemonstering voorbereid op analyse in het laboratorium van het INBO. Het derde monster van een reeks werd steeds vers geanalyseerd. Ter voorbereiding op verdere analyses werd de rest van de stalen gedroogd.

5.1.2.1.1. *Paden*

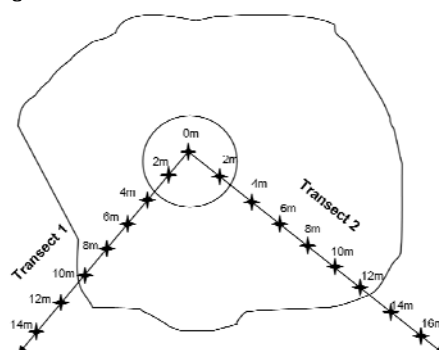
Voor de bemonsteringen zijn er in totaal vier duidelijk in het veld herkenbare en vaak gebruikte paden van runderen gekozen. Twee ervan liggen in grasland; de overige twee in bosvegetatie. Op elk pad werd telkens een transect van 60 m uitgezet door middel van een rolmeter. Op elk transect werd om de 10 meter een mengstaal genomen van 4 à 5 substalen. Als controle werd een evenwijdig transect, op 2 m afstand van het pad, op dezelfde manier als het pad bemonsterd (Fig. 5.1), zodanig dat er per locatie in totaal 12 stalen genomen werden: 6 op het pad en 6 controlestalen.



Figuur 5.1: Bemonstering van de paden

5.1.2.1.2. Rustplaatsen

In januari 2007 werden vier duidelijke rustplekken, gelegen in bosvegetatie bemonsterd. Per rustplek werden vanuit het middelpunt 2 transecten gekozen waarop om de 2 m een mengstaal werd genomen met een totaal van 8 stalen per transect (Fig. 5.2). De bemonstering op het transect loopt tot twee stalen buiten de grens van de rustplaats (tot in de “onverstoorde” situatie). Verspreid over het bos werden in functie van het onderzoek met betrekking tot de paden en de exclosures (zie 5.1.2.1.1. en 5.1.2.1.3.) diverse controlestalen genomen die ook bij de analyse van de rustplaatsen konden worden gebruikt.



Figuur 5.2: Schets van de bemonstering van de rustplaatsen

5.1.2.1.3. Verschillen tussen exclosures en 3 jaar begraasd bos

De bemonstering bestond uit een gerichte staalname, gebruik makende van de in het terrein aanwezige exclosures. In december 2006 werd er een paarsgewijze staalname op evenwijdige transecten in en naast 4 exclosures (2 in grasland, 1 in bos en 1 op voormalige akker) uitgevoerd. Per transect werden 4 tot 6 mengstalen genomen.

5.1.2.2. Bodemanalyses

Alle analyses werden uitgevoerd in het labo van het INBO. In Tabel 5.1 worden de analyseparameters, de materiaalvorm en de analysetechniek weergegeven.

Tabel 5.1: Overzicht van de uitgevoerde analyses

Parameter	Materiaalvorm	Methode
Totaal C	Droog	Gewichtsverlies na ontbranding
Totaal N	Droog	C/N analyser
Totaal P	Droog	ICP spectrometrie (Kuo, 1996)
Uitwisselbaar K	Droog	Zilver-thiourea methode (Pleysier & Juo, 1980)
NH ₄ -N	Vers	Extractie met kaliumchloride (KCl)
NO ₃ -N	Vers	Extractie met kaliumchloride (KCl)
P-beschikbaarheid	Vers	Extractie met resine (methode van Lajtha <i>et al.</i> , 1999)

5.1.2.3. Dataverwerking

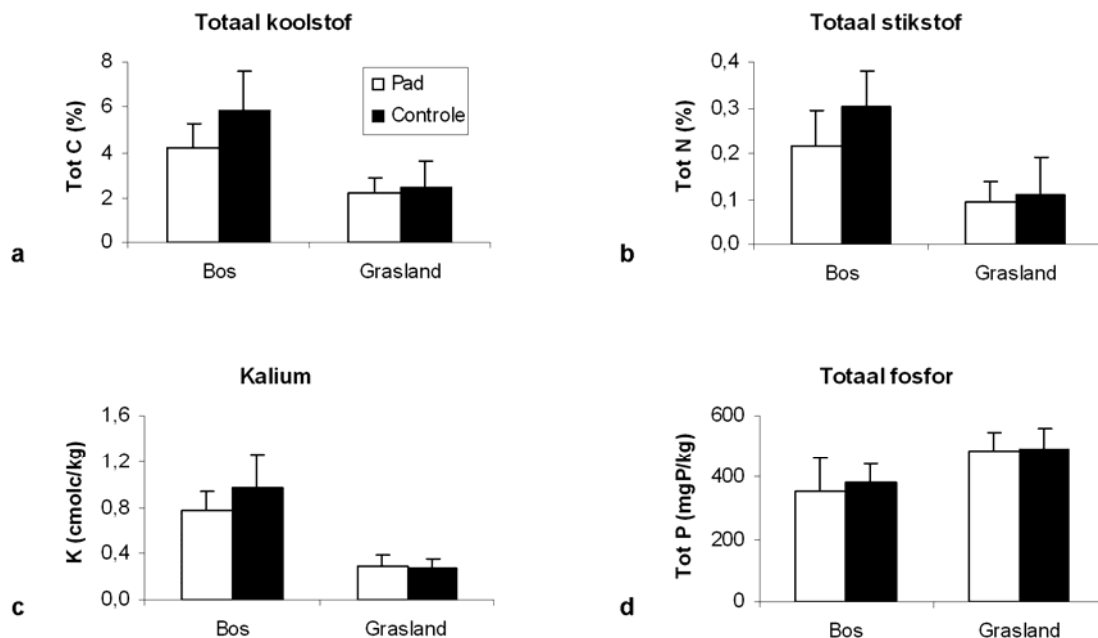
Voor de analyse van de afstand tot het centrum van de rustplekken werd gewerkt met een lineair regressiemodel in Splus (nutriëntenconcentraties i.f.v. afstand). Voor verschillen tussen rustplekken s.l. en controleplots werd gebruik gemaakt van de Mann-Whitney U-test (Statistica). Voor de verwerking van de bodemstalen werden de gemeten nutriëntenconcentraties als responsvariabelen geanalyseerd in functie diverse onafhankelijke variabelen. Hiervoor werden verschillende algemene lineaire modellen gebruikt (GLM) in SAS 9.1. Voor de analyse van de paden werden vegetatiestructuurtype (bos of grasland) en behandeling (pad vs. controle) ingebracht als fixed factors. Een gelijkaardige analyse werd uitgevoerd voor de analyse van onbegraasde vs. begraasde terreindelen.

5.1.3. Resultaten

5.1.3.1. Paden

In bos zijn er significant hogere waarden gevonden dan in grasland voor totaal stikstof, totaal koolstof en kalium; de waarden voor totaal fosfor zijn significant lager (Tabel 5.2). Er zijn enkel significante verschillen tussen de paden en de controleplaatsen voor totaal stikstof en totaal koolstof, waarbij de waarden gemiddeld lager zijn op het pad. Deze verschillen zijn echter vrij klein en de standaarddeviatie is relatief groot. Het effect is steeds groter in bos dan in grasland. Voor kalium en totaal koolstof is er een geringe mate van interactie tussen het vegetatietype en de behandeling (Fig. 5.3a-d).

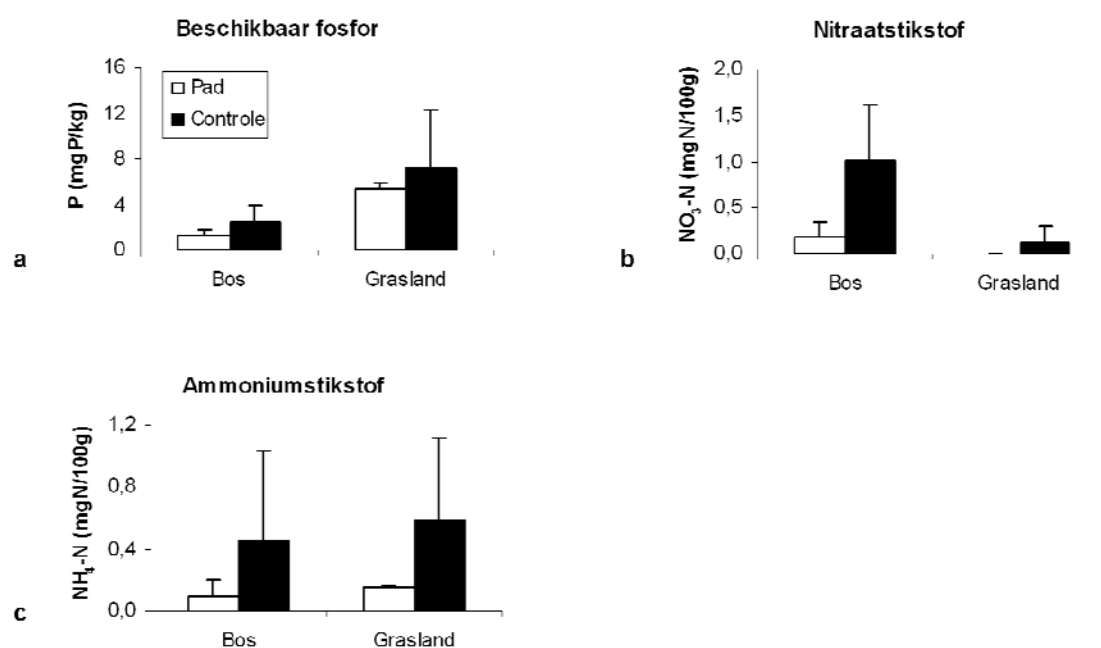
Voor beschikbaar fosfor en nitraatstikstof is er een significant verschil tussen de vegetatietypes: in grasland zijn de waarden voor beschikbaar fosfor hoger en voor nitraatstikstof zijn de waarden lager (Tabel 5.2 en Fig. 5.4a-c). Voor zowel beschikbaar fosfor, nitraatstikstof als ammoniumstikstof zijn er geen significante verschillen gevonden tussen paden en controleplaatsen.



Figuur 5.3 a-d: Overzicht van de gemiddelde waarden en standaarddeviaties voor de totale C-, N-, P- en K-concentratie op paden en controleplaatsen.

Tabel 5.2: Resultaten van de GLM-analyse per vegetatiestructuurtype (grasland of bos) en behandeling (pad of controle) voor elke geanalyseerde bodemparameter. Significante p-waarden ($p < 0,05$) en trends ($0,05 < p < 0,1$) zijn vet gedrukt.

Parameter	Effect	df	F-waarde	Pr > F	Significantieniveau
Totaal koolstof	vegetatie	1	48,08	<0,001	***
	behandeling	1	5,66	0,023	*
	vegetatie*behandeling	1	2,92	0,096	NS
Totaal stikstof	vegetatie	1	48,41	<0,001	***
	behandeling	1	5,38	0,026	*
	vegetatie*behandeling	1	2,27	0,141	NS
Kalium	vegetatie	1	102,9	<0,001	***
	behandeling	1	2,24	0,143	NS
	vegetatie*behandeling	1	3,48	0,070	NS
Totaal fosfor	vegetatie	1	25,71	<0,001	***
	behandeling	1	0,44	0,510	NS
	vegetatie*behandeling	1	0,23	0,638	NS
Beschikbaar fosfor	vegetatie	1	15	0,018	*
	behandeling	1	0,23	0,660	NS
	vegetatie*behandeling	1	0,03	0,861	NS
Nitraatstikstof	vegetatie	1	12,92	0,023	*
	behandeling	1	7,4	0,053	NS
	vegetatie*behandeling	1	7,14	0,056	NS
Ammoniumstikstof	vegetatie	1	0,62	0,475	NS
	behandeling	1	0,01	0,917	NS
	vegetatie*behandeling	1	0,29	0,620	NS



Figuur 5.4 a-c: Overzicht van de gemiddelde waarden en standaarddeviaties voor beschikbaar P, NO₃-N en NH₄-N op paden en controleplaatsen.

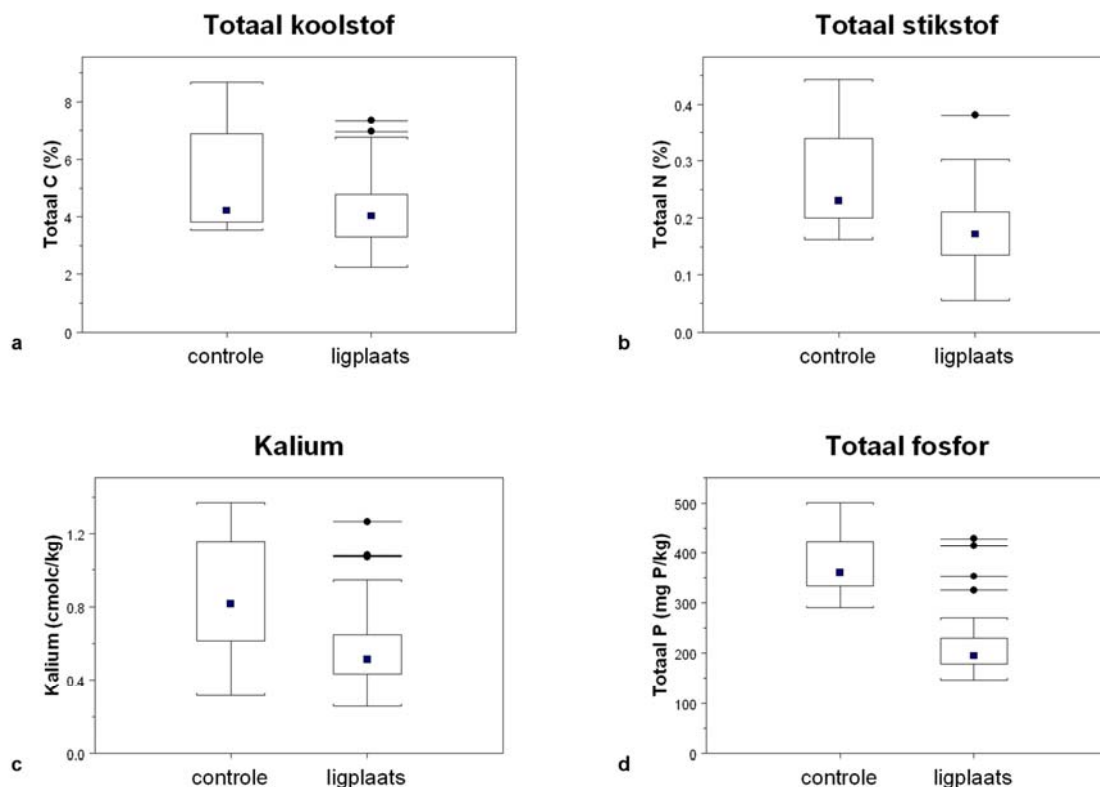
5.1.3.2. Rustplaatsen

Voor de meeste parameters zijn er geen significante effecten gevonden voor de gradiënt van het centrum tot de rand van de rustplaatsen in functie van de afstand. Enkel voor kalium blijkt er een significante gradiënt te zijn met hogere waarden in het centrum van de rustplaats (lineair regressiemodel: $F = 9,749$ en $P = 0,0032$).

Er zijn eveneens geen significante verschillen gevonden tussen rustplaatsen en controleplots voor koolstof- en stikstofconcentraties (voor zowel de totale stikstofconcentraties als nitraatstikstof en ammoniumstikstof) in de bodem (Fig. 5.5a en 5.5b; Mann-Whitney U test: voor totaal C: $U = 331$ en $P = 0,943$ en voor totaal N: $U = 326$ en $P = 0,872$).

Voor de kaliumconcentratie zijn er wel significante verschillen gevonden tussen rust- en controleplaatsen: er zijn immers hogere concentraties gevonden op de rustplaatsen (Fig. 5.5c; Mann-Whitney U test: $U = 146$ en $P = 0,005$).

Ook wat de totale fosforconcentratie betreft zijn er significante verschillen: de concentratie op de rustplaatsen is significant lager dan in de controleplots (Fig. 5.5d; Mann-Whitney U test: $U = 24$ en $P < 0,001$). Voor beschikbaar fosfor is er echter geen significant verschil tussen de controle- en rustplaatsen (Mann-Whitney U test: $U = 31$ en $P = 0,48$).



Figuur 5.5 a-d: Boxplots van de waarden voor respectievelijk totale N, P, K en C op lig- en controleplaatsen.

5.1.3.3. Vergelijking begraasd - onbegraasd terrein

Voor totaal fosfor, totaal stikstof, totaal koolstof en kalium zijn er significante verschillen tussen grasland- en bosbodem, waarbij de waarden voor totaal stikstof, totaal koolstof en kalium telkens hoger zijn in bos dan in grasland en de kaliumconcentraties lager zijn in bos dan in grasland ($p < 0,001$) (Fig. 5.6a-d en Tabel 5.3).

Er is een significante interactie tussen vegetatietype en behandeling (begraasd of onbegraasd) voor totaal stikstof. Onderlinge verschillen zijn echter zeer klein (Fig. 5.6b).

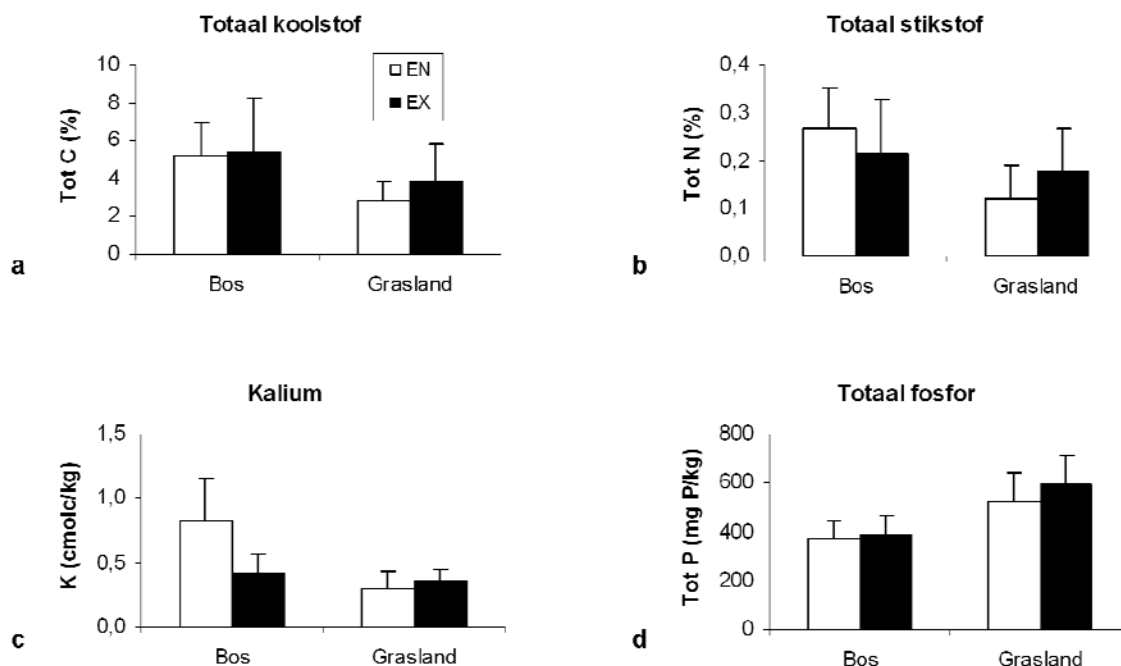
Voor kalium is er voor zowel vegetatie, behandeling als de interactie tussen beiden een hoog significant effect ($p < 0,001$). De kaliumconcentratie is het hoogst in begraasde plots in het bos (Fig. 5.6c).

Voor totaal fosfor is een trend gevonden voor de verschillen in behandeling, met meer totaal fosfor in de onbegraasde bodem (Fig. 5.6d). De onderlinge verschillen zijn zeer klein.

Voor beschikbaar fosfor is een trend waarneembaar met gemiddeld hogere waarden in grasland dan in bos (Fig. 5.7a).

Voor nitraatstikstof zijn significante verschillen gevonden tussen de vegetatietypes, de behandeling en de interactie tussen beide. In grasland zijn de verschillen tussen pad en controle echter miniem en zijn de standaarddeviaties vrij groot. In het bos zijn de effecten van de behandelingen (begraasd of onbegraasd) duidelijker: er is meer nitraat beschikbaar in de begraasde delen dan in de exclusies (Fig. 5.7b).

Voor ammoniumstikstof zijn er geen significante verschillen of trends gevonden (Fig. 5.7c).

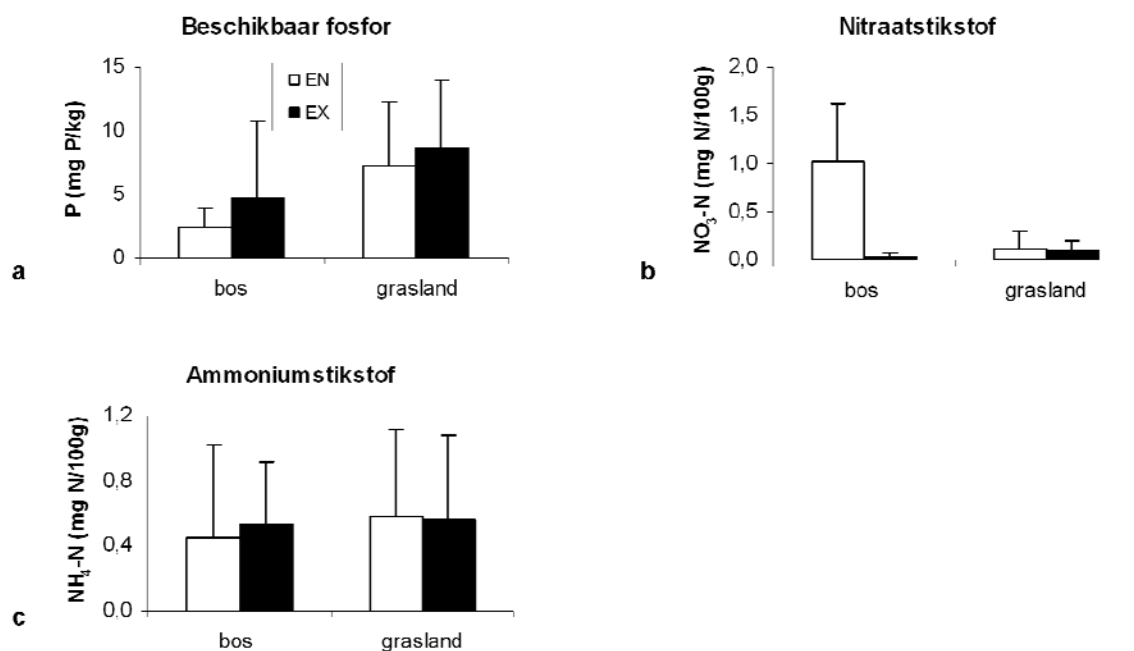


Figuur 5.6 a-d: Overzicht van de gemiddelde waarden en standaarddeviaties voor de totale C-, N-, P- en K-concentratie in begraasd (EN = enclosure) en onbegraasd (EX = exclosure) gebied.

Tabel 5.3: Resultaten van de GLM-analyse per vegetatiestructuurtype (grasland of bos) en behandeling (begraasd of onbegraasd) voor elke geanalyseerde bodemparameter.

Parameter	Effect	df	F-waarde	Pr > F	Significantieniveau
Totaal koolstof	vegetatie	1	16,95	<0,001	***
	behandeling	1	1,59	0,212	NS
	vegetatie*behandeling	1	0,72	0,400	NS
Totaal stikstof	vegetatie	1	18,29	<0,001	***
	behandeling	1	0,03	0,864	NS
	vegetatie*behandeling	1	6,66	0,012	*
Kalium	vegetatie	1	52,42	<0,001	***
	behandeling	1	19,84	<0,001	***
	vegetatie*behandeling	1	32,07	<0,001	***
Totaal fosfor	vegetatie	1	63,47	<0,001	***
	behandeling	1	3,29	0,075	NS
	vegetatie*behandeling	1	1,29	0,260	NS

Parameter	Effect	df	F-waarde	Pr > F	Significantieniveau
Beschikbaar fosfor	vegetatie	1	3,34	0,084	NS
	behandeling	1	0,53	0,475	NS
	vegetatie*behandeling	1	0,03	0,854	NS
Nitraatstikstof	vegetatie	1	17,08	<0,001	**
	behandeling	1	24,47	<0,001	**
	vegetatie*behandeling	1	21,79	<0,001	**
Ammoniumstikstof	vegetatie	1	0,14	0,717	NS
	behandeling	1	0,01	0,909	NS
	vegetatie*behandeling	1	0,05	0,828	NS



Figuur 5.7 a-c: Overzicht van de gemiddelde waarden en standaarddeviaties voor beschikbaar P, NO₃-N en NH₄-N in begraasd (EN = enclosure) en onbegraasd (EX = exclosure) gebied.

5.2. Impact van mest van grote grazers op de beschikbaarheid van nutriënten in grasland- en bosbodems

5.2.1. Vraagstelling

De lokale invloed van mest op de nutriëntenconcentraties in de bodem werd op een experimentele manier onderzocht. Verwacht werd dat er verschillen zouden zijn tussen de vegetatietypes en gebruikte mestsoort. Volgende vragen werden gesteld:

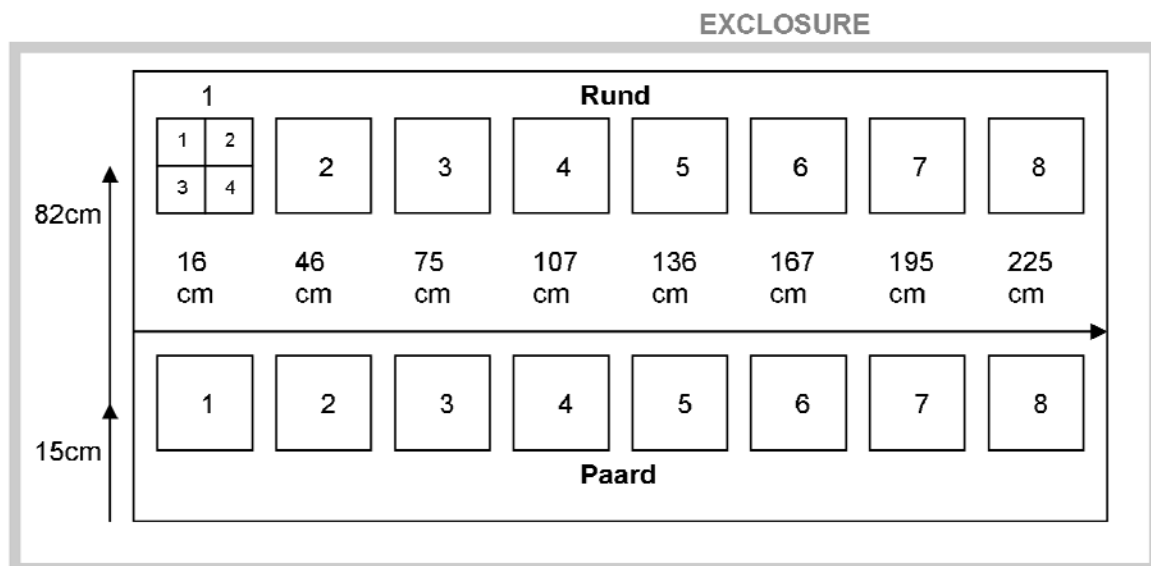
1. In welke mate is er een directe beïnvloeding van runder- en paardenmest op de nutriëntenhuishouding in de bodem?
2. Welk tijdseffect speelt hierbij?
3. Zijn er verschillen tussen grasland- en bosbodems?

5.2.2. Methodiek

5.2.2.1. Proefopzet

Zowel in grasland als in bos werden experimentele plots gemaakt waarop mest van rund en paard werd aangebracht. Om verstoring door grote grazers te vermijden werd het experiment uitgevoerd in exclosures. Er werden in totaal 32 plots gemaakt in 2 exclosures (grasland en bos) met 8 plots per diersoort (rund en paard) (Fig. 5.8a en 5.8b).

Een plot bestaat uit 1 kg verse (max. 1 week oude) en gehomogeniseerde mest van paard of rund, uitgespreid in een vierkantig oppervlak van 30 cm x 30 cm. Deze uitgespreide hoopjes werden op kippengaas gelegd, zodat ze in hun geheel verplaatst kunnen worden tijdens de staalname. De oppervlakte van een serie plots, die volledig bedekt worden door metaalgaas (maaswijdte = 1 cm²), werd gemarkeerd op de hoekpunten, zodat het gaas en de mesthopen na staalname exact terug op de juiste plaats terug kunnen geplaatst worden. De plots werden uitgezet op 5/12/06. Gedurende een periode van 3 maanden wordt elke maand (december – maart), incl. juist voor de start van het experiment, een mengstaal (zie hoger) genomen in een ander kwadrant van een plot (zie plot 1 voor rund in Fig. 5.8a). Plot 2 en 6 in een bepaalde reeks zijn telkens controleplots (waarop geen mest werd aangebracht).



Figuur 5.8a: Proefopzet zoals opgezet in grasland en bos.



Figuur 5.8b: Bemestingsexperiment in bos en grasland.

5.2.2.2. Dataverwerking

Voor de verwerking van het bemestingsexperiment werd een algemeen lineair model (SAS 9.1 proc glm) gebruikt met dier (rund of paard) en vegetatiestructuurtype (bos of grasland) als fixed factors. Tijd (in maanden) werd gebruikt als “repeated measurements factor” (4 metingen).

5.2.3. Resultaten

De totale stikstofconcentratie verschilt significant naargelang het vegetatietype: in bosgrond werden namelijk hogere concentraties aangetroffen. Voor de overige groepen zijn geen significante effecten gevonden wat erop duidt dat er geen aanwijsbare verschillen zijn tussen controleplots en bemeste plots en dat behandelingen met paarden- of rundermest geen verschillend patroon in totale stikstofconcentratie veroorzaken (Fig. 5.9a en Tabel 5.4).

Wat nitraatstikstof betreft, zijn er zowel significante effecten gevonden tussen vegetatietypes als tussen behandelingen. In bosgrond zijn hogere nitraatgehalten aanwezig dan in grasland. In grasland zijn er lagere concentraties gevonden in de controleplots. Voor diersoort zijn er geen significante verschillen gevonden (Fig. 5.9b en Tabel 5.4).

Voor ammoniumstikstof is er een significant verschil gevonden tussen de vegetatietypes: in tegenstelling tot de twee eerder besproken parameters zijn hiervoor juist de laagste concentraties gevonden in bosgrond. Er zijn geen significante verschillen gevonden tussen de diersoorten en behandelingen (Fig. 5.9c en Tabel 5.4).

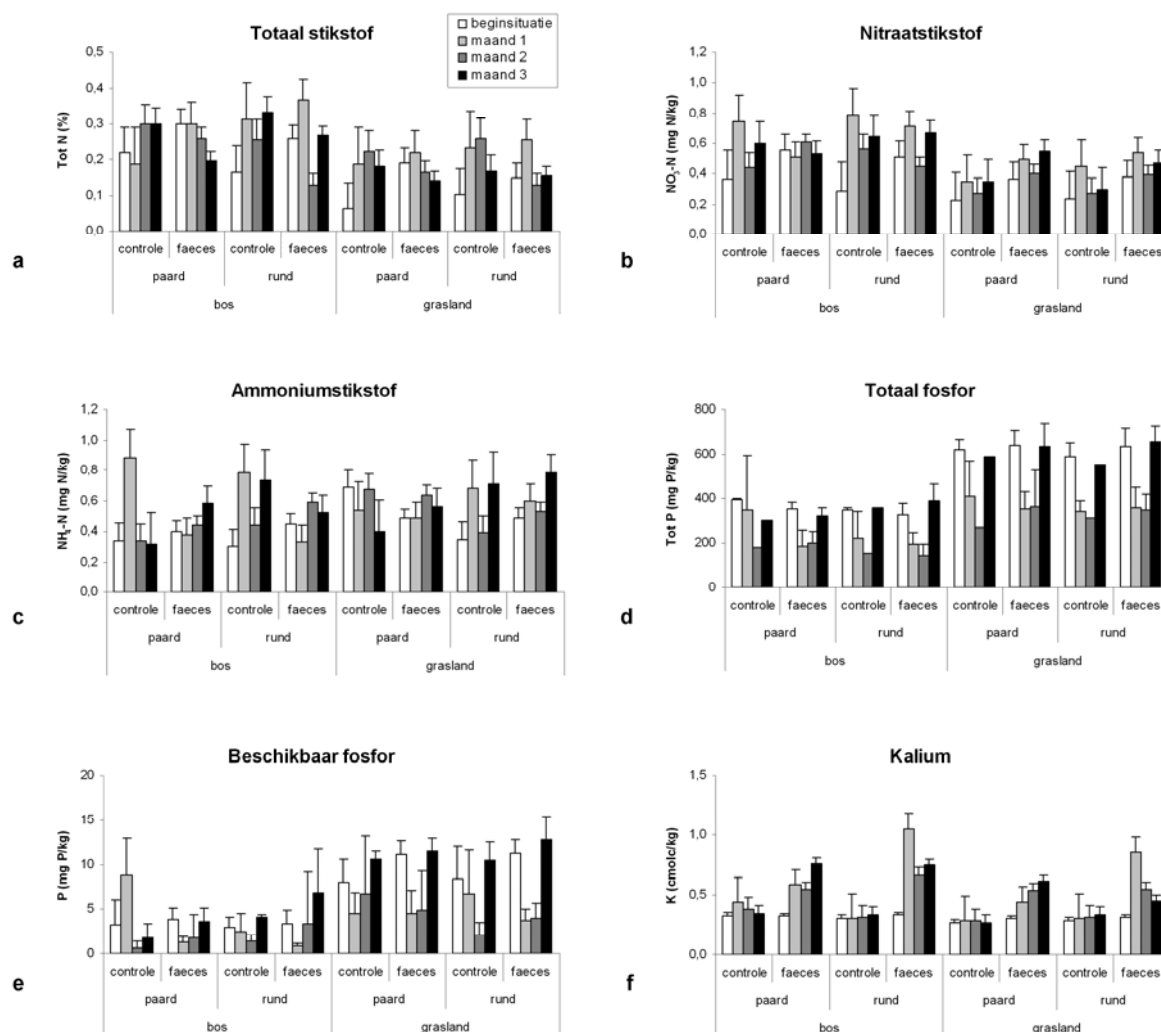
De totale fosforconcentratie is significant hoger in grasland. In het algemeen is er geen significant verschil gevonden tussen controleplots en bemeste plots. De interactie tussen vegetatie en behandeling is significant: de totale fosforgehalten liggen in grasland iets hoger onder bemesting. Een effect van de diersoort kon niet aangetoond worden (Fig. 5.9d en 5.4).

Tabel 5. 4: Repeated measures ANOVA voor de analyse van de verschillen tussen vegetatietypes (bos of grasland), diersoorten (rund of paard) en behandeling (controle of mestexperiment) voor de gemeten bodemparementen. Trends ($0,05 < p < 0,1$) en significante verschillen ($p < 0,05$) zijn vetgedrukt weergegeven.

Parameter	Effect	df	F-waarde	Pr > F	Significantieniveau
Totaal stikstof	vegetatie	1	12,36	0,002	**
	dier	1	0,00	0,957	NS
	behandeling	1	0,00	0,995	NS
Nitraatstikstof	vegetatie	1	28,17	<0,001	***
	dier	1	0,32	0,578	NS
	behandeling	1	5,10	0,032	*
	Vegetatie*behandeling	1	3,54	0,071	NS
Ammoniumstikstof	vegetatie	1	8,25	0,0087	**
	dier	1	1,43	0,242	NS
	behandeling	1	0,34	0,567	NS
Totaal fosfor	vegetatie	1	153,88	<0,001	***
	dier	1	3,57	0,072	NS
	behandeling	1	1,23	0,280	NS
	vegetatie*behandeling	1	5,93	0,024	*
Beschikbaar fosfor	vegetatie	1	80,50	<0,001	***
	dier	1	0,07	0,796	NS
	behandeling	1	0,38	0,540	NS
Kalium	vegetatie	1	9,48	0,005	**
	dier	1	5,00	0,035	*
	behandeling	1	46,92	<0,001	***

Voor de beschikbare fosforconcentratie is een duidelijk verschil gevonden tussen grasland en bos met hogere waarden in graslandbodems. Voor de overige factoren (diersoort en behandeling) zijn er geen significante effecten gevonden (Fig. 5.9e en Tabel 5.4).

De kaliumconcentratie blijkt significant te verschillen tussen alle groepen. In de bosbodem zijn de concentraties significant hoger, al zijn de absolute verschillen tussen bos en grasland eerder klein. Ook de behandeling blijkt een significant effect te hebben op de kaliumconcentratie: de concentratie ligt namelijk in alle bemeste plots hoger. Kalium is tevens de enige parameter waarvoor er een algemeen effect tussen de mestsoorten aangetoond kon worden: runderbemesting resulteert namelijk in hogere kaliumconcentraties (Fig. 5.9f en Tabel 5.4).



Figuur 5.9 a-f: Overzicht van de gemiddelde waarden en standaarddeviaties voor respectievelijk totaal stikstof, nitraatstikstof, ammoniumstikstof, totaal fosfor, beschikbaar fosfor en kalium. De uitkomsten zijn opgesplitst per behandeling (controle of mestexperiment), per diersoort (rund of paard) en per vegetatietype (bos of grasland) in 4 opeenvolgende maanden.

Tabel 5.5 vat de analyse van de interactie van vegetatietype, behandeling en diersoort met de tijdsfactor samen. Eenduidige effecten zijn echter moeilijk waar te nemen. Zo zijn er voor de totale stikstofconcentratie significante tijdseffecten gevonden samen met significante interacties tussen diersoort en tijd enerzijds en behandeling en tijd anderzijds. Een rechtlijnig verband tussen stikstofconcentratie en tijd kon er echter niet gevonden worden. Bovendien zijn er geen significante verschillen tussen de diersoorten en behandelingen onderling (Tabel 5.4) wat erop wijst dat de gevonden tijdseffecten niet alleen aan de gebruikte diersoort en behandeling kan toegeschreven worden.

Ook voor de fosforconcentratie (zowel totale fosforconcentratie als beschikbare fosforconcentratie) is het tijdseffect significant en is er een aantoonbare interactie met diersoort en behandeling. Ook

hier kan er echter geen rechtlijnig verband aangetoond worden en zijn er geen significante verschillen gevonden tussen de diersoorten en behandelingstypes onderling (Tabel 5.4 & 5.5). Voor de kaliumconcentratie is er eveneens een significant tijdseffect en is er een interactie met diersoort en behandelingstype. Globaal gezien neemt de kaliumconcentratie toe met de tijd. Dit is vooral uitgesproken voor paardenmest (significante interactie tussen diersoort en tijd en tussen diersoorten onderling). De significante interactie tussen tijd en behandeling wijst erop dat er enkel in de bemeste plots een stijging van de kaliumconcentratie optreedt (wat eveneens bevestigd wordt door het significante verschil tussen controle- en bemeste plots, Tabel 5.5).

Tabel 5.5: Repeated measures ANOVA voor de analyse van de interactie van het tijdseffect (gaande van de uitgangssituatie tot maand 3 van het experiment) met vegetatietypes (bos of grasland), diersoort (rund of paard) en behandeling (controle of mestexperiment) voor de gemeten bodemparameters.

Parameter	Effect	df	F-waarde	Pr > F	Significantieniveau
Totaal stikstof	tijd	3	3,44	0,020	*
	tijd*vegetatie	3	0,94	0,427	NS
	tijd*dier	3	3,75	0,014	*
	tijd*behandeling	3	6,27	<0,001	**
Nitraatstikstof	tijd	3	4,15	0,009	**
	tijd*vegetatie	3	0,25	0,862	NS
	tijd*dier	3	0,79	0,503	NS
	tijd*behandeling	3	0,76	0,520	NS
Ammoniumstikstof	tijd	3	1,97	0,124	NS
	tijd*vegetatie	3	0,01	0,999	NS
	tijd*dier	3	0,91	0,440	NS
	tijd*behandeling	3	2,96	0,037	*
Totaal fosfor	tijd	3	26,69	<0,001	***
	tijd*vegetatie	3	3,70	0,016	*
	tijd*dier	3	1,22	0,308	NS
	tijd*behandeling	3	4,71	0,005	**
Beschikbaar fosfor	tijd	3	13,21	<0,001	***
	tijd*vegetatie	3	7,33	<0,001	**
	tijd*dier	3	1,51	0,217	NS
	tijd*behandeling	3	3,90	0,012	*
Kalium	tijd	3	7,43	<0,001	**
	tijd*vegetatie	3	1,18	0,323	NS
	tijd*dier	3	5,94	0,001	**
	tijd*behandeling	3	5,27	0,002	**

5.3. Opstellen van een stikstofbalans in een voedselrijke mozaïekvegetaties: scenario's voor variërende habitatproporties.

5.3.1. Vraagstelling

In dit deel werd onderzocht in welke mate de runderen in het Bos t' Ename een verhoging of verlaging van de nutriëntenconcentratie in de verschillende vegetatiestructuren veroorzaken. Volgende deelvragen worden beantwoord:

1. Wat is de jaarlijkse netto invloed van grote grazers op de stikstofhuishouding in verschillende vegetatiestructuren? Treedt er nutriëntentransport op tussen de verschillende types? Zo ja, in welke richting en in welke mate gebeurt dit?
2. Worden door nutriëntentransport kritische lasten voor kwetsbare vegetaties overschreden?
3. Welke rol speelt de atmosferische depositie van stikstof? Is deze belangrijker dan de netto-effecten van grote grazers? Wat is de rol van de runderen in deze stikstofbalans van het volledige begraasde gebied?
4. Kunnen grote grazers ingezet worden om stikstofdepositie te compenseren? Zo ja, onder welke omstandigheden en voor welke habitats?

5.3.2. Methodiek

Om de stikstofbalans op te stellen werd er gebruik gemaakt van de ruwe data van twee onderzoeken die de voorbije jaren in het Bos t' Ename liepen, nl. de voedselkwaliteit van verschillende planten en vegetatietypes over de seizoenen (Heens, 2003) en het terreingebruik, graasgedrag en dieet van de runderen in het gebied (Vandenhoute, 2005). Observatiegegevens werden verder aangevuld in het voorjaar van 2005.

5.3.2.1. Habitatgebruik, graasgedrag en graastijden

In het Bos t' Ename wordt er een actief graasbeheer gevoerd met een gemengde kudde van 10 à 15 runderen van het Wit-Rood ras van Oost-Vlaanderen en 2 Konikpaarden. Het habitatgebruik en de dieetvoorkeur van de runderen werd bepaald aan de hand van directe observatiesessies. In 2005 werden er gespreid over een heel jaar 36 observatiesessies gehouden. De observaties zijn gespreid over de verschillende seizoenen met een totaal van 9 observatiesessie per seizoen (met lente= maart-mei; zomer= juni-augustus; herfst= september-oktober en winter= november-januari). Een sessie duurt gemiddeld 5 uur en vond 's ochtends (6-11u), 's middags (11-16u) of 's avonds (16-21u) plaats. Per seizoen zijn er 3 ochtendsessies, 3 middagsessies en 3 avondsessies gehouden. Tijdens elke sessie werden 9 runderen geobserveerd die permanent aanwezig zijn in het terrein. Deze runderen vormen een vrij hechte kudde (de afstand van afdwalende individuen tot het midden van de kudde is maximaal 250 m) en zijn gewend aan mensen waardoor ze onverstoorde tot op 2 m benaderd kunnen worden.

Voor de gegevensverwerking werd gebruik gemaakt van de "instantaneous sampling" methode (Altmann, 1974). Hierbij werd gedurende de sessie om het kwartier van elk dier een observatie gedaan waarbij gegevens verzameld werden over de positie in het terrein, het gedrag, het vegetatietype waarin het dier zich bevindt, de hoogte van de vegetatie en (bij graasgedrag) het geconsumeerde voedseltype (grassen, kruiden, gras-kruiden mix en houtige gewassen).

De habitatvoorkeur werd per seizoen bepaald door een middel van de selectie-index van (Jacobs, 1974).

5.3.2.2. Voedselkwaliteit van verschillende vegetatietypes

Gedurende één jaar (oktober 2002 – september 2003) werden er maandelijks biomassastalen genomen in 6 permanente kwadraten ("PQ", 20m * 20m) in bos, voormalige akkers en weiland. Per PQ werden telkens 4 plots van 0,5m * 0,5m bemonsterd. De ligging van de plots werd telkens random gekozen om te vermijden dat dezelfde plots meerdere keren bemonsterd werden. Elk staal werd onderverdeeld in verschillende substalen met onderscheid tussen monocotylen (grassen en grasachtigen), kruiden, houtige gewassen, mossen, houtig strooisel en strooisel van kruiden en bladeren. Van elk substaal werd de biomassa en de voedselkwaliteit bepaald. In dit onderzoek werden enkel de data gebruikt voor waargenomen dieetklassen van de runderen: monocotylen, kruiden en houtige gewassen. Voor de dieetklasse "gras-kruiden mix" werden gemiddelde waarden van monocotylen en kruiden gebruikt.

Kwaliteitsanalyses werden uitgevoerd na drogen (48u; 65°C ± 2°C), wegen en malen. De voor dit onderzoek belangrijke analysefactor is ruw eiwit (RE%). Hiervoor werd de Kjeldahl-methode gebruikt. Aan de hand van de eiwitfactor (gemiddeld 6,25; (Bradstreet, 1965) kan de concentratie stikstof bepaald worden:

$$N\% = \frac{RE\%}{6,25} \quad (\text{formule 1})$$

5.3.2.3. Opbouw van de stikstofbalans

In dit deel worden empirische gegevens van Bos t' Ename gecombineerd met literatuurgegevens. De gevolgde methode is gebaseerd op (Bokdam, 2003).

5.3.2.3.1. Netto opname van nutriënten door begrazing

Eerst wordt berekend hoeveel kg stikstof netto per tijdseenheid wordt verwijderd per grootvee-eenheid ("GVE") aan de hand van de gemiddelde dagelijkse droge stof inname ("DMI") per individu. Gemiddeld wordt er per dag 0,021 kg droge stof per kg lichaamsgewicht ingenomen (Van Dyne *et al.*, 1980). Met onderstaande formule kan vervolgens bepaald worden hoeveel droge stof er jaarlijks per dier wordt ingenomen:

$$DMI_{\text{jaar}} = 356d/\text{jaar} * 0,021\text{kgDMI}/d/\text{kgLW} * \text{kgLW}/\text{GVE} \quad (\text{formule 2})$$

Wetende dat de runderen in het Enamebos gemiddeld 516 kg wegen, kan op die manier uitgerekend worden dat de jaarlijkse droge stof inname **3955 kg DMI * GVE⁻¹ * j⁻¹** bedraagt (Tabel 5.6).

Aan de hand van de relatieve graastijd en voedselkeuze in elk habitat kan de droge stof opname van elke dieetklasse per habitat en per seizoen berekend worden. De stikstofconcentratie (N%_{dieet}) per seizoen en de relatieve beschikbaarheid van de dieetklassen per seizoen en habitat werden gebruikt om stikstofopname (totale opname en opname per hectare) per habitat, per seizoen en per jaar te bepalen aan de hand van formule 3.

$$N_{\text{opname}} = DMI * N\%_{\text{dieet}} \quad (\text{formule 3})$$

Vervolgens kan de netto stikstofopname door de grazers berekend worden door van de stikstofopname de stikstof die verloren gaat door excretie af te trekken (formule 4). De excretie wordt berekend aan de hand van formule 5 waarin N_{retentie} staat voor de hoeveelheid stikstof die in het lichaam wordt opgenomen bij gewichtstoename en N_{inname} staat voor de hoeveelheid stikstof die – op welke manier dan ook – wordt opgenomen.

$$N_{N_{\text{opname}}} = N_{\text{opname}} - N_{\text{excretie}} \quad (\text{formule 4})$$

$$N_{\text{excretie}} = N_{\text{inname}} - N_{\text{retentie}} \quad (\text{formule 5})$$

Gezien er niet bijgevoerd wordt en de stikstofconcentratie in drinkwater verwaarloosbaar is, wordt N_{inname} gelijk gesteld met N_{opname}. De stikstofconcentratie in excretie werd berekend per seizoen en per jaar zonder de habitat te onderscheiden omdat ervan uitgegaan mag worden dat mest en urine, ongeacht waar het gedeponeerd wordt, dezelfde samenstelling zal hebben doordat het opgenomen voedsel in het spijsverteringsstelsel gemengd wordt. De totale stikstofopname

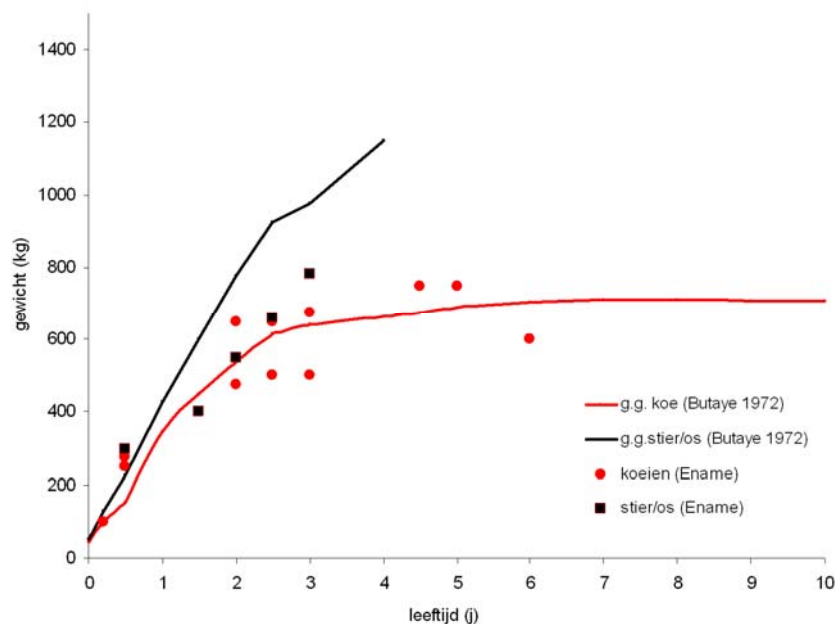
(som van de stikstofopname per habitat) wordt aldus gebruikt in de bepaling van de stikstofconcentratie in excretie. De stikstofretentie in het lichaam wordt opgesplitst in de retentie in het karkas en het spijsverteringsstelsel (formule 6).

$$N_{\text{retentie}} = N_{\text{karkas}} + N_{\text{darm}} \quad (\text{formule 6})$$

$$\text{met } N_{\text{karkas}} = \text{gewichtstoename}_{\text{karkas}} * N\%_{\text{karkas}}$$

$$\text{en } N_{\text{darm}} = \text{gewichtstoename}_{\text{darm}} * N\%_{\text{darm}}$$

De gewichtstoename van de dieren per jaar zijn af te leiden uit groeicurven (Butaye & De Baerdemaecker, 1972). Voor de berekening van de jaarlijkse groei is gebruik gemaakt van de gemiddelde groei van stieren en koeien en de individuele leeftijden en gewichten van de runderen in Ename, die vrij goed overeenkomen met de groeicurve (Fig. 5.10).



Figuur 5.10: Gemiddelde groei (g.g.) van koeien en stieren t.o.v. leeftijd (Butaye & De Baerdemaecker, 1972) en individuele gewichten van stieren en koeien in Ename t.o.v. hun leeftijd.

Gemiddeld 85% van de LW-toename wordt gerealiseerd in het karkas en 15% in het darmkanaal (WallisDeVries *et al.*, 1998). Voorts zijn de nutriëntenconcentraties in de darminhoud en het karkas gemiddeld 0,52% en 2,56% (Bokdam, 2003). Hieruit volgt dat er jaarlijks een gemiddelde stikstofretentie is van **2,75 kg * GVE⁻¹ * j⁻¹** per individu (Tabel 5.6).

Tabel 5.6: Individueel gewicht en leeftijd van de dieren met de berekende jaarlijks droge stof opname, gewichtstoename en stikstofretentie.

Individu	Gewicht (kg)	Leeftijd (jaar)	DMI (kg*j ⁻¹)	Gewichtstoename (kg*j ⁻¹)			Stikstofretentie (kg*j ⁻¹)		
				Totaal	Karkas	Darm	N _{karkas}	N _{darm}	Totaal
Belle	600	6,3	4599	8	7	1	0,174	0,006	0,18
Bernadet	250	0,5	1916	300	255	45	6,528	0,234	6,76
Blondie	750	4,4	5749	27	23	4	0,588	0,021	0,61
Brieta	650	2,8	4982	22	19	3	0,479	0,017	0,50
Camilla	650	2,3	4982	105	89	16	2,285	0,082	2,37
Dora	100	0,2	767	299	254	45	6,506	0,233	6,74
Dorien	500	2,5	3833	22	19	3	0,479	0,017	0,50
Jaklien	675	3,2	5174	63,5	54	10	1,382	0,050	1,43
Kamiel	275	0,5	2108	375	319	56	8,160	0,293	8,45
Katrien	750	5,2	5749	14	12	2	0,305	0,011	0,32
Mika	475	2,3	3641	105	89	16	2,285	0,082	2,37
Gemiddelde	516	2,7	3955	122	104	18	2,652	0,095	2,75

5.3.2.3.2. Verdeling van nutriënten over het terrein

Per habitat werd het excretievrije oppervlak na 1 jaar grazen geschat om het risico van eutrofiëring en het transport van nutriënten op het terrein na te gaan. De verdeling van nutriënten over het terrein werd voor elk habitat afzonderlijk geschat aan de hand van de gegevens over het terreingebruik (= proportie van de tijd dat de dieren aanwezig zijn in een habitat ongeacht hun bezigheden). Hierbij wordt er aangenomen dat runderen volgens een bepaald ritme defeceren en urineren en dat daarvoor geen speciale plaatsen opgezocht worden. De verdeling van de excretie over het terrein is dus evenredig aan het terreingebruik.

Gemiddeld urineert elk individu 12 maal per dag en zijn er eveneens 12 defecaties per rund per dag (eigen wn.), met beïnvloede zones van respectievelijk 0,30 m² en 0,15 m² (Bokdam, 2003). De excretie wordt verdeeld over de verschillende habitattypes na een weging met het habitatgebruikspatroon. Hierbij werd er geen rekening gehouden met overlappingen van de met mest of urine bedekte oppervlakken zodat er een globale overschatting zal zijn van de beïnvloede zones. Na het optellen van de door urine en mest beïnvloede oppervlakken werd het relatieve aandeel van excretievrije oppervlakken binnen elk habitat bepaald.

5.3.2.3.3. Habitat-proportie scenario's

Naast het scenario met de huidige verdeling van vegetatietypes in het Bos t' Ename zijn er 4 andere scenario's getest waarbij het relatieve aandeel van de vegetatietypes in het terrein telkens verschillend is. Scenario's waarbij aandeel van bos/grasland/wastine respectievelijk 33,3/33,3/33,3 % (evenredige verdeling), 60/20/20 % (dominantie van bos), 20/60/20 % (graslanddominantie) en 20/20/60 % (dominantie van wastine) werden getest.

Voor elk scenario werd er bovendien een subscenario getest waarbij het foerageergedrag van de grazers varieert. Twee extreme foerageerstrategieën werden getest om de invloed van het graasgedrag op de uiteindelijke uitkomst te bepalen. In het eerste subscenario wordt ervan uitgegaan dat de grazers een sterke voorkeur hebben voor bepaalde vegetatietypes zodat bij een veranderde verdeling van habitattypes op het terrein de graastijd in elk habitat gelijk blijft aan de huidige situatie ("proportieonafhankelijke foerageerstrategie"). In het tweede subscenario wordt de graastijd in elk habitat aangepast aan het aandeel van elk habitat in het terrein ("proportieafhankelijke foerageerstrategie"). We verwachten dat het werkelijke foerageergedrag tussen beide extremen in ligt.

5.3.2.3.4. Geïntegreerde nutriëntenbalans

De gemiddelde netto stikstof toename of afname in elk habitat werd berekend met formule 7.

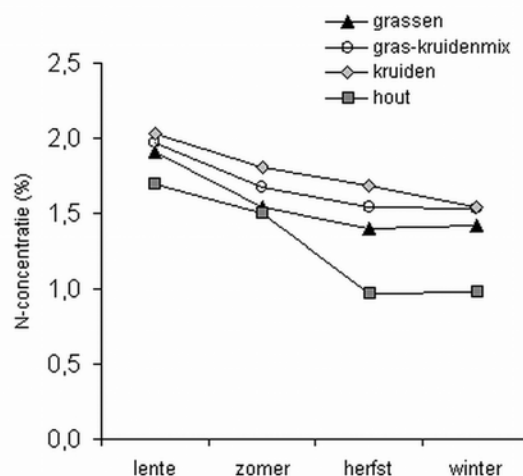
$$N_{\text{balans}} = (N_{\text{atm}} + N_{\text{excretie}} + N_{\text{verwerking}}) - (N_{\text{opname}} + N_{\text{gasexcretie}}) \quad (\text{formule 7})$$

- Niet in rekening genomen zijn:
 - o als input: kwel, stikstoffixatie en sedimentatie
 - o als output: denitrificatie en uitloging
- Verwerking ($N_{\text{verwerking}}$) is verwaarloosbaar in zware bodems, en wordt geschrapt.
- Excretie en opname werden in voorgaande hoofdstukken reeds beschreven.
- Het gasvormig stikstofverlies ($N_{\text{gasexcretie}}$) bedraagt 40% van de excretie (inclusief direct loss = 12% van de stikstofopname) (Bokdam, 2003).
- De atmosferische depositie werd geschat op $30 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ j}^{-1}$. Dit is een zeer realistisch scenario dat rekening houdt met de waarden berekend volgens het OPS-model voor het kilometerhok waarin zich Bos t' Ename bevindt, nl. $30\text{-}40 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ j}^{-1}$ (Van Jaarsveld, 2004). Recent onderzoek (MIRA, 2004) wijst op een gestage daling van de stikstofdepositie in Vlaanderen (Neirynck *et al.*, 2004), waardoor het gebruik van de ondergrens aanvaardbaar is. Deze depositiedata werden gecorrigeerd door middel van een interceptiefactor (IF) naargelang de mate ruwheid (maat voor de mogelijkheid om stikstof uit de lucht te "vangen") van elk van de 3 onderscheiden vegetatietypes. De interceptiefactor werd bepaald door een dataset met gemodelleerde stikstofdepositie data voor 121 loofbossen in de omgeving van Bos t' Ename (schaal $50\text{km} \times 50\text{km}$; (Overloop *et al.*, 2008) te vergelijken met de data bekomen met het OPS-model (resolutie 1km^2 ; (Van Jaarsveld, 2004). Op die manier werden interceptiefactoren van 1,5, 0,6 en 1,2 toegekend aan respectievelijk bos, grasland en wastine. Omdat in bossen niet alle gedeponeerde stikstof uiteindelijk op de bodem terecht komt, werd de totale depositie nog eens gecorrigeerd met een factor 0.7 (naar (Genouw *et al.*, 2005).

5.3.3. Resultaten

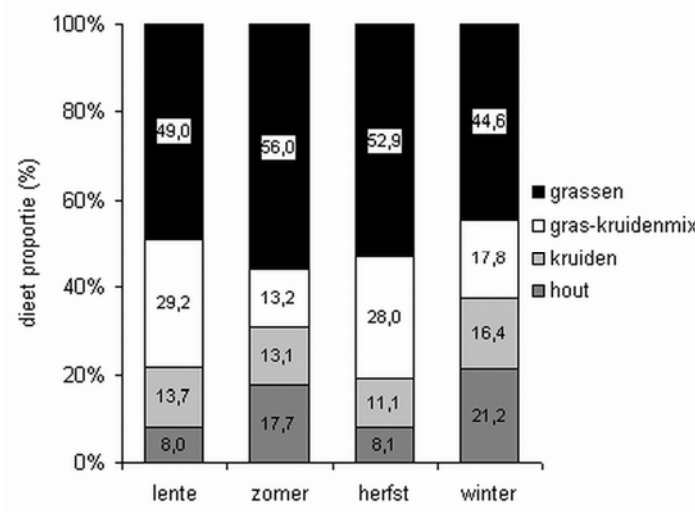
5.3.3.1. Dieetkeuze en dieetsamenstelling

Voor alle voedseltypes was de stikstofconcentratie het hoogst in de lente (Fig. 5.11), nadien neemt het stikstofgehalte stapsgewijs af tot een dieptepunt in de winter. Kruiden bevatten in alle seizoenen het meeste stikstof, terwijl houtige soorten steeds de laagste concentratie vertonen met zeer lage waarden in de herfst- en wintermaanden.



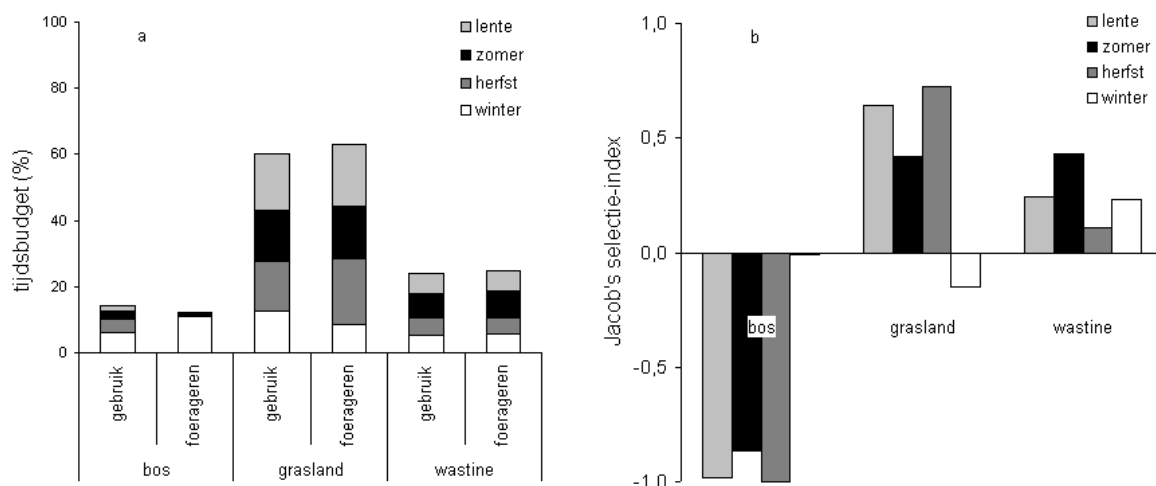
Figuur 5.11: seizoenale variatie in de stikstofconcentratie van de vier belangrijkste voedseltypes in Bos t' Ename.

Grassen zijn de belangrijkste voedselbron voor runderen in alle seizoenen (Fig. 5.12). Houtige soorten winnen aan populariteit in de zomer wanneer er jonge groene bladeren op staan en in de winter bij gebrek aan veel andere voedselsoorten.



Figuur 5.12: seizoensgebonden variatie in dieetkeuze van de runderen in Bos t' Ename.

Grasland blijkt gedurende het hele jaar het meest bezocht te worden door de runderen; zowel foerageergedrag als ander gedrag werd hier het meest genoteerd (Fig. 5.13a). Het bos wordt gedurende het hele jaar gebruikt, maar vormt enkel in de winter een belangrijk foerageergebied. De runderen blijken overigens een sterke voorkeur te hebben voor grasland en wastines als foerageergebied. De runderen vertonen gedurende het hele jaar een redelijke voorkeur voor wastines, terwijl hun absolute voorkeur uitgaat naar graslanden in alle seizoenen, buiten de winter. Er is geen selectie (winter) tot afkeer (overige seizoenen) voor bos als foerageergebied (Fig. 5.13b).



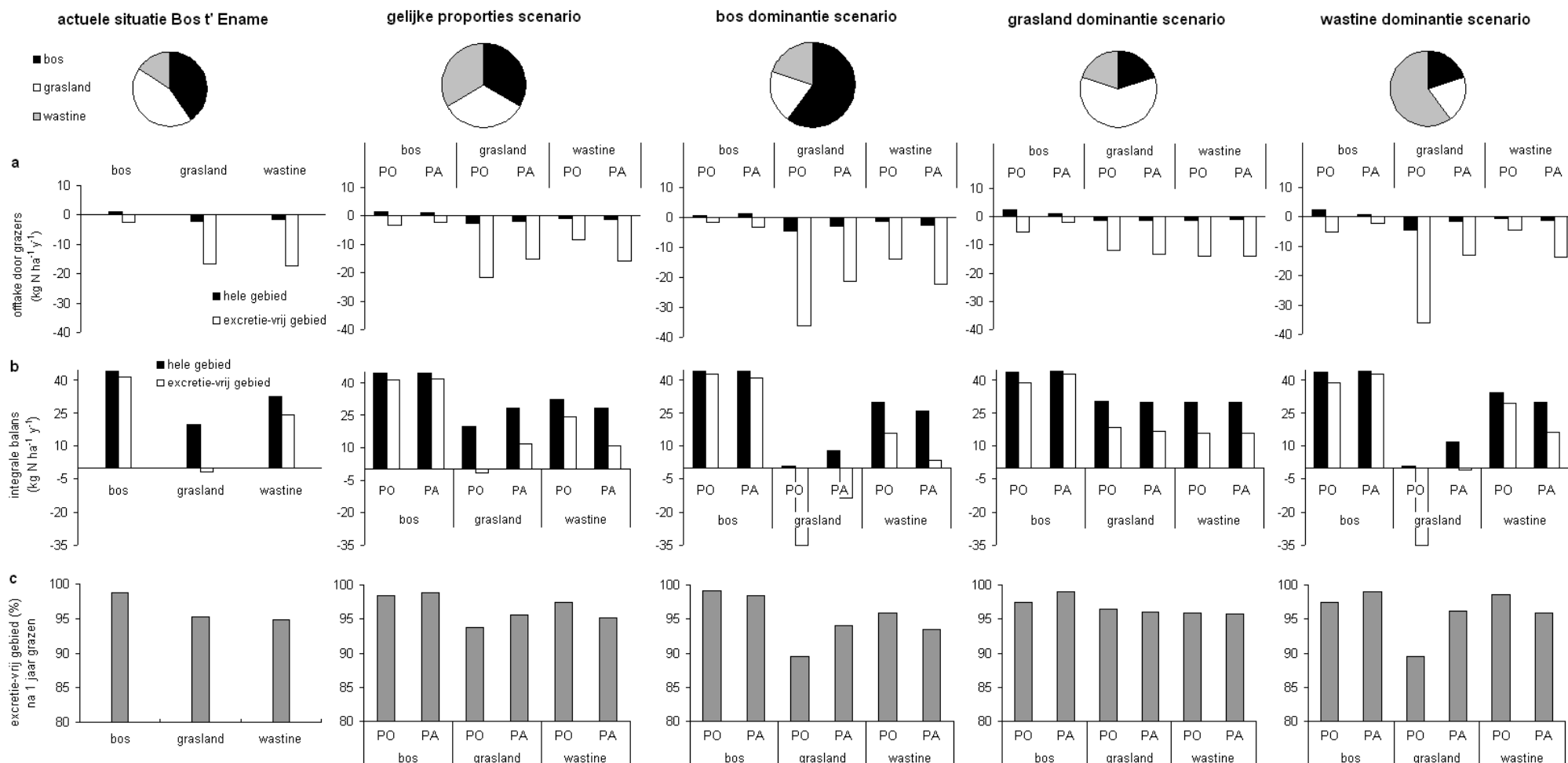
Figuur 5.13: Habitatgebruik en foerageergedrag van de kudde in drie habitattypes in Bos t' Ename.
a: tijdsbesteding (aanwezigheid of foerageren) per seizoen; b: seizoensvariatie in habitatvoorkeur voor foerageergedrag, uitgedrukt door Jacobs' selectie-index (Jacobs, 1974). sterke afkeer: index < -0,4; afkeer: -0,4 < index < -0,08; geen selectie: -0,08 < index < 0,08; voorkeur: 0,08 < index < 0,4 en sterke voorkeur: index > 0,4.

5.3.3.2. Geïntegreerde nutriëntenbalans

De netto stikstofopname is in alle habitats laag ($< 5 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ j}^{-1}$; Fig. 5.14a). In bos is er een netto toename in stikstofconcentratie voor alle habitatproportie scenario's. Wanneer enkel de excretievrije oppervlakken in rekening genomen worden, varieert de netto stikstofopname aanzienlijk naargelang het habitatype en het gevolgde scenario. In bos is de netto opname in alle gevallen laag ($< 5 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ j}^{-1}$). In excretievrije zones in graslanden is er een sterke stikstofafvoer waar te nemen in de scenario's met dominantie van wastine en bos. Wanneer de verschillende foerageerstrategieën in rekening gebracht worden blijkt dat er een erg hoge netto-afvoer van stikstof ($> 30 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ j}^{-1}$) is in graslanden bij de proportieonafhankelijke foerageerstrategie (PO in Fig. 5.14a). Over het algemeen is de netto stikstofopname in wastine gelijkaardig of iets lager dan in graslanden. De hoogste waarden worden in wastines echter steeds gevonden bij de proportieafhankelijke foerageerstrategie, met een maximale stikstofafvoer bij het scenario met bosdominantie ($> 20 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ j}^{-1}$).

Fig. 5.14b toont de geïntegreerde nutriëntenbalans nadat enerzijds stikstofverwijdering door gasexcretie, denitrificatie en verwerking en anderzijds atmosferische stikstofdepositie ($30 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ j}^{-1}$) in rekening gebracht zijn. In de meeste habitats blijkt er een netto-input van stikstof te zijn. Onder de huidige verdeling van vegetatiestructuren is er enkel een kleine netto-verwijdering van stikstof in de excretievrije zones in grasland. In het grasland dominantie scenario neemt de stikstofconcentratie in alle gevallen toe. Een uitgesproken stikstofafvoer ($> 20 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ j}^{-1}$) uit grasland is gevonden voor de scenario's waarin graslanden schaars aanwezig zijn (bosdominantie en wastinedominantie) in het geval dat het foerageergedrag gestuurd wordt door habitatvoorkeur (proportieafhankelijk scenario).

Ondanks het feit dat de excretievrije zones onderschat worden door overlappingsen van de met mest of urine bedekte oppervlakken te negeren, is het aandeel excretievrije zones na één jaar begrazing in alle habitattypes hoog ($\pm 90\%$ of meer in alle gevallen; Fig. 5.14c). In bos is het percentage excretievrije zones het grootst ($> 97\%$ in alle scenario's).



Figuur 5.14: Stikstofbalans in de huidige situatie in Bos t' Ename en in vier scenario's met andere habitatproporties met toepassing van twee contrasterende foerageerstrategieën (de proportie-onafhankelijke foerageerstrategie (PO) en de proportie-afhankelijke foerageerstrategie (PA)).

a: netto stikstofopname door grote herbivoren (positieve waarden duiden op een netto stikstof input in de habitat, negatieve waarden duiden op een netto stikstof afname);

b: geïntegreerde stikstofbalans (met inbegrip van N-depositie en gasvormige N-verliezen);

c: percentage excretievrije oppervlakte na 1 jaar begrazing.

5.4. Bespreking van de resultaten

5.4.1. De rol van het graaspatroon

5.4.1.1. Paden en rustplaatsen

Zowel op paden, rustplaatsen, drenkplaatsen als bijvoederplaatsen zijn verhoogde nutriëntenconcentraties in de bodem te verwachten (Haynes & Williams, 1999; Chen et al., 2001; Dahlin et al., 2005; Güsewell et al., 2005; Sigua & Coleman, 2006). Dit wordt slechts gedeeltelijk bevestigd door onze resultaten. Ook is er nog geen duidelijke gradiënt aanwezig in de nutriëntenconcentraties, gaande van het centrum (hoogste concentratie) naar de randen (laagste concentratie) van rustplaatsen. Bos t' Ename wordt nog maar vier jaar begraasd. Hierdoor is het mogelijk dat er voor enkele te verwachten effecten nog geen meetbare resultaten zijn. Milchunas & Lauenroth (1993) toonden bovendien aan dat het verschil in responstijd tussen vegetatie en bodem op begrazing groot kan zijn, waardoor er geen duidelijk verband werd gevonden tussen stikstof- en koolstofgehaltes in functie van begrazing.

Verschillen tussen pad en controle in grasland waren steeds klein. Zelfs bij significante verschillen waren de absolute verschillen klein, waardoor de resultaten ecologisch gezien weinig betekenisvol zijn. Dit geldt ook voor de resultaten voor kalium op de paden. In bos echter waren de waarden voor totaal stikstof, totaal koolstof en nitraat duidelijk groter op de controle dan op de paden. De runderen houden zich in de bossen meer aan de paden dan in het grasland, waar ze zich snel verspreiden om te grazen. Hierdoor zijn de verschillen tussen pad en controle in grasland wellicht kleiner dan in bos. Opvallend was de geringere aanwezigheid van strooisel op de paden dan ernaast. In grasland waren paden minder duidelijk. Hier was hoe dan ook minder strooisel aanwezig in de dichte grasmat. De totale koolstof en stikstofwaarden zijn hoger naarmate er meer organische stof in de bodem voorkomt. In bos is er een ophoping van organische materie via strooisel. In voedselrijke gebieden is strooisel meestal van goede kwaliteit, waardoor nutriëntencycli versnellen en meer nutriënten beschikbaar worden in de bodem (Güsewell et al., 2005). Fuhlendorf et al. (2002) toonden aan dat de accumulatie van stikstof, koolstof en organische materie in graslanden langer duurde naarmate de graasdruk steeg. Dit was o.a. te wijten aan een verminderde strooiselinput.

Het surplus aan nutriënten als gevolg van transport naar veel gebruikte plaatsen zoals paden en rustplaatsen kan vooral waargenomen worden als er ook opstapeling van organisch materiaal plaatsvindt. Haynes & Williams (1999) vinden fosfor- en koolstofconcentraties op rustplaatsen die 17-19% hoger liggen dan terreindelen met een gemiddeld gebruik. Jaarlijks kan het transport naar verzamelplaatsen van dieren, van het door excretie verkregen stikstof, oplopen tot 25-46%. In contrast hiermee staan vertrappelde zones, met een lage productie waarbij de kans op uitloggen van nutriënten verhoogt. In zones met bodemverdichting werd verhoogde N₂O emissie vastgesteld (Yamulki & Jarvis, 2002). Er kan dus gesteld worden dat paden en ligplaatsen een hogere kans hebben om aan te rijken door excretie, maar dat een deel van deze nutriënten versneld uitloggen en vervluchtigen door vertrappeling en door verdichting. Bijkomend wordt de strooiselinput op deze plaatsen sterk verlaagd.

Het enige nutriënt waarvoor een significant effect werd gevonden voor de gradiënt van het centrum tot aan de rand van de rustplaatsen was kalium. Dit zou een effect kunnen zijn van de verhoogde aanvoer van feces. Ampe et al. (2002) toonden aan dat paarden- en rundermest in zandige bodem de hoeveelheid uitwisselbaar kalium verhoogde. Ook in deze studie blijkt dat de hoeveelheid kalium onder mest verhoogt. Kalium loogt gemakkelijk uit beschadigde plantdelen en strooisel (Kooijman & Smit, 2001), maar wordt in zware bodems snel gebonden aan de organische fractie en is daar vrij immobiel.

Zogg et al. (2000) toonden aan dat toegevoegd nitraat in bosbodems zeer snel door micro-organismen in de bodem geïmmobiliseerd wordt. Na vier maanden was slechts 20 % van het gelabelde stikstof terug te vinden, voornamelijk in de organische materie van de bodem, de bosbodem en de wortels van planten. Dat er in deze studie geen of weinig verschil werd gevonden voor de hoeveelheid totaal stikstof, nitraat en ammonium kan verklaard worden door het feit dat zowel nitraat als ammonium juist zeer mobiel zijn en dus vrij snel uit de bodem verdwijnen door vervluchtiging (Yamulki & Jarvis, 2002), uitlogging of opname door planten en micro-organismen.

De totale fosforpool is op de rustplaatsen kleiner dan op de controles, terwijl de hoeveelheid beschikbare fosfor niet significant verschilt. Dit zou kunnen verklaard worden door het feit dat er

meer fosfor vrijkomt uit de vaste fase onder invloed van urine, gecombineerd met een daaropvolgende snelle uitloging. Williams et al. (1999) vonden dat synthetische schapenurine de fractie mobiel fosfor in de bodem verhoogde. Dit werd verklaard door de verhoging van de pH onder invloed van de overgang van ammoniak naar ammonium, waarbij protonen worden opgenomen. Anderzijds is het te verwachten dat de verhoogde toevoer van organische materie en opgeloste zouten via mest de bodem-pH verlagen (Haynes & Williams, 1999). Bij een pH hoger dan 7 of lager dan 4 komt fosfor vrij uit de vaste bodemfase (Lamers et al., 2005).

Dat fosfor en nitraat zich wel degelijk uit de mest kan verplaatsen naar de onderliggende bodem werd bevestigd in ons experiment in grasland. Het is mogelijk dat dit in bos pas na langere tijd gebeurt, als de mest met de bodem is vermengd. Fosfortransport via excretie van schapen bleek kleiner dan het stikstoftransport in de studie van Haynes & Williams (1999). Stikstof zal echter sneller terug uit de bodem verdwijnen, terwijl fosfor heel weinig mobiel is en zeer gemakkelijk opstapelt in de bodem (Augustine, 2003). Er kan dus na een bepaalde tijd een hoger fosforgehalte verwacht worden op de rustplaatsen dan op de controles door de hogere excretiedruk (zie ook Haynes & Williams, 1999).

5.4.1.2. Vergelijking begraasd vs. onbegraasd terrein

Onze verwachting dat er minder nutriënten beschikbaar zijn in begraasd grasland dan in exclosures, werd weerlegd. Onze verwachting dat er meer nutriënten beschikbaar zijn in begraasd bos, is bevestigd. De verklaring dat dit komt door een transport van nutriënten van grasland naar bos, is echter zeer twijfelachtig.

De gevonden trends voor hogere totale fosforgehalten in exclosures zijn weinig betekenisvol (geringe verschillen in gemiddelde waarden en hoge standaarddeviatie). Opvallend zijn de significant hogere concentraties aan kalium en nitraat in het begraasde bos ten opzichte van de exclosures in bos. De significante interactie tussen vegetatietype en behandeling wijst hier op het feit dat in het bos, hoewel minder begraasd dan grasland, het effect van deze begrazing in relatie tot deze twee nutriënten veel sterker is dan in grasland. Wellicht zorgt begrazing voor een snellere turnover in bos met een verhoogde beschikbaarheid van kalium en stikstof. Deze hogere turnover kan verklaard worden door het additioneel effect van begrazing. In grasland verminderen grazers de strooiselininput, maar versnellen tegelijk de nutriëntcycli, waardoor netto ongeveer evenveel beschikbare nutriënten te verwachten zijn in begraasd als onbegraasd grasland. Chaneton et al. (1996) toonden aan dat begrazing in grasland geen effect had op de beschikbaarheid van nutriënten, maar wel de nutriëntcycli versnelde. Dit wordt verklaard door het feit dat er minder strooisel op de bodem terecht komt en meer stikstof vervluchtigt via excretie, maar dat tegelijk meer nutriënten beschikbaar worden door snellere mineralisatie. In bos echter versnellen de nutriëntcycli door begrazing, terwijl de hoeveelheid strooisel nauwelijks beïnvloed wordt, waardoor er een additioneel effect te verwachten is voor beschikbare nutriënten. Augustine & McNaughton (2006) toonden aan dat de versnelling van stikstofcycli onder invloed van grote grazers voor een belangrijk deel te wijten is aan excretie. Zij onderzochten dit door de verschillen te meten tussen mineralisatiesnelheden, uitloging en anorganische stikstofinhoud van de bodem in begraasde en onbegraasde plots. De strooiselkwaliteit onder invloed van begrazing zou bij graasresistente soorten verbeteren, door het verplaatsen van de nutriëntreserves naar de bladeren (Semmartin & Ghera, 2006). Bij soorten die niet graasresistent zijn gebeurt net het omgekeerde (Teixeira et al., 2007) en soms gebeurt verwijdering van nutriëntreserves enkel uit de begraasde bladeren, niet uit de onbegraasde in dezelfde plant (Frost & Hunter, 2007). Dit ondersteunt het vermoeden dat er hier sprake is van een versterkend effect van de grazers in de bossen, door strooisel en bemesting, terwijl in grasland een verminderde input is van strooisel met hoge kwaliteit. Chaneton & Lavado (1996a) vonden ook hogere totale koolstof- en stikstofwaarden in regelmatig overstroemd begraasd grasland dan in onbegraasd grasland. Er werd geen verschil gevonden tussen exclosures en begraasde hoger gelegen drogere gebieden. Dit impliceert dat vochtregime ook van belang is voor de verschillen tussen begraasd en onbegraasd gebied.

5.4.1.3. Vergelijking bos - grasland

Onze hypothese dat voedselrijke bosbodems vaak veel strooisel en humus bevatten, waarin zich nutriënten opstapelen is waarschijnlijk een goede verklaring voor de gevonden verschillen tussen beide bos en grasland.

De duidelijkste verschillen in nutriëntenbeschikbaarheid worden overigens waargenomen tussen de vegetatietypes; in veel mindere mate tussen begraasd en niet begraasd, pad vs. controle; rustplaats vs. controle. Enkel voor ammoniumstikstof is dit niet gebleken. Voor beschikbaar fosfor, bij de vergelijking van begraasde versus onbegraasde gebieden, is het verschil tussen de vegetatietypes eerder een trend. De begraasde gebieden bevatten in bos steeds meer totaal koolstof, totaal stikstof, kalium en nitraat dan in grasland. Enkel totaal en beschikbaar fosfor zijn in hogere concentraties aanwezig in grasland dan in bos en dit verschil is weer duidelijker in de begraasde gebieden dan in de exclosures. Dit verschil gaat terug op het voormalige intensieve landbouwgebruik van de graslanden (met relatief zware bemesting). Fosfor is in principe een weinig mobiel nutriënt dat zeer lang na het stopzetten van landbouwpraktijken in de bodem aanwezig kan blijven (Lamers et al., 2005; McLaughlan, 2006). De hogere beschikbaarheid van fosfor in grasland ten opzichte van bos kan ook hierdoor verklaard worden, hoewel hier waarschijnlijk ook nitraat en vocht een rol spelen.

De hogere aanwezigheid van strooisel in bos kan de gevonden hogere waarden voor totaal koolstof, totaal stikstof en nitraat in bos verklaren.

5.4.2. Directe beïnvloeding door mest

Voordat de resultaten van ons experiment kunnen besproken worden, dient rekening gehouden worden met volgende opmerking: Er werden steeds stalen genomen van de bodem onder de mest. Omdat na de laatste staalname het grootste deel van de mesthoop nog overbleef, kan gesteld worden dat een aanzienlijk gedeelte van de nutriënten zich nog in de mest bevonden en nog niet naar de bodem uitgelooagd waren. In dit experiment werden enkel de nutriënten die wel uitgelooagd waren, bemonsterd.

Er treedt enkel een significant effect op van mest voor kalium. Dat zowel totale nutriëntenpools als beschikbare nutriëntenconcentraties groter zijn onder bemeste patches wordt slechts gedeeltelijk bevestigd. Voor de totale nutriëntenpools geldt dit enkel in beperkte mate voor totaal fosfor in grasland. Voor de beschikbare nutriënten klopt dit enkel voor kalium en in grasland in mindere mate voor nitraat.

De impact van de mest op de nutriëntenconcentraties in de bodem, verschilt tussen grasland- en bosbodems voor totaal fosfor en nitraat. In grasland werd in de laatste maand telkens een hogere waarde gevonden voor de bemeste plots dan de onbemeste. Dit werd niet gevonden in het bos.

Onze hypothese dat nutriëntenconcentraties in de bodem onder mest verhogen evenredig met de tijd, moet sterk genuanceerd worden. Het effect van de tijd is meestal niet eenduidig.

Er zijn geen aantoonbare verschillen zijn tussen het effect van runder- en paardenmest. Enkel voor kalium kan gesteld worden dat dit trager uit paardenmest wordt vrijgesteld dan uit rundermest, hoewel de verschillen klein zijn.

Het duidelijkste effect van bemesting op de onderliggende bodem is de toename aan het gehalte uitwisselbaar kalium. Dit werd ook voor schapenmest aangetoond door Ampe et al. (2002). Het verklaart ook de gradiënt die gevonden werd voor kalium op de rustplaatsen met hogere waarden in het centrum en lagere aan de rand. Het effect was zeer plaatselijk, ook al lagen de controles slechts een tiental centimeter verwijderd van de bemeste plots. Dit bevestigt dat kalium in de bodem zeer immobiel is. Dat de toename van het kaliumgehalte bij paardenmest geleidelijker gaat dan bij rundermest kan veroorzaakt worden door de verschillen in vertering tussen deze dieren (zie ook Menard et al., 2002).

Zowel totaal fosfor als beschikbaar fosfor vertonen een gelijkaardig patroon zowel in het bos als in het grasland en zowel voor de controles als voor de bemeste plots. Omdat fosfor weinig mobiel is in de bodem en omdat de controles hetzelfde patroon vertonen als de bemeste plots, is het waarschijnlijk dat een andere factor dan bemesting dit patroon veroorzaakt. Dat de totale fosforpool in grasland verhoogt onder invloed van mest, terwijl de beschikbare pool niet verandert, kan te wijten zijn aan de interactie met nitraat en vocht (Lamers et al., 2005). Het nitraatgehalte neemt in het grasland toe onder invloed van bemesting en zorgt in de natte omstandigheden voor

een verhoging van de redoxpotentiaal, waardoor een deel beschikbaar fosfor terug wordt gebonden aan de ijzerfractie in de bodem. Dit kan betekenen dat er toch enigszins fosfor uit de mest loogt, wat dan vrij snel in de vaste fase van de bodem wordt opgenomen, zodat er voor de beschikbare fosforpools geen effect wordt gevonden. Door de drogere omstandigheden in het bos is de fosfor waarschijnlijk in de mesthoop achtergebleven, zodat hiervoor nog geen effect werd gevonden in de bodem eronder.

De verschillen in de patronen van runder-, paardenmest en controle in functie van de tijd voor totaal stikstof zijn ecologisch gezien minder betekenisvol, wegens de kleine verschillen. Dit geldt ook voor de verschillen in ammoniumgehalte tussen grasland- en bosbodem. Voor nitraat wordt een gelijkaardige invloed van bemesting gevonden als voor totaal fosfor, met een verhoging van het nitraatgehalte onder invloed van bemesting in grasland. Hier treedt het verschil al op in de eerste maand. Dit kan nogmaals verklaard worden door de nattere omstandigheden in het grasland. Nitraat is zeer mobiel in water, waardoor het zich vrij snel uit de mesthoop naar de onderliggende bodem kan verplaatsen. Dat het effect van bemesting op de bodem voor fosfor later optreedt, kan betekenen dat dit pas na een bepaalde tijd uit de mest vrijkomt.

5.4.3. Stikstofbalans in een voedselrijke begraasde mozaïekvegetatie

Onze resultaten wijzen, hoewel schattingen steeds eerder conservatief waren, duidelijk op een ruimtelijke herverdeling van stikstof door begrazing in een mozaïeklandschap. Over het algemeen veroorzaken grote grazers een transport van grasland en wastine naar bos als resultaat van verschillen in foerageergedrag en terreingebruik, seizoenale variatie in dieet en N-concentratie in de verschillende voedseltypen. Onze berekeningen wijzen echter op de belangrijke rol van de habitatproportie in begraasde vegetatiemozaïeken.

Variatie is te verwachten op twee niveau's. (1) Netto opname van stikstof zal sterk beïnvloed worden door zowel foerageerstrategie als habitatbeschikbaarheid. We verwachten intermediaire resultaten tussen de twee door ons onderzochte foerageerstrategieën. (2) We veronderstelden een constante opnamesnelheid gedurende het hele jaar. Het is echter bekend dat deze opnamesnelheid varieert volgens voedseltype (Renaud et al., 2003; Pastor & Cohen, 1997; van Langevelde et al., 2008) en seizoen. Het gewicht van grote grazers bv. kan buiten het groeiseizoen dalen als gevolg van het afsterven van de voornaamste voedselplanten (WallisDevries et al., 1998). Dit kan leiden tot een overschatting van N-opname in de winter en de herfst en tot een onderschatting van de opname in lente en zomer. Op zijn beurt kan dit leiden tot het maskeren van een meer uitgesproken N-flux van grasland naar bos.

Verder tonen onze resultaten in de eerste plaats op relatieve verschuivingen in de N-pool van de verschillende habitats. De reële beschikbaarheid hangt ook af van de hoeveelheid en de kwaliteit van strooisel (Wedin & Pastor, 1993), de retentie van N in houtige bovengrondse biomassa (Magill et al., 2000; Uri et al., 2008), het functioneren van de microbiële omzetting in de bodem en feedback-mechanismen van begrazing op de strooiselafbraak (Semmert et al., 2008). Al deze factoren beïnvloeden N-cycli in verschillende seizoenen en habitats, maar ze vallen buiten het bestek van deze studie.

5.4.3.1. Depletie door stikstoftransport door grote grazers

Het verdwijnen van beschikbare stikstof in een vegetatiepatch is te verwachten wanneer de geïntegreerde N-balans jaarlijks op verliezen duidt. Verschillende habitat-proportiescenario's tonen aan dat zelfs met een sterke reductie van de atmosferische depositie (bv. een reductie met 10-20 kg/ha/jaar) en een gelijkblijvende graasdruk er enkel N-depletie te verwachten is op excretievrije graslandplekjes, op voorwaarde dat grasland relatief weinig aanwezig is. Een vergelijkbaar resultaat werd gevonden door Moe & Wegge (2008) voor herten, die hun graasactiviteiten concentreren op kleine graslandpatches, maar hoofdzakelijk ergens anders defeceren. Onze data suggereren ook dat de aanwezigheid van andere habitats met een lagere voedselwaarde, zoals bos, nodig is om depletie te kunnen veroorzaken in grasland. Het transport van nutriënten kan aanzienlijk zijn als grazers zgn. "kamp-gedrag" (steeds terugkeren naar vaste slaapplekken) vertonen (Güsewell et al., 2005) en het kan op die manier een efficiënte manier zijn om bodemaanrijking tegen te gaan op een deel van het graslandareaal (Dahlin et al., 2005). Ook in Bos t' Enname worden runderen vaak op dezelfde rustplaatsen aangetroffen (zie ook 5.4.1.1.).

Anderzijds komt het ook voor dat in laag productieve systemen, het juist via excretie is dat N verliezen plaatsvinden.

Kooijman & Smit (2001) vonden ook dat begrazing kan compenseren voor hoge stikstofdepositie in voedselarme systemen. In productieve, extensief begraasde graslanden (0,55 GVE/ha) overstroomde graslanden daarentegen vonden Chaneton et al. (2006) accumulatie van stikstof, zelfs onder zeer lage atmosferische depositie (7,5 kg/ha/jaar). Dit is wellicht vaak het geval in systemen, waar uitloging beperkt is (Dahlin et al., 2005). In deze studies werd echter nergens het belang van variërende habitat-proporties bestudeerd.

Het belang van habitat-proportie is gerelateerd aan hun functionele diversiteit, aan de functionele verschillen in nutriëntenopname door de planten en aan de verschillen in de preferentie van grazers (Pastor & Cohen, 1997). Deze functionele verschillen zullen een grote invloed hebben op de hoeveelheid nutriënten die terugkeert naar het systeem na begrazing.

In overeenstemming met onze resultaten, lijkt het cruciaal dat een relatief kleine proportie grasland in een nutriëntenrijk mozaïeklandschap voorkomt om transport van stikstof en potentiële depletie op gang te brengen. Van Langevelde (2008) toonde aan dat kortgrazige graslanden behouden werden omdat grote grazers er bleven en te weinig informatie hadden over andere potentiële voedselgebieden. Een dergelijk fenomeen kan depletie versnellen, maar in voedselrijke gebieden kan het ook leiden tot een verhoogde groei en dominantie van smakelijke soorten zoals grassen (Hawkes & Sullivan, 2001).

5.4.3.2. Kritische lasten voor kwetsbare vegetatietypen en N-transport door grote grazers

Kritische lasten voor de flora in gematigde bossen wordt geschat op 10-15 kg N/ha/jaar (Achermann & Bobbink, 2003). Diezelfde hoeveelheid is kritisch voor bosbodemprocessen en biodiversiteitsindicatoren zoals korstmossen, wieren en mycorrhizae. Voor een hele reeks soortenrijke graslanden en heiden ligt de kritische last op 10-20(25) kg N/ha/jaar (Achermann & Bobbink, 2003; van Dobben et al., 2006).

In onze studie speelde vooral een schaafeffect: grote grazers hadden een geringe impact op het landschap en op de verschillende habitats als geheel. Ze hadden echter een grote impact op een kleinere schaal (patch-niveau), met name op excretievrije plekken.

Terwijl de geïntegreerde N-balans stikstofoverschotten vertoont, blijven relatief grote delen van alle habitats excretievrij (> 90 % van alle habitats), onafhankelijk van de foerageerstrategie.

N-opname door grazers op excretievrij plekje in grasland en wastine kan de totale input van stikstof reduceren in die mate dat kritische lasten van (20-30 kg N/ha/jaar; Bobbink et al., 2003) niet overschreden werden in alle mogelijk habitat-proportiescenarios

Anderzijds was de invloed van grote grazers in boshabitat verwaarloosbaar in vergelijking met atmosferische input, of die nu hoog of laag is. Sterke impact van grote grazers is in bos enkel te verwachten op plekken die rechtstreeks beïnvloed worden door excretie (hoewel die invloed in onze experimenten eveneens vrij klein was). Bv. stikstofhoeveelheden in urinepatches van runderen zijn te vergelijken met 1000 kg N/ha/jaar (Silva et al., 1999). In Bos t' Ename wordt echter maximaal slechts 3% van de totale bosoppervlakte beïnvloed per jaar.

5.5. Conclusies

5.5.1. Rol van het graaspatroon in de verdeling van nutriënten

In het studiegebied is de invloed van grote grazers op de nutriënteninhoud van de bodem eerder beperkt. De concentratie van nutriënten in de bodem wordt door vele factoren gestuurd: de hoeveelheid excretie, de hoeveelheid en kwaliteit van de strooisellaag, de mate van bodemdichtheid, het gasvormig verlies, de opname door planten,...

1. In de meeste gevallen zijn er duidelijke verschillen gevonden in nutriëntensamenstelling tussen grasland- en bosbodems, met hogere nutriëntenconcentraties in bosbodems (behalve voor fosfor).
2. In het bos zijn er voor alle onderzochte nutriënten hogere concentraties gevonden op de controleplaatsen dan op de paden zelf. Dit kan verklaard worden doordat er uit de veel dikkere strooisellaag in de controleplots meer nutriënten in de bodem terecht komen dan door de depositie van mest.
3. In grasland, waar de strooiselininput veel lager is, is er nauwelijks een verschil tussen paden en controleplots waar te nemen.
4. Er zijn geen eenduidige verschillen in nutriëntensamenstelling tussen begraasde en onbegraasde plots (enclosures en exclosures) gevonden.
5. Op rustplaatsen wordt er enkel voor kalium een significante gradiënt gevonden met hogere waarden in het midden van de rustplaats. Wanneer de rustplaatsen in de toekomst bezocht blijven worden is het waarschijnlijk dat deze verder verrijkt zullen worden met nutriënten.
6. Het is mogelijk dat het nutriëntentransport van begraasde gebieden naar rustplaatsen belangrijker is dan het transport tussen de verschillende vegetatietypes, hoewel deze (korte termijn) metingen dit – behalve voor kalium – niet bevestigen.

5.5.2. Impact van mest op de nutriëntenbeschikbaarheid in de bodem

7. Ook uit het bemestingsexperiment komt vooral het verschil tussen bos en grasland in nutriënteninhoud naar voren.
8. Behalve voor kalium blijken er geen noemenswaardige verschillen te zijn tussen bemesting met runder- of paardenmest.
9. Er is een hogere kaliumconcentratie gevonden in de bemeste plots. Voor de andere onderzochte nutriënten zijn er geen duidelijke verschillen.
10. Voor zover er al tijdseffecten zijn, zijn deze niet rechtlijnig of volgen deze geen duidelijk patroon.

5.5.3. Geïntegreerde nutriëntenbalans

11. De (her)verdeling van nutriënten door grote grazers is grotendeels afhankelijk van de proportie van de beschikbare habitats. Wanneer grasland relatief ondervertegenwoordigd is, kan er een nutriëntarme omgeving gecreëerd worden omdat runderen een sterke voorkeur vertonen voor grasland als graasgebied.
12. Kritische lasten voor stikstof in gevoelige vegetaties worden niet overschreden door stikstoftransport veroorzaakt door geïntroduceerde grazers. De hoeveelheid stikstof die door grote grazers verplaatst wordt is maar een fractie van de atmosferische depositie van stikstof.
13. In grasland kan begrazing compenserend werken voor de hoge atmosferische input zodat er mesofiele tot nutriëntrijke graslandtypes zouden kunnen ontstaan. Om echter kwetsbare, nutriëntarme graslanden te behouden of te herstellen is er echter een drastische vermindering van de atmosferische depositie nodig.
14. Tenzij de atmosferische stikstofinput sterk vermindert, zullen de runderen in geen geval een afvoer van stikstof uit bos of beboste weilanden kunnen veroorzaken; ze vormen er echter ook geen bedreiging voor wat de stikstof-aanvoer betreft.
15. Het systeem van nutriëntendepletie als trigger voor bosontwikkeling (Bokdam, 2003) lijkt dus in voedselrijke systemen niet te werken. In voedselrijke systemen zijn wellicht andere mechanismen nodig, zoals associatieve resistentie in ruigtes en ruderales vegetaties, al dan niet in combinatie met verstoringsfactoren zoals tred.

6. Bosbegrazing: effecten van begrazing op verjonging en vegetatie

6.1. Vraagstelling

In Vlaanderen werd in Bos t' Ename recent gestart met een bosuitbreidingsproject (waarbij ook bos wordt begraasd) met de inzet van grote grazers. Sinds 2004 graast een kleine kudde van een 10-tal runderen (Oost-Vlaams Roodbont) en 2 Konikpaarden jaarrond in grote delen van het bos en in de omliggende graslanden en voormalige akkers (initieel in twee blokken van resp. 39 en 21 ha; sinds 2006 samengevoegd in één groot begrazingsblok). Ongeveer 1/3 van het op deze manier begraasde terrein bestaat uit bos.

Het globale streefdoel is effectieve bosuitbreiding door spontane, door begrazing gestuurde bosontwikkeling. Open vegetatietypes zoals voormalige akkers en weilanden moeten op middellange termijn terug evolueren naar bos of wastine. Daarbij wordt verondersteld dat een ruimtelijk gevarieerde vegetatiestructuur een navenant gevarieerde configuratie van nieuwe houtige zaailingen tot gevolg zal hebben. De bedoeling van spontane verbossingszones, opgenomen in een extensief jaarrond begrazingsblok, is de totstandkoming van een gevarieerd halfopen landschap rond de bestaande bospercelen, met de volledige overgang van grotere bosoppervlakten met open plekken tot mesofiel grasland met verspreide bomen en struiken (Anoniem, 2001). Een dergelijke algemene doelstelling kan heden voor een brede waaier van begraasde mozaïeklandschappen gesteld worden.

In het bos moet begrazing leiden tot het behoud en/of de ontwikkeling van een hoge structuurvariatie en wordt verwacht dat braamstruwelen terug worden gedrongen ten voordele van de typische voorjaarsflora. Braamstruwelen zijn de afgelopen 20 jaar sterk toegenomen (mond. med. G. Tack), wellicht als gevolg van de in heel de regio hoge stikstofdepositie, afkomstig van de landbouw (Dumortier *et al.*, 2003). Deze eerder laagblijvende braamstruwelen kunnen snel grote oppervlaktes innemen, hebben ook in de winter groene bladeren en kunnen hierdoor meer fragiele soorten (zoals de bekende voorjaarsbloemen) verdringen (vnl. competitie voor licht).

In Ename stellen zich concrete vragen over de effecten van extensieve begrazing op de vegetatieontwikkeling. Hier beperken we ons tot de effecten van het graasbeheer op de bosverjonging, het voorkomen van braamstruwelen en voorjaarsflora (met als modelsoorten bosanemoon en wilde hyacint) in het bos. De bosanemoon is in grote delen van het gebied een aspectbepalende soort met een uitbundige bloei. Wilde hyacinten komen voor in grote vlekken. Over zowel het effect van oprukkende bramen als de rechtstreekse invloeden van begrazing op het voorkomen en de bloei van voorjaarsflora heerst er onduidelijkheid.

Concreet stelden we ons de volgende vragen:

1. Welke invloed heeft begrazing op de spontane verjonging in het bos. Welke effecten zijn er op groei, mortaliteit en soortensamenstelling?
2. Reduceert begrazing effectief de bedekking van bramen?
3. Welke impact hebben bramen en begrazing op de bedekking en aanwezigheid van voorjaarsflora?
4. Welke impact hebben bramen en begrazing op de bloei van voorjaarsflora?
5. Welke directe mechanische effecten hebben betreding en begrazing op door bosanemoon gedomineerde vegetaties?

6.2. Methodiek

Het onderzoek werd verricht aan de hand van een case study in Bos t' Ename. Bijkomend werd er een experiment opgezet met gesimuleerde begrazingseffecten op voorjaarsflora (bosanemoon) in het Hayesbos (Brakel)

6.2.1. Begrazingseffecten op natuurlijke verjonging, het voorkomen van braamstuwelen en voorjaarsflora

6.2.1.1. Onderzoekopzet

In het Bos t' Ename werden 8 transecten uitgezet, die elk aaneensluitende begraasde en onbegraasde delen van het bos doorkruisten. Deze transecten volgen de hoogtelijnen (Fig. 6.1). Op elk transect werd in resp. begraasd en onbegraasd bos een gelijk aantal plots (van 4m²) uitgezet. De afstand tussen de plots en de transecten bedroeg 15 m. Eén transect met 56 plots lag in Elzen-Essenbos; 7 transecten met 178 plots lagen in Eiken-Haagbeukenbos.

Ligging van de transecten:

- Ename Zuid: *Eiken-Haagbeukenbos*
transect 1: (7 + 7)
transect 2: (7 + 7)
transect 3: (7 + 7)
transect 4: (17 + 17)
transect 5: (17 + 17)
- Ename Noord: *Alluviaal Elzen-Essenbos*
transect 6: (28 + 28) (9 vakken in kleine exclosure; 19 op transect)

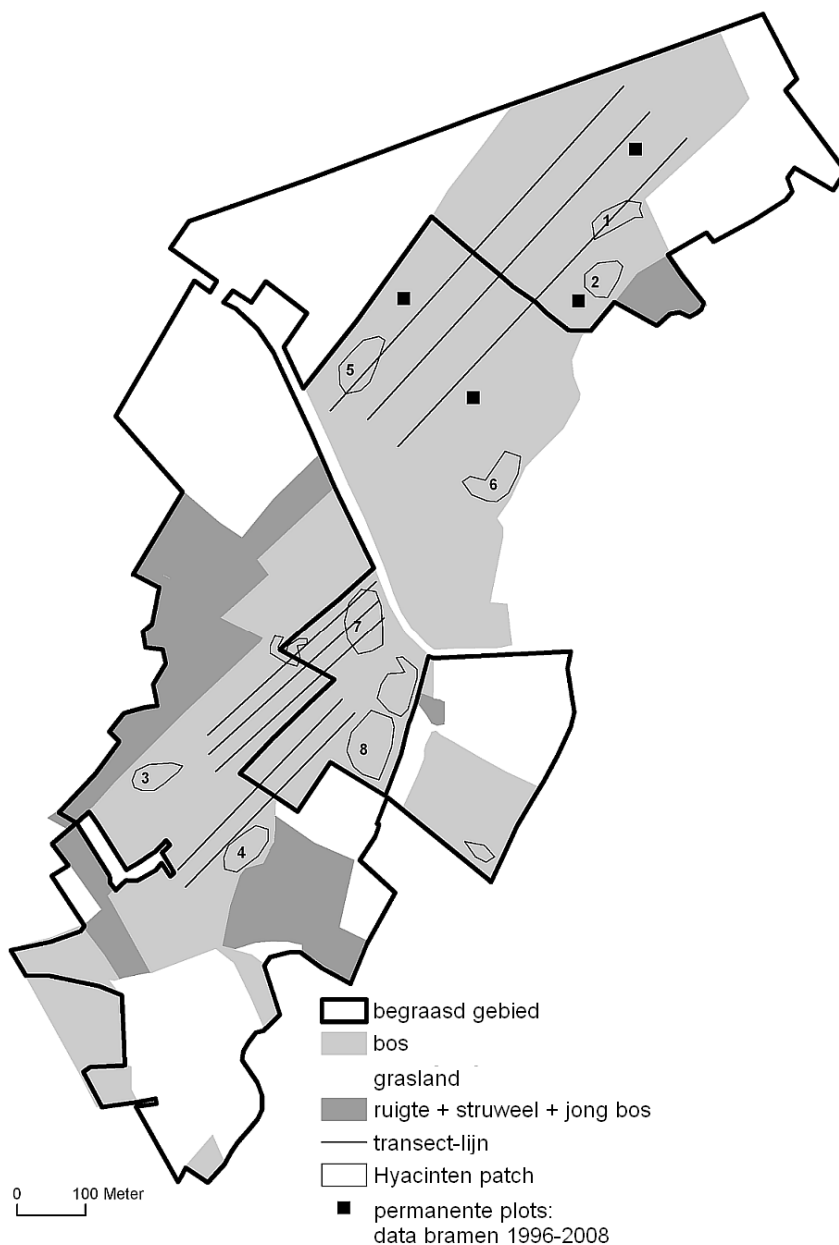
Eiken-Haagbeukenbos
transect 7: (17 + 17)
transect 8: (17 + 17)

In de tweede helft van april 2006 werden in elk plot volgende metingen gedaan:

- bedekking: braam en bosanemoon (Londo 10-delig) (indien aanwezig: wilde hyacint, kleine maagdenpalm en slanke sleutelbloem)
- aantal bloemen van bosanemoon
- hoogte van braamstuweel op 4 punten in het plot
- aantal zaailingen en juveniele bomen per soort (+ vraatsporen) in 2 categorieën:
 - zaailing: <2m én diameter < 2 cm en > 40 cm
 - jonge bomen
- licht : in 64 plots werden lichtmetingen uitgevoerd op een onbewolkte dag in april 2006. Op een hoogte van 20 cm boven het maaiveld werden met behulp van een fotometer (Skye Instruments LTD, SKP 200) op 4 punten binnen een plot metingen van de lichtdoorval geregistreerd (μmol/sec/m²). Voorafgaand aan de 4 metingen per plot, die samenvallen met

de hoogtemetingen van de bramen, werd steeds een meting op 1,5 meter boven het maaiveld uitgevoerd (ongehinderd door struwelen of kruidige vegetatie). De hier opvolgende metingen worden uitgedrukt als percentage van de voorafgaande meting, zodat de onderlinge vergelijkingen van de lichtdoorval (%) per plot of per type mogelijk worden.

- 150 individuele zaailingen van bomen werden opgemeten in 2006 en 2007 (133 teruggevonden). Uit deze beperkte stekproef volgen enkele preliminaire resultaten betreffende effecten van 1 jaar begrazing op de bosverjonging.



Figuur 6.1: Ruwe vegetatieschets met ligging van transecten, permanente plots en hyacintenvlekken in Bos t' Ename

We kregen de beschikking over een set van opnames, gemaakt in 1996 en 2002, respectievelijk 8 en 2 jaar voor de start van de begrazing. De dataset uit 1996 (Cornelis, 1996) bevat 32 opnames in de tiendelige schaal van Londo (Londo, 1984) afkomstig uit 4 permanente kwadraten. Elke plot was verdeeld in 2 subplots (telkens één open plot en één plot afgeschermd voor begrazing door reeën) van 20m op 20m. In elke subplot werden 4 vegetatieopnames (10m * 10m) gedaan zodat

er in totaal 32 opnames gedaan zijn. In april 2008 werd in deze subplots uit 1996 de bedekking van bramen opnieuw opgemeten.

In de zomer van 2002 (Buckens, 2002), werden 42 vegetatieopnames gemaakt in de tiendelige schaal van Londo. Elk van deze 42 opnames kon gelokaliseerd worden in de zone waar ook de transecten werden uitgezet: 19 in bos dat sinds 2004 wordt begraasd; 23 in onbegraasd bos. We gebruikten een Mann-Whitney U-test om bedekkingen van braam vóór de begrazing te vergelijken met de begraasde situatie in 2006 en vonden géén significante verschillen (Mann-Whitney U-test: $Z=0.55$; $N=42$; $P=0.59$, Fig. 6.2). Voor bosanemoon en wilde hyacint waren onvoldoende data aanwezig om een zinvolle vergelijking te kunnen maken (opnames in de zomer).

6.2.1.2. Dataverwerking

Begraasde en onbegraasde bosdelen werden vergeleken voor de frequenties van jonge bomen en zaailingen (Mann-Whitney U-test voor eenvoudige vergelijking van de totalen, hoogtes en diameters; veralgemeende gemengde lineaire modellen voor effecten van begrazing, bostype en soort).

Frequentie van de vraatsporen aan verschillende soorten werden geanalyseerd met een Kruskal-Wallis Anova.

Het voorkomen van enkele typische bossoorten (slanke sleutelbloem, kleine maagdenpalm en klimop) voor en na de start van het graasbeheer werd geanalyseerd met X^2 -tests (Yates corrected X^2 -tests). Bedekkingspercentages van braam voor de start van de begrazing werden onderzocht a.d.h.v. een Mann-Whitney U-test (voor de 42 opnames uit 2002). Om de evolutie van de braambedekking na te gaan werden de PQ-opnames uit 1996 (8 jaar voor de start van de begrazing) en 2008 gebruikt in een Repeated Measurements ANOVA (S-Plus 8.0). Hierbij werden zowel de behandeling (begraasd of onbegraasd), het jaar (1996 of 2008) als de interactie tussen beide gebruikt als fixed factors. We verwachten een significant effect van de behandeling indien de interactieterm significant is (geen effect in 1996 en een mogelijk effect in 2008). We beschouwden plot als randomfactor, met daarin de 8 opnames genest.

We gebruikten veralgemeende gemengde lineaire modellen voor de analyse van de bedekkingen van bramen, wilde hyacint en bosanemoon, het aantal bloemen van bosanemoon (per plot) en wilde hyacint (per individu) en de aanwezigheid van bloeistengels en graasschade aan wilde hyacint (S-Plus 8.0). Stengelhoogtes van wilde hyacint werden geanalyseerd met algemene lineaire modellen.

Bramenbedekking werd geanalyseerd met behandeling (begraasd vs. onbegraasd) als onafhankelijke variabelen. Voor de analyse van de bedekking en het aantal bloemen van bosanemoon en wilde hyacint werden zowel bramenbedekking als behandeling ingebracht. Voordat de onafhankelijke variabelen vegetatiehoogte en lichtpenetratie aan de modellen voor bosanemoon en wilde hyacint toegevoegd werden, zijn de onderlinge correlaties (Pearson' correlation coefficient) tussen lichtpenetratie en braamhoogte ($R = -0.44$, $P < 0.001$), lichtpenetratie en braambedekking ($R = -0.42$, $P = 0.03$), en braambedekking en –hoogte ($R = 0.38$, $P = 0.008$) onderzocht. Uiteindelijk werd in de modellen enkel braambedekking (wegens meer waarnemingen dan van lichtpenetratie en braamhoogte), behandeling en bostype gebruikt. Deze initiële modellen werden vergeleken met een uitgebreid model waarin ook vegetatiehoogte werd opgenomen. In alle analyses werden plot en transect als random factors gebruikt. Plots waar bosanemoon helemaal afwezig was (= 8% van het totale aantal plots) werden uit de analyses geweerd om een vertekening van de resultaten door bijv. historisch bosgebruik uit te sluiten. Het aantal bloemen werd gecorrigeerd aan de hand van de bedekkingspercentages van bosanemoon. Het aantal vrijheidsgraden werd geschat met de methode van (Kenward & Roger, 1997). De initiële modellen met alle variabelen worden gradueel vereenvoudigd door eliminatie van niet significante factoren en interacties. Hierbij zijn de AIC-waarden (goodness of model fit, (Akaike, 1987) richtinggevend voor de verdere verbeteringen van het model.

6.2.2. Effecten van gesimuleerde begrazing en vertrappeling op bosanemoonvegetaties

6.2.2.1. Proefopzet

In het Hayesbos (Brakel) werden in homogene vegetaties met bosanemoon (80-100% bedekking) 8 plots van 3m² ingericht (Eiken-Haagbeukenbos). Elk plot werd verdeeld in 3 aan elkaar grenzende subplots van 1m². Aan elk van deze subplots werd random een behandeling (controle

plot, vertrappeling of begrazing) toegewezen (Fig. 6.2). Vóór de behandeling werd in de 2de helft van april 2006 de bedekking ingeschat (Londo, 1984) en het aantal bloemen geteld in elk subplot. In de begraasde subplots werd alle bovengrondse biomassa afgeknipt en verzameld. Deze biomassa werd gedroogd bij 70°C gedurende 48 uur en daarna gewogen. Vertrappeling werd uitgevoerd met een runderpootdummy (met een oppervlak van 49cm²). In elk vertrappelings-subplot werden 40 indrukken gemaakt met een gewicht van ± 100 kg ($= \pm 2$ kg/cm²; vergelijkbaar met de druk die een volwassen koe uitoefent). Dit resulteerde in een complete vertrappeling van de vegetatie en een verstoring van de bovenste 5 (± 2) cm van de bodem in elk van deze subplots. We herhaalden alle metingen in de 2de helft van april 2007 en april 2008 en verzamelden opnieuw biomassastalen in de subplots met gesimuleerde begrazing. De gesimuleerde vertrappeling werd niet meer herhaald in 2007 om het herstel na een eenmalige vertrappeling na te gaan.

1



Figuur 6.2: proefopzet gesimuleerde begrazing en vertrappeling

6.2.2.2. Dataverwerking

Data werden geanalyseerd met Repeated Measurements ANOVA (S-plus 8.0). Behandeling (begrazen, vertrappelen of controle) en jaar (2006, 2007 of 2008) en de interactie tussen beide werden als fixed factors ingebracht. We verwachten een effect van de behandeling als de interactieterm een significant effect heeft (geen effect meetbaar in 2006; een mogelijk effect in 2007). Biomassadata voor de begraasde subplots werden geanalyseerd met een Friedman ANOVA.

6.3. Resultaten

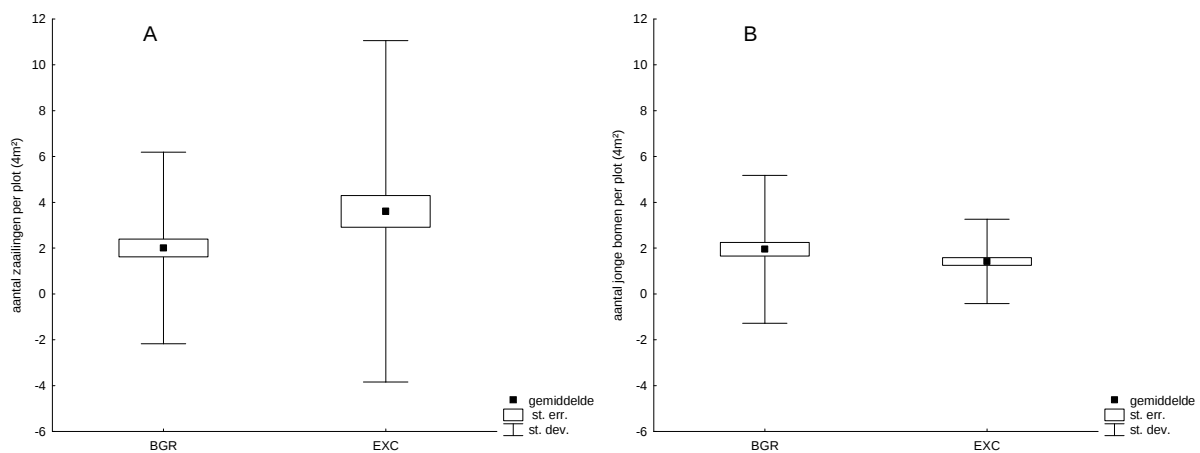
6.3.1. Bosverjonging

6.3.1.1. Totale aantallen houtige soorten

- het verspreidingspatroon van zaailingen en juvenielen van houtige soorten is sterk heterogeen. De spreiding van het aantal individuen per plot is dan ook zeer groot. In een vrij groot aantal plots komen geen zaailingen voor (resp. in 59 plots (=50,4 %) in begraasd en in 52 plots (=44%) in onbegraasd terrein). Dit geldt ook voor juveniele bomen met 29 lege plots (=24,8%) in begraasd en 44 (=37,6%) lege plots in onbegraasd terrein.

Gemiddeld zijn er 2-3,5 zaailingen per plot ($\pm 50\text{-}90/100\text{m}^2$) en 2 juveniele bomen per plot ($\pm 50/100\text{m}^2$).

- In onbegraasd terrein komen meer zaailingen voor, maar minder juveniele bomen. Er kunnen echter geen significante verschillen aangetoond worden tussen begraasde en niet begraasde delen van het bos voor het aantal zaailingen (Mann-Whitney U-test: $U=6071,0$; $P=0,112$) en juveniele bomen (Mann-Whitney U-test: $U=5776,5$; $P=0,275$). Er kan dus na 3 jaar begrazing nog geen invloed van begrazing op de aantallen houtige zaailingen en juvenielen aangetoond worden (Fig. 6.3).
- Kritiek: de uitgangssituatie (dus voor de start van de begrazing) is niet gekend. Dit is het zwakke punt in de analyse. De opzet van het onderzoek, met name de ligging van de plots op transecten dwars op de grens tussen exclusies en begraasd terrein, en de random situering van de onbegraasde delen 3 jaar terug (onafhankelijk van bostype, ouderdom, voorgeschiedenis) vangt evenwel een groot deel van deze onzekerheid betreffende de uitgangssituatie op. Een herhaling van de opnames (b.v. over drie jaar) kan voor meer duidelijkheid zorgen.



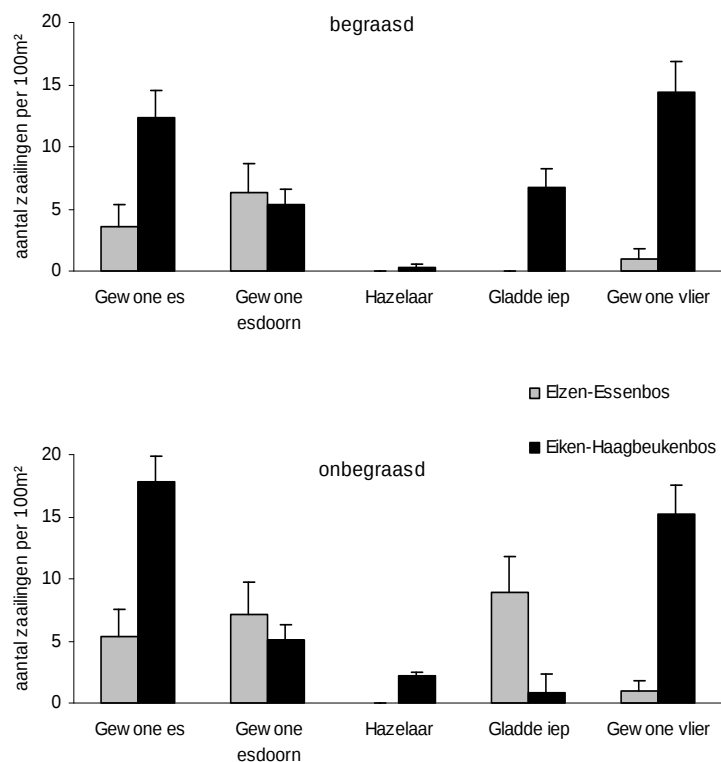
Figuur 6.3: aantal zaailingen (<2m én diameter < 2 cm en > 40 cm) (A) en juveniele bomen (> 2m) (B) per plot (4m²) in begraasd (BGR) en onbegraasd (EXC) bos.

6.3.1.2. Rol van bostype en begrazing op het voorkomen van verschillende houtige soorten

- De frequenties van houtige zaailingen en juvenielen in begraasd en niet begraasd Alluviaal Elzen-Essenbos (nat tot vochtig) en Atlantisch Eiken-Haagbeukenbos (vochtig tot matig droog) werden vergeleken met veralgemeende lineaire modellen (met log link-functie). In totaal komen 21 houtige soorten voor als zaailing of als juveniele boom. Slechts vijf van deze soorten komen in meer dan 10% van de plot voor, nl. gewone es, gewone esdoorn, gewone vlier, hazelaar en gladde iep. Met deze soorten werd verder gegaan in de analyse.
- Voor het voorkomen van zaailingen, kon noch een significant behandelingseffect (begrazen of niet), noch een significant effect van het bostype aangetoond worden. Er is enkel een verwachte significante interactie tussen bostype en soort (Tabel 6.1). Dit betekent enkel dat bepaalde soorten meer in het ene bostype voorkomen dan in het andere. In het concrete geval van Bos t' Ename betekent dit dat zaailingen van gewone es en gewone vlier vnl. (en talrijker dan de andere soorten) in het Atlantisch Eiken-Haagbeukenbos voorkomen (Fig. 6.4).

Tabel 6.1: Resultaten GLM-analyse: frequenties van zaailingen van 5 boomsoorten.

Effect	nom. DF	den. DF	F-waarde	Pr > F	significantieniv.
behandeling	1	1151	0.00	0.990	NS
Bostype	1	1151	0.00	0.972	NS
Soort	4	1151	2.01	0.090	NS
Bostype*soort	4	1151	6.21	<0.001	***
behandeling *soort	4	1151	0.62	0.650	NS
Bostype* behandeling	1	1151	0.00	0.991	NS
Bostype* behandeling *soort	4	1151	0.21	0.933	NS



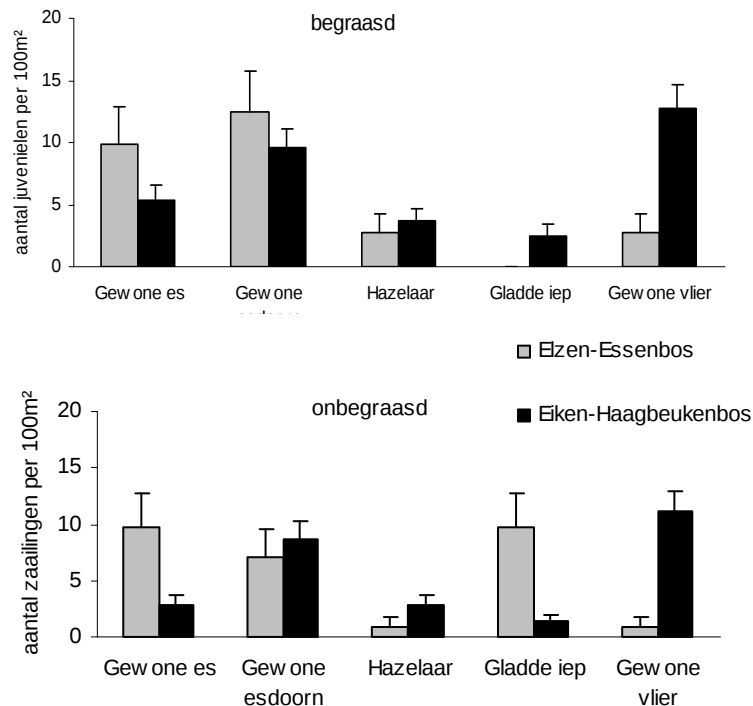
Figuur 6.4: Frequenties van zaailingen van de 5 talrijkste soorten in 2 bostypen in begraasde en onbegraasde terreinen in Bos t' Enname.

Voor juveniele bomen gelden dezelfde factoren (interactie bostype*soort); maar de verschillen in de frequenties tussen soorten zijn meer uitgesproken (Tabel 6.2).

Het bostype speelt vnl. een rol in het voorkomen van gewone es, gewone vlier en gladde iep. Juveniele bomen van gewone esdoorn komen in beide bostypes talrijk voor (Fig. 6.5).

Tabel 6.2: Resultaten GLM-analyse: frequenties van juvenielen van 5 boomsoorten.

Effect	nom. DF	den. DF	F-waarde	Pr > F	significantieniv.
behandeling	1	1151	0.00	0.983	NS
Bostype	1	1151	0.00	0.975	NS
Soort	4	1151	5.51	<0.001	***
Bostype*soort	4	1151	5.87	<0.001	***
behandeling *soort	4	1151	0.12	0.975	NS
Bostype* behandeling	1	1151	0.00	0.977	NS
Bostype* behandeling *soort	4	1151	0.77	0.547	NS

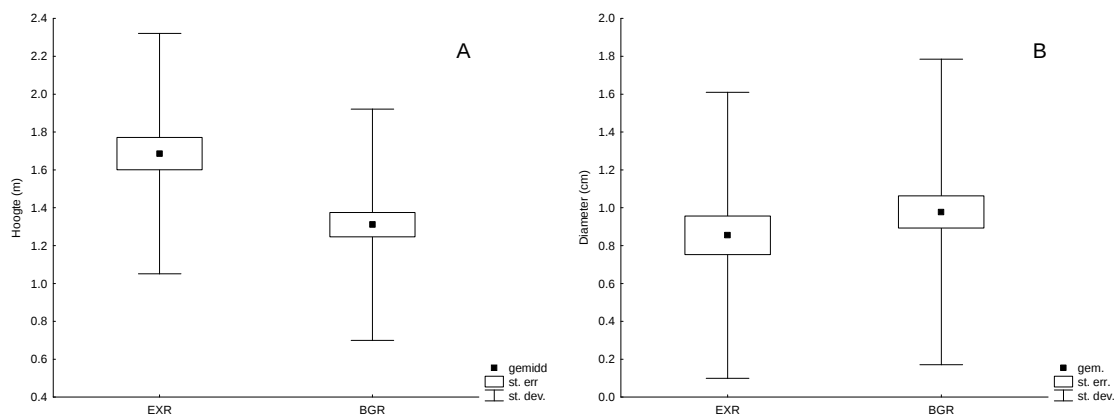


Figuur 6.5: Frequenties van juvenielen van de 5 talrijkste soorten in 2 bostypen in begraasde en onbegaasde terreinen in Bos t' Ename

Uit de Fig. 6.4 & 6.5 blijkt een mogelijk begrazingseffect op zaailingen en juvenielen van de gladde iep. Er zijn evenwel te weinig waarnemingen van de gladde iep in het Elzen-Essenbos om dit statistisch te kunnen aantonen.

6.3.1.3. Hoogte en diameterklassen van zaailingen

Voor een selectie van 245 zaailingen, verspreid over de transecten werden diameter en hoogte vergeleken in functie van behandeling (Fig. 6.6). De hoogte van de zaailingen in het begraasde bos is significant lager (gemiddeld ± 40 cm) dan deze in het onbegaasde bos (Mann-Whitney U-test: $U=1659$; $P<0,001$). De diameters van de zaailingen verschillen niet van elkaar (Mann-Whitney U-test: $U=2270,0$; $P=0,406$).

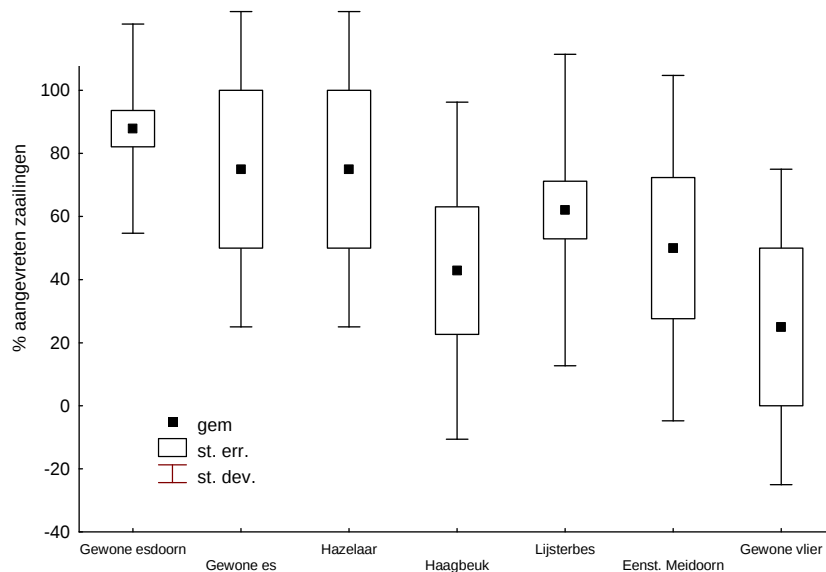


Figuur 6.6: hoogte (A) en diameter (B) van zaailingen in begraasd (BGR) en onbegaasd (EXC) bos.

6.3.1.4. Vraatsporen

68% van alle individuen in het begraasde terrein vertonen vraatsporen van grote grazers. In 95% van de gevallen werd ook de top aangevreten. In minder dan 2% van de gevallen werd ook schade door tred vastgesteld.

Er treedt een soorteffect op voor wat betreft de mate van vraat aan zaailingen (Kruskal-Wallis test: $H(6, N=87) = 12.99497$; $p = 0,0431$). gewone vlier en haagbeuk worden minst aangevreten, maar er kunnen bij onderlinge, paarsgewijze vergelijkingen geen significante verschillen gevonden worden tussen soorten (Fig. 6.7).



Figuur 6.7: percentages aangevreten zaailingen van 7 boomsoorten in Bos t' Ename

6.3.1.5. Effecten van 1 jaar bosbegrazing op juveniele bomen en zaailingen in Bos t' Ename

Van de steekproef van 150 individuen, opgemeten in 2006, konden er 133 met zekerheid geherlocaliseerd worden: 16,5 % daarvan was dood (67 % in begraasd; 33% in niet begraasd terrein).

Er kon echter geen significant effect van begrazing op de mortaliteit worden aangetoond (GLM, $P=0.93$, wel op de hoogte, zie 6.1.3.4.). Er is wel een significante interactie met de soort ($P=0,02$).

Van de veel voorkomende soorten wordt vnl. mortaliteit vast gesteld bij wilde lijsterbes en haagbeuk, en in geen enkel geval bij gewone vlier en eenstijlige meidoorn.

Er kon geen significant effect van begrazing, noch van de soort op de groei van zaailingen aangetoond worden. De periode van 1 jaar is wellicht te kort om effecten op groei te detecteren.

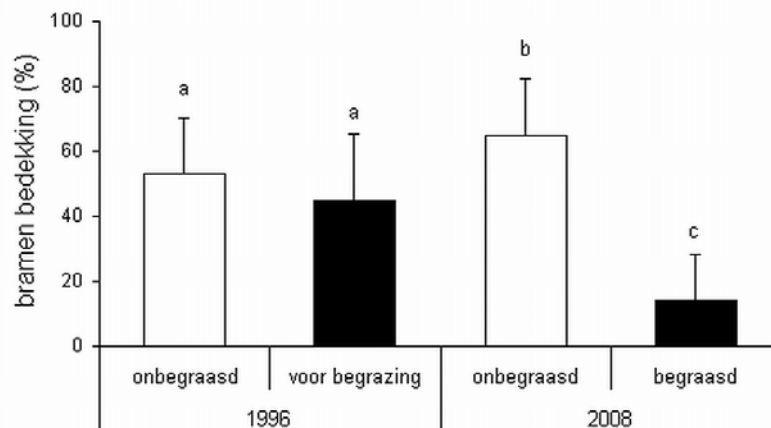
6.3.2. Bosvegetatie: invloed van begrazing op het voorkomen van bramen en voorjaarsflora

6.3.2.1. Bedekking en voorkomen van bramen vóór en na vier jaar begrazing (dataset 2002 & 1996-2008)

De uitgangssituatie werd beschreven a.d.h.v. opnamegegevens uit de periode vlak voor de start van de begrazing in Bos t' Ename. Uit de thesis van Sophie (Buckens, 2002) konden 42 opnames uit de door ons bemonsterde terreinen gelokaliseerd worden: 19 in begraasd bos; 21 in onbegraasd bos.

In de data van 2002 zijn er geen significante verschillen in braambedekking tussen onbegraasde en later begraasde plots (Mann-Whitney U-test: N= 42, U= 197, P= 0.59) zodat we kunnen uitgaan van een homogene uitgangssituatie.

Deze resultaten worden bevestigd door de waarden in de permanente plots. Er is een significante interactie jaar*behandeling. De braambedekking in onbegraasde plots neemt sinds 1996 significant toe ($+19.5 \pm 17.9\%$; P= 0.014), terwijl er een significante afname is in de sinds 2004 begraasde plots ($-29.6\% \pm 19.6$; P= 0.009) (Fig. 6.8 en Tabel 6.3).



Figuur 6.8: Bramenbedekking in permanente plots in Bos t' Ename in permanent onbegraasde en sinds 2004 begraasde plots. Verschillende letters geven significante verschillen tussen groepen aan.

Tabel 6.3 Resultaten van de Repeated Measurements ANOVA voor het bedekkingspercentage van bramen in permanente plots. Behandeling = begraasd of onbegraasd; jaar = 1996 or 2008.

onafhankelijke factoren	nom. d.f.	den. d.f.	F value	Pr>F
behandeling	1	27	30.73	<0.001
jaar	1	30	1.54	0.220
behandeling*jaar	1	30	57.64	<0.001

6.3.2.2. Bedekking en voorkomen van bosflora vóór en na vier jaar begrazing (dataset 2002 – 2008)

Er waren te weinig data van bosanemoon en wilde hyacint om de bedekking of presentie te vergelijken met de situatie voor de start van de begrazing. Wat de presentie van klimop, slanke sleutelbloem en kleine maagdenpalm betreft, zijn er voor de start van de begrazing geen significante verschillen tussen de plots gevonden. In 2008 zijn zowel klimop als kleine maagdenpalm volledig uit het begraasde bos verdwenen (Tabel 6.4). Voor slanke sleutelbloem zijn er geen verschillen tussen de verschillende behandelingseenheden, noch tussen jaren.

Tabel 6.4: a: aanwezigheid van 3 bossoorten voor begrazing (2002), na 4 jaar begrazing (2008); en in permanent onbegraasd bos (2002 en 2008) in Bos t' Ename; b: verschillen in aanwezigheidsfrequenties in dezelfde blokken, aangeduid door X^2 (Yates gecorrigeerde Chi kwadraat test) en P-waarden; O = permanent onbegraasd; B = 4 jaar begraasd; VB = Vóór begrazing.

a: frequenties van soorten (% van de plots)					
soort	(N=19)	2002 O (N=23)	B (N=206)	2008 O (N=206)	B (N=206)
klimop		26.32	30.43	23.83	0.00
kleine maagdenpalm		5.26	8.70	6.64	0.00
slanke sleutelbloem		15.79	13.04	12.89	10.55

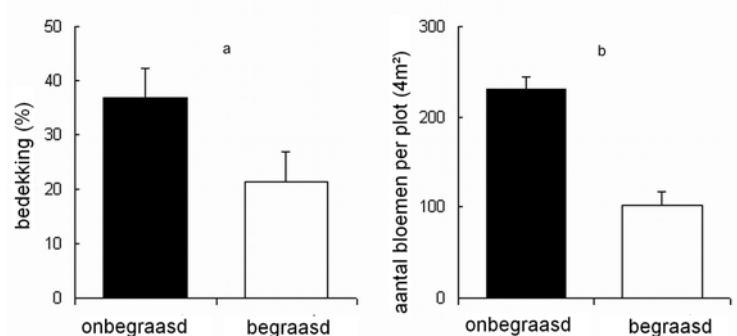
b: frequentieverschillen tussen blokken									
soort	2002: O-VB		2008: O-B		2002-2008: O-O		2002-2008: BG-G		
	X^2	P	X^2	P	X^2	P	X^2	P	
klimop	0.01	0.91	52.02	<0.001	0.00	0.98	41.76	<0.001	
kleine maagdenpalm	0.04	0.84	14.41	<0.001	0.00	0.99	8.61	0.003	
slanke sleutelbloem	0.05	0.83	0.34	0.56	0.09	0.76	0.10	0.75	

6.3.2.3. Bramen en Bosflora in begraasde en onbegraasde plots (dataset 2008)

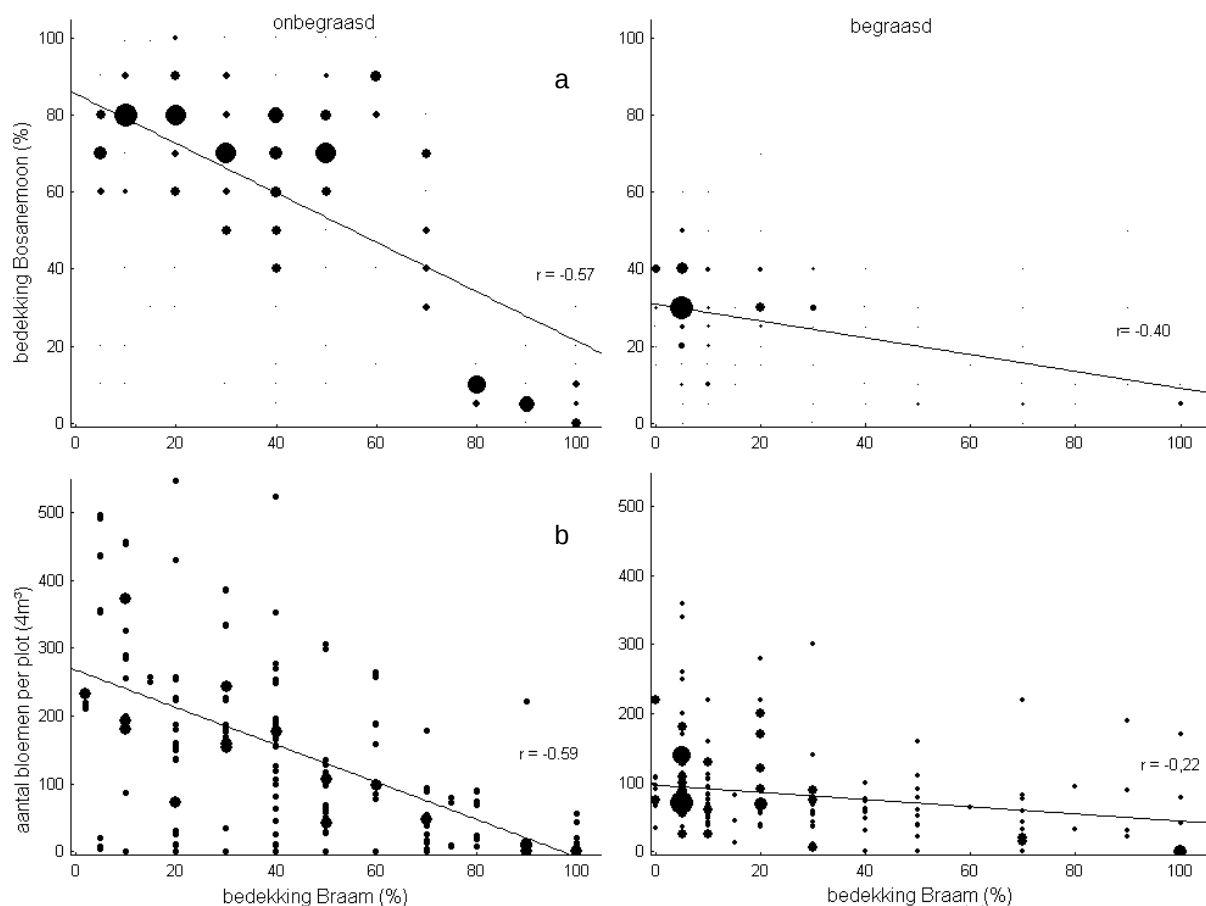
In begraasde plots was de bramenbedekking significant lager dan in onbegraasde plots (begraasd: 22.4% $\pm$ 25.7 vs. onbegraasd: 43.6% $\pm$ 27.7; $F=64.1$; $P < 0.001$). Ook de hoogte van de struwelen was significant lager in begraasde plots (begraasd: 43.7cm $\pm$ 33.2 vs. onbegraasd: 78.6cm $\pm$ 56.8; $F=8.2$; $P=0.006$). Lichtdoorval was significant hoger in begraasde plots (begraasd: 22.0% $\pm$ 15.9 vs. onbegraasd: 12.1% $\pm$ 9.2; $F=8.9$; $P=0.004$).

In geen van de gevallen was er een significante invloed van bostype.

De bedekking van bosanemoon is significant lager (-40%) in begraasde plots (Fig. 6.9a). Hoewel de braambedekking in alle gevallen een negatieve invloed heeft op de bedekking en bloei van bosanemoon (Tabel 6.5), is dit effect meer uitgesproken in onbegraasde plots (significante interactie tussen behandeling en braambedekking, Fig. 6.10a). Wat betreft de bloei van de bosanemonen zijn er significant meer bloemen aanwezig in onbegraasd bos (Fig. 6.9b). Bovendien is er een duidelijk effect van de bedekking door bramen (Tabel 6.5), waarbij voornamelijk in onbegraasd bos een hoge braambedekking zorgt voor een minder abundante bloei (Fig. 6.10b).



Figuur 6.9: Bedekking (a) en aantal bloemen (b) van bosanemoon per plot in 4 jaar begraasd (sinds 2004) en permanent onbegraasd bos in Bos t' Ename.



Figuur 6.10: a: bedekking van bosanemoon in functie van braambedekking; b: aantal bloemen van bosanemoon in functie van braambedekking in begraasd en onbegraasd bos (Bos t' Ename).

Voor wilde hyacint heeft begrazing een significant negatief effect op bedekking, aantal bloemen per individu, aantal fertiele planten en stengelhoogte (Fig. 11a-d). 71% van alle wilde hyacinten vertoonde sporen van begrazing onder de vorm van schade aan bladeren of stengels. Er is geen significante invloed gevonden van de braambedekking noch van de interactie tussen braambedekking en behandeling voor wilde hyacint (Tabel 6.5).

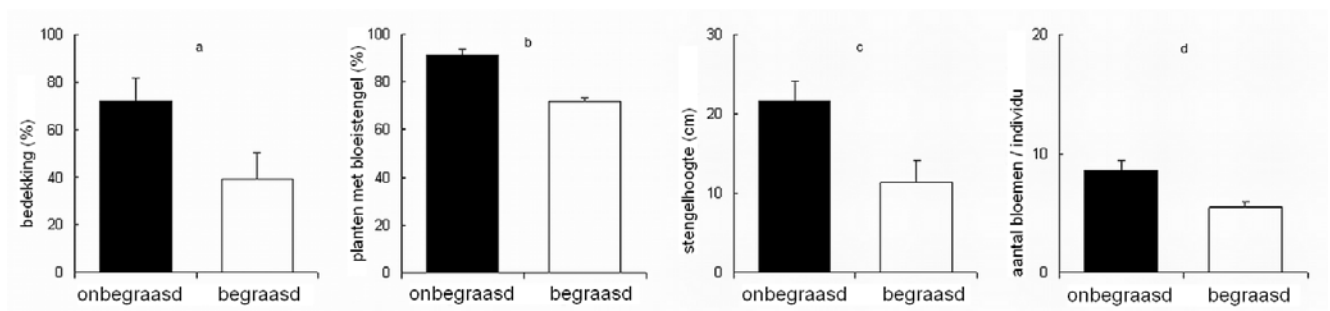


Figure 6.11 Kenmerken van wilde hyacintvegetaties in 4 jaar begraasd (sinds 2004) en permanent onbegraasd bos in Bos t' Ename. Waarden met st. error.

Tabel 6.5: Resultaten GLM analyses met bedekking en bloei van bosanemoon en wilde hyacint, hoogte en fertiliteit van wilde hyacint als responsvariabelen; onafhankelijke variabelen: behandeling (begraasd of onbegraasd) en braambedekking.

Respons	Onafhankelijke factoren	nom. DF	den. DF	F- waarde	Pr>F
bosanemoon bedekking	behandeling	1	408	302,16	<0,001
	braambedekking	1	408	39,13	<0,001
	behandeling*braambedekking	1	408	33,88	<0,001
bloei	behandeling	1	408	52,47	<0,001
	braambedekking	1	408	67,26	<0,001
	behandeling*braambedekking	1	408	41,28	<0,001
wilde hyacint bedekking	behandeling	1	68	7,10	0,009
	braambedekking	1	68	0,07	0,957
	behandeling*braambedekking	1	68	0,01	0,802
% fertiele ind.	behandeling	1	796	54,50	<0,001
	braambedekking	1	796	0,071	0,203
	behandeling*braambedekking	1	796	0,012	0,269
hoogte	behandeling	1	650	409,25	<0,001
	braambedekking	1	650	3,96	0,102
	behandeling*braambedekking	1	650	0,012	0,854
bloei	behandeling	1	650	171,93	<0,001
	braambedekking	1	650	2,97	0,085
	behandeling*braambedekking	1	650	2,56	0,110

6.3.2.4. De impact van betredig en begrazing op door bosanemoon gedomineerde vegetaties?

Bedekkingspercentages van bosanemoon worden op een significante manier beïnvloed door begrazing en vertrappeling (significante interactie behandeling*jaar: $F = 8,069$, $P = 0,003$). De reductie in bedekking is echter klein, minder dan 10 %, voor zowel begrazing als vertrappeling (Tabel 6.6). Twee jaar na de start van het experiment was er een herstel merkbaar in de vertrappelde plots. De plots met gesimuleerde begrazing vertoonden geen merkbaar herstel, mede door het feit dat die laatste plots twee behandelingen gekregen hebben (in 2006 en in 2007). In de begraasde en vertrappelde plots werden ook minder bloemen geteld, maar dit effect was pas significant 2 jaar na de start van het experiment ($F = 8,247$, $P = 0,032$; Tabel 6.6). Er was een zeer uitgesproken reductie van de biomassa na de gesimuleerde begrazing, met een gemiddelde afname van 25% na 1 jaar en $\pm 30\%$ na 2 jaar (Friedman ANOVA: $X^2(N = 8, df = 2) = 14,000$; $P < 0,001$; Tabel 6.6).

Tabel 6.6: Gemiddeld ($\pm$ standaard deviatie) bedekkingspercentage, aantal bloemen en biomassa van bosanemoon in 2006 (voor de behandeling), 2007 en 2008 (respectievelijk één en twee jaar na de behandeling) in controleplots en plots met gesimuleerde begrazing. De letters duiden significante verschillen tussen de verschillende jaren aan voor elke behandeling.

Behandeling	bedekking (%)			aantal bloemen/m ²			biomassa (g)		
	2006	2007	2008	2006	2007	2008	2006	2007	2008
Controle	91 $\pm$ 6(a)	93 $\pm$ 7(a)	92 $\pm$ 6(a)	128 $\pm$ 26(a)	122 $\pm$ 16(a)	115 $\pm$ 25(a)	-	-	-
Begraasd	96 $\pm$ 5(a)	89 $\pm$ 4(b)	85 $\pm$ 5(b)	133 $\pm$ 23(a)	96 $\pm$ 20(ab)	66 $\pm$ 20(b)	120 $\pm$ 21(a)	82 $\pm$ 15(b)	78 $\pm$ 14(b)
Vertrappeld	91 $\pm$ 8(a)	87 $\pm$ 8(b)	93 $\pm$ 9(a)	108 $\pm$ 21(a)	87 $\pm$ 20(ab)	80 $\pm$ 14(b)	-	-	-

6.4. Bespreking van de resultaten

6.4.1. Effecten van begrazing op de verjonging in het bos

Verschillende onderzoeken (Gill & Beardall, 2001; Ammer, 1996; Van Hees et al., 1996) wijzen er op dat grote herbivoren structurele veranderingen aanbrengen in bossen: ze verminderen de hoogtegroeï en de bladerdensiteit. Ons onderzoek gaf aan dat begrazing geen effect had op de mortaliteit en bevestigt onderzoek van Hall et al. (1992). Deze auteurs toonden aan dat er geen significant verschil was tussen de overleving van zaailingen in begraasd gebied en in exclosures. Bij hogere graasdichtheden steeg de schade wel, maar de overleving bleef ongeveer gelijk. In deze studie werden vrij grote percentages zaailingen en jonge bomen aangevreten (68%). Dit uit zich vnl. in het afremmen van de hoogtegroeï, niet in stamtal of diameter.

Er zullen herhaalde metingen nodig zijn om met enige zekerheid iets te zeggen over het effect van begrazing op de bosverjonging in het Bos t' Ename.

Volgens Vera (1997) kan er wel degelijk bosverjonging bij hoge dichtheden herbivoren plaatsvinden, zij het voornamelijk buiten het bos. Zonder twijfel zullen grazers erg doornige struwelen mijden als zij elders gemakkelijker voedsel vinden. Ook wanneer dikke takken van gevallen dode bomen zaailingen beschermen, kan vraat vermeden worden, zoals bijvoorbeeld in de oude bossen in Polen te zien is, maar nu ook reeds sporadisch in Bos t' Ename. Er zijn echter nogal wat onderzoeksresultaten waaruit blijkt dat grote grazers al bij heel lage dichtheden wel degelijk de bosverjonging onderdrukken. Zo wees het onderzoek van Mountford & Peterken (2003) uit dat begrazing door pony's en runderen bijna volledig de bosverjonging verhinderde in het New Forest in het zuiden van Engeland. Rozas (2003) toonde aan dat er zich minder bomen konden vestigen bij een grote graasdruk van gedomesticeerde dieren.

6.4.2. Bosflora en Bramen

Onze gegevens tonen aan dat jaarrondbegrazing in het Enamebos een duidelijke impact heeft op de bedekking van braamstruwelen in het bos. Op vier jaar tijd werden de in het bos voorkomende bramensoorten, die gekenmerkt worden door relatief korte en zachte dorens en groenblijvende bladeren in de winter, met ongeveer de helft teruggedrongen. Aangezien de uitbreiding van bramen in soortenrijke bossen met een rijke kruidlaag een ongewenste evolutie is, zou men kunnen verwachten dat extensieve begrazing een goede beheersmaatregel is. Een hoge bedekking van bramen heeft een negatieve invloed op de bedekkingsgraad van de bosanemoon, die in het gebied abundant voorkomt. Maar begrazing heeft ook een negatieve invloed op de bedekkingsgraad en de bloei van bosanemoon (Fig. 6.10). Nochtans is bosanemoon eerder onsmakelijk voor vee (wegens het hoge gehalte protoanemonines). Bijgevolg wordt de soort slechts occasioneel begraasd.

Uit het graas- en betredingsexperiment en veldobservaties blijkt echter dat vertrappeling van de vegetatie en bodem een negatieve invloed heeft op de bedekkingsgraad en groei van bosanemonen. Waarschijnlijk wordt de schade aan ondergrondse en bovengrondse plantendelen van bosanemoon hersteld door de energiereserves uit de wortelstokken te gebruiken. Het intenser gebruik van deze energievoorraden, als bron voor de productie van bovengrondse biomassa en bloei, leidt dus tot een verminderde biomassaproductie en bloei. Waarschijnlijk zijn meerdere groeiseizoenen vereist om de energiereserves terug op te bouwen en dus een volledig herstel na vertrappeling te verzekeren. Uit het veldexperiment bleek dat de oorspronkelijke bedekkingsgraad van bosanemoon na reeds één jaar hersteld was, terwijl het aantal bloemen twee jaar na eenmalige vertrappeling nog steeds niet hersteld is (Tabel 6.6).

Begrazing heeft een negatieve impact op bedekking en fitness van wilde hyacint, terwijl er geen duidelijke invloed was van braambedekking. Zowel de bosanemoon als de wilde hyacint worden niet beschouwd als geprefereerde voedselbron voor het vee. In ons onderzoek daarentegen, was het aandeel begraasde wilde hyacinten erg groot. Dit leidde rechtstreeks tot een verminderde bedekking en lagere stengelhoogte en verminderde bloei. Een onrechtstreeks gevolg van de begrazing is mogelijk een verminderde zaadproductie (Littlemore & Barker, 2001). Onze resultaten lijken dit te bevestigen gezien er een daling is van het aantal fertiele planten en bloemen in begraasde bosdelen.

Ook op het voorkomen van klimop en kleine maagdenpalm heeft begrazing een negatieve invloed: deze wintergroene soorten zijn volledig verdwenen uit de begraasde plots doordat ze (hoofdzakelijk in de wintermaanden) sterk begraasd worden.

Welke interactie is er nu tussen begraasde braamstruwelen en de bedekking en bloei van voorjaarsbloeiërs? In de onbegraasde situatie is licht de limiterende factor voor de bedekking en bloei van bosanemoon. De aanwezigheid van dense braamstruwelen beperken de lichtinval op de bodem. In begraasd bos neemt de bedekking met braam sterk af, waardoor lichtdoorval verhoogt. In begraasd bos echter zorgde vertrappeling voor een reductie van de bedekking en de bloei van bosanemoon. Er treedt een shift op van lichttekort naar schade door vertrappeling als limiterende factor. Wij vermoeden dat het mechanisme dat hier werkzaam is te maken heeft met associatieve resistentie (bescherming van de ene soort door een andere die onsmakelijk, giftig of stekelig is). Hoewel bramen gegeten worden door grote grazers (vnl. door runderen) is het zeker geen voorkeursvoedsel. Onderzoek naar habitat- en voedselpreferentie van runderen in Ename, leert dat bramen zeer weinig (0,3% van de graastijd) en slechts gedurende een korte periode op het jaar worden gegeten (enkel in de late winter en het vroege voorjaar) (Vandenhoute, 2005). De stekelige bramen worden dus enkel gegeten in een periode dat andere voedselbronnen beperkt beschikbaar zijn. In dense braamstruwelen kunnen de runderen (voorlopig) enkel paden en kleine vlekken open maken; minder dense struwelen worden volledig opgegeten. In het laatste geval ondervinden ook bosanemoonvegetaties hinder, vnl. door betreding; in het geval van dense struwelen is dit veel minder of niet het geval en zorgen betreding en begrazing enkel voor meer lichtinval (± 2 maal meer lichtinval in begraasde braamstruwelen). In dense struwelen is er in de begraasde situaties dus sprake van associatieve resistentie; in ijle struwelen speelt deze niet en ondervinden bosanemoonvegetaties een beperkte maar duidelijke hinder van begrazing.

Aangezien onder begrazing te verwachten is dat meer braamstruwelen zullen verdwijnen of ijler zullen worden (en ze dus hun rol als beschermend, doornig struweel steeds minder zullen kunnen vervullen), kan de begrazing op termijn een negatieve rol gaan uitoefenen op bosanemoonpopulaties. In dit geval treedt er een shift op van woekerende braamstruwelen als limiterende factor naar begrazing als limiterende factor. Anderzijds zal in de winter de graasdruk op het bos verminderen naargelang de braambedekking afneemt waardoor de bodemflora minder te lijden zal hebben onder de begrazing en de daarmee gepaard gaande vertrappeling.

6.5. Conclusies

1. Vier jaar jaarrond begrazing in bossen heeft een aanzienlijke invloed op de groei van houtige zaailingen en jonge bomen, niet op hun aantal. Hoewel voor een geslaagde natuurlijke verjonging in het bos bijkomende processen (windval, afsterven van oude bomen) nodig zijn, is het niet denkbeeldig dat dit door grazende dieren (tijdelijk) onmogelijk wordt gemaakt.
2. Het jaarrond inzetten van grote grazers in gevarieerde bosgebieden met als doel het opruimen van woekerende braamstruwelen, is een effectieve maatregel. Na 4 jaar begrazing blijkt de bedekking met braam voor meer dan de helft teruggedrongen.
3. Op korte termijn heeft begrazing, grotendeel door vertrappeling, een negatieve invloed op de bedekking en bloei van bosanemoon. De smakelijke wilde hyacinten ondervinden ook een negatieve impact, net als de wintergroene soorten (kleine maagdenpalm en klimop). Er is reeds sprake van een sterke afname van de bedekking van kleine maagdenpalm en klimop, maar op termijn is een volledig verlies van deze soorten in begraasd bos niet uit te sluiten.
4. Directe (eenmalige) effecten van begrazing en vertrappeling op de bedekking en bloei van bosanemonen tonen aan dat voorzichtigheid is geboden bij het permanent inzetten van grote grazers in bosgebieden met een rijke voorjaarsflora.
5. Op lange termijn blijft de invloed van begrazing op bosflora onzeker, maar ook indirecte factoren zoals bodemverdichting spelen hierin mee. Daarom is het belangrijk om een evenwicht te vinden tussen de positieve en negatieve effecten van begrazing van historische bossen. Een lage tot gematigde graasdruk ($<0,25 \text{ AU ha}^{-1} \text{ j}^{-1}$) in mozaïeklandschap met een groot aandeel grasland strekt tot aanbeveling.
6. Tijdelijke uitsluiting van begrazing uit gevoelige gebieden zal de hoeveelheid schade door begrazing doen afnemen en kan de kans op herstel na begrazing of vertrappeling vergroten. Seizoensbegrazing kan het verlies van wintergroene soorten tegengaan. Het permanent uitrasteren van een bepaalde zone, zoals gedaan is in Bos t' Ename, is een goede optie wanneer onvoldoende zekerheid is over de te verwachten effecten van begrazing.

7. Begrazingsmodellen

7.1. Inleiding

In dit hoofdstuk wordt aan de hand van twee voorbeelden geïllustreerd hoe ecologische modellen kunnen gebruikt worden om lange termijnontwikkelingen in begraasde ecosystemen met bos te begrijpen en te voorspellen. In een derde voorbeeld wordt aan de hand van een draagkrachtmodel de optimale graasdruk berekend. De drie benaderingen kunnen inzicht leveren over op welke manier en hoeveel grazers in een gebied kunnen leven en welke impact ze (zullen) hebben op de ontwikkeling van het landschap en de vegetatie.

Dit hoofdstuk moet gezien worden als een eerste verkenning en aanzet om ook voor Vlaanderen relevante modellen op te stellen die kunnen gebruikt worden voor onderzoek en beheerstoepassingen.

Modellen die in ecologisch onderzoek worden gebruikt, zijn vaak dynamische modellen: ze beschrijven veranderingen in de tijd in een ecosysteem. Statische modellen beschrijven de samenhang in de structuur van een ecosysteem op basis van bepaalde factoren. Simulatiemodellen zijn instrumenten in het onderzoek naar het functioneren van een ecosysteem. Door de kennis van de onderlinge relaties in een systeem expliciet in de vorm van wiskundige formuleringen te beschrijven en vervolgens de modelresultaten te vergelijken met waarnemingen, kan het inzicht in de werking van het systeem worden getoetst en kunnen hypothesen worden bijgesteld of opnieuw geformuleerd.

Bij ingewikkelde modellen, waarbij tal van aspecten van een ecosysteem zijn ingebouwd, zijn er veel bronnen van onzekerheid die ertoe leiden dat de voorspellingen, met voorbehoud moeten worden geïnterpreteerd. Wat de scenario-analyses opleveren, is inzicht in de mate waarin de ontwikkelingsrichting van een systeem verandert als gevolg van (kleine) wijzigingen in de onderlinge relaties van het systeem (bv. verschillen in grazerdensiteit, verschillen in de voedselbehoefte van grazers of verschillende reacties van afzonderlijke boomsoorten).

Modelscenario's kunnen samen met resultaten uit (veld)experimenten inzicht bieden in de effecten van bijvoorbeeld begrazing op de bosontwikkeling. Zo kunnen de mogelijkheden en beperkingen van het inzetten van begrazing als beheersmaatregel beter in beeld worden gebracht. Daarnaast bieden scenario's de mogelijkheid om zeer specifieke vragen door te rekenen.

Recent zijn er verschillende modellen ontwikkeld die kennis en interactie tussen grazer en bosontwikkeling integreren. We bespreken er hier drie. De voorbeelden uit deze modellen bieden een inzicht in de mogelijke output, die ook toekomstige modellen voor de Vlaamse situatie mogelijk moeten zijn.

(1) In het model FORGRA ligt de nadruk op een beschrijving van de populatiedynamiek in de boompopulatie, die de bossamenstelling op termijn bepaalt, in combinatie met de effecten van grote herbivoren op de bosverjonging.

(2) PATUMOD modelleert veranderingen in de vegetatie van sylvo-pastorale systemen door holistische entiteiten en mechanische processen op het gemeenschapsniveau te combineren.

(3) In het draagkrachtmodel van Ebrahimi (2007), dat werd ontwikkeld in het Westhoekreservaat van de Panne, wordt aan de hand van zowel de terreinkenmerken (voedselaanbod, kwaliteit, toegankelijkheid,...) als de voedingsbehoeften van de dieren, de optimale populatiedichtheid bepaald die een bepaald gebied op een duurzame manier kan dragen.

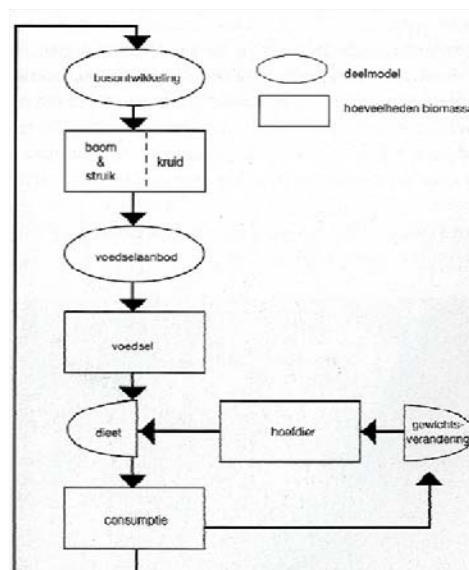
7.2. FORGRA (Forest Grazing)

Bronnen: Jorritsma *et al.*, 1997a; Jorritsma *et al.*, 1997b; Jorritsma *et al.*, 1999. Figuren zijn uit deze publicaties overgenomen.

7.2.1. Inleiding

FORGRA is een model dat ontwikkeld is voor bosontwikkeling onder begrazing op de hogere zandgronden van Nederland.

Het effect van grote herbivoren op de bosontwikkeling komt tot stand door grazen, betreden en bemesten. Vraat aan de verjonging is van doorslaggevend belang: er wordt in het model de meeste aandacht aan gegeven. In de scenario's wordt er in feite vanuit gegaan dat de effecten die grote herbivoren hebben op groeiplaatseigenschappen, zoals de nutriëntenhuishouding van de bodem (zie ook hoofdstuk 5 in dit rapport), ondergeschikt zijn aan de effecten van vraat. De mate waarin verjonging als voedsel dient voor grote herbivoren hangt af van wat er totaal in het bos beschikbaar is als voedsel en de dieetkeuze. Om dit te kunnen berekenen is het bosbegrazingsmodel opgebouwd uit diverse deelmodellen waaronder een module voor het voedselaanbod in de kruidlaag en een module voor de dieetkeuze van verschillende soorten (hier zowel wilde als gedomesticeerde herbivoren: edelhert, ree, rund en paard). De invloed van de veranderende samenstelling van de verjonging op de bosontwikkeling wordt berekend in een module voor de bosontwikkeling. De samenhang tussen de deelmodellen is schematisch weergegeven in Figuur 7.1.



Figuur 7.1. Samenhang tussen de deelmodellen in het bosbegrazingsmodel FORGRA

7.2.1.1. Simulatie van bosdynamiek

Uitgangspunt van het model vormt de gedachte dat bosverjonging plaatsvindt in gaps (gaten of verjongingseenheden) en dat processen binnen zo'n verjongingseenheid verlopen onafhankelijk van ontwikkelingen elders in het bos. Het bos wordt vervolgens opgebouwd uit dergelijke verjongingseenheden in verschillende fasen van ontwikkeling. De afmeting van de kleinste verjongingseenheid komt overeen met de ruimte ingenomen door een volgroeide, dominante boom. Binnen een verjongingseenheid worden individuele bomen onderscheiden, gekenmerkt door soort, diameter (dbh), hoogte, bladhoeveelheid en biomassa. Bomen beïnvloeden elkaar door middel van concurrentie. De dynamiek binnen zo'n verjongingseenheid wordt bepaald door processen op boomniveau (groei en sterfte) en op populatieniveau (verjonging en concurrentie). Deze processen worden beïnvloed door eigenschappen van de boomsoort, de bosstructuur, de bossamenstelling en de groeiplaats. Dergelijke bosontwikkelingsmodellen beschrijven per

verjongingseenheid het aantal individuen per soort, structuurkenmerken per individuele boom (in de vorm van klassenverdelingen) en karakteristieken van de populatie of opstand (diameterverdelingen, grondvlak), over een periode van enkele tientallen tot honderden jaren. De modeluitkomsten worden meestal weergegeven als het gemiddelde van een aantal verjongingseenheden.

7.2.1.2. Mogelijkheden en beperkingen

Het grote voordeel van bosontwikkelingsmodellen boven traditionele groeimodellen (zoals opbrengsttabellen) is dat groei (mede) wordt gerelateerd aan de groeiomstandigheden, waardoor effecten van veranderingen van de groeiplaats, of een veranderend beheer op de bosontwikkeling kunnen worden gesimuleerd. Bosontwikkelingsmodellen zijn, in tegenstelling tot de reeds genoemde opbrengsttabellen, echter niet zonder meer geschikt om als gereedschap voor bosbeheerders te dienen. Het zijn in de eerste plaats onderzoekinstrumenten, die een hulpmiddel vormen bij het maken van afwegingen en het doorrekenen van beleids- en beheeropties.

Het bosbegrazingsmodel FORGRA beschrijft de veranderingen in soortensamenstelling en structuur van een bos in aanwezigheid van grote herbivoren. Het model integreert gedetailleerde kennis van de ecologische interacties tussen bos en herbivoor. Hypothesen over de effecten van begrazing kunnen worden getoetst en kennisleemten kunnen worden opgespoord. Ten opzichte van andere bossuccessiemodellen onderscheidt FORGRA zich door een gedetailleerde beschrijving van de verjonging. Deze mate van detail is nodig om het voedselaanbod in de vorm van verjonging te kunnen simuleren, maar dit introduceert tevens een aantal onzekerheden die samenhangen met de dynamiek van zaailingen. Ondanks deze onzekerheden is het gebruik van modellen in onderzoek dat zich richt op de langetermijneffecten nuttig en wenselijk. Door het model toe te passen in verschillende situaties waarbij herbivoor en dichtheid gevarieerd worden, dus in verschillende scenario's, krijgt men inzicht in de mate waarin deze dieren sturend zijn in de bosontwikkeling. Met dit inzicht is het mogelijk de gevolgen van beheerkeuzen ten aanzien van herbivoren en begrazing in bossen te evalueren.

7.2.2. Opbouw van het model FORGRA

7.2.2.1. Bosontwikkeling

Het hoofddoel van FORGRA is het beschrijven van de veranderingen in samenstelling en structuur van het bos in de tijd. De belangrijkste mechanismen die de loop van de successie sturen zijn concurrentie, facilitatie, opbouw van de zaadvoorraad en vestiging: als een dominante boom sterft verandert de licht-, vocht- en nutriëntenbeschikbaarheid (facilitatie), waardoor de in de bodem aanwezige zaden kunnen gaan kiemen en de aanwezige verjonging zich verder kan ontwikkelen. Soorten die zich in deze fase vestigen, bepalen over een lange periode de successie. De sturende processen in de ontwikkeling zijn regeneratie, groei en mortaliteit. In een deelmodel van FORGRA worden deze populatiedynamische processen geformuleerd op basis van onderliggende fysiologische processen.

In de toestandsbeschrijving van het bos worden bomen individueel gevolgd van zaailing tot aan de dood. De toestand van een individu wordt gekarakteriseerd door de soort, leeftijd, hoogte, diameter en de biomassa van de verschillende organen. Veranderingen in de toestand zijn afhankelijk van een complex van factoren waaronder soort, leeftijd, de hoeveelheid licht en de beschikbaarheid van water en nutriënten. Individuen van een plot concurreren met elkaar om licht en ruimte. De beschikbaarheid van water en nutriënten kan wel beperkend zijn, maar er wordt verondersteld dat deze voor de individuen in een plot gelijk is.

De individuen staan in een ruimtelijke eenheid, een verjongingseenheid, gerangschikt. Een verjongingseenheid, hier verder plot genoemd, heeft een grootte van 400 m². In een simulatie wordt de uitgangssituatie van het bos beschreven door een verzameling plots. De rangschikking van de individuen ten opzichte van elkaar in een plot wordt als ondergeschikt beschouwd, evenals de situering van de plots ten opzichte van elkaar. De verandering in de bossamenstelling kan op verschillende manieren worden gepresenteerd, bijvoorbeeld in de vorm van diagrammen met aantal individuen per soort per hoogteklaas, of door figuren met daarin de verdeling van grondvlak of biomassa over de boomsoorten. De modeluitkomsten worden gegeven als het gemiddelde van de plots en zijn omgerekend naar 1 ha.

Het model rekent met tijdstappen van een maand, waardoor rekening kan worden gehouden met de seizoensdynamiek in het voedselaanbod voor de grote herbivoren. De simulatie begint altijd in de maand januari en stopt eind december. De duur van de simulatie kan van te voren worden ingesteld en kan enkele honderden jaren zijn.

Het model beschrijft in eerste instantie een autogene ontwikkeling, dus zonder de invloed van grote herbivoren, ziekten, stormen, enzovoort. Het is zo ontworpen dat de invloed van begrazing daarin kan worden opgenomen. De invloed van herbivorie op de bosontwikkeling wordt enerzijds bepaald door de mate waarin de verjonging als voedsel dient voor de grote herbivoren, anderzijds door het herstelvermogen van de boomindividueen na vraat. De beschrijving van de zaadvoorraad, groei, ontwikkeling en sterfte van de verjonging is cruciaal voor de evaluatie van de effecten van begrazing.

De belangrijkste factoren die de bosontwikkeling sturen en in het model worden doorgerekend zijn lichtklimaat (absorptiehoeveelheid), regeneratie (zaadvoorraad, verspreiding en de vestiging van zaailingen), groei (biomassa a.d.h.v. lichtconversie-efficiëntie), sterfte (ouderdom; concurrentie voor licht, vocht of nutriënten; ziekten, plagen, storm en branden en vraat door grote herbivoren).

7.2.2.2. Voedselaanbod

De mate waarin jonge bomen door grote herbivoren worden aangevreten, hangt mee af van het aanbod van andere voedselbronnen: bv. bochtige smele en blauwe bosbes zijn belangrijke voedselplanten in het bos op de hogere zandgronden. In het model is een module opgenomen die het aanbod van de kruidlaag beschrijft.

Gedurende de ontwikkeling van een bos zullen soortensamenstelling en productiviteit van de kruidlaag veranderen, bv. bij de overgang van een Grove dennenbos naar een bostype met ruwe berk, zomereik en beuk. Deze laatste soorten zorgen voor een meer gesloten kronendak en minder licht in de kruidlaag, waardoor van een soort als bochtige smele de bedekking afneemt. De dynamiek van het voedselaanbod is van groot belang voor de draagkracht van het terrein en voor de dieetkeuze. Bij het ontbreken van voldoende voedsel in de vorm van kruiden zullen in toenemende mate andere voedselbronnen zoals jonge bomen in het menu worden opgenomen.

7.2.2.3. Dieet

Om in hun voedselbehoeften te voorzien zijn voor een grazer vnl. verteerbaarheid en opnamesnelheid van belang. Beperkingen voor een herbivoor zijn bijvoorbeeld de maaginhoud en de dagelijkse graastijd. Ook het voedselaanbod en de wijze waarop het voedsel ruimtelijk is verdeeld kunnen beperkend zijn. Aangezien grote herbivoren verschillen in hun verteringscapaciteit, is de verteerbare energie-inhoud van elke plantensoort per diersoort verschillend. Om hiermee rekening te houden is in de dieetkeuzemodule voor elke plant-diersoortcombinatie een verteerbaarheidsgetal vastgesteld.

Bij het verzamelen van voedsel krijgt het dier ook te maken met zijn eigen mogelijkheden en beperkingen en met de heterogene verdeling van voedsel in de ruimte. Het sturend mechanisme in de voedselkeuze is het maximaliseren van de snelheid van de verteerbare energieopname (optimal foraging).

De opnamesnelheid van verteerbare energie wordt aangeduid met het DOMIR-getal (digestible organic matter intake rate) uitgedrukt in g droge stof/min. Het DOMIR-getal van een plant geeft aan hoeveel energie een bepaalde diersoort per tijdseenheid binnenkrijgt, wanneer hij slechts die ene plantensoort krijgt voorgeschoteld.

Vanwege de onzekerheid in de berekeningen, zijn de waarden voor DOMIR in klassen ondergebracht.

De indeling in DOMIR-klassen kan worden gebruikt bij het voorspellen van de dieetkeuze. De meest favoriete plantensoorten blijken gemiddeld minder dan 50% uit te maken van het dieet en de dieetkeus kan voor niet meer dan 70% worden verklaard door plantensoorten uit de hoogste DOMIR-klassen.

In de dieetkeuzemodule wordt de verteerbaarheid van het dieet berekend op basis van het verteerbaarheidsgetal van de verschillende voedselplanten (gewogen gemiddelde). Hieruit kan de voedselopname per dag per eenheid dierbiomassa worden geschat. Door vermenigvuldiging van dit getal met het gewicht van het dier wordt de totale voedselopname per tijdseenheid berekend.

Vanuit de totale voedselopname wordt de consumptie per plantensoort berekend. Voor de houtige soort wordt dit omgerekend naar een consumptie per individu. Door selectieve vraat en gewichtsveranderingen kunnen er terugkoppelingen plaatsvinden.

7.2.3. Scenario-analyse

Herbivorie kan leiden tot veranderingen van de samenstelling van de verjonging, zowel in aantallen als in soorten. Deze veranderingen kunnen over een lange periode tot uitdrukking komen in de bossamenstelling, hetgeen zichtbaar wordt in de grondvlakken van de verschillende soorten. Het grondvlak is de som van de doorsnede op borsthoogte van de afzonderlijke bomen. De simulatieresultaten worden gepresenteerd in figuren die het verloop van het grondvlak per soort laat. In het geval een boomsoort dominant is en de individuen van deze soort gedurende de beschouwde tijd niet in verval geraken, zal het bosbeeld nauwelijks veranderen en zal het grondvlak dus een stabiel beeld laten zien. Als er gaten in de opstand komen, krijgen de jonge individuen een kans en dan kunnen verschillen in de samenstelling van de verjonging tot uitdrukking komen in het bosbeeld. Bij de analyse van de effecten van herbivorie op de bosontwikkeling is daarom niet alleen gekeken naar de effecten op de grondvlakverdelingen, maar ook naar de veranderingen van de samenstelling van de verjonging.

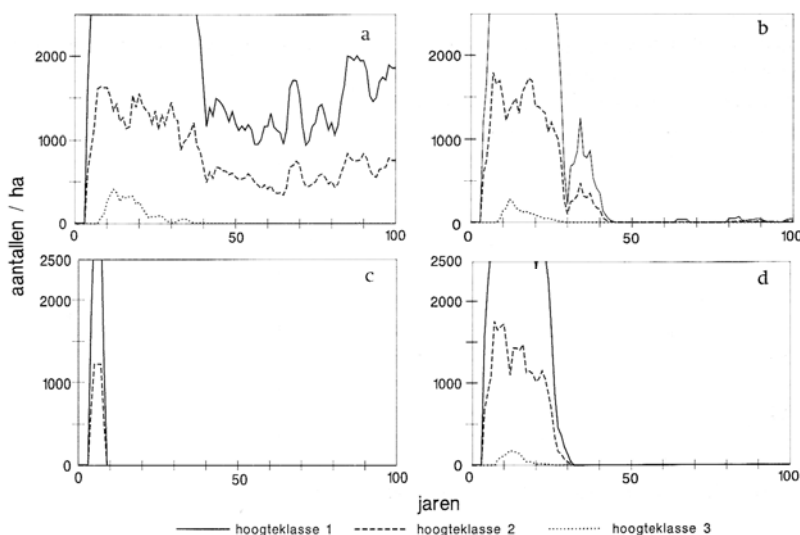
Scenarioberekeningen worden uitgevoerd voor een periode van 100 jaar waarbij de graasdruk constant is gehouden, ongeacht het eventuele voedseltekort dat in de loop van de simulatie ontstond. Er wordt dus verondersteld dat de dieren in die situatie ergens anders hun tekorten aan voedsel konden aanvullen (bv. bijvoeding). Dit betekent echter ook dat bij voedseltekorten al het in het bos aanwezige voedsel op is en dieren in natuurlijke omstandigheden wellicht zouden wegtrekken.

7.2.3.1. Voorbeeld 1: zaailingen in zomereikenbos op stuifzand

Wilde lijsterbes is de belangrijkste soort in de struiklaag. De kruidlaag bestaat voor ongeveer 40% uit blauwe bosbes en voor 20% uit bochtige smelev. De belangrijkste voedselbronnen zijn wilde lijsterbes, zomereik, eikels en blauwe bosbes. Het geringe aanbod van bochtige smelev betekent vooral voor de runderen een minder optimaal dieet.

Zonder grote herbivoren is er gedurende de hele simulatieperiode verjonging van eik. Andere soorten verjongen zich niet of nauwelijks, omdat ze in de moederopstand niet (meer) aanwezig zijn. De voorverjonging van eik komt gedurende de simulatie niet verder tot ontwikkeling, maar zal een kans krijgen als er gaten in de oude opstand komen, door sterfte van ouder wordende zomereiken.

Met grote herbivoren verandert het bosbeeld niet, maar er is echter wel een duidelijke invloed op de verjonging (Fig. 7.2).

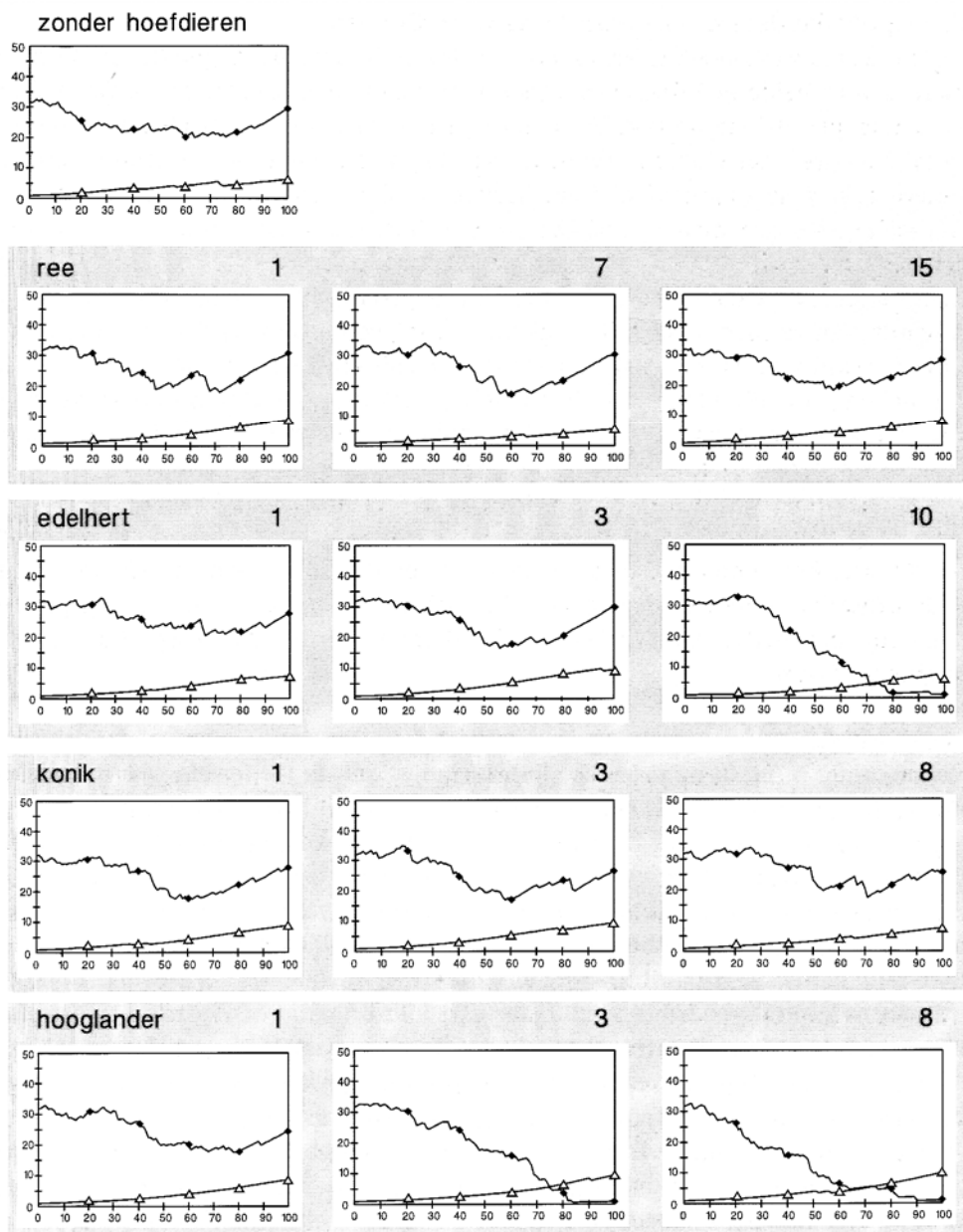


Figuur 7.2: Aantalsverloop van zaailingen van zomereik per hoogteklasse in een zomereikenbos op stuifzand bij verschillende graasdrukken. a: zonder hoefdieren, b: 7 reeën; c: 3 edelherten; d: 1 konik; hoogteklasse 1: 1,0-1,5m; 2: 1,5-2m; 2,0-2,5m.

7.2.3.2. Voorbeeld 2: grondvlakverdeling in een Beukenbos op rijkere zandgronden

Het in de simulaties gebruikte beukenbos is bij aanvang een goed gesloten Wintereiken-Beukenbos met beuken, variërend in leeftijd van 100 tot 160 jaar en met ongeveer 10% wintereiken van 160 jaar. Het beukenbos heeft een slecht ontwikkelde struik- en kruidlaag. Blauwe bosbes en bochtige smeie zijn de belangrijkste kruiden in de vraatzone en hebben samen een bedekking van slechts 7%. Dit beukenbos levert voor hoefdieren in ieder geval een kwantitatief beperkt voedselaanbod.

Zonder grazers (Fig. 7.3) zal het bos in 100 jaar een Wintereiken-Beukenbos blijven, waarin het aandeel wintereik in de loop van de tijd iets toeneemt. In de simulatie sterven een aantal oude beuken en worden vervangen door jonge exemplaren. De verjonging bestaat voornamelijk uit wintereik, met beuk op de tweede plaats. Andere soorten komen in de verjonging nagenoeg niet voor.



Figuur 7.3: Verloop van de verdeling van grondvlakken (m^2 per ha) het Beukenbos op rijkere zandgronden over een periode van 100 jaar bij verschillende graasdrukken. De getallen 1, 3, 7, 8 of 15 zijn de aantallen per 100 ha. Een zwart ruitje geeft het verloop aan van beuk; een wit driehoekje dat van wintereik.

Reeën hebben geen invloed op het bosbeeld (Fig. 7.3): de verdeling van het grondvlak verandert niet. Er is wel een invloed op de samenstelling van de verjonging. In het voorjaar vormen eikenzaailingen een belangrijke voedselbron; in de wintermaanden zijn dat eikels. Dit resulteert in een reductie van het aandeel wintereik in de verjonging. Bij een dichtheid van 1 ree per 100 ha blijft de soort wel steeds in de verjonging aanwezig, maar bij de hogere dichtheden van 7 en 15 reeën per 100 ha verdwijnt wintereik reeds binnen 50 jaar. Het lijkt erop dat beuk profiteert van het wegvallen van wintereik, althans als de dichtheid van het ree niet te hoog is. Bij de hoogste dichtheid van het ree is voedsel dermate beperkend dat zaailingen van alle soorten, niet veel verder komen dan het eerste jaar.

De invloed van edelhert is groter in vergelijking met die van het ree. Bij een dichtheid van 10 edelherten per 100 ha komt de bosinstandhouding in gevaar. In deze situatie wordt van meet af aan alles wat maar enigszins eetbaar is, geconsumeerd. In dit bostype is te weinig voedsel aanwezig voor een populatie van 10 edelherten per 100 ha. Bochtige smelevorm is een goede voedselbron voor edelhert. Het aanbod is echter beperkt en de consumptie zo groot dat deze kruidlaagsoort na een jaar al verdwijnt. De druk op de andere voedselplanten wordt daardoor groter en wel zodanig dat alle zaailingen en zaden van zowel eik als beuk worden opgegeten.

Blauwe bosbes is de enige soort die onder de boomlaag aanwezig blijft. Het ontbreken van verjonging gedurende de hele simulatieperiode hypothekeert de instandhouding van het bos op de langere termijn. De bij aanvang aanwezige beuken takelen een voor een af en de ruimte die daardoor ontstaat, kan niet worden ingenomen door jongere beuken. Bij een dichtheid van 3 edelherten per 100 ha is de druk op de beukenverjonging in de eerste jaren beperkt, zodat er nog genoeg verjonging overblijft om de ontstane gaten op te vullen. Pas in de tweede helft van de simulatieperiode gaat de verjonging ontbreken. We kunnen concluderen dat de instandhouding van het bos geen gevaar loopt over een periode van 100 jaar. De invloed van 1 edelhert per 100 ha is niet groot. Bij deze dichtheid is de consumptie van bochtige smelevorm dermate laag dat de soort niet verdwijnt. Bochtige smelevorm kan net als blauwe bosbes een belangrijke voedselbron blijven. Wintereik loopt op den duur het gevaar niet meer in de verjonging voor te komen. Het aandeel beuk wordt kleiner in vergelijking tot de onbegraasde situatie, maar de soort blijft wel aanwezig.

Voor de konik is beuk een minder interessante voedselsoort in vergelijking tot het edelhert. Vanuit dit gegeven is het te verklaren dat het bosbeeld in aanwezigheid van de konik niet wordt beïnvloed. Bij de verschillende dichtheden van de konik is de druk op de beukenverjonging aanvankelijk zo laag dat er genoeg overblijft om de een latere fase ontstane gaten weer op te vullen en de verdeling van het grondvlak in de tijd niet verandert. Er is overigens wel een duidelijke invloed op de verjonging. Bij alle dichtheden van de konik verdwijnt de wintereik vrij snel en uiteindelijk ook de verjonging van beuk. Alleen bij de laagste dichtheid van 1 konik per 100 ha blijft er nog enige beukenverjonging over.

De instandhouding van het beukenbos komt ook in gevaar indien runderen aanwezig zijn. De eerder beschreven ontwikkeling van het bos in aanwezigheid van edelherten geldt ook voor situaties met meer dan 1 rund per 100 ha. De hoeveelheid voedsel, nog los van de kwaliteit ervan, is voor runderen zo gering dat alles wordt geconsumeerd. Dit betekent dat bij de hogere dichtheden de druk op zaden en zaailingen van wintereik en beuk zo groot is dat er geen verjonging overblijft of kan ontstaan. Bij een dichtheid van 1 rund per 100 ha is in de eerste 50 jaar nog wel wat verjonging mogelijk en blijkbaar genoeg om de in de fase daarna ontstane gaten in het kronendak op te kunnen vullen. In deze situatie is dan ook op een termijn van 100 jaar de bosinstandhouding niet in gevaar.

Samenvattend kan worden geconcludeerd dat het voor de instandhouding van dit type bos van belang is dat er een gevarieerde leeftijdsopbouw van individuen bestaat, zodat ontstane gaten steeds kunnen worden opgevuld. In scenario's met rund en een dichtheid van 10 edelherten per 100 ha kan de verjonging zich onvoldoende ontwikkelen en komt de instandhouding van het bos binnen 100 jaar in gevaar. In de andere scenario's treedt dit waarschijnlijk later op.

7.2.4. Conclusies

FORGRA beschrijft de bosontwikkeling zonder begrazing in een aantal bostypes conform de te verwachten bosontwikkeling op basis van de Potentieel Natuurlijke Vegetatie. Het model lijkt onderscheid te maken tussen de soorten en de soorten lijken ten opzichte van elkaar op een juiste manier gekarakteriseerd. FORGRA geeft inzicht in de omvang van het effect van begrazing door ree, edelhert, konik en Schotse Hooglander op de bosontwikkeling in verschillende bostypes op de hogere zandgronden (Tabel 7.1)

Tabel 7.1: Samenvattend overzicht van de mate van effect van 100 jaar begrazing op de ontwikkeling van verschillende bostypen op hoger zandgronden.

- bos verdwijnt binnen 100 jaar
- bos blijft bos, maar de verjonging verdwijnt na kortere of langere periode
- △ bos blijft bos, maar soortensamenstelling van de verjonging verandert naar overwegend pioniersoorten
- bos blijft bos, soortensamenstelling van de verjonging verandert niet, aantallen verjonging lager
- bos blijft bos, geen invloed op de verjonging

Hoefdiersoort	REE			EDELHERT			PAARD			RUND		
aantal per 100 ha	1	7	15	1	3	10	1	3	8	1	3	8
<i>Berken-Zomereikenbos op stuifzand</i>												
grove den	△	△	△	△	△	●●	●●	●●	●●	●●	●●	●●
zomereik	○○	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>Wintereiken-Beukenbos op holtpodzol</i>												
grove den (zonder varen)	○○	●	●	●	●	●	○	●	●	●	●	●
grove den (adelaarsvaren)	△	●	●	○○	●	●	○○	●	●	●	●	●
zomereik	○○	○	○	○	△	●	●	●	●	●	●	●
beuk	○○	○	○	○	●	●●	○	○	○	●●	●●	●●
gemengd bos	○	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●

De belangrijkste conclusie die getrokken kan worden uit de scenario-analyse is dat ook een lage graasdruk een belangrijke invloed heeft op de bosverjonging. Lage dichtheden van hoefdieren kunnen daardoor de ontwikkeling van het bos in een richting sturen die anders is vergeleken met een situatie waar hoefdieren zijn uitgesloten. Dit geeft aan dat er in bossen waar reeën en edelherten voorkomen er zelfs bij lage aantallen sprake is van een invloed van hoefdieren op de bosontwikkeling. Vooral de aanwezigheid van ander voedsel is van groot belang om de druk op verjonging te verkleinen.

Bij de beoordeling van de modelresultaten werd er uitgegaan van constante dichtheden met jaarrondbegrazing. Ook bij onvoldoende voedselaanbod, waarbij verwacht mag worden dat de dieren in de veldsituatie zouden doodgaan, is er toch voor gekozen om met een vaste, opgelegde dichtheid te blijven rekenen. De invloed van fluctuerende dichtheden op de bosontwikkeling is zeker een onderwerp van nadere studie, FORGRA kan dit in principe ook bestuderen.

Het model blijkt tamelijk gevoelig voor de beschrijving van de beginsituatie; dit betekent dat de representativiteit van de beginsituatie van belang is, en dat al naar gelang rekening gehouden wordt met lokale situaties, de resultaten kunnen verschillen. Enerzijds bemoeilijkt dit het trekken van algemene conclusies, anderzijds betekent dit dat het model in concrete situaties rekening kan houden met speciale omstandigheden.

7.3. PATUMOD

Bronnen: Gillet *et al.*, 2002. Figuren zijn gemaakt naar deze publicatie.

7.3.1. Inleiding: dynamisch modelleren van bosweidesystemen

Bosweidesystemen kunnen beschreven worden aan de hand van 7 biologische toestandsvariabelen (nl. bomen, struiken, grasland onder bomen, ruigtes, voedselrijke graslanden, voedselarme graslanden en vee), die onderling gelinkt zijn door een netwerk van dynamische interacties en gecontroleerd worden door menselijke activiteiten en hoogteligging. PATUMOD is een ruimtelijk impliciet model dat ontworpen is om de vegetatiedynamiek te simuleren in sylvo-pastorale systemen op het gemeenschapsniveau. Het model streeft naar een evenwichtssituatie.

Computersimulaties tonen aan dat de toestandsvariabelen evolueren naar een vaste waarde (one-point attractor), onafhankelijk van hun initiële waarde, maar sterk afhankelijk van het aantal dieren. Op een gegeven hoogte, komt elke graasdruk overeen met een stabiel evenwicht dat gekenmerkt wordt door een relatieve bedekking van elke vegetatiecomponent. Als de initiële waarden van de variabelen ver verwijderd zijn van deze "attractor", zal er een lange periode nodig zijn om tot het evenwicht te komen. Enkel op lage hoogte kunnen bepaalde drempelwaarden er voor zorgen dat het systeem evolueert in twee richtingen (schaars bebost of dicht bebost) die elkaar uitsluiten.

PATUMOD is een ecosysteem-model: het gebruikt geïntegreerde metingen van de structuur en het functioneren van levensgemeenschappen. Het is een ruimtelijk impliciet model: het houdt geen rekening met ruimtelijke heterogeniteit binnen het systeem. Het modelleert veranderingen in de vegetatie van sylvo-pastorale systemen door holistische entiteiten en mechanische processen op het gemeenschapsniveau te combineren.

7.3.1.1. Vegetatie van bosweidesystemen

Bosweidesystemen evolueren naar climax-bosvegetaties (secundaire progressieve successie) als de pastorale activiteiten stoppen; ze evolueren naar minder complexe grasland-ecosystemen als de graasdruk te hoog wordt (secundaire regressieve successie) en de regeneratie van bomen onmogelijk wordt.

De analyse van de vegetatie gebeurde op drie niveau's: (1) *synusiae* (elementaire gemeenschappen van planten die concurreren in dezelfde vegetatielaag in eenzelfde omgeving); (2) *phytocoenosen* (complexe gemeenschappen van kruiden-, struiken- en bomensynusiae); (3) *landschappen*: het geheel van verschillende phytocoenosen binnen een bepaalde beheerseenheid.

7.3.1.2. Phytocoenosen

PATUMOD modelleert de organisatie van phytocoenoses en simuleert hun ontwikkeling. Vier hoofdtypes werden onderscheiden op basis van structuurcriteria (Tabel 7.2).

Tabel 7.2 : hoofdtypes phytocoenosen, gebruikt door PATUMOD

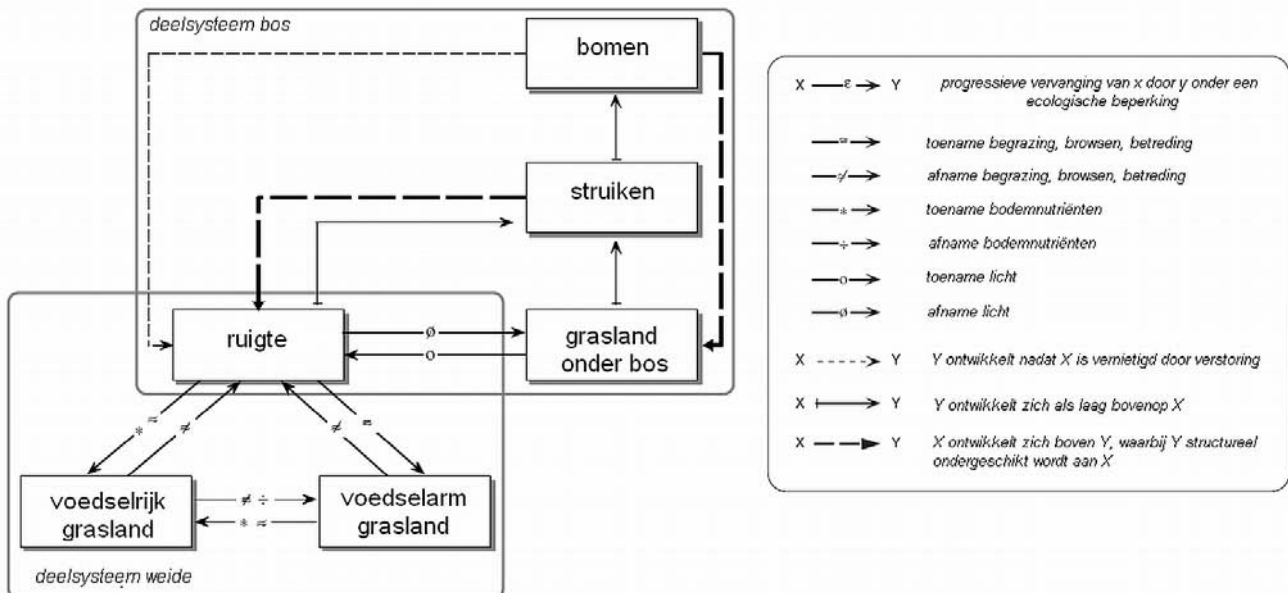
	weiden zonder bos	schaars beboste weiden	dicht beboste weiden	begraasd/onbegraasd bos
code	1000	2000	3000	4000
bomen/struiken	< 1%	1 - 20 %	20 - 50/70 %	> 50/70 %
patroon	grasland	ijl	gegroepeerd	bos
voedselproductie	hoog	hoog	laag	laag
diversiteit	laag	hoog	hoog	laag

Het model wordt afgeleid van een initieel kwalitatieve benadering, die bestaande kennis en hypothesen samenvat.

Phytocoenosen van bosweidesystemen kunnen beschouwd worden als concrete systemen, die samengesteld zijn uit synusiae of componenten, die aan elkaar gelinkt zijn door een netwerk van ruimtelijke en tijdelijke relaties. De structuur van dit netwerk en omgevingsfactoren worden

verondersteld het dynamische karakter van het systeem te veroorzaken (behoud of evolutie naar een meer stabiele compositie of weerstandsvermogen t.o.v. veranderingen in de omgeving en verstoringen).

De verschillende relaties tussen de componenten van het systeem worden weergegeven in Fig. 7.4. Hierin worden de relaties weergegeven door pijlen tussen de componenten die de structuur en de organisatie van de phytocoenose beschrijven. Deze relaties kunnen transformaties zijn, maar ook conditionerende of bepalende invloeden van de ene component op de andere. Sommige van deze relaties komen direct of indirect overeen met dynamische processen (veranderingen in de tijd).



Figuur 7.4: Kwalitatief model van een bosweide phytocoenose

Uiteindelijk kunnen op basis van dergelijke modellen verschillende phytocoenosen met elkaar vergeleken worden a.d.h.v. hun structurele en functionele kenmerken, maar onafhankelijk van hun diversiteit of taxonomische componenten.

Ruigte is de meest heterogene component, gekarakteriseerd door hoge grassen en kruiden hoger dan 30 cm, een zeer lage graasdruk, hoge soortenrijkdom en een variabele productie;
 Grasland onder bos is geconditioneerd door het bovenliggende bos, de hoogte is meestal lager dan 30 cm, soortenrijkdom en productie zijn laag;
 Voedselarme graslanden zijn sterk beïnvloed door matige of hoge graasdruk, maar ze zijn weinig of niet bemest. De hoogte is lager dan 20 cm, de productie is laag, de soortenrijkdom is hoog;
 Matig voedselrijke tot voedselrijke graslanden worden beïnvloed door een hoge graasdruk en de aanwezigheid van voldoende nutriënten. De hoogte is lager dan 20 cm, soortenrijkdom is variabel en productie is hoog.

Binnen het bosweidesysteem kunnen twee deelsystemen onderscheiden worden: het weidesysteem en het bossysteem. Wanneer de graasdruk te hoog of te laag is gaat het ene deelsysteem belangrijker worden dan het andere. In een evenwichtig bosweidesysteem echter komen beide deelsystemen in een stabiele co-existentie voor. De tijdelijke en ruimtelijk relaties tussen de componenten binnen een deelsysteem zijn over het algemeen sterker dan tussen de deelsystemen. De ruigtecomponent vormt de verbinding tussen de twee deelsystemen. In het deelsysteem weide zijn begrazing en bemesting de belangrijkste invloeden, waardoor voedselarme en voedselrijke graslanden en ruigtes ontstaan. In het deelsysteem bos is bosvorming via ruigtes en struiken bepalend.

7.3.2. Doelen en verwacht “gedrag” van het model

7.3.2.1. Doelen

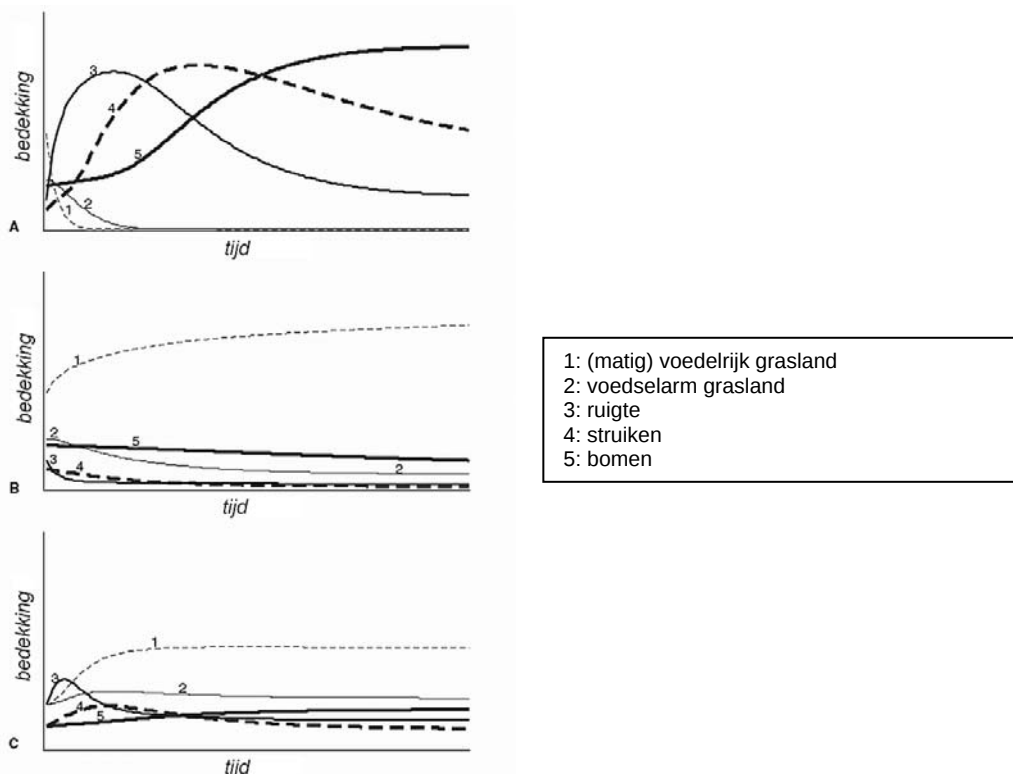
Het model simuleert en voorspelt de evolutie van de vegetatie van een bosweide phytocoenose onder de invloed van hoogteligging en graasdruk. Deze phytocoenose ligt binnen een elementaire beheerseenheid (= min. oppervlakte waarbinnen een kudde herbivoren vrij kan grazen). Deze elementaire beheerseenheid kan integrale begrazing inhouden, maar ook begrazing binnen een raster met een rotatiebeheer.

Er kunnen twee structurele niveaus onderscheiden worden: lokale variabelen hebben betrekking op de phytocoenose; globale variabelen hebben betrekking op de beheerseenheid (landschapsschaal). In eerste instantie evalueert het model een aantal hypothesen inzake successie. In tweede instantie moet het model ook accurate voorspellingen kunnen maken van de dynamische trends in de vegetatie startende van een bepaalde uitgangssituatie en onder de invloed van constante of veranderende bepalende invloeden. Deze laatste doelstelling betreft dus de inpasbaarheid van het model in grasbeheer en beheer van bosweidesystemen.

7.3.2.2. Referentie patronen voor het gedrag

Een referentie patroon voor het gedrag is een grafiek met variabelen die, over de tijd, op de beste manier de fenomenen beschrijft die we proberen te begrijpen. Drie typische gedragspatronen zijn hiervoor nodig (Fig. 7.5):

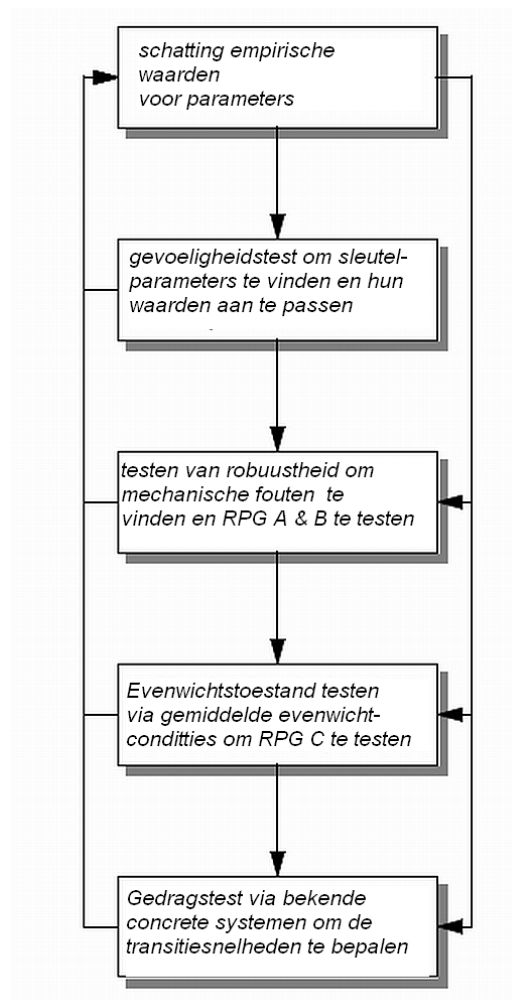
- (1) Wanneer de graasdruk = nul, moet er een snelle overgang ontstaan naar een stabiel climaxbos. De duur is enkel afhankelijk van begincondities en hoogteligging. Het scenario is een klassieke successiereeks van grasland naar bos.
- (2) Wanneer de graasdruk hoog is (= draagkrachtcapaciteit), veranderen eerste de korte voedselarme graslanden in voedselrijke, dan verminderen de struiken en tenslotte verdwijnen de bomen omdat ze niet meer kunnen regenereren.
- (3) Wanneer de omgevingsfactoren constant zijn en de co-existentie van beide deelsystemen toelaten, neigt ook de vegetatiesamenstelling naar een evenwicht.



Figuur 7.5: Drie referentiepatronen voor het gedrag, gebruikt om een kwantitatief dynamisch model te bouwen en te kalibreren. A: graasdruk = 0; B: graasdruk = draagkracht; C: graasdruk dicht bij evenwicht.

7.3.3. Opbouw van het model

Omdat er geen precieze data bestaan zoals tijdsseries uit experimenten om de sleutelparameters uit de vergelijkingen te schatten, gebeurt kalibratie via een recursieve trial en error methode (zie Fig. 7.6).



Figuur 7.6. Het optimaliseringsproces om het model te kalibreren. RPG = Referentiepatroon voor het gedrag.

Voor de voorlaatste stap, het schatten van de evenwichtstoestand, worden de evenwichtstoestanden van bekende systemen als initiële condities in het model gebracht: zo kan een realistisch beeld verkregen worden van RPG C.

Na kalibratie werden verschillende analyses gedaan:

- steady-state analyse: door simulaties de condities van de evenwichtstoestand testen (variërende graasdrukken, productie, hoogte)
- gevoeligheidsanalyse: getest via variërende globale graasdruk
- stabiliteitsanalyse: het testen van de veerkracht van het systeem door verstoringen te simuleren (bv. de plotse reductie van de bedekkingsgraad van de bomen). Er werd nagegaan of er teruggekeerd werd naar het evenwicht, of er een nieuw evenwicht ontstond en of er een periodiek of chaotisch patroon ontstond
- scenario-analyse: hierin wordt het model onderworpen aan verschillende beheersscenario's (bv. met het kappen van struweel of bomen met variërende intensiteit en periode, veranderende graasdruk).

Het model is opgebouwd uit:

1. Vier sectoren: bomen, struiken, kruiden, vee
2. Zeven toestandsvariabelen: bomen, struiken, grasland onder bomen, ruigtes, voedselrijke graslanden, voedselarme graslanden en graasdruk
3. vele flow-variabelen tussen de toestandsvariabelen (met vergelijkingen)
4. constanten, parameters & hulpvariabelen (bv. initiele bedekkingen, productieniveau van bepaalde types)
5. bronnen en "sinks" (bv. houtoogst)
6. connectors: logische links tussen de componenten

De belangrijkste constanten zijn:

1. Graasdruk (uitgedrukt als # dierdagen per ha per jaar)
2. Voedselwaarde van een patch (gebaseerd op productiviteit, verteerbaarheid en aantrekkelijkheid van graslandsoorten) samengevat in één index. Globale voedselwaarden worden berekend uit een vegetatiekaart.
3. uit de voedselwaarde wordt de voedselproductie berekend, die de maximale graasdruk of draagkracht bepaalt (gebaseerd op assumptie dat één GVE 18 kg/dag eet).
4. gebruiksintensiteit: verhouding graasdruk/draagkracht.

Variabelen die afhankelijk zijn van veranderingen in de vegetatie zijn lokale graasdruk, lokale voedselwaarde, lokale draagkracht en lokale gebruiksintensiteit.

7.3.4. Werking

In de uitgangssituatie is de lokale graasdruk gelijk aan de globale graasdruk vermenigvuldigd met de verhouding tussen de lokale voedselwaarden/globale voedselwaarde. Deze relatie is het gevolg van de hypothese dat herbivoren hun activiteiten zullen concentreren in de phytocoenosen met de hoogste voedselwaarde. Deze voedselwaarde zal op zijn beurt afhankelijk zijn van de veranderende proporties van de aanwezige vegetatiecomponenten.

Twee belangrijke arbitraire eenheden worden toegevoegd om resp. het effect van graasdruk en hoogteligging in te brengen. Vooral graasdruk speelt een sleutelrol in het model omdat het een hulpvariabele is die afhangt van de lokale graasdruk en alle vegetatiecomponenten beïnvloedt.

Per tijdseenheid (run) van het model wordt de lokale voedselwaarde bepaald van de grazige vegetatiecomponenten. Veranderingen hierin veranderen de draagkracht én de gebruiksintensiteit, die op hun beurt de graasdruk veranderen, waardoor opnieuw de samenstelling van de kruidlaag wordt beïnvloed. Dit is het belangrijkste feedbackmechanisme in het model.

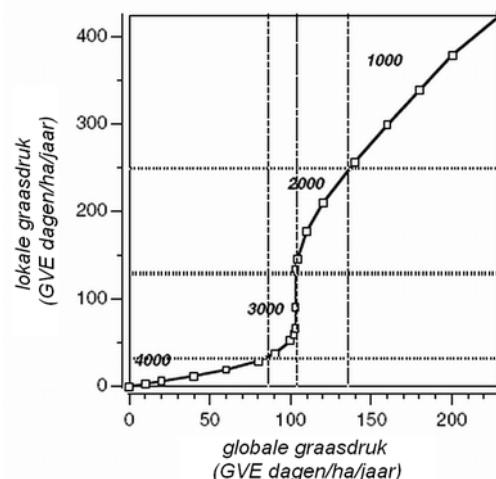
Twee van de grazige vegetatiecomponenten beïnvloeden (positief) de ontwikkeling van struiken: ruigtes en grasland onder bos. Graasdruk en bedekking van bomen werken hier negatief op. Regeneratie van bomen hangt af van de ontwikkeling van struiken. Negatieve feedbackmechanismen zorgen ervoor dat deze invloeden nul worden op het ogenblik dat de bedekking van bomen en struiken 100% wordt.

Per stap wordt ook een biodiversiteitsindex berekend die afhangt van de relatieve bedekkingen van de compartimenten (dit is geen index die de reële biodiversiteit bepaalt, maar een index die uitgaat van de assumptie dat variatie een hogere biodiversiteit weerspiegelt).

7.3.5. Enkele resultaten van het model

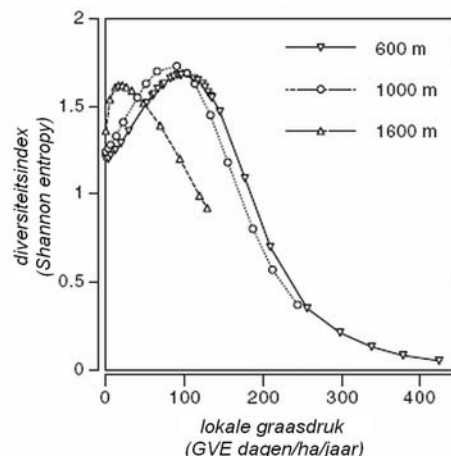
7.3.5.1. Evenwichtsituaties

Sites met een lagere hoogteligging kunnen een hogere graasdruk aan om gelijkaardige types phytocoenosen te laten ontwikkelen. Hier geven we het voorbeeld van ontwikkelingen op 600m hoogte (gelijkaardige runs werden uitgevoerd voor 1000 en 1600 m hoogte). Belangrijk zijn de verhouding tussen de lokale graasdruk (voor een bepaalde phytocoenose) en de graasdruk op landschapsniveau (opmerking: in de Vlaamse context zullen beide graasdrukken vaak dezelfde zijn), de verhouding tussen de graasdruk en de gebruiksintensiteit en de verhouding tussen de graasdruk en de bedekkingsgraad van bomen en struiken. Deze verhoudingen worden weergegeven in Fig. 7.7 en geven inzicht in de cruciale overgangen tussen de 4 phytocoenose-hoofdtypes.



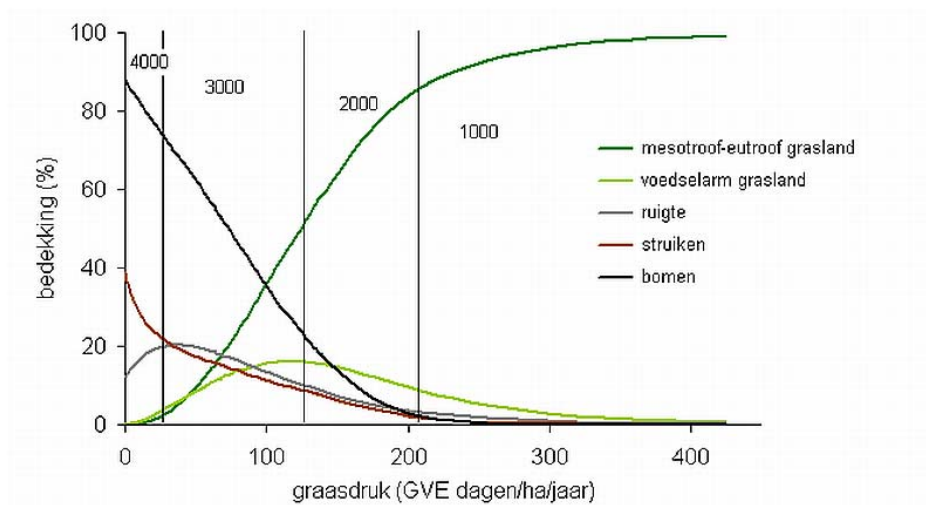
Figuur 7.7: Evenwichtswaarden van de lokale graasdruk in een bepaalde phytocoenose voor verschillende waarden van de globale graasdruk op 600 m hoogte (voor het Vlaamse laagland zijn deze waarden wellicht nog iets hoger). 1000 = weiden zonder bos; 2000 = schaars beboste weiden; 3000 = dicht beboste weiden; 4000 = begraasd/onbegraasd bos.

In het voorbeeld op 600 m hoogte kunnen de typisch bosweiden (schaars beboste weiden en dicht beboste weiden) enkel voortbestaan als de globale graasdruk tussen 90 en 130 GVE dagen/ha/jaar ligt (Fig. 7.7). Rond de 100 GVE dagen/ha/jaar kan het systeem van de ene evenwichtssituatie naar de andere overgaan door kleine verschillen in de globale graasdruk: enerzijds naar een systeem met een boombedekking rond de 20 %; anderzijds naar een systeem met een boombedekking rond de 55%. Afhankelijk van de uitgangssituatie of verstoringen die een invloed hebben op de boombedekking (< 40% of > 40%) zal het systeem (op lange termijn) evolueren naar één van de twee evenwichtssystemen. Op de grens van beiden ligt een onstabiel systeem dat echter de grootste waarde voor de diversiteitsindex vertoont (Fig 7.8).



Figuur 7.8: evenwichtswaarden van de diversiteitsindex voor verschillende waarden van de lokale graasdruk.

Fig. 7.9 toont hoe de verschillende componenten binnen een phytocoenose veranderen onder toenemende graasdruk. De hoogste diversiteit wordt waargenomen bij een graasdruk rond de 100 GVE dagen/ha/jaar. De draagkracht van het systeem ligt op ± 424 GVE dagen/ha/jaar.



Figuur 7.9. Relatieve waarden voor de bedekking van de componenten van een phytocoenose in evenwichtstoestand bij variërende graasdrukken. 1000 = weiden zonder bos; 2000 = schaars beboste weiden; 3000 = dicht beboste weiden; 4000 = begraasd/onbegraasd bos.

7.3.5.2. Scenario analyses

Vanuit verschillende uitgangssituaties kan berekend worden op welke manier de verhoudingen in de componenten zullen veranderen. Actieve ingrepen zoals verhoging van de graasdruk of het kappen van struweel kunnen ingebracht worden en op hun korte en lange termijn effecten geanalyseerd worden. Voor een specifieke phytocoenose kan er voorspeld worden hoe (ingrepen) en wanneer er zich een gewenste evenwichtssituatie kan ontwikkelen. Daarom is het model geschikt om in te zetten voor natuurbeheer en duurzame sylvo-pastorale activiteiten.

7.3.5.3. Ecologische hypothesen

Over het algemeen wordt aangenomen dat lange termijnvoorspellingen van ecologische modellen niet kunnen gevalideerd worden. Toch tonen de resultaten aan dat gemaakte assumpties kunnen leiden tot realistische outputs. Bv. de grens tussen schaars en dicht beboste bosweiden werd op empirische gronden op 20% boombedekking gelegd. Modelsimulaties tonen nu aan dat deze grens precies samenvalt met een dynamische drempelwaarde, die gekenmerkt wordt door een hoge gevoeligheid voor kleine veranderingen in de graasdruk. Tussen 30 en 50% boombedekking heeft een dicht beboste bosweide geen stabiel evenwicht. Verder kon ook aangetoond worden dat de hoogste diversiteit werd bereikt in deze onstabiele situaties.

7.3.6. Evaluatie

Het model houdt geen rekening met ruimtelijke heterogeniteit binnen een phytocoenose (microtopografie, verschillen in bodemeigenschappen, vochthuishouding, vegetatiepatroon). Ruimtelijke heterogeniteit kan de connectiviteit tussen verschillende componenten limiteren en zo ook de mogelijkheden voor tijdelijke transformaties. Verder kunnen ook bv. hellinggraad, selectief gedrag van herbivoren en associatieve smakelijkheid de vegetatiedynamiek beïnvloeden. De componenten in het model zijn een serieuze vereenvoudiging van de werkelijkheid. Een verbetering zou zijn om te werken met functionele plantengroepen, sleutelsoorten en populaties i.p.v. de hier gebruikte synusiae.

Externe invloeden worden verondersteld constant te zijn, waardoor ook de draagkracht van het systeem en de globale graasintensiteit (op landschapniveau) verondersteld worden constant te zijn. Ook dit is een tekortkoming die vnl. realistische lange termijnvoorspellingen bemoeilijkt.

Door het belang van de hoogteligging in PATUMOD is het model slechts deels toepasbaar in Vlaanderen. Beter: deze arbitraire eenheid kan uit het model worden weggelaten of vervangen door een meer zinvolle (bv. bodemklasse, vochthuishouding, voor zover hiervoor relevante kennis voorhanden is met betrekking tot de snelheid van successie).

Het model gaat uit van een globale graasdruk op landschapsschaal en een variërende lokale graasdruk die afhankelijk is van het phytocoenose-type. In Vlaanderen zullen beiden vaak identiek zijn doordat de meeste begraasde gebieden te klein zijn en kunnen gekarakteriseerd worden door één type. Enkel het gebruik van de lokale graasdruk is voldoende (vereenvoudiging van het model).

Het bouwen van een analoog model, gebaseerd op dezelfde hypothesen en assumpties, maar met aangepaste (Vlaamse situatie) constanten en parameters zou zeer zinvol zijn.

7.4. Draagkrachtmodel

Bronnen: Ebrahimi (2007)

7.4.1. Inleiding en opzet

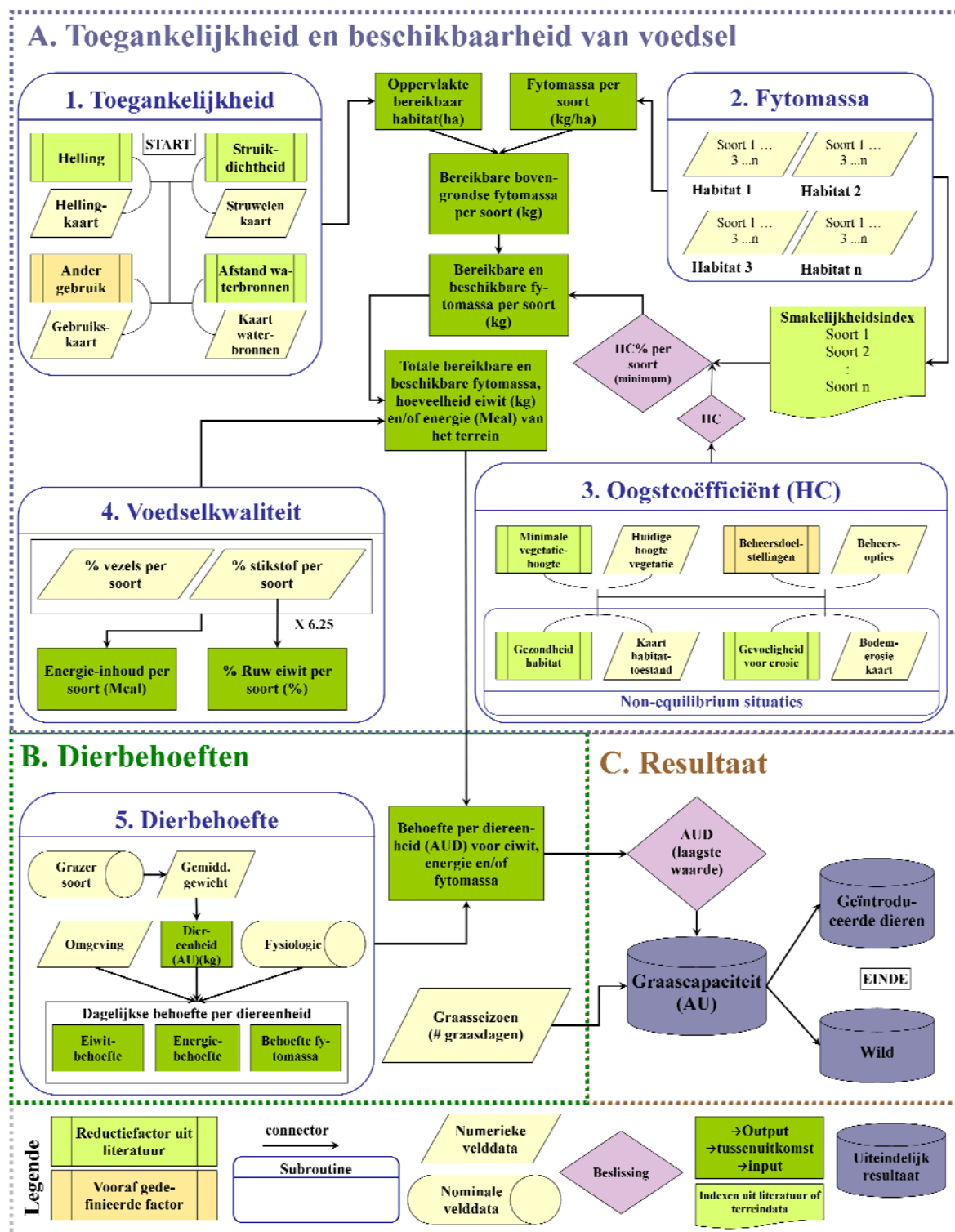
In het Vlaamse natuurbeheer worden verscheidene soorten en rassen grote, grazende landbouwdieren gebruikt om voor structuurdiversiteit in halfnatuurlijke landschappen te zorgen en op die manier de biodiversiteit te verhogen. Extensieve begrazing met verscheidene rassen van runderen, paarden, schapen, geiten en ezels wordt gebruikt in de meest uiteenlopende natuurgebieden. Het gebruik van verschillende grazersoorten en –rassen, onderling verschillend in morfologie (bijv. robuustheid), fysiologie (bijv. herkauwers versus niet-herkauwers), voedingsbehoeften (bijv. nood aan eiwit, energie, fyto-massa en water) en habitatselectie, zorgt ervoor dat niet alle soorten (of rassen, of leeftijdsklassen) grazers even geschikt zijn om de beheersdoelstellingen te behalen. Anderzijds zorgt de variatie in biologische (bijv. plantensamenstelling), fysische (bijv. hoeveelheid beschikbare biomassa of percentage moeilijk doordringbare struwelen) en chemische kenmerken (bijv. voedselkwaliteit) op het terrein ervoor dat niet alle terreinen in gelijke mate geschikt zijn voor begrazing. Voor de beheerder is het daarom van groot belang om per terrein de juiste diersoort te kiezen. Bovendien is ook het aantal geïntroduceerde dieren van belang voor het welslagen van het beheer: zowel overbegrazing als “onderbegrazing” kunnen namelijk desastreuze gevolgen hebben voor de biodiversiteit. Vanuit voorgaande overwegingen is de nood aan een gebiedsspecifieke bepaling van de “graascapaciteit” (grazing capacity) ontstaan.

Grazing capacity kan als “het gemiddeld (of optimaal) aantal landbouwdieren (of wild) dat er op een bepaald terrein gehouden kan worden in overeenstemming met de beheersdoelstellingen voor dat terrein” omschreven worden (SRM, 1998). De term grazing capacity verwijst m.a.w. naar de optimale populatiedichtheid die een bepaald gebied op een duurzame manier kan dragen (Holechek et al., 2004), en leent zich – hoewel de term eigenlijk in het landbouwmilieu ontstaan is – perfect voor gebruik in het natuurbeheer.

Hoewel er uiteenlopende methodes en modellen bestaan om de graascapaciteit van terreinen te bepalen, nemen slechts weinig methodes zowel de terreinkenmerken (voedselaanbod, kwaliteit, toegankelijkheid,...) als de voedingsbehoeften van de dieren in aanmerking. Bovendien zijn de meeste methodes gebaseerd op trial-and-error (Vallentine, 2006) en zijn ze eerder gericht op landbouw of op een specifiek ecosysteem.

7.4.2. Opbouw

In het draagkrachtmodel ontwikkeld door Ebrahimi (2007) worden zowel terreinkenmerken als dierbehoeften opgenomen. Fig. 7.10. vat de opbouw van het model samen, terwijl de berekeningsmethodes van de verschillende tussenstappen uitgelegd worden in Tabel 7.3.



Figuur 7.10. Opbouw van het draagkrachtmodel waarin zowel terreinkenmerken als dierbehoefte vervat zitten (naar Ebrahimi (2007)).

Tabel 7.3. Berekeningswijze voor de oppervlakte van het toegankelijk gebied, fytomassa, smakelijkheidindex, oogstcoëfficiënt, voedselkwaliteit en graascapaciteit.

Factor	Formule	
Toegankelijk gebied	$Aa_j = (Ha_j - NGlu_j) * RCsh_j * RCsl_j * RCwd_j$	(1)
Fytomassa	$FY_{ij} = \frac{\sum_{p=1}^n FYq_{ij}}{n}$	(2)
Smakelijkheidindex	$D_i = \frac{P_i - A_i}{(P_i + A_i) - (2 * P_i * A_i)}$	(3)
Oogstcoëfficiënt	$HC_j = HCg_j * RCsth_j * RCh_j * RCse_j * RCmo_j$	(4)
Voedselkwaliteit	$FQp_i = \frac{\sum_{p=1}^n FQpq_i}{n}$	(5)
Berekening van de graascapaciteit:		
- Bereikbare fytomassa (per soort en habitat)	$FYa_{ij} = Aa_j * FY_{ij}$	(6)
- Bereikbare en beschikbare fytomassa (per soort en habitat)	$FYa \& a_{ij} = \min(P_i \& HC_j) * FYa_{ij}$	(7)
- Totale hoeveelheid bereikbare en beschikbare voedingsstoffen (gebied)	$TotFQp = \sum (FYa \& a_{ij} * FQp_i)$	(8)
- Totale hoeveelheid bereikbare en beschikbare fytomassa	$TotFB = \sum FYa \& a_{ij}$	(9)
Graascapaciteit:		
- Gebaseerd op fytomassa	$GC_{FB} = \frac{TotFB}{FBR * GS}$	(10)
- Gebaseerd op voedingsstoffen	$GC_{FQp} = \frac{TotFQp}{FQpR * GS}$	(11)
Variabelen: Aa_j = totale bereikbare oppervlakte in habitat <i>j</i> (ha); A_i = relatieve bedekking met soort <i>i</i> (%); D_i = dieetvoorkeur voor soort <i>i</i>; GC_{FB} = graascapaciteit gebaseerd op fytomassa (AU); GC_{FQp} = graascapaciteit gebaseerd op voedselkwaliteitsparameter <i>p</i> (AU); GS = graasseizoen (dag); Ha_j = oppervlakte van habitat <i>j</i> (ha); HC_i = oogstcoëfficiënt voor habitat <i>j</i> (%); HCg_j = oogstcoëfficiënt voor een gezond habitat <i>j</i> (%); FBR = fytomassabehoeft van de grazer (kg AU⁻¹ dag⁻¹); FQp_i = gemiddelde voedselkwaliteit voor parameter <i>p</i> (afzonderlijk voor eiwitgehalte, energie-inhoud,...) van soort <i>i</i> (% DM of Mcal kg⁻¹); FQpq_i = voedselkwaliteit voor parameter <i>p</i> (eiwit, energie,...) van soort <i>i</i> in plot <i>q</i> (% DM of Mcal kg⁻¹); FQpR = voedingsbehoefte van een diereenheid voor voedselkwaliteitsparameter <i>p</i> (kg AU⁻¹ dag⁻¹ of Mcal AU⁻¹ dag⁻¹); FYa & a_{ij} = totale hoeveelheid bereikbare en beschikbare fytomassa voor soort <i>i</i> in habitat <i>j</i> (kg); FYa_{ij} = totale hoeveelheid bereikbare fytomassa voor soort <i>i</i> in habitat <i>j</i> (kg); FY_{ij} = gemiddelde hoeveelheid fytomassa van soort <i>i</i> in habitat <i>j</i> (kg ha⁻¹); FYq_{ij} = hoeveelheid fytomassa van soort <i>i</i> in kwadraat <i>q</i> in habitat <i>j</i> (kg ha⁻¹); n = totaal aantal kwadraten waarin soort <i>i</i> voorkomt; NGlu_j = oppervlakte ander landgebruik in habitat <i>j</i> (ha); P_i = aantal happen genomen van soort <i>i</i> ten opzichte van het totaal aantal soorten (%); PI_i = smakelijkheidindex voor soort <i>i</i> (%); RCh_i, RCmo_i, RCse_i, RCsh_i, RCsl_i, RCsth_i en RCwd_i = reductiecoëfficiënten voor respectievelijk de gezondheid van habitat <i>j</i>, beheersdoelstellingen, bodemerosie, struikdichtheid, helling, maaiveld en afstand tot waterbronnen (%); TotFB = totale hoeveelheid bereikbare en beschikbare fytomassa in het gebied (kg); TotFQp = totale hoeveelheid bereikbare en beschikbare voedingsstoffen (eiwitten, energie,...) in het gebied (kg of Mcal).		

7.4.2.1. Toegankelijkheid van het voedsel

Sommige delen van het graasgebied kunnen moeilijk of niet toegankelijk zijn voor grote grazers doordat er natuurlijke begrenzingsen zoals steile hellingen, veraf gelegen waterbronnen (Holechek, 1988), moeilijk doordringbare struwelen en andere beperkingen voorkomen. Gezien het negeren van deze beperkende factoren leidt tot een overschatting van de graascapaciteit, wordt in dit draagkrachtmodel voor elk habitat de oppervlakte aan toegankelijk gebied berekend (Tabel 7.3, formule 1). Reductiefactoren voor struikdichtheid, hellingen en afstanden tot waterbronnen worden bepaald aan de hand van klassen (Tabellen 7.4, 7.5 en 7.6). Een verdere reductie van het

toegankelijk gebied kan gemaakt worden indien er in het terrein kwetsbare of afgeschermd stukken land voorkomen.

Tabel 7.4. Onderscheiden klassen voor struikdichtheid en de daarmee overeenstemmende reductiefactoren (FAO, 1991). Een geschiktheid van bijv. 20 %, betekent dat er 20 % van de totale hoeveelheid biomassa beschikbaar mag gesteld worden voor begrazing.

Struikdichtheid (%)	Geschiktheid voor begrazing (%)	Reductiefactor (%)
0-2	100	0
2-20	89	11
20-40	70	30
40-60	50	50
>60	20	80

Tabel 7.5. Reductiefactoren voor variërende hellingsklassen (voor runderen, Holechek et al. 2004).

Helling (%)	Reductiefactor (%)
0-10	0
11-30	30
31-60	60
>60	100

Tabel 7.6. Voedselbereikbaarheid in relatie tot de afstand tot waterbronnen (Holechek et al., 2004).

Afstand tot waterbronnen (km)	Reductiefactor (%)
0-1.6	0
1.6-3.2	50
>3.2	100

7.4.2.2. Fytomassa

De hoeveelheid bovengrondse fytomassa is ongetwijfeld één van de meest bepalende factoren in de berekening van de draagkracht van een systeem (Stoddart, 1960). Desalniettemin is de hoeveelheid fytomassa sterk afhankelijk van de variatie in onder meer klimaat, grondwatertafel en bodemcondities tussen de opeenvolgende seizoenen en zelfs jaren. Daarom is het cruciaal om de bovengrondse biomassa goed in te schatten en rekening te houden met deze temporele variatie. De bovengrondse biomassa kan zowel door vegetatiebemonsteringen als met meer moderne technieken, zoals remote sensing, geschat worden (Tabel 7.3, formule 2).

7.4.2.3. Smakelijkheid of dieetkeuze

Niet elke plantensoort draagt op een gelijke manier bij tot het dieet van een herbivoor. Daarom moeten bij de berekening van de graascapaciteit enkel de plantensoorten die een wezenlijk deel uitmaken van het dieet in rekening gebracht worden. Het voorspellen van de dieetvoorkeur van een herbivoor is echter moeilijk doordat er variatie is tussen diersoorten, en zelfs individuen onderling, naargelang de maturiteit van planten, de locatie, het weer en de plantbeschikbaarheid (Cosyns et al., 2001; Lamoot et al., 2005b; Lamoot et al. 2005c; Lamoot et al., 2005a). In dit model is een index voor de smakelijkheid van planten ingebouwd waarmee plantensoorten gerangschikt worden naargelang hun relatieve smakelijkheid. De eetbaarheid van een plant wordt bepaald door biochemische (nutriënteninhoud, gifstoffen,...) en fysische factoren (ruwheid, harigheid, doornen,...cf. Laca et al., 2001; Provenza, 1996; Vallentine, 1990). Meer specifiek is de smakelijkheid evenredig gecorreleerd aan de eiwitinhoud en de verteerbaarheid en omgekeerd evenredig aan de vezelinhoud (Lambert et al., 1989; Malechek & Leinweber, 1972). Een andere manier om de dieetvoorkeur van de dieren te bepalen is via rechtstreekse observaties waarbij het dieet van de dieren wordt genoteerd. Aangezien de dieetvoorkeur van herbivoren echter sterk afhankelijk is van de relatieve abundantie van smakelijke soorten, wordt de

dieetvoorkeur afgeleid van de selectie-index van Jacobs (1974) (Tabel 7.3., formule 3). De waarden van deze index variëren van -1 tot +1; waarbij negatieve waarden een afkeer en positieve waarden een voorkeur weergeven. De onderscheiden klassen in smakelijkheid voor de verschillende methodes worden weergegeven in Tabel 7.7.

Tabel 7.7. Smakelijkheidsklassen van plantenmateriaal gebaseerd op fysische kenmerken (harigheid, doornen, ruwheid...), relatieve kwaliteit (ruw eiwit, energie-inhoud), secundaire bestanddelen (bijv. lignine) en dieetvoorkeur.

Niveau smakelijkheid	Fysische beperkingen	Voedselkwaliteit	Secundaire bestanddelen	Dieetvoorkeur	Index smakelijkheid
Bijzonder smakelijk	Geen tot weinig	Erg hoog	Geen tot weinig	1.00 to 0.61	1.00
Smakelijk	Weinig	Hoog	Weinig	0.60 to 0.21	0.75
Matig smakelijk	Matig	Gematigd	Matig	0.20 to -0.19	0.50
Onsmakelijk	Veel	Laag	Veel	-0.20 to -0.59	0.25
Bijzonder onsmakelijk	Erg veel	Erg laag	Erg veel	-0.60 to -1.00	0.00

7.4.2.4. Oogstcoëfficiënt

Omdat er steeds een deel van de bovengrondse biomassa behouden moet overblijven om hergroei mogelijk te maken en bodemerosie tegen te gaan, is er een oogstcoëfficiënt ingebouwd in het model. Deze coëfficiënt geeft weer welk deel er van de 'oogst' aan de geïntroduceerde herbivoren mag toegewezen worden. Het overige deel wordt voorbehouden voor consumptie door andere dieren (wild, knaagdieren, insecten,...), vertrapping door grote grazers, hergroei van plantenmateriaal en bescherming tegen bodemerosie.

Algemeen wordt ervan uitgegaan dat 50% van de jaarlijkse productie door grazers verwijderd mag worden in gezonde ecosystemen (Dietz, 1989; Lamman, 1994). In dit draagkrachtmodel wordt er in geval van minder ideale situaties gecorrigeerd naargelang de gezondheid van de habitat, de gevoeligheid voor erosie, de gewenste hoogte van het maaiveld en de genomen beheerskeuzes (Tabel 7.3; formule 4).

7.4.2.5. Voedselkwaliteit

Om de waarde van voedselbronnen voor herbivoren degelijk in te kunnen schatten is het nodig om de voedingswaarde van de vegetatie te kennen (González-Hernández & Silva-Pando, 1999). Maar net zoals bij de bepaling van de bovengrondse fytoomassa is er een sterke spatio-temporele variatie in voedingswaarden, gestuurd door habitattypen, fenologie en plantensoort (Beck & Peek, 2005; van der Graaf et al., 2006).

De concentratie van ruw eiwit, energie of mineralen wordt algemeen aanvaard als goede indicator voor de voedselkwaliteit (o.a. Baars, 2002; FAO, 1991...). In dit draagkrachtmodel worden de concentraties aan ruw eiwit en (verteerbare) energie gebruikt (Tabel 7.3, formule 5), maar dit sluit niet uit dat dezelfde methode kan gebruikt worden wanneer blijkt dat andere voedselkwaliteitsparameters (zoals vezelconcentratie, koolwaterstoffen, vitamines,...) een betere weergave van de werkelijkheid geven.

7.4.2.6. Voedselbehoeften van de grazers

De draagkracht van een terrein wordt uiteindelijk uitgedrukt in aantal diereenheden. Om een diereenheid te definiëren wordt het gemiddeld gewicht per individu genomen. Op basis van dit gemiddelde gewicht wordt er nagegaan wat de dagelijkse behoefte is van één diereenheid voor nutriënten (eiwitten, energie, mineralen,...) en/of voor fytomassa. Hierbij wordt zoveel mogelijk rekening gehouden met de kenmerken van het dier (bijv. soort, ras, geslacht en leeftijd), de fysiologische toestand (bijv. onderhoud, zwangerschap of lactatie) en de omgevingsvariabelen (bijv. gemiddeld afgelegde afstand, topografie van het gebied, omgevingstemperatuur en windsnelheid). Voor de meeste landbouwdieren (voor runderen, schapen, paarden en geiten in het bijzonder) gebruikt in het natuurbeheer zijn de voedingsbehoeften uitgebreid beschreven in landbouwliteratuur (zie oa. NRC, 1981a; NRC, 1981b; NRC, 1985; NRC, 1989; NRC, 2000a; NRC, 2000b; NRC, 2001).

7.4.2.7. Berekening van de graascapaciteit

Nadat het voor herbivoren toegankelijk gebied, de aanwezige fytomassa, de oogstcoëfficiënt, de voedselkwaliteit van de vegetatie en de voedselbehoefte van de dieren bepaald zijn, wordt de graascapaciteit hieruit afgeleid door middel van formules 6 t.e.m. 11 (Tabel 7.3).

De graascapaciteit kan berekend worden door enkel de aanwezige fytomassa te gebruiken of door ook de nutriënteninhoud van de vegetatie erbij te betrekken. Gezien het eindresultaat sterk afhankelijk is van de gebruikte voedselparameter (kwantiteit of kwaliteit), is het van belang om ofwel de meest limiterende parameter te kiezen, ofwel dezelfde oefening voor meerdere parameters uit te voeren. Welke parameter het meest limiterend is, is zowel afhankelijk van de samenstelling van het terrein (= ecosysteemtipes die er voor komen) als van de grazer soort op dat terrein (een herkauwer kan bijv. voedsel van lagere kwaliteit verwerken dan een niet-herkauwer).

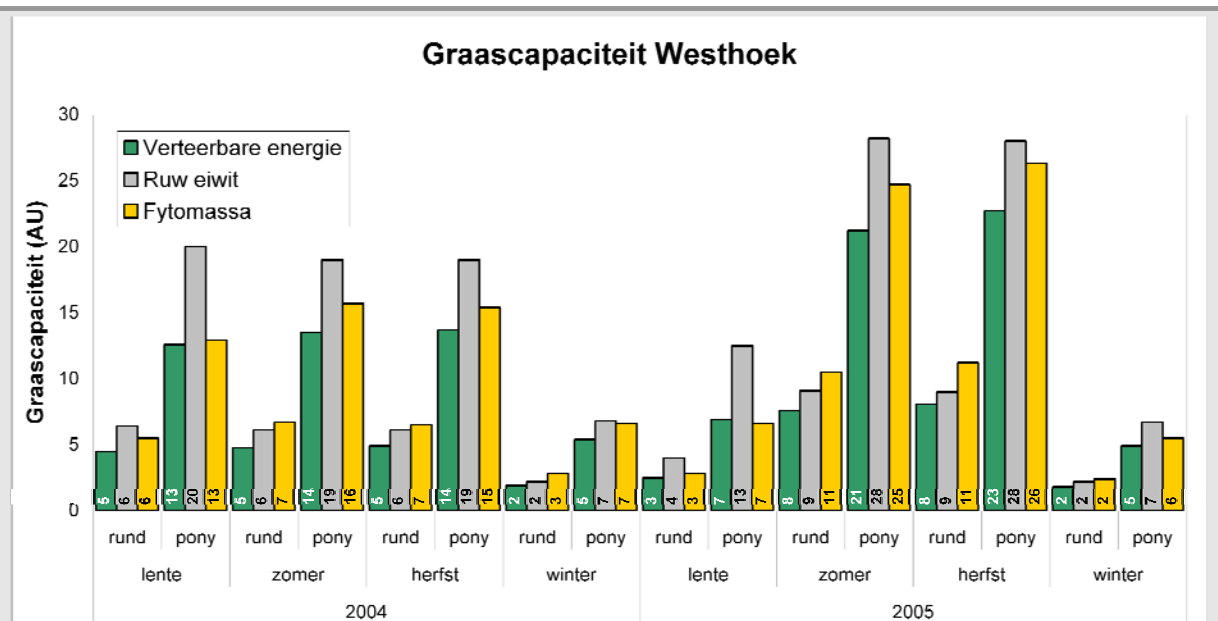
Indien er in een gebied veel grootwild voorkomt, kan er een opsplitsing gemaakt worden tussen voedsel dat voor wild en voor geïntroduceerde dieren voorbehouden wordt. Op die manier wordt overbegrazing uitgesloten.

7.4.3. Applicatie

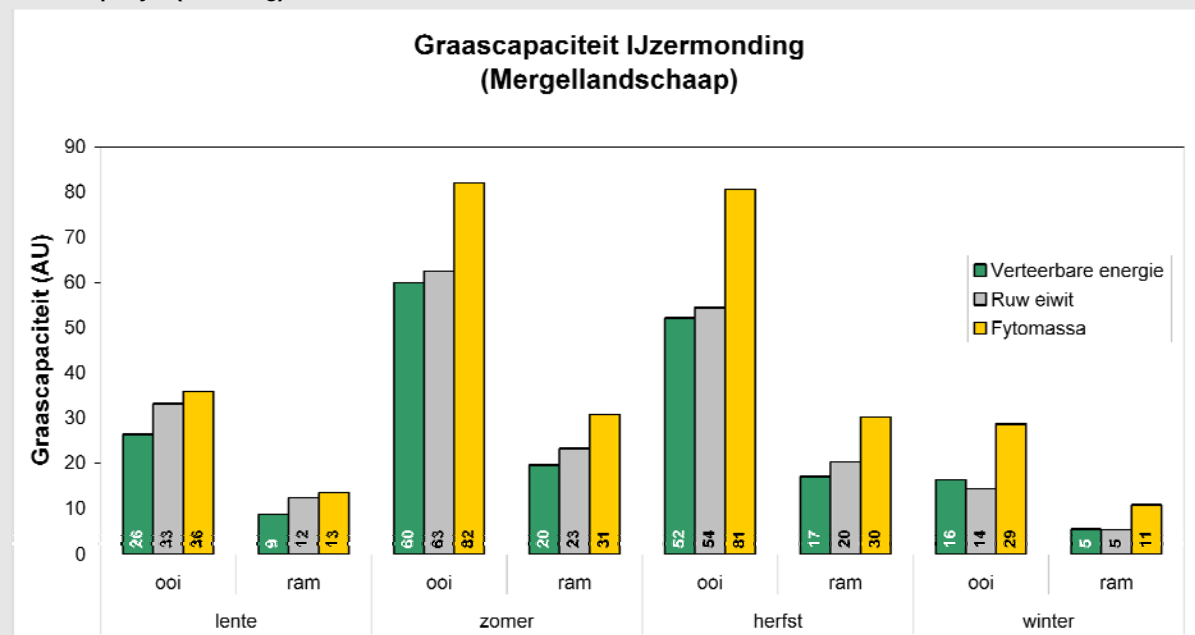
Het draagkrachtmodel is ontwikkeld in het Vlaamse kustduinreservaat 'De Westhoek' en is reeds uitgetest in een compleet verschillend kustreservaat 'De IJzermording' (zie kader voor een samenvatting van de resultaten hiervan). Telkens werd de kudde grazers geobserveerd om de dieet- en habitatvoorkeur te bepalen. De belangrijkste habitats werden op (twee)maandelijke basis bemonsterd om de fytomassa en de voedselkwaliteit (via 'near infrared spectrometry' = NIRS) ervan te bepalen. De toegankelijkheid van het terrein werd op basis van luchtfoto's in ArcGIS™ berekend. De graascapaciteit werd berekend voor verschillende voedselparameters (verteerbare energie, ruw eiwit en fytomassa) in elk seizoen.

Intermezzo: Graascapaciteit in het Westhoek- en IJzermordingreservaat

Omschrijving	Westhoek Ruimtelijk heterogeen kustduinreservaat met embryonale duinen, mobiele duinen, gefixeerde duinen, duingraslanden, mosduinen en aangeplante bosjes.	IJzermording Kustreservaat met een estuarium en kustduinen: slikken, schorren, kalkrijke duinen, strand en talrijke overgangsecotonen.
Oppervlakte	60 ha	46 ha
Graasbeheer	Shetland pony's (13) en Schotse Hooglanders (4)	Mergellandschapen (12 à 30)



Figuur A: Graascapaciteit van het Westhoekreservaat in 2004 en 2005 voor Schotse Hooglandrunderen (481 ± 21 kg) en Shetland pony's (205 ± 8 kg).



Figuur B: Graascapaciteit van het IJzermondingreservaat in de periode 2005-2007 voor Mergellandschapen (ooi = ± 55 kg en ram = ± 75 kg).

Uit deze resultaten komt het dynamisch karakter van de graascapaciteit naar voor: er zijn zowel duidelijke verschillen tussen de seizoenen onderling (met minimumwaarden in de winter) als tussen 2 opeenvolgende jaren (Fig. A). Er zijn ook duidelijke verschillen tussen grazersoorten (bijv. tussen runderen en pony's, Fig. A) en geslacht (bijv. tussen ooi en ram, Fig. B). Afhankelijk van de gekozen voedselparameter is er een verschillende uitkomst: in de meeste gevallen blijkt de verteerbare energie de meest limiterende factor te zijn (Fig. A en Fig. B).

Verder blijkt uit deze resultaten ook dat de graascapaciteit op een realistische manier berekend wordt. In het IJzermondingreservaat bijvoorbeeld, zouden er volgens het model heel wat meer dieren kunnen grazen. Dit komt overeen met de bevindingen in het terrein dat de schapen er in bepaalde habitats niet in slagen om de vergrassing tegen te gaan.

7.4.4. Gevoeligheid van het model

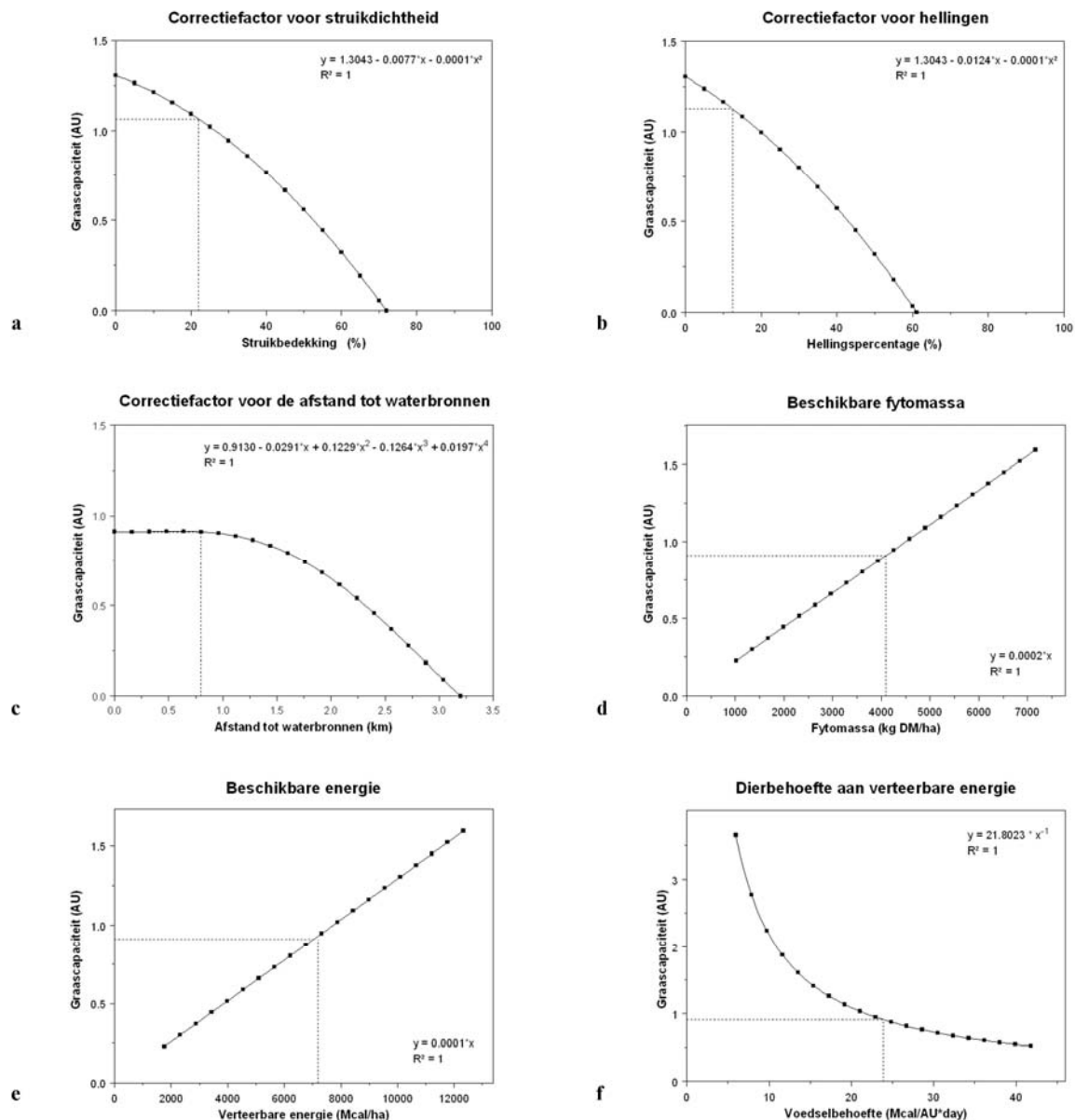
Om de impact van elke parameter op het eindresultaat te bepalen is er een sensitiviteitsanalyse uitgevoerd. Parameters gebaseerd op categorische gegevens (struikdichtheid, helling, afstand tot waterbronnen en smakelijkheidindex) zijn vooraf omgezet naar continue waarden door elke reductiefactor uit te zetten tegen het overeenstemmende klassengemiddelde en hier de best passende functie uit af te leiden. Vervolgens is de impact van elke parameter getest door de referentiewaarde van die ene parameter te veranderen terwijl alle andere parameterwaarden constant gehouden werden.

De impact van reductiefactoren voor struikdichtheid, helling, afstand tot waterbronnen, smakelijkheid en oogstcoëfficiënt zijn bestudeerd binnen het grootst mogelijke interval (0-100%), terwijl de impact van de overige factoren (fytomassa, ruw eiwitgehalte, energie-inhoud en voedselbehoefte) steeds onderzocht is voor een deviatie van 75% van de referentiewaarden (zie Tabel 7.8 voor het simulatieprotocol). Om de sensitiviteitsanalyse min of meer overzichtelijk te houden is hier gewerkt met veldgegevens uit 1 habitat in 1 seizoen (ruig graslandhabitat uit de Westhoek in herfst 2005) en wordt er slechts 1 grazersoort in rekening gebracht (Schotse Hooglander). De correlatie tussen de uitkomst van het model (graascapaciteit) en elke inputparameter is tenslotte getest met een Pearson r correlatietest in Statistica 8.

De correctiefactoren voor habitattoegankelijkheid vertonen een negatief polynome relatie met de graascapaciteit (Tabel 7.8., simulatieserie 1 en figuur 7.11.a-c). Een stijging van zowel de struikdichtheid als de helling leidt tot een afname van de graascapaciteit, terwijl bij een toename van de afstand tot waterbronnen de graascapaciteit in eerste instantie onveranderd blijft tot er op 1.5 km een breekpunt bereikt wordt. De vegetatiekenmerken fytoomassa en voedselkwaliteit vertonen een positief lineaire relatie met graascapaciteit (Tabel 7.8., simulatieserie 2 en Fig. 11.2.d-e), terwijl de relatie tussen voedselbehoefte van het dier en graascapaciteit gekenmerkt wordt door een negatieve machtsfunctie (Tabel 7.8., simulatieserie 5 en Fig. 7.11.f).

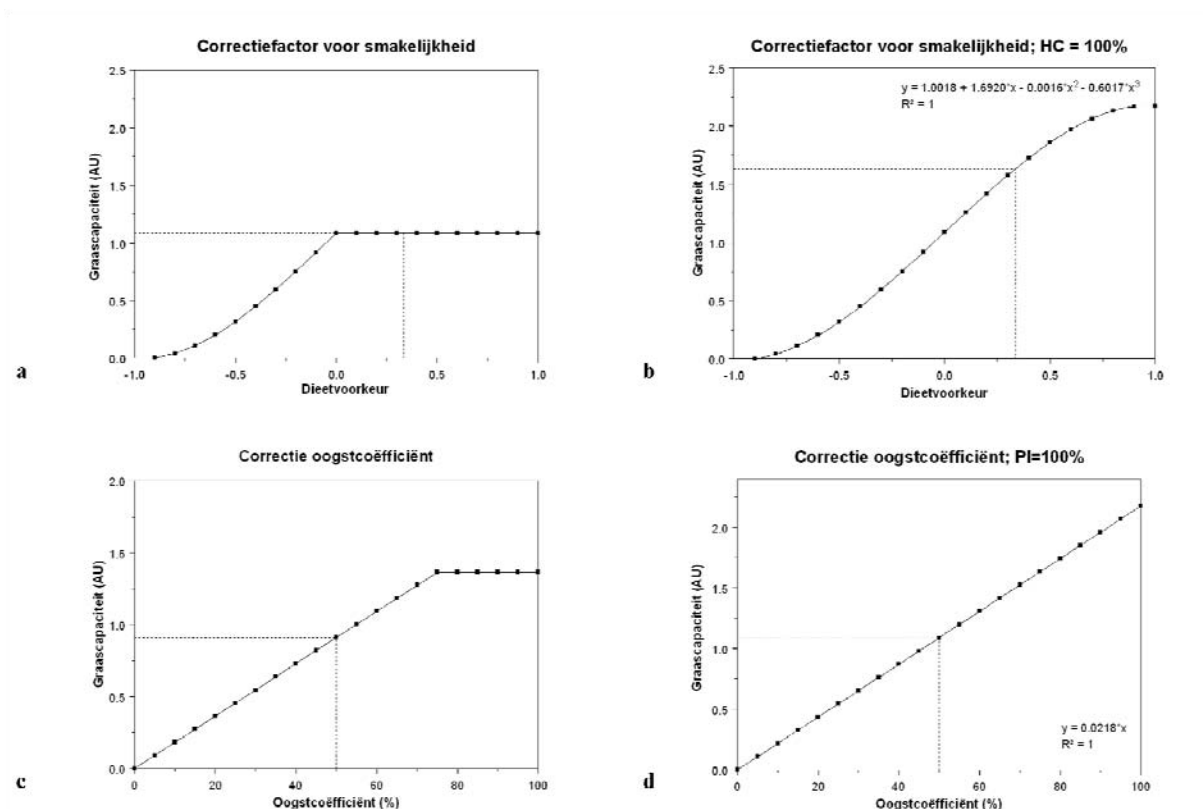
Tabel 7.8. Simulatieprotocol gebruikt in de sensitiviteitsanalyse. Referentiewaarden zijn verzameld in ruig grasland in het Westhoekreservaat (herfst 2005). Waarden met 1 of 2 als superscript verwijzen respectievelijk naar de referentiewaarden voor *Calamagrostis epigejos* en *Senecio jacobea*, wat de meest voorkomende plantensoorten zijn in ruig grasland.

Serie	Subroutine	Parameter	Interval	Referentie waarde	Dimensie	Veronderstelling	Resultaat
1	Toegankelijkheid	Struikdichtheid	0-80	22.0	%	Andere parameters constant	Figuur 7.11a
		Helling	0-70	12.44	%	Andere parameters constant	Figuur 7.11b
		Afstand tot waterbronnen	0-3.5	0.80	km	Andere parameters constant	Figuur 7.11c
2	Fytomassa (FY)	Gemiddelde FY per soort	1024-7166	4095 ¹ ; 828 ²	kg DM * ha ⁻¹	Andere parameters constant	Figuur 7.11d
	Voedselkwaliteit	Gemiddelde kwaliteit per soort	0.43-3.01	1.72 ¹ ; 1.66 ²	Mcal * kg DM ⁻¹	Andere parameters constant	Figuur 7.11e
3	Smakelijkheid (PI)	PI per soort	0-100	0.75 ¹ ; 0.00 ²	%	Andere parameters constant	Figuur 7.12a
4	Oogstcoëfficiënt (HC)	HC per habitat	0-100	50	%	Andere parameters constant	Figuur 7.12c
	Smakelijkheid (PI)	PI per soort	0-100	0.75 ¹ ; 0.00 ²	%	HC=100%; andere parameters constant	Figuur 7.12b
	Oogstcoëfficiënt (HC)	HC per habitat	0-100	50	%	PI=100%; andere parameters constant	Figuur 7.12d
	Smakelijkheid en oogstcoëfficiënt	-PI per soort -HC per habitat	0-100 0-100	0.75 ¹ ; 0.00 ² 50	% %	Variatie HC en PI; alle andere parameters constant	Figuur 7.13.
5	Voedselbehoefte	Behoeft voor verteerbare energie	5.97-41.79	23.88	Mcal * AU ⁻¹ * dag ⁻¹	Andere parameters constant	Figuur 7.11f

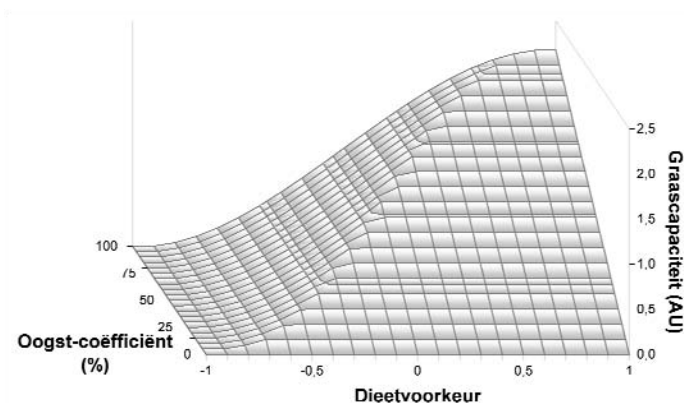


Figuur 7.11a-f. Output van het draagkrachtmodel met oplopende waarden voor respectievelijk struikdichtheid, helling, afstand tot waterbronnen, fytoomassa, energie-inhoud van de vegetatie en voedingsbehoefte van de grazer. De graascapaciteit is berekend aan de hand van de hoeveelheid verteerbare energie in de habitat. De bijhorende regressievergelijkingen en R^2 waarden staan in elke grafiek vermeld. Loodlijnen duiden de referentiewaarden aan.

De impact van de smakelijkheidindex en de oogstcoëfficiënt op de uitkomst van het model is minder eenvoudig te verklaren. In het berekeningsproces wordt immers gekozen voor de laagste waarde van beide factoren (Tabel 7.3., vergelijking 7). Daardoor zal de curve van de diëetvoorkeur resp. oogstcoëfficiënt t.o.v. de graascapaciteit afvlakken eens de referentiewaarde van de oogstcoëfficiënt resp. diëetvoorkeur bereikt is (Tabel 7.8., simulatieserie 3 en figuur 7.12a en 7.12c). Om enkel de relatie tussen diëetvoorkeur en graascapaciteit te bestuderen is er een bijkomende simulatie gedaan waarbij de oogstcoëfficiënt op 100% gebracht werd teneinde interferentie met deze factor uit te schakelen (Tabel 7.8., simulatieserie 4). Uit figuur 7.12b blijkt dat er een positieve, sigmoïdale relatie bestaat tussen diëetvoorkeur en graascapaciteit. Een gelijkaardige oefening werd gedaan voor de relatie tussen oogstcoëfficiënt en graascapaciteit, wat een positieve rechtlijnige relatie aan het licht bracht (figuur 7.12d). Tenslotte toont figuur 7.13 de impact van zowel diëetvoorkeur als oogstcoëfficiënt op de graascapaciteit waaruit – logischerwijs – een maximale graascapaciteit bereikt wordt indien beide factoren op 100% gezet worden. Anderzijds wordt een graascapaciteit van 0 AU gevonden indien één van beide factoren 0% is.



Figuur 7.12a-d: Output van het draagkrachtmodel met oplopende waarden voor dietvoorkeur (a en b) en oogstcoëfficiënt (c en d). In a en c worden de referentiewaarden gebruikt voor respectievelijk oogstcoëfficiënt en dietvoorkeur; in b en d wordt de interactie tussen oogstcoëfficiënt en dietvoorkeur uitgeschakeld. De graascapaciteit is telkens berekend aan de hand van de hoeveelheid verteerbare energie in de habitat. Loodlijnen duiden de referentiewaarden aan.



Figuur 7.13: Gecombineerd effect van oplopende waarden voor oogstcoëfficiënt en dietvoorkeur.

Alle parameters zijn zeer sterk gecorreleerd aan de uitkomst van het model met een hoog significantieniveau (Tabel 7.9.). Daarom is een vereenvoudiging van het model door één of meerdere parameters eruit weg te laten niet aan te raden.

Tabel 7.9: Correlatie tussen modeloutput en parameterinput (Pearson r test).

Simulatie serie	Subroutine	Parameter	r	p	Significantie niveau
1	Toegankelijkheid	Struikdichtheid	-0.988159	0.000000	***
		Helling	-0.993618	0.000000	***
		Afstand tot waterbronnen	-0.925431	0.000000	***
2	Fytomassa (FY)	Gemiddelde FY per soort	1.000000	0.000000	***
		Gemiddelde energie-inhoud per soort	1.000000	0.000000	***
3	Voedselkwaliteit	PI per soort	0.909202	0.000000	***
		Oogstcoëfficiënt (HC)	0.979643	0.000000	***
4	Smakelijkheid (PI)	PI per soort (met HC = 100%)	0.991393	0.000000	***
		HC per habitat (met PI = 100%)	1.000000	0.000000	***
5	Voedingbehoefte	Energiebehoefte	-0.867584	0.000001	***

7.4.5. Conclusies

Hoewel het draagkrachtmodel is ontwikkeld in de kustduinhabitats in het Westhoekreservaat, is het ook meer generiek toepasbaar in andere situaties. De toepassing ervan in het estuarien systeem van de IJzermonding is hier het bewijs van. Mits een aantal kleine aanpassingen is dit model ook toepasbaar in meer diverse ecosystemen zoals mozaïeken van bossen, weilanden en bosranden. Hoewel het draagkrachtmodel nog verder op punt moet gezet worden, door onder andere een validatie op terreinen met 'perfect' grasbeheer uit te voeren, kan het een handige tool zijn voor de beheerder in de zoektocht naar geschikte grazersoorten en –rassen op een specifiek terrein. Ook kan in het beslissingsproces dezelfde oefening gemaakt worden voor verschillende diersoorten (en zelfs verschillende rassen, geslachten en leeftijdsklassen binnen één soort) zodat er beter onderbouwde beslissingen genomen kunnen worden.

Om het model gemakkelijker toe te kunnen passen is het op termijn ook wenselijk om gestandaardiseerde methoden voor de schatting van biomassa, voedselkwaliteit, smakelijkheid en oogstcoëfficiënt uit te werken zodat het hele proces minder arbeidsintensief wordt. Extra parameters (zoals bijv. de invloed op faunagemeenschappen) kunnen desgevallend ingebouwd worden, net zoals de berekening van de oogstcoëfficiënt meer aan de behoeften van de beheerders kan aangepast worden.

In het kader van bosuitbreiding zou de in dit rapport opgebouwde kennis inzake safe sites, ontwikkelingstijden van bosvormingsprocessen op voormalige landbouwgronden, impact van diverse beheersmaatregelen (o.a. time gaps) en de aanwezigheid van tredgevoelige plaatsen ingebouwd kunnen worden om het model uit te breiden. Op deze manier kan de bepaling van de draagkracht ook omschreven worden als het aantal dieren dat in een bepaald gebied bosontwikkeling toelaat.

7.5. Algemene conclusies en toepasbaarheid van ecologische modellen in Vlaanderen

De hier besproken modellen verschillen sterk in aanpak en doel. FORGRA en PATUMOD zijn voorbeelden van dynamische simulatiemodellen. FORGRA beschrijft de bosontwikkeling in relatie tot begrazing door wilde en gedomesticeerde hoefdieren. De belangrijkste toestandsvariabelen zijn i.t.t. PATUMOD geen gemeenschappen maar dominante soorten: 12 bomen en struiken, zes kruiden, vier hoefdieren. Het is een typisch systeemmodel dat inzicht biedt in de invloed van selectief browsen en grazen op verjonging van bos in laagland heide-bos systemen op voedselarme zandgronden. De structurele aspecten van de plantengemeenschappen, zoals beschreven in PATUMOD, worden in dit model niet bestudeerd. Deze zijn evenwel in meer complexe systemen zoals bosweiden van groot belang.

Beide modellen kunnen scenario's beschrijven: FORGRA doet dit voor een hele serie bostypes, die beschreven worden aan de hand van dominante boomsoorten (of boomsoorten die verdwijnen) over een periode van 100 jaar. PATUMOD doet dit aan de hand van phytocoenosen (landschappen, die verschillen van elkaar door in meer of mindere mate open te zijn) over een zeer lange periode. Belangrijke conclusies uit de scenario-analyses zijn dat ook lage graasdrukken een belangrijke invloed hebben op de bosverjonging. Lage dichtheden van hoefdieren kunnen daardoor de ontwikkeling van het bos in een richting sturen die anders is vergeleken met een situatie waar hoefdieren zijn uitgesloten (FORGRA). In PATUMOD bleek dat, afhankelijk van de uitgangssituatie, kleine verschillen in graasdruk op langere termijn ook verschillende evenwichtssituaties kunnen doen ontstaan, waarbij meer open dan wel gesloten bosweidesystemen zich ontwikkelen. Beide modellen hebben een beperkte bruikbaarheid in Vlaanderen: enerzijds is er nood aan een model dat meer expliciet de ruimtelijke heterogeniteit in een gebied kan incorporeren, anderzijds is er een meer generiek of eenvoudiger systeem nodig dat een werkbaar instrument vormt voor beheerders die gebruik maken van grote herbivoren.

Het hier beschreven draagkrachtmodel is meer generiek toepasbaar, maar heeft een ander doel. Het is een instrument dat de beheerder inzicht levert in het aantal dieren dat maximaal in een gebied kan leven. Het model zou moeten uitgebreid worden met een extra module, die juist op basis hiervan de draagkracht (aantal dieren) bepaalt. Dit moeten dan ook doelstellingen zijn die te maken hebben met bv. bosuitbreiding of de ontwikkeling van bosweiden.

8. Algemene conclusies

Bosontwikkeling onder graasbeheer is een complex proces dat zich moeilijk laat voorspellen. Vaak gehoorde beweringen zoals “bosontwikkeling en grote grazers gaan onmogelijk samen”, of het tegenovergestelde “grote grazers kunnen op termijn het bos toch niet tegenhouden” zijn véél te simplistische uitspraken die in weinig gevallen opgaan. Nog vaak gehoord: “het hangt er gewoon vanaf hoeveel dieren je gebruikt” is nog zo’n misvatting, hoewel de graasdruk natuurlijk wel een belangrijk factor is. Er zijn echter veel meer factoren die een rol spelen; factoren die bovendien vaak inwerken op elkaar, elkaar versterken of juist tegenwerken.

In de voorbije jaren hebben we door gericht onderzoek inzicht kunnen verwerven in een aantal processen die bosontwikkeling beïnvloeden op de zwaardere, eerder voedselrijke bodems. De nadruk lag daarbij op voormalige landbouwgronden. In dit document en in zijn voorloper (zie Van Uytvanck & Decler, 2006) wordt daarover uitvoerig gerapporteerd.

Lange termijneffecten

Het rapport heeft als titel “Effecten van extensieve begrazing op spontane verbossingsprocessen - middellange en lange termijneffecten”.

Over het eerste deel van de titel gaat het grootste deel van het rapport. Het tweede deel “middellange en lange termijneffecten” zit verweven doorheen het hele rapport. Vrij snel echter hebben we moeten inzien dat voor wat betreft lange termijn effecten er nauwelijks goede bronnen of te ontsluiten datasets bestaan. Ook in de buitenlandse literatuur bestaan er nauwelijks gevalsstudies die de bosontwikkeling onder graasbeheer beschrijven op een lange termijn, enkele uitzonderingen niet te na gesproken (New Forest in Zuid-Engeland: enkele eeuwen; Baronie Craenendonck in Nederland: ± 30 jaar...). Daarom hebben we in een verkennend literatuuronderzoek (hoofdstuk 7) enkele voorbeelden van modellen besproken, die inzicht bieden op bosontwikkeling op lange termijn. Voor een meer algemeen inzicht in de relatie tussen grazer en begraasd terrein, wordt ook het draagkrachtmodel beschreven van Ebrahimi (2007). Medeauteur Maurice Hoffmann heeft aan de ontwikkeling ervan actief meegewerkt. Onze voornaamste conclusie is dat het voor het graasbeheer van de Vlaamse natuurgebieden en Erkende natuurreservaten een enorme hulp zou zijn, als er een relatief eenvoudig model zou bestaan dat de effecten van begrazing op de vegetatie- en bosontwikkeling op langere termijn kan beschrijven aan de hand van scenario's. De inzichten opgedaan in de voorbije jaren, waarover hier en in Van Uytvanck & Decler (2006) werd gerapporteerd, kunnen hiervoor samen met de methodieken van de modelstudies een basis vormen.

Goede begrazingsmodellen houden rekening met het voedselaanbod (kwantiteit en kwaliteit), de voedselbehoeften van de verschillende soorten grazers, de oogscoëfficiënt, de toegankelijkheid van het terrein en de ruimtelijke heterogeniteit op verschillende schaalniveaus. De output moet voorspellingen kunnen maken van het aantal en de aard van de grazers (draagkracht) en beschrijvingen van de vegetatie op structuur- en gemeenschapsniveau (scenario's).

Middellange termijneffecten

Over de middellange termijnontwikkelingen bestaan meer concrete gegevens. Referentiebeelden over een periode van 3-15 jaar werden gepresenteerd in Van Uytvanck & Decleer (2006) aan de hand van een 20-tal studieterreinen. Inzicht in de processen die hier toe leiden, inclusief de initiële vestigingsmechanismen, werden verder uitgediept in dit rapport.

Vestigingspatroon

Initiële vestigingsmechanismen

- Het initiële vestigingspatroon van houtige soorten heeft een grote invloed op het patroon op middellange termijn (soms tot 70 jaar in het geval van Ruwe berken). Dat is het meest uitgesproken in voormalige akkers, in mindere mate geldt dit ook voor graslanden.
- In begraasde, open ecosystemen bestaat er een tegenstrijdige relatie tussen het kiemen en ontluiken van zaailingen enerzijds en het overleven en groeien ervan anderzijds. Kieming, ontluiken en vroege groei in het daaropvolgende levensstadium, wordt bevorderd in korte, ijle vegetatietypes, die het resultaat kunnen zijn van vroege successiestadia (bv. op voormalige akkers), begrazing (bv. door grote herbivoren) of verstoring (bv. vertrappeling). Daaropvolgende overleving en groei van zaailingen wordt echter sterk beperkt in deze vegetatietypes in begraasde ecosystemen.
- De aanwezigheid van microsites voor ontluikende zaailingen is van groot belang is. De vorming van microsites wordt bevorderd door grote grazers en de interactie van grazers en natuurlijke verstoringsvormen.
- De hierboven vermelde processen vertegenwoordigen samen met het aanbod aan zaden van bomen uit latere successiestadia een serie bottlenecks bij de rekrutering van houtige soorten in begraasde systemen. Bovendien zijn de onderliggende mechanismen werkzaam op het niveau van het landschap én op het niveau van een individuele vegetatiepatch.
- De vegetatiestructuur waarin de kieming en ontluiking plaatsvinden, is cruciaal omdat de overleving in het eerste jaar hierdoor sterk beïnvloed wordt.

Vestigingspatroon op middellange termijn

- Safe sites gevormd onder extensieve begrazing zijn essentieel voor de overleving en groei van smakelijke houtige soorten. Ook ruigtevegetaties spelen een tijdelijke rol als safe site, omdat de overleving en groei van houtige soorten er tot op een zeker niveau (ongeveer tot de hoogte van de ruigtes zelf) sterk bevorderd wordt.
- Initiële timegaps (= tijdelijke uitsluiting van begrazing) bevorderen en versnellen het regeneratieproces. In dit onderzoek is een time gap van 2 jaar bestudeerd. Voor de smakelijke soorten is deze periode echter te kort om definitief te kunnen doorgroeien buiten safe sites.
- Het stamtal is sterk afhankelijk van de vegetatiestructuur die zich kort na het stopzetten van het landbouwgebruik ontwikkelt. In akkers ontwikkelen zich op akkers ruderales ruigtes waarin het stamtal aanvankelijk zeer hoog kan zijn (tot enkele 1000den per ha). Dit aantal fluctueert sterk in de daaropvolgende jaren. In struwelen vestigen zich veel kleinere aantallen, maar blijft het aantal constanter. Indien een akker zich ontwikkelt tot grasland, is en blijft het stamtal laag.
- In ruderales ruigtes en struwelen is een verdere doorgroei mogelijk. Op voormalige akkers groeien op middellange termijn (5-15 jaar) slechts een beperkt aantal soorten door: dit zijn voornamelijk boswilg (in beperkte mate, als gevolg van massale kieming en goed regeneratievermogen na vraat) en ruwe berk (in zeer hoge mate, als gevolg van onsmakelijkheid). Deze windverbreiders bepalen grotendeels de structuur van nieuwe bossen, terwijl eenstijlige meidoorn en zwarte els in mindere mate doorgroeien. Op voormalige akkers beïnvloeden grote grazers bovendien eerder de verticale structuur (door aan toppen en zijtakken te knabbelen) dan het stamtal van houtige soorten.

Herverdeling van nutriënten

Ons onderzoek leidde tot volgende conclusies:

- De directe invloed van het graaspatroon van grote grazers op de nutriëntenconcentraties in de bodem is beperkt. Uit de vergelijking tussen begraasde en onbegraasde plots, paden vs. controles, rustplaatsen vs. controles en directe bemesting met runder- en paardenmest komt geen duidelijk beeld naar voor, op enkele uitzonderingen na: aanrijking met kalium kon duidelijk in verband gebracht worden met grote herbivoren op rustplaatsen en onder mest. Overige effecten (vnl. stikstof) hadden meer te maken de indirecte invloed van grote grazers op de strooisellaag. Door begrazing vermindert strooisel en daardoor ook de input van stikstof vanuit dit strooisel naar de bodem.
- Grote grazers zijn in staat om door hun selectieve graasgedrag en habitatgebruik stikstof te herverdelen in het terrein. Daarbij treedt er een netto-transport op van grasland en wastine naar bos. Dit transport is steeds vrij klein, zeker in vergelijking met atmosferische stikstofdepositie.
- De kritische lasten voor stikstof in gevoelige (bos)vegetaties worden in geen enkel geval overschreden door stikstoftransport veroorzaakt door geïntroduceerde grazers. De hoeveelheid stikstof die door grote grazers verplaatst wordt is klein in vergelijking met de atmosferische stikstofdepositie in het gebied.
- Het relatieve aandeel van de beschikbare habitats is evenwel een belangrijke factor. We vonden dat wanneer grasland relatief ondervertegenwoordigd is ten opzichte van bos en wastine, er op langere termijn een nutriëntenarmere omgeving gecreëerd kan worden (op excretievrije plekjes). Dit is het resultaat van de sterke voorkeur van runderen voor grasland als graasgebied. Begrazing kan daardoor in sommige gevallen compenserend werken voor de hoge atmosferische input zodat er soortenrijke mesofiele tot nutriëntrijke graslandtypes kunnen behouden blijven. Een drastische vermindering van de atmosferische stikstofdepositie is echter nodig om kwetsbare, nutriëntarme graslanden te behouden of te herstellen.
- Het systeem van nutriëntendepletie als trigger voor bosontwikkeling (Bokdam, 2003) lijkt dus in voedselrijke systemen niet te werken.

Begrazing in het Bos

De effecten van begrazing IN het bos zijn vrij groot:

- Vier jaar jaarrond begrazing in bossen heeft een aanzienlijke invloed op de groei van houtige zaailingen en jonge bomen; hun aantallen werden echter niet beïnvloed. Hoewel voor een geslaagde natuurlijke verjonging in het bos bijkomende processen (o.a. windval en afsterven van oude bomen) nodig zijn, is het niet denkbeeldig dat dit door grazende dieren op middellange tot lange termijn onmogelijk wordt gemaakt.
- Jaarrondbegrazing met runderen is een effectieve maatregel om woekerende braamstruwelen op te ruimen of onder controle te houden: na 4 jaar begrazing blijkt de bedekking met braam voor de helft teruggedrongen.
- Vier jaar begrazing heeft, grotendeels door vertrappeling, een negatieve invloed op de bedekking en bloei van bosanemoon. Ook de smakelijke wilde hyacinten en wintergroene soorten zoals kleine maagdenpalm en klimop nemen onder begrazing in bedekking af. Op termijn kunnen we een volledig verlies van kleine maagdenpalm en klimop in begraasd bos niet uitsluiten. De resultaten van het veldexperiment met gesimuleerde begrazing en vertrappeling in door bosanemoon gedomineerde vegetaties, wijzen op een afname van de bedekking en het aantal bloemen van bosanemoon in begraasde gebieden. Er is dus zeker voorzichtigheid geboden bij het inzetten van grote grazers in bosrijke gebieden met een rijke voorjaarsflora.
- Ook op lange termijn blijft de invloed van begrazing op bosflora onzeker. Daarom is het belangrijk om een evenwicht te vinden tussen de positieve en negatieve effecten van begrazing van historische bossen. Een lage tot gematigde graasdruk ($<0,25 \text{ AU ha}^{-1} \text{ j}^{-1}$) in mozaïeklandschappen met een voldoende groot aandeel grasland strekt tot aanbeveling. Tijdelijke uitsluiting van begrazing uit gevoelige gebieden kan schade door begrazing beperken en de kans op herstel na begrazing of vertrappeling vergroten. Seizoensbegrazing kan het verlies van wintergroene soorten tegengaan. Ook het permanent uitrasteren van kwetsbare zones, zoals in Bos 't Ename gedaan is, is een goede optie wanneer er onvoldoende zekerheid is over de te verwachten effecten van begrazing.

Literatuur

- Achermann B., Bobbink R., 2003. Empirical loads for nitrogen. Proceedings of an expert workshop, Berne 11-13 november 2002. Swiss Agency for the Environment, Forest and Landscape, Berne.
- Agestam E., Eko P.M., Nilsson U., Welander N.T., 2003. The effects of shelterwood density and site preparation on natural regeneration of *Fagus sylvatica* in southern Sweden. *Forest Ecology and Management* 176, 61-73.
- Akaike H., 1987. Factor analysis and AIC. *Psychometrika* 52, 317-332.
- Altmann J., 1974. Observational Study of Behavior - Sampling Methods. *Behaviour* 49, 227-267.
- Ammer C., 1996. Impact of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forests in the Bavarian Alps. *Forest Ecology and Management* 88, 43-53.
- Ampe C., Ngugi N.M., Langohr R., 2002. Impact of recently introduced large herbivores on soil properties of coastal dune soils of the "Westhoek" nature reserve, Belgium. *Littoral 2002, The changing coast. Proceedings of Eurocast/EUCC., Porto, 433-437.*
- Anoniem, 2001. Actieplan voor behoud en herstel van drie bossen in de Vlaamse Ardennen. Aanvraagdossier herwerkte versie. Natuurpunt vzw, Mechelen..
- Augustine D., McNaughton S., 2006. Interactive Effects of Ungulate Herbivores, Soil Fertility, and Variable Rainfall on Ecosystem Processes in a Semi-arid Savanna. *Ecosystems* 9, 1242-1256.
- Augustine D.J., McNaughton S.J., Frank D.A., 2003. Feedbacks between soil nutrients and large herbivores in a managed savanna ecosystem. *Ecological Applications* 13, 1325-1337.
- Baars R.M.T., 2002. Rangeland utilisation assessment and modelling for grazing and fire management. *Journal of Environmental Management* 64:377-386
- Baeté H., Vandekerckhove K., 2001. Wenselijkheid van begrazing door hoefdieren in de bossfeer. Criteria bij de beoordeling van begrazingsaanvragen. IBW, Geraardsbergen.
- Bakker E.S., Olff H., Boekhoff M., Gleichman J.M., Berendse F., 2004. Impact of herbivores on nitrogen cycling: contrasting effects of small and large species. *Oecologia* 138, 91-101.
- Bakker J.P., Elzinga J.A., de Vries Y., 2002. Effects of long-term cutting in a grassland system: perspectives for restoration of plant communities on nutrient-poor soils. *Applied Vegetation Science* 5, 107-120.
- Baskin C.C., Baskin J.M., 2001. *Seeds: Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination.* Academic Press, SanDiego.
- Beck J.L., Peek J.M., 2005. Great Basin summer range forage quality: Do plant nutrients meet elk requirements? *Western North American Naturalist* 65:516-527
- Bobbink R., Ashmore M., Braun S., Flückiger W.V., Van den Wyngaert J.J., 2003. Empirical nitrogen critical loads for natural and semi-natural ecosystems: 2002 update. In: Achermann B., Bobbink R. (Eds.), *Empirical loads for nitrogen. Proceedings of an expert workshop, Berne 11-13 november 2002.* Swiss Agency for the Environment, Forest and Landscape, Berne, pp. 43-170.
- Bokdam J., 2003. Nature conservation and grazing management. Free ranging cattle as a driving force for cycling vegetation succession. 224 pp. Wageningen University, Wageningen, Nederland.
- Bokdam J., Gleichman J.M., 2000. Effects of grazing by free-ranging cattle on vegetation dynamics in a continental north-west European heathland. *Journal of Applied ecology* 37, 415-431.
- Bokdam J., 1990. Bosbegrazing als herstelmaatregel. Dorschkamp rapport (NI.) 609: 70-84.

- Bradstreet R.B., 1965. The Kjeldahl method for organic nitrogen. New York.
- Buckens S., 2002. Vegetatiestudie als basis voor de natuurontwikkeling in het Life-project van het Bos t' Ename (Oudenaarde). 1-66. Unpublished thesis, University of Leuven.
- Butaye R., De Baerdemaeker A., 1972. Het wit-rood rundveeras (brochure). Ministerie van Landbouw: veeteeltdienst.
- Buyse W., Waterinckx M., Roelandt B. (red.), 2001. Beheersvisie Openbare Bossen. Ministerie van de Vlaamse Gemeenschap. Afdeling Bos en Groen, Brussel.
- Callaway R.M., Kikvidze Z., Kikodze D., 2000. Facilitation by unpalatable weeds may conserve plant diversity in overgrazed meadows in the Caucasus Mountains. *Oikos* 89, 275-282.
- Case R.L., Kauffman J.B. (1997). Wild ungulate influences on the recovery of willows, black cottonwood and thin-leaf alder following cessation of cattle grazing in northeastern Oregon. *Northwest Science*, 71(2), 115-126.
- Castro J., Zamora R., Hódar J.A., Gómez J.M., Gómez-Aparicio L., 2004. Benefits using shrubs as nurse plants for reforestation in Mediterranean mountains: a 4-year study. *Restoration Ecology* 12, 352-358.
- Chaneton E.J., Lavado R.S., 1996. Soil nutrients and salinity after long-term grazing exclusion in a Flooding Pampa grassland. *Journal of Range Management* 49, 182-187.
- Chaneton E.J., Lemcoff J.H., Lavado R.S., 1996. Nitrogen and phosphorus cycling in grazed and ungrazed plots in a temperate subhumid grassland in Argentina. *Journal of Applied ecology* 33, 291-302.
- Clarke P.J., 2002. Experiments on tree and shrub establishment in temperate grassy woodlands: Seedling survival. *Austral Ecology* 27, 606-615.
- Cornelis J., 1996. Mogelijke impact van reewild op de bodemvegetatie en de bosverjonging in het Bos t' Ename. 1-88. Licentiaatsthesis Universiteit Leuven.
- Cosyns E., Degezelle T., Demeulenaere E., Hoffmann M., 2001. Feeding ecology of Konik horses and donkeys in Belgian coastal dunes and its implications for future nature management. *Belgian Journal of Zoology* 131 (Supplement 2):109-116
- Dahlin A.S., Emanuelsson U., Mcadam J.H., 2005. Nutrient management in low input grazing-based systems of meat production. *Soil Use and Management* 21, 122-131.
- De Steven D., 1991a. Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling survival and growth. *Ecology* 72, 1076-1088.
- De Steven D., 1991b. Experiments on mechanisms of trees establishment in old-field succession: seedling emergence. *Ecology* 72, 1066-1075.
- Dietz HE . Special report: grass, the stockman's crop and how to harvest more of it. 1989. Sunshine Unlimited, Inc.
- Dumortier M., De Bruyn L., Peymen J., Schneiders A., Van Daele T., Weyembergh G., Van Straaten D., 2003. Natuurrapport 2003 : toestand van de natuur in Vlaanderen : cijfers voor het beleid. 352 pp. Mededeling van het Instituut voor Natuurbehoud 21. Instituut voor Natuurbehoud: Brussel : Belgium.
- Ebrahimi A ., 2007 Towards an integrated framework of determining grazing capacity in low-productive, spatially heterogeneous landscapes. Gent : Belgium, Ghent University (RUG).
- FAO, 1991. Guidelines: land evaluation for extensive grazing. Rome, Italy

- Focardi S., Tinelli A., 2005. Herbivory in a Mediterranean forest: browsing impact and plant compensation. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 28, 239-247.
- Frost J.C., Hunter M.D., 2007: Recycling of nitrogen in herbivore feces: plant recovery, herbivore assimilation, soil retention, and leaching losses. *Oecologia* 151: 42-53.
- Fuhlendorf S.D., Zhang H., Tunnell T.R., Engle D.M., Cross A.F., 2002: Effects of Grazing on Restoration of Southern Mixed Prairie Soils. *Restoration Ecology* 10 (2): 401-407.
- Gardner G., 1977. The Reproductive Capacity of *Fraxinus Excelsior* on the Derbyshire Limestone. *The Journal of Ecology* 65, 107-118.
- Genouw G., Neiryck J., Roskams P., 2005. Intensieve monitoring van het boscysteem in het Vlaamse Gewest - technisch rapport, eindverslag 2005: meetjaar 2004. Rapporten van het instituut voor bosbouw en wildbeheer - sectie bosbouw 2005: 012. 2005.
- Gill R.M.A., Beardall V., 2001. The impact of deer on woodlands: the effects of browsing and seed dispersal on vegetation structure and composition. *Forestry* 74, 209-218.
- Gillet F., Besson O., Gobat J.M., 2002. PATUMOD: a compartment model of vegetation dynamics in wooded pastures. *Ecological modelling* 147, 267-290.
- Giourga H., Margaris N.S., Vokou D., 1998. Effects of grazing pressure on succession process and productivity of old fields on Mediterranean Islands. *Environmental Management*, 22(4), 589-596.
- Goldberg, D.E., Gross K.L., 1988. Disturbance regimes of midsuccessional old fields. *Ecology*, 69 (6), 1677-1688.
- Gómez J.M., Hodar J.A., Zamora R., Castro J., Garcia D., 2001. Ungulate damage on Scots pines in Mediterranean environments: effects of association with shrubs. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne de Botanique* 79, 739-746.
- González-Hernández M.P., Silva-Pando F.J., 1999. Nutritional Attributes of Understory Plants Known as Components of Deer Diets. *Journal of Range Management* 52:132-138
- Güsewell S., Jewell P.L., Edwards P.J., 2005. Effects of heterogeneous habitat use by cattle on nutrient availability and litter decomposition in soils of an Alpine pasture. *Plant and Soil* 268, 135-149.
- Hall L.M., George M.R., McCreary D.D., Adams T.E. Jr., 1992. Effects of Cattle Grazing on Blue Oak Seedling Damage and Survival. *Journal of Range Management*, 45 (5), 503-506.
- Harmer R., Peterken G., Kerr G., Poulton P., 2001. Vegetation changes during 100 years of development of two secondary woodlands on abandoned arable land. *Biological Conservation* 101, 291-304.
- Hawkes C.V., Sullivan J.J., 2001. The impact of herbivory on plants in different resource conditions: A meta-analysis. *Ecology* 82, 2045-2058.
- Haynes R.J., Williams P.H., 1999: Influence of stock camping behaviour on the soil microbiological and biochemical properties of grazed pastoral soils. *Biology and Fertility of Soils* 28: 253-258.
- Heens F., 2003. Terreingeschiktheid voor rund en pony van qua vegetatiesamenstelling en voedselkwaliteit sterk verschillende natuurrezervaten: Bos t' Ename en het Hageven. 118 pp. Licentiaatsmasterproef Universiteit Gent.
- Hodder K.H., Bullock J.M., Buckland B.C., Kirby K.J., 2005. Large herbivores in the wildwood and in modern naturalistic grazing systems. *English Nature*, Peterborough.
- Holechek J.L., 1988. An approach for setting the stocking rate. *Rangelands* 10:10-14

Holechek J.L., Pieper R.D., Herbel C.D., 2004. Range management, principle and practice. Pearson Education, Inc, New Jersey, USA

Holland K.A., Wayne C.L., Trlica M.J., 2005. Grazing history affects willow communities in a montane riparian ecosystem. *Rangeland Ecology & Management*, 58 (2), 148-154.

Husheer S.W., Robertson A.W., Coomes D.A., Frampton C.M., 2006. Herbivory and plant competition reduce mountain beech seedling growth and establishment in New Zealand. *Plant Ecology* 183, 245-256.

Inouye R.S., Allison, T. D., Collins Johnson, N., 1994. Old Field Succession on A Minnesota Sand Plain: Effects of Deer and Other Factors on Invasion by Trees. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 121(3), 266-276.

Jacobs J., 1974. Quantitative measurement of food selection. A modification of the forage ratio and Ivlev's selectivity index. *Oecologia* 14:413-417

Jinks R.L., Willoughby I., Baker C., 2006. Direct seeding of ash (*Fraxinus excelsior* L.) and sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.): The effects of sowing date, pre-emergent herbicides, cultivation, and protection on seedling emergence and survival. *Forest Ecology and Management* 237, 373-386.

Jorritsma I.T.M., Mohren G.M.J., van Hees A.F.M., Seigers G., 1997a. Bosontwikkeling onder invloed van hoefdieren: scenario-analyses. In: van Wieren S., Groot Bruinderink G.W.T.A., Jorritsma I.T.M., Kuiters A.T. (Eds.), *Hoefdieren in het Boslandschap*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp. 165-192.

Jorritsma I.T.M., Mohren G.M.J., van Wieren S., Vanhees A.F.M., Bartelink H.H., Nabuurs G.J., Slim P.A., 1997b. Bosontwikkeling in aanwezigheid van hoefdieren: een modelbenadering. In: van Wieren S., Groot Bruinderink G.W.T.A., Jorritsma I.T.M., Kuiters A.T. (Eds.), *Hoefdieren in het boslandschap*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp. 147-164.

Jorritsma I.T.M., van Hees A.F.M., Mohren G.M.J., 1999. Forest development in relation to ungulate grazing: a modeling approach. *Forest Ecology and Management* 120, 23-34.

Kenward M.G., Roger J.H., 1997. Small sample inference for fixed effects from restricted maximum likelihood. *Biometrics* 53, 983-977.

Kooijman A.M., Smit A., 2001. Grazing as a measure to reduce nutrient availability and plant productivity in acid dune grasslands and pine forests in The Netherlands. *Ecological Engineering* 17, 63-77.

Kruess A., Tschardt T., 2002. Contrasting responses of plant and insect diversity to variation in grazing intensity. *Biological Conservation* 16, 293-302.

Kühne C., Bartsch N., 2007. Germination of acorns and development of oak seedlings following flooding (*Quercus robur* L.) following flooding. *Journal of Forest Science* 53, 391-399.

Kuiters A.T., Slim P.A., 2002. Regeneration of mixed deciduous forest in a Dutch forest-heathland, following a reduction of ungulate densities. *Biological Conservation* 105, 65-74.

Kuiters A.T., Slim P.A., 2003. Tree colonisation of abandoned arable land after 27 years of horse-grazing: the role of bramble as a facilitator of oak wood regeneration. *Forest Ecology and Management* 181, 239-251.

Kuo, S.1996. Methods of soil analysis. Soil Science Society of America, Wisconsin (USA).

Laca E.A., Shipley L.A., Reid E.D., 2001. Structural anti-quality characteristics of range and pasture plants. *Journal of Range Management* 54:413-419

Lajtha K., Driscoll C., Jarrell W., Elliott E. T., 1999. Standard Soil Methods for Long Term Ecological Research. Oxford University Press, New York.

- Lambert M.G., Jung G.A., Fletcher R.H., Budding P.J., Costall D.A., 1989. Forage Shrubs in North Island Hill Country .2. Sheep and Goat Preferences. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 32:485-490
- Lamers M., Lucassen E., Smolders F., Roelofs J., 2005: Fosfaat als adder onder het gras bij 'nieuwe natte natuur'. *H2O* 17: 3p.
- Lamman J.S., 1994. Effects of season and intensity of defoliation on two important montane riparian species. M.S. thesis, Colorado State University, Fort Collins.
- Lamoot I., Callebaut J., Demeulenaere E., Vandenberghe C., Hoffmann M., 2005a. Foraging behaviour of donkeys grazing in a coastal dune area in temperate climate conditions. *Applied Animal Behaviour Science* 92:93-112
- Lamoot I., Meert C., Hoffmann M., 2005b. Habitat use of ponies and cattle foraging together in a coastal dune area. *Biological Conservation* 122:523-536
- Lamoot I., Vandenberghe C., Bauwens D., Hoffmann M., 2005c. Grazing behaviour of free-ranging donkeys and Shetland ponies in different reproductive states. *Journal of Ethology* 23:19-27
- Langeveld N., de Kort S., Damhuis W., van Oijen E., 2003. Explosieve bosontwikkeling Meerssenerbroek. *Natuurhistorisch maandblad* 92, 207-209.
- Littlemore J., Barker S., 2001. The ecological response of forest ground flora and soils to experimental trampling in British urban woodlands. *Urban Ecosystems* 5, 257-267.
- Londo G., 1984. The decimal scale for relevés of permanent quadrats. In: Knapp R. (Ed.), *Handbook of Vegetation Science* 4. Sampling methods and taxon analysis in vegetation science. pp. 45-50.
- Lopez-Pintor A., Sal A.G., Benayas J.M.R., 2006. Shrubs as a source of spatial heterogeneity - the case of *Retama sphaerocarpa* in Mediterranean pastures of central Spain. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 29, 247-255.
- Maestre F.T., Cortina J., 2005. Remnant shrubs in Mediterranean semi-arid steppes: effects of shrub size, abiotic factors and species identity on understorey richness and occurrence. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 27, 161-169.
- Magill A.H., Aber J.D., Berntson G.M., McDowell W.H., Nadelhoffer K.J., Melillo J.M., Steudler P., 2000. Long-term nitrogen additions and nitrogen saturation in two temperate forests. *Ecosystems* 3, 238-253.
- Malechek J.C., Leinweber C.L., 1972. Forage selectivity by goats on lightly and heavily grazed ranges. *Journal of Range Management* 25:105-111
- McLaughlan, 2006: The Nature and longevity of agricultural impacts on soil carbon and nutrients: a review. *Ecosystems* 9: 1364-1382.
- Meiners S.J., Handel S.N., 2000. Additive and nonadditive effects of herbivory and competition on tree seedling mortality, growth, and allocation. *American Journal of Botany* 87, 1821-1826.
- Menard C., Duncan P., Fleurance G., Georges J.Y., Lila M., 2002. Comparative foraging and nutrition of horses and cattle in European wetlands. *Journal of Applied ecology* 39, 120-133.
- Milchunas D.G., Lauenroth W.K., 1993: Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monograph* 63: 327-366.
- MIRA. Milieu- en natuurrapport Vlaanderen, Achtergronddocument, 2004. Vermesting. Overloop, S., Van Gijseghe, D., Lauwers, L., Vervaet, M., Lenders, S., Vogels, N., Vanden Auweele, W., Eppinger, R., Ducheyne, S., Dumortier, M., Vlaamse Milieumaatschappij.

Moe S.R., Wegge P., 2008. Effects of deposition of deer dung on nutrient redistribution and on soil and plant nutrients on intensively grazed grasslands in lowland Nepal. *Ecological Research* 23, 227-234.

Mountford E.P., Peterken G.E., 2003. Long-term change and implications for the management of woodpastures: experience over 40 years from Denny Wood, New Forest. *Forestry* 76, 19-43.

Neirynck J., Genouw G., Coenen S., Roskams P., 2004. Depositie en luchtkwaliteit in Vlaamse bosgebieden. 77 pp. Mededelingen Instituut voor Bos- en Wildbeheer 2004.1.

NRC, 1981a. Effect of environment on nutrient requirements of domestic animals. National Academy Press, Washington, D.C.

NRC, 1981b. Nutrient Requirements of Goats: Angora, Dairy, and Meat Goats in Temperate and Tropical Countries. National Academy Press, Washington, D.C.

NRC, 1985. Nutrient requirements of sheep. National Academy Press, Washington, D.C.

NRC, 1989. Nutrient requirements of horses. National Academy Press, Washington, D.C.

NRC, 2000a. Nutrient requirements of beef cattle. National Academy Press, Washington, D.C.

NRC, 2001. Nutrient requirements of dairy cattle. National Academy Press, Washington, D.C.

NRC, 2000b. Nutrient requirements of beef cattle, NRC MODEL. Seventh revised edition (Update 2000)

Oloff H., Vera F.W.M., Bokdam J., Bakker E.S., Gleichman J.M., De Maeyer K., Smit R., 1999. Shifting mosaics in grazed woodlands driven by the alternation of plant facilitation and competition. *Plant Biology* 1, 127-137.

Overloop S., Bossuyt M., Ducheyne S., Dumortier M., Eppinger R., Van Gijsegheem D., Van Hoof K., Vogels N., Vanden Auweele W., Wustenberghs H., D'hooghe J., 2008. MIRA (2007) Milieu- en natuurrapport Vlaanderen, Achtergronddocument 2007 - Vermesting. Vlaamse Milieumaatschappij.

Palmer S. C. F., Truscott, A.M., 2003. Browsing by deer on naturally regenerating Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and its effects on sapling growth. *Forest Ecology and Management*, 182 (1-3), 31-47.

Pastor J., Cohen Y., 1997. Herbivores, the functional diversity of plants species, and the cycling of nutrients in ecosystems. *Theoretical Population Biology* 51, 165-179.

Pépin D., Renaud P.C., Boscardin Y., Goulard A., Mallet C., Anglard F., Ballon P., 2006. Relative impact of browsing by red deer on mixed coniferous and broad-leaved seedlings - An enclosure-based experiment. *Forest Ecology and Management* 222, 302-313.

Pietrzykowski E., McArthur C., Fitzgerald H., Goodwin A.N., 2003. Influence of patch characteristics on browsing of tree seedlings by mammalian herbivores. *Journal of Applied ecology* 40, 458-469.

Pleysier J.L., Juo A.S.R., 1980. A Single-Extraction Method Using Silver-Thiourea for Measuring Exchangeable Cations and Effective Cation in Soils with Variable Charges. *Soil Science* 129, 205-211.

Pollock M.L., Milner J.M., Waterhouse A., Holland J.P., Legg C.J., 2005. Impacts of livestock in regenerating upland birch woodlands in Scotland. *Biological Conservation* 123, 443-452.

Provenza F.D., 1996. Acquired aversions as the basis for varied diets of ruminants foraging on rangelands. *Journal of Animal Science* 74:2010-2020

Rackham O., 1980. Ancient Woodland. Its history, Vegetation and Uses in England. London, UK.

Renaud P.C., Verheyden-Tixier H., Dumont B., 2003. Damage to saplings by red deer (*Cervus elaphus*): effect of foliage height and structure. *Forest Ecology and Management* 181, 31-37.

- Rousset O., Lepart J., 2000. Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species (*Quercus humilis*). *Journal of Ecology* 88, 401-412.
- Rozas V., 2003. Regeneration patterns, dendroecology, and forest-use history in an old-growth beech-oak lowland forest in Northern Spain. *Forest Ecology and Management* 182, 175-194.
- Semmartin M., Ghera C.M., 2006: Intraspecific changes in plant morphology, associated with grazing, and effects on litter quality, carbon and nutrient dynamics during decomposition. *Austral Ecology* 31: 99-105.
- Semmartin M., Garibaldi L.A., Chaneton E.J., 2008. Grazing history effects on above- and below-ground litter decomposition and nutrient cycling in two co-occurring grasses. *Plant and Soil* 303, 177-189.
- Sigua C.G., Coleman S.W., 2006: Sustainable Management of Nutrients in Forage-Based Pasture Soils: Effect of Animal Congregation Sites. *J. Soils Sediments* 6 (4): 249-253.
- Silva R.G., Cameron K.C., Di H.J., Hendry T., 1999. A lysimeter study of the impact of cow urine, dairy shed effluent, and nitrogen fertiliser on nitrate leaching. *Australian Journal of Soil Research* 37, 357-369.
- Smit C., Den Ouden J.A.N., Muller-Scharer H., 2006a. Unpalatable plants facilitate tree sapling survival in wooded pastures. *Journal of Applied ecology* 43, 305-312.
- Smit C., Gusberti M., Muller-Scharer H., 2006b. Safe for saplings; safe for seeds? *Forest Ecology and Management* 237, 471-477.
- Smit R., Olff H., 1998. Woody species colonisation in relation to habitat productivity. *Plant Ecology* 139, 203-209.
- SRM, 1998. A glossary of terms used in range management. Denver, Colorado, USA
- Stoddart LA (1960) Determining Correct Stocking Rate on Range Land. *Journal of Range Management* 13:251-255
- Teixeira E.I., Moot D.J., Mickelbart M.V., 2007: Seasonal patterns of root C and N reserves of lucerne crops (*Medicago sativa* L.) grown in a temperate climate were affected by defoliation regime. *European Journal of Agronomy* 26: 10-20.
- Trimble S.W., Mendel A.C., 1995. The Cow As A Geomorphic Agent - A Critical-Review. *Geomorphology* 13, 233-253.
- Uri V., Lohmus K., Kund M., Tullus H., 2008. The effect of land use type on net nitrogen mineralization on abandoned agricultural land: Silver birch stand versus grassland. *Forest Ecology and Management* 255, 226-233.
- Vallentine J.F., 1990. *Grazing management*. CA: Academic Press, San Diego
- Vallentine J.F., 2006. *Grazing management*. CA: Academic Press, San Diego
- van der Graaf S.A.J., Stahl J., Klimkowska A., Bakker J.P., Drent R.H., 2006. Surfing on a green wave - how plant growth drives spring migration in the Barnacle Goose *Branta leucopsis*. *Ardea* 94:567-577
- van Dobben H.F., van Hinsberg A., Schouwenberg E.P.A.G., Jansen M., Mol-Dijkstra J.P., Wiegers H.J.J., Kros J., de Vries W., 2006. Simulation of critical loads for nitrogen for terrestrial plant communities in The Netherlands. *Ecosystems* 9, 32-45.
- Van Dyne G.M., Brockington N.R., Szoes Z., Duek J., Ribic C.A., 1980. Large herbivore subsystem. In: Breymeyer A.I., Van Dyne G.M. (Eds.), *Grasslands, systems analysis and man*. International biological programme, 19. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 269-537.

Van Jaarsveld J. A., 2004. The Operational Priority Substances model. Description and validation of OPS-Pro 4.1. R.I.V.M., Bilthoven.

van Langevelde F., Drescher M., Heitkonig I.M.A., Prins H.H.T., 2008. Instantaneous intake rate of herbivores as function of forage quality and mass: Effects on facilitative and competitive interactions. *Ecological modelling* 213, 273-284.

Van Uytvanck J., Declerck K., Hoffmann M., 2008b. Establishment patterns of woody species in low intensity grazed pastures after the cessation of intensive agricultural use. *Forest Ecology and Management* 256, 106-113.

Van Uytvanck J., Maes D., Vandenhaute D., Hoffmann M., 2008a. Restoration of woodpasture on former agricultural land: The importance of safe sites and time gaps before grazing for tree seedlings. *Biological Conservation* 141, 78-88.

Van Uytvanck, J., Declerck, K., 2006. Analyse van het effect van extensieve begrazing op spontane verbossingsprocessen. Rapport van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, INBO.R.2006.5, Brussel.

Van Wieren S.E., Bakker J.P., 1998. Grazing for conservation in the twenty-first century. In: WallisDeVries M.F., Bakker J.P., Van Wieren S.E. (Eds.), *Grazing and conservation management*. Kluwer Academic Publishers., Dordrecht, pp. 349-364.

Vandenbergh C., Frelechoux F., Gadallah F., Buttler A., 2006. Competitive effects of herbaceous vegetation on tree seedling emergence, growth and survival: Does gap size matter? *Journal of Vegetation Science* 17, 481-488.

Vandenbergh C., Frelechoux F., Moravie M.A., Gadallah F., Buttler A., 2007. Short-term effects of cattle browsing on tree sapling growth in mountain wooded pastures. *Plant Ecology* 188, 253-264.

Vandenhaute D., 2005. Het belang van vegetatiestructuur voor de vestiging en overleving van houtige soorten in een extensief begraasde omgeving. 117 pp. Licentiaatsmasterproef, Universiteit Gent.

Vanhees A.F.M., Kuiters A.T., Slim P.A., 1996. Growth and development of silver birch, pedunculate oak and beech as affected by deer browsing. *Forest Ecology and Management* 88, 55-63.

Vera F. W. M., 1997. Metaforen voor de wildenis. Eik, hazelaar, rund, paard. Ministerie van Landbouw, Natuur & Visserij, 's Gravenhage.

Vulink J.T., 2001. Hungry herds: management of temperate lowland wetlands by grazing. Doctoraats thesis Rijksuniversiteit Groningen. Ministerie van Verkeer en Waterstaat, Directoraat-generaal Rijkswaterstaat.

WallisDeVries M.F., Bakker J.P., Van Wieren S.E. (eds.), 1998. *Grazing and conservation management.. 1998. Dordrecht : The Netherlands, Kluwer Academic. Conservation biology series.*

Walls R.L., Wardrop D.H., Brooks R.P., 2005. The impact of experimental sedimentation and flooding on the growth and germination of floodplain trees. *Plant Ecology* 176, 203-213.

Wedin D.A., Pastor J., 1993. Nitrogen Mineralization Dynamics in Grass Monocultures. *Oecologia* 96, 186-192.

Weiner J., 1990. Asymmetric Competition in Plant-Populations. *Trends in Ecology & Evolution* 5, 360-364.

Welch D., Staines B.W., Scott D., French D.D., 1992. Leader Browsing by Red and Roe Deer on Young Sitka Spruce Trees in Western Scotland. II. Effects on Growth and Tree Form. *Forestry*, 65 (3), 309-330.

Williams B.L., Shand C.A., Sellers S., Young M.E., 1999: Impact of sheep urine on N and P in two pastures in the Scottish uplands. *Plant and Soil* 214: 93-103.

Yamulki S., Jarvis S.C., 2002: Short-term effects of tillage and compaction on nitrous oxide, nitric oxide, nitrogen dioxide, methane and carbon dioxide fluxes from grassland. *Biology and Fertility of Soils* 36: 224-231.

Zogg G.P., Zak D.R., Pregitzer K.S., Burton A.J., 2000: Microbial Immobilisation and the Retention of Anthropogenic Nitrate in a Northern Hardwood Forest. *Ecology* 81 (7): 1858-1866.