

De invloed van bevreting door zoogdieren op de bosstructuur

H.E. van de Veen

Door de bomen het bos niet meer zien

Van tijd tot tijd wordt de mening geventileerd dat het climax stadium van het Nederlandse bos zonder ingrijpen door de mens over grote oppervlakten zou bestaan uit een 'Fagetum nudum', een mistroostig onafzienbaar beukenbos zonder ondergroei. Een fraai voorbeeld van deze opvatting wordt vertolkt op de voorpagina van het januari/februari-nummer van het Nederlands Bosbouw Tijdschrift, jaargang 50, 1978. Het daarbij behorende onderschrift luidt: 'Beukenbos, het voor Nederland meest natuurlijke bosbeeld, dat waarschijnlijk op grote delen van onze zandgronden zou voorkomen, wanneer de mens in het verleden op geen enkele wijze invloed op de bossen zou hebben gehad (één etage, weinig afwisseling)' (zie afbeelding).

Dit schrikbeeld is kennelijk een steuntje in de rug voor diegenen die het standpunt huldigen dat ingrijpen door de mens een noodzakelijke voorwaarde zou zijn voor de ontwikkeling en instandhouding van gevarieerde bosbeelden. Ik wil niet ontkennen dat door ingrijpen van de mens gevarieerde bosbeelden kunnen worden ontwikkeld, dan wel in stand gehouden, maar de gedachte dat het Nederlandse bos zonder hulp van de mens noodzakelijkerwijs gekenmerkt zou worden door geringe afwisseling in structuur en soortensamenstelling is zonder meer onjuist en berust op ten minste twee ernstige denkfouten.

Doordat soorten als Eik en Taxus de Beuk ruimschoots kunnen overleven moet het vrijwel uitgesloten worden geacht dat op spontane wijze een puur beukenbos zou kunnen ontstaan. Wanneer ze niet worden omgezaagd overleven Eik en Taxus verschillende generaties Beuken, waarbij periodiek dominantie van Beuk kan optreden, gevolgd door sterffasen van de Beuk, die plaatselijk massaal kan afsterven wanneer er eenmaal 'gaten' zijn gevallen.

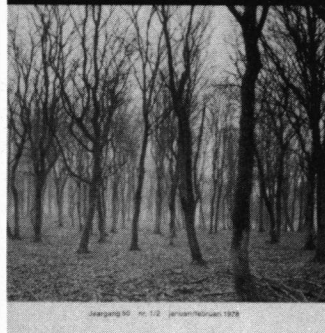
Onmiddellijk daaropvolgend zijn de vestigingscondities voor Beuk uitgesproken slecht, terwijl met name Eik zich zeer goed kan vestigen, terwijl de reeds aanwezige Eiken vele decennia groeivoorsprong hebben en

van de tijdelijk verminderde concurrentie gebruikmaken voor een 'groeispurt' naar een kroonhoogte die ongeveer op het niveau ligt van wat ook laterkomende Beuken zullen halen. Omdat in deze periode de Eiken ook nadrukkelijk zijdelings uitgroeien is het in een latere fase van de bosontwikkeling vrijwel onmogelijk dat de opdringende Beuken de breed uitgesteelde Eiken kunnen verdringen.

Tot voor kort was de fase van het massaal afsterven van de oude Beuken in een door Beuken gedomineerd bos op kenmerkende wijze te zien in 'Denny Wood', onderdeel van de 'New Forest'. Inmiddels zijn er door een instortende Beuk mensen het slachtoffer geworden en is Denny Wood grotendeels gekapt.

De tweede denkfout is dat de fauna, in het bijzonder de megafauna (dieren van meer dan 50 kg), hooguit een verwaarloosbaar effect zou hebben op de structuur en de soortensamenstelling van de vegetatie. In onze 'ontheelde' bossen is dit uiteraard het geval, maar in normale, niet door de mens beïnvloede bossen van de gematigde klimaatszones is de invloed van herbivoren van nature groot. Bij beschouwingen over de natuurlijkheid van bosesystemen dient overigens een ruime tijdsschaal te worden aangehouden, om-

nederlands
bosbouw tijdschrift



dat de huidige megafauna niet geheel representatief is voor de fauna uit perioden voordat *Homo sapiens* een dominante milieufactor werd.

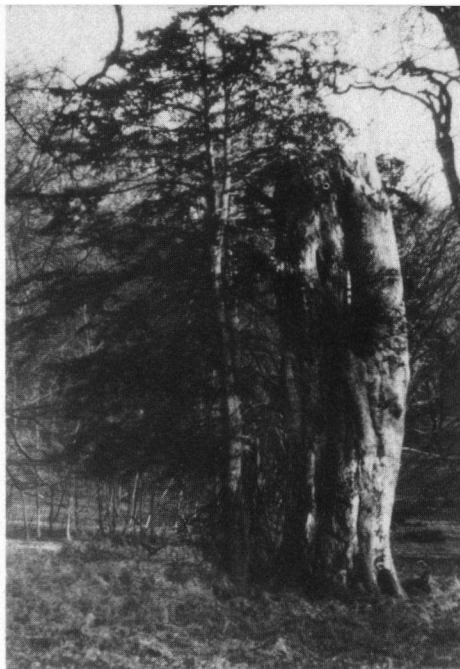
Deze ruime tijdsschaal is tevens noodzakelijk omdat het overgrote deel van de boomvormende soorten al bekend is van voor het Pleistoceen en dus bestand was tegen de natuurlijke selectiedrukken uitgeoefend door de Tertiaire megafauna en de moderne megafauna van de tussenijstijden, terwijl de mogelijkheid van coëvolutie tussen (bos)vegetatie en nichedifferentiatie binnen de herbivoren-gemeenschap niet moet worden uitgesloten.

In dit verband dient bij verwijzing naar 'ongerepte' Noordamerikaanse (bos)ecosystemen te worden bedacht dat het overgrote deel van de daarin thuishorende megafauna betrekkelijk recent (circa 10.000 jaar) geleden, al dan niet in overwegende mate door toedoen van de mens is uitgestorven (Martin & Wright 1967, Kurtén & Anderson 1980).

De conclusies over de invloed van begrazing op brandgevoeligheid in het Serengeti-ecosysteem (Norton-Griffiths 1979) geven aan dat de brandgevoeligheid van veel Noordamerikaanse bossen wel eens voor een belangrijk deel het gevolg zou kunnen zijn van het wegvallen van het merendeel van de megafauna.

Kleine en grote herbivoren

De afmetingen van landzoogdieren variëren van muizen tot olifanten. Daarbij kunnen de invloeden van knaagdieren door middel van vraat, zaadverspreiding en beïnvloeding van de bodem ten minste tijdelijk en plaatselijk van betekenis zijn voor de soortensamenstelling en de structuur van een bos. In de bijdragen van Snater en Van Vuure zal hierop nader worden ingegaan. Op deze plaats wil ik over de rol van knaagdieren alleen zeggen dat langdurige preventie van bosvorming alleen mogelijk lijkt in sterk gestoorde ecosystemen, waarin juist de op knaagdieren gespecialiseerde predatoren sterk worden vervolgd. Zo zijn na het herstel van de vossen- en havikenpopulaties de konijnenpopulaties op de Veluwe duidelijk uitgedund en lijkt, ook in myxomatosevrije jaren, een aanzienlijk deel van de jaarlijkse aanwas al voor de winter door predatoren te zijn opgeruimd. Dit fenomeen mag door kleinwildjagers worden betreurd, voor de natuurlijke verjonging



De *Taxus* overleeft meerdere generaties Beuken.
(New Forest).
Foto: H.E. van de Veen.

in bossen is dit een uiterst positieve ontwikkeling!

Hoewel de kleine herbivorenpopulaties doorgaans vele individuen tellen en vaak hogere dichtheden bereiken dan de grote herbivoren is hun totaaleffect op de vegetatiestructuur doorgaans veel kleiner dan het actuele of potentiële effect van de grote herbivoren. Dat komt omdat kleine warmbloedige dieren door hun ongunstige verhouding tussen lichaamsoppervlak en -volume naar verhouding veel meer en/of veel beter voedsel nodig hebben dan grote warmbloedige dieren. Daardoor bereiken de kleinere herbivoren een veel lagere biomassa dan de grote herbivoren.

Bovendien zijn grote herbivoren (Wisent, Eland, rund, paard) in de kracht van hun leven vrijwel predatie-resistent zodat hun ruimtelijke verspreiding en eetperioden niet of nauwelijks door roofdieren worden beïnvloed. Daardoor kunnen ze het aanwezige voedselaanbod veel beter benutten dan de kleine herbivoren en wordt de trend naar een relatief hoge biomassa verder versterkt. Bij de grote herbivoren wordt de populatie uiteindelijk beperkt door beperkingen in de exploitatie van het leefgebied, zoals beschikbaarheid van oppervlaktewater en de minimumkwaliteit van het voedsel.

Voor verschillende typen grote en middelgrote herbivoren heeft het begrip 'voedselkwaliteit' een duidelijk verschillende betekenis. Voor soorten die aanzienlijke vetreserves kunnen vormen zoals Wild Zwijn, Ree, Edelhert, Eland en paard is de voedselkwaliteit in de 'zomer' in principe belangrijker dan de kwaliteit van het voedsel in de winter. Voor een gespecialiseerde graseter als het rund is het echter van levensbelang dat er ook in de winter voldoende gras aanwezig is, van wat voor kwaliteit dan ook.

In de paragraaf over 'specifieke effecten van grote herbivoren' zal het aspect 'voedselkwaliteit' nader worden toegelicht.

Algemene effecten van grote herbivoren

Alle grote herbivoren hebben in hun effecten op de structuur en soortensamenstelling van de (bos)vegetatie een aantal aspecten gemeen. Deze aspecten zijn:

1. versnelde kringloop van de in het systeem aanwezige nutriënten,
2. horizontaal nutriëntentransport,
3. betredingseffecten,
4. verlenging van het groeistadium van geprefereerde voedselplanten,
5. het ten minste plaatselijk remmen en eventueel fixeren of terugdringen van de successie.

Het eerste aspect is vooral in voedselarme en matig voedselrijke milieus van zeer wezenlijke betekenis. Wanneer herbivorie van betekenis ontbreekt krijgt een zeer groot deel van de jaarlijkse primaire productie de kans verregaand te verouderen. Daarbij ontstaat een groot aantal organische verbindingen welke moeilijk of zeer moeilijk afbreekbaar zijn en de gehaltes aan dergelijke verbindingen kunnen met name in dicotylen hoog oplopen. Daardoor kan het vele jaren duren alvorens de in het verouderde dode plantenmateriaal gebonden nutriënten weer als voedingsstoffen voor de plantenwortels beschikbaar komen. In de praktijk uit zich dit als **strooiselophoping** waardoor het op kringlopen gebaseerde ecosysteem als het ware 'verstopt' raakt. Grote herbivoren kunnen er in belangrijke mate toe bijdragen dat een deel van de primaire productie tijdig wordt gegeten en na korte tijd weer als -biologisch zeer goed afbreekbare- mest wordt uitgescheiden, waardoor tenminste plaatselijk de nutriëntenkringloop aanzienlijk kan worden versneld

en de beschikbaarheid van nutriënten voor de vegetatie aanzienlijk kan worden verhoogd. Juist in de meer voedselarme milieus is dit aspect van wezenlijke betekenis voor de ontwikkelingsmogelijkheden van de vegetatie.

Het horizontaal nutriëntentransport treedt op als gevolg van het feit dat de plaatsen van voedselopname doorgaans niet samenvallen met de plaatsen van defecatie en urineren. De specifieke eigenschappen van mest en urine betekenen ten alle tijde een zeer locale bemesting. Dit effect wordt doorgaans versterkt doordat eetplaatsen en rustplaatsen of paden zelden samenvallen. Daardoor ontstaat in de regel een mozaïek met gradiënten van extreme verschraving tot extreme verrijking. Het is belangrijk vast te stellen dat een dergelijk patroon van relatief voedselarme en voedselrijke plekken ook onder omstandigheden van extensieve begrazing optreedt; er zijn **altijd** plaatsen -desnoods op een klein deel van het areaal- waar zeer intensief wordt gegeten en op rustplaatsen en langs door de dieren gebruikte paden treedt altijd zeer plaatselijk, sterke verrijking op.

Op de plaatsen, waar de dieren veel tijd doorbrengen, treden bij de grote herbivoren met hun relatief grote hoefdruk altijd duidelijke betredingseffecten op. Deze uiten zich in een zekere mate van bodemverdichting en het plaatselijk opentrappen van de vegetatie waardoor ruwe humus en minerale grond aan de oppervlakte worden gebracht. Hierdoor wordt de variatie aan milieumomstandigheden aanzienlijk groter dan wanneer de grote herbivoren zouden ontbreken. Middelgrote herbivoren als schapen, Reeën en herten hebben een zo lage hoefdruk dat betredingseffecten eigenlijk alleen langs schapen- en wildpaden zichtbaar zijn.

Bij allerlei vormen van 'begrazing' doet zich het verschijnsel voor dat over grote of kleine delen van het door de herbivoren gebruikte areaal regelmatig gegeten planten niet overal tot bloei kunnen komen en vaak opnieuw uitlopen. Dat geldt vooral voor dwergstruiken, heesters en bomen en in het bijzonder voor een aantal zodevormende grassoorten. Daardoor kan de periode met een kwalitatief goed voedselaanbod worden verlengd en kan, vooral bij grassen onder niet-aride omstandigheden, het totale aanbod van hoogwaardig voedsel worden vergroot.

Een ander gevolg van geconcentreerde en

	DAM- HERT	EDEL HERT	REE	WISENT	WILD ZWIJN	RUND	SCHAAP	PAARD	GEIT
TERREINVOORKEUR ● : primair ○ : secundair ○ : tertiair (vooral in verband met dekking) open terrein parklandschap open bos gesloten bos	○ ● ○	○ ○ ●	○ ○ ○	○ ○ ○	○ ○ ○	● ● ○	● ○ ○	● ○ ○	○ ● ○
VOEDSEL ● : hoofdvoedsel ○ : regelmatig gegeten ○ : van ondergeschikt belang grassen en zeggen kruiden afgevallen kleine boomvruchten knoppen en bladeren twijgen en dwergstruiken bast wortels, knollen, insecten, enz.	● ○ ● ○ ○ ○	● ○ ○ ○ ○ ○	○ ○ ○ ○ ○ ○	○ ○ ○ ○ ○ ○	○ ○ ○ ○ ○ ○	● ○ ○ ○ ○ ○	● ○ ○ ○ ○ ○	● ○ ○ ○ ○ ○	○ ○ ○ ○ ○ ○
HERKAUWERSCLASSIFICATIE ● : primair ○ : secundair 1. "grote grazer" (engels: grazer) overgangsvorm 1/2 2. "variabele vreter" (engels: intermediate feeder) overgangsvorm 2/3 3. "snelle snoeier" (engels: browser)	○ ●	○ ○	○ ○	○ ○	niet van toepassing	○ ○	○ ○	niet van toepassing	○ ○
DRINKWATERBEHOEFTE zelden of nooit regelmatig dagelijks	x	x	x	x	x	x	x	x	x
BEHOEFTE AAN MODDER		x		x	x				

Figuur 1: Voorlopige, gegeneraliseerde evaluatie van grote, voor het beheer in aanmerking komende, herbivoren wat betreft terreinvoorkeur, voedsel, drinkwaterbehoefte en behoefte aan modder. (Naar Van de Veen 1982, met dank aan dr. D.C.P. Thalen.

herhaalde voedselopname op een beperkt aantal geprefereerde locaties is het plaatselijk stagneren en eventueel terugdringen van de successie. Een bekend voorbeeld is de heide, die bij onvoldoende begrazingsdruk van echte grazers gemakkelijk kan vergrassen of zich herstellen tot bos. Ook in meer natuurlijke situaties komt dit verschijnsel onder zeer verschillende omstandigheden voor, maar dan betreft het altijd relatief kleine delen van het totale areaal. Op deze plaatsen kan de vegetatie zeer kort worden gehouden, bijvoorbeeld in de vorm van een 'geschoren grasmat'. Maar ook is het mogelijk dat, al dan niet door stekelplanten, gedomineerde struwelen ontstaan. Dergelijke karakteristieke, door de effecten van planteneters ontwikkelde en in stand gehouden vegetatietypen worden wel aangeduid met de term 'zooclimax'.

Een belangrijk totaaleffect van de grote herbivoren is dat zij door hun invloed op de vegetatiestructuur en het toekomstig aanbod en de kwaliteit van het voedsel de levensomstandigheden voor middelgrote en kleine herbivoren aanzienlijk kunnen verbeteren. Dit verschijnsel wordt aangeduid als 'facilitatie'. Zo kunnen runderen door het doen ontstaan en onderhouden van grazige vegetaties de levensomstandigheden voor bijvoorbeeld Herten, Hazen, Konijnen en Veldmuizen verbeteren. In de landbouwcontext wordt dit

verschijnsel vaak benut door het toepassen van 'naweiden' met schapen.

Een belangrijke voorwaarde voor het goed functioneren van facilitatie bestaat hierin dat de biomassaverhoudingen waarin grote, middelgrote en kleine herbivoren van nature ten opzichte van elkaar voorkomen, ten minste globaal worden gehandhaafd, dan wel hersteld. Van nature bereiken de kleinere hoefdieren door hun predatiegevoeligheid juist in boscossystemen betrekkelijk lage dichtheden.

Worden de grote predatoren sterk uitgedund of uitgeroeid en is de jachtdruk onvoldoende, dan dreigt een -herhaaldelijk geconstateerde- 'bevolkingsexplosie' van de kleinere hoefdieren met als gevolg intensieve voedselconcurrentie waarbij de grote herbivoren tegen de talrijke kleine snelle eters het onderspit delven (Krasinski 1978). De daarmee gepaard gaande 'overbeweiding' is de eerste aanzet tot de degradatie van het boscossysteem, welke kan voortschrijden tot het bos is veranderd in een levensgemeenschap waarin de boomvormende soorten niet meer domineren (struweel, heide, woestijn).

Ter vermindering van misverstanden is het wellicht nuttig het begrip 'bosweide' kort aan te duiden. Vele eeuwen is het de gewoonte geweest om vee, meestal onder de hoede van herders en honden, in het bos te weiden. Het

verschil met een natuurlijk herbivorenpakket wordt vooral gevormd door de veel hogere dichtheid aan gedomesticeerde herbivoren ten gevolge van wintervoeding met in de zomer verzameld voedsel (hooi, loof) en bescherming tegen predatie (schapen!). Ahlén (1975) schat dat in Scandinavië de gedomesticeerde herbivoren een circa dertig maal hogere biomassa bereiken dan de wilde fauna. Het effect van de bosweide was dan ook dat het bos langzaam maar zeker degenereerde tot heide of weide, al naargelang de bodemomstandigheden. Varianten op het 'bosweidesysteem' mogen dus niet worden vergeleken met verschillende vormen van natuurtechnische bosbegrazing waarbij de **natuurlijke draagkracht** de herbivorenbiomassa bepaalt.

Specifieke effecten van grote herbivoren

Wanneer herbivoren zelf hun voedsel moeten zoeken zijn er geen soorten die exact hetzelfde eten; elk beestje eet zoals het gebekt is met als complicatie dat de specifieke kenmerken van de spijsverteringsorganen de keuzevrijheid verder beperken. Daardoor en door de soortspecifieke behoefte aan drinkwater en modder vervult elke soort herbivoor een specifieke 'rol'. In figuur 1 wordt hiervan een schematisch overzicht gegeven.

In dit overzicht van de, voor natuurtechnisch bosbeheer in aanmerking komende, grotere herbivoren nemen het Wilde Zwijn en het paard als niet-herkauwers een bijzondere positie in. Beide soorten hebben de handicap dat ze voedsel met een hoog celwandgehalte en/of een hoog aandeel houtige bestanddelen slecht kunnen verteren.

De voedselselectiestrategie van het Wilde Zwijn is gericht op het benutten van licht verteerbaar voedsel met zo mogelijk een hoog aandeel dierlijk eiwit. Daartoe ontwikkelt het zwijn een enorme wroet- en graafactiviteit waardoor veel pioniersoorten zich in een bos met zwijnen duurzaam kunnen handhaven. Onder verregaand natuurlijke omstandigheden blijkt de dichtheid van Wilde Zwijnen laag waardoor de in intensief beheerde jachtvelden te constateren bijdrage aan de zaadkapitaalvernietiging van Eik en Beuk binnen de perken blijft.

Het **paard** houdt het bij plantaardig voedsel. Door 'te eten als een paard' ziet het paard kans perioden met slecht voedsel te overleven



Bast gegeten door Eekhoorns.
Foto: Rijksinstituut voor Natuurbeheer.

waarbij de beperkte mogelijkheden om voedsel met een hoog celwandgehalte te verteren worden gecompenseerd door een hoge voedselopname. Daardoor heeft het paard de neiging veel mest te produceren. Gevoegd bij het feit dat paarden een soort 'latrinesysteem' toepassen geeft de aanwezigheid van paarden zelfs bij hoge dichtheden (één paard per ha) aanleiding tot extreme milieudifferentiatie.

De voedselselectiestrategie van de herkauwers valt in drie hoofdtypen uiteen. Naast de 'grazers' die voornamelijk grassen eten kunnen ook 'variabele vreters', die zowel grassen als kruiden, bladeren, twijgen en bast opnemen en 'snelle snoeiërs' worden onderscheiden die zich voornamelijk voeden met kruiden, bladeren, twijgen en bast. Deze bij de Engelse terminologie van 'grazers', 'intermediate feeders' en 'browsers' aansluitende terminologie is van grote betekenis bij het gebruik van grote herbivoren wanneer het gaat om de ontwikkeling en duurzame instandhouding van natuurwaarden.

Het differentiërend criterium tussen de verschillende hoofdtypen herkauwers is het vermogen om celwanden efficiënt te verteren. De grazers zijn verregaand gespecialiseerd in het zonodig verregaand verteren van celwanden, die niet al te zeer verhout zijn. Dat betekent dat de echte grote grazers ook verouderd en dood gras redelijk kunnen verte-



Omgewaalde Grove
Dennen, geschild door
Edelherten.
Foto:
Rijksinstituut voor
Natuurbeheer.

ren. De browsers zijn daartoe niet in staat en voeden zich voornamelijk met voedsel dat een laag gehalte aan celwandbestanddelen bevat. Daarbij is het niet relevant of de opgenomen celwanden sterk zijn verhout: de doorstroomsnelheid van het voedsel is zo hoog dat effectieve celwandvertering nauwelijks mogelijk zou zijn.

De intermediate feeders zijn in staat het absorberend vermogen van de penswand verregaand aan te passen aan het beschikbare menu. Daardoor kunnen de intermediate feeders in perioden waarin voedsel met een laag celwandgehalte (snel groeiend gras, jaarscheuten van houtige gewassen, bladeren en vruchten) beschikbaar is hiervan bijna even goed gebruik maken als de browsers. Als grassen minder snel gaan groeien, waardoor het celwandgehalte tot ver boven de 50 % gaat oplopen, vertonen de intermediate feeders een duidelijke trend naar het eten van meer blad, bast en hout en zo mogelijk ook kruiden. Daardoor wordt voorkomen dat het celwandgehalte zo sterk gaat stijgen dat de gespecialiseerde pens van een echte grazer nodig zou zijn om een dergelijk rantsoen effectief te verteren. Voor een meer uitgebreide behandeling van de spijsverteringsfysiologie van herkauwers zij verwezen naar Van de Veen (1979), Van de Veen & Van Wieren (1980) en Van Soest (1982).

Omdat runderen als echte grote grazers voornamelijk grassen eten hebben runderen bij extensieve begrazing (één dier op 10 tot 20 ha) vrijwel geen directe effecten op bomen die het zaailingsstadium zijn gepasseerd.

Door het —vooral ten gevolge van winterbegrazing zonder bijvoeding— over aanzienlijke arealen korthouden van gras worden echter gunstige vestigingscondities geschapen voor pioniers met goede verspreidingsmoge-

lijkheden zoals de Berk en de Grove Den. Bovendien treedt bij extensieve begrazing door 'breedbekken' (paarden, koeien) doorgaans struweelvorming ('bush encroachment') op. Binnen de bescherming van het struweel (Meidoorn, Sleedoorn, Gaspeldoorn, Jeneverbes, Braam en dergelijke) vinden ook graag gegeten boomsoorten gunstige ontwikkelingsmogelijkheden. Extensieve begrazing door runderen heeft dus grote indirecte effecten op de toekomstige soortensamenstelling en structuur van het bos.

Bij de grote browsers en de grotere intermediate feeders vormen delen van bomen en (dwerg)struiken een vast bestanddeel van het menu. Daardoor hebben de Eland, de Wisent en het Edelhert naast de genoemde algemene effecten van grotere herbivoren vooral directe effecten op met name de structuur van het bos doordat ze ten minste lokaal de ontwikkeling van bomen en struiken kunnen remmen of tegenhouden en doordat ze als gevolg van schillen van bast bomen op termijn kunnen doen sterven. Deze verhoogde sterfte van overigens gezonde bomen kan het gevolg zijn van 'ringen' of van stamrot ten gevolge van infectie. Daardoor komt er zeer plaatselijk licht op de bosbodem waardoor er in een zeer verspreid patroon natuurlijke verjonging kan optreden. Dit proces is van **vitaal belang** voor de ontwikkeling en instandhouding van een bos met een ruimtelijk gespreide gevarieerde leeftijdsopbouw.

Hoe de relatieve invloeden van Eland, Wisent en Edelhert zich onderling verhouden is onbekend omdat deze soorten momenteel nergens op natuurlijke wijze naast elkaar voorkomen. Wel lijkt de conclusie gewettigd dat de Wisent door zijn geringe predatiegevoeligheid en het hoge aandeel bast in zijn menu (circa 26 % in de zomer en een veel hoger percentage in sneeuwrijke winters; Bo-

rowski & Kossak 1972) potentiëel de grootste directe effecten zal hebben op de bosstructuur.

Evenmin is bekend hoe de indirecte effecten van runderen inspelen op de directe effecten van bijvoorbeeld de Wisent en omgekeerd en

of er sprake is van concurrentie onder bepaalde omstandigheden. Alvorens deze hoofdrolspelers hun plaats in ons boscysteem kunnen hernemen zal aanvullend vergelijkend onderzoek onder semi-natuurlijke omstandigheden noodzakelijk zijn.

■ Dr. H.E. van de Veen, Kadijk 7, 7396 NJ Terwolde.

LITTERATUUR:

- Ahlén, I. (1975): Winter habitats of moose and deer in relation to land use in Scandinavia. *Viltrevy* 9: 45 - 192.
- Borowski, S. & S. Kossak (1972): The Natural Food Preferences of the European Bison in Seasons Free of Snow Cover. *Acta Theriologica* 17 (13) : 151-169.
- Krasinski, Z.A. (1978): Dynamics and Structure of the European Bison Population in the Bialowieza Primeval Forest. *Acta Theriologica* 21 : 359-373.
- Kurtén, B. & E. Anderson (1980): Pleistocene mammals of North America. Columbia University Press, New York.
- Martin, P.S. & H.E. Wright (eds.) (1967): Pleistocene extinctions. The search for a cause. Yale University Press, New Haven.
- Norton-Griffiths, M. (1979): The Influence of Grazing, Browsing, and Fire on Vegetation Dynamics of the Serengeti. In: A.R.E. Sinclair & M. Norton-Griffiths (eds). *Serengeti: Dynamics of an Ecosystem*. Bladzijden 310-352. University of Chicago Press, Chicago.
- Veen, H.E. van de (1979): Food selection and habitat use in the red deer (*Cervus elaphus*). Dissertatie R.U. Groningen.
- Veen, H.E. van de & S.E. van Wieren (1980): Van grote grazers, kieskeurige fijnproevers en opportunistische gelegenheidsvreter - over het gebruik van grote herbivoren bij de ontwikkeling en duurzame in stand houding van natuurwaarden. Instituut voor Milieuvraagstukken 80/11, V.U. Amsterdam.
- Veen, H.E. van de (1982): IX. De Veluwe: Testcase voor een consequent natuurbeschermingsbeleid. In H. Aiking, P. Ester, L. Hordijk & H.E. van de Veen: *Mozaïk van de milieuproblematiek*. VU Boekhandel/Uitgeverij, Amsterdam, bladzijden 161-191.
- Soest, P.J. van (1982): Nutritional Ecology of the Ruminant - ruminant metabolism, nutritional strategies, the cellulolytic fermentation and the chemistry of forages and plant fibers. Durham and Downey, Inc., Portland.