

Grote plantenetende zoogdieren

F.W.M. Vera

Inleiding

De tijd dat een natuurbeheerder zich nerveus handenwringend en stomend uit alle kieren en naden van zijn kleding excuseerde voor het feit dat hij grote planteneters in een terrein had ingezet in plaats van het te maaien, lijkt voorbij te zijn. Het heeft er alle schijn van dat het gebruik van grote planteneters een algemeen aanvaarde zaak is geworden, althans te oordelen naar het toenemend aantal terreinen waar het gebeurt. Beschouwt men de verschillende begrazingsobjecten, onder andere in deze artikelenreeks vermeld, dan valt op dat het vrijwel allemaal om kleine tot middelgrote gebieden gaat, dat wil zeggen dat enkele tientallen tot vele honderden hectares groot. Verder zijn de soorten die voor begrazing worden gebruikt, de soorten die op boerderijen werden gehouden, te weten: het paard, het rund en het schaap.

Voorzover het gaat om terreinen met de doelstelling van het handhaven van een landschap in de natuurwaarden die met een vorm van agrarisch gebruik, waarvan die dieren deel uitmaakten samenging, ligt het voor de hand de desbetreffende soorten voor het be-

heer ervan te gebruiken. Het is echter de vraag of het instandhouden van een of ander antiek agrarisch cultuurlandschap, waar de economische en sociaal culturele bodem uit is weggevallen in *alle* gevallen de *enig* denkbare optie is voor zo'n gebied, zeker als het in-





Foto rechtsboven:
Heckrunderen in het Oostvaardersplassengebied. Deze vrijlevende grote zoogdieren spreken erg aan bij het publiek.

Foto: F.W.M. Vera.

Foto linksonder:
Edelherten zijn meer dan alleen maar jachttrofeeën. Met hun variabele voedselkeus nemen zij een ecologische positie in tussen het gespecialiseerd, grasetende rund en de gespecialiseerde snoeier de Eland.

Foto: David van Dijk.

standhouden ervan alleen ten koste van veel geld en andere inspanningen mogelijk zal zijn. Men denke hierbij aan de grote heidevelden. Dat het niet de enige optie behoort te zijn, geven het Doldersummer Veld in Drenthe, De Ennemaborg in Groningen en De Hoorn en de Dellebuursterheide, beide in Friesland aan, gebieden waar beheerders naar nieuwe richtingen voor het beheer op zoek zijn. De dieren die in deze terreinen worden ingezet, zijn echter ook nog steeds de soorten die uit het agrarisch cultuurlandschap stammen.

De vraag is of er ten aanzien van de in te zetten herbivoren en de verschillende natuurgebieden in Nederland niet meer mogelijkheden zijn wat betreft het realiseren van doelen op het gebied van het natuurbeleid.

Verscheidene opties voor het natuurbeleid

Onderzoek aan natuurlijk (en gratis) functionerende ecosystemen heeft geleerd dat allerlei plant- en diersoorten ook in de setting van een meer natuurlijk, dan cultureel functionerend systeem blijven voortbestaan. Het

zou elke rechtgeaarde ecooloog ook hebben verbaasd, als dat niet het geval zou zijn geweest. Er zijn immers gedurende de relatief korte tijd dat de akkerbouw en veehouderij hun intrede hebben gedaan, geen nieuwe, aan die omstandigheden aangepaste, soorten ontstaan. Er hebben als gevolg daarvan alleen maar verschuivingen in het spectrum van soorten in een gebied plaatsgevonden. Er zijn er nogal wat verdreven door het in cultuur brengen van grote delen van Europa, waardoor ze nu zeldzaam zijn. Die soorten krijgen met name weer de kans als men een cultuurgebied omvormt tot een meer natuurlijk functionerend systeem. Een fraaie illustratie daarvan zijn de moerassen van de Oostvaardersplassen met de Grote Zilverreigers, de Grauwe Ganzen en de Lepelaars, vergeleken met de rest van de Flevopolders, die er ook zo zouden hebben bijgelegen, als men het niet in cultuur zou hebben gebracht.

De ontwikkelingen in het moerassige, bekade deel van de Oostvaardersplassen tonen verder aan dat bij een meer natuurlijk functioneren van het systeem een grote variatie in soortensamenstelling en structuur van de begroeiing ontstaat dan men louter vanuit bodemgesteldheid, waterdiepte en dergelijke zou verwachten. De factor in dit geval is een bepaalde begrazingsdruk van Grauwe Ganzen in combinatie met het peilverloop van het water (Dubbeldam 1978, Koridon et al 1981, Poorter 1982).

Ook van andere moerassen uit Europa is een dergelijk differentiërend effect ontstaan door in het systeem thuishorende planteneters bekend (König 1952, Festetics & Leisler 1968,

Fiala & Kvet 1970, Schröder 1971). In Noord-Amerika heeft de vraat van de Bisamrat een vergelijkbaar differentiërend effect op moerasbegroeiingen (Errington et al 1963, Weller & Spatcher 1973, Weller 1978). Variatie in begroeiing als gevolg van vraat van deze planteneters in combinatie met abiotische terreinomstandigheden, leidt ertoe dat andere moerasbewoners kunnen voortbestaan (Beecher 1942, Fiala & Kvet 1970, Krull 1970, Weller & Spatcher 1973, Krapu 1974, Voigts 1976, Weller 1978). In verhoudingsgewijs drogere terreinen heeft de vraat van grote plantenetende zoogdieren een vergelijkbaar (faciliterend) effect voor andere organismen (Oosterveld 1975, Sinclair 1979, Van de Veen & Van Wieren 1980).

Daarmee is niet gezegd dat alle cultuurlandschappen die bijvoorbeeld bij natuurterrein-beherende instanties in eigendom of beheer zijn, dan maar tot meer natuurlijk functionerende systemen zouden moeten worden omgevormd. Geenszins, want een natuurlijk functionerend systeem stelt ook eisen, met name wat betreft de grootte van een natuurgebied. Er zijn nogal wat soorten, die van dergelijke systemen deel zouden moeten uitmaken, die een groot gebied nodig hebben om zich te kunnen handhaven. In het bijzonder geldt dat voor de grote plantenetende zoogdieren, die essentieel zijn voor het draaiend houden van natuurlijk functionerende ecosystemen. Op de essentie van de grote plantenetende zoogdieren wordt hieronder ingegaan.

Effect van grote plantenetende zoogdieren op begroeiingen

Naast factoren als vuur en overstromingen zijn grote plantenetende zoogdieren in staat de successie van een begroeiing deels terug te zetten, waardoor oude en jonge ontwikkelingsstadia naast elkaar aanwezig kunnen zijn. Afhankelijk van de dichtheid waarin ze voorkomen, kunnen deze dieren de vegetatie ontwikkelen en fixeren in een variatie aan patronen, structuren en soorten, die groter is dan welke alleen is te ontleen aan bodem, klimaat, topografie en andere abiotische omstandigheden.

Gebieden die zonder grote planteneters tot bos worden, kunnen mét deze dieren open tot half open, parkachtige landschappen

zijn, met alle daaraan verbonden plante- en diersoorten (Peterken & Tubbs 1965, Tüxen 1974, Sinclair 1979, Kortlandt 1983). Behalve landschapsvorming heeft de vraat van grote plantenetende zoogdieren in het groeiseizoen tot gevolg dat het verouderingsproces bij planten wordt afgeremd en de hergroei wordt zo gestimuleerd (Mc Naughton 1983). De voedingswaarde blijft daardoor voor planteneters over een langere periode van het jaar hoog (Van de Veen & Van Wieren 1980, Van Soest 1982). Het verwijderen van een deel van de uitgegroeide, verouderde planten in de herfst, winter en vroege voorjaar, wanneer de groei laag is of zelfs stilstaat, zorgt ervoor dat jong plantemateriaal in de vorm van scheuten en kiemplanten (winterannuellen) onder het oude materiaal vandaan tevoorschijn komen en als voedsel bereikbaar worden. Van dit totale effect van grote planteneters profiteren behalve de dieren zelf ook vele kleinere planteneters onder de zoogdieren (Reeën, Hazen, Konijnen, muizen, gazellen), vogels (ganzen, eenden) en insecten. Voor hen komt meer voedsel van betere kwaliteit over een langere tijd beschikbaar (Sinclair 1979, Mc Naughton 1979, Van de Veen 1979, Danell & Huss-Danell 1985).

Ander soort planteneter; ander effect

Het effect van de vraat van grote plantenetende zoogdiersoorten hangt af van de soorten planten die ze eten en van de dichtheden waarin ze voorkomen. Wat de voedselvoorzeker betreft zijn een aantal typen te onderscheiden. Binnen de groep van herkauwers, waartoe bijvoorbeeld rund, Ree, Edelhert, Eland, Prairiebison, Wisent, Steenbok, Giraffe, Kafferbuffel behoren, worden onderscheiden: de echte grazers (aangeduid met een veel gebruikte Engelse term: grazer, bulk of roughage feeder), de snoeiers (Engelse term: browser) en de variabele vreters (Engelse term: intermediate feeder) Hofmann 1973, Van de Veen 1979, Van de Veen & Van Wieren 1980, Van Soest 1982). Voorbeelden van echte grazers zijn: rund, Kafferbuffel, Prairiebison; van snoeiers: Eland, Ree, Giraffe en van variabele vreters: Edelhert en Wisent. Elk van deze groepen vertegenwoordigt een eigen kenmerkende oplossing voor de mogelijkheden en onmogelijkheden om allerlei soorten planten als voedsel te benutten. Zij onderscheiden zich vooral van elkaar in de



mate waarin zij de snel verteerbare celinhoud, dan wel de langzaam verteerbare celwand van plantemateriaal als voedsel gebruiken.

Echte grazers leggen zich toe op het verteren van celwandmateriaal. Ze hebben vóór de maag een gladwandige pens die in verhouding tot het lichaam groot is en waar het voedsel betrekkelijk lang verblijft om pensbacteriën de tijdrovende vergisting van celwanden te laten doen. De bij vergisting vrij gekomen verbindingen (vetzuren) worden door de penswand heen opgenomen in het bloed. Het overige, tot een zeker formaat afgebroken plantemateriaal gaat te zamen met grote hoeveelheden pensbacteriën door naar de maag en darmen om verder te worden verteerd.

Voorale de bacteriën zijn de eiwit- en vitamenrijke voeding voor de herkauwers. Een voorwaarde voor een goed verloopende celwandvergistings is dat de celwanden geen hoog ligninegehalte mogen bevatten. Lignine belemmert de bacterievergisting van het plantemateriaal tot kleinere partikels en verhindert zo uiteindelijk de doorstroming, waardoor het systeem verstopt raakt. Een te hoog percentage lignine in het voedsel van echte grazers heeft tot gevolg dat ze met een volle, verstopte pens sterven van de honger. Met

De Eland is bij uitstek een snoeier van bomen en struiken met zijn slurfachtige bovenlip zoals dat bij veel andere bladeren- en takken-etende zoogdieren het geval is.

name houtige soorten planten (struiken en bomen) bevatten een hoog, grassen daarentegen een laag percentage lignine. Bovendien is het totale percentage celwandmateriaal door het jaar heen bij grassen (monotylen) hoger dan bij houtige plantesoorten (dicotylen). Uit deze gegevens is de afkeer van houtige en voorkeur voor grassen van echte grazers als rund en Prairiebison goed te verklaren.

Indien de herkauwer zich toelegt op het verteren van snel vergistbare celinhoud, in plaats van de slechts langzaam vergistbare celwand, dan worden houtige soorten planten als voedsel juist meer en grassen juist minder interessant. In vergelijking met grassen, hebben houtige planten door het jaar heen gemiddeld een hoger percentage celinhoud. Het selecteren op celinhoud wordt door de snoeiers als voedselstrategie toegepast. Hun pens is in vergelijking met het lichaam klein. De oppervlakte van de binnenwand is door de papillen sterk vergroot, waardoor een intensief contact tussen plantemateriaal en penswand mogelijk is. Daar

door kan snel en efficiënt de in korte tijd vergisbare celinhoud worden benut en in vergelijking met echte grazers, een snelle doorstroming van voedsel is dan mogelijk. Niet verteerbare lignine of andere moeilijk afbreekbare celwandonderdelen doen dan niet zo ter zake. Daardoor maakt deze strategie het juist mogelijk planten met een relatief hoog percentage lignine en dergelijke als voedsel te benutten. Het is dan ook niet verwonderlijk dat snoeiers als Ree en Eland geen grassen, maar voornamelijk delen van struiken en bomen op het menu hebben staan.

De variabele vreters hebben een pens waarvan de grootte in verhouding tot het lichaam tussen die van de grazers en de snoeiers in ligt. In tegenstelling tot deze beide groepen verandert de pens bij de variabele vreters in de loop van het jaar. In het voorjaar heeft deze een vorm die meer is ingesteld op een relatief langere vergisting van celwandmateriaal; in het najaar een vorm waarmee de celinhoud van planten kan worden benut. Variabele vreters eten in het voorjaar vooral (groeïende) grassen, wanneer deze een nog verhoudingsgewijs laag percentage celwand hebben. Neemt het celwandgehalte toe als gevolg van veroudering in de loop van het seizoen, dan schakelen de variabele vreters over op celinhoud, hetgeen hun door de veranderde pensvorm wordt mogelijk gemaakt. Hun voedsel bestaat dan voornamelijk uit delen van houtige gewassen (struiken en bomen). Variabele vreters hebben een strategie ontwikkeld die zich niet richt op hetzij celwanden (zoals de grazers), hetzij celinhoud (zoals de snoeiers), maar op een constante verhouding tussen celinhoud en celwand van ongeveer 50-50. In plaats van specialisatie op vertering van celinhoud of celwand is de variabele vreter een specialist in het wisselen in voedselvoorkeur al naar gelang de kwaliteit in de loop van het seizoen. Samengevat kan men stellen dat het voedsel van variabele vreters in het voorjaar en een deel van de zomer voornamelijk uit grassen bestaat, zolang het celwandgehalte niet te hoog is en in de nazomer en winter voornamelijk uit delen van struiken en bomen.

Samengevat gaat de voorkeur van de grazers als rund uit naar grassen; die van snoeiers als Ree en Eland naar knoppen, bladeren, twijgen en bast van struiken en bomen en die van variabele vreters als Edelhert en Wisent naar

groeïende grassen in het voorjaar en voorzomer en bladeren, knoppen, twijgen en bast van bomen en struiken in de nazomer en winter.

Tot een geheel andere groep behoort het paard. Evenals bijvoorbeeld het Konijn wordt het paard gerekend tot de planteneters waarbij de celwandvertering plaatsvindt in een grote blindedarm. Paarden zijn te typeren als grazers die zich als snoeiers gedragen. De verwantschap met de grazers is dat hun voorkeur uitgaat naar grassen en de overeenkomst met de snoeiers is dat ze celinhoud goed en de celwand veel minder efficiënt kunnen benutten. Het paard onderscheidt zich van de herkauwers doordat hij in staat is de passagesnelheid van het voedsel door de maag en darmen flink op te voeren; tot ruim twee maal die van het rund. Per tijdseenheid kunnen zij daarom uit kwalitatief slecht voedsel, bijvoorbeeld grassen met een laag eiwitgehalte en (met name in de stengels) relatief hoog ligninegehalte, meer voedingsstoffen en energie halen dan runderen. Van alle graseters consumeren paarden dan ook voedsel met de laagste voedingswaarde en verteerbaarheid (Janis 1975, Sinclair 1979, Van Soest 1982). Zij kunnen daardoor in leven blijven op een dieet dat voor herkauwers van gelijk gewicht (circa 400 kg) absoluut onvoldoende is (Janis 1975). Juist omdat paarden celwandmateriaal snel kunnen doorspoelen zijn zij meer dan runderen in staat ook houtige planten als voedsel te benutten. Met name in perioden van voedselschaarste uit zich dat onder andere in meer schillen (de bast van struiken en bomen aftrekken).

Behalve de vorm van het spijsverteringsstelsel is ook de grootte van planteneters van belang. Bij een toenemende grootte van een dier neemt de lichaamsoppervlakte met het kwadraat toe en de lichaamsinhoud met een derde macht. Feitelijk betekent dit dat naarmate een dier groter is hij minder van de inwendig geproduceerde warmte aan de buitenwereld kwijtraakt. De basale energiebehoefte dat wil zeggen de hoeveelheid energie die nodig is om niet af te vallen is gerelateerd aan het lichaamsgewicht volgens de formule $K \times W^{0,75}$ (K.cal.d-1). De K is een constante die per soort varieert (Moen 1973). In de praktijk betekent dit dat hoe kleiner een dier des te beter moet de kwaliteit (verbrandingswaarde) van het voedsel zijn om de stofwisseling



**Heckrund met kalfje in het Oostvaardersplas-
sengebied.**

Foto: F.W.M. Vera.

op peil te kunnen houden, ergo: hoe groter het dier hoe slechter de kwaliteit kan zijn. Dit principe geldt zowel binnen één soort (een runderkalf van circa 50 kg selecteert als graster kwalitatief beter voedsel dan een volwassen stier van circa 1000 kg) als tussen verschillende soorten binnen een zelfde voedselstrategie (een Ree als snoeier van tot circa 40 kg eet de meest eiwitrijke knoppen en pas-uitgelopen bladeren van struiken en bomen, terwijl een Eland als snoeier van 500 kg dan hele takkenbossen als voedsel naar binnen werkt).

Gedrag en terreinbeïnvloeding

Naast de voedselkeuze spelen betreding en daarbij het gedrag als sturende factor een rol bij de beïnvloeding van de begroeiing.

Generatie op generatie worden vaste paden gebruikt. De wisseling in beschikbaarheid van voedsel door de seizoenen heen uit zich in een vast patroon van gebruik van delen van een gebied.

Afhankelijk van de groepsstructuur kunnen lokale verschillen in graasdruk of andere vormen van terreinbeïnvloeding ontstaan. Sommige soorten, bijvoorbeeld de Eland, leven erg op zichzelf (Wisse et al 1982), terwijl andere als Edelhert, rund en paard in zekere zin elkaars nabijheid opzoeken. Binnen de soorten zijn weer nuanceringen aanwezig. Mannelijke Edelherten leven in groepsverband in andere delen van een gebied dan de vrouwelijke, de kalveren en oudere nog onvolwassen dieren (Van de Veen 1979).

Bij runderen kunnen groepen in grootte en samenstelling wisselen. Over het hoe en

waarom is weinig bekend; publicaties geven tegenstrijdige visies (Schloeth 1961, Krasinski 1978, Hall 1979).

Paarden leven in zogenaamd haremverband. Een volwassen hengst heeft enkele (maximaal 4-5) volwassen merries. Binnen deze groep leven de veulens en jongen dieren tot twee jaar. Jonge mannelijke dieren leven apart in kleine vrijzelligengroepen buiten het haremverband (Feist et al 1976, Jaworowska 1976, Duncan 1983).

In bepaalde perioden van het jaar, bijvoorbeeld tijdens de voortplantingstijd, kunnen verhoudingsgewijs grote concentraties van dieren optreden en dan ontstaan er relatief grote dichtheden. Verhevigde sociale interacties die daarvan mede het gevolg zijn, uiten zich in krabben en hoornen in de grond, wat plaatselijk een kale bodem tot gevolg heeft (Schloeth 1961). Andere activiteiten als stoeien, het nemen van stof- of modderbaden, drinken, herkauwen en slapen gebeuren veelal op vaste plaatsen en veroorzaken verschillen in betredings- en bemestingsintensiteit, die naast de betreding die algemeen optreedt, hun sporen in het terrein achterlaten.

Het nut van grote planteneters nader bekeken

Zoals al gesteld veranderen grote planten-etende zoogdieren door hun vretterij, betreding en lokale bemesting de structuur, de

soortensamenstelling en de kwaliteit van de begroeiingen ingrijpend. Andere organismen, zowel planten als dieren, profiteren daarvan. Zij krijgen levenskansen geboden die er niet zijn als de grote planteneters ontbreken. Hierna wordt wat dieper op het faciliterende effect van grote planteneters ingegaan. Als gevolg van het afvreten blijven planten in de groei. De jonge scheuten zijn rijker aan energie (koolhydraten), aan bouwstenen (eiwitten) en hebben een lager gehalte aan celwandmateriaal (cellulose) dan verouderde plantendelen, waardoor ze beter verteerbaar zijn.

Van de hergroei van grassen, die optreedt vanuit de laag bij de grond liggende groeipunten profiteren bijvoorbeeld kleine planteneters als ganzen, eenden en Hazen. Van de hergroei van allerlei soorten struiken en bomen (Hazelaar, Liguster, Meidoorn, Eik, Es, Linde en Iep) profiteren Ree en allerlei soorten bladeteende insecten, terwijl andere insecten als vlinders met name profiteren van de structuur (Bink & Van der Made 1986). Bij Linde en Iep treedt na vraat zelfs uitbundige vegetatieve vermeerdering in de vorm van wortelopslag op. Aan het regeneratievermogen van grassen danken wij onze weilanden en aan het regeneratievermogen van Liguster, Eik en Es onze tuinheggen en hakhoutcultuur.

Wat zomers niet door de grote planteneters is afgevreten dient om de winter door te komen, te zamen met de vetreserves die in de goede tijden zijn opgebouwd. Het alsnog 's winters geheel of gedeeltelijk afvreten van doorgegroeid en afgestorven plantenmateriaal voorkomt opeenhoping van dood plantenmateriaal en daarmee verstikking op de lange duur van de gehele begroeiing. De nijpende voedselsituatie in de winter dwingt de grote planteneters bovendien minder kieskeurig te zijn. Datgene waarvoor ze zomers hun neus ophalen, moeten ze 's winters wel vreten bij gebrek aan beter.

Begrazing in natuurgebieden door wild levende grote planteneters zorgt er dus voor dat, naast de effecten van het afvreten van de verschillende typen begroeiing in het groeiseizoen, ook de gevolgen van het niet afvreten worden aangetroffen. Het resultaat is dat meer plant- en diersoorten in het ecosysteem naast en met elkaar kunnen voortbestaan, dan wanneer die wilde planteneters zouden

ontbreken of begrazing bijvoorbeeld alleen in het groeiseizoen gebeurt door één type planteneter, namelijk het rund in de vorm van vee, dat 's winters weer op stal wordt gezet. Maximale variatie in patroon, structuur, soortensamenstelling van de vegetatie en fauna, voor planteneters benutbare produktieverhoging, kwaliteitsverbetering etc. en biotoopvorming in het algemeen worden (met inachtneming van zaken als klimaat en dergelijke) bereikt in complete, dat wil zeggen ongestoorde ecosystemen, waarin alle van nature voorkomende planten en planteneters worden aangetroffen (Simmons 1974, 1979). Elke soort benut daarbij 'zijn' specifieke deel van de begroeiing, terwijl binnen de soorten nog weer differentiatie ontstaat door verschil in grootte tussen jonge en oude enerzijds en mannelijke en (meestal kleinere) vrouwelijke dieren anderzijds en sociale interacties binnen en tussen de soorten.

De Europese laaglandsituatie, waar Nederland deel van uitmaakt, herbergt van nature als grote planteneterende herkauwende zoogdieren de snoeiers Ree en Eland, de variabele vreters Edelhert en Wisent en de grazers het rund. Als niet herkauwende en op grond van voedselvoorkeur als grazer aan te merken soort is dat het paard (Brouwer 1949, Slob 1966, Volf 1979, Beintema et al 1983). Van het paard en het rund zijn de wilde vorm, respectievelijk de Tarpan en het Oerrund, uitgestorven. Het Oerrund, de wilde stamvader van de huisrunderen verdween in 1627 en van de Tarpan stierf in 1887 het laatste exemplaar (Janikowski 1942, Von Lengerken 1953, Simmons 1979).

Paard en rund zijn alleen nog aanwezig in de vorm van rassen die onderling verschillen in mate van domesticatie, dat wil zeggen in de mate waarin ze nog kenmerken van de wilde soort vertonen.

In het geval dat een wilde soort planteneter is uitgestorven, zoals bijvoorbeeld het geval is bij het Oerrund, moet worden gezocht naar runderen die de uitgestorven soort ecologisch het best kunnen vervangen. Dat betekent dat deze vervangers als wild levende dieren in de natuur moeten kunnen voortbestaan. Ze moeten zomer en winter buiten kunnen leven van datgene wat het terrein aan voedsel biedt en ook overigens geen menselijke verzorging nodig hebben, zoals bijvoorbeeld assistentie bij de geboorte van kalveren. Van alle nog



Het krabben van Koniks naar brandnetelwortels aan het eind van de winter. Zo worden hele stukken terrein omgeploegd.

Foto: F.W.M. Vera.

aanwezige runder- en paardentypen of -rassen, voldoen de zogenaamde primitieve rassen het best aan deze eisen.

Primitieve runderrassen

In de fokkerij heeft men door veredeling bepaalde eigenschappen, bijvoorbeeld het geven van melk, door selectie zoveel mogelijk trachten te ontwikkelen. Door veredeling van de melkgift zijn uitgesproken melkrassen ontstaan als het Fries-Hollands vee, het Holstein-Frisian vee en het Jerseyvee om maar enkele te noemen. Door veredeling van de vleesvorming zijn weer uitgesproken vleesrassen ontstaan, zoals Limousin- en Charolaisrunderen, waarvan zelfs 'dikbil'-variëteiten bestaan.

Primitieve runderrassen hebben veel minder bloot gestaan aan gerichte selectie door mensen. Bij deze rassen zijn dan ook veel meer kenmerken van het Oerrund in onveranderde of vrijwel onveranderde vorm behouden gebleven..

Typische voorbeelden van primitieve runderassen zijn: het Spaanse Vechtrund, het Zuidfranse Camarguerund, de Engelse parkrunderen (Chillingham en Cadzow), het Hongaarse Stepperund, het Istrische Rund, het Corsicaanse Bergrund en het Schotse Hooglandrund. Deze runderrassen en een aantal meer veredelde rassen zijn de runderen

geweest waarmee omstreeks 1920 in Duitsland een interessant fokexperiment is opgezet door de gebroeders Heck.

De 'teruggefokte' Oerrunderen van de gebroeders Heck: de Heckrunderen

Omstreeks 1920 zijn in Duitsland de gebroeders Heck (Heinz & Lutz), zoons van de directeur van de dierentuin in Berlijn, elk begonnen met een kruisingsexperiment met verscheidene runderrassen.

De gebroeders Heck gebruikten voor hun experiment rassen waarin niet alleen de uiterlijke kenmerken van het Oerrund het beste bewaard waren gebleven, maar ook eigenschappen als gehardheid, weerstandsvermogen tegen een leven in de vrije natuur, behendigheid en alertheid.

In feite heeft het experiment van de gebroeders Heck een nieuw gefokt ras (aan te duiden als 'Heckrunderen') opgeleverd, waarvan mag worden verondersteld, dat het in vergelijking met de gebruikte rassen de grootste gemene deler heeft van eigenschappen die zijn terug te voeren tot het Oerrund. In die betekenis mag van dit ras worden verwacht, dat het zich ten minste zo goed, zo niet beter onder natuurlijke omstandigheden kan handhaven, dan de voor het kruisen gebruikte rassen, en het een goede ecologische vervanger zal zijn voor het verdwenen Oerrund.

Inzet Heckrunderen in natuurgebieden

Een praktisch punt dat pleit voor de keuze van Heckrunderen voor het gebruik in na-

tuurgebieden, is dat dit ras geen enkele gebruiksfunctie heeft. De runderen zijn altijd als in het wild levende dieren gehouden en daar in zekere zin ook op gefokt. Ze roepen dan ook niet direct, zoals het geval is bij de huisrunderen, gevoelens op van verzorging en dergelijke.

Vooralsnog worden de Heckrunderen geïntroduceerd in grote natuurgebieden zoals de Oostvaardersplassen, waarin men natuurlijke processen en situaties zo dicht mogelijk wil benaderen en waar een zo hoog mogelijke mate van zelfregulatie, dat wil zeggen een zo laag mogelijke intensiteit van ingrijpen door de mens wordt nagestreefd. Voor de aantalsverhouding tussen stieren en koeien is bewust gekozen om zo veel mogelijk de verhouding (ongeveer 1:1) van wild levende dieren te benaderen en te veel inteelt in de beginfase te voorkomen.

Keuze van het type paard

Evenals het oorspronkelijk Wilde Rund is ook het oorspronkelijke wilde paard uitgestorven. Als ecologische vervanger voor de uitgestorven Tarpan moet dan een paard worden gekozen dat qua gehardheid, weerstandsvermogen, uiterlijk en dergelijke de oorspronkelijke wilde soort het dichtst benadert.

Wat betreft de keuze van het paard dat ecologisch de uitgestorven Tarpan in een natuurgebied zou kunnen vervangen, komen qua gehardheid, weerstandsvermogen en dergelijke een aantal primitieve paarderassen (pony's) in aanmerking, namelijk de Exmoor en IJslandse Pony, Shetlanders en de Konik uit Polen. Van al deze rassen heeft de Konik de kortste domesticatieperiode achter de rug. Dit type stamt in rechte lijn af van de laatste Tarpans en staat met zijn wildkleur en -tekening ook uiterlijk het dichtst bij de Tarpan. Kort samengevat gelden de volgende overwegingen om de Konik als ecologische vervanger van de Tarpan in het systeem te brengen.

— Koniks leven reeds enige generaties in een Pools natuurgebied in wilde staat en hebben getoond zeer harde dieren te zijn, waarbij zich zelden problemen bij bijvoorbeeld de geboorte van veulens voordoen en de dieren blijken anderszins zeer goed opgewassen te zijn tegen zeer extreme naturomstandigheden.

— In Nederland is sinds 1981 op De Ennemborg in Groningen ervaring opgedaan met vrij levende Koniks. Deze dieren zijn sinds hun komst alle winters zonder bijvoeding in goede gezondheid doorgekomen.

— Koniks zijn, evenals Heckrunderen, in Nederland niet als huisdier in gebruik bekend, in tegenstelling tot andere ponyrassen. Mede daardoor en vanwege hun uniforme wildkleur en -tekening worden ze niet direct geassocieerd met verzorgde huipaarden. Een vergelijking door het publiek met doorvoede rasgenoten op stal of bij huis is niet mogelijk. Dit verhoogt de kans op acceptatie als vrijlevend dier en bijvoorbeeld van vermagering in de winter, dat met de in de zomer opgebouwde vetvoorraad geen kwaad kan en onder natuurlijke omstandigheden is dit normaal. Een grotere emotionele afstand van het publiek ten opzichte van deze dieren heeft daarom het voordeel dat de Konik beter zal kunnen functioneren in een natuurgebied.

— Koniks lijken uiterlijk van alle rassen het meest op de uitgestorven Tarpan. De paardjes zijn muisgrijs met zwarte manen, een zwarte staart en aalstreep en zebrastralen op de donkere benen. De halfwilde levenswijze indertijd bij de boeren die ze gebruikten, het nog laat ingekruist zijn met wilde Tarpans, de korte domesticatiegeschiedenis en de wilde levenswijze weer daarna in de natuur, zullen ertoe hebben bijgedragen dat vele eigenschappen die het wilde paard nodig had om zich in de natuur staande te kunnen houden, in de Koniks bewaard zijn gebleven.

Kiezen en niet delen

Al eerder is gesteld dat het ontwikkelen van een meer natuurlijk functionerend ecosysteem alleen mogelijk is als natuurgebieden een zekere grootte hebben. Welke grootte dat moet zijn is afhankelijk van bijvoorbeeld de vruchtbaarheid van de grond en de omvang van de populatie van planteneters en daarvan afgeleid de dichtheid die men wil laten voortbestaan. Met name de dichtheden van planteneterende zoogdieren zijn naast gedrag en voedselvoorkeur uitermate belangrijk voor het uiteindelijke effect in een terrein. Een zekere dichtheid kan tot een bepaalde oppervlakte intensief, minder intensief tot niet of nauwelijks beïnvloede gebiedsdelen in een zekere verhouding tot elkaar leiden. Grotere



aantallen dieren hebben dan wijzigingen in dat patroon tot gevolg in de richting van een grotere oppervlakte intensief gebruikte delen, ten koste van andere minder intensief gebruikte delen en een verandering in de soortensamenstelling van de planten- en dierenwereld (Tubbs & Tubbs 1985). Begrazing kan daardoor ook in een ongewenste nivellering van patronen en structuren resulteren. Er is dan sprake van overbegrazing. Alhoewel overbegrazing negatief wordt beoordeeld, leidt onderbegrazing door te lage dichtheden evenmin tot het gewenste resultaat.

Veel natuurgebieden zijn alleen maar klein, omdat ze als een losse verzameling kleine natuurgebieden worden beheerd. Er is geen sprake van eenheid in beheer. Er zijn echter in Nederland natuurgebieden van enkele tot duizenden hectaren die groot genoeg zijn om met behulp van vrij levende soorten grote herbivoren een meer natuurlijk functionerend systeem van de grond te krijgen. Welke mogelijkheden die gebieden hebben kan aan de hand van een aantal gebieden in het buitenland worden gepeild. Zo zijn er in Zweden twee rotsplateaus van samen circa 5000 ha, die met steile wanden ongeveer negentig meter hoog uit het akkerland omhoog rijzen. Er grenst een behoorlijke stad aan en op de plateaus wordt bosbouw bedreven. Op de plateaus, de Halleberg en de Huneberg, leven Elanden. Er wordt een voorjaarsstand van 225 exemplaren gehandhaafd. Dat komt neer op één Eland per 20-25 ha! Zowel de oppervlakte van deze plateaus als de omgeving waarin ze liggen ingebed is van een Neder-

Koniks lijken uiterlijk van alle rassen het meest op de uitgestorven Tarpan. De paardjes zijn muisgrijs met zwarte manen en een zwarte staart. Koniks in het Oostvaardersplassen-gebied.

Foto: F.W.M. Vera.

landse orde. Een referentiegebied voor dichtheden van Edelherten is een overstromingsvlakte in Joegoslavië waar op vruchtbare klei 8000 Edelherten op 35.000 ha voorkomen, hetgeen een dichtheid is van één Edelhert op 4-5 ha. Dergelijke dichtheden zijn gezien de overeenkomst tussen dit gebied en de Oostvaardersplassen, zeker reëel voor het laatstgenoemde gebied dat circa 6000 ha omvat, waarvan 3 à 4000 ha potentieel edelhertenbiotoop.

Gebieden buiten Europa met ongestoorde ecosystemen en een overwegend open tot half open, grazig karakter leren dat in voedselrijke situaties voor natuurgebieden haast onmogelijk gehouden dichtheden van verscheidene soorten planteneters tezamen mogelijk zijn. In Nederland zijn op grond van ervaringen met jaarrondbegrazing in voedselarme natuurgebieden bepaalde dichtheden min of meer als standaard voor alle natuurgebieden geworden. Op basis daarvan is vaak betoogd dat een strategie van natuurontwikkeling met verschillende soorten, vrij levende, herbivoren onmogelijk in Nederland gerealiseerd zou kunnen worden. Men moet zeer voorzichtig zijn met het extrapoleren van dergelijke ervaringen naar alle natuurgebieden, omdat men enerzijds het verschil in produktievermogen van de bodem niet uit het oog moet verliezen

en anderzijds te weinig rekening houdt met het fascilerende effect dat verschillende soorten herbivoren voor elkaar hebben. De situatie in de Oostvaardersplassen kan bijvoorbeeld, gezien de grote produktie aan plantenmateriaal, niet zonder meer vanuit de ervaringen met voedselarme gebieden worden benaderd. De produktie kan voor bijvoorbeeld paarden en runderen consumeerbare planten is in de Oostvaardersplassen drie tot vijf maal hoger dan in de voedselarme natuurgebieden. Altijd zullen daarom in de Oostvaardersplassen de dichtheden die nodig zijn om een bepaald landschapstype te realiseren aanzienlijk hoger zijn dan wat tot nu tot voor natuurgebieden in Nederland gebruikelijk is, zonder dat men bang hoeft te zijn voor overbegrazing.

Gezien de oppervlakte natuurgebied die voor meer natuurlijk functionerende ecosystemen vereist is, kan zo iets echter lang niet overal in Nederland worden gerealiseerd, zo men voor zo iets al zou willen kiezen. De meeste natuurgebieden zijn er te klein voor of zijn te veel versnipperd. Voor gebieden waar de vereiste schaal wel aanwezig is, moet men zich terdege afvragen of die mogelijkheden niet moeten worden benut en de keuze voor meer natuur-natuur de voorkeur moet hebben in plaats van cultuur-natuur.

In de praktijk bieden vooral nieuwe natuurgebieden de beste mogelijkheden, omdat daar nog geen gevestigd grondgebruik is dat voor discussies met meer conserverend ingestelde natuurminnaars zou kunnen zorgen. Voorbeelden zijn de Oostvaardersplassen en het Markiezaat, die in het beleid dan ook als speerpunt zijn aangemerkt voor het natuurontwikkelingsbeleid, dat deze gebieden tot een zo compleet en daarmee zo natuurlijk mogelijk functionerend systeem ontwikkeld wil zien worden. Andere potentiële gebieden zijn drogere Grote Eenheden Natuurgebied, zoals de Veluwe en de Meynweg. Over het uitzetten van grote planteneterende zoogdieren ten behoeve van meer natuurlijk functionerende systemen is al veel kennis aanwezig, maar er zijn ook nog vele vragen onbeantwoord gebleven. Die antwoorden zullen al doende moeten worden gevonden. Een eerste voorwaarde is dan wel dat de optie van een meer natuurlijk ecosysteem in grote natuurgebieden een reële kans krijgt zich te bewijzen.

Een voortdurend opduikend discussiepunt: terug naar oernatuur?

Regelmatig duiken er discussiepunten op rond voorstellen tot het ontwikkelen van meer natuurlijk functionerende ecosystemen. Een algemeen gehoorde theorie is dat men zou trachten oernatuur te herkrijgen. Daarna volgt dan een betoog waarmee men probeert aan te geven dat zo iets niet meer kan en dus het voorstel zinloos is. Ten overvloede zij gesteld, dat het bij het streven naar meer complete, meer natuurlijk functionerende ecosystemen helemaal niet gaat om het terugkrijgen van oernatuur. Dat is onmogelijk, niet alleen omdat de omstandigheden nu anders zijn, maar ook omdat niemand precies weet wat die oernatuur heeft ingehouden. Waar het om gaat is binnen de huidige randvoorwaarden processen de ruimte te geven die van oudsher de aandrijving voor het draaien van een systeem voor hun rekening namen. Dat kan een natuurbeeld tot gevolg hebben dat het beeld van oernatuur dicht benadert, maar dat komt dan omdat aan die nieuwe natuur en die oernatuur de zelfde processen ten grondslag liggen. Er zullen best verschillen zijn en blijven, so what? Dat wij in 1987 leven behoeft niemand te beletten planten en dieren die rond het jaar 0 voorkwamen ook nog anno 1987 in een bepaalde context een gelegenheid tot voortbestaan te geven.

Welke soorten zijn inheems?

Een soort die in menig verhaal over natuurontwikkeling in bosrijke gebieden als inheems wordt opgevoerd en weer even vaak in verhalen tegen natuurontwikkeling wordt afgevoerd is de Wisent.

Over andere in geding zijnde soorten is wel in zoverre consensus, dat de discussies zich beperken tot de vraag of er voor deze soorten nog wel fysieke ruimte is in Nederland.

Discussies over het al of niet inheems zijn in Nederland van de Wisent gaan meestal verder dan deze kwestie. Impliciet wordt gevraagd of een meer natuurlijk bos wel zo nodig moet in Nederland. De vraag over het wel of niet inheems zijn van een soort is dus vaak een vlag die een veel grotere lading dekt.

Een eerste onduidelijkheid die bij deze discussies opduikt is, welke grenzen men voor Nederland hanteert. Gaat het om Nederland



Achtjarig Heckrundstier in het Oostvaardersplassengebied.

Foto: F.W.M. Vera.

anno 1850, anno 1987 of anno 1300? Moet men wel uitgaan van staatsgrenzen? Zou het niet beter zijn klimatologische en biogeografische afbakening te hanteren? Het is toch nauwelijk denkbaar dat als de Wisent in West- en Midden-Europa inheems was, hij Nederland zou hebben gemedend! Alleen op botvondsten afgaan is een hachelijke zaak getuige de vondsten van botten uit de tijd van voor onze jaartelling van de Grietzeehond die in onze delta zijn gedaan terwijl de soort tot voor twee jaar geleden niet in Nederland voorkwam (Louwe Kooijmans 1985) en het ontbreken van dergelijke botvondsten van de gewone Zeehond, die twee jaar geleden en nog ver daarvoor wel in Nederland voorkwam.

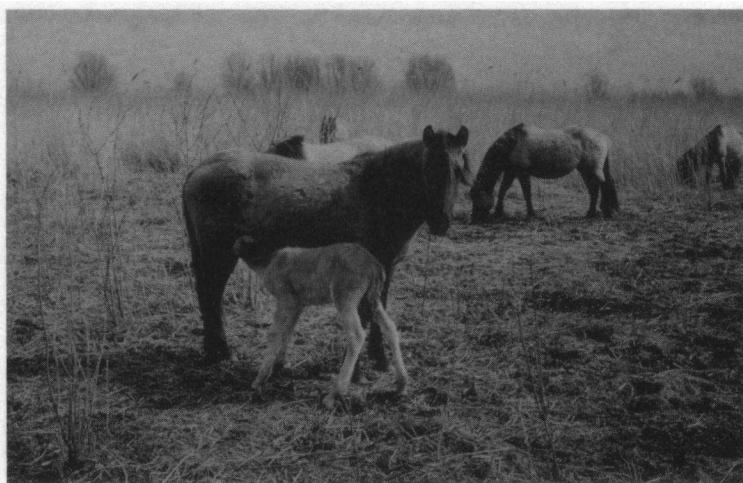
Beschrijvingen van Nederland als een gebied dat was begroeid met gemengde bossen van Eik, Iep, Linden en Es, toveren een beeld voor dat eerder voor Wisenten dan voor Oerrunderen (waarvan het inheems zijn niet ter discussie wordt gesteld) geschikt zou zijn.

Al deze bossen vormen namelijk een goed voedsel voor de variabele vreter die een Wisent is. Gezien het geweldige regeneratievermogen van deze boomsoorten ligt een coëvolutie met een bomeneter als de Wisent meer

voor de hand dan met een graseter als het Oerrund. Bovendien hebben deze boomsoorten en de bossen die ze vormen, als kenmerk dat ze een rijke ondergroei hebben van eveneens voor Wisent (en Oerrund) als voedsel geschikte grassen en kruiden, vanwege verhoudingsgewijs veel licht dat op de bodem kan doordringen (Weeda et al 1985).

Is Hollands vee niet goed genoeg?

Het inzetten van Heckrunderen of Schotse Hooglanders in natuurgebieden als oecologische vervangers van het Oerrund wordt ook nogal eens aangevochten. Het argument daarbij is dat Nederlands vee in feite niet dichter bij of verder af van het Oerrund staat dan buitenlandse veerassen. Of dat waar is, moet iedereen die de rassen onderling vergelijkt, zelf maar beoordelen. Een feit is dat allerlei rassen niet bepaald op eigenschappen zijn geselecteerd die nodig zijn voor de overleving in de vrije natuur. Dat bleek onder andere bij een proef in de Oostvaardersplassen met twee Maas-Rijn-IJssel-stieren en twee Schotse-Hooglandstieren. Ze werden in het zelfde terrein gehouden en namen toe in gewicht tijdens het groeiseizoen van planten en vermagerden in de winter. De Maas-Rijn-IJssel-stieren werden daarbij lusteloos en slap, terwijl de Hooglandstieren levendig bleven. De verklaring was dat het Maas-Rijn-IJsselras mede op vleesproductie is gefokt en dus



Konikmerrie met zogend veulen in het Oostvaardersplassengebied. Dit zijn vrijlevende zoogdieren in een natuurlijke groepssamenstelling.

Foto: F.W.M. Vera.

extra energie en bouwstenen 's zomers omzet in vlees (lees spierweefsel). Het Schotse Hooglandras is daar niet, of althans in veel mindere mate op geselecteerd en vormt naast vlees ook veel vet. De Hooglandstieren konden 's winters nog vetreserves aanspreken, op een moment dat de Maas-Rijn-IJssel-stieren bij gebrek aan vet op hun vlees (spierweefsel) moesten interen.

Hoezeer Schotse Hooglanders voor het leven in de vrije natuur geschikt zijn, bewijst de proef in de Imbosch wel. De dieren komen daar de winters zonder bijvoeding door (waarbij ze 25 tot 30% in gewicht afnemen). Nog geen enkel Edelhart op de Veluwe heeft tot nu toe de kans gehad dat te presteren. Het hanteren van het begrip exoot voor buitenlandse veerassen roept de nodige vragen op. Immers ook in het Nederlandse vee zit erg veel buitenlands bloed. Vooral in de 17de en 18de eeuw is onze inheemse veestapel zwaar uitgedund door epidemieën van longpest, runderpest en mond- en klauwzeer. Er is toen nogal wat Deens en Duits vee geïmporteerd, dat vooral in het noorden en westen van Nederland terecht kwam (Frankenhuis 1983). Zelfs in de tweede helft van de 19de eeuw heeft nog vermenging plaatsgevonden met het Engelse(!) Durham- of Shorthornras. Bovendien waren tot in de vorige eeuw de Ne-

derlandse veeslagers weinig uniform en pas daarna zijn ze door gerichte fok naar onder andere exterieur uniformer geworden.

Vee uit Nederland als typisch Nederlands vee kwalificeren ter onderscheiding van buitenlandse rassen is dus op zijn minst aanvechtbaar. Daarnaast is het nog maar de vraag of je cultuurrassen die onder culturomstandigheden hebben geleefd, onder natuurlijke selectiedruk terug moet fokken tot meer op natuurlijke omstandigheden ingestelde rassen. Is een Lakenvelder die wordt losgelaten in een natuurgebied na een aantal generaties onder totaal andere omstandigheden te hebben geleefd dan zij voorouders op boerderijen, landgoederen en buitenplaatsen dan nog wel een Lakenvelder? Waarom in een experiment nog een extra experiment (de terugfok) inbouwen met alle risico's vandien, als er andere geschikte kandidaten zijn?

Grote zoogdieren middel of doel?

Er wordt nogal eens de vrees geuit dat grote plantenetende zoogdieren die in een natuurtrein zijn uitgezet, doel op zich worden in plaats van middel. Het misverstand daarbij is, dat bij het ontwikkelen van meer natuurlijk functionerende systemen de dieren nooit een doel op zich kunnen worden, aangezien de systeemontwikkeling dat is. Zoogdieren zijn daarin gelijkwaardig aan andere elementen uit het systeem. Ze behoren wel wat meer waardering te krijgen dan waar ze het nu vaak mee moeten doen, aangezien zonder hen heel veel plant- en diersoorten waar het beheerders om gaat, eenvoudig niet aanwezig

kunnen zijn. Een ontwikkelingsstrategie met verschillende soorten herbivoren wordt nogal eens van de tafel geveegd met het argument dat er te veel onzekerheden zouden zijn. Cultuurvormen worden dan tevoorschijn gehaald en gepresenteerd als betrouwbaar, voorspelbaar en flexibel, zoals gebeurt met het voorstel om de Oostvaardersplassen met pinken te begrazen in plaats van verschillende soorten vrij levende grote planteneters. Hoe betrouwbaar, voorspelbaar en flexibel is een strategie die in feite alleen beproefd is voor kleine gebieden voor een groot gebied, als de Oostvaardersplassen met zijn uitzonderlijke produktievermogen?

Kan men in zo'n groot gebied beter uit de voeten met 2200 tot 2500 pinken dan met 150 tot 400 Heckrunderen?

Wat heet flexibel te zijn? Stel dat men tussentijds de begrazingsdruk met 10% moet verminderen. Is het dan gemakkelijker 220 tot 250 pinken te vangen en dan elders te moeten onderbrengen of om vijftien tot veertig Heckrunderen te schieten en naar de slager te brengen? Is het sowieso wel doenlijk om in een onoverzichtelijk, uitgestrekt natuurgebied elk jaar 2200 tot 2500 pinken los te laten en in het najaar weer allemaal te vangen, of valt het te prefereren 150 tot 400 Heckrunderen er permanent te laten lopen?

Moet het natuurgebied dan maar overzichtelijker worden gemaakt, ten behoeve van toezicht op het vee van de boeren. Moet het

daarvoor met rasters worden opgedeeld en door wegen en paden worden ontsloten om het vee met veewagens te kunnen aanvoeren en na een ongetwijfeld opwindend round-up in de herfst weer af te voeren?

Het is waar dat een strategie met vrij levende grote zoogdieren nog vele vragen oproept. Een reden te meer om het te proberen. Begeleiding met onderzoek is dan nodig en waarlijk, een dergelijk onderzoek is moeilijker dan een onderzoek aan één soort, bestaande uit één leeftijdsklasse. Die situatie benadert het beste de laboratoriumomstandigheden, die voor een onderzoeker wellicht de meest ideale zijn om onderzoek te doen, omdat alles dan overzichtelijk is en men de variabelen kan manipuleren. Misschien wordt een strategie van meer natuurlijk functionerende systemen door sommigen wel afgedaan als een toekomstbeeld met te veel onzekerheden, om als onderzoeker niet voor een gigantische opgave te komen te staan; een opgave die anderen wel hebben aangedurfd (Sinclair 1979, Iwago 1986).

Zolang er nog voortdurend dergelijke discussiepunten opduiken is duidelijk dat grote plantenetende zoogdieren nog steeds niet de plaats krijgen toegekend die ze verdienen op grond van een coëvolutie tussen plant en dier en op grond van het vele werk dat ze hebben verstouwd om ecosystemen in stand te houden in de tijd dat er nog geen natuurbeheerders waren.

■ Drs. F.W.M. Vera, Bramengaard 3, 3962 JX Wijk bij Duurstede

LITTERATUUR:

- Beintema, A.J. et al (1983): Natuurbeheer in Nederland: Dieren. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Pudoc, Wageningen. 423 bladzijden.
- Bink, F.A. & J.G. van der Made (1986): Dagvlinders en grote herbivoren, *De Levende Natuur* 87 : 168-175.
- Brouwer, G.A. (1949): Enige historische bijzonderheden over het Edelhert in Nederland en een beschouwing over de Veluwe herten als natuurbeschermingsobject. In: 'In het voetspoor van Thijsse' : 214-247.
- Danell, K. & K. Huss-Danell (1985): Feeding by insects and hares on birches earlier affected by moose browsing. *Oikos* 44 (1) : 75-82.
- Dubbeldam, W. (1978): De grauwe gans (*Anser anser*) in Flevoland in 1972-1975, *Limosa* 51 (1-2) : 6-30.
- Duncan, P. (1983): Determinants of the use of habitat by horses in a Mediterranean wetland. *J. Anim. Ecol.* 52 : 93-109.
- Errington, P.L., R. Singlin & R. Clark (1963): The decline of a muskrat population. *J. Wildl. Management* 27 : 1-8.
- Feist, J.D. & D.R. Mc Cullough (1976): Behaviour patterns and communication in feral horses. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 41 : 337-371.
- Festetics, A. & B. Leisler (1968): Ecology of waterfowl in the region of Lake Neusiedl, Austria, particularly in the World Wildlife Fund Seewinkel Reserve. *Wildfowl* 19 : 83-95.
- Fiala, K. & J. Kvet (1970): Dynamics balance between plant species in South Moravian reedswamps. In: *The Scientific Management of Animal and Plant communities for Conservation*. Duffey (ed.). Blackwell Scientific Publications, Oxford : 242-269.
- Frankenhuis, M.Th. (1983): Huisdierrassen in Nederland. Heden en verleden. Uitgave: Stichting Koninklijke Rotterdamse Diergarde in samenwerking met Kasper Faunafood, Harderwijk.

- Hall, S.J.G. (1979): Studying the Chillingham Wild Cattle. *The Ark* : 72-79.
- Hofmann, R.R. (1973): The Ruminant Stomach Structure and Feeding Habits of East African Game Ruminants. East African Literature Buseau, Nairobi/Kampala/Dar es Salaam.
- Iwago, M. (1986): The Serengeti; a portfolio. National Geographic Magazine 169 : 560-601.
- Janikowski, T. (1942): The wild horse of Poland. *Nature* 150 : 681-682.
- Janis, C. (1975): The evolutionary strategy of the equidae and the origins of rumen and digestion. *Evolution* 30 : 757-774.
- Jaworowska, M. (1976): Verhaltensbeobachtungen an primitieven polnischen Pferden, die in einem polnischen Wald-Schutzgebiet - in Freiheit lebend - erhalten werden. *Säugetierkundliche Mitteilungen* 24 (4) : 241-268.
- König, O. (1952): Oekologie und Verhalten der Vögel des Neusiedlerseen Schilfgürtels. *Journal für Orn.* 93 : 207-294.
- Koridon, A.K., G.K.R. Polman, E.P.R. Poorter, G.A. Ven & M. Zijlstra (1981): De Oostvaardersplassen. Ontwikkeling en onderzoek van een nieuw natuurgebied in Flevoland. *Flevobericht* 196. Min. Verkeer en Waterstaat, Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders: 131 bladzijden.
- Kortlandt, A. (1983): Vegetation Research and the 'Bulldozer Herbivores' in Tropical Africa. *Proc. Leeds Phil. Lit. Soc. Scient. Sect. Suppl. Vol.: The tropical rain forest* : 1-11.
- Krapu, G.L. (1974): Feeding ecology of pintail hens during reproduction. *Auk* 91 : 278-290.
- Krasinski, Z.A. (1978): Dynamics and structure of the European Bison Population in the Bialowieza Primeval Forest, *Acta Theriologica* 23, 1 : 3-48.
- Krull: J.N. (1970): Aquatic plant macroinvertebrate associations and waterfowl. *J. Wildl. Management* 34 : 707-718.
- Lengerken, H. von (1953): Der Ur und seine Beziehungen zum Menschen. Heft 105, Akademische Verlagsgesellschaft Geist und Portig K.G., Leipzig. 78 bladzijden.
- Louwe Kooijmans, L.P. (1985): Sporen in het land. De Nederlandse delta in de prehistorie. Meubelenhoff Informatief, Amsterdam.
- Moen, A.M. (1973): Wildlife Ecology. Analytical approach. W.H. Freeman and Company Ltd., San Francisco. 458 bladzijden.
- Mc Naughton, G.J. (1979): Grassland-Herbivore Dynamics. In: Serengeti. Dynamics of an Ecosystem. A.R.E. Sinclair & M. Norton-Griffiths eds.: 46-81.
- Mc Naughton, G.J. (1983): Compensatory plant growth as a response herbivory. *Oikos* 40 : 329-336.
- Oosterveld, P. (1975): Beheer en ontwikkeling van natuurreservaten door begrazing. *Natuur en landschap* 6 : 161-171.
- Peterken, P.F. & C.R. Tubbs (1965): Woodland regeneration in the New Forest, Hampshire, since 1650. *J. Appl. Ecology* 2 : 59-170.
- Poorter, E.P.R. (1982): Ganzen en riet in de Oostvaardersplassen. *Vakblad voor biologen* 62 (20) : 398-399.
- Schloeth, R. (1961): Das Sozialleben der Camargue-Rinder. *Zeitschrift für Tierpsychology* 18 (5) : 575-627.
- Schröder, H. (1971): Beobachtungen an einem Brut und Mauserplatz der Graugans (*Anser anser*) im Naturschutzgebiet 'Ostufer der Müritz'. *Beitr. Vogelkd., Leipzig* 17 : 349-359.
- Simmons, I.G. (1974): The ecology of natural resources. Edward Arnold (Publ.). 424 bladzijden.
- Simmons, I.G. (1979): Biogeography: Natural and cultural. Edward Arnold (Publ.). 400 bladzijden.
- Sinclair, A.R.E. (1979): Dynamics of the Serengeti Ecosystem. In: Process and Pattern. In: Serengeti. Dynamics of an Ecosystem, A.R.E. Sinclair & M. Norton-Griffiths eds.: 1-30.
- Slob, A. (1966): Beschouwingen over de tarpan (*Equus przewalskii gmelini* Antonius, 1912). *Lutra* 8 (1) : 1-15.
- Soest, P.J. van (1982): Nutritional ecology of the ruminant. O & B Books, Oregon. 374 bladzijden.
- Tubbs, C.R. & J.M. Tubbs (1985): Buzzards (*Buteo buteo*) and land use in the New Forest, Hampshire, England. *Biol. Conserv.* 31 : 41-65.
- Tüxen, R. (1974): Die Haselünner Kuhweide. Die Pflanzengesellschaften einer mittelalterlichen Gemeindeweide. *Mitt. Flor.- 502. Arbeitsgem.* 17 : 69-102.
- Veen, H.E. van de (1979): Food selection and habitat use in the red deer (*Cervus elaphus* L.). Proefschrift : 261 bladzijden.
- Veen, H.E. van de & S.E. van Wieren (1980): Van grote grazers, kieskeurige fijnproevers en opportunistische gelegenhedsvreters. Over het gebruik van grote herbivoren bij de ontwikkeling en duurzame instandhouding van natuurwaarden, IVN, Amsterdam : 31 bladzijden.
- Voigts, D.K. (1976): Aquatic invertebrate abundance in relation to changing marsh vegetation. *Am. Midd. Nat.* 95 : 313-322.
- Volf, J. (1979): Der Tarpan und das polnische 'Konik'. *Zeitschrift des Kölner Zoo* 21 (4) : 119-123.
- Weeda, E.J., R. Westra, Ch. Westra & T. Westra (1985): Nederlandse oecologische flora. Wilde planten en hun relaties 1. Uitgave IVN, VARA en VEWIN.
- Weller, N.W. & C.E. Spatcher (1973): Role of habitat in the distribution and abundance of marsh birds. *Iowa Agric. Home Econ. Exp. St. Rep.* no. 43, 31 bladzijden.
- Weller, N.W. (1978): Management of Freshwater Marshes for Wildlife. In: Freshwater Wetlands. Ecological processes and management potential. Academic Press, New York. Bladzijden 267-284.
- Wisse, N., J. Buist & G. Poortinga (1982): De Eland. Populatie-dynamica en ecologie. Samenvatting ter gelegenheid van herintroductie. Stichting Tarpan.