

M.F. Wallis de Vries

Foraging in a Landscape Mosaic

Diet Selection and Performance of Free-ranging Cattle
in Heathland and Riverine Grassland

Proefschrift

ter verkrijging van de graad van doctor
in de landbouw- en milieuwetenschappen
op gezag van de rector magnificus,
dr. C.M. Karssen,
in het openbaar te verdedigen
op dinsdag 24 mei 1994
des namiddags te vier uur in de Aula
van de Landbouwuniversiteit te Wageningen.

Promotoren: dr. H.H.T. Prins
hoogleraar in het natuurbeheer en natuurbehoud in de Tropen

dr. L. 't Mannetje
hoogleraar in de graslandkunde

Foerageren in een landschapsmozaïek: voedselkeuze en conditie van vrij-grazende runderen op heide en rivierdalgrasland

Dit proefschrift gaat in op de relatie tussen habitatkwaliteit en de conditie van een groot herbivoor zoogdier, *Bos taurus*. Habitatkwaliteit staat reeds lang bekend als een factor van betekenis voor de bepaling van de groei en de conditie van herbivoren. Toch zijn de mechanismen waardoor habitatkwaliteit wilde dieren beïnvloedt slecht begrepen vanwege de complexiteit van natuurlijke ecosystemen. Een sleutel tot een duidelijker omschrijving van habitatkwaliteit kan worden gevonden in de kwantiteit, de voedingswaarde en de ruimtelijke verdeling van het voedselaanbod. Door selectief te foerageren kan de herbivoor de heterogeniteit van habitats optimaal benutten teneinde het best haalbare dieet te vergaren. Een dergelijke selectiviteit zou het sterkst tot uiting moeten komen in een omgeving met een groot contrast in voedselbeschikbaarheid tussen habitattypen. Gebaseerd op deze overwegingen zijn de volgende centrale vragen voor het onderzoek geformuleerd:

- hoe houden verschillen in habitatkwaliteit verband met de voeding en de conditie van herbivoren?
- verandert het foerageergedrag van de herbivoor door verschillen in habitat en biedt de theorie van optimaal foerageergedrag hiervoor een verklaring?

Het onderzoek werd uitgevoerd over een periode van twee jaar in twee habitattypen in Nederland: heide en rivierdalgrasland. Deze habitats zijn tegengesteld in bodemvruchtbaarheid, hetgeen wordt weerspiegeld in de voedingswaarde van het gewas. Vier combinaties van de twee habitats werden onderzocht in een experimentele proefopzet teneinde een goede vergelijking mogelijk te maken en de invloed van andere factoren te beperken:

- Heide alleen
- Rivierdalgrasland alleen
- Heide en rivierdalgrasland in combinatie met vrije beschikbaarheid van beide habitats
- Gecontroleerd habitatgebruik met zomerbegrazing in rivierdalgrasland en winterbegrazing op heide.

Alle behandelingen betroffen jaarrond begrazing. De eerste twee behandelingen waren bedoeld om de invloed van het habitat op de groei en de conditie te bestuderen. De derde behandeling maakte de studie van habitatselectie mogelijk. De vierde behandeling was een controle om de invloed van een verandering in habitat duidelijk te maken. De vier behandelingen werden in drie proefgebieden onderzocht. Deze zijn beschreven in Hoofdstuk 1.

Het heidegebied, de Doorwerthse Heide (50 ha), was verdeeld in een compartiment van 28 ha voor jaarrond begrazing en een compartiment van 22 ha voor de 'controle' behandeling. De vegetatie werd bepaald door een mozaïek van Bochtige smele

(*Deschampsia flexuosa*) en Struikhei (*Calluna vulgaris*) en omzoomd door een bos. Het rivierdalgebied, de Renkumse Benedenwaarden (14 ha), was eveneens verdeeld in twee compartimenten, een jaarrond gedeelte van 9 ha en een gedeelte van 5 ha voor de 'controle' behandeling. De vegetatie van het proefgebied werd bepaald door een weide van Fioringras (*Agrostis stolonifera*), Engels raaigras (*Lolium perenne*) en Kweek (*Elymus repens*). Alle drie behandelingen werden begraaasd door 5 ossen van het Maas-Rijn-IJsselland (MRIJ) ras van een jaar oud. Het derde proefgebied, de Karshoek (74 ha), werd benut voor de 'combinatie' behandeling. Het betrof een gebied langs de Overijsselse Vecht, met een 14 ha groot rivierdalgedeelte en een dekzandgedeelte van 60 ha dat vergelijkbaar is met het heidegebied. De vegetatie van het rivierdalgebied vertoonde een variatie naar gelang de topografische ligging. De grootste vegetatie-eenheid was een grasland met Gewoon struisgras (*Agrostis capillaris*), Veldbeemd (*Poa pratensis*), Gestreepte witbol (*Holcus lanatus*) en Rood zwenkgras (*Festuca rubra*) als de dominerende grassen. Het gebied werd begraaasd door 5 MRIJ ossen en 5 Hereford ossen ter vergelijking van de groei en de conditie van een dubbeldoel/melkras met een vleesras.

Een aantal redenen leidde tot de keuze van *Bos taurus*, het gedomesticeerde rund, als diersoort voor het onderzoek. Het is een goed proefdier omdat het handelbaar is, tam, relatief gemakkelijk te bestuderen ten aanzien van zijn voedselkeuze en er een uitgebreide hoeveelheid literatuur bestaat over zijn voeding, groei en conditie. Het gedomesticeerde rund is een typische grote herkauwer en een gespecialiseerde graseter. Deze eigenschappen zijn benut bij het beheer van natuurreservaten om de vegetatieontwikkeling te beïnvloeden. Dit leverde een bijkomend praktisch argument om rundvee te kiezen.

Het proefschrift bevat negen hoofdstukken. De hoofdstukken 2-8 zijn ook gepubliceerd of ter publicatie voorgelegd als afzonderlijke artikelen. Hoofdstuk 2 beschrijft de gebruikte methodologie om de voedselopname en de dieetkwaliteit voor runderen te schatten. Hoofdstukken 3 en 4 bestrijken de groei en de conditie van de ossen in de verschillende habitat behandelingen en opperen een verklaring voor de waargenomen verschillen op grond van de nutriëntenbalans. Hoofdstukken 5 en 6 gaan in op het foerageergedrag in verband met de voedselbeschikbaarheid en ruimtelijke schaal. Hoofdstuk 7 heeft betrekking op de verschillen tussen runderrassen en hun betekenis voor overleving in de natuur. Deze hebben gevolgen voor het natuurbeheer. Aspecten van natuurbescherming komen ook aan de orde in Hoofdstuk 8, dat de rol van grote herbivoren in ecosystemen beschouwd als achtergrond voor de inrichting van natuurreservaten. De uiteindelijke synthese, Hoofdstuk 9, richt zich op een integratie van inzichten over runderen als foeragerende herbivoren in een complexe omgeving.

In Hoofdstuk 2 onderzocht ik de mogelijkheid om de voedselopname en -kwaliteit te schatten met behulp van een indirecte methode: gedragsobservaties en simulatie van het dieet door een plukmethode. Er werden experimenten uitgevoerd in heide en rivierdalgrasland. Waarnemingen aan graasgedrag maakten het vaststellen van de voedselkeuze en de hapsnelheid mogelijk. De haggrootte en de voedingswaarde (concentraties van stikstof en calcium) werden geschat door de happen van de ossen op verschillende gewastypen na te bootsen. Gegevens over de ware haggrootte en de

voedingswaarde werden verkregen uit extrusamonsers van slokdarmgefistuleerde ossen. Een goede ijking van plukgrootte werd gevonden door regressieanalyse tussen ware en geschatte haggrootte. De concentraties stikstof en calcium waren niet significant verschillend tussen extrusa- en plukmonsters. Er werd hieruit geconcludeerd dat de toegepaste plukmethode bruikbaar is voor de bepaling van voedselopname en -kwaliteit bij runderen.

Het overzicht van groei en conditie in Hoofdstuk 3 laat een aanzienlijk effect van habitatkwaliteit zien. De gewichtstoename in de zomer was duidelijk groter in het rivierhabitat dan in het heidehabitat, het tegenovergestelde werd waargenomen voor de gewichtsverliezen in de winter. De dieren in de controle-behandeling paarden grote winterverliezen aan een grote gewichtstoename in de zomer. In de combinatie-behandeling vertoonden de ossen een klein gewichtsverlies over de winter, maar waren de toenamen in de zomer wat lager dan in de rivier-behandeling. De mineralenstatus van de dieren op de heide wees op tekorten aan natrium en fosfor. Het belang van mineralentekorten werd uitvoeriger geanalyseerd in Hoofdstuk 4 door de voedselopname en de dieetkwaliteit in beschouwing te nemen. De dieren in het rivierhabitat bleken geen beperkingen van betekenis te ondervinden voor de realisatie van hun groeipotentieel. Dieren van de controle-behandeling vertoonden een snelle compensatie voor de geleden gewichtsverliezen in de winter. De licht achterblijvende groei van de dieren in de combinatie-behandeling ten opzichte van de rivier- en de controle-behandeling wordt toegeschreven aan een lagere bodemvruchtbaarheid in het rivierhabitat van de Karshoek. Er wordt in dit hoofdstuk geconcludeerd dat op heide het gebrek aan natrium en fosfor leiden tot een verminderde groei en een vertraagde opbouw van vetreserves door een verlaging van de vertering van voedsel in de pens. Botafbraak is een ander negatief effect op de conditie. De ontwikkeling van pica-gedrag (het eten van materie anders dan gewas) op heide kan worden opgevat als een gedragsrespons teneinde de tekorten te verlichten door het opwekken van speekselafscheiding. Het opeten van botten en dierlijke resten blijkt een specifieke reactie te zijn, veroorzaakt door fosfortekort.

Het foerageergedrag van ossen in een graslandmozaiek werd in Hoofdstuk 5 geanalyseerd. De theorie van optimaal foerageergedrag voorspelt dat het dier zijn lange termijn gemiddelde van de snelheid van energie-opname maximaliseert. In de bestudeerde situatie was de opnamesnelheid van verteerbare organische stof, een parameter voor energie, hoger in plekken met hoog en stengelig gras dan in plekken met laag gras. Gras van de lage plekken had echter een relatief hoge verteerbaarheid. De ossen vertoonden een lage doch significante selectie voor de lage en de hoge plekken en meden de stengelige plekken. De voorkeur voor de hoge verteerbaarheid in de lage plekken was tegengesteld aan de verwachtingen op grond van maximalisatie van opnamesnelheid. Deze voorkeur kan echter worden verklaard als maximalisatie op dagbasis plaatsvindt en runderen niet in hun voedselopname worden beperkt door graastijd maar door vrijwillige opname. Een exclusieve voorkeur voor lage plekken zou vaak leiden tot een tijdsbeperking, zodat de opname van hoge plekken een noodzaak kan blijken te zijn. Er wordt gesuggereerd dat de selectiviteit tussen plekken bij runderen doorgaans wordt beperkt door het vermogen en de benodigde kosten voor het onderscheiden van verschillende plekken. In een complexe omgeving kan een flexibele voorkeur voor lage plekken aldus een goede benadering bieden van maximalisatie van de energie-opname.

Op een hoger ruimtelijk schaalniveau kan de verdeling van voedselbronnen een ander patroon laten zien en leiden tot andere typen van selectiviteit. In Hoofdstuk 6 werd de habitatselectie in de Karshoek onderzocht op het niveau van plantengemeenschappen en op het niveau van landschapstypen. De habitatbezetting werd voorspeld met behulp van een foerageermodel, uitgaande van nutriëntenmaximalisatie voor verteerbare organische stof, natrium en fosfor. De waarnemingen toonden dat er een significante voorkeur was voor het rivierlandschap boven het dekzandlandschap. Dit was globaal in overeenstemming met de modelvoorspellingen, die een engere selectiviteit deden verwachten. Volgens het model trok de beschikbaarheid van natrium de ossen tot het rivierlandschap aan, terwijl de hogere opnamesnelheid van verteerbare organische stof het dekzandlandschap bevooroordeelde, vooral in de winter en het vroege voorjaar. Op grond van alleen de opname van verteerbare organische stof was het model een slechte voorspeller van habitatbezetting. Dit bevestigt het idee, voortkomend uit de analyse van voeding, groei en conditie, dat mineralen een belangrijke rol bij habitatselectie kunnen spelen. Binnen het dekzandlandschap was er een duidelijke voorkeur voor de gemeenschappen met Bochtige smele. Daarentegen werd er geen significante voorkeur voor plantengemeenschappen gevonden binnen het rivierlandschap. Dit was niet in overeenstemming met de voorspellingen. Er wordt betoogd dat de kosten en het vermogen tot onderscheiding wederom een beperking kan vormen voor de selectiviteit op het lagere schaalniveau. Op het landschapniveau zijn de verschillen voorspelbaarder en kunnen de dieren deze koppelen aan specifieke locaties.

In de synthese (Hoofdstuk 9) worden deze beschouwingen over het foerageren van herbivoren in relatie tot verschillen in ruimtelijke schaal geplaatst in een breder verband. Runderen worden getypeerd als foeragerende dieren die met de complexiteit van hun omgeving blijken om te gaan door middel van een mechanisme van leren door gevolgen. Het doorgeven van leerervaringen tussen generaties kan een belangrijke karakteristiek vormen van sociale herbivoren. Het kan hen de gelegenheid bieden om de kwaliteit van hun voedselbronnen te manipuleren tot hun eigen voordeel.

In het proefschrift worden enige implicaties besproken van inzichten over de voeding en het foerageren van herbivoren voor de natuurbescherming. Rasverschillen bij runderen worden behandeld in Hoofdstuk 7 met betrekking tot hun betekenis voor de keuze van een geschikte grote herbivoor in natuurontwikkelingsprojecten. Het blijkt dat rassen voornamelijk verschillen in snelheid van rijping tot volwassenheid en in basaal metabolisme. Andere selectiecriteria zijn geboorteproblemen en zogenaamde wildkenmerken. Het huidige bewijsmateriaal, waaronder de Karshoekproef, rechtvaardigt de veronderstelling dat rasverschillen in het algemeen onder milde klimaatomstandigheden geen belangrijk effect sorteren op de overleving van runderen in het wild. Het voorzien in geschikte habitatcondities is waarschijnlijk veel belangrijker. In Hoofdstuk 8 wordt op grond van een overzicht van natuurreservaten in West-Europa geconcludeerd dat de reservaten in het algemeen niet voldoen aan de eisen voor de handhaving van populaties van grote herbivoren. Versnippering en incompleetheid van habitats lijken de belangrijkste bedreigingen voor hun overleving te zijn. Er wordt betoogd dat de habitateisen voor inheemse grote herbivoren de eisen van de meeste lokale wilde plante- en diersoorten omspannen. Grote herbivoren kunnen bovendien een belangrijke rol spelen in terrestrische

ecosystemen via hun invloed op de vegetatie-ontwikkeling. Daarom wordt ervoor gepleit de habitateisen van grote herbivoren te gebruiken als richtlijn voor randvoorwaarden voor de inrichting van grote natuurreservaten. In een epiloog van de synthese (Hoofdstuk 9) wordt de conclusie getrokken dat het beperken van de beschikbaarheid van habitats in natuurgebieden het risico vergroot dat incomplete habitats voor runderen en andere grote herbivoren ontstaan. Er wordt voor gepleit om vrij-grazende gedomesticeerde herbivoren te gebruiken als experimentele modellen bij de studie van habitatkwaliteit en de conditie van herbivoren.

Runderen willen meerdere vegetatietypen

De verschillen in de beschikbaarheid van minerale nutriënten bepalen in belangrijke mate de habitatkwaliteit voor grote herbivoren in natuurgebieden. Runderen prefereren rivierlandschap om zijn hogere beschikbaarheid van natrium

maar met name in winter en voorjaar prefereren ze heide om de hogere opnamesnelheid van verteerbare organische stof. Aldus ir M.F. Wallis de Vries in zijn proefschrift 'Foraging in a landscape mosaic' dat hij op 24 mei verdedigt aan de LU.

Wallis de Vries onderzocht de habitatkeuze van *Bos taurus* in het wild tijdens jaarrondbegrazing in een rivierlandschap, een heidelandschap en een combinatie van deze twee. Hij vond dat de runderen weliswaar voorkeur hadden voor het

rivierlandschap maar niet uitsluitend daar fourageerden. Op grond van een analyse van voeding, groei en conditie van de runderen, concludeert Wallis de Vries dat de mineralenbeschikbaarheid een belangrijke rol speelt bij de keuze van een habitat. Dit heeft volgens hem implicaties voor het natuurbeheer. Hij meent dat natuurgebieden waar runderen ingezet worden te vaak versnipperd en incompleet zijn en daarmee ongeschikt voor de dieren. De gebieden bestaan vaak uit heide of rivierlandschap terwijl de dieren voorkeur hebben voor combinaties van vegetatietypen. Geschikte habitats hebben waarschijnlijk een veel grotere invloed op het welzijn van dit soort projecten dan geschikte rassen. Op dat laatste ligt volgens Wallis de Vries ten onrechte vaak de nadruk. (G.D.)