

VERANDERINGEN IN HET VOORKOMEN VAN KLEINE ZOOGDIEREN NA UITSLUITING VAN EDELHERT, REE EN WILD ZWIJN

door

E. HAZEBROEK, G.W.T.A. GROOT BRUINDERINK & J.B. VAN BIEZEN

1. Inleiding

De aanwezigheid van grote herbivoren kan ingrijpende gevolgen hebben voor het voorkomen van andere fauna-elementen (Oosterveld, 1983; Siepel, 1990; Van Wingerden et al., 1991). De resultaten van het onderzoek naar de effecten van herbivoren op voorkomen en talrijkheid van kleine zoogdieren zijn echter niet eensluidend (Geier & Best, 1980; Putman et al., 1989).

In deze studie zijn de effecten van het uitsluiten van vraat door edelhert *Cervus elaphus*, ree *Capreolus capreolus* en wild zwijn *Sus scrofa* op het voorkomen van kleine zoogdieren onderzocht. Het onderzoek, uitgevoerd in het kader van het Nationaal Bosbegrazingsonderzoek, moest antwoord geven op de volgende vragen:

- (1) Wat is het effect van het vijf jaar lang uitsluiten van edelhert, ree en wild zwijn op voorkomen en talrijkheid van muizen (Muridae), woelmuizen (Microtidae) en spitsmuizen (Soricidae) in een Veluws bos- heidegebied?
- (2) Is het voorkomen van (woel)muizen en spitsmuizen gecorreleerd met omgevingskenmerken die samenhangen met de aanwezigheid van edelhert, ree en wild zwijn?

2. Het onderzoeksterrein

Het onderzoeksterrein was de boswachterij Hoog-Soeren (Zuid), een terrein van 1200 ha, geheel omrasterd en gelegen op de oostelijke stuwwal van de Veluwe. In het terrein ligt de Asselse Heide, met een oppervlakte van 375 ha. In het bosgedeelte zijn grove den *Pinus sylvestris* (230 ha), zomereik *Quercus robur* (180 ha) en beuk *Fagus sylvatica* (150 ha) de belangrijkste boomsoorten. Ook zijn er percelen met Amerikaanse eik *Q. rubra*, Douglasspar *Pseudotsuga menziesii*, fijnspar *Picea abies*, Japanse lariks *Larix kaempferi* en gemengde opstanden. De oppervlakte aan kapvlakten besloeg 18 ha in 1988. De aantallen van edelhert en wild zwijn waren in de onderzoeksperiode niet voor alle jaren gelijk (tabel 1). De voorjaarsstand van reeën werd in de verschillende jaren geschat op ongeveer 60 adulte dieren.

3. Methode

3.1. Vangplaatsen

In het onderzoeksterrein liggen, verspreid over verschillende bos- en vegetatietypen, 24 'exclosures'. Deze werden in 1987 ingericht om de effecten van vraat door edelhert, ree en wild zwijn op de vegetatie te kunnen meten. Zij bestaan uit een raster van 2 m hoog om een terrein van 40 x 40 m. Direct naast de exclosure ligt een vergelijkbaar

| Jaar Year | <i>Cervus elaphus</i> | | <i>Sus scrofa</i> | |
|--------------|-----------------------|----------|-------------------|----------|
| | adult | juvenile | adult | juvenile |
| 1988 | 46 | 18 | 100 | 125 |
| 1989 | 51 | 22 | 40 | 1 |
| 1990 | 53 | 20 | 40 | 36 |
| 1991 | 56 | 22 | 30 | 48 |
| 1992 | 54 | 22 | 36 | 0 |
| 1993 | 61 | 21 | 30 | 75 |

Tabel 1. Geschatte voorjaarsstand van edelhert en wild zwijn in de periode 1988 - 1993 in de boswachterij Hoog-Soeren (Zuid).

Table 1. Estimated spring numbers of red deer and wild boar in the period 1988-1993 in the Hoog-Soeren (Zuid) forestry.

terrein van 40 x 40 m zonder raster, aangegeven met hoekpalen, als referentie om de verschillen in vegetatie-ontwikkeling te kunnen vaststellen. De exclusures waren niet toegankelijk voor edelherten, reeën en wilde zwijnen. Voor vogels en andere dieren, tot de grootte van een vos, vormden de rasters geen belemmering. De referentieterrainen waren toegankelijk voor alle diersoorten. In elk bos- of vegetatietype lagen twee exclusure/referentieterrainen, tenminste 500 m van elkaar verwijderd. Twaalf exclusure/referentiecombinaties werden in mei 1988 en in mei 1993 geïnventariseerd op kleine zoogdieren. De onderscheiden bos- en vegetatietypen waren: beukenbos (leeftijd ongeveer 100 jaar), eikenbos (leeftijd ongeveer 70 jaar), grove-dennenbos (leeftijd ongeveer 100 jaar), kapvlakten ontstaan in 1986, heide met opslag van grove den en heide zonder boomopslag. Op de heide was de aspectbepalende plantesoort struikheide *Calluna vulgaris*. In de kruidlaag van het grove-dennenbos en het eikenbos waren blauwe bosbes *Vaccinium myrtillus* en bochtige smele *Deschampsia flexuosa* dominant. In het beukenbos was vrijwel geen kruidlaag aanwezig en op de kapvlakten kwamen sporadisch kruiden en grassen voor. In 1988 ontbrak de struiklaag op de meeste vangplaatsen; alleen op twee heideterreinen was een struiklaag van jonge grove dennen aanwezig. In 1993 had zich ook in enkele bosexclusures en in de exclusures op de kapvlakten (fig. 1) een struiklaag ontwikkeld.

3.2. Vegetatie-opnamen

Voor dit onderzoek werden drie vegetatielagen onderscheiden.

Laag 1, de kruidlaag, van 0-100 cm hoogte. Voor de opname werden binnen elk proefvlak (exclusure of referentieterrain) zes transecten van 40 m lengte uitgezet. Planten, kale grond, dood hout en dood blad werden als verschillende omgevingskenmerken onderscheiden. Per transect werd om de vijf meter het aspectbepalende omgevingskenmerk en, indien aanwezig, de hoogte van de vegetatie (cm) genoteerd.

Laag 2, de struiklaag, van 100-400 cm hoogte. Van alle in het proefvlak voorkomende soorten werden naam en hoogte (cm) genoteerd.



Fig. 1. Exclosure (rechts) en referentieterrein (links) op kapvlakte van fijnspar. De exclosure was gedurende vijf jaar niet toegankelijk voor edelhert, ree en wild zwijn.

Fig. 1. Exclosure (right) and reference area (left) on a Norway spruce clearing. Red deer, roe deer and wild boar could not enter the area for five consecutive years.

Laag 3, de boomlaag, > 400 cm hoogte. Van alle in het proefvlak aanwezige bomen werd de hoogte (m) geschat en de stamdiameter (cm) op borsthoogte genoteerd. Dode bomen werden als een apart element beschouwd.

3.3. Vangmethode

Van 1 tot 27 mei in 1988 en van 10 tot 28 mei in 1993 werden kleine zoogdieren gevangen met Longworth-vallen. Op elke plaats werd van maandag t/m vrijdag gevangen. De vrijdag voor het vangen werden de vallen geplaatst met aas en vers hooi, maar met het vangmechanisme buiten werking. Op maandag werden de vallen op scherp gezet. De vallen werden ongeveer acht meter uit elkaar in rijen geplaatst, 25 vallen in de exclosure en 25 in het referentieterrein. In de vallen werd hooi gedaan en als aas werd pindakaaas vermengd met havermout gebruikt. De vallen werden tweemaal per etmaal gecontroleerd, kort na zonsondergang en 's morgens vroeg bij zonsopkomst. De gevangen dieren werden gemerkt met genummerde oorklemmetjes (le Boulengé-Nguyen & le Boulengé, 1986) en ter plaatse losgelaten.

3.4. Bewerking van de gegevens

Voor de berekening van de populatiegrootte van de kleine zoogdieren is geen gebruik gemaakt van de vangst-terugvangst-methode. Berekeningen volgens deze methode in

| | |
|----------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| FRACEMPT | aandeel kale grond, dood blad en mos in de kruidlaag <i>fraction of ground cover with bare soil, dead leaves and mosses</i> |
| N-CAT | aantal categorieën van groepen in de kruidlaag <i>number of main groups of plants in the herb layer</i> |
| SPECSHA1 | Shannon-diversiteit van de soorten (zonder FRACEMPT) van de kruidlaag <i>Shannon diversity index of plant species in the herb layer</i> |
| CATSHAN | Shannondiversiteit van de categorieën in de kruidlaag <i>Shannon diversity index of main groups of plants in the herb layer</i> |
| CVHIGHT1 | variatie-coëfficiënt van de hoogtes van de kruidlaag <i>variation coefficient of heights of plants in the herb layer</i> |
| MEDIHIG1 | mediaan van de hoogtes van de kruidlaag <i>median of heights of plants in the herb layer</i> |
| N-SPECI2 | aantal soorten in de struiklaag <i>number of species in the shrub layer</i> |
| SPECSHA2 | Shannon-diversiteit van de struiklaag <i>Shannon diversity index of plants in the shrub layer</i> |
| SHANANIM | Shannon-diversiteitsindex van de kleine zoogdieren <i>Shannon diversity index of small mammals</i> |
| N-SPEANI | aantal waargenomen zoogdiersoorten <i>number of small mammal species</i> |
| N-INDANI | totaal aantal waargenomen zoogdierindividuen <i>totals of captured individuals of small mammals</i> |

Tabel 2. Afkortingen en beschrijvingen van de variabelen van de gevangen kleine zoogdieren en van de omgeving die gebruikt zijn voor de statistische toetsen. Met de term 'categorie' zijn de omgevings-kenmerken ingedeeld in hoofdgroepen.

Table 2. Small mammals and habitat variables used in the statistic tests.

1988 aan bosmuizen leverden namelijk aantallen op die vrijwel gelijk waren aan het aantal gevangen individuen. Bij aardmuis, rosse woelmuis, veldmuis en dwergspitsmuis waren de aantallen per vangplaats gewoonlijk te klein voor deze methode. Bij de vangintensiteit tijdens dit onderzoek mag, althans voor bosmuis en rosse woelmuis, worden aangenomen dat vrijwel alle aanwezige dieren gevangen zijn (Kikkawa, 1964). De homeranges van aardmuis en dwergspitsmuis zijn dermate groot, namelijk 198 m² en 530-1860 m² (Corbet & Harris, 1991), dat mag worden aangenomen dat met één val per 64 m² vrijwel alle aanwezige dieren gevangen zijn.

Van de verzamelde gegevens over de dieren en de omgevingskenmerken werden afgeleide waarden berekend (tabel 2). Met de term 'categorie' werden de soorten planten en andere omgevingskenmerken in laag 1 ingedeeld in de groepen grassen, dwergstruiken, kruiden, varens, hout, dood blad en kale grond. Als argument voor deze indeling geldt dat de aanwezigheid van deze verschillende hoofdgroepen mogelijk belangrijker is dan de precieze soortensamenstelling van de kruidlaag. Diversiteits-indexen waarin het aantal soorten en het aantal individuen per soort zijn verwerkt, werden voor zowel diergegevens als voor de omgevingskenmerken berekend volgens de methode van Shannon (Pielou, 1974). Om het effect van de hoogte van de vegetatie op kleine zoogdieren te berekenen, werd de variatie-coëfficiënt van de hoogte gebruikt.

De Wilcoxon-toets voor gepaarde waarnemingen (Siegel, 1956) werd gebruikt om te toetsen of er verschillen bestonden in de waarden van dier- en vegetatiekenmerken

tussen de exclusures en de bijbehorende referentieterreinen, bezien over het totale materiaal. Correlaties tussen vegetatie- en dierkenmerken werden berekend volgens Spearman's rangcorrelatie-coëfficiënt (Siegel, 1956). De rangcorrelatie-coëfficiënten zijn geschaald tussen -1 (negatief verband) en +1 (positief verband), waarbij de verschillen ten opzichte van 0 (0 betekent geen verband) werden getoetst. Het berekenen van de verbanden tussen de dier- en vegetatiegegevens is gedaan over het totale materiaal voor beide jaren samen. De berekeningen werden uitgevoerd met het statistisch programma GENSTAT (Genstat 5 Committee, 1993).

4. Resultaten

In 1988 werden geen significante verschillen gevonden tussen de exclusures en de referentieterreinen wat betreft de waarden voor de verschillende omgevingskenmerken en de aantallen en soorten kleine zoogdieren.

In 1993, na vijf jaar uitsluiten van edelhert, ree en wild zwijn, waren er significante ($P < 0,05$) verschillen tussen exclusures en referentieterreinen wat betreft de vegetatie in laag 1, te weten de mediaan van de hoogte (MEDIHIG1), de variatiecoëfficiënt van de hoogte (CVHIGHT1) en het aandeel niet-begroeid (FRACEMPT), evenals in de aantallen gevangen kleine zoogdieren (N-INDANI).

Doordat in verschillende exclusures en/of referentieterreinen de struik- of boomlaag ontbrak (tabel 3) of er maar één kleine-zoogdiersoort voorkwam, was de steekproef van enkele dier- en omgevingsvariabelen te klein om verschillen tussen exclusure en referentieterrrein te kunnen toetsen. Dit betrof de volgende variabelen: N-SPEANI, SHANANIM, SPECSHA2, N-SPECI2, de variatie-coëfficiënt van de hoogtes van de struik- en de boomlaag, de mediaan van de hoogtes van de struik- en boomlaag, de aanwezigheid van een struik- of boomlaag, het aantal soorten in de struik- of boomlaag en de diversiteit van de boomlaag.

In de exclusures had zich in 1993, vooral op de kapvlakten en in het meer open bos, een struiklaag ontwikkeld; in de begraasde referentieterreinen ontbrak deze struiklaag veelal of bestond zij vrijwel geheel uit grove dennen (tabel 3).

Het aantal individuen van kleine zoogdieren, gevangen in 1988 en 1993, bedroeg respectievelijk 274 en 236 (tabel 4). De bosmuis *Apodemus sylvaticus* was in beide jaren de talrijkste soort. Deze kwam in alle bostypen voor en in kleine aantallen ook op de hei (tabel 5). Op de heide kwamen dwergspitsmuis *Sorex minutus*, bosmuis, aardmuis *Microtus agrestis* en veldmuis *M. arvalis* slechts in zeer kleine aantallen voor. Aardmuis en rosse woelmuis *Clethrionomys glareolus* werden vooral in 1993 gevangen. Aardmuis en rosse woelmuis werden gevangen op kapvlakten en in open grove-dennenbos waar zich een gevarieerde struiklaag had ontwikkeld. De rosse woelmuis werd ook in oud beukenbos en eikenbos gevangen, zij het in kleinere aantallen.

De significante ($P < 0,05$) correlaties tussen dier- en vegetatievariabelen staan weergegeven in tabel 6. De aantallen kleine zoogdieren (N-INDANI) waren positief gecorreleerd met de Shannon-diversiteit van de hoofdgroepen in laag 1 (CATSHAN), met het aantal hoofdgroepen in laag 1 (N-CAT), de variatie in hoogte van laag 1 (CVHIGHT1), de diversiteit van de soorten in laag 2 (SPECSHA2) en het aantal soorten in laag 2 (N-SPECI2).

| Jaar/year Plaats/location | Laag 1/herb layer | | | | Laag 2/shrub layer | | | | Laag 3/tree layer | | | |
|------------------------------|-------------------|----------|----------|----------|--------------------|-----|------|------|-------------------|-----|------|-----|
| | 1988 | | 1993 | | 1988 | | 1993 | | 1988 | | 1993 | |
| | ex | ref | ex | ref | ex | ref | ex | ref | ex | ref | ex | ref |
| | H (vc) | H (vc) | H (vc) | H (vc) | N | N | N | N | N | N | N | N |
| Hei | 23 (0,7) | 19 (0,7) | 33 (0,6) | 30 (0,6) | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Heathland | 28 (0,5) | 25 (0,5) | 46 (0,5) | 45 (0,5) | - | - | 4 | 4 | - | - | - | - |
| Hei(2) | 17 (0,8) | 21 (0,5) | 45 (0,5) | 23 (0,7) | 75* | 69* | 127* | 128* | - | - | - | - |
| Heathland(2) | 22 (0,5) | 24 (0,6) | 24 (0,5) | 19 (0,5) | 38* | 32* | 136 | 95* | - | - | - | - |
| Kapvlakte | 8 (1,0) | 11 (1,1) | 14 (1,0) | 11 (1,0) | - | - | 914 | 413* | - | - | - | - |
| Clearing | 8 (1,4) | 8 (1,7) | 24 (0,8) | 21 (1,0) | - | - | 171 | 75 | - | - | - | - |
| <i>Pinus sylvestris</i> | 26 (0,6) | 26 (0,6) | 46 (0,6) | 37 (0,6) | - | - | 55 | 30 | 31 | 30 | 28 | 30 |
| | 23 (0,8) | 24 (0,6) | 52 (0,5) | 33 (0,7) | 18 | 2 | 155 | - | 36 | 30 | 31 | 20 |
| <i>Quercus robur</i> | 26 (1,8) | 12 (2,1) | 39 (0,6) | 21 (0,9) | - | - | 43 | - | 68 | 76 | 65 | 76 |
| | 12 (1,0) | 21 (1,6) | 24 (0,8) | 21 (1,1) | - | - | 4 | - | 115 | 113 | 115 | 92 |
| <i>Lagus sylvatica</i> | 5 (3,6) | 3 (5,1) | 6 (2,6) | 2 (3,9) | - | - | - | - | 17 | 13 | 16 | 9 |
| | 2 (1,7) | 12 (2,4) | 30 (1,1) | 3 (3,4) | - | - | 59 | - | 21 | 20 | 14 | 4 |

Tabel 3. Gemiddelde hoogte (H; cm) en corresponderende variatiecoëfficiënt (vc) van de vegetatie in laag 1, opslag (N) in laag 2 en aantal bomen in laag 3 (N). *: grove den; ex: exclosure, ref: referentieterein, hei (2) = hei met opslag van grove den.

Table 3. Mean height (H; cm) and corresponding variation coefficient (vc) of plants in the herb layer, the number of juvenile trees (N) in the shrub layer and the number of trees (N) in the tree layer. *: Scots pine, ex: exclosure, ref: reference area, heathland (2) = heathland with regenerating Scots pine.

| | 1988 | | 1993 | |
|--------------------------------|------|-----|------|-----|
| | exc | ref | exc | ref |
| <i>Apodemus sylvaticus</i> | 157 | 100 | 99 | 55 |
| <i>Micromys minutus</i> | 0 | 0 | 1 | 0 |
| <i>Microtus agrestis</i> | 5 | 5 | 34 | 1 |
| <i>Microtus arvalis</i> | 0 | 1 | 0 | 0 |
| <i>Clethrionomys glareolus</i> | 2 | 3 | 41 | 5 |
| <i>Sorex minutus</i> | 1 | 0 | 0 | 0 |
| Totaal/total | 274 | | 236 | |

Tabel 4. Aantallen gevangen kleine zoogdieren in 1988 en 1993. exc = exclosure, ref = referentiegebied.

Table 4. Species and numbers of small mammals captured in 1988 and 1993. exc = exclosure, ref = reference area.

Er werd geen relatie gevonden tussen het aantal zoogdiersoorten (N-SPEANI) en één van de vegetatievariabelen. De diversiteit van de kleine zoogdieren (SHANANIM) was positief gecorreleerd met de diversiteit van de plantensoorten in laag 2 (SPEC SHA2) en het aantal soorten in die laag (N-SPECI2).

5. Discussie

Door het wegvreten van de opslag van jonge bomen ontbrak in de referentieterreinen de struiklaag veelal of bestond deze, door de voorkeur van ree en edelhert voor loofhout,

| Successiestadium Succession stage Jaar/year | he | | kv/gd | | ei/bu | |
|---------------------------------------------------|------|------|-------|------|-------|------|
| | 1 | | 2 | | 3 | |
| | 1988 | 1993 | 1988 | 1993 | 1988 | 1993 |
| <i>Apodemus sylvaticus</i> | 5 | 7 | 164 | 50 | 90 | 50 |
| <i>Micromys minutus</i> | - | - | - | 1 | - | - |
| <i>Microtus agrestis</i> | 1 | 1 | 10 | 33 | - | - |
| <i>Microtus arvalis</i> | 1 | - | - | - | - | - |
| <i>Clethrionomys glareolus</i> | - | - | 2 | 17 | 3 | 24 |
| <i>Sorex minutus</i> | 1 | - | - | - | - | - |

Tabel 5. Het voorkomen van kleine zoogdieren in verschillende successiestadia van het bos. he = droge heide met vnl. struikheide, kv = kapvlakten van Amerikaanse eik en fijnspar, gd = grove-dennenbos, ei = eikenbos, bu = beukenbos. - = aanwezigheid niet aangetoond.

Table 5. The presence of small mammals in different succession stages of the forest. he = Calluna heather, kv = clearing of red oak and Norway spruce, gd = Scots pine forest, ei = oak forest, bu = beech forest. - = not captured.

| Omgevingsvariabelen Habitat variables | Diervariabelen Animal variables | R_s |
|------------------------------------------|------------------------------------|-------|
| CATSHAN | N-INDANI | 0,61 |
| N-CAT | N-INDANI | 0,44 |
| SPECSHA2 | N-INDANI | 0,56 |
| N-SPECI2 | N-INDANI | 0,60 |
| SPECSHA2 | SHANANIM | 0,55 |
| N-SPECI2 | SHANANIM | 0,52 |

Tabel 6. Spearman's rangcorrelatiecoëfficiënt (R_s) voor omgevings- en diervariabelen, voor 1988 en 1993 samen ($P < 0,05$).

Table 6. Data of Spearman's rank correlation coefficient (R_s), combined for habitat and animal variables, 1988 and 1993 ($P < 0,05$).

alleen uit grove dennen. Hierdoor zijn op den duur veranderingen in de soortensamenstelling en het leeftijdsmozaïek van het bos te verwachten.

Een korte generatietijd en een hoge voortplantingscapaciteit stelt kleine zoogdieren in staat snel te reageren op veranderingen in hun omgeving (Wiens, 1976; Van Apeldoorn, 1989). Vijf jaar uitsluiten van edelhert, ree en wild zwijn gaven duidelijke verschillen te zien in de aantallen kleine zoogdieren tussen exclusies en referentiereinen, die in de uitgangssituatie niet aanwezig waren. Van de omgevingskenmerken bleken de diversiteit en het aantal soorten in de struiklaag (laag 2), die vooral bestond uit jonge boomopslag, bepalend voor de aantallen gevangen zoogdieren.

In de referentiereinen werden vaak wroetsporen van zwijnen gevonden. Het lijkt niet waarschijnlijk dat het vrijwel ontbreken van rosse woelmuis en aardmuis in deze terreinen (tabel 4) veroorzaakt is door predatie door het wilde zwijn. Een studie naar het voedsel van het wilde zwijn in het studiegebied toonde aan dat het gemiddelde aandeel dierlijk voedsel in het menu minder dan 5% was en dat kleine zoogdieren daarin vrijwel

niet voorkwamen (Groot Bruinderink et al., 1994). Het dichttrappen van het gangenstelsel van woelmuizen door de betreding van edelhert, ree en wild zwijn kan een oorzaak zijn waardoor aardmuis en rosse woelmuis deze plekken mijden. Ook veldmuizen komen, zolang er geen sprake is van een plaag, niet voor in begraasde weilanden, maar in de onbegraasde slootkanten of wegbermen (Jonkers & Van Wijngaarden, 1975).

Diversiteitsindex van de kleine zoogdieren

De grotere verscheidenheid die werd gevonden in de aantallen soorten en individuen van kleine zoogdieren in samenhang met een grotere diversiteit van de struiklaag, is in overeenstemming met de literatuur (MacArthur & MacArthur, 1961; Dueser & Shugart, 1978).

Verschillende auteurs vonden een piek in de aantallen soorten en individuen van (woel)muizen en spitsmuizen in de jonge ontwikkelingsfase van het bos, gevolgd door een terugval, zowel in soorten als in aantallen, in de stakenfase, waarna zich weer een toename in soorten voordoet naarmate het bos ouder wordt (Grodzinski, 1959; Pearson, 1959; Wołk & Wołk, 1982). Dit verschijnsel wordt verklaard door de grote hoeveelheden voedsel die, in de vorm van grassen en kruiden in het jonge bos en van boomvruchten als beukenootjes en eikels in het oude bos, aanwezig zijn (Van Vuure, 1985). Kleine zoogdieren zijn in een terrein met minder dekking, zoals in de referentieterreinen, ook meer blootgesteld aan predatie door roofvogels en uilen (Jędrzejewski & Jędrzejewska, 1993). De aantrekkingskracht van het vegetatietype jong bos voor aardmuizen kan in produktiebossen tot aanmerkelijke schade aan jonge bosopstanden leiden (Elton, 1965; von Bäumler, 1992). Ook in ons onderzoek kan het voorkomen van aantallen en soorten zoogdieren globaal in verband gebracht worden met de verschillende successiestadia van het bos (Fanta, 1982; tabel 5). Wij mogen vaststellen dat het vijf jaar lang uitsluiten van begrazing door edelhert, ree en wild zwijn een positief effect heeft op aantallen en diversiteit van kleine zoogdieren in het terrein. De belangrijkste factor bij begrazing is de verminderde verjonging van het bos, vooral van het loofbos. Juist de aanwezigheid van jong bos bleek van belang voor het voorkomen en de talrijkheid van kleine zoogdieren. Vergelijkbaar onderzoek in het New Forest, Engeland, waar zich in onbegraasde exclosures een struiklaag ontwikkelde die in de begraasde terreingedeelten (1 damhert/ha⁻¹) ontbrak, toonde overeenkomstige resultaten (Putman et al., 1989). In dit onderzoek was alleen de bosmuis, zij het in lage aantallen (N = 30), aanwezig in de begraasde exclosure. In de niet-begraasde exclosures werden bosmuis (N = 154), grote bosmuis *Apodemus flavicollis* (N = 1), rosse woelmuis (N = 221), bosspitsmuis *Sorex araneus* (N = 15) en dwergspitsmuis (N = 2) gevangen.

DANKWOORD

Wij willen onze collega R.C. van Apeldoorn bedanken voor het kritisch doorlezen van het manuscript.

SUMMARY

Changes in the occurrence of small mammals following the exclusion of red deer, roe deer and wild boar

In an area of forests and heathlands in the Veluwe, a semi-natural area in the central part of the Netherlands, game exclosures were set up in 1987 in stands of beech, oak and Scots pine, on clearings and in heathlands. Each exclosure and corresponding control plot measured 40 x 40 m and was constructed to prevent grazing by red deer *Cervus elaphus*, roe deer *Capreolus capreolus* and wild boar *Sus scrofa*. In the spring of 1988 and 1993, the exclosures were used to study the effect of fencing out these ungulates on the numbers and species diversity of small mammals like voles, mice and shrews. The numbers of small mammals captured in 1988 and 1993 totalled 274 and 236, respectively. Field and bank voles *Microtus agrestis* and *Clethrionomys glareolus* were mainly captured in clearings and open Scots pine stands; woodmice *Apodemus sylvaticus* were present in all forest types and in heathland.

Analysis of the 1988 data with the Wilcoxon matched pair test revealed no differences in the numbers and species diversity of small mammals, nor in vegetation characteristics between the exclosures and corresponding control plots. In 1993, we found significant differences between the exclosures and control plots in the numbers of small mammals, as well as in median height, variation coefficient of height, and percentage of soil covered by vegetation in the herb layer. The numbers of small mammals were correlated with the numbers and diversity of vegetation categories (ferns, grasses, herbs, dwarf shrubs, dead wood, dead leaves), variation in height, and species diversity in the shrub layer.

Using Spearman's rank correlation test we found that small mammal diversity was positively correlated with the species diversity index in the shrub layer. The negative impact of ungulate grazing on the rejuvenation of deciduous forest apparently also affected the numbers and species diversity of small mammals. The succession stage of the forest determined to a large extent the species diversity of small mammals, with the largest number of species being found in clearings with regenerating forest and in Scots pine stands.

LITERATUUR

- APELDOORN, R.C. VAN, 1989. Kleine zoogdieren in versnipperde landschappen: een literatuurstudie. — *Lutra*, 32: 21-41.
- BÄUMLER, W. VON, 1992. Unkrautbekämpfung und Mäuse in Forstkulturen. — *Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz*, 65: 141-143.
- BOULENGÉ-NGUYEN, P.Y. LE & E. LE BOULENGÉ, 1986. A new ear-tag for small mammals. — *Journal of Zoology*, 209: 302-304.
- CORBET, G.B. & S. HARRIS (eds), 1991. The handbook of British mammals. Third edition: i-xiv, 1-588. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- DUESER, D.R. & H.H. SHUGART, JR., 1978. Microhabitats in a forest-floor small mammal fauna. — *Ecology*, 59: 89-98.
- ELTON, C., 1965. Voles, mice and lemmings: 1-496. Oxford University Press, Oxford.
- FANTA, J., 1982. Natuurlijke verjonging van het bos op droge zandgronden: 1-236. Rapport nr 301, Rijksinstituut voor onderzoek in de bos- en landschapsbouw "De Dorschkamp", Wageningen.
- GEIER, A.R. & L.B. BEST, 1980. Habitat selection by small mammals of riparian communities: evaluating effects of habitat alterations. — *Journal of Wildlife Management*, 44: 16-24.
- GENSTAT 5 COMMITTEE, 1993. Genstat 5 release 3 reference manual: 1-796. Clarendon Press, Oxford.
- GRODZINSKI, W., 1959. The succession of small mammal communities on an overgrown clearing and landslip mountain in the Beskid Sredni (Western Carpathians). — *Ekologia Polska*, 4: 138-143.
- GROOT BRUINDERINK, G.W.T.A., E. HAZEBROEK & H. VAN DER VOET, 1994. Diet and condition of wild boar, *Sus scrofa scrofa*, without supplementary feeding. — *Journal of Zoology*, 233: 631-648.
- JEDRZEJEWSKI, W. & B. JEDRZEJEWSKA, 1993. Predations on rodents in Białowieża primeval forest, Poland. — *Ecography*, 16: 47-64.
- JONKERS, D.A. & A. VAN WIJNGAARDEN, 1975. — Veldmuizenplagen komen ook nu nog voor. — *Landbouwkundig Tijdschrift*, 87: 157-159.
- KIKKAWA, J., 1964. Movement, activity and distribution of the small rodents *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus sylvaticus* in woodland. — *Journal of Animal Ecology*, 33: 259-299.
- MACARTHUR, R.H. & J.W. MACARTHUR, 1961. On bird species diversity. — *Ecology*, 42: 594-598.

- OOSTERVELD, P., 1983. Eight years of monitoring of rabbits and vegetation development on abandoned arable fields grazed by ponies. — *Acta Zoologica Fennica*, 174: 71-74.
- PEARSON, P.G., 1959. Small mammals and old field succession on the Piedmont of New Jersey. — *Ecology*, 40: 149-255.
- PIELOU, E.C., 1974. *Population and community ecology: Principles and methods*: 1-424. Gordon and Breach, New York.
- PUTMAN, R.J., P.J. EDWARDS, J.C.E. MANN, R.C. HOW & S.D. HILL, 1989. Vegetational and faunal changes in an area of heavily grazed woodland following relief of grazing. — *Biological Conservation*, 47: 13-32.
- SIEGEL, S., 1956. *Nonparametric statistics for the behavioural sciences*: 1-312. McGraw-Hill International Book Company, London.
- SIEPEL, H., 1990. The influence of management on food size in the menu of insectivorous animals. — *Proceedings of Experimental & Applied Entomology, Nederlandse Entomologische Vereniging Amsterdam*, 1: 69-74.
- VUURE, T. VAN, 1985. *Zoogdieren, bossen en wederzijdse invloeden*: 1-135. Pudoc, Wageningen.
- WIENS, J.A., 1976. Population responses to patchy environments. — *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 7: 81-120.
- WINGERDEN, W.K.R.E. VAN, J.C.M. MUSTERS, R.M.J.C. KLEUKERS, W. BONGERS & J.B. VAN BIEZEN, 1991. The influence of cattle grazing intensity on grasshopper abundance (Orthoptera: Acrididae). — *Proceedings of Experimental & Applied Entomology, Nederlandse Entomologische Vereniging Amsterdam*, 2: 28-34.
- WOLK, E. & K. WOLK, 1982. Responses of small mammals to the forest management in the Białowieża primeval forest. — *Acta Theriologica*, 27: 45-59.

DLO-Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO)
Afdeling Dierreecologie
Postbus 23
6700 AA Wageningen