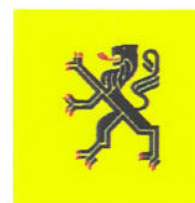


Monitoring van de effecten van begrazingsbeheer op vegetatie, flora en fauna van de Vlaamse natuurreservaten langs de Vlaamse kust

DEEL II. Habitat- en dieetpreferenties van de geïntroduceerde herbivoren:
terreingebruik, voedselkeuze en dieetsamenstelling van ezel en Shetland pony

Eric COSYNS , Indra LAMOOT, Mieke DECONINCK, Andy GOERLANDT,
Alexander VAN BRAECKEL, Julie CALLEBAUT , Joy LAQUIÈRE &
Maurice HOFFMANN

- 2001 -



uitvoerder
Universiteit Gent
Vakgroep Biologie
Onderzoeksgroep Terrestrische Plantenecologie
en Vegetatiekunde
K. L. Ledeganckstraat 35
B-9000 Gent
promotor: Prof. M. Hoffmann

opdrachtgever
Ministerie van de Vlaamse Gemeenschap
Dept. Leefmilieu en Infrastructuur
AMINAL, Afdeling Natuur
Graaf De Ferrarisgebouw
Koning Albert II laan 20, bus 8
B-1000 Brussel
leidend ambtenaar: ir. J.-L. Herrier

met medewerking van het
Instituut voor Natuurbehoud,
Kliniekstraat 25,
B-1070 Brussel

Onderzoeksverslag Instituut voor Natuurbehoud IN.O.2001.02

supported by Life (project Integral Coastal Conservation Initiative)



Inhoudsopgave

INHOUDSOPGAVE	2
1. ACHTERGROND	4
2. DOELSTELLING EN VRAAGSTELLING VAN HET BEGRAZINGSONDERZOEK	6
2.1. ALGEMEEN.....	6
2.2. SPECIFIEKE VRAAGSTELLING.....	7
2.2.1. <i>Terreingebruik van ezel en Shetlander</i>	7
2.2.1.1. Algemeen.....	7
2.2.1.2. Op landschapsniveau.....	7
2.2.1.3. Op vegetatietypeniveau.....	7
2.2.1.4. Op foerageerplekniveau.....	8
2.2.2. <i>Voedselkeuze</i>	8
2.2.2.1. Algemeen.....	8
2.2.2.2. Specifiek.....	8
3. METHODEN	9
3.1. ALGEMEEN.....	9
3.2. GEDRAGINGEN EN TERREINGEBRUIK.....	10
3.3. VOEDSELKEUZE.....	11
4. RESULTATEN	13
4.1. VEGETATIE-EENHEDEN IN DE STUDIEGEBIEDEN.....	13
4.1.1. <i>Stuifduinen: helmduin en open begroeiing van zandfixerende grassen en schijngrassen</i>	13
4.1.2. <i>Mosduin</i>	13
4.1.3. <i>Duingraslanden</i>	14
4.1.4. <i>Pannervegetaties</i>	15
4.1.5. <i>'Vervilte monospecifieke graslanden' en 'ruderaal begroeiingen'</i>	16
4.1.6. <i>Dwergstruweel</i>	17
4.1.7. <i>Struwelen en bos</i>	18
4.2. GEDRAGINGEN EN TERREINGEBRUIK.....	21
4.2.1. <i>Graasgedrag van ezels en Shetlanders in het duingebied</i>	21
4.2.1.1. Algemeen.....	21
4.2.1.2. Tijdsverdeling over de verschillende gedragingen.....	21
4.2.1.3. Vegetatietypevoorkeuren van ezels.....	22
4.2.1.3. Vegetatietypevoorkeuren van Shetlanders.....	25
4.3. DIEETSAMENSTELLING EN VOEDSELPREFERENTIE VAN EZEL EN SHETLANDER.....	30
4.3.1. <i>Dieetsselectie bij paardachtigen</i>	30
4.3.2. <i>Hapsnelheid en graasfrequentie</i>	31
4.3.2.1. Aantal happen.....	31
4.3.2.2. Effectieve hapsnelheid.....	32
4.3.2.3. Graasfrequentie als maat voor de voedselopname.....	32
4.3.3. <i>Dieetsamenstelling en plantensoortpreferentie</i>	34
4.3.3.1. Dieetsamenstelling.....	34
4.3.3.2. Plantensoortpreferentie.....	36
4.3.3.2.1. Inleiding.....	37
4.3.3.2.2. Plantensoortpreferentie op basis van hapgemiddelden.....	37
5. EVALUATIE VAN DE GEÏNTRUCHEERDE PAARDACHTIGEN IN FUNCTIE VAN HET NATUURBEHEER	40
5.1. NATUURBEHEERDOELSTELLINGEN VOOR DE ONDERZOCHE RESERVATEN.....	40
5.1.1. <i>Algemeen</i>	40
5.1.2. <i>Begrazing als natuurbeheermiddel</i>	40
5.2. <i>Natuurbeheerdoelstellingen en begrazingseffecten van de grote herbivoren</i>	41
5.2.1. <i>Terreingebruik en voedselkeuze en de mogelijke impact op de vegetatieontwikkeling</i>	42

5.2.2. <i>Eindconclusie wat betreft ezels en Shetlanders als grazers</i>	44
6. REFERENTIES	45

1. Achtergrond

Sinds eind de jaren tachtig wordt binnen het Vlaamse natuurbeleid steeds meer aandacht besteed aan het behoud en de ontwikkeling van natuurwaarden in de kustduinen. Deze aangehouden belangstelling resulteerde onder meer in een juridisch-planologische bescherming via het duinendecreet van de resterende duingebieden die tot dan toe nog geen bescherming genoten. Min of meer gelijktijdig werd ook de behoefte aangevoeld om voor de duingebieden een specifieke natuurbeleidsvisie te ontwikkelen. Deze ecosysteemvisie (PROVOOST & HOFFMANN, 1996) bestaat uit een inventaris waarin de meest relevante informatie over abiotische en biotische factoren van het kustecosysteem is gesynthetiseerd. In een tweede deel wordt een natuurontwikkelingsvisie voor het kustduinengebied, inclusief het duin-polderovergangsgebied en de slikken en schorren, gepresenteerd voor de volgende 25 jaar met als doel de natuurwaarden verbonden aan en potentieel aanwezig in het kustecosysteem op een duurzame manier te behouden en zich verder of opnieuw te laten ontwikkelen. Binnen de mogelijkheden voor natuurontwikkeling wordt door dezelfde auteurs begrazing als een toekomstige belangrijke natuurtechnische beheersmaatregel naar voor geschoven.

In de ontwerp-natuurbeheersplannen voor ondermeer de Vlaamse Natuurreservaten Westhoek, Houtsaegerduinen, en het natuurgebied Ter Yde-Hannecart-Oostvoorduin en in het natuurherstelplan voor de IJzermonding (Hoys et al., 1996 en Hoffmann et al. 1996, 1999) wordt extensieve begrazing met grote grazers als een belangrijk beheersmiddel voorgesteld om in functie van de terreingesteldheid (b.v. grootte, interne diversiteit) en de abiotische determinanten een grote mate van biologische en structurele diversiteit en spontaniteit te realiseren.

Het streefbeeld voor het natuurbeheer in de Vlaamse kustduinen is in vele gevallen terug te voeren tot de nog altijd vage omschrijving van het duinlandschap rond het einde van de 19^e en begin van de 20^e eeuw door Massart (1908a, 1908b). De kustduinen kenden in deze periode een vrij intensief agropastoraal gebruik, waarbij met name begrazing door vee in combinatie met andere gebruiksvormen de vegetatieontwikkeling sterk beïnvloedde. Het inzetten van grote grazers in het kader van natuurbeheer is dan ook in wezen bedoeld om het halfnatuurlijke duinlandschap van rond de voorlaatste eeuwwisseling tot op zekere hoogte te benaderen zonder dat daarbij gestreefd wordt naar volledige ontstruweling van het duingebied (zie verder deel I, 1.2).

Voordat de kustecosysteemvisie werd geformuleerd, werd begrazing als natuurbeheersvorm nog nauwelijks toegepast (tabel 1). Enkel in de Schapenweide te Middelkerke was er vanaf 1995 onregelmatige begrazing met ezels terwijl in het Hannecartreservaat en in het IWVA-domein de Doornpanne te Koksijde, het begrazingsbeheer met Shetland pony's (hierna shetlanders genoemd) pas gestart was.

Ondertussen zijn in meerdere kustduingebieden grote grazers als beheersmiddel ingeschakeld of is extensieve begrazing als beheersvorm voorgesteld in het natuurbeheersplan (tabel 1).

Tabel 1. Overzicht van met grote herbivoren begraasde natuurgebieden in de Vlaamse kustduinen. Tevens is een indicatie gegeven van de aantallen bij de start van het project en de huidige stand van zaken (op 20/1/2000). VNR (Vlaams natuurreservaat), IWVA (Intercommunale watervoorzieningsmaatschappij Veurne Ambacht), N (natuurgebied).

Westkust	Start begrazingsbeheer	Stand van zaken op 20/01/2000
Westhoek (VNR), De Panne zuidelijk begrazingsblok (60ha)	04/1997: 8 Shetlanders 03/1998: 2 hooglandrunderen	19 Shetlanders 4 hooglandrunderen 3 damherten (wisselend over beide blokken, met 1 juv.
noordelijk begrazingsblok (60 ha)	03/1998 2 hooglanders en 06/1998 2 koniks telkens jaarrondbegrazing	5 koniks 2 hooglanders
Houtsaegerduinen (80ha) De Panne	15/04/1997: 6 ezels, jaarrond	12 ezels
Doornpanne (IWVA, 30ha) Koksijde	1996: 3-4 Shetlanders (?) jaarrond	7 Shetlanders
Koksijde Ter Yde s.s. (VNR 15 ha)	02/1999: tijdelijk 6 mergellandschapen	vanaf najaar 1999 opnieuw inscharing
Hannecart (VNR 30 ha) Koksijde	1996: 3 Shetlanders jaarrond	3 Shetlanders
Middenkust		
IJzermonding (VNR 5-10ha) Nieuwpoort	06/1999: tijdelijk 6 mergellandschapen, begrazing gestopt in de zomer omwille van uitvoering milieuherstelplan	begrazing door 4 geiten. Aanvulling van het grazers- bestand met 13 mergellandschapen voorzien vanaf 2000 tevens 11 schapen op de schorre (onbekende herkomst)
Schuddebeurze (N, 15 tal ha) Middelkerke	08/1998 1 shetlander en 1 ezel nadien (06/1999) alleen ezel (jaarrond, circa 1,5 ha waarvan 0.5 ha water) seizoensbegrazing met landbouwvee (7-13 dieren, 7ha)	In de toekomst kan eventueel een late inscharringsdatum van het vee (1 juni) ingesteld worden.
Schapenweide (N, 3,5 tal ha) Middelkerke	Onregelmatig vanaf 1995 (ezel) 10/1997: jaarrond 2-3 ezels	2 ezels + 1 juv. (soms 3 adult)
D'Heye-Blutsyde (Bredene) (30 tal ha)	05/1998: 6 galloways (jaarrond, 9 ha – Natuurreservaten vzw – Watervoorzieningsmij 01/2000 VNR d'Heye (circa 11 ha): 7 galloways + 1 kalf	8 galloways + kalf. In de loop van 2000 verminderen veestapel of vergroten oppervlakte. Verdere uitbreiding begrazing evenredig met terreinverwerving door Vlaamse Gemeenschap
Oostkust		
Sashul (10 tal ha) Knokke-Heist	voorzien in 2000 met drietal Shetlanders	transport van 3 Shetlanders van de Westhoek naar Heist (29/10/1999)

Sinds oktober 1996 is op vraag van de afdeling Natuur van AMINAL het monitoringsproject 'Natuurbeheer Vlaamse kustduinen' gestart. De onderzoeksgroep Terrestrische Plantenecologie en Vegetatiekunde (Vakgroep Biologie) van de Universiteit Gent zorgt in nauwe samenwerking met het Instituut voor Natuurbehoud (Onderzoeksceel Landschapsecologie en Natuurbeheer) voor de wetenschappelijke opvolging van de effecten van de verschillende beheersvormen, in het bijzonder die van begrazing. Enerzijds gebeurt dit door uitbreiding van de monitoring van recent opgestarte begrazingsprojecten in natuurterreinen, anderzijds door meer fundamenteel onderzoek van het ecologisch proces herbivorie, waarbij zowel aandacht gaat naar de impact van verschillende grazers op vegetatie, flora en fauna, maar ook naar de herbivoren zelf. Deze aanpak vindt zijn oorsprong in het begrazingsonderzoek in de Vlaamse kustduinen (BONTE *et al.*, 1998).

2. Doelstelling en vraagstelling van het begrazingsonderzoek

2.1. Algemeen

De wetenschappelijke vraagstelling naar de impact van begrazing wordt vanuit vier gezichtspunten benaderd:

vanuit de responsvariabele: monitoring van vegetatie en flora en fauna-elementen in qua uitgangssituatie vergelijkbare, maar qua begrazingsbeheer gedifferentieerde situaties (zie deel I);

vanuit de conditionerende variabele: voedselkeuze en dieetsamenstelling van de verschillende herbivoren (deel II);

vanuit de conditionerende variabele: bepaling van locatie- en type-selectie van de grazers (deel II);

de conditionerende variabele als responsvariabele: competitie en/of facilitatie tussen de verschillende herbivoortypes (pas recent opgestart; hier niet besproken).

In de Westhoek en de Houtsaegerduinen (De Panne) gebeurt sinds de start van het begrazingsbeheer in oktober 1996 monitoring van vegetatie, flora en fauna (BONTE *et al.*, 1998). Het tweede luik van het begrazingsonderzoek handelt over de voedselkeuze van grote herbivoren in verschillende kustduingebieden.

Het derde en een deel van het vierde luik omvat de beschrijving van het habitatgebruik van de geïntroduceerde grote grazers. Hierbij wordt onderscheid gemaakt tussen locatieselectie – dit betreft een puur ruimtelijke benadering van het terreingebruik – en typeselectie, waarbij de spreiding over ecologische relevante eenheden zoals vegetatietypes onderzocht wordt (BOKDAM, 1987). Beide staan niet los van elkaar. Anderzijds wordt gezocht naar de oorzaken die aan de basis liggen van dit habitatgebruik. In oorsprong zal hiervoor vanuit twee invalshoeken gewerkt worden: de Optimal Foraging Theory (OFT) en competitie tussen grote herbivoren.

In dit deel wordt verslag gegeven van de benaderingen 2 en 3 van het begrazingsonderzoek en dat werd uitgevoerd in de periode juli 1997- maart 1999. Het betreft onderzoek over de voedselkeuze en het habitatgebruik van de geobserveerde grazers met name ezel en shetlander in respectievelijk de Houtsaegerduinen en de Westhoek in De Panne.

2.2. Specifieke vraagstelling

2.2.1. Terreingebruik van ezel en Shetlander

Herbivoren en terrein (bodem, vegetatie, water en fauna) staan in een voortdurende wisselwerking. Landschappen kunnen als interactief complex van componenten en ecotopen op verschillende ruimtelijke schaalniveaus en op verschillende tijdschalen worden bestudeerd. Lagere ruimtelijke schaalniveaus verklaren hogere. Variaties op korte termijn kunnen verklaringen bieden voor de lange termijn (Bokdam, 1987 en Stuth, 1991).

Het onderzoek naar de ruimtelijke spreiding van gedragsactiviteiten als consumptie, betreding en excretie draagt bij tot het kunnen inschatten van de effecten van herbivoren op de duinvegetatiedynamiek. Verschillende deelaspecten die hiermee samengaan zijn onder meer het terreingebruik op de verschillende ruimtelijke en temporele niveaus: landschap, vegetatietype en patchniveau en effectieve foerageerplek (feedingstation). Volgende vraagstelling vloeit voort uit voorgaande beschouwingen:

2.2.1.1. Algemeen

- Hoe ziet het terreingebruik (foerageren, excretie en betreding) eruit voor de verschillende soorten grazers in de verschillende onderzoeksruimten, voor verschillende tijdsdimensies (over jaren, seizoenaal, dagelijks)?

2.2.1.2. Op landschapsniveau

Hier zijn bedoeld het geheel van landschapsecologische eenheden op niveau van plantenformaties als geomorfologische eenheden zoals hoge en middelhoge duinen, lage duinruggen en al dan niet tijdelijk geïnundeerde depressies en poelen.

In welke structuren (formaties) wordt gegraasd, gerust, gedefecerd, bestaan er daarbij voorkeuren?

Treden in het gedragspatroon veranderingen op in de tijd?

Hoe zijn deze patronen te verklaren, wat zijn de onderliggende drijfveren, oorzaken?

2.2.1.3. Op vegetatietypeniveau

De vegetatietypes zijn afgebakend op basis van een vegetatiekundig onderzoek volgens de principes van de Frans-Zwitserse school met oog voor de relevantie voor het begrazingsonderzoek.

Welke vegetatietypes worden in welke mate begraasd respectievelijk gebruikt om te defeceren, te rusten?

Treden er verschillen op over jaren, binnen een jaar b.v. als er jonge dieren zijn of bij drachtige dieren, binnen een seizoen b.v. door veranderingen in aanbod en bereikbaarheid van voedsel of van water...

Eenzelfde vraagstelling gaat op voor betreding en excretie

Verklaring voor eventuele verschillen en overeenkomsten

2.2.1.4. Op foerageerplekniveau

Het foerageerplekniveau wordt voorlopig niet weerhouden als onderzoeksobject. Enkel is aandacht besteed aan de impact van de vegetatiehoogte op de voedselkeuze.

Wordt er gegraasd in lang, intermediair of korte vegetatie (ontstaan en instandhouden van micropatronen)

2.2.2. Voedselkeuze

2.2.2.1. Algemeen

Het onderzoek naar de voedselkeuze van de grote grazers is in eerste instantie bedoeld om de impact van de herbivoren op de duinvegetatiedynamiek te kunnen inschatten (consumptiepatroon met nadruk op preferenties, effecten op de verspreidingsmogelijkheden van diasporen, impact op de onderlinge concurrentieverhoudingen van plantensoorten). Enkele algemene vragen zijn dan ook:

Wat is het dieet van de verschillende soorten herbivoren en in welke mate zijn er overeenkomsten en verschillen?

In welke mate kan de voedselkeuze de aspecten van het terreingebruik verklaren?

2.2.2.2. Specifiek

Welke plantensoorten en welke plantendelen worden gegeten en in welke vegetatietypes gebeurt dit?

Welke verhouding bestaat er tussen geconsumeerde grassen, kruiden (één- en meerjarige soorten), struiken en andere houtige gewassen (lianen, bomen...)?

In welke mate en wanneer worden bepaalde soorten geconsumeerd?

Treedt hierbij een verschil op in de tijd en waarom?

Bestaat er een preferentie voor bepaalde soorten?

In welke mate treedt hierbij een temporele variatie op in de voorkeur voor soorten?

Wat zijn de achterliggende redenen voor de eventueel optredende veranderingen?

Of treden er geen veranderingen op en waarom dan?

3. Methoden

3.1. Algemeen

Zowel voor het onderzoek naar het terreingebruik als naar de voedselkeuze werd gebruik gemaakt van directe waarnemingen van de dieren gedurende van elkaar gescheiden observatieperioden van 6 uur gedurende zomer (augustus-september), herfst(oktober- december) en winter (januari-maart). Deze waarnemings sessies gebeurden over de volledige 24-uurperiode met name van 0.00-6.00 uur (nacht), 6.00-12.00 uur (ochtend), 12.00-18.00 uur (middag) en van 18.00-24.00 uur (avond). Voor beide onderzochte diersoorten gebeurden deze sessies op hetzelfde moment zodat bij vergelijking van de gegevens extra ruis door b.v. verschillende weersomstandigheden zoveel mogelijk uitgesloten kunnen worden. Vooraleer een sessie te starten werd één van de dieren willekeurig uitgeloot. Deze loting gebeurde 'met terugleg'. Zowel bij de ezels als bij de Shetlanders werden enkel geslachtsrijpe merries gevolgd, omdat in beide gevallen de merries zich niet en de hengst en veulens zich in meer of minder mate wel door de waarnemers lieten beïnvloeden. De waarnemingen van gedrag en voedselkeuze gebeurde door het van zo nabij mogelijk observeren van het gelote dier.

Opmerking

Bij de eerste reeks waarnemingen aan de ezels (juli 1997-maart 1998) is een variant op deze waarnemingstechniek gebruikt. Van de vijf ezellinnen werd er één uitgeloot 'zonder terugleg'. Elk van deze dieren werd gedurende 15 minuten gevolgd waarna een ander dier werd geloot en geobserveerd. Dit stramen werd aangehouden gedurende de volledige sessie die eveneens 6 uur duurde maar waarbij de nachtwaarnemingen (00 uur-6.00 uur) niet werden uitgevoerd. Ook werden de gedragingen niet gechronometreerd, wel was het mogelijk om per kwartier een schatting te maken van de duur van de verschillende geobserveerde gedragingen. De waarnemingen uit beide perioden zijn daarmee tot op zekere hoogte samen te gebruiken, hoewel de waarnemingen in het laatste jaar nauwkeuriger zijn

Tijdens de waarnemings sessie werd aan de hand van een vooraf vastgelegd protocol aantekeningen gemaakt van de gechronometreerde tijd, gedragingen, vegetatietype, vegetatiehoogte, gehapte plantensoort, plantendeel, dood of levend en het aantal werkelijk genomen happen van die plant in een welbepaald vegetatietype (zie voorbeeld als bijlage). De hoogte van het vegetatietype werd aangeduid met een score: 1 = kort (10-15cm), 2 = tot kniehoogte, 3 = boven kniehoogte. Tijdens het observeren of eventueel onmiddellijk na de sessie werd op een kaart van het studiegebied de door de dieren bezochte plaatsen aangeduid.

Deze veldwaarnemingen werden in een excel gegevensbestand gebracht en verder aangevuld met, de naam van het gevolgde dier, datum, uren en kwartieren, sessie, weersomstandigheden, aanduiding van dag of nachtperiode en vegetatie hoofdtype (zie tabel 3). Net zoals de gebruikte vegetatiecodes zijn ook deze vegetatietypes gebaseerd op de 'vegetatiecode kustecosysteem, versie 22/04/1998 van het Instituut voor Natuurbehoud'.

De kaartgegevens werden gegroepeerd per seizoen om zodoende een eerste beeld te krijgen over de ruimtelijke spreiding van de dieren. Met het geheel van deze gegevens werden zowel terreingebruik als voedselkeuze van de twee diersoorten onderzocht.

3.2. Gedragingen en terreingebruik

De belangrijkste gedragingen waarvan een impact op de vegetatie kan worden verwacht zijn, naast grazen, het defeceren, urineren en betreden (waaronder zowel verschillende vormen van lopen (draf, galop), stappen, staan als liggen en rollen wordt begrepen). Andere gedragingen o.a. onderlinge sociale interacties (agressie, seksueel...), zogen, hoefkrabben en vachtverzorging werden eveneens genoteerd en vullen het beeld over het globale gedrag van de onderzochte dieren aan. Daarbij merken we op dat ook de laatstgenoemde gedragingen eveneens een impact op de vegetatie hebben, immers op elk moment staan of liggen de dieren en oefenen ze in meer of mindere mate een effect op de begroeiing uit.

Aangezien grazen niet alleen het grootste deel van de tijdsbesteding van de dieren uitmaakt maar ook direct een effect heeft op het plantendek is de verwerking van de onderzoeksresultaten vooral toegespitst op het bepalen van voorkeuren in het begrazen van bepaalde ecologische entiteiten in bijzonder vegetatietypes.

- Een eerste indicatie geeft de gemiddelde graasduur voor elk vegetatietype berekend voor verschillende perioden. In dit geval is dus geen rekening gehouden met de door de vegetatietypes ingenomen oppervlakte, noch met de onderlinge ruimtelijke configuratie noch met het nutriëntenaanbod. Door middel van een gepaarde t-test is bepaald in welke mate waargenomen verschillen in gemiddelde graasduur tussen de verschillende vegetatietypes onderling significant verschillen over de onderzoeksperiode. Variantieanalyse (One-way ANOVA) en een a posteriori Tukey test zijn toegepast om significante seizoenale verschillen in gemiddelde graasduur te detecteren.
- Om voorkeuren uit te drukken dient rekening gehouden te worden met de beschikbaarheid van elk vegetatietype, wat uitgedrukt wordt in het oppervlakte dat door het vegetatietype wordt ingenomen. Het percentage graastijd versus het percentage oppervlakte of percentage graascapaciteit wordt hiertoe veelal gebruikt (Stuth, 1991). Impliciet aan deze methode is de veronderstelling dat hoe langer een dier in een gegeven site verblijft hoe meer voedsel er door het dier geoogst wordt. M.a.w. de site die het dier toelaat om een hoge voedselopnamesnelheid te ontwikkelen zal in principe het meest geprefereerd zijn. Voorkeuren voor een vegetatietype, waarbij alle gedragingen in rekening zijn gebracht werden bepaald d.m.v. een aangepaste Putman index (1986):

$$\frac{\text{Totale duur van het gedrag in type A} *}{\text{Oppervlakte vegetatietype A}} \quad \frac{\text{Totale oppervlakte studiegebied}}{\text{Totale duur van het gedrag over alle types}}$$

- Het totaal aantal happen dat in een vegetatietype gedurende een bepaalde periode geconsumeerd wordt, gecorrigeerd voor verschillen in oppervlakte en voor de gemiddelde type-hapsnelheid is eveneens een indicatieve maat om de voorkeur voor een vegetatietype uit te drukken.
- De voorkeur voor een vegetatietype kan ook blijken uit de mate waarin een type wordt behapt wanneer het tegengekomen wordt. Elk observatie-uur dat een type werd begraasd is in rekening gebracht, de andere zijn weggelaten

in de berekening, zodoende is onrechtstreeks gecompenseerd voor trefkans en derhalve oppervlakteverschillen. Een verkozen vegetatietype is er dan een waarin een grote hoeveelheid voedsel per tijdseenheid wordt geconsumeerd (zie Stuth, 1991). Door het ontbreken van gegevens, op vegetatieniveau, over hapgrootte is aangenomen dat de gemiddelde effectieve hapsnelheid omgekeerd evenredig is met hapgrootte, die zelf positief gecorreleerd is met de vegetatiehoogte en biomassa. Daarom werd het gemiddeld aantal happen gecorrigeerd voor verschillen in gemiddelde effectieve hapsnelheid tussen de vegetatietypes. Aangezien er hierbij is uitgegaan van de veronderstelling dat elk vegetatietype waarin de dieren beginnen grazen, minstens een uur lang moet begraaft kunnen worden zijn deze met de kleinste oppervlakte weggelaten uit de berekeningen. De verschillende benaderingswijzen zijn hierna gehanteerd voor ezels en pony's.

De statistische analyse werd telkens uitgevoerd in SPSS 7.2. voor Windows 95.

3.3. Voedselkeuze

Om de dieetsamenstelling, -preferenties en temporele patronen te kunnen onderzoeken is gebruik gemaakt van verschillende benaderingen. In een eerste benadering is gebruik gemaakt van havgemiddelden, gebaseerd op de gegevens juli 1998-maart 1999. Vergelijking van gemiddelden gebeurde d.m.v. variantieanalyse (One-way ANOVA) waarbij getest werd of de varianties binnen de groepen van waarnemingen kleiner zijn dan de varianties tussen de groepen. Bij significante verschillen tussen de gemiddelden is een a posteriori Tukey test of HSD (Honestly Significant Difference) uitgevoerd die de groepen twee per twee met elkaar gaat vergelijken en dus een aanduiding geeft waar de verschillen precies zitten. Berekeningen werden uitgevoerd met behulp van het programma SPSS 7.2. voor Windows.

Voedselpreferentie wordt ook bepaald door gebruik te maken van de dieet/beschikbaarheidsratio (D/A) van Colebrook et al. (1987) (in Stuth, 1991).

$$((\% \text{ Dieet} - \% \text{ Beschikbaarheid}) / (\% \text{ Dieet} + \% \text{ Beschikbaarheid})) * 10$$

Classificatie van het voedsel in casu plantensoorten gebeurt volgens Stuth (1991) in vijf klassen volgens graad van selectiviteit.

Tabel 2. Classificatie van de D/A-ratio in functie van preferentiegraad van de herbivoor (naar Stuth, 1991)

selectiviteitsklasse	D/A-ratio	betekenis van het voedsel voor de stofwisseling	functionele rol
uitverkoren	> +3.5	performant/ optimaliseren	versterkt eetlust
afgewogen/wenselijk	-3.5 tot +3.5	normaal onderhoud	bulk-voeding
gedwongen	< - 3.5	minimum onderhoud	overleving
schadelijk	-9	giftig	ziekte/dood
niet eetbaar/hinderlijk	0	+/- samenstelling	reduceert draagkracht

Als maat voor dieet wordt het aantal happen genomen terwijl de beschikbaarheid bepaald wordt aan de hand van het berekend aandeel van de plantensoorten in de bovengrondse fytomassa van de bezochte vegetatietypes (met uitzondering van struweel).

Bovengrondse fytomassa, uitgedrukt in drooggewicht, werd bepaald door het knippen van de vegetatie in 50x50 cm at random gekozen plots in de bezochte vegetatietypes. Dit plantenmateriaal werd gedroogd bij 60 C° gedurende minstens 48 uur alvorens het werd gewogen tot op 0.01g nauwkeurig. De zo bekomen drooggewichten werden gebruikt om de totale opbrengst van een soort in de verschillende onderzochte vegetatietype te berekenen. Hiertoe werd het drooggewicht vermenigvuldigd met de in een GIS berekende oppervlakte van dat vegetatietype.

4. Resultaten

4.1. Vegetatie-eenheden in de studiegebieden

Alvorens de resultaten van het gedrag- en voedselkeuzeonderzoek te bespreken worden eerst de belangrijkste habitatkarakteristieken op het niveau van vegetatie-eenheden besproken (tabel 3.).

4.1.1. Stuifduinen: helmduin en open begroeiing van zandfixerende grassen en schijngrassen

Niet tot slechts ijl begroeid, soms stuivend, zand. Door de hoge abiotische stress en verstoring door betreding zijn de stuifduinen eerder arm aan plantensoorten. De rhizoomvormers Helm (Helmduin), Duinzwenkgras, Buntgras en Zandzegge zijn de belangrijkste componenten van de vegetatie.

Houtsaegerduinen

Deze vegetaties zijn het best ontwikkeld in het westelijk deel van het gebied, met name rond de grote duinpanne en even ten noordoosten hiervan. Ook in het meest oostelijke deel van het gebied ligt een stuifduin van geringe omvang. In beide gevallen komen naast quasi onbegroeide zandplekken meer gesloten begroeiingen van Helmpollen voor met daartussen Duinzwenkgras, Bastaardkweek en Zandzegge. Enkele grotere, solitaire kruiden zoals Zandkool en Grote teunisbloem zijn veeleer tot het Helmduin beperkt terwijl de kleinere therofyten zoals Zandhoornbloem, Zanddoddegras en Zandmuur samen met Reigersbek (s.l.) prominent aanwezig zijn in de meer lage en open begroeiing van Zandzegge en Duinzwenkgras; het zogeheten zandbinders-vegetatietype. Dit type komt vooral voor aan de voet van de Helmduinen. Tegen de westelijke reservaatgrens is een duidelijke ruderaal invloed in dit vegetatietype merkbaar: naast IJle en Zwenkdravik groeit er ook nog Langbaardgras (sp.) en helemaal tegen de omheining aan Zeepkruid, Viltige hoornbloem en Stinkende ballote.

Westhoek (zuidelijk begrazingsblok)

Helmduin en het zandbinderstype zijn er in hun voorkomen beperkt tot de meest zuidelijk gelegen hoge duingordel. Eenzelfde palet aan soorten en combinaties is er aan te treffen maar de ruderaal invloed is minder merkbaar, de drie laatstgenoemde soorten ontbreken er.

4.1.2. Mosduin

Dit vegetatietype wordt gekenmerkt door een min of meer aaneengesloten moslaag waarin bladmossen domineren maar waarin ook lichenen kunnen groeien, en een schaarse kruidlaag bestaande uit zandbinders en therofyten. Naargelang de milieuomstandigheden o.a. het al dan niet oppervlakkig ontkalkt zijn van de bodem kunnen verschillende subtypes onderscheiden worden.

Houtsaegerduinen

Mosduinen liggen voornamelijk verspreid langs de grenzen van het gebied met enkele belangrijke vlekken in het zuiden en zuidwesten, ten oosten en westen van de centrale dreef, in het noordwesten en verder fragmentarisch in het noordoosten.

Volgens Van Braeckel (1999) kunnen twee groepen onderscheiden worden. De Duinsterretjes-groep met Groot duinsterretje als dominant mos, met de winterannuellen Zandhoornbloem, Zanddoddegras, Zandmuur de overblijvende soorten Muurpeper en Reigersbek s.l. Dit vegetatietype komt voor op los, kalkrijk zandig materiaal dat zeer snel uitdroogt.

De Duinklauwtjesmos-groep met Duinklauwtjesmos als dominant mos vaak gemengd met enkele lichenen (genera *Cladonia* en *Peltigera*), de rhizoomvormers Duinzwenkgras en Zandzegge en opnieuw dezelfde therofyten en overblijvende soorten. Lokaal heeft ook Buntgras en Duinfakkkelgras een belangrijk aandeel in deze vegetatie. Uitzonderlijk komt Zandblauwtje voor.

Westhoek (zuidelijk begrazingsblok)

Door mossen gedomineerde vegetaties zijn hoofdzakelijk geconcentreerd in de zuidelijke duinenrij. Ook hier zijn door Goerlandt (1999) twee gelijkaardige subtypes onderscheiden waarin opnieuw Groot duinsterretje of Duinklauwtjesmos een dominante rol spelen en ook weer dezelfde winterannuellen en overblijvende soorten naar voor treden.

4.1.3. Duingraslanden

Onder deze vegetatie-eenheid worden de droge tot mesofiele begroeiingen gerekend waarin vooral grasachtigen en kruiden het aspect bepalen. Dit neemt niet weg dat eveneens enkele dwergstruiken, zoals Duinroos en Kruiwilg aanwezig kunnen zijn.

Als basissoorten worden door Provoost en Hoffmann (1996) vermeld: Gewone veldbies, Rood zwenkgras, Veldbeemdgras, Zandzegge, Reukgras, Zachte haver, Gewone glanshaver, Zachte dravik, Duindravik, Geel walstro en zijn halfparasiet Walstrobremraap, Glad walstro, Gewoon duizendblad, Gewone ereprijs, Smalle weegbree, Smalle wikke, Lathyruswikke, Gewone rolklaver, Gewone vleugeltjesbloem, Zandpaardebloem en Gewone hoornbloem.

In beide onderzochte gebieden werden de duingraslanden op basis van hun – vaak onvolledige soortensamenstelling- genoteerd als G1/G7 voor combinaties waarin Geel walstro, Gewone ereprijs, Veldbies, Duizendblad en Zachte ooievaarsbek meestal samen voorkomen. De combinatie van soorten onder iets vochtiger milieucondities met als kenmerkende soorten Gewone brunel en Witte klaver maar zonder de karakteristieke soorten van vochtige pannen is genoteerd als G2.

De vervulde monospecifieke begroeiingen van Duinriet, Zandzegge of andere gras- of schijngrassoorten worden niet tot dit hoofdtype gerekend; ook de veelal hoog opschietende graslanden met hooilandaspect van overstroombare, natte duinvalleien vallen onder een ander hoofdtype.

Houtsaegeerduinen

Goed ontwikkelde duingraslanden zijn eerder zeldzaam in dit duingebied. Duingraslanden van enige omvang zijn vooral gelegen in het zuidoosten. Naast de basissoorten Rood zwenkgras, Zachte haver, Gewone veldbies, Geel walstro, Gewoon duizendblad, Gewone ereprijs komen soms ook Grote tijm, Gewone vleugeltjesbloem, Muizenootje, Nachtsilene of Geel zonneroosje voor. Duinroos is zelden afwezig en gaat vaak mee het aspect bepalen en de vegetatie domineren. Meestal versterken Glanshaver, Zachte haver en Kweek mee het eerder ruige karakter van dit (sub-)type. Ook Kleine ruit is dan vaak present.

Westhoek (zuidelijk begrazingsblok)

Duingraslanden zijn het best ontwikkeld in het westelijk deel van het begrazingsblok, waar ze voorkomen in het licht golvend duinlandschap van een oude duinvallei, 'de Weide' variërend in vochtigheid van droog op de kopjes tot vochtig afwaarts de hellingen en in ondiepe depressies. De meest natte delen van dit terreingedeelte worden gekenmerkt door pannervegetatie (zie verder).

Goerlandt (1999) onderscheidt voor het gebied drie types duingrasland:

- Duinroos-duingraslanden zijn slechts sporadisch en dan nog verspreid over het westelijke deel van het begrazingsblok waar ze zich vaak halverwege de helling van de middelhoge duinruggen situeren. Naast Duinroos die bijna altijd domineert en aspectbepalend is, zijn vooral Zachte haver, Duinriet, Grote tijm, Duizendblad en Geel walstro kenmerkend.

Mesofiel-droog duingrasland (G1/G7) is beperkt tot de lage duinkopjes van 'de Weide'. Het is sterk begraasd en betreden en wordt gekenmerkt door een groot aandeel grasachtigen: Gewoon struisgras, Rood zwenkgras, Zandzegge, Zeegroene zegge, Gewone veldbies en enkele kenmerkende kruidachtigen, met name Geel walstro, Gewone ereprijs, Duizendblad en Zachte ooievaarsbek. Naarmate de vochtigheid toeneemt verandert de soortengarnituur naar dat van het volgende type.

Vochtig, verruigd duingrasland (G2) wisselt af met laag kruipwilgstruweel. Het geheel bestaat structureel uit kort, intens begraasde, middelhoge minder begraasde tot nog hogere, weinig begraasde begroeiing. Onder de grasachtigen zijn vooral Fioringras, Gestreepte witbol en in mindere mate Duinriet, Zandzegge, Zeegroene zegge en Ruige zegge belangrijke soorten. Witte klaver, Gewone brunel, Ruw walstro en Echt Duizendguldenkruid zijn eveneens karakteristiek voor dit type. Net als op de duinkopjes zorgt ook hier Dauwbraam lokaal voor structurele verschillen door het vormen van mini-struweeltjes. Een enkele keer treedt ook Tormentil en/of Gewone vleugeltjesbloem op. De begroeiing gaat meestal geleidelijk over in een eerder ruige vegetatie die gerelateerd is aan geïnundeerde tot erg natte depressies, de zogenaamde pannervegetaties.

4.1.4. Pannervegetaties

Pannervegetaties omvat begroeiingen van pannen, die gekenmerkt worden door grondwaterafhankelijkheid met vaak periodiek geïnundeerde plaatsen. Naar gelang het ontwikkelingsstadium en de invloed van grazers kunnen verschillende begroeiingstypes onderscheiden worden.

Houtsaegerduinen

Tengevolge van antropogene invloeden is de grondwaterstand in dit gebied over het algemeen zodanig laag dat nog slechts op één enkele plek periodieke inundatie gebeurt. In het westen komt de enige relatief jonge duinpannervegetatie voor. Een kort gegraasde vegetatie van Zeegroene zegge, Zomprus, Drienervege zegge, Zandzegge en Kruipwilg wordt quasi volledig omgeven door hoger opgeschoten Duindoorn en Kruipwilgstruweel. Hier komt nog Zeerus voor met een beperkt aantal individuen.

Elders in het gebied zijn de pannen begroeid geraakt met struweel, duinrietruigte of een enkele keer Riet. Eerder uitzonderlijk zijn relictsoorten van middeloude pannen aan te treffen, zoals Grote wederik (centraal) en Pijpenstrootje (oostelijk).

Westhoek (zuidelijk begrazingsblok)

De natste depressies in het noordwestelijk deel van het gebied zijn begroeid met kenmerkende kalkrijke duinpannesoorten, met name Paddenrus, Grote wederik, Ruw walstro, Grote kattenstaart en Watermunt. Op de natste plaatsen domineert de vrijwel nooit begraasde Gele lis. Naargelang de locatie is de soortengarnituur aangevuld met Echte koekoeksbloem, Rietzwenkgras, Tweerijige zegge, Oeverzegge, Waternavel, Rietzwenkgras, Veldlathyrus, Duinriet, Vogelwikke, Fioringras en Gestreepte witbol die ook in het vochtige duingrasland kunnen optreden. Uitzonderlijk komt Riet voor terwijl in de verruigde varianten naast Koninginnenkruid (U6), Kale jonker (U7) soms ook Grote brandnetel en Harig wilgenroosje (U1) optreden.

4.1.5. 'Vervilte monospecifieke graslanden' en 'ruderaal begroeiingen'

Naast de eerder beschreven duingraslanden komen in de onderzochte duingebieden ook aanzienlijke oppervlakten door grassen en schijngrassen gedomineerde ruigten voor. Het zijn soortenarme, strooiselrijke vegetaties waarin één of slechts enkele meerjarige grassen of grasachtigen de overhand hebben b.v. Glanshaver, Zachte haver, Kweek (s.l.), Duinriet, Zandzegge en/of Gestreepte witbol.

Onder 'ruderaal vegetaties' worden hier de begroeiingen verstaan waarvan het aspect hoofdzakelijk bepaald wordt door het, eventueel co-dominant tot dominant optreden van Grote brandnetel, Fluitenkruid, Dolle kervel, Gewone berenklauw en Koninginnenkruid. Bijna altijd zijn ook Dauwbraam, Kleefkruid en Akkerdistel aanwezig maar zelden gaan deze soorten domineren. In het late najaar en de winter is Witte winterpostelein in deze ruderaal vegetaties een opvallende verschijning.

Houtsaegerduinen

Deze vegetatietypes bepalen samen met de grote oppervlakte struwelen in belangrijke mate het aspect van dit duingebied.

Van de 'vervilte monospecifieke graslanden' zijn de door Duinriet of Glanshaver/Kweek gedomineerde vegetaties het best vertegenwoordigd met respectievelijk 4,13 en 3,13 ha (tabel 3.).

Duinrietvegetaties zijn vooral door regressieve successie vanuit aftakelend duindoornstruweel ontstaan, getuige de resten van Duindoorn en Gewone vlier. Ook de kleinere open ruimten tussen nog vitale Duindoorn worden bijna altijd door Duinriet gekoloniseerd. Tussen het Duinriet kunnen soms ook Zandzegge, Glanshaver, Gewone kweek, Gewoon wilgenroosje, Kleefkruid en Dauwbraam optreden. Belangrijke oppervlakten van dit type liggen centraal in het gebied. Glanshaver-Kweekvegetaties liggen meer verspreid langs de randen van het gebied hoewel ook een behoorlijke oppervlakte centraal aanwezig is ten zuidoosten van de dreef en in het zuidwesten van het gebied. Naast beide grassoorten kunnen ook Gestreepte witbol, IJle Dravik, Dolle kervel, Dauwbraam, Kleefkruid, Akkerdistel en Grote brandnetel optreden. Glanshaver kan samen met Zachte haver ook dominant zijn in mesofiele duingraslanden en duinroosvegetaties. Qua aspect gaan deze begroeiingen dan een sterke gelijkenis vertonen met het Glanshaver-Kweekvegetatietype.

Waar in 1998 abelenbos is gekapt, heeft zich een gevarieerde kapvlaktevegetatie ontwikkeld die als ruderaal kan bestempeld worden. Naast de soorten die hierboven reeds vermeld zijn en in hoge mate het aestivale aspect bepalen, zijn in het voorjaar Witte winterpostelein, Look-zonder-look en Stinkende gouwe belangrijke

vegetatievormers. Gestreepte witbol, IJle dravik, Straatgras, Ruw beemdgras, Gewone kweek en Glanshaver komen vleksgewijs in de begroeiing voor.

Westhoek

Duinrietruigte is in het zuidelijk begrazingsblok vooral centraal en oostelijk goed ontwikkeld. Ook hier valt op dat het ontstaan is door regressieve successie uit duindoornstruweel. Naast het sterk dominante Duinriet groeit er bijna ook altijd Kleefkruid.

Centraal in het gebied, grenst een Gestreepte witbol/Zandzegge-ruigte aan de Duinrietruigte. Ook in het oosten grenst een quasi monospecifieke Zandzegge begroeiing aan Duinrietruigte.

Soortenarme, door gras gedomineerde vegetaties komen ook voor onder bos (zie 4.1.7).

Het uitzicht van het in het noordwesten ontstruweelde terrein wordt momenteel nog steeds bepaald door ruigtekruiden en monospecifieke grasvegetaties. In het laatste geval speelt vooral Gestreepte witbol een prominente rol hoewel lokaal ook Duinriet en Ruw beemdgras aspectbepalend kunnen zijn. Akkerdistel is een algemene verschijning. Naargelang de plaats kunnen andere ruigtekruiden, het aspect bepalen b.v. onder droge milieuomstandigheden Boskruiskruid, Grote teunisbloem, Canadese fijnstraal en Koningskaars. Dikwijls komt onder deze omstandigheden ook Duinroos verspreid voor, die samen met de opnieuw uitlopende struweelsoorten Wilde liguster en Duindoorn aan het vorige successiestadium herinnert.

Vanaf het najaar tot het voorjaar treedt Witte winterpostelein bijna overal op de voorgrond behalve in de vochtige-natte depressies waar trouwens pannervegetaties voorkomen waarin ruigtekruiden als Koninginnenkruid, Grote kattenstaart en eerder uitzonderlijk Harig wilgenroosje het zomeraspect bepalen (zie punt 4.1.4).

4.1.6. Dwergstruweel

Als dwergstruwelen worden in deze context beschouwd de relatief laagblijvende, tot circa 70 cm hoogte, aaneengesloten vegetaties met Duinroos (I) of Kruiwilg (S) als dominante soort. Voor beide soorten geldt dat ze daarnaast nog in uiteenlopende vegetatietypes kunnen aanwezig zijn zonder meteen struweelvormend op te treden. Vegetatiekundig sluiten die begroeiingen dan ook dikwijls aan bij een van de andere onderscheiden vegetatietypes.

Houtsaegerduinen

Voor Duinroos is een opvallende verschijning in de Houtsaegerduinen. In een eerder ijle begroeiing kan de soort deel uitmaken van mosduinen en dingraslanden. Elders bepaalt de soort overduidelijk de structuur van de vegetatie. Daarbij vertoont de soort zelf verschillende hoogten. In de zeldzame lage duinroosvegetaties kan nog een groot aantal plantensoorten overleven. In de 50-70 cm hoge duinroosbegroeiingen bepalen Duinriet, Kweek, Glans- en Zachte haver het vegetatie-aspect.

Dwergstruweel van Kruiwilg is beperkt tot enkele kleine vlekken in de meest westelijk gelegen panne. Het groeit er samen met Duindoorn. Af en toe is de soort zwak struweelvormend ook aan te treffen in de door Duinriet gedomineerde depressies.

De Westhoek

Uitgesproken duinroosstruwelen zijn in het zuidelijk begrazingsblok nauwelijks aanwezig. Duinroos komt ook hier soms slechts in een eerder ijle verspreiding in

vegetaties voor. De enkele lage duinroosstruwelen blijken ook hier nog relatief rijk aan mesofiele duingraslandsoorten, terwijl in de hoge duinroosstruwelen de reeds voor de Houtsaegerduinen vermelde grassoorten nadrukkelijk aanwezig kunnen zijn.

4.1.7. Struwelen en bos

Struwelen van Duindoorn en Wilde liguster, al dan niet gemengd, beslaan grote oppervlakten in beide studiegebieden (tabel 3.). Naast deze hoofdsoorten kunnen ook Sleedoorn en Eénstijlige meidoorn voorkomen. Het zijn halfopen tot gesloten struikbegroeiingen waarvan de dominante en structuurbepalende soorten minstens 1-1,5 m hoog zijn.

Bos komt in vergelijking tot het struweel eerder zelden voor. Belangrijke bosvormers (c.q. aangeplante boomsoorten) in de beschouwde duingebieden zijn abelen (s.l.), Ratelpopulier en Zwarte els.

Houtsaegerduinen

Meer dan tweederde van het oppervlak van de Houtsaegerduinen (69%) wordt door struwelen ingenomen. Vooral centraal liggen moeilijk tot niet doordringbare struwelen van voornamelijk Duindoorn dat na verloop van tijd kan openvallen waarna veelal monospecifieke duinrietruigten ontstaan. Gemengd struweel bestaat naast Duindoorn vooral uit Wilde liguster waaraan naargelang de locatie ook Sleedoorn, Egelantier, Hondroos of Eénstijlige meidoorn kan worden toegevoegd. Eén enkele keer groeit er ook Appel of Wegendoorn. De kruidlaag is nauwelijks ontwikkeld, langs de rand, waar nog enig licht de bodem bereikt groeit vanaf het najaar tot in het voorjaar de Witte winterpostelein.

Kenmerkend voor de Houtsaegerduinen is het groot aantal uitheemse struweelsoorten dat zich in het gebied wist te vestigen: Gewone sering, die door de vroegere grondgebruikers dikwijls op de zandwallen is aangeplant, Japanse duizendknoop en Sneeuwbes die waarschijnlijk uit de nabijgelegen tuinen ontsnapten. Chinese bruidsluier overgroeit hier en daar langs de reservaatgrenzen het struweel.

Abeel s.l. en Zwarte els hebben het grootste aandeel in de boomlaag van de verschillende bossen. Bijna alle abelenbosjes van enige omvang zijn in het najaar van 1998 gekapt. Deze situeerden zich voornamelijk langs de westelijk rand en centraal bij de poel. Oorspronkelijk werd de kruidlaag ofwel gedomineerd door Gestreepte witbol of bestond uit een nitrofiële begroeiing van Glanshaver, Stinkende Gouwe, Look-zonder-look, Fluitenkruid, Dolle kervel en Witte winterpostelein.

De boomlaag in het elzenbos bestaat vooral uit doorgegroeide hakhouttelgen van Zwarte els. De kruidlaag wordt bijna overal gedomineerd door Grote brandnetel. Braam, Look-zonder-look en Klimop komen hier en daar samen met de eerste soort voor. Dit bostype is beperkt tot het centrale deel van het gebied. Beide bostypes hebben een antropogene oorsprong.

Westhoek

Het struweel neemt bijna de helft (46,5%) van het oppervlak van het zuidelijk begrazingsblok in. Ook hier zijn zowel monospecifieke Duindoorn-, Wilde ligusterstruwelen als gemengde struwelen van beide soorten aan te treffen. Gewone vlier, Eenstijlige meidoorn en Sleedoorn kunnen in bijmenging voorkomen. Sleedoorn vormt ook enkele kleinere monospecifieke struwelen onder meer in het noordwestelijk deel van het begrazingsblok. De Eenstijlige meidoorn komt verspreid

over het gebied voor, hoewel het zwaartepunt van verspreiding aansluit bij de noordzijde van de zuidelijke duinengordel. In de soms goed ontwikkelde kruidlaag komen vooral Witte winterpostelein en eventueel ook Fijne kervel en Vogelmuur voor.

Bos is uitsluitend ontstaan vanuit aanplantingen. Abeel, door uitlopers te vormen, en Ratelpopulier zijn de belangrijkste boomsoorten van het bos, dat vooral in het zuidelijk deel van het begrazingsblok voorkomt. Enkele abelenbosjes zijn in de voorbije jaren gekapt.

In de kruidlaag hebben Grote brandnetel, Duinriet, Ruw beemdgras, Dauwbraam, Witte winterpostelein, Look-zonder-look en Stinkende gouwe een belangrijk aandeel. De onderlinge verhoudingen wisselen evenwel met seizoen en plaats.

Tabel 3. Overzicht van de hoofdvegetatietypes in de Houtsaegerduinen en het zuidelijk begrazingsblok van de Westhoek met hun oppervlakte en gemiddeld aanbod aan bovengrondse fytomassa per hectare medio augustus 1998. Niet beschikbare gegevens zijn aangeduid met 'NB', de getallen tussen haakjes verwijzen naar het aantal steekproeven (meestal 50x50cm).

Hoofdeenheden	Code	Belangrijkste soorten	opp (ha) Houtsaeger	opp (ha) Westhoek Zuidelijk blok	fytomassa gem. (kg/ha) Houtsaeger	fytomassa gem. (kg/ha) Westh. zuid
Zandbinders	A3/4	Carex arenaria, Festuca juncifolia	1,5	1,02	NB	299 (2)
Helmduin	A1	Ammophila arenaria, Elymus athericus	1,19		7160 (4)	7180 (3)
Mosduin	T	Mossen, Carex arenaria + therofyten	4,67	4,34	520 (9)	314 (9)
Pannevegetatie	J1	Carex spp., Salix repens, Juncus spp.	0,29	0	1020 (3)	0
	J5/J9	Juncus subnodulosus, Iris pseudacorus, Lysimachia vulgaris Lythrum salicaria, Mentha aquatica	0	2,95	0	5155 (8)
Duingrasland	G1/G7	Avenula pub., Arrhenaterum ela, Galium verum, Veronica chamaedrys, Luzula campestris...	0,93	0,25	2930 (4)	26 (1)
	G2/U6	Prunella vulgaris, Trifolium repens, Polygala vulgaris,...	0	2,1	0	34 (2) 443 (ruig,1)
Duinroosbegroeiing	I	Rosa pimp., Arrhe ela, Elymus rep.	2,99	1,48	5710 (6)	5480 (3)
Ruderale begroeiing	C6/U6 -U7	Holcus lanatus, Eupatorium cannabinum Cirsium arvense, Urtica dioica	0	5,70	0	4479 (5)
Riet	F	Phragmites australis	0,23	0	NB	0
Duinriet	C1	Calamagrostis epigeios dominant	1,78	1,27	5790 (3)	8694 (2)
	C6-C2	Door grassen en schijngrassen gedomineerd (andere dan Cal epi.)	0	1,99	0	3352 (3)
	C5	Dominantie van Arrhenaterum elatius en Elymus repens	9,42	0	5058 (5)	0
Kruipwilgstruweel	S	Salix repens	1,08	1,74	NB	NB
Duindoornstruweel	Hv	Hippophae rhamnoides dominant	19,44	13,8	NB	NB
Andere struwelen	P	Prunus spin., Crataegus mon., Ligus. Vul.	11,95	10,59	NB	NB
Aftakelend Duindoornstruweel	Hd	Hippophae rhamnoides dominant Met beginfase Duinrietsteppe	13,15	NB (incl. Hv)	NB	NB
Ligusterstruweel	L	Ligustrum vulgare	10,11	3,43	NB	NB
Open water /poel/oever	water		0,001	0,002	NB	NB
Dienstwegen/paden	pad		NB	0,07	NB	NB
Totaal			78,73	59,43	NB	NB

4.2. Gedragingen en terreingebruik

4.2.1. Graasgedrag van ezels en Shetlanders in het duingebied

4.2.1.1. Algemeen

Om hun voortbestaan te verzekeren zijn dieren genoodzaakt om in het voor hun beschikbare terrein te zoeken naar voldoende voedsel, drinkbaar water, partners, schuil- en rustgelegenheid, dragen, werpen en zogen van nakomelingenschap, mogelijkheden tot lichaamsverzorging, enz. De resultante van dit alles uit zich in een bepaald patroon van gedragingen en hiermee gerelateerd habitatgebruik. Daarbij kunnen zowel behoeften als aanbod van middelen (habitatkwaliteit) wisselen over de tijd. Dit kan resulteren in welbepaalde temporele patronen. Uit het voorgaande (4.1) is gebleken dat zowel de ezels als de Shetlanders geconfronteerd worden met een erg geaccidenteerd terrein met mede hierdoor heterogene spreiding van vegetatietypes die onderling sterk verschillen zowel structureel, qua soortensamenstelling als wat de bovengrondse fytomassaproductie betreft.

Aangezien grote herbivoren in het bijzonder paardachtigen, door hun karakteristiek spijsverteringsstelsel gedwongen zijn om veel voedsel te consumeren is het logisch en verantwoord het terreingebruik in eerste instantie vanuit de voedselbehoeften van deze dieren trachten te verklaren. Daarom en mede doordat is gebleken dat de verdeling van de verschillende gedragsvormen (samengevat onder de noemers bemesting, betreding en begrazing) over habitatten en over de seizoenen heen onderling sterk gecorreleerd zijn (Lamoot, 1998, Callebaut 1999 en Laquière, 1999) worden hierna enkel de resultaten gepresenteerd die de relatie tussen het graasgedrag en het waargenomen terreingebruik weergeven.

4.2.1.2. Tijdsverdeling over de verschillende gedragingen

Ezels en shetlander besteden het merendeel van hun tijd aan grazen, maar de graastijd is bij de pony's significant langer dan bij de ezels (resp. 70% en 55% van de tijd met $P < .0001$ independent t-test). Ezels wisselen het grazen vaker af met wandelen, rusten in lig of staand en staan. De Shetlanders rusten minder en doen dit bijna altijd staand. Net als de ezels gaan ze ook vaak staan, maar meestal over korte perioden (circa 10s of minder) waarin gezekerd of de vacht verzorgd wordt door erin te bijten, de kop tegen de voorpoot te wrijven, zich te schurken of gewoon door insecten te verjagen.

Ezels blijken over alle seizoenen een gelijkaardige hoeveelheid van hun tijd aan grazen te besteden. Over een etmaal grazen ezels meer tijdens de daglichtperiode, vooral in de namiddag (12.00-18.00) wordt er gegraasd. Hierin verschilt deze periode significant van de nacht (0.00-6.00 uur).

Weersomstandigheden (meer bepaald regen of zon) leiden niet tot significante verschillen in graasduur. Dit betekent niet dat ezels niet even zullen schuilen en desnoods stoppen met grazen tijdens hevige regenval. Verder onderzoek is vereist om hier een nauwkeuriger beeld van te krijgen.

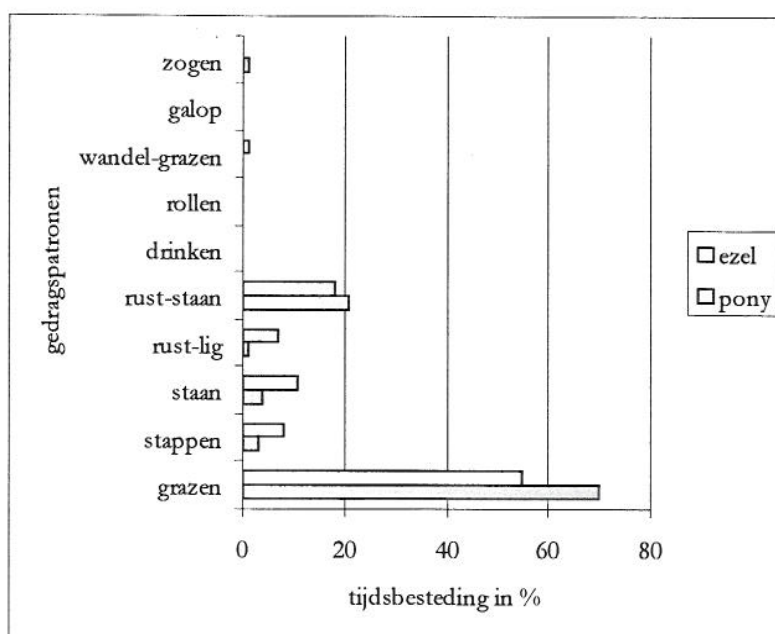


Fig. 1. Onderlinge vergelijking van de procentuele tijdsverdeling over de verschillende gedragvormen van ezel en shetlander in resp. de Houtsaegerduinen en Westhoek over de periode augustus 1998-maart 1999 (naar Laquière, 1999 en Callebaut, 1999).

Pony's blijken net als de ezels over alle seizoenen een gelijkaardige hoeveelheid van hun tijd aan grazen te besteden. In vergelijking tot de ezels grazen ze langer in zomer en herfst. Voor de winter is er geen significant verschil aangetoond tussen beide diersoorten.

Weersomstandigheden leiden ook bij de Shetlanders niet tot significante verschillen in graasduur. Tijdens een etmaal grazen ook de pony's opvallend veel tijdens de namiddag namelijk gedurende 84 % van hun tijd terwijl ze 's nachts 47% van hun tijd aan grazen besteden, meteen het minst van alle onderzoeksperioden. Ten opzichte van de twee vorige perioden neemt de avond (18.00-24.00uur) met 70% een significant van beide verschillende tussenpositie in.

4.2.1.3. Vegetatietypevoorkeuren van ezels

Op basis van de graasduur

Ezels hebben een voorkeur voor het begrazen van welbepaalde vegetatietypes (fig. 2). Uit de gepaarde t-test (Callebaut, 1999) kan afgeleid worden dat de ezels als het ware 4 niveaus van voorkeur ten aanzien van de onderscheiden vegetatietypes vertonen.

Het meest geprefereerd, op basis van gemiddelde graasduur/uur, zijn de duingraslanden (G), duinrietvegetatie (C1), mosduinen (T) en gekapt abelenbos (B4)

De gemiddelde graasduur in deze vegetatietypes is significant hoger dan in verruigde duinroosvegetatie (I), bos met ondergroei van Glanshaver (B/C5), glanshavervegetatie (C5) en padvegetatie (pad) die op hun beurt een significant

hogere gemiddelde graasduur scoren dan de begroeiingen gegroepeerd op het derde niveau. Op dit derde niveau situeren zich bos met nitrofiële ondergroei (B/U1-V1), zandbinders (A3/A4), helmbegroeiing (A1), gemengd struweel (L/P), duindoornstruweel (H), rietvegetatie (U6), oeverbegroeiing poel (poel) en kruipwilgstruweel (S).

De jonge panne in het westelijk deel van het reservaat tenslotte heeft de significant laagste gemiddelde begrazingsduur. Wanneer op seizoenale schaal wordt gekeken treden er verschuivingen op in deze globale vaststellingen.

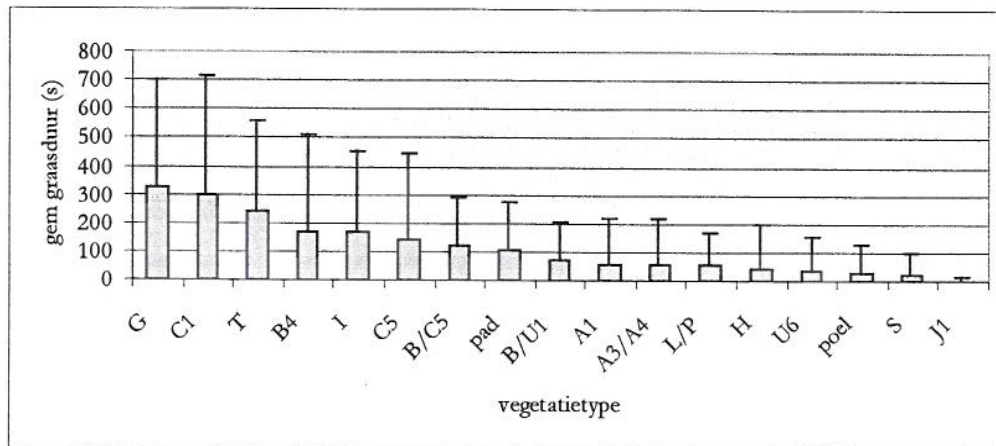


Fig. 2. Gemiddelde graasduur berekend voor de verschillende vegetatietypes begraasd door ezels in de Houtsaegerduinen gedurende de periode zomer 1998-winter 1999 (aangepast naar Callebaut, 1999). De vier types met de significant hoogste gemiddelde begrazingsduur zijn de duingraslanden (G), duinrietvegetatie (C1), mosduinen (T) en gekapt abelenbos (B4)

Seizoensgebonden verschillen in vegetatietypegebruik treden op in het gekapte abelenbos (B4) dat meer begraasd wordt in de herfst dan in de zomer. Hetzelfde geldt ook voor de verruigde duinroosvegetatie (I) en de duingraslanden (G). Duinriet en mosduin worden significant meer begraasd in de herfst dan in de winter. Ook het glanshavervegetatietype (C5) kent in de winter een hogere gemiddelde begrazingsduur dan de zomer (fig. 3.).

Tussen dag en nacht treden geen significante verschillen op in habitatgebruik evenmin gebeurt dit onder verschillende weersomstandigheden (zon versus regen).

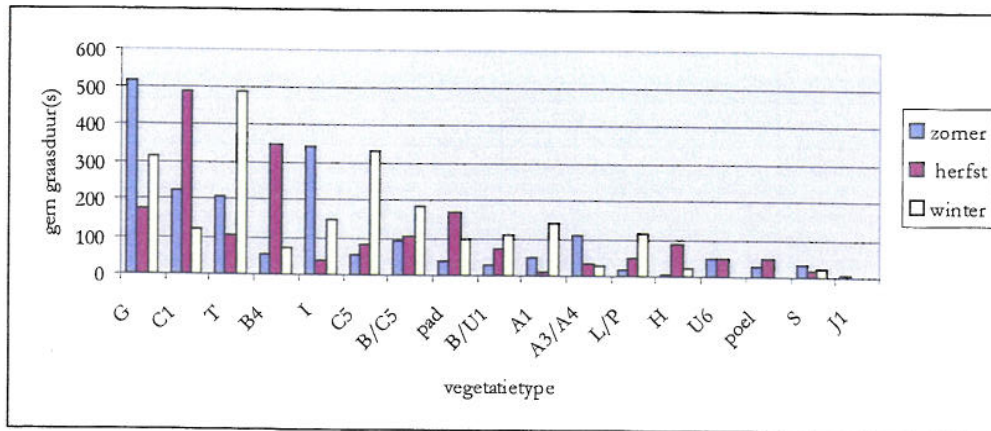


Fig. 3. Gemiddelde graasduur berekend voor de verschillende seizoenen voor dezelfde vegetatietypes begraasd door ezels in de Houtsaegerduinen gedurende de periode zomer 1998-winter 1999 (aangepast naar Callebaut, 1999). Significante verschuivingen treden op in het gekapte abelenbos (B4) dat meer begraasd wordt in de herfst dan in de zomer. Hetzelfde geldt ook voor de verruigde duinroosvegetatie (I) en de duingraslanden (G). Duinriet en mosduin worden significant meer begraasd in de herfst dan in de winter.

Op basis van het aantal happen/ minuut graastijd

Het gemiddeld aantal happen per minuut grazen gecorrigeerd voor de verschillen in vegetatietype-hapsnelheid is eveneens een maat om preferentie uit te drukken. Tabel 4 toont de resultaten van deze typepreferentietest voor de ezels.

De resultaten zijn ten dele in overeenstemming met de voorkeuren berekend op basis van de gemiddelde graasduur b.v. in het gekapt abelenbos (B4), de duingraslanden (G) en de duinrietvegetatie (C1) worden eveneens hoge aantallen happen per minuut grazen geconstateerd. De mosduinen (T) scoren in vergelijking lager terwijl het bos met ondergroei van Glanshaver (B/C5) hogere waarden bereikt in vergelijking tot de graasduur. Opvallend is ook de hogere score van helmbegroeiing (A1) en open zandbinderstype (A3/A4). Maar de onderlinge verschillen zijn op enige uitzonderingen na niet significant, dit in tegenstelling tot voorgaande test. Dit kan te wijten zijn aan de grote varianties binnen de groepen.

Op basis van de preferentie-index volgens Putman (1986)

Voorkeuren voor een vegetatietype werden ook bepaald d.m.v. een aangepaste Putman index (1986). Uit tabel 5 blijkt dat, rekening houdend met de duur van alle gedragingen, zandbinders incl. poel en pad, en duingrasland in de twee op elkaar volgende observatiejaren (1997-1998, 1998-1999) tot de meest bezochte vegetatietypes behoren. De afkeer voor dicht struweel wordt eveneens in beide jaren bevestigd.

Riet werd meer bezocht in de eerste observatieperiode, Duinriet meer in de tweede observatieperiode. In de eerste periode was er tevens een grotere voorkeur voor de jonge duinpanne.

Tabel 4. Overzicht van de voor hapsnelheid gecorrigeerd gemiddeld aantal happen per minuut die door ezels in de vermelde vegetatietypes werden geconsumeerd tijdens de globale observatieperiode zomer 1998-winter 1999. De significante verschillen op basis van Tukey HSD-test, zijn tevens weergegeven (*, <0.05, **, <.001 of ***, <.0001)

Hapgemiddelde	type	HSD
3.02	B4	
2.48	G	
2.26	BC5	
2.19	C1	
2.13	A1	
1.94	A3/A4	
1.81	I	* (met H)
1.81	T	** (met H)
1.77	L/P	
1.67	C5	* (met H)
1.66	BU1	
1.48	S	
1.45	U6	
1.38	H	

Tabel 5. Vegetatietypevoorkeur van ezels in de Houtsaegerduinen, voor twee observatieperioden nl. zomer 1997-winter 1998 (Lamoot, 1998) en zomer 1998-winter 1999 (Callebaut, 1999), berekend volgens de methode van Putman (1986). Alle waarden groter dan 1 wijzen op een voorkeur voor dat vegetatietype. De overige waarden wijzen op een afkeer.

Vegetatietype	omschrijving	1998 preferentie	1999 preferentie
A3/A4+poel+pad	Zandbinders	12.90	7.83
G/C5/I	Duingrasland	5.40	4.59
U6	Riet	2.33	4.01
C1	Duinriet	0.83	3.56
A1	Helm	3.66	2.84
T	Mosduin	1.49	2.35
B/U1+B4	Bos+nitrofiële ondergroei	2.53	1.87
B/C5	Bos+grasland	0.42	1.57
J1	Jonge panne	3.27	1.56
S	Kruipwilg	1.10	0.55
L/P	Gemengd struweel	0.10	0.06
H	Duindoorn	0.13	0.03

4.2.1.3. Vegetatietypevoorkeuren van Shetlanders

Op basis van graasduur

De Shetlanders vertonen over de gehele observatieperiode zomer 1998- winter 1999 een duidelijke vegetatietypevoorkeur (fig. 4). Er kunnen vijf selectieniveaus onderscheiden worden. De witbolruigte (U/C6-H-L), de natte ruigte (U6/U7) en de paddenrus-pannevegetatie.

Op het tweede niveau onderscheiden zich op een significante wijze het mesofiele-droge duingrasland (G1/G7), de vervilte grasvegetaties (C), het vochtig verruigd duingrasland (G2/U6), pad en duinrietruigte (C1)

Nog een preferentieniveau lager zijn bos (B), vergraste duinroosvegetaties (I/C), duinroosruigte (U/I) en gemengd struweel (P) het in gelijke mate verkozen kwartet. Op het vierde niveau zijn zandbindersvegetaties (A/O), oeverbegroeiing (F), mosduin (T), duindoornstruweel (H) en ligusterstruweel (L) samen gegroepeerd als nog minder verkozen vegetatietypes. Tenslotte blijkt het duinroos-duingrasland (I/G) nauwelijks bezocht.

Op seizoenaal vlak treden er enkele significante verschuivingen op in de gemiddelde graasduur per vegetatietype (fig. 5). De witbolruigte wordt in de winter significant meer begraasd dan in de zomer ($p = .006$) of herfst ($p = .0222$ - Tukey-test). De natte ruigte daarentegen wordt het meest in de zomer begraasd en het minst in de winter ($p = .026$). De duinroosruigte wordt meer begraasd in de zomer (rozenbottels!) dan in de herfst ($p = .049$) of de winter ($p = .018$).

Wanneer de vegetatietypes gecombineerd worden tot de formaties open duin, grasland en ruigte, struweel en bos dan blijken de Shetlanders gedurende de nacht significant minder te grazen in de formatie grasland en ruigte in vergelijking tot de overige formaties.

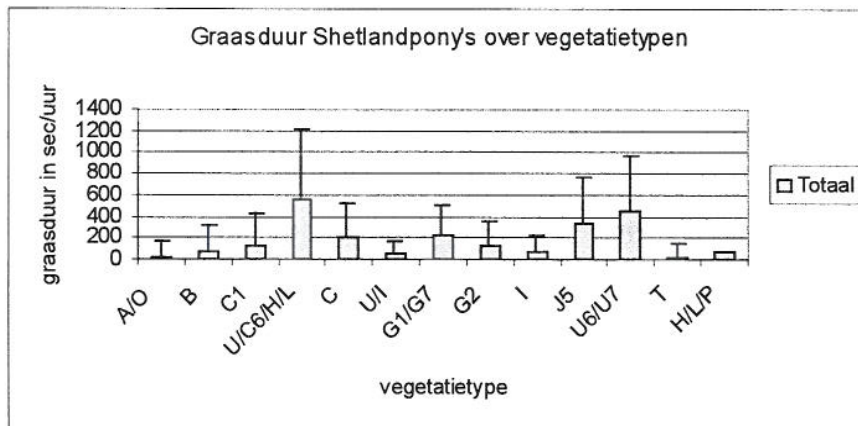


Fig. 4. Gemiddelde graasduur berekend voor de verschillende vegetatietypes begraasd door Shetlanders in de Westhoek gedurende de periode zomer 1998-winter 1999 (aangepast naar Laquière, 1999). De drie types met de significant hoogste gemiddelde begrazingsduur zijn de witbolruigte (U/C6/H/L), de natte ruigte (U6/U7), paddenrus-pannevegetaties (J5).

Op basis van aantal happen

Fig. 6 suggereert eveneens dat de Shetlanders in de Westhoek een uitgesproken voorkeur vertonen voor de witbolruigte (U/C6/H-L). Zelfs indien rekening wordt gehouden met verschillen in oppervlakte en hapsnelheid (als compensatie voor de omvang van de geconsumeerde biomassa) geniet dit type nog altijd de absolute voorkeur. Vegetaties van vochtige milieus: de vochtige ruigte (U6/U7) en de pannevegetatie (J5) worden eveneens niet versmaad zeker wanneer gecompenseerd wordt voor de genoemde oppervlakte en hapsnelheidsverschillen.

Op basis van het voor vegetatietype-hapsnelheid aangepast gemiddeld aantal happen per minuut, blijkt eveneens een voorkeur voor de witbolruigte (Tabel 6 en

fig. 7). Het type verschilt significant van bijna alle andere types. Vegetaties van Duinroos en struwelen zijn het minst geprefereerd. De Shetlanders hebben ook een duidelijke voorkeur voor korte vegetaties (<10 cm) (fig. 7). Tussen middelhoge (10-50cm) en hoge vegetaties (+50cm) is er geen significant verschil geconstateerd.

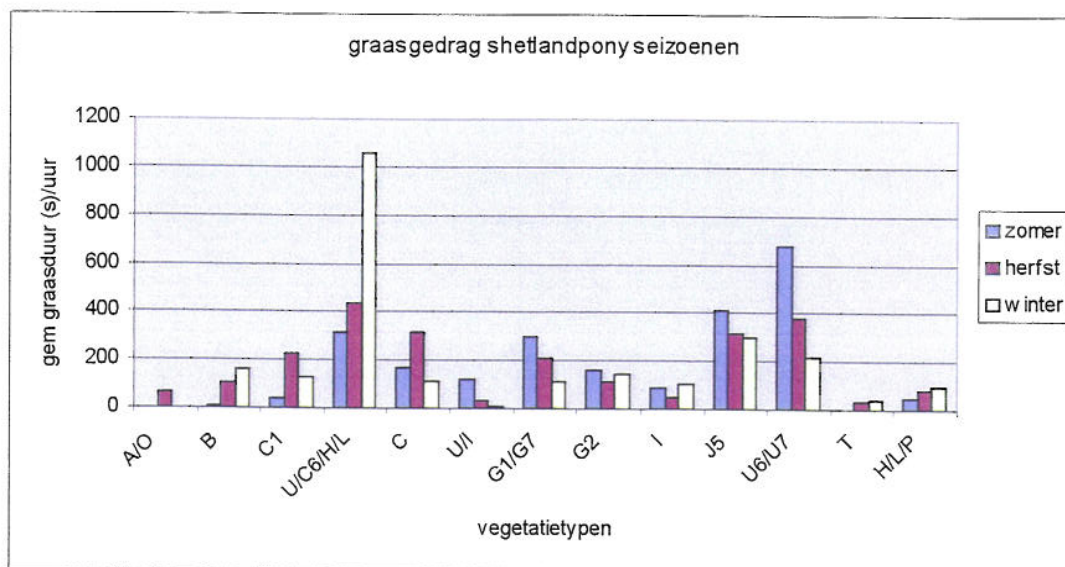


Fig. 5. Gemiddelde graasduur berekend voor de verschillende seizoenen en vegetatietypen begraasd door Shetlanders in de Westhoek gedurende de periode zomer 1998-winter 1999 (aangepast naar Laquière, 1999). Significante verschuivingen treden op in de witbolruigte (U/C6/H-L), de natte ruigte (U6/U7) en de duinroosruigte (U/I).

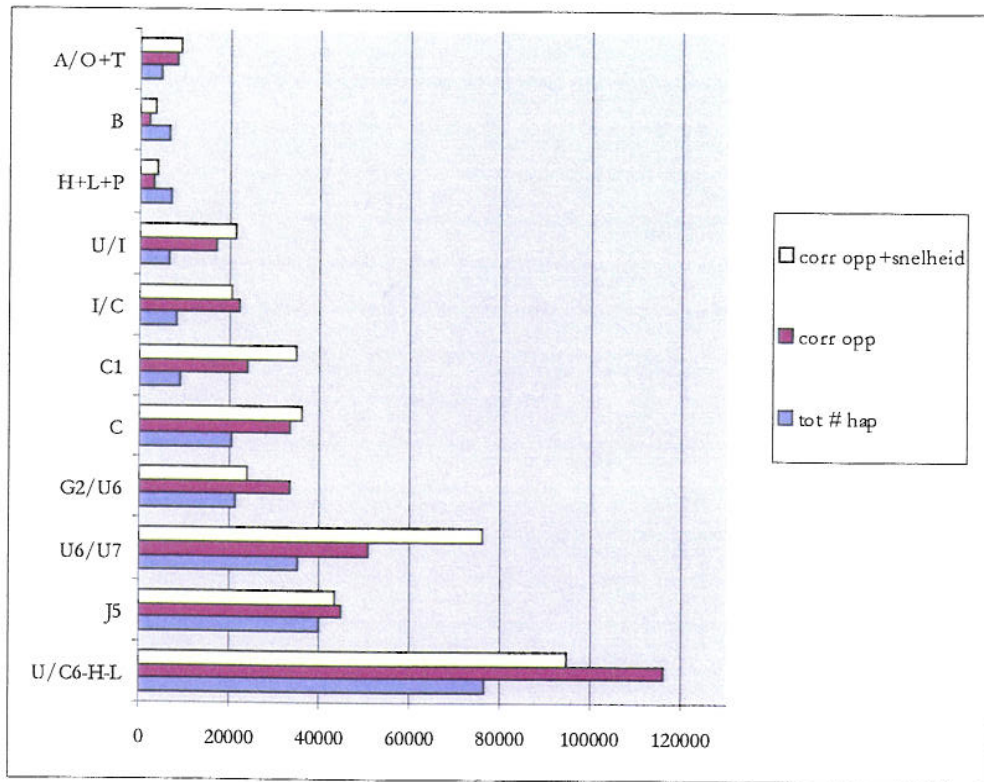


Fig. 6. Verdeling van het totaal aantal happen over de verschillende onderscheiden vegetatietypes in het zuidelijk begrazingsblok van de Westhoek. Om de verschillen in oppervlakte tussen de vegetatietypes te compenseren is een oppervlakte gerelateerde correctiefactor toegepast. Dan nog blijft de witbolruigte (U/C6-H-L) het meest geselecteerde type. Door tevens te corrigeren voor verschillen in hapsnelheid wordt de bij benadering geconsumeerde biomassa in rekening gebracht. De natte ruigte wordt op die manier opgewaardeerd maar blijkbaar werd de meeste biomassa toch geconsumeerd in de witbolruigte.

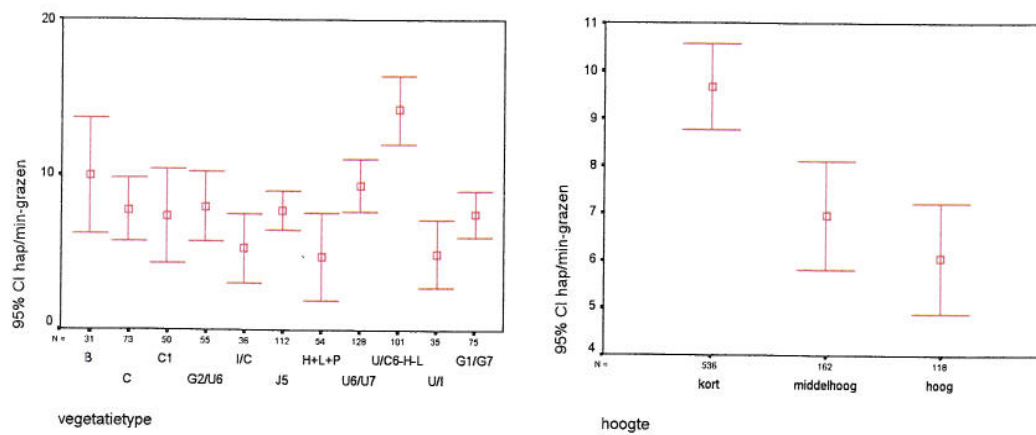


Fig 7. Hapgemiddelden van de pony's voor elk vegetatietype, gecorrigeerd voor type hapsnelheid en voor de drie onderscheiden vegetatiehoogtes, gecorrigeerd voor hapsnelheid per hoogte.

Tabel 6. HSD-kruistabel van de typepreferentietest waarbij het gemiddeld aantal happen/ minuut grazen gecorrigeerd voor type-hapsnelheid wordt vergeleken. Rechtsboven zijn de resultaten van de vegetatiehoogtepreferentietest (gecorrigeerd voor vegetatiehoogte-snelheid) weergegeven. * = significant op het .05 niveau.

Hapgemiddelde	HSD hapgemiddelde/type										gem	HSD hapgem/hoogte	
14.25	U/C6-H-L	U/C6-H-L									9.63	1	1
9.98	B	.411	B								6.99	2	.004* 2
9.36	U6/U7	.002*	1.000	U6/U7							6.13	3	.001* .719
7.99	G2/U6	.001*	.996	.997	G2/U6								
7.76	C	.000*	.987	.981	1.000	C							
7.71	J5	.000*	.976	.942	1.000	1.000	J5						
7.52	G1/G7	.000*	.971	.944	1.000	1.000	1.000	G1/G7					
7.39	C1	.000*	.974	.965	1.000	1.000	1.000	1.000	C1				
5.27	I/C	.000*	.540	.349	.944	.956	.942	.978	.992	I/C			
4.94	U/I	.000*	.441	.249	.891	.906	.881	.946	.977	1.000	U/I		
4.73	HLP	.000*	.243	.053	.713	.721	.637	.809	.913	1.000	1.0		

Preferentie volgens Putman-methode (1986)

Uit tabel 7 blijkt een enorme preferentie voor het mesofiel-droog duingrasland. Aangezien dit type weinig oppervlakte inneemt en verhoudingsgewijs veel bezocht wordt waarschijnlijk tengevolge van de specifieke ruimtelijke positie ten opzichte van een vaak gefrequenteerde drinkpoel, scoort het bijzonder hoog. Merk ook op dat hier alle gedragingen in rekening zijn gebracht. Voor het overige treden de reeds eerder geconstateerde begrazingsvoorkeuren opnieuw op de voorgrond. Ook hier scoren de witbolruigte en de natte ruigte en paddenrus-pannevegetatie nog altijd hoog. Ook de andere voorkeurniveaus komen min of meer tot uiting.

Tabel 7. Resultaten van de bepaling van de vegetatietypevoorkeur volgens de methode van Putman (1986). Alle waarden groter dan 1 wijzen op een voorkeur voor dat vegetatietype. De overige waarden wijzen op een afkeer.

Code	Vegetatietype	Voorkeursindex
G1/G7	Mesofiel-droog duingrasland	25.35
U/C6/H-L	Witbolruigte	5.68
U6/U7	Natte ruigte	5.06
C	Vervilte grasvegetaties	2.68
C1	Duinrietruigte	2.53
J5	Paddenrus-pannevegetatie	2.43
G2/U6	Vochtig-ruig duingrasland	1.67
I/C	Vergraste Duinroosvegetatie	1.51
U/I	Duinroosruigte	1.12
A/O	Zandbinders	0.84
B	Bos	0.25
P	Gemengd struweel	0.18
T	Mosduinen	0.18
L	Ligusterstruweel	0.09
H	Duindoornstruweel	0.03
I/G	Duinroos-duingrasland	0.00

4.3. Dieetsamenstelling en voedselpreferentie van ezel en shetlander

4.3.1. Dieetselectie bij paardachtigen

Dieetselectie is een complexe interactie tussen intrinsieke beperkingen zoals vertering, lichaamsgrootte en perceptiemogelijkheden, energiebehoefte en externe beperkingen door vegetatiestructuur, verspreiding van en hoeveelheid aan voedselbronnen.

Ezels en Shetlanders zijn op basis van de bouw van hun spijsvertering tot de zogenaamde 'Hindgut'-verteeders te rekenen. Ze hebben slechts één maag en het opgenomen voedsel wordt snel door het spijsverteringskanaal gestuwd, dit gebeurt tot tweemaal sneller dan bij herkauwers van het type rund. Door de snellere passage van voedsel door het spijsverteringskanaal kunnen paardachtigen compenseren voor de lagere verteringsefficiëntie in vergelijking tot herkauwers dit op voorwaarde dat het voedselaanbod zelf niet limiterend is zodat een hoge opnamesnelheid kan aangehouden worden (Illius en Gordon, 1992).

Dit betekent dat van paardachtigen mag verwacht worden dat ze zich hoofdzakelijk gaan gedragen als bulk-etters, waarbij in principe kwantiteit belangrijker is dan kwaliteit van de voedselbron. Dit stemt overeen met het feit dat paardachtigen kunnen overleven op een laag kwalitatief dieet en verteerbaarheid.

Rekening houdend met lichaamsgewicht en dus energiebehoefte kan tevens verondersteld worden dat ezels in vergelijking tot de Shetlanders iets meer op kwaliteit zullen selecteren.

Bij de voedselkeuze is ook de dentale morfologie van belang. Paardachtigen zijn in staat om de vegetatie kort af te eten en ook in korte vegetaties (< 10-8cm) nog aardig hun kost bij elkaar te grazen. Daarbij kan een hoge graassnelheid ontwikkeld

worden en kan ook nog hoog kwalitatief voedsel worden bemachtigd, jonge plantenspruiten bevatten veel proteïnen en zijn best verteerbaar.

4.3.2. Hapsnelheid en graasfrequentie

Onder effectieve hapsnelheid wordt het aantal happen per minuut graastijd begrepen.

De effectieve hapsnelheid is omgekeerd evenredig is met de hapgrootte die zelf positief gecorreleerd is met de vegetatiehoogte en biomassa (Wallis de Vries & Dalebout, 1994 en Gudmundsson & Dyrmondsson, 1994). Deze vaststelling is belangrijk met het oog op het gebruik van de graasfrequentie als maat voor effectieve voedselopname.

Onder graasfrequentie wordt hier verstaan het gemiddeld aantal happen per minuut observatie. Alle observatiekwartieren zijn daarbij in rekening gebracht ook deze waarin niet is gegraasd. Om de graasfrequentie als maat voor de voedselopname te kunnen gebruiken is het omwille van voorgaande vaststelling noodzakelijk om te corrigeren voor verschillen in effectieve hapsnelheid. Het voorbeeld hierna zal deze optie verder verduidelijken.

Stel: - 2 observaties A en B in beide gevallen worden 10 happen genomen maar in A in de helft van de tijd van B, de hapsnelheid in A is bijgevolg tweemaal zo groot als in B.

- Graasfrequentie (voor zelfde observatieduur): zou in beide gevallen dezelfde zijn.

Op deze manier is de graasfrequentie zinloos als maat voor voedselopname.

Voortbouwend op de hierboven geformuleerde vaststelling zal het gebruik van een op de onderlinge verhoudingen van de hapsnelheid gebaseerde correctiefactor voor het aantal happen per minuut wel een graasfrequentie opleveren die als maat voor de voedselopname kan beschouwd worden. In geval van het voorbeeld zal de graasfrequentie voor B tweemaal deze van A zijn. De betekenis die hieraan moet gehecht worden is dat in geval B meer voedsel werd verorberd gedurende een zelfde observatieperiode (maar niet noodzakelijk tweemaal zoveel).

4.3.2.1. Aantal happen

Shetlanders namen gedurende de onderzoeksperiode tot driemaal zoveel happen als de ezels, dit zelfs na compensatie van de ezelhappen voor de kortere observatieduur. De resultaten in tabel 8 suggereren nog andere verschillen tussen de dieren wat betreft hun graasgedrag.

Tabel 8. Totaal aantal happen gecompenseerd voor temporele verschillen (tussen seizoenen) en verschillen in het aantal observatiekwartieren van beide dieren. Pony's blijken tot driemaal zoveel happen te nemen dan ezels.

	zomer		herfst		winter		totaal	
	pony	ezel	pony	ezel	pony	ezel	pony	ezel
tijdsblok ochtend	32655	11932	27283	12120	17514	18156	77872	36625
middag	30608	9303	43341	9686	43106	13617	117055	31947
avond	38193	10595	27474	7247	27238	6268	89952	23351
nacht	28310	8510	15888	4648	9580	10328	60686	28954
totaal	109677	44079	100537	28920	132063	67888	290476	92258
diurnaal dag	68537	24846	65660	18348	59514	22337	193711	63722
nacht	69034	19121	38672	11606	33035	11138	135822	39178
totaal	109677	44079	100537	28920	132063	67888	290476	92258

4.3.2.2. Effectieve hapsnelheid

Per minuut graastijd namen de ezels in de onderzoeksperiode over alle seizoenen heen 11,60 happen. Tussen de seizoenen is net als bij de Shetlanders duidelijk variatie waarneembaar; in de winter wordt het grootste gemiddeld aantal happen geconsumeerd. Ook in de zomer wordt flink gehapt maar de hapsnelheid in de herfst ligt ten opzichte van zomer en winter duidelijk lager. Over een etmaal is er enkel in de winter een significant hogere hapsnelheid tijdens de lichtperiode nl. 14,73 tegenover 11,67 happen/min tijdens de duisternis. Over een etmaal vertonen ezels evenmin een significant verschil in hapsnelheid per waarnemingsblok van 6 uur (Van Braeckel, 1999)

Tabel 9. De gemiddelde effectieve hapsnelheid (aantal happen / min. grazen) vergeleken tussen de Shetlanders en de ezels (*gecompenseerd voor temporele verschillen en verschillen tussen het aantal observatiekwartieren tussen de dieren (de ezels werden minder lang geobserveerd)).

	zomer	herfst	winter	daglicht	duister	totaal
shetlander	25.14	23.35	29.40	25.61	25.19	25.47
ezel (1999)	12.64	9.77	13.71	12.31	10.35	11.60

Naast het opnemen van een hoger aantal happen gaan Shetlanders ook sneller grazen dan ezels Gemiddeld worden in één minuut graastijd 25,5 happen geconsumeerd. In de winter is de hapsnelheid significant hoger dan in herfst en zomer ($p < 0.001$, HSD) terwijl over de volledige onderzoeksperiode er geen significante verschillen tussen perioden met daglicht en duisternis zijn vastgesteld ($p = 0,636$). Dit is wel het geval in de zomer ($p < 0.001$) en herfst ($p < 0.001$): in de zomer wordt er sneller gehapt in de duisternis in de herfst net andersom. Tenslotte blijken de dieren in de loop van een etmaal eveneens verschillen in hapsnelheid te vertonen en dit in alle seizoenen. Daarbij wordt vooral naar het einde van de daglichtperiode sneller gehapt (Goerlandt, 1999).

De pony's vertonen een significant hogere gemiddelde hapsnelheid dan de ezels ($p < 0.001$). Dit verschil is het grootst in de herfst en 's nachts.

4.3.2.3. Graasfrequentie als maat voor de voedselopname

De voor hapsnelheid gecorrigeerde graasfrequentie van de ezels vertoont geen significant verschil tussen de seizoenen, hoewel de winterwaarde hoger ligt dan voor herfst en zomer ($p = 0.56$). Tijdens het etmaal ligt de graasfrequentie significant hoger gedurende de daglichtperiode ($p < 0.001$). Dit is vooral gedurende de winter het geval, die op dit vlak significant verschilt van zomer en herfst.

Ook bij de Shetlanders worden geen significante seizoenale verschillen gevonden in voor hapsnelheid gecorrigeerde graasfrequentie, die trouwens voor alle seizoenen quasi even groot is, hoewel ook hier de score het hoogst is in de winter. De graasfrequentie verschilt nu wel tussen licht en duisternis, dit is vooral in de zomer het geval. Over een etmaal ontwikkelen pony's vooral in de namiddag een hoge graasfrequentie, het verschil met andere dagperioden is significant voor herfst en winter.

Tabel 10. De graasfrequentie (aantal happen / min. observatie) berekend op basis van een correctie voor verschillen in hapsnelheid over seizoenen en etmaal en vergeleken tussen Shetlanders en ezels (naar Goerlandt, 1999 en Van Braeckel 1999).

Dier	Seizoen			dag	nacht	Totaal
	zomer	herfst	winter			
shetlander	17.97	16.47	21.63	20.86	14.63	18.27
ezel	5.94	4.74	7.94	6.86	4.36	5.80
	Tijdsblok					
	ochtend	middag	avond	nacht		
shetlander	15.73	23.65	18.17	12.26		
ezel	6.97	6.36	5.33	4.11		

Gezien eerder al gewezen werd op het grote verschil in totaal aantal happen en het feit dat de ezels ook minder tijd besteden aan het grazen (Callebaut, 1999 en Laquière, 1999) is het niet verwonderlijk dat ook de graasfrequentie beduidend lager ligt bij de ezels (factor 3,5) dan bij de Shetlanders.

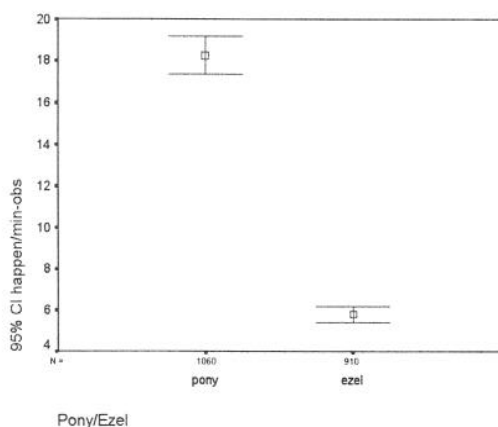


Fig. 8. Gemiddelde graasfrequentie van Shetlanders en ezels over de gehele observatieperiode.

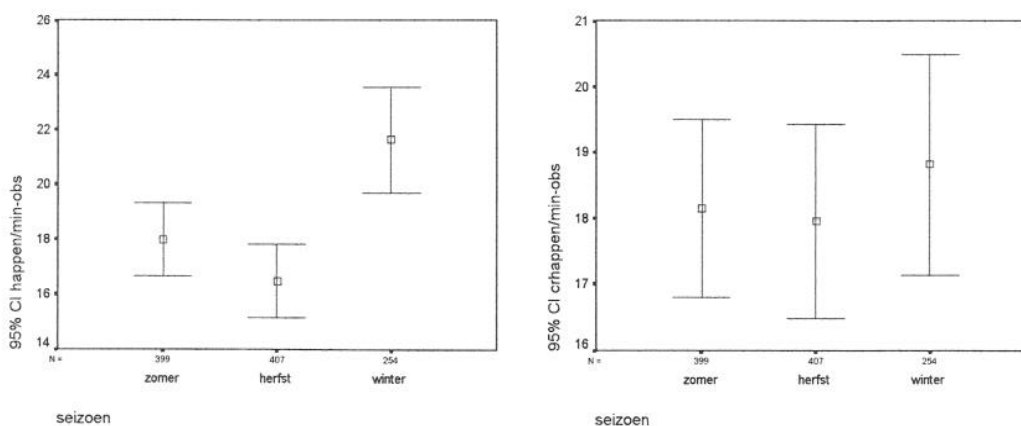


Fig 9. De gemiddelde graasfrequentie per seizoen waarbij links niet gecorrigeerde en rechts gecorrigeerde waarden zijn weergegeven. De voor hapsnelheid gecorrigeerde graasfrequentie in de rechtse grafiek suggereert een vrij gelijkmatige opname van biomassa over seizoenen (Goerlandt 1999).

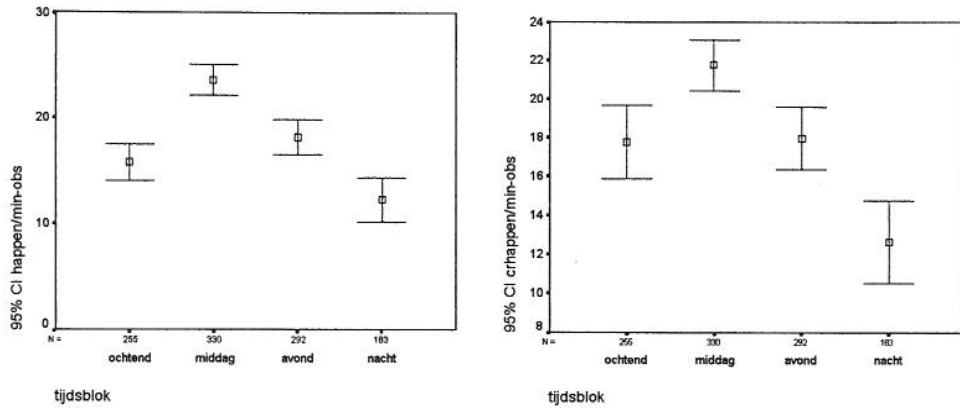


Fig 10. De gemiddelde graasfrequentie per tijdsblok over de gehele observatieperiode met links niet gecorrigeerde en rechts voor oppervlakteverdeling gecorrigeerde waarden. Shetlanders blijken vooral biomassa te consumeren in de uren voor zonsondergang, in dit geval in hoofdzaak in het middagblok gelegen. Gedurende de nacht (00-6.00 uur) wordt er het minst plantenmateriaal geconsumeerd (Goerlandt, 1999).

4.3.3. Dieetsamenstelling en plantensoortpreferentie

4.3.3.1. Dieetsamenstelling

Volgens de voedselklasse

Ezels en pony's zijn in hoofdzaak graseters. Uit tabel 11 blijkt dat het globale dieet voor beide soorten voor 70 tot 80 % uit grassen bestaat. Ezels vullen hun dieet verder aan met circa 10 % kruiden en 6-20% houtige planten (Deconinck, 1998 en Van Braeckel 1999). Pony's vullen het dieet vooral aan met kruiden. Het verschil in hagemiddelde is tussen de dieren voor alle voedselklassen significant verschillend ($p < 0.001$)

De samenstelling op het niveau van deze voedselklassen wijzigt in de loop van de seizoenen. Ezels nuttigen meer houtig materiaal in de zomer en de herfst dan in de winter (januari-maart).

Seizoenale verschillen in voorkeur treden in het geval van de Shetlanders op bij kruiden ($p < 0.001$) en houtige gewassen ($p < 0.001$), niet bij grassen ($p = 0.430$). Pony's eten meer kruiden in de winter dan in de overige seizoenen terwijl houtige planten significant minder in de zomer worden gegeten ($p < 0.001$). Maar in alle seizoenen ligt het aandeel kruiden significant hoger dan houtige gewassen.

Tabel 11. Vergelijking tussen de Shetlanders en ezels van totale aantallen gecompenseerde happen en percentage in het dieet van de verschillende voedselklassen.

Dier	Voedselklasse					
	gras		kruid		houtig	
shetlander	105601	79 %	24926	19 %	2808	2 %
ezel	45438	70 %	6037	9 %	13909	21 %

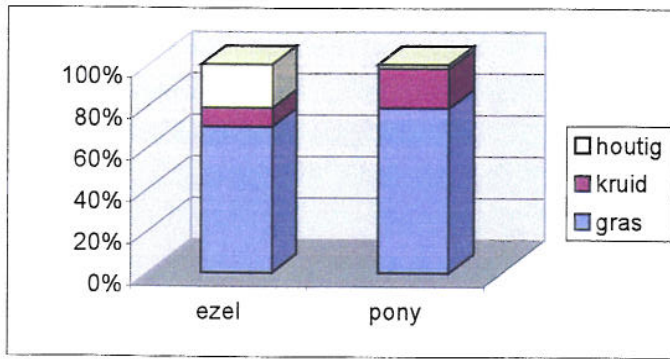


Fig. 11. Vergelijking van de dieetsamenstelling tussen de Shetlanders en ezels volgens de verschillende voedselklassen (naar gegevens van Goerlandt 1999 en Van Braeckel 1999).

Tabel 12. Hapgemiddelden voor de voedselklassen vergeleken tussen Shetlanders en ezels.

Dier	Voedselklasse			totaal
	gras	kruid	houtig	
shetlander	16.33	4.34	0.91	9.23
ezel	9.20	2.21	4.11	5.86

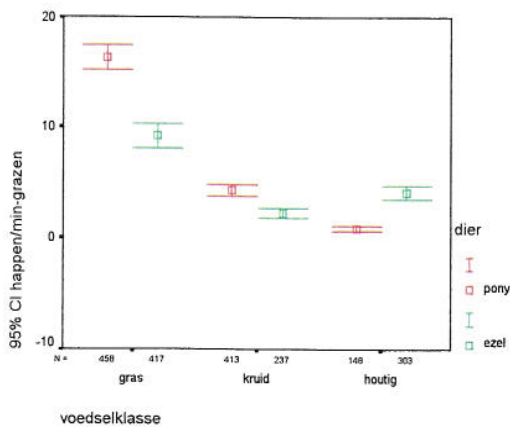


Fig. 12. Vergelijking tussen Shetlanders en ezels voor hapgemiddelde van de verschillende voedselklassen. Beide graseters vullen hun dieet met een significant verschillende hoeveelheid kruiden of houtige gewassen aan.

Volgens de geconsumeerde plantendelen

Vergelijking van het foerageergedrag van pony en ezel op basis van bijna één jaar gelijktijdig waarnemen levert zowel enige opmerkelijke gelijkenissen als verschillen op.

Gezien de overduidelijke voorkeur voor grassen wordt in de categorie behapte plantendelen, zowel bij pony als ezel het blad het meest gegeten, resp. 78 en 77% van het aantal happen. Van kruiden en houtige gewassen worden zowel stengel (resp. 10 en 9%) als blad in gelijke mate behapt. Opvallend is tevens dat van kruiden ook de bloeiwijzen niet versmaad worden. De voorkeur in geval van de Shetlanders voor Akkerdistel (zie hierna) is hieraan niet vreemd. Ezels versmaden in dit verband Koninginnenkruid, Schermhavikskruid, Zandkool, Avondkoekoeksbloem noch de bloeiwijzen van verschillende grassoorten. Ezels

consumeren daarenboven behoorlijk veel vruchten (13%) vooral de bottels van Duinroos zijn enorm geëerd naast deze van Hondсроos en Egelantier. Pony's nemen blijkbaar meer kiemplanten (11%) in hun dieet op, daaronder zit vooral Witte winterpostelein die vanaf de late herfst tot in het vroege voorjaar wordt gegeten. Waarschijnlijk is dit ook het geval voor de ezels (pers. waarnemingen E. Cosyns) maar de gegevens hieromtrent konden nog niet worden verwerkt.

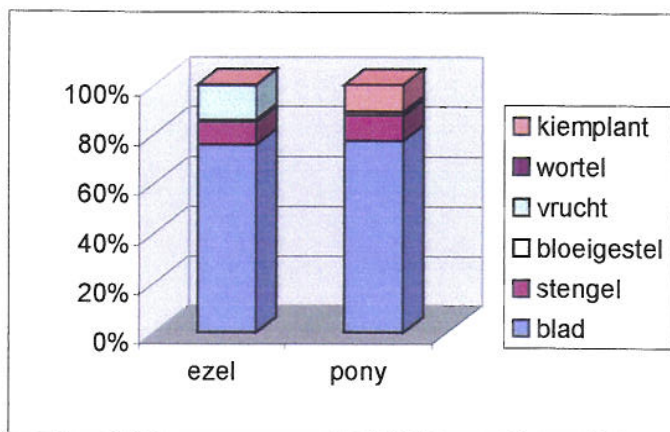


Fig. 13. Vergelijking van het procentueel aandeel van verschillende plantendelen in het dieet van shetlander en ezel (aangepast naar Goerlandt, 1999 en Van Braeckel, 1999).

Tabel 13. Overzicht van het totaal aantal happen genomen van elk plantendeel door de ezels waarbij ook nog eens is onderverdeeld per plantenklasse (naar Van Braeckel, 1999). Als graseter consumeert de ezel het meest bladeren van grassen. Onder de categorie vruchten zijn de bottels van Duinroos dominant. De zeer lage score kiemplanten in vergelijking tot de pony's is te wijten aan het nog niet ter beschikking zijn van een aantal winterwaarnemingen.

ezels	blad	stengel	bloeiwijze	vrucht	wortel	juveniel
gras	37687	277	47	483	0	0
kruid	3021	2396	517	2035	0	57
houtig	2232	2268	33	5489	0	1
totaal	42940	4941	597	8007	0	58

Tabel 14. Overzicht van de totaal aantal happen genomen van elk plantendeel door de Shetlanders waarbij ook nog eens is onderverdeeld per plantenklasse. Onder juveniel worden dicotyle jonge (kiem)plantjes verstaan die dus in feite als happen blad kunnen worden beschouwd. Witte winterpostelein domineert deze categorie.

pony	blad	stengel	bloeiwijze	vrucht	wortel	juveniel
gras	100276	4507	52	282	0	0
kruid	8493	7460	1628	21	237	15134
houtig	2314	2347	0	105	0	1
totaal	111083	14314	1680	408	237	15135

4.3.3.2. Plantensoortpreferentie

4.3.3.2.1. Inleiding

De definiëring van het begrip plantensoortpreferentie kan op verschillende wijzen gebeuren:

- Op basis van de verhouding geconsumeerd drooggewicht (DW) en het aanbod (DW), b.v. verrekend volgens de Dieet-Beschikbaarheidsratio (Colebrook et al. 1987, Stuth, 1991);
- Bepaling van de mate waarin een plantensoort wordt behapt wanneer ze wordt gevonden. Zo wordt indirect gecompenseerd voor soorten die weinig voorkomen. Men neemt tevens aan dat de soort in dit geval een volledig kwartier kan begraasd worden. Een preferentiële soort is dan een soort waarvan een groot aantal happen genomen wordt wanneer ze gevonden worden. Nooit behapte soorten, maar wel aanwezig in de soorteninventaris worden dan als volstrekt oneetbaar geacht. Door verder rekening te houden met verschillen in drooggewicht van in ons geval gesimuleerde happen kan het havgemiddelde een maat van preferentie zijn.

De eerste benadering is in het natuurbeheer waarschijnlijk de meest interessante omdat de drooggewichtgegevens tevens kunnen gebruikt worden voor verdere berekeningen in modellen ondermeer in verband met draagkracht, vegetatieontwikkeling, enz.

Omdat nog onvoldoende accurate gegevens ter beschikking zijn wordt hierna enkel de plantensoortpreferentie op basis van havgemiddelden gepresenteerd.

4.3.3.2.2. Plantensoortpreferentie op basis van havgemiddelden

Het dieet van de ezels bestond gedurende de observatieperiode zomer 1998-winter 1999 uit 94 plantensoorten waaronder 16 grassen, 6 grasachtigen, 45 soorten kruiden, 26 houtige soorten en 1 mos.

De pony's begraasden in dezelfde periode 81 plantensoorten waarvan 15 grassoorten, 9 grasachtigen (5 zeggen, 3 russen en 1 veldbies), 52 kruiden, 3 houtige gewassen, 1 varen en 1 paardenstaart.

De ezels behappen het meest Zandzegge wat ook in de observatieperiode 1997-1998 al het geval was (Hoffmann et al. (1998) en Van Braeckel (1999)). Naargelang de periode kunnen ook andere soorten als Duinriet, Kweek, Glanshaver, Duinzwenkgras en Duinroos meer op de voorgrond treden maar in totaliteit blijven deze plantensoorten ondergeschikt aan Zandzegge. Samen dragen deze soorten bij in meer dan de helft van het aantal happen.

Zandzegge wordt vooral in de zomer behapt net zoals de vruchten van Duinroos die soms urenlang na elkaar worden gegeten. Duinriet piekt vooral in de herfst, de periode waarin ook zij het met een kleiner aantal happen de afgeworpen bladeren van Gewone es, Esdoorn en Abeel worden opgegeten. Kweek komt verhoudingsgewijs meer voor in het wintermenu terwijl Glanshaver zowel in herfst en winter meer wordt geconsumeerd.

Op basis van het havgemiddelde blijken over dezelfde observatieperiode 1998-1999 vooral Duinzwenkgras, Zandzegge, Duinroos, Duinriet en bladeren van abeel vaak gegeten.

Na correctie voor de gesimuleerde hapgrootte blijkt Duinriet het meest gegeten te zijn. Samen met Helm en blad van Abeel worden dan ook hondsroosbottels en Dauwbraam (blad en stengel) gegeerd.

Tabel 15. Overzicht van de door ezels 17 meest begraasde plantensoorten met aanduiding van het haggemiddelde (hap/minuut graastijd) in verschillende seizoenen en over alle seizoenen met en zonder correctie voor de hapgrootte. N.A. duidt op het ontbreken van hapgrootte gegevens.

soort	zomer	herfst	winter	Haggem. tot	Haggem cor.
Fest junc	8.79	8.33	3.94	6.94	0.07
Care aren	4.22	6.25	4.47	4.88	0.32
Rosa pimp	5.00	0.16	0	4.8	NA
Cala epig	3.89	3.95	3.72	3.9	3.11
Popu alba	2.66	3.90	0.27	3.68	0.93
Poa prat	4.01	2.39	5.56	3.37	0.23
Koel albe	0.96	8.33	2.86	3.21	NA
Elym repe	1.68	2.02	4.80	3.16	0.49
Arrh elat	1.81	3.10	5.30	2.99	0.47
Holc lana	1.84	3.48	3.52	2.99	0.47
Aven pube	1.00	3.20	2.45	2.78	0.30
Ligu vulg	1.59	2.04	2.25	2.02	0.29
Rosa cani	5.34	1.17	0	2.01	0.53
Frax excel	1.65	1.79	0	1.72	NA
Ammo aren	0.88	0.75	0.08	1.44	0.83
Rubu caes	0.33	1.53	2.34	1.29	0.59
Dipl tenu	0.94	1.23	0.44	1.02	NA

De meest geprefereerde soorten van de Shetlanders zijn Gestreepte witbol, Duinriet en Akkerdistel, althans wanneer rekening wordt gehouden met de hapgrootte. Zonder deze correctie is Gestreepte witbol de meest begraasde plantensoort.

Akkerdistel en kiemplanten (vnl. van Witte winterpostelein) zijn de meest verkozen kruiden, gecorrigeerd voor hapgrootte daalt evenwel het belang van de kiemplanten. Duidelijk vermeden tijdens het grazen zijn onder meer Jacobskruiskruid, Gele lis en in iets mindere mate Grote wederik (pers. waarnemingen Goerlandt en Cosyns, 1998-1999). Onder de houtige gewassen wordt Dauwbraam het meest verkozen, soms worden ook vruchten van Duinroos behapt.

Tabel 16. Overzicht van de door Shetlanders meest begraasde plantensoorten met aanduiding van het hagemiddelde (hap/minuut graastijd) in verschillende seizoenen en over alle seizoenen met en zonder correctie voor de haggrootte. N.A. duidt op het ontbreken van gegevens omtrent de haggrootte.

Soort	zomer	herfst	winter	Hagem. tot	Hagem cor.
Holc lana	10.51	11.28	7.42	10.34	1.45
Dicot	0	6.92	8.86	7.77	NA
Cala epig	6.23	5.59	3.51	5.83	1.37
Care aren	5.37	6.61	1.03	5.21	0.65
Junc subn	0.92	0.28	7.57	4.55	NA
Poa sp	2.94	4.73	5.30	4.04	NA
Fest. Sp.	5.76	1.92	0	3.67	NA
Agro stol	2.94	3.04	5.02	3.10	NA
Phra aust	1.96	0.16	0	1.75	NA
Cirs arve	2.30	0.88	0.34	1.70	1.28
Rubu caes	0.45	1.31	0.69	0.91	0.80
Oeno glaz	0.88	0.25	0	0.80	NA
Crep capi	0.63	0.58	0	0.62	NA
Urti dioi	0.61	0.57	0.49	0.57	0.57
Symp offi	0.51	0.17	0	0.46	NA
Vicc crac	0.46	0.09	0	0.44	NA
Cirs palu	0.39	0	0	0.39	NA

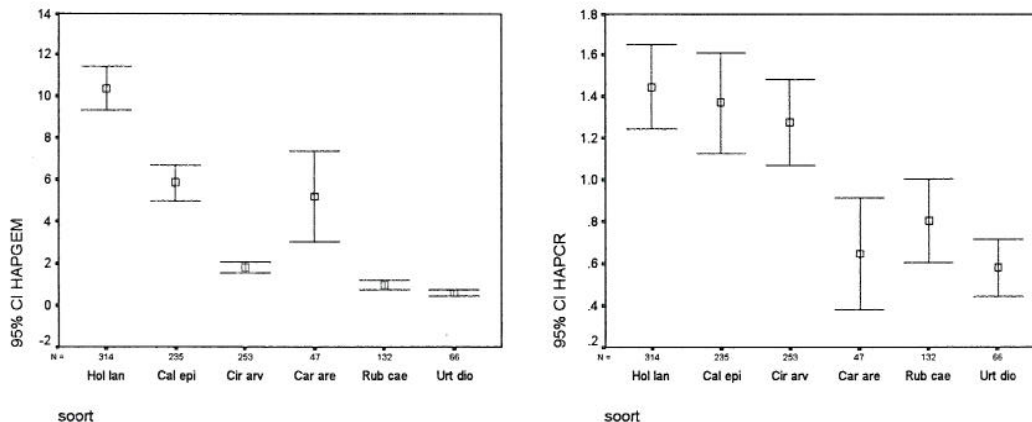


Fig. 14. Links de niet gecorrigeerde hagemiddelen vergeleken met, rechts, de waarden gecorrigeerd voor haggrootte voor de vijf soorten waarvoor haggroottes konden worden bepaald. Gestreepte witbol (Hol lan), Duinriet (Cal. epi) en Akkerdistel (Cir arv) blijken na correctie voor haggrootte alle drie even geprefereerd te zijn. Zandzegge (Car are) verliest op basis van deze correctie flink aan belang.

Tabel 17. HSD-kruistabel van de soortspreferentietest op de vijf bemonsterde soorten. Linksonder de diagonaal zijn de testresultaten voor de gecorrigeerde happen, rechtsboven niet gecorrigeerd. De soorten zijn gerangschikt volgens dalend gecorrigeerd hagemiddelde. * = significant op het 0.05 niveau.

Gecorrigeerd gem.	Niet gecorr. gem.->	10.34	5.83	1.70	0.91	5.21	0.57
	HSD hagem.	Hol lan	Cal epi	Cir arv	Rub cae	Car are	Urt dio
1.45	Hol lan	x	.000*	.000*	.000*	.000*	.000*
1.37	Cal epi	.995	x	.000*	.000*	.990	.000*
1.28	Cir arv	.833	.990	x	.835	.009*	.743
0.80	Rub cae	.002*	.020*	.080	x	.001*	.999
0.65	Car are	.024*	.067	.153	.994	X	.002*
0.57	Urt dio	.001*	.008*	.026*	.946	1.000	x

5. Evaluatie van de geïntroduceerde paardachtigen in functie van het natuurbeheer

5.1. Natuurbeheerdoelstellingen voor de onderzochte reservaten

5.1.1. Algemeen

In de loop van 1996 is voor elk van de twee natuurreservaten de Houtsaegerduinen en de Westhoek een natuurbeheersplan opgesteld (Hoys et al. 1996). De beheersdoelstellingen die voor beide gebieden zijn opgesteld zijn samengevat weergegeven in tabel 5.1. Tegen de achtergrond van deze oorspronkelijke doelstellingen kunnen de resultaten van het begrazingsonderzoek geëvalueerd worden.

Doelstellingen	Houtsaegerduinen	Westhoek
<i>Landschapsdoeltype</i>	Half-natuurlijke eenheden	Gedempt-dynamisch duinlandschap gecombineerd met Half-natuurlijke eenheden
<i>Natuurdoeltypen</i>	<ul style="list-style-type: none"> - Stuivend open duin - Mosduin en droog-mesofiel duingrasland - Natte-vochtige voedselarme duinvallei - Struweel-, mantel- en zoomvegetaties - Duinbos 	<ul style="list-style-type: none"> - Stuivend open duin - Mosduin en droog-mesofiel duingrasland - Natte-vochtige voedselarme duinvallei - Nat schraalland - Struweel-, mantel- en zoomvegetatie - Duinbos - (Slufter en groen strand)
Geomorfologisch	-o.a. secundaire verstuiwing	<ul style="list-style-type: none"> -sluftervorming - megaparabolaire processen - behoud zuidelijke duinen
Pedologisch	- o.a. vrijwaren oude humusrijke bodems en de oude, voormalig beweide duinvalleien	<ul style="list-style-type: none"> - o.a. vrijwaren oude humusrijke bodems en de oude, voormalig beweide duinvalleien - vrijwaren bodems jonge duinpannen

Tabel 5.1. overzicht van de natuurbeheerdoelstellingen voor de beide onderzochte natuurreservaten, Houtsaegerduinen en Westhoek.

5.1.2. Begrazing als natuurbeheermiddel

Begrazing kan zowel een natuurbeheerdoel als een natuurbeheermiddel zijn. Grote herbivoren kunnen als een wezenlijk onderdeel beschouwd worden van het natuurlijke ecosysteem of ingezet worden om bepaalde (half)-natuurlijke eenheden te behouden of te laten ontwikkelen. Voor beide reservaten moet er gezien de

natuurbeheerdoelstellingen en de beperkte oppervlakte van uitgegaan worden dat begrazing er eerder als een natuurbeheermiddel moet beschouwd worden. Van het hier toegepaste begrazingsbeheer zijn de verwachtingen maar vaag omschreven. Interpretatie van de natuurbeheersplannen leidt tot de volgende indrukken: Er wordt geprobeerd om via begrazing de nivellerende effecten van verstruweling en verbossing tegen te gaan en de dominantie van enkele competitieve grassoorten zoals Duinriet Gestreepte witbol en Glanshaver te verhinderen ten voordele van minder competitieve soorten van de karakteristieke en meer gewenste levensgemeenschappen van de half-natuurlijke landschapseenheden: mosduin, droog tot mesofiel duingrasland, natte tot vochtige voedselarme duinvalleien. Door het ontstaan van meer structuurvariatie zowel op micro- als macroschaal (een mozaïeklandschap) als gevolg van het ontstaan van zowel begrazings-, bemestings- en betredingsgradiënten, verwacht men tevens dat van gewenste zeldzame en of bedreigde diersoorten (b.v. Tapuit) de populaties zullen toenemen of dat ze zich opnieuw in het gebied zullen vestigen. Samengevat hoopt men door begrazing aldus tot een duurzame verhoging van de biodiversiteit te komen.

De struwelen met Duindoorn, Gewone vlier, en Wilde liguster beginnen vaak al na enige tientallen jaren af te sterven; dit fenomeen doet zich momenteel op een aantal plaatsen in beide Vlaamse natuurreservaten voor. Het successiestadium dat hierop volgt, is vaak een monotone Duinrietsteppe. Van de begrazing wordt verwacht dat op deze plaatsen meer gewenste vegetaties, van het type duingrasland, zich zullen ontwikkelen.

Op verstruweelde of verboste plekken met extra potentie tot ontwikkeling van de gewenste levensgemeenschappen is het struweel of bos eerst machinaal verwijderd en opgeruimd waarna van de ingezette grazers verwacht wordt dat ze de vegetatieontwikkeling zodanig zullen kunnen beïnvloeden dat ook hier b.v. vochtige, mesofiele tot droge duingraslanden en soortenrijke ruigten en zomen zullen ontstaan. Tevens verwacht men dat de herbivoren een eventuele hergroei van het struweel zullen kunnen tegenhouden of beperken.

Verder wordt gehoopt dat de grazers de fragiele mosduinen niet al te zwaar zullen toetakelen. Door frequente betreding bestaat de kans dat het mos- en lichenen tapijt gaat verbrokkelen en uiteindelijk aanleiding zal geven tot kale of weinig begroeide zandbodems. Anderzijds verwacht men dat door het opener worden van de vegetatie, precies als gevolg van de begrazing, zal leiden tot extra kansen voor het ontwikkelen van mossen- en korstmossenrijke begroeiingen.

Om al deze verwachtingen te kunnen inlossen is de voorkeur gegeven aan jaarrond begrazing boven seizoensbeweiding, waarbij de dieren het hele jaar door op het terrein blijven. Dit is van belang voor de uitbouw van een kudde met een vast gedragspatroon wat de natuurlijke structuur en bijgevolg de soortenrijkdom ten goede komt.

5.2. Natuurbeheerdoelstellingen en begrazingseffecten van de grote herbivoren

Ezels, Shetlandpony's, Koniks, Damhert en Hooglandrunderen zijn de grote grazers waarvan verwacht wordt dat ze mee helpen om de in tabel 5.1. weergegeven natuurbeheerdoelstellingen te realiseren.

Aangezien het begrazingsonderzoek pas in de loop van 1997 kon opstarten en daarenboven totnogtoe enkel het terreingebruik en voedselkeuze van ezel en

Shetlandpony konden onderzocht worden zijn de hierna vermelde conclusies slechts als indicatief te interpreteren.

5.2.1. Terreingebruik en voedselkeuze en de mogelijke impact op de vegetatieontwikkeling

Terugdringen van verruiging en vergrassing

Grassen vormen met bijna 80% de hoofdmoot van het dieet van beide onderzochte paardachtigen. Grassen kunnen geconsumeerd worden in verschillende vegetatietypen.

De Shetlanders grazen veel in de zogenaamde 'weide' en de aanpalende ontstruweelde gebieden. De in dit deel van het gebied aanwezige witbolruigte, natte ruigte en Padderus-pannevegetatie behoren tot de meest verkoren vegetatietypen. Ook het mesofiel-droog duingrasland, het vochtig duingrasland en de Duinrietruigten zijn gegeerde vegetaties en dit zowel naar graasduur als effectief geconsumeerde biomassa.

Voor het natuurbeheer zijn dit meteen positieve vaststellingen omdat mag verwacht worden dat door deze begrazingsdruk de relicten van het mesofiel-droog en van het vochtig duingrasland zich minstens zullen kunnen handhaven en op termijn zich misschien zullen uitbreiden ten koste van de minder of niet gewenste witbolruigte, natte ruigte en Duinriet-ruigten. Tevens blijkt uit het voedselkeuze-onderzoek van de Shetlander dat ze vooral tuk zijn op Gestreepte witbol, Akkerdistel en Duinriet. Het kunnen terugdringen van deze plantesoorten kan voorlopig als positief worden geëvalueerd. Of andere soorten van het verschuiven van de dominantieverhoudingen zullen kunnen profiteren zal later moeten blijken.

De voorkeur van de ezels gaat in de Houtsaegerduinen ook hoofdzakelijk uit naar de duingraslanden Duinrietvegetatie, mosduinen en het gekapt abelenbos ofschoon ook andere vegetaties regelmatig worden bezocht ondermeer de Duinroosvegetatie, bos met ondergroei van Glanshaver en de Glanshavervegetatie.

Zandzegge is door de ezels een gegeerde plantensoort ze wordt vooral in de zomer behapt net zoals de vruchten van Duinroos. Duinriet krijgt vooral in de herfst de voorkeur terwijl Kweek verhoudingsgewijs meer voorkomt in het wintermenu. Glanshaver wordt zowel in de herfst en in de winter geconsumeerd. Vooral het behappen van Duinriet maar ook van Glanshaver en Kweek kan als positief worden aangezien mag verwacht worden, dat het doorbreken van de concurrentiekracht en mede hierdoor de dominante positie van deze grassen zal leiden tot een grotere diversiteit aan meer gewenste plantensoorten.

Op basis van het hapgemiddelde blijken over dezelfde observatieperiode 1998-1999 vooral Duinzwenkgras, Zandzegge, Duinroos, Duinriet en bladeren van abeel vaak gegeten.

Na correctie voor de gesimuleerde hapgrootte blijkt Duinriet het meest geconsumeerd te zijn. Samen met Helm en blad van abeel worden dan ook Hondroos-bottels en Dauwbraam (blad en stengel) geprefereerde soorten. Net zoals de Shetlanders gaan de ezels de grasachtigen blijkbaar zoeken waar ze gemakkelijk te consumeren zijn. Daarbij worden zowel de echt ruige vegetaties aangepakt als de relicten van duingrasland. In het kader van het natuurbeheer kan

dit als positief worden gewaardeerd. Daarbij dient wel opgemerkt te worden dat door de kleinere kuddeomvang, de kleinere behoeften (54 % van de tijd wordt aan grazen gependend en er is tevens een lagere graasfrequentie) en de ruigere terreinomstandigheden de effecten op de vegetatie-ontwikkeling nog zelden spectaculair ogen.

De mosduinen minder toegetakeld dan gevreesd?

Meer betredingsgevoelige vegetaties o.a. mosduin en stuivend duin met zandbinders (Helm e.a.) zijn door de Shetlanders minder vaak bezocht, niettemin is vastgesteld dat de dieren zich doorheen deze vegetaties regelmatig verplaatsen via enkele vaste tredpaden waardoor lokale vernieling van de begroeiing optreedt. Gezien het eerder beperkte karakter van de verstoring, hoeft dit niet noodzakelijk als negatief beschouwd te worden; secundaire verstuingen behoren eveneens tot de natuurbeheerdoelstellingen. De kale zandplekken kunnen trouwens een bijzonder maar geschikt habitat zijn voor bepaalde ongewervelde diersoorten.

De ezels vertoeven meer dan de Shetlanders in mosduinen maar het is voorlopig weinig waarschijnlijk dat de mosduinen een precair vegetatietype zullen worden in de Houtsaegerduinen.

Met de bijl noodgedwongen het struweel in?

Dichte vitale struwelen worden door beide diersoorten gemeden, af en toe wordt er gesnoeid, vooral door de ezels aan Wilde liguster, maar de mate waarin dit gebeurt, is (nog) onvoldoende om het struweel terug te dringen, hiervoor zijn ander natuurbeheersmaatregelen nodig zoals het machinaal verwijderen van de houtige gewassen. Maar zelfs in dit geval wijst alles erop dat zowel de ezels als de Shetlanders (en ook de andere herbivoren) niet in staat zijn om de soms massale opslag van b.v. Wilde liguster, Duindoorn of Abeel tegen te houden. Ontstruweelde of ontboste gebiedsdelen vergen dus extra nazorg tenminste als het de bedoeling is om er de nagestreefde natuurdoeltypen te realiseren.

Waar het struweel degeneratieverschijnselen vertoont of quasi volledig afgetakeld is, neemt heel vaak Duinriet op een dominante wijze bezit van de vrijkomende ruimte. Op deze plekken wordt, indien gemakkelijk bereikbaar en vindbaar, wel gegraasd door beide diersoorten. De Shetlanders blijken dit sneller te doen dan de ezels. Het faciliterend gedrag vanwege de Schotse hooglandrunderen, die als 'bull'-dozers doorheen het struweel zijn getrokken, is hieraan waarschijnlijk niet vreemd. De ezels daarentegen moeten zelf de weinige doorgangen naar dergelijke plekken zien te vinden. Dit vergt blijkbaar de nodige tijd, zoals mag afgeleid worden uit het terreingebruik van deze dieren. In de beginfase vertoefden de dieren, mede door de impact van goedmenende omwonenden, vooral langs de randen van het natuurreservaat (Lamoot, 1998). In de loop van het tweede begrazingsjaar ontdekten de ezels andere delen van het terrein o.a. duinrietbegroeiingen middenin het struweel en relatief centraal in het terrein gelegen. Vanaf dan werden ze hier regelmatig geobserveerd (Callebaut, 1999).

De voor het graasbeheer ingezette herbivoren kunnen niet als houthakkers beschouwd worden, maar doen de omschrijving 'grazer' alle eer aan. Door het regelmatig begrazen van duinriet-gedomineerde plekken in het struweel creëren ze aanvankelijk eilanden van grazige vegetatie, die op termijn kan evolueren tot meer

soortenrijk grasland (zie supra) en bij verdere aftakeling van het struweel kan samensmelten tot grotere eenheden soortenrijk grasland. Misschien is dit de geduldige maar uiteindelijk (enige?) duurzame weg waarbij struweel via cyclische successie onder invloed van begrazing evolueert naar soortenrijk grasland, waarin later door het zich vormen van begroeiingen van door de herbivoren minder gewenste soorten opnieuw houtige gewassen zullen vestigen... Het nagestreefde maar dynamische mozaïeklandschap kan het resultaat zijn.

De onderzoeksperiode is uiteraard hiervoor nog te kort om gefundeerde uitspraken te kunnen doen.

5.2.2. Eindconclusie wat betreft ezels en Shetlanders als grazers

Het terreingebruik door ezels en Shetlanders op niveau vegetatietype kan voorlopig als positief gewaardeerd worden voor het natuurbehoud. Veel vragen blijven nog slechts vaag beantwoord, de gewenste ontwikkelingen kunnen nog slechts op basis van enkele mogelijke trends beschreven worden.

Het verder zetten en uitbreiden van het begrazingsonderzoek zal in de nabije toekomst nodig zijn om de trends die zich nu aftekenen te kunnen bevestigen. Noch vegetatie noch kuddesamenstelling blijven constant zodat verder begrazingsonderzoek alleen al om die reden meer dan te verantwoorden is.

6. Referenties

- BOKDAM, J. (1987). Foeragegedrag van jongvee in het Junner Koeland in relatie tot het voedselaanbod. In : DE BIE, S., JOENJE, W. & VAN WIEREN, S.E., *Begrazing in de natuur*. Wageningen, Pudoc: 165-186.
- BONTE, D., C. AMPE, M. HOFFMANN, R. LANGOHR, S. PROVOOST & J.-L. HERRIER, (1998). Monitoring research in the Flemish dunes: from a descriptive to an integrated approach. *Proc. European Seminar on Coastal Dunes, Management, Protection and Research*. Skagen, Denmark: 39-49.
- CALLEBAUT, J. (1999). *Terreingebruik door ezels in het Vlaams natuurreservaat 'De Houtsaegerduinen' (De Panne)*. Ongepubliceerde scriptie, Universiteit Gent: 102 p + bijlagen.
- COLEBROOK, W. F., J. L. BLACK & P. A. KENNEY (1987). A study of factors influencing diet selection by sheep, In M. Rose (ed.), *Herbivore nutrition research*. *Aust. Soc., Anim. Prod., Brisbane*: 85-86.
- DECONINCK, M. (1998). Soortspecifieke begrazing door ezels in het Vlaams natuurreservaat de Houtsaegerduinen (De Panne, West-Vlaanderen) Ongepubliceerde scriptie, Universiteit Gent: 162p.
- GOERLANDT, A., (1999). Dieetsamenstelling en voedselpreferenties van Shetlandpony's in het Vlaams natuurreservaat 'De Westhoek': Ongepubliceerde scriptie, Universiteit Gent: 106p + ill. + bijlagen.
- GUDMUNDSSON, O EN DYRMUNDSSON O.R. (1994). Horse grazing under cold and wet conditions: a review. *Livestock Productions Science* 40: 57-63.
- HOYS, M., M. LETEN, & M. HOFFMANN (1996). *Ontwerpbeheersplan voor het staatsnatuurreservaat De Houtsaegerduinen te De Panne (West-Vlaanderen)*. Universiteit Gent in opdracht van AMINAL, Afdeling Natuur, 207pp.
- ILLIUS A.W. & GORDON I.J. (1993). Diet selection in Mammalian Herbivores: Constraints and Tactics. In: Hughes R.N. (ed.) *Diet Selection, An interdisciplinary Approach to Foraging Behaviour*. Blackwell, Oxford: 157-181.
- LAQUIÈRE, J., (1999). *Terreingebruik door Shetlandpony's in het Vlaams natuurreservaat 'De Westhoek' (De Panne)*. Ongepubliceerde scriptie, Universiteit Gent:, 112pp. + bijlagen
- LAMOOT, I. (1998). *Ezels als beheerders van het Vlaams natuurreservaat De Houtsaegerduinen (De Panne): staat hun gedrag in functie van de vegetatiesamenstelling en -structuur?* Ongepubliceerde scriptie, Universiteit Gent, 135 pp.
- MASSART, J. (1908A). *Essai de géographie botanique des districts littoraux et alluviaux de la Belgique*. Brussel, Lamertin, 1g-121e, 186 phot., 14 maps.
- MASSART, J., (1908B). Les districts littoraux et alluviaux, In Ch. Bommer & J. Massart (Eds.), *Les aspects de la végétation en Belgique*. Nat. Bot. Garden, Meise, 86 phot.
- PUTMAN, R. J., R. M. PRATT, J. R. EKINS & P. J. EDWARDS (1987). Food and feeding behaviour of cattle and ponies in the New Forest. *J. Appl. Ecol.* 24: 369-380.

- STUTH, J. W. (1991). Foraging behavior. In R. K. Heitschmith & J. W. Stuth, *Grazing management, an ecological perspective*. Timber Press, Portland, Oregon: 65-84.
- VAN BRAECKEL, A. (1999). *Dieetsamenstelling van de ezels in het Vlaams natuureservaat de 'Houtsaegerduinen'*. Ongepubliceerde scriptie, Universiteit Gent: 96 p. + bijlagen.
- WALLIS DE VRIES, M. F. (1994). *Foraging in a landscape mosaic: diet selection and performance of free-ranging cattle in heathland and riverine grassland*. PhD thesis, University of Agriculture, Wageningen, Den Haag, 161p.
- WALLIS DE VRIES, M.F. EN DALEBOUDT, C. (1994). Foraging strategy of cattle in patchy grassland. *Oecologia* 100 (1-2): 98-106.

Bijlagen

Lijst van door Shetlanders behapte plantensoorten over de verschillende seizoenen.

Overzichtslijst van alle soorten die door de Shetlanders werden behapt tijdens de observaties. Per seizoen en voor de gehele observatieperiode is het totaal aantal genomen happen weergegeven. Rechtsonder staan ook nog de getelde happen die bestonden uit een mengsel van soorten.

soort	zomer	herfst	winter	totaal	soort	zomer	herfst	winter	totaal
Hol lan	21076	20115	4640	45831	Ver cha	43			43
Cal epi	11446	6467	701	18614	Arc lap	39			39
dicot	129	7263	7730	15122	Jun eff			38	38
Poa sp	2232	5140	948	8320	Fes aru	34			34
Cir arv	4578	1599	102	6279	Son ole	30			30
Agr sto	3165	890	543	4598	Ant cau			30	30
Jun sub	282	17	3483	3782	Anc off	6	21		27
Car are	497	2398	141	3036	Cen jac	26			26
Rub cae	356	2111	268	2735	Eup can			21	21
Fes rub	798	115		913	Ero glu	15			15
Urt dio	118	421	36	575	Cyn off		2	11	13
Car dis	524	2		526	Ant syl		11		11
Phr aus	505	9		514	Sol nig	11			11
Elym sp	135	253		388	Sol dul	10			10
Gle hed	2	330	43	375	Eri can	2	7		9
Ave pub	7	294	57	358	Tara sp	4	5		9
Vic cra	301	4		305	Mel alb			9	9
Car rip	220	78		298	Ach mil	8			8
Epi hir	1		276	277	All pet	1	7		8
Oen ery	241	4		245	Rume sp	8			8
Agr cap		200		200	Lyc eur	5			5
Cre cap	149	44		193	Art vul		5		5
Sym off	155	10		165	Are ser	3		2	5
Che maj		163	0	163	Ran rep	5			5
Arr ela	99		58	157	Cha ang	5			5
Car hir	139			139	Pop can			4	4
Equ pal	138			138	Pim sax	4			4
Cir pal	137			137	Car pra	4			4
Poa ann	5	108		113	Cir vul	1		2	3
Fes jun		107		107	Hyp per		3		3
Jun buf	93			93	Lat pra	2			2
Gal uli	88	4		92	Epil sp	2			2
Tri rep	54	37		91	Dry fil	2			2
Cer fon	88	3		91	Pol per	2			2
Sil lat	53	25		78	Rum con	1			1
Koe alb		76		76	Che alb	1			1
Fes sp		74		74	Lot cor	1			1
Ros pim	69			69	Ana arv	1			1
Luz cam	50	13		63	Pot rep	1			1
Gal mol	54	7		61	totaal	48426	48460	19172	116058
Ver tha	55	2		57					
Gal apa	12	16	29	57	mengsel	58732	47816	50772	157320
Car fla	52			52	gras	363	4261	12474	17098
Pol con	46			46	totaal	107521	100537	82418	290476