Evaluatie Begrazing Kustduinen

1997 - 2004

Onderzoek en evaluatie van de biologische gevolgen van acht jaar graasbeheer in de Vlaamse Westkustreservaten

Eindrapport
December 2005

Opdrachtgever
AMINAL, Afd. Natuur
Cel Kustzonebeheer

Uitvoerders

Begeleiding:
Jean-Louis Herrier, Marc Leten &
Hannah Van Nieuwenhuyse

Maurice Hoffmann (red.), Dries Bonte, Eric Cosyns, Peggy Criel, Indra Lamoot,
Jean-Pierre Maelfait, Sam Provoost, Nele Somers en Tim Struyve

Inhoudsopgave

INHOUDSOPGAVE **1**

1 INLEIDING **7**

1.1 HISTORIEK EN ONDERZOEKSAANPAK 7
1.2 NW-FRANSE EN VLAAMSE KUSTRESERVATEN DIE GEHEEL OF GEDEELTELIJK BEGRAASD WORDEN DOOR GEÏNTRODUCEERDE GRAZERS 8
1.3 DOELSTELLINGEN VAN HET BEGRAZINGSBEHEER IN DE KUSTDUINEN VAN DE WESTKUST 13
1.3.1 Beheersdoelstellingen voor de begrazingsblokken in het VNR De Westhoek 14
1.3.2 Beheersdoelstellingen voor de grazers in het VNR De Houtsaegerduinen 15
1.3.3 Natuurbeheersdoelstellingen voor het VNR Ter Yde 16
1.3.4 Beheersdoelstellingen voor het VNR De IJzermonding 18
1.3.5 Beheersdoelstellingen voor het IWVA domein De Doornpanne 19
1.3.6 Beheersdoelstellingen voor le Dune Fossile de Ghyvelde 20

2. FORAGING BEHAVIOUR AND HABITAT USE OF LARGE HERBIVORES IN A COASTAL DUNE LANDSCAPE 23

(Foerageergedrag en habitatgebruik van grote herbivoren in kustduinlandschap (Houtsaegerduinen, Westhoek en Ghyvelde) 23
2.1 GENERAL INTRODUCTION 25
2.1.1 Foraging behaviour and habitat use of large herbivores 25
2.1.2 The heterogeneous environment 25
2.1.3 The large herbivores 26
2.1.4 Habitat use as the expression of the foraging decisions 29
2.1.5 Habitat use and nature conservation 29
2.1.6 Aim of the study 30
2.1.7 Study areas 30
2.1.8 Outline of Chapter 2 32
2.1.9 Data sources 33
2.2 DO SEASON AND HABITAT INFLUENCE THE BEHAVIOUR OF HAFLINGER MARES IN A COASTAL DUNE AREA ? 51
2.2.1 Abstract 51
2.2.2 Introduction 51
2.2.3 Material and Methods 52
2.2.4 Results 53
2.2.5 Discussion 54
2.2.6 Conclusions 56
2.3. HABITAT USE OF PONIES AND CATTLE FORAGING TOGETHER IN A COASTAL DUNE AREA 59
2.3.1 Abstract 59
2.3.2 Introduction 59
2.3.3 Material and Methods 60
2.3.4 Results 62
2.3.5 Discussion 64
2.4 FORAGING BEHAVIOUR OF DONKEYS GRAZING IN A COASTAL DUNE AREA IN TEMPERATE CLIMATE CONDITIONS 75
2.4.1 Abstract 75
2.4.2 Introduction 75
2.4.3 Materials and Methods 76
2.4.4 Results 77
2.4.5 Discussion 79
2.5 GRAZING BEHAVIOUR OF FREE-RANGING DONKEYS AND SHETLAND PONIES IN DIFFERENT REPRODUCITVE STATES 89
2.5.1 Abstract 89
2.5.2 Introduction 89
2.5.3 Materials and Methods 90
2.5.4 Results 91
2.5.5 Discussion 92
2.6 ELIMINATIVE BEHAVIOUR OF FREE-RANGING HORSES: DO THEY SHOW LATRINE BEHAVIOUR OF DO THEY DEFECATE WHERE THEY GRAZE? 99
2.6.1 Abstract 99
2.6.2 Introduction 100

2.6.3 *Materials and Methods* ... 100
2.6.4 *Results* ... 103
2.6.5 *Discussion* ... 104
2.7 TIME BUDGET AND HABITAT USE OF FREE-RANGING EQUIDS: A COMPARISON OF SAMPLING METHODS ... 113
2.7.1 *Abstract* ... 113
2.7.2 *INTRODUCTION* ... 113
2.7.3 *Materials and methods* ... 114
2.7.4 *Results* ... 115
2.7.5 *Discussion* ... 116
2.7.6 *Conclusions* ... 117
2.8 GENERAL DISCUSSION ... 123
2.8.1 *Foraging behaviour and habitat use of large herbivores in coastal dune reserves* ... 123
2.8.2 *Foraging behaviour: differences between herbivore types, animal species and breeds* ... 125
2.8.3 *Mechanisms of foraging at the landscape level* ... 128
2.8.4 *Herbivore impact on their environment* ... 130
2.8.5 *Future research* ... 132
2.9 ABSTRACT ... 137
2.10 SAMENVATTING ... 139
2.10.1 *Inleiding en doelstelling* ... 139
2.10.2 *Foerageergedrag en habitatgebruik van grote herbivoren in kustduinreservaten* ... 140
2.10.3 *Verschillen in foerageergedrag tussen herbivoortype, soorten en rassen* ... 141
2.10.4 *Mechanismen van het foerageergedrag* ... 142
2.10.5 *Impact van de herbivoren op hun omgeving* ... 142
2.10.6 *Verder onderzoek* ... 143

3 BEGRAZING DOOR HET KONIJN (*ORYCTOLAGUS CUNICULUS* L.) IN DE VLAAMSE EN NOORD-FRANSE KUSTDUINEN ... 145

3.1 HET KONIJN EN BEGRAZINGSBEHEER? ... 145
3.2 DE INVLOED VAN HERBIVOREN OP DE VEGETATIESAMENSTELLING- EN STRUCTUUR IN GEBIEDEN MET GEÏNTRODUCEERDE GROTE GRAZERS EN KONIJNEN ... 146
3.2.1 *Werkwijze: het exclosure-onderzoek* ... 146
3.2.2 *Resultaten van het exclosure-onderzoek* ... 147
3.3 DE DIEETSAMENSTELLING VAN HET KONIJN ... 153
3.3.1 *Werkwijze: fecesanalyse* ... 153
3.3.2 *Resultaten van de fecesanalyse* ... 153
3.4 EINDCONCLUSIE & TOEKOMSTPERSPECTIEVEN ... 154

4 FLORA EN VEGETATIEVERANDERINGEN IN PERMANENTE KWADRATEN IN DE WESTHOEK EN HOUTSAEGERDUINEN ... 157

4.1 METHODOLOGIE ... 157
4.2 NIVEAU VAN PLANTENGEMEENSCHAP: ... 157
4.2.1 *TWINSPAN* ... 158
4.2.2 *DCA-analyses* ... 167
4.2.3 *Vegetatiedynamiek* ... 179
4.2.4 *Beheerseffecten versus andere milieufactoren* ... 181
4.3 VERANDERINGEN IN VEGETATIESTRUCTUUR ... 188
4.3.1 *Bedekking struiklaag* ... 188
4.3.2 *Bedekking kruidlaag* ... 189
4.3.3 *Hoogte kruidlaag* ... 190
4.3.4 *Bedekking strooisel* ... 192
4.4 SOORTNIVEAU ... 193
4.4.1 *Vergrassing* ... 193
4.4.2 *Kieming en overleving van houtige planten* ... 197
4.4.3 *Rode lijst* ... 198
4.4 ECOTOOPTYPEN ... 199
4.5 ALGEMENE CONCLUSIES ... 204
4.5.1 *Wijzigingen in flora en vegetatie* ... 204
4.5.2 *Methodologie en toekomstige gegevensverwerking* ... 205

5 FLORA EN VEGETATIE VAN DE IJZERMONDING ONDER INVLOED VAN SCHAPENBEGRAZING ... 213

5.1 MONITORINGSMETHODEN VOOR VEGETATIEONTWIKKELING ... 213
5.2 TRANSECTONDERZOEK VAN DE VEGETATIE ... 214

5.3 INVLOED VAN BEGRAZING DOOR SCHAPEN EN GEITEN 215
5.3.1 Aantal soorten per opname *215*
5.3.2 Algemene bedekkingsindicatoren *215*
5.3.3 Voorkomen en bedekking van individuele soorten *215*

6 COPROFIELE FAUNA ALS RESPONSVARIABELE BIJ BEGRAZINGSBEHEER MET EEN IMPACTSTUDIE VAN ANTIPARASITAIRE BEHANDELING VAN DE HERBIVOREN 217

6.1 INLEIDING: COPROFIELE FAUNA 217
6.1.1 Algemene samenstelling *217*
6.1.2 De coprofiele kevers (Coleoptera) *218*
6.2 ECOLOGISCHE STUDIE VAN COPROFIELE KEVERS IN TWEE VLAAMSE NATUURRESERVATEN AAN DE BELGISCHE KUST 218
6.2.1 Methode ter inventarisatie van het gebied *218*
6.2.2 Globale resultaten *219*
6.2.3 Methode voor data analyse *220*
6.2.4 Samenvatting van de resultaten *220*
6.2.5 Opmerkingen omtrent de samenstelling van de coprofiele fauna *222*
6.2.6 Invloed van de milieuvariabelen op de soortensamenstelling *222*
6.2.7 Is de fauna verarmd? *224*
6.2.8 Besluit *224*
6.3 ANTIPARASITAIRE BEHANDELINGEN 225
6.3.1 Overzicht van de producten *226*
6.3.2 Effecten op de niet-doel organismen *227*
6.3.3 Alternatieven om het gebruik van antiparasitaire middelen te verminderen *229*
6.3.4 Besluit en aanbevelingen betreffende ontwormingsmiddelen *230*

7 ARACHNOFAUNA 233

7.1 INLEIDING: SPINNEN ALS ECOLOGISCHE INDICATOREN 233
7.2 BEMONSTERING 234
7.2.1 Westhoek en Houtsaegerduinen *234*
7.2.2 Le Dune fossile de Ghyvelde *235*
7.2.3 De valkuilen van bodemvallen: wat kan er misgaan? *236*
7.3 GLOBALE RESULTATEN 237
7.4 INVLOED VAN HET GEVOERDE BEHEER ONDERZOCHT AAN DE HAND VAN GEMEENSCHAPSANALYSE 239
7.4.1 Opstellen van de datamatrix *239*
7.4.2 Ordinatie *240*
7.4.3 TWInsPAN *241*
7.4.4 Ordinatiescores *244*
7.4.5 Soortendiversiteit *253*
7.5 INVLOED VAN HET GEVOERDE BEGRAZINGSBEHEER ONDERZOCHT AAN DE HAND VAN INDICATORSOORTEN .. 260
7.5.1 Veranderingen in het aantal Rode Lijstsoorten *260*
7.5.2 Veranderingen in indicatorsoorten *260*
7.5.3 Veranderingen in spinnenabundanties *267*
7.6 CONCLUSIES 273
7.6.1 VNR De Houtsaegerduinen *273*
7.6.2 VNR De Westhoek *274*
7.6.3 Le Dune fossile de Ghyvelde *275*

8 HEEFT VIER JAAR BEGRAZING IN DE KUSTDUINEN EEN EFFECT OP AANTALLEN STRUWEELBEWONENDE ZANGVOGELS? 283

8.1 INLEIDING 283
8.2 MATERIAAL EN METHODE 283
8.3 RESULTATEN 284
8.3.1 Algemene resultaten *284*
8.3.2 Specifieke trends *285*
8.4 BESLUIT 289

9 UNGULATE SEED DISPERSAL. ASPECTS OF ENDOZOOCHORY IN A SEMI-NATURAL LANDSCAPE 291

(Zaadverbreiding door hoefdieren: aspecten van endozoöchorie in een halfnatuurlijk landschap) *291*
9.1 GENERAL INTRODUCTION 293
9.1.1 Introduction *293*
9.1.2 Aims of the study *295*

9.1.3 The Study areas ... *296*
9.1.4 Dung collection and treatment ... *298*
9.1.4 Outline of this chapter ... *299*
9.2 POTENTIAL ENDOZOOCHOROUS SEED DISPERSAL BY CATTLE AND HORSE IN A SPATIALLY HETEROGENEOUS DUNE LANDSCAPE ... 301
9.2.1 Abstract ... *301*
9.2.2 Introduction ... *301*
9.2.3 Materials and methods ... *302*
9.2.4 Results ... *303*
9.2.5 Discussion ... *311*
9.3 THE COMPARISON OF DIET AND DUNG GERMINABLE SEED CONTENT OF FREE RANGING HORSES AND CATTLE: WHICH PLANT SPECIES ARE THE MOST PROBABLE SUCCESSFUL ENDOZOOCHORES IN A COASTAL DUNE LANDSCAPE? . 315
9.3.1 Abstract ... *315*
9.3.2 Introduction ... *315*
9.3.3 Materials and methods ... *316*
9.3.4 Results ... *317*
9.3.5 Discussion ... *323*
9.4 HORSE DUNG GERMINABLE SEED CONTENT IN RELATION TO PLANT SPECIES ABUNDANCE, DIET COMPOSITION AND SEED CHARACTERISTICS ... 325
9.4.1 Abstract ... *325*
9.4.2 Introduction ... *325*
9.4.3 Materials and Methods ... *326*
9.4.4 Results ... *327*
9.4.5 Discussion ... *330*
9.5 GERMINATION SUCCESS OF TEMPERATE GRASSLAND SPECIES AFTER PASSAGE THROUGH UNGULATE AND RABBIT GUTS ... 335
9.5.1 Abstract ... *335*
9.5.2 Introduction ... *335*
9.5.3 Materials and methods ... *336*
9.5.4 Results ... *339*
9.5.5 Discussion ... *345*
9.5.6 Consequences for seed dispersal and nature management ... *346*
9.6 PLANT ESTABLISHMENT AFTER DUNG DEPOSITION: DOES ENDOZOOCHORY CONTRIBUTE TO PLANT SPECIES ENRICHMENT? ... 349
9.6.1 Abstract ... *349*
9.6.2 Introduction ... *349*
9.6.3 Materials and Methods ... *350*
9.6.4 Results ... *353*
9.6.5 Discussion ... *355*
9.7 SYNTHESIS AND CONCLUSIONS ... 359
9.7.1 Introduction ... *359*
9.7.2 The dung germinable seed content ... *359*
9.7.3 The qualitative aspect of endozoochory ... *360*
9.7.4 Nature conservation implications ... *361*
9.7.5 Perspectives for further research ... *366*
9.8 SAMENVATTING ... 367
9.8.1 Achtergrond en doelstellingen ... *367*
9.8.2 Kwantitatieve en kwalitatieve aspecten van de kiemkrachtige mestzaadvoorraad ... *367*
9.8.3 Gerichte zaadverbreiding over lange afstand? ... *368*
9.8.4 Een hoge kost om endozoöchoor verbreid te worden? ... *368*
9.8.5 Vesting van planten vanuit de mestzaadvoorraad onder veldomstandigheden ... *369*
9.8.6 Conclusies ... *369*
9.10 COMPLEMENTARITY OF EPI-AND ENDOZOOCHORY OF PLANT SEEDS BY FREE RANGING DONKEYS ... 387
9.10.1 Samenvatting ... *387*

10 GLOBALE EVALUATIE EN AANBEVELINGEN ... 389

10.1 HABITATGEBRUIK, FOERAGEERGEDRAG EN DIEET VAN GROTE HERBIVOREN ... 390
10.2 HERBIVOORBIJDRAGE TOT ENDOZOOCHORE ZAADVERBREIDING ... 394
10.3 DEDEN DE GRAZERS WAT VAN HEN VERWACHT WERD? ... 397
10.3.1 Habitatgebruik, foerageergedrag en dieet van geïntroduceerde herbivoren ... *397*
10.3.2 Endozoöchore zaadverbreiding en zijn natuurbehoudswaarde ... *399*
10.4 ALGEMENE CONCLUSIES EN AANBEVELINGEN OP BASIS VAN HERBIVOORGEDRAG ... 400
10.5 GLOBALE EVALUATIE EN AANBEVELINGEN GEBASEERD OP DE RESPONS VAN FLORA, VEGETATIE EN FAUNA .. 403

10.5.1 Evaluatie en aanbevelingen op basis van flora en vegetatie *403*
10.5.2 Evaluatie en aanbevelingen op basis van de coprofiele fauna *403*
10.5.3 Evaluatie en aanbevelingen op basis van de arachnofauna *404*
10.6 ALGEMENE AANBEVELINGEN 405

11 REFERENTIES 407

PUBLICATIES, SCRIPTIES EN DOCTORAATSVERHANDELINGEN, OPGEMAAKT AAN DE HAND VAN GEGEVENS, DIE (DEELS) VERZAMELD WERDEN IN HET KADER VAN MONITORING 429
PUBLICATIES IN INTERNATIONALE TIJDSCHRIFTEN MET LEESCOMITÉ 429
PUBLICATIES IN PROCEEDINGS VAN CONGRESSEN, SYMPOSIA OF WORKSHOPS 431
PUBLICATIES IN NATIONALE TIJDSCHRIFTEN MET LEESCOMITÉ 431
(BIJDRAGEN IN) WETENSCHAPPELIJKE BOEKEN 432
PROJECTRAPPORTEN 433
SCRIPTIES UNIVERSITEIT GENT, VAKGROEP BIOLOGIE, ONDERZOEKSGROEP TERRESTRISCHE ECOLOGIE IN DE KUSTRESERVATEN, 1996-2004 434
DOCTORATEN WAARVOOR DE DATA GROTENDEELS VERZAMELD WERDEN IN DE VLAAMSE KUSTRESERVATEN 435

LIJST VAN FIGUREN 437

LIJST VAN TABELLEN 441

LIJST VAN BIJLAGEN 446

1 Inleiding

Maurice HOFFMANN[1,2]

[1] Onderzoeksgroep Terrestrische Ecologie, Vakgroep Biologie, Universiteit Gent, K. L. Ledeganckstraat 35, B-9000 Gent

[2] Onderzoekscel Landschapsecologie en Natuurbeheer, Instituut voor Natuurbehoud, Kliniekstraat 25, B-1070 Brussel

1.1 Historiek en onderzoeksaanpak

Nadat in 1996 de Ecosysteemvisie voor de Vlaamse kust werd opgemaakt (Provoost & Hoffmann (red.) 1996) en nadat voor verscheidene Vlaamse natuurreservaten een beheersplan werd opgemaakt (ondermeer Hoys et al. 1996a, b) met de ecosysteemvisie als leidraad, werd in die periode in een aantal Vlaamse natuurreservaten (jaarrond) begrazing als hoofdbeheersmaatregel ingesteld. Sinds de introductie van grote grazers en tot september 2002 wordt hun impact ook opgevolgd via een permanent lopend monitoringsprogramma. De meeste onderdelen van het monitoringprogramma worden tot op heden voortgezet.
Het eerste monitoringsproject, getiteld "Monitoring van de effecten op vegetatie, flora en fauna van het beheer in de natuurreservaten en gewestelijke domeinen langs de Vlaamse kust" (project AN.GKB/1996/nr.2) liep van 1 oktober 1996 t.e.m. 30 september 1999 en resulteerde in een driedelig eindrapport (Bonte et al. 2001, Cosyns et al. 2001; De Maeyer et al. 2001). Aansluitend werd in oktober 1999 gestart met deze onderzoeksopdracht, getiteld "Evaluatie Begrazing Kustduinen" (EBeKus) (project AN.GKB/1999/nr.2). Daarnaast werd heel wat wetenschappelijkonderzoek uitgevoerd in de kustduinen, vaak geheel of gedeeltelijk kaderend binnen de opdracht van de monitoringsprojecten. Bovendien werden de monitoringsresultaten, voor zover ze betrekking hebben op begrazing, die werden verzameld in een derde monitoringsprogramma, met name de onderzoeksopdracht "Monitoring Natuurherstel IJzermonding" (project AN.GKB/2001/nr.1) (Hoffmann et al. 2005) eveneens in dit eindrapport verwerkt.

In het kader van de onderzoeksopdracht "Evaluatie Begrazing Kustduinen" werden twee doctoraatsbursalen aangeworven (Katrien De Maeyer en Peggy Criel), elk voor een periode van twee jaar. Zij verzamelden informatie inzake respectievelijk konijnenbegrazing en arachno- en mestfauna. De monitoringsopdracht omvatte echter veel meer dan hetgeen door hen kon worden uitgevoerd. In meer of mindere zin kaderend in voormelde (drie) onderzoeksopdrachten, werden sinds 1996 36 MSc-thesissen (licentieverhandelingen of scripties) opgemaakt, zagen drie doctoraten het daglicht (Bonte 2004; Cosyns 2004; Lamoot 2004) en werden 84 internationale en nationale publicaties in tijdschriften, proceedings en boeken opgemaakt, waarvan 36 gepubliceerd in, aanvaard in of ingediend bij internationale, "peer-reviewde" tijdschriften. Voor een overzicht verwijzen we naar het hoofdstuk referenties.

Omdat met name de onderzoeksresultaten verzameld in het kader van de drie doctoraten cruciaal waren voor de begrazingsevaluatie, werd gewacht met de finale opmaak van dit eindrapport totdat alle doctoraten publiek verdedigd waren. Het laatste doctoraat in de reeks van drie werd publiek verdedigd op 8 december 2004. Daarenboven werd geput uit het op 21 maart 2005 verdedigde proefschrift van Couvreur, waarin aanvullende informatie inzake epizoöchore zaad- en vruchtverbreiding door de ezels in de Houtsagerduinen wordt behandeld.

Dit eindrapport wordt ingevuld met specifiek hiervoor opgemaakte teksten, maar ook met de meest relevante publicaties in tijdschriften en boeken. Omdat ze een rechtstreekse invulling zijn van twee deelopdrachten binnen de onderzoeksopdracht, worden de doctoraten van Cosyns (2004) en Lamoot (2004) integraal opgenomen in dit eindrapport. Daaraan is steeds een samenvattende tekst toegevoegd, die de belangrijkste conclusies betreffende de begrazingsevaluatie weergeeft.

De studieopdracht bestond uit de volgende onderdelen:

in het studiegebied (de kustduinen tussen Duinkerke (Frankrijk) en Lombardsijde (Vlaanderen)) moeten:

- habitat- en dieetselectie van diverse soorten vee (runderen, paardachtigen) en wilde gewervelde herbivoren (konijn),
- de effecten van de diverse soorten en dichtheden van vee op flora, vegetatie, fauna, biotische processen,
- de verspreiding van diasporen via en het voorkomen van invertebraten in de uitwerpselen van het vee

nauwlettend bestudeerd, geanalyseerd en geëvalueerd worden in functie van de nagestreefde natuurdoeltypes. Uit de verwerking en analyse van de waarnemingen en de evaluatie van de effecten van de begrazing ten opzichte van de

nagestreefde natuurdoeltypes, worden aanbevelingen naar de beheerders toe inzake veekeuze, veedichtheden en periodiciteit van de begrazing afgeleid.

1.2 NW-Franse en Vlaamse kustreservaten die geheel of gedeeltelijk begraasd worden door geïntroduceerde grazers.

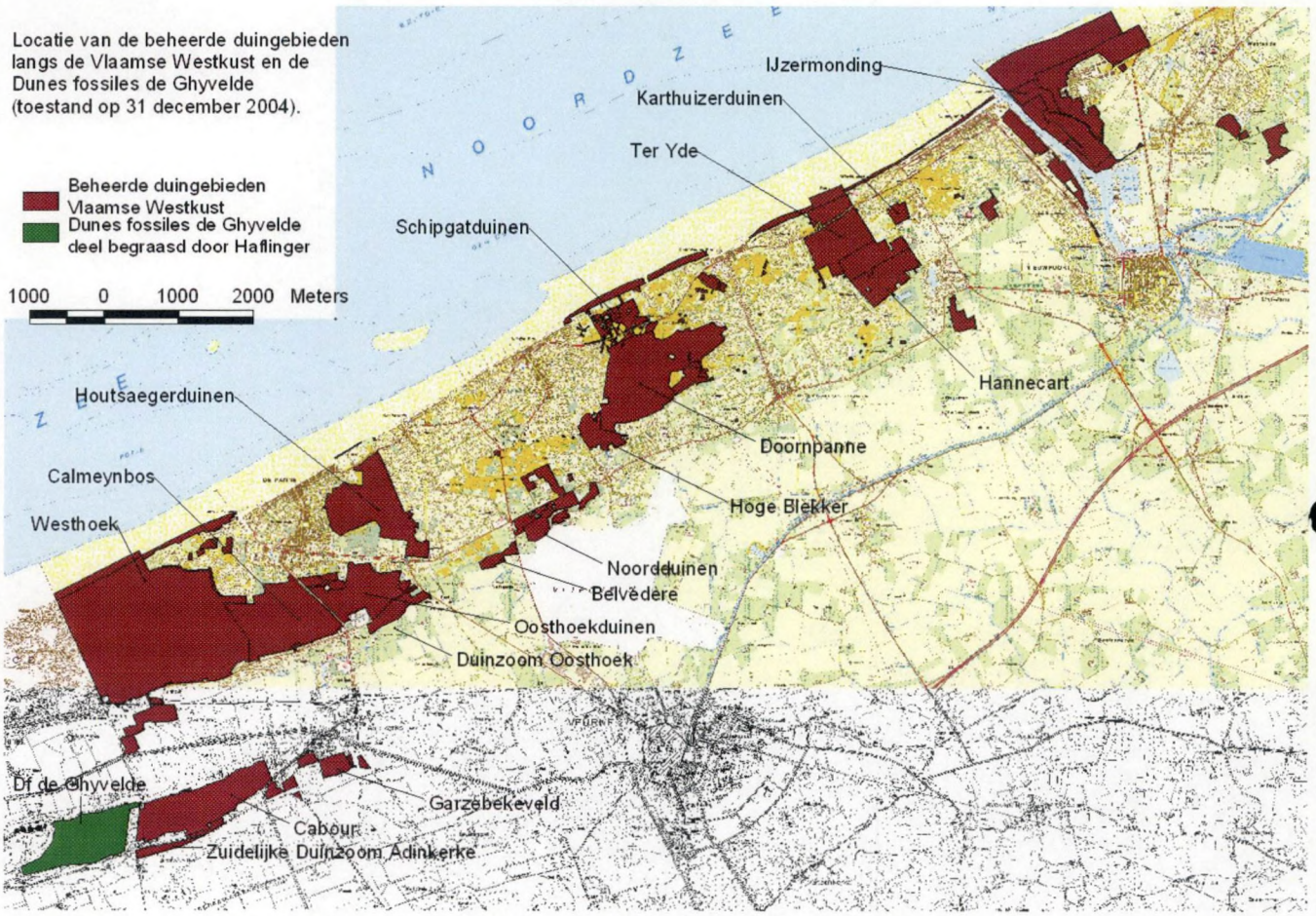
In het duinengebied tussen Duinkerke en Lombardsijde wordt een toenemend aantal natuurgebieden geheel of gedeeltelijk begraasd door geïntroduceerde grote grazers. In tabel 1.1 wordt een globaal overzicht gegeven van de belangrijkste natuurreservaten en -domeinen in de voormelde littorale zone met aanduiding van het al dan niet inzetten van grote grazers voor beheersdoeleinden.

Tabel 1.1 – Globaal overzicht van de natuurreservaten en belangrijkste natuurdomeinen tussen Duinkerke en Lombardsijde met aanduiding van de gebieden waar in de periode 1996-2004 begrazing werd toegepast als beheersmaatregel. Bron: GIS-bestanden van de Afd. Natuur, cel Kustzonebeheer. (toestand 31 december 2004). *nr.*: verwijst naar gebiedsnummering in fig. 1.4; *statuut*: RN: reserve naturelle; SC: site classée; VNR: Vlaams Natuurreservaat; ND: natuurdomein; *ha*: oppervlaktes in ha; *begraasd ha*: oppervlak dat begraasd wordt; *grazers*: alleen de door de beheerder gewild geïntroduceerde grazers worden vermeld: xP: paard; bP: boerenpaard; KP: Konik pony; HP: Haflinger pony, SP: shetland pony; FP: fjordenpony; xE: ezel; xR: rund; SHR: Schots hooglandrund; GR: gallowayrund, xS: schaap; MS: mergellandschaap; *type:* type van begrazing: wis: wisselende samenstelling; jr: jaarrondbegrazing; win: winter; zom: zomer; her: herfst; *periode*: periode met begrazing (in jaren uitgedrukt en voor zover bekend); #: indicatie van het aantal dieren (vaak wisselend en dan geen aantalsindicatie, zie daarvoor tabel 1.3).

nr.	naam	statuut	ha	begraasd ha	grazers	type/ #	periode	aanvullend beheer	opmerking
	LEFFRINCKOUCKE								
	Dunes de Leffrinckoucke	SC	183,00	0					
	Dune Dewulf	SC	47,00	0					
	ZUYDCOOTE-BRAY DUNES								
	Dunes Marchand	RN	108,00	?	HP	?			
	BRAY DUNES								
	Dunes du Perroquet	SC	ca. 208	0					begrazing voorzien vanaf 2005 met haflinger en boulonnees schaap
	GHYVELDE								
1	Dune fossile de Ghyvelde	SC	ca 114	ca. 75	HP	jr	96-04		
	DE PANNE								
2	Garzebekeveld	VNR/ND	11,68	4,03	Wis	wis	00-04	hooien	parkeerweiden voor diverse grazers
3	Cabourweg	VNR	1,43	1,26	MS	sep-mrt	00-04	hooien	
4	JYL-weide	ND	2,10	2,10	SP	jr	00-04	hooien, distels maaien	
5	Kromfortstraat	VNR	2,59	2,59	SP	win	00-04	hooien, distels maaien	
6	Molendam	ND	3,19	2,79	SP	wis	00-04	distels maaien	
7	Zuidmoerhoek	ND	7,75	7,42	KP	jr	00-04	distels maaien	♂♂
	De Westhoek	***VNR***	***344,15***	***142,14***					
8	Westhoek-noordblok	VNR	52,82	52,82	KP/SHR	jr	98-04	periodieke verwijdering opslag	uit te breiden met ca. 30 ha (8')
9	Westhoek - zuidblok	VNR	46,55	46,55	SP/SHR	jr	97-04	periodieke verwijdering opslag	dichtheid momenteel te hoog
10	Westhoek - oostblok	VNR	42,77	42,77	SP/xE	jr (7-7)	02-04		
	Zwartenhoek	VNR	20,19	3,34					
11	Patattenakker			3,34	KP	zom		distels maaien	♂♂
	Oosthoekduinen	***VNR***	***79,52***	***18,39***					
12	COC			1,85	xS	sep-mrt (3)	03-04		
13	Duinzoom, weiland			9,40	SHR/KP	zom / jr (4-6)	00-04	distels maaien	
14	Duinzoom, hooiweide			4,58	SHR	win (4)	00-04	hooien	
15	Houtsaegerduinen en Kerkepannebos	VNR/ND	86,01	76,72	xE	jr (6-28)	97-04		

16	Cabourduinen	ND (IWVA)	88,82	28,25	SP	jr (13)	97-04		♂♂
	KOKSIJDE								
	Hoge Blekker	VNR	17,95	0					
	Noordduinen	VNR/ND	49,84	0					
17	Fluithoek-centraal			1,73	KP/SP	?			eerste jaar in eigen beheer
18	'Soubry'			4,56	xR (soms xP)	ca. jr			pacht
	'Paardenpercelen'			4,68	xP	ca. jr			beheersovereenkomsten
	Schipgatduinen	VNR/ND	21,44	0					eventueel in te schakelen in begrazing Doornpanne
	Hoge duinen enz.	VNR/ND	2,80	0					
	Doornpanne	VNR/ND	8,48	0					
	Doornpanne	opb. bos	145,17	34	SP	jr			
	Oostvoorduinen	ND	1,97	?					
19	Polderstraat			0,41	xR	wis			gebruiksovereenkomst
20	Nieuwpoortlaan			0,32	xR	zom		hooien	gebruiksovereenkomst
	Ter Yde	***VNR***	***128,96***	***71,39***					
21	TY, Hannecartbos	VNR	32,19	27,37	SP	jr(3)	98-04	plaatselijk hooien	klein deel enkel winterbegrazing
22	TY, perceel Leyre			0,45	FP	wis (1)	98-04	hooien?	
23	TY, Home G. Theunis	VNR/ND	17,71	16,14	MS/SP	win / jr	98-04	lokaal maaien	
24	TY – oost	VNR	27,43	27,43	SP	jr (5?)	98-04	duindoorn wieden, lokaal maaien	
	TY-Zeebermduinen	VNR/ND	21,37	0			98-04		
	TY, Karthuizerduinen	VNR	5,82	0			98-04	lokaal maaien	
	TY, IWVA domein	ND	24,44	0			98-04		graasgebieden worden ingericht
25	VVV perceel			2,18	bP	wis (max. 5)		ruigte en distels maaien	
	Belvédère	***VNR***	***6,95***	***7,04***					
26	Belvédère-west	VNR		5,65	GR(♀)		98-04	distels maaien	in de toekomst nog enkel begrazen (en distels maaien?)
27	Belvédère-oost	VNR		1,39	GR	sep-apr? (4)	98-04	hooien	
	Labeurhoek	ND	8,13	0				hooien, distels maaien, akkervogelbeheer	graasgebieden worden ingericht
	NIEUWPOORT								
28	IJzermonding	VNR/ND	104,18	ca. 41	MS	wis	99-04		
29	Groenendijk	ND	4,96	3,21	xR	her	?-?	hooien	

Figuur 1.1 – Ligging van de beheerde duingebieden langs de Vlaamse Westkust (toestand op 31 december 2004; informatiebron Min. Vlaamse Gemeenschap, Afd. Natuur) en ligging van het door Haflinger pony's begraasde deel van de Dune fossile de Ghyvelde. De belangrijkste toponiemen van natuurgebieden zijn aangegeven.Op Vlaams grondgebied betreft het zowel Vlaamse natuurreservaten, erkende natuurreservaten, natuurdomeinen, openbare bossen, domeinbossen als militaire domeinen.



Monitoring- en onderzoeksactiviteiten werden geconcentreerd in de grootste en langst met begrazing beheerde gebieden. Dit zijn Dune fossile de Ghyvelde, VNR De Westhoek, VNR De Houtsaegerduinen, de Doornpanne (IWVA), VNR Ter Yde en VNR De IJzermonding. In tabel 1.2 wordt weergegeven wat waar werd opgevolgd of onderzocht. In tabel 1.3 worden, voor zover de informatie beschiokbaar was, de in de duingebieden ingezette herbivoren weergegeven per jaar sinds begrazing werd ingesteld.

Tabel 1.2 – Locaties tussen Duinkerke en Lombardsijde waar monitorings- en onderzoeksactiviteiten tussen 1996 en 2004 plaatsvonden in het kader van de evaluatie van de begrazing.

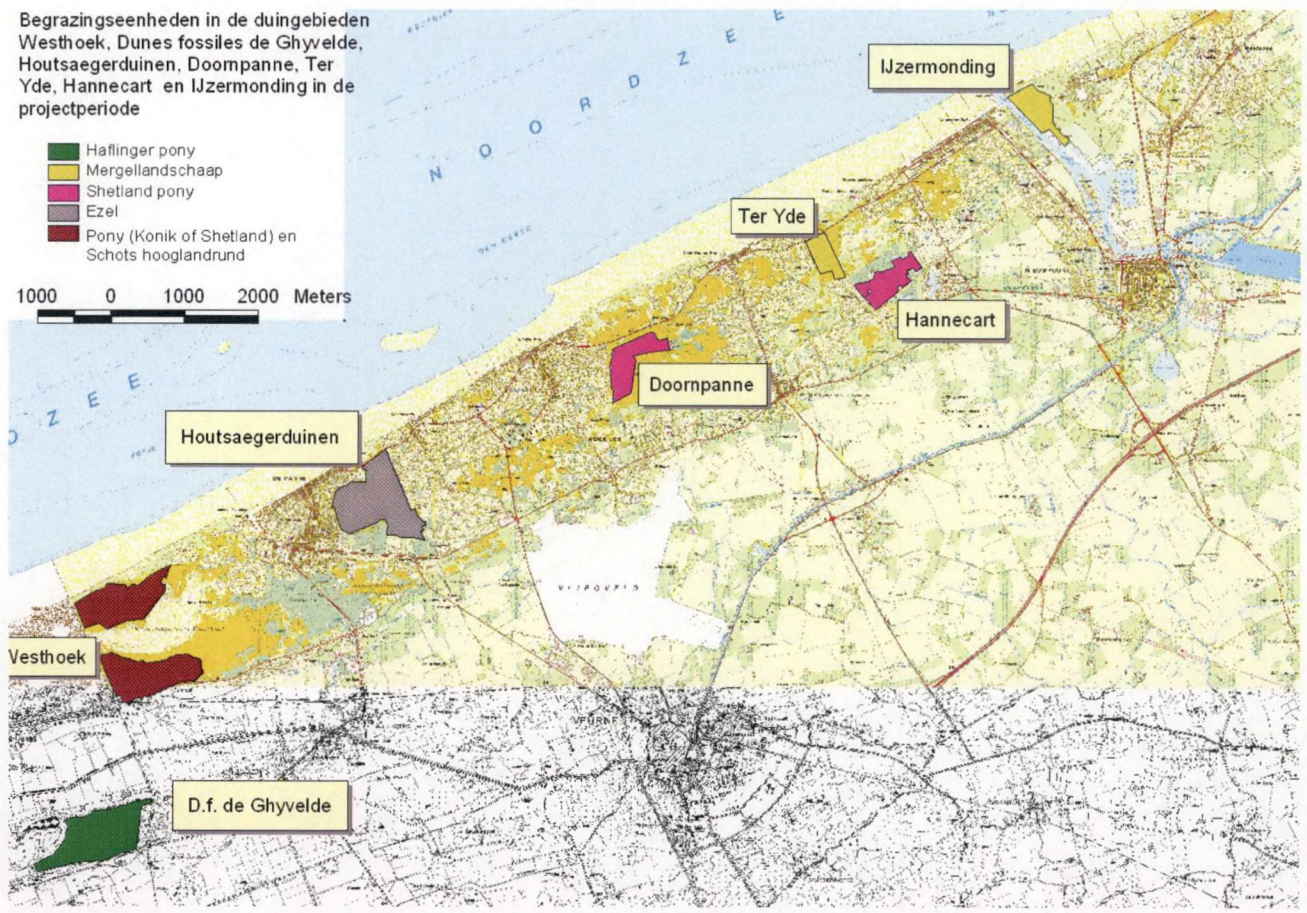
	eenmalig specifiek onderzoek					repetitieve monitoring			
gebied	habitatselectie	dieetselectie	zaadverbreiding	wilde herbivoren	mestfauna	flora	vegetatie	avifauna	arachnofauna
Dune fossile de Ghyvelde	X	-	X	X	-	-	-	-	-
VNR Westhoek (N)	X	X	X	-	X	X	X	X	X
VNR Westhoek (Z)	X	X	X	-	X	X	X	X	X
VNR Houtsaegerduinen	X	X	X	-	-	X	X	X	X
Doornpanne (IWVA)	-	-	X	X	-	-	-	-	-
VNR Ter Yde	-	-	X	-	-	-	-	-	-
VNR De IJzermonding	-	-	X	X	-	X	X	-	-

Tabel 1.3 – De (al dan niet door de beheerder gewild) geïntroduceerde grote grazers in de studiegebieden waar monitorings- en/of onderpoeksactiviteiten plaatsvonden langs de NW-Franse en Vlaamse Westkust.
De getallen geven het maximum aantal dieren weer in het betreffende jaar; regelmatig nam het aantal dieren in de loop van hetzelfde jaar weer af door sterfte of door wegnemen van veulens of volwassen dieren. Begrazingstype: JR: jaarrondbegrazing, Z-H-W-L: seizoensbegrazing in respectievelijk zomer, herfst, winter of lente; W: willekeurige begrazing afhankelijk van grazerbeschikbaarheid; …; S: stootbegrazing in ingerasterde delen van het reservaat. Informatie op basis van Cosyns et al. (2001), Meert (2002), Somers (2002), schrift. med. L. Faucon (Conseil générale du Departement du Nord), R. Driessens (IWVA), M. Leten en H. Van Nieuwenhuyse (Afd. Natuur, Cel Kustzonebeheer)).

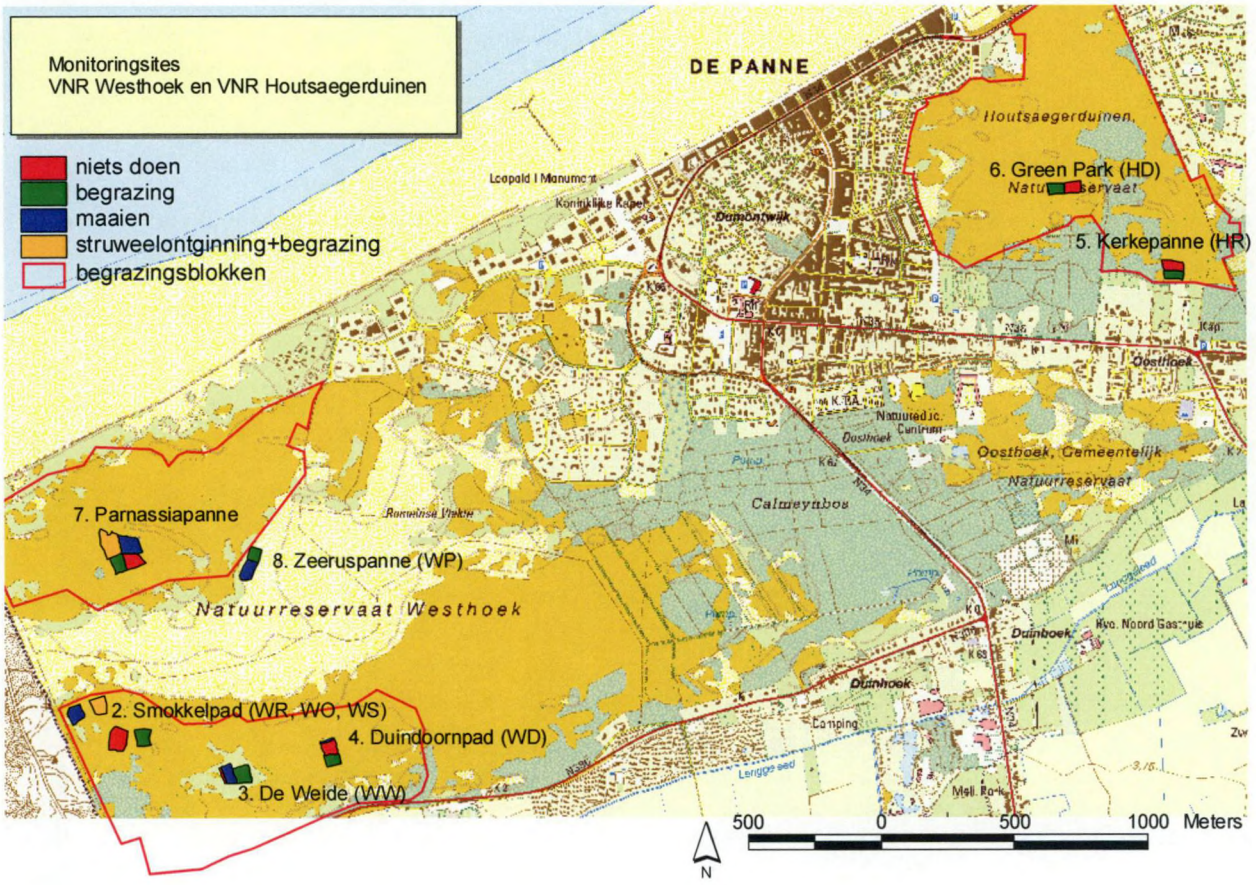
Gebied, jaar	begrazingstype	mergellandschaap	geit	Schotse hooglander	Galloway	ezel	Shetlander	Konik	Haflinger	damhert
Dune fossile de Ghyvelde										
1996	JR	-	-	-	-	-	-	-	11	-
1997	JR	-	-	-	-	-	-	-	10	-
1998	JR	-	-	-	-	-	-	-	10	-
1999	JR	-	-	-	-	-	-	-	15	-
2000	JR	-	-	-	-	-	-	-	18	-
2001	JR	-	-	-	-	-	-	-	17	-
2002	JR	-	-	-	-	-	-	-	15	-
2003	JR	-	-	-	-	-	-	-	11	-
2004	JR	-	-	-	-	-	-	-	12	-
VNR Westhoek-Noord										
1998	JR	-	-	2	-	-	-	2	-	3
1999	JR	-	-	2	-	-	-	5	-	3
2000	JR	-	-	4	-	-	-	8	-	3
2001	JR	-	-	6	-	-	-	?	-	?
2002	JR	-	-	?	-	-	-	?	-	?
2003	JR	-	-	?	-	-	-	?	-	?
2004	JR	-	-	?	-	-	-	?	-	?
VNR De Westhoek-Zuid										
1997	JR			-			8			3
1998	JR			3			15			3
1999	JR			4			21			3
2000	JR			4			19			3
2001	JR			5			29			-
2002	JR			?			17			-
2003	JR			?			?			-
2004	JR			?			?			-
VNR Houtsaegerduinen										
1997	JR	-	-	-	-	6	-	-	-	-
1998	JR	-	-	-	-	10	-	-	-	-
1999	JR	-	-	-	-	12	-	-	-	-
2000	JR	-	-	-	-	15	-	-	-	-

2001	JR	-	-	-	-	16	-	-	-	-
2002	JR	-	-	-	-	?	-	-	-	-
2003	JR	-	-	-	-	?	-	-	-	-
2004	JR	-	-	-	-	?	-	-	-	-
Doornpanne (IWVA)										
1996	JR	-	-	-	-	-	4	-	-	-
1997	JR	-	-	-	-	-	6	-	-	-
1998	JR	-	-	-	-	-	7	-	-	-
1999	JR	-	-	-	-	-	10	-	-	-
2000	JR	-	-	-	-	-	10	-	-	-
2001	JR	-	-	-	-	-	12	-	-	-
2002	JR	-	-	-	-	-	15	-	-	-
2003	JR	-	-	-	-	-	16	-	-	-
2004	JR	-	-	-	-	-	15	-	-	-
VNR Ter Yde (HT : deel Home G. Theunis ; Y: deel Ter Yde)										
1998	HWL	6					-			
1999	HWL	14					-			
2000	HWL	26→21					-			
2001	HWL	12					4(HT)/3(Y)			
2002	HWL	10					5(HT)/4-5(Y)			
2003	HWL	10-12(HT)					5			
2004	HWL	0					5-4(HT)/6(Y)			
VNR IJzermonding										
1998	HWL	?	4							
1999	HWL	6	4							
2000	HWL	13	4							
2001	HWL	?	4							
2002	HWL	?	3							
2003	HWL	?	3							
2004	HWL	-	-							

Figuur 1.2 – Begrazingseenheden in de gebieden waar waarnemingen werden gedaan in het kader van deze studieopdracht. Grazertype en combinatie kan sindsdien gewijzigd zijn (bv. in Ter Yde).



Figuur 1.3 – Monitoringsites in het VNR De Westhoek en Houtsaegerduinen, waar reeds sinds 1996 monitoringsactiviteiten worden uitgevoerd, ondermeer inzake flora en vegetatie en arachnofauna (zie hoofdstuk 4 en 7); tussen haakjes wordt de afgekortingscodes weergegeven, die gebruikt werd in het arachnofauna-onderzoek .



1.3 Doelstellingen van het begrazingsbeheer in de kustduinen van de Westkust

Voor de beheersdoelstellingen van de begraasde duingebieden waarbinnen monitoringsactiviteiten werden ondernomen (zie tabel 1.2), beroepen we ons op de beheersplannen voor de respectievelijke natuurreservaten, met name van het Vlaams natuurreservaat De Westhoek (Hoys et al., 1996a) en VNR Houtsaegerduinen (Hoys et al., 1996b) en het natuurherstelplan van het VNR De IJzermonding (Hoffmann et al. 1996). Voor beheersdoelstellingen voor het VNR Ter Yde, het natuurdomein De Doornpanne en le Dune fossile de Ghyvelde wordt gebruik gemaakt van respectievelijk Van Nieuwenhuyse (2003), IWVA (1994) en Biotope (1996). Habitatdoeltypes zoals vermeld in de ecosysteemvisie (Provoost & Hoffmann (red.), 1996 werden later vertaald in habitats binnen de habitatrichtlijn; In tabel 1.4 wordt de relatie gegeven tussen de habitatsdoeltypes zoals vermeld in Provoost & Hoffmann (red., 1996) en de habitatrichtlijncode en –naam ervoor, zoals gegeven in Sterckx & Paelinckx (2003).

Tabel 1.4 – Relatie tussen de in dit rapport vermelde habitatdoeltypes van de Ecosysteemvisie en de habitatrichtlijnomschrijving en –code van overeenstemmende habitats.

Habitatdoeltype (o.b.v. Provoost & Hoffmann (red.), 1996)	**Code**	**Omschrijving habitat in de habitatrichtlijn** (o.b.v. Sterckx & Paelinck, 2003)
Slikken en schorren, getijdengeul	1130	Estuaria
Slikken	1140	Bij eb droogvallende slikwadden en zandplaten
Slikken, schorren	1310	Eenjarige pioniersvegetaties val slik- en zandgebieden met Salicorniasoorten en ander zoutminnende planten
Schorren	1320	Schorren met slijkgasvegetatie (Spartinion maritimae)
Schorren	1330	Atlantische schorren (Glauco-Puccinellietalia maritimae)
Stuivend open duin	2110	Embryonale wandelende duinen
Stuivend open duin	2120	Wandelende duinen op de strandwal met Ammophuila arenaria (witte duinen)

Habitatdoeltype (o.b.v. Provoost & Hoffmann (red.), 1996)	**Code**	**Omschrijving habitat in de habitatrichtlijn** (o.b.v. Sterckx & Paelinck, 2003)
Mosduin; droog tot mesofiel duingrasland	2130	Vastgelegde duinen met kruidvegetatie
Duin(doorn)struweel	2160	Duinen met *Hippophae rhanmoides*
Duin(doorn)struweel	2170	Duinen met *Salix repens* ssp. *argentea* (Salicornion arenaria)
Duinbos	2180	Beboste duinen van het atlantische, continentale en boreale kustgebied
Natte tot vochtige voedselarme duinvallei	2190	Vochtige duinvalleien
Halfnatuurlijke ruigten van Gewoon struisriet en zandzegge	-	-
Nat schraalland	(6510/7210)	(Leunt aan bij laaggelegen schraal hooiland, eventueel ook bij kalkhoudende moerassen met *Cladium mariscus* en *Carex davalliana*)
Nat strand	-	-
Kalkrijk mosduin en droog tot mesofiel duingrasland	2130	Vastgelegde duinen met kruidvegetatie
Vochtig schraalland op mineraal/humeus substraat	(6510/7210)	(Leunt aan bij laaggelegen schraal hooiland, eventueel ook bij kalkhoudende moerassen met *Cladium mariscus* en *Carex davalliana*)
Duinplas	3140	Kalkhoudende oligo-/mesotrofe stilstaande wateren met benthishce Chara vegetaties
Struweel, mantel- en zoombegroeiing	2160/2170	Duinen met *Hippophae rhamnoides* – Duinen met *Salix repens* ssp. *argentea* (Salicornion arenariae)

1.3.1 Beheersdoelstellingen voor de begrazingsblokken in het VNR De Westhoek

Voor het VNR De Westhoek werd globaal gekozen voor het landschapsdoeltype gedempt-dynamisch tot halfnatuurlijk duinlandschap. Dit wil zeggen dat enerzijds gekozen wordt voor procesbeheer (gedempt-dynamisch duinlandschap), waarbij het landschap een continue ontwikkeling kan doormaken dankzij de optredende landschapsecologische processen, en dat slechts processturing op gebiedsniveau optreedt, bij voorbeeld in functie van de noodzakelijke zeewerende functie van de zeereepduinen, van waterwinning en van successieverschijnselen als verstruweling en vergrassing. De introductie van grote grazers is hiermee gerelateerd.
Anderzijds wordt binnen het landschapsdoeltype halfnatuurlijk duinlandschap eerder gekozen voor patroonbeheer, waarbij er vanuit gegaan wordt dat er onvoldoende ruimte en tijdsmogelijkheden zijn voor grootschalige differentiërende processen, of dat bvb. kleine geïsoleerde populaties van doelsoorten het risico lopen te verdwijnen. De ontginning van struweel is hoofdzakelijk hiermee gerelateerd. Concrete habitat- of natuurdoeltypen binnen deze keuze zijn voor de Westhoek: 'slufter en groen strand', 'nat schraalland', 'stuivend open duin', 'mosduin en droog tot mesofiel duingrasland', 'natte tot vochtige voedselarme duinvallei', 'struweel, mantel- en zoombegroeiing' en 'duinbos'.

Er werd voor de Westhoek geopteerd voor twee begrazingsblokken, later aangevuld met een derde begrazingsblok, waar jaarrondbegrazing wordt toegepast met geïntroduceerde grote herbivoren in lage dichtheden. Binnen het noordelijke en zuidelijke begrazingsblok werden voorafgaandelijk aan of tijdens de begrazing, belangrijke oppervlakten struweel ontgonnen, omdat dit habitatdoeltype erg dominant was geworden doorheen het hele reservaat, dit ten koste van meer open, kortgrazige habitats. Er wordt verondersteld dat deze sites potentieel geschikt zijn voor de ontwikkeling of het herstel van de habitatdoeltypen 'mosduin en droog tot mesofiel duingrasland', 'nat schraalland' en eventueel 'natte tot vochtige voedselarme duinvallei'. Er wordt verder verwacht dat deze habitatdoeltypen zich zullen kunnen ontwikkelen, herstellen en instandhouden onder invloed van de extensieve jaarrondbegrazing. Tevens wordt verwacht dat begrazing de vegetatie van de Weide (nat schraalland) in stand zal houden zonder dat nog gehooid zal moeten worden.
Samenvattend kan uit het beheersplan afgeleid worden dat de beheersdoelstelling van de struweelontginning gevolgd door begrazing en de begrazing in het algemeen is dat de habitatdoeltypen 'mosduin en droog tot mesofiel duingrasland', natte tot vochtige voedselarme duinvallei' en 'nat schraalland' gecreëerd, hersteld en/of in stand gehouden worden ten koste van het aaneengesloten duin(doorn)struweel. Globaal wordt verder verwacht dat de vegetatiestructuur gevarieerder en kleinschaliger wordt, waardoor ook de biodiversiteit zal toenemen, vooral van soorten gebonden van voedselarme milieus en dat de terreinen een grotere belevingswaarde zullen uitoefenen op het publiek.
Enkele van deze beheersdoelstellingen kunnen in de hand gewerkt worden, indien struweelvormers (*Salix repens, Hippophae rhamnoides, Ligustrum vulgare*) effectief begraasd worden en daardoor (in vitaliteit) achteruitgaan, en doordat vergrassers (*Calamagrostis epigejos, Holcus lanatus*, ...) intensief begraasd worden, daardoor minder ruimte innemen en de mogelijkheid geboden wordt voor de vestiging van echte duingraslandsoorten.
De in het beheersplan verder vermelde abiotische patroondoelstellingen zijn zeer moeilijk rechtstreeks te koppelen aan de beheersvorm integrale jaarrondbegrazing. Meestal zijn deze abiotische patroondoelstellingen trouwens gekoppeld aan

biotische doelstellingen. Zo zijn klimatologische doelstellingen vooral geformuleerd in de zin van behoud of herstel van een grote diversiteit aan meso- en microklimaten, die op zich gekoppeld zijn aan geomorfologische processen en aan de vegetatiestructuur. De verwachte structuurverrijking vanwege begrazing zou normaliter dan ook positief moeten bijdragen tot de microklimatologische diversiteit. De geomorfologische doelstellingen zijn niet rechtstreeks gerelateerd aan de optie begrazing, net zo min als de hydrologische doelstellingen. Op pedologische omstandigheden wordt een positief (diversifiërend) effect verwacht, hoewel ook gepleit wordt voor het behoud van kwetsbare bodems van oude, voormalig begraasde systemen, van nooit door grote grazers beïnvloede systemen, die een spontane successie tot struweel en/of beginnend duinbos hebben gekend en van jonge, niet door grote grazers beïnvloede jonge pannes.
De gestelde proces-, cultuurhistorische, archeologische, recreatief-educatieve en wetenschappelijke doelstellingen interfereren niet rechtstreeks met de introductie van grote grazers, tenzij het verwachte positieve effect op de recreant en uiteraard het hier besproken en ander onderzoek naar de effecten van beweiding en bemestingsdiversificatie op bodem en biota.
Een derde, oostelijk begrazingsblok werd gerealiseerd in 2002. Deze oude panne wordt vrijwel volledig gedomineerd door duinstruweel, dat niet voorafgaand aan de begrazing werd ontgonnen. Er werd een gemengde kudde van shetlander- en ezelmerries geïntroduceerd. Globale doelstelling hier was het onderdrukken van vergrassers (*Calamagrostis epigejos, Arrhenatherum elatius*) en het intomen van verdergaande verstruweling. Om wetenschappelijke redenen werd een gelijk aantal ponies en ezels geïntroduceerd, dit om grazerverschillen in vergelijkbare omstandigheden te kunnen nagaan. Wegens te late introductie enerzijds en gebrek aan scriptiestudenten anderzijds, kon deze opvolging echter niet gebeuren.

1.3.2 Beheersdoelstellingen voor de grazers in het VNR De Houtsaegerduinen

Voor het VNR de Houtsaegerduinen (Hoys et al., 1996b: 96-104) werd gekozen voor het landschapsdoeltype halfnatuurlijk duinlandschap. 'Hoger' organisatieniveau (gedempt-dynamisch of dynamisch duinlandschap) was hier niet aangewezen omwille van de beperkte oppervlakte, het onvolledig zijn van de geomorfologische en ruimtelijke gradiënt tot aan de zee en de hoge mate van hydrologische verstoring. Er werd geopteerd voor dezelfde globale begrazingsvorm als voor de begrazingsblokken van het VNR De Westhoek, met name integrale jaarrondbegrazing met geïntroduceerde grote herbivoren in lage densiteit (in het hele reservaat).
De concrete habitatdoeltypen die men wenste te creëren, herstellen of instandhouden zijn dus ook tevens de doelstellingen voor de begrazing. Het gaat hierbij met name om 'stuivend open duin', 'mosduin en droog tot mesofiel duingrasland', 'natte tot vochtige voedselarme duinvallei', 'struweel en mantel- en zoombegroeiing' en 'duinbos'.
In het beheersplan wordt niet duidelijk aangegeven welke habitatdoeltypen in oppervlak zouden moeten toenemen en welke eerder 'bestreden' dienen te worden. Uiteraard zijn de niet gewenste habitatdoeltypen, die nu wel voorkomen, te 'bestrijden'. Dit zijn met name de halfnatuurlijke grasruigten van Gewoon struisriet en Zandzegge.

Bij nadere studie van de habitatdoeltypen van de Houtsaegerduinen, kan geconcludeerd worden dat met de grazerintroductie vooral gestreefd wordt naar:

Uitbreiding van het oppervlak stuivend open duin
Hoewel het beperkt zijn van het oppervlak stuivend duin vooral toe te schrijven is aan het ontbreken van contact met de voorste zeereep en de daardoor beperkte eolische dynamiek binnen het reservaat, kan de grazeractiviteit eventueel toch een positieve bijdrage leveren door het selectief begrazen van zandfixeerders, waarmee het 'op de stuif gaan' en daarmee uitbreiden van open duin meer kansen krijgt.

Uitbreiding van het areaal mosduin en droog tot mesofiel duingrasland (Cladonio-Koelerietalia)
Het oppervlak mosduin en duingrasland is zeer beperkt geworden. Het nam voor de grote verstruwelingsperiode veel grotere oppervlakten in; de uitbreiding van hun areaal is zeer wenselijk gezien de hoge biodiversiteit en duinspecificiteit van deze habitats.

Inkrimping van het areaal struweel, uitbreiding van mantel- en zoombegroeiing
Het feit dat beide habitatdoeltypen opgenomen zijn in het natuurstreefbeeld van de Houtsaegerduinen betekent alleen dat gestreefd wordt naar een instandhouding van een zeker areaal struweel (samengesteld uit natuurlijke duinstruweelvormers en niet uit soorten als Sleedoorn en Sering) en mantel- en zoombegroeiing; de huidige oppervlakte aan struweel is echter ongewenst en dient in te krimpen ten voordele van de overige habitatdoeltypen; van de grote grazers wordt verhoopt dat zij natuurlijke en uitheemse struweelvormers effectief begrazen en daardoor in vitaliteit zullen doen achteruitgaan; algemeen wordt een meer gevarieerde vegetatiestructuur verhoopt met struweeleilanden omgeven door mantel- en zoomvegetatie. Beide laatste zullen bij deze struweelversnippering in oppervlakte toenemen. Dit is een gewenste evolutie aangezien verwacht wordt dat dit zowel structuur- als en precies daardoor biodiversiteitverrijkend zal zijn. De zoom- en mantelvegetaties zijn biologisch vaak bijzonder rijk met heel wat binnen

Vlaanderen vrij duinspecifieke Midden-Europese tot Pontische flora-elementen, ze hebben ook een belangrijke refugium- en/of overwinteringsfunctie voor invertebraten.

Toename van spontane verbossing en achteruitgang van aangeplant duinbos
Grote delen van de Houtsaegerduinen zijn beplant geweest met bomen, anderzijds is heel wat spontane opslag van natuurlijke duinbosvormers waar te nemen (Zomereik, Gewone es, Ruwe berk, Grauwe wilg). Het wordt wenselijk geacht dat kunstmatige aanplanten achteruitgaan, maar dat spontane bosvorming een kans krijgt; het effect van de geïntroduceerde grote grazers moet in deze context grondig opgevolgd worden, aangezien verwacht mag worden dat de sporadische boomopslag mee begraasd zal worden en de spontane bosvorming zal vertragen of zelfs belet worden. Anderzijds is ook Gewone esdoorn een spontane bosvormer in de Houtsaegerduinen; hoewel de discussie over de wenselijkheid van verbossing door deze soort nog niet ten einde is, zal het zeker geen doelstelling zijn om het hele reservaat te laten evolueren naar door esdoorn gedomineerd bos. Het effect van de grazers op deze in relatief mesofiele tot droge omstandigheden (zoals in de Houtsaegerduinen) agressieve bosvormer moet opgevolgd worden.

Afname van halfnatuurlijke ruigten van Gewoon struisriet en Zandzegge
Het successiestadium na aftakeling van droge duindoornstruwelen is in veel gevallen een uiterst soortenarme Gewoon struisrietruigte, die in de Houtsaegerduinen een toenemend oppervlak begint in te nemen; van de introductie van grote grazers wordt verwacht dat zij als preferentiële grazers (i.e. graseters) de vegetatievormer in deze ruigten terug zal dringen ten voordele van soorten uit onder meer droge tot mesofiele duingraslanden.

Wat niet rechtstreeks onder de doelstellingen van het begrazingsbeheer valt is ***uitbreiding van natte tot vochtige voedselarme duinvalleien***
De achteruitgang hiervan is met name toe te schrijven aan verdroging. Alleen relatief grootschalige milieubouw (ontstruweling en afgravingen) kan hier soelaas brengen; achteraf kan verwacht worden dat begrazing wel kan bijdragen tot de instandhouding van dit habitatdoeltype.

1.3.3 Natuurbeheersdoelstellingen voor het VNR Ter Yde

Voor de natuurbeheersdoelstellingen voor het VNR Ter Yde, waar binnen deze studieopdracht onderzoek is verricht naar de bijdrage van mergellandschaap en konijn tot de endozoöchore verbreiding van zaden, beroepen we ons op het recente beheersplan voor dit gebied (Van Nieuwenhuyse, 2003). Er werd hier en daar aangevuld met enkele specifieke verwachtingen van het begrazingsbeheer.

De hoofddoelstelling van natuurbehoud geformuleerd in het Decreet op het Natuurbehoud van 21oktober 1997 (B.S. 10/01/1998), gewijzigd door het decreet van 19 juli 2002 (B.S.31/08/2002), wordt, in overeenstemming met de gebiedsdoelstellingen (Hoffmann et al., 1999), voor het Vlaams Natuurreservaat Ter Yde geïnterpreteerd als "het maximaal in de biologische diversiteit tot uitdrukking laten komen van de abiotische toestand en potenties van het gebied".

Habitatdoeltypes
Van de tien voor het Ter Yde-duinencomplex uitgewerkte habitatdoeltypes (Hoffmann et al., 1999) worden er acht binnen de perimeter van het huidige Vlaams natuurreservaat Ter Yde nagestreefd. Een deel ervan is reeds aanwezig, een deel kan gerealiseerd worden via het nodige omvormingsbeheer. Deze doeltypes zijn nader omschreven in de "Ecosysteemvisie van de Vlaamse Kust" (Provoost & Hoffmann, 1996), we geven hieronder slechts een beknopte omschrijving ervan.

G2 Nat strand
Aangezien het hier om een vegetatieloze habitat gaat, kan het niet gekarakteriseerd worden op basis van hogere planten. Het is een deel van het VNR Ter Yde dat normaliter niet door grote herbivoren zal beïnvloed worden, omdat het niet binnen het veeraster zal liggen. Bij gebrek aan vegetatie zal het ook door wilde vertebrate herbivoren niet begraasd worden.
Het nat strand bestaat uit door de getijdenbeweging vanuit de zee gevormde zandstranden met een specifiek reliëf van killen, zwinnen, ruggen en muien, die tweemaal per etmaal door het getij overspoeld worden. Het overspoelde water heeft door de sterke invloed van de Noordzee geen specifieke planktongemeenschap. Er heerst een hoge dynamiek van de bodem door voortdurende sedimentatie- en erosieprocessen, er zijn snelle temperatuurs- en zoutgehaltewisselingen en er is vaak een grote troebelheid van en in de brandingszone. Zeer karakteristiek voor dit milieu zijn diatomeeëngemeenschappen van droogvallende zand- en slikplaten en de relatief soortenarme, maar qua biomassa rijke en hoogproductieve bodemfauna. Op haar beurt levert die bodemfauna veel voedsel op voor epibentische ongewervelden, vissen (Schol, Tong) en vogels (steltlopers).

Het strand voor de Zeebermduinen is gevrijwaard van kunstmatige begrenzingen (duinvoetversterking, kunstmatige strandophopingen), waardoor deze habitat ruimtelijk min of meer intact is.

D2 Stuivend open duin

Ammophilion arenarii: humusarme stuifduinen met Helm (*Ammophila arenaria*) en Duinzwenkgras (*Festuca juncifolia*), deels te situeren in de Zeebermduinen, waar geen inrastering van grote herbivoren voorzien is, deels als secundair stuivend open duin, op de vroegere inplantingsplaats van de Home George Theunis, in het begraasde deel van het VNR Ter Yde gelegen. Behalve door mechanische verstoring, wordt geen grote impact verwacht van de grote herbivoren. Ze kunnen wel bijdragen tot secundaire verstuiving.

Een type dat soms hier wordt ondergebracht maar zowel in habitatrichtlijn (Sterckx & Paelinckx, 2003) als in de natuurtypologie (Vandenbussche et al., 2002) onderscheiden wordt is de habitat 2110: Embryonale wandelende duinen of het natuurtype C1 Vloedmerkvegetaties met Stekend loogkruid, dat onderdeel uitmaakt van het habitatdoeltype **Hoogstrand** (Provoost et al., 1996). De vegetaties behoren tot het *Atriplicion littoralis* en *Salsolo-Honckenyion peploidis* (vloedmerkvegetaties met Stekend loogkruid (*Salsola kali* ssp. *kali*) en Zeeraket (*Cakile maritima*) en het *Agropyro-Honckenyion peploidis* (embryonale duinen met Biestarwegras (*Elymus farctus*)). De locaties waar dit habitatdoeltype tot ontwikkeling kan komen is niet bereikbaar voor grote grazers.

D3 Kalkrijk mosduin en droog tot mesofiel duingrasland

Tortulo-Koelerion: kalkrijke mosduinen en pionierduingraslanden met Zanddoddegras (*Phleum arenarium*) en Groot duinsterretje (*Tortula ruralis* ssp. *ruraliformis*)

Polygalo-Koelerion: droog kalkrijk duingrasland met Liggend bergvlas (*Thesium humifusum*) en Geel walstro (*Galium verum*)

Plantagini-Festucion: droog, kalkmijdend grasland met Gewoon struisgras (*Agrostis capillaris*), Gewoon gaffeltandmos (*Dicranum scoparium*) en Geel walstro (*Galium verum*).

Hier wordt van de herbivoren verwacht dat zij een grote en positieve impact hebben op de instandhouding van het duingraslandtype, anderzijds kan verwacht worden dat het betredingsgevoelige mosduin beïnvloed wordt door mogelijke aanzet tot verstuiving door openbreken van de moslaag; anderzijds is het waarschijnlijk dat begrazingsongevoelige of positief op begrazing reagerende plantensoorten (bv. de meeste grassoorten) vooruit zullen gaan al dan niet ten koste van de moslaag en begrazingsgevoelige kruidachtigen.

D3 Natte tot vochtige voedselarme duinvallei

Het betreft plantengemeenschappen met een vrij open vegetatiestructuur en een belangrijk aandeel van kalkmoerassoorten. Het zijn vaak relatief korte vegetaties met een door Kruipwilg bepaalde structuur en een aanvankelijk nog niet door pleurocarpe mossen gesloten moslaag. Deze vegetaties treden vaak gemengd met de inslaggemeenschappen van het Verbond van Zeevetmuur (zie Natuurtypen Slik & Schor) op. Door de combinatie van een kalkrijk en voedselarm substraat met hoge bodemvochtigheid zijn vochtige duinvalleien rijk aan (specifieke) soorten. Binnen het gebied zorgt de geomorfologische dynamiek van de grote paraboolduinen voor een continue nieuwvorming van jonge, vochtige pannevloeren. De oudere stadia zijn vooral te vinden in het voormalige Theunis-domein.

Caricion davallianae p.p. (*Junco baltici-Schoenetum nigricantis trifolietosum*) Westhoff ex Westhoff et Van Oosten 1991 (+ Centaurio-Saginetum)

D6 Vochtig schraalland op mineraal/humeus substraat

Dit zijn de hooilanden en begraasde graslanden op grondwaterbeïnvloede, zelden of nooit overstroomde, maar periodiek wel oppervlakkig uitdrogende, minerale of humeuze bodem. Het grond- en/of oppervlaktewater is van oligotrofe kwaliteit en de graslanden worden niet of slechts zeer beperkt (b.v. met vissersafval) bemest. Dergelijke graslanden zijn in VNR Ter Yde te vinden in oudere pannen. Zij kunnen er in contact staan met drogere graslanden van het *Polygalo-Koelerion*. Dit habitattype kan ook belangrijk zijn voor weidevogels. In het VNR Ter Yde is dit type slechts relictueel ontwikkeld in enkele beheerde percelen van Ter Yde s.s.

D8 Duinplas

Tot dit type behoren zowel de grotere duinmeren als de kleine stilstaande wateren met oeverbegroeiing. Aan onze kust ontstaan geen duinmeren meer op natuurlijke wijze (gevormd door kustaangroei omdat bij duinverbreding van het duinlichaam een opbolling van de grondwaterspiegel optreedt) en zijn ze allemaal gegraven (veedrinkpoelen, zandwinning). (Half-)natuurlijke duinplassen kunnen een hele reeks bijzondere dieren en planten herbergen, vanwege het voedselarme, heldere water en de rust (Bronmos, Kranswieren, Fonteinkruiden, libellen, waterkevers,...). Oudere duinplassen of plassen op de duinpolderovergang zijn meestal op natuurlijke wijze aangerijkt en veenvorming (mesotrofe plassen)

Kleinere duinplassen treffen we in het VNR Ter Yde aan in recent gegraven en geplagde pannen. Grote grazers zullen er zowel een graasinvloed, een betredings- en aanrijkingsimpact op hebben.

D10 Struweel, mantel- en zoombegroeiing

Dit type omvat struwelen en zoomvegetaties verspreid over de breedte van het duin, maar vooral in het middenduin, het binnenduin en de duinzoom. De meeste struwelen zijn geëvolueerd uit de beginfase van de successie, nl. duindoornstruweel. Een vermeldenswaard onderdeel is het natte duinstruweel dat ontstaat in natte duinvalleien of op plaatsen met een beperkte afwatering. Binnen het Ter Yde-gebied zijn zowel de struwelen als de zoomvegetaties momenteel zeer goed ontwikkeld. Onder de struwelen komen zowel jongere (duindoornstruweel), middeloude (duindoorn-vlierstruweel, duindoorn-wilde ligusterstruweel) als oudere stadia (gemengde en aftakelende struwelen) voor. Wegens het pionierende karakter wordt verwacht dat in de toekomst steeds meer struwelen zullen openvallen en evolueren naar duinrietsteppes of gemengd loofbos. Van de grote grazers wordt in dat geval verwacht dat ze de vergrassing van dit senescerend struweel zullen beperken en de vegetatie doen evolueren richting duingrasland. Ook bij ontginning van het struweel wordt een dergelijke sturing (inperken van verruiging en struisrietvergrassing, ontwikkelen van duingrasland) door begrazing verwacht.

D11 Spontaan verjongend duinbos

Dit type omvat bosgemeenschappen van kalkrijke tot enigszins ontkalkte, droge tot vochtige, voedselarme tot matig voedselrijke duinen. Het gaat om bossen met een zo natuurlijk mogelijke (maar niet noodzakelijk spontane) soortensamenstelling. Dit zijn voornamelijk vochtige types zoals elzen-, berken- of wilgenbroek en in de binnenduinrand plaatselijk elzen-eikenbos. Op mesofiele en drogere gronden kan duin-berkenbos, duin-eikenbos en berken-zomereikenbos voorkomen.
Binnen het Ter Yde-gebied is vrijwel al het bos in oorsprong aangeplant. Er kan een onderscheid gemaakt worden tussen zich niet spontaan (Canadapopulier, Zwarte els) en zich wel spontaan verjongend bos (Gewone esdoorn, Grauwe abeel, Ontariopopulier). Verder zijn er in toenemende mate natuurlijke bosvormingsprocessen waar te nemen waarbij Ruwe en Zachte berk, Schietwilg en Grauwe wilg en lokaal Gewone es, Gewone esdoorn (potentiële probleemsoort) en Zomereik een belangrijke plaats innemen. Op lange termijn, en zonder enige beheersmatige bijsturing (kappen, invoeren extensieve begrazing) kan een vrijwel volledige successie naar bos voor een niet onaanzienlijk deel van het reservaat verwacht worden. Het is precies hier dat een belangrijke rol wordt voorzien voor grote grazers.
Buiten de zones met aangeplant bos (vnl. Hannecartbos) liggen de hoogste potenties voor spontaan duinbos op korte termijn in de vochtige tot natte, relatief jonge duinpannen, m.a.w. op plaatsen met de eveneens hoogste potenties voor vochtige duinvalleivegetaties en mesofiele duingraslanden.

Qua begrazing wordt geopteerd voor extensieve jaarrondbegrazing. In de gebiedsvisie (Hoffmann et al., 1999) wordt weliswaar gesuggereerd om hiervoor Konik pony's te gebruiken (met een dichtheid van ca. 1 dier per 10 ha), maar dit was in de veronderstelling dat een veel groter gebied tegelijkertijd zou begraasd worden (Ter Yde, Hannecartbos en Oostvoorduinen samen), waarmee verwacht werd dat dit begrazingstype sterk zou bijdragen tot de structuurvariatie van het landschap. In het beheersplan voor het VNR Ter Yde wordt de combinatie van begrazing door schapen en Shetland pony's als een goed alternatief beschouwd; deze grazercombinatie werd initieel dan ook toegepast. Inmiddels is dit geëvolueerd naar begrazing door Shetland pony's alleen.
Zoals hierboven per habitatdoeltype al min of meer werd aangegeven, zijn de globale doelstellingen van het graasbeheer zeer analoog aan deze voor Westhoek en Houtsaegerduinen. Met name vermeldt het beheersplan dat verwacht wordt dat de jaarrondbegrazing grassoorten met een grote concurrentiekracht (bv. *Calamagrostis epigejos* (Gewoon struisriet)) en bosopslag zal terugdringen.

1.3.4 Beheersdoelstellingen voor het VNR De IJzermonding

Voor het VNR De IJzermonding werden globaal de volgende habitat- en natuurdoeltypen aangeduid als na te streven:

G1 Getijdengeul (en slikken)

G3 Slikken en schorren

Zoutwaterslikken met rijke benthosgemeenschap (o.a. de borstelwormen *Pygospio elegans* en *Eteone longa, Corophium volutator* (Slijkgarnaal), *Macoma balthica* (Nonnetje), *Cerastoderma edule* (Kokkel), *Scrobicularia plana* (Platte slijkgaper) en *Mya arenaria* (Strandgaper))
Thero-Salicornion: pioniergemeenschappen met Zeekraal
Spartinion: pioniergemeenschappen met Engels slijkgras
Puccinellion maritimae: lage schorbegroeiingen met Gewoon kweldergras (*Puccinellia maritima*) en Gewone zoutmelde (*Halimione portulacoides*)
Armerion maritimae: middelhoog- en hooggelegen schorren met Zilte rus (*Juncus gerardii*), Strandkweek (*Elymus athericus*) en Rood zwenkgras (*Festuca rubra* var. *litoralis*) (omvat meerdere, structureel sterk verschillende associaties)
Zouttolerant rietland

D1 Slufter, vloedmerk en embryonaal duin

Saginion maritimae (*Sagino maritimae-Cochlearietum danicae*): kustgebonden pioniersgemeenschap van het zout-zoetcontactmilieu met Zeevetmuur (*Sagina maritima*) en Hertshoornweegbree (*Plantago coronopus*)
Saginion maritimae (*Centaurio-Saginetum*): pioniersgemeenschap in overgangsmilieus met Strandduizendguldenkruid (*Centaurium littorale*) en Sierlijke vetmuur (*Sagina nodosa*)
Atriplicion littoralis en *Salsolo-Honckenyion peploidis*: vloedmerkvegetaties met Stekend loogkruid (*Salsola kali* ssp. *kali*) en Zeeraket (*Cakile maritima*)
Agropyro-Honckenyion peploidis: embryonale duinen met Biestarwegras (*Elymus farctus*)

D2 Stuivend open duin

Ammophilion arenarii: humusarme stuifduinen met Helm (*Ammophila arenaria*) en Duinzwenkgras (*Festuca juncifolia*)

D3 Kalkrijk mosduin en droog tot mesofiel duingrasland

Tortulo-Koelerion: kalkrijke mosduinen en pionierduingraslanden met Zanddoddegras (*Phleum arenarium*) en Groot duinsterretje (*Tortula ruralis* ssp. *ruraliformis*)
Polygalo-Koelerion: droog kalkrijk duingrasland met Liggend bergvlas (*Thesium humifusum*) en Geel walstro (*Galium verum*)
Plantagini-Festucion: droog, kalkmijdend grasland met Gewoon struisgras (*Agrostis capillaris*), Gewoon gaffeltandmos (*Dicranum scoparium*) en Geel walstro (*Galium verum*)

D10 Struweel, mantel- en zoombegroeiingen

Duinroosdwergstruweel (rompgemeenschap van het *Polygalo-Koelerion*)
Berberidion vulgaris: kalkrijke struwelen met Duindoorn (*Hippophae rhamnoides*) en Wilde liguster (*Ligustrum vulgare*)

In de periode 1999-2004 werden mergellandschapen ingezet in de geëgaliseerde en niet-geëgaliseerde duingebieden van het reservaat, alwaar van de dieren verwacht werd dat ze verruiging van gras- en mosduinvegetaties zouden beperken en de bestaande duingraslanden in stand zouden houden zonder dat de mosduinvegetaties zouden aangetast worden. In de loop van 2004 werden de schorgebieden ook binnen het begrazingsraster geplaatst, met de bedoeling strandkweekdominantie op de schorren te voorkomen of te verminderen ten voordele van pioniersgemeenschappen van het zoutwaterschor en zilte graslandtypes. Voor de evaluatie van het begrazingsbeheer zijn we voorlopig beperkt tot de doelstellingen voor het duingebied, aangezien de begrazingsperiode op slik en schor te kort is om een evaluatie relevant te maken. Wel wordt hier reeds gerapporteerd over de eerste resultaten van de monitoring van permanente kwadraten in de duingebieden en over de eerste gedrags- en foerageerwaarnemingen uit het voorjaar van 2005 (zie hoofdstuk 5).

1.3.5 Beheersdoelstellingen voor het IWVA domein De Doornpanne

Voor wat de beheersdoelstellingen van het IWVA-domein De Doornpanne betreft, citeren we het Beheersplan van 1994 (IWVA, 1994). In dit gebied werden in het kader van deze studieopdracht enkele onderzoek gedaan naar de bijdrage van Shetland pony en konijnen tot de zaadverbreiding en het effect van konijnenbegrazing op de vegetatie. In het beheersplan van de Doornpanne worden geen specifieke doelstellingen geformuleerd voor het graasbeheer. Deze beheersvorm moet in het algemeen bijdragen tot het herstellen van het Massart-landschap.

De IWVA is een openbare instelling en zal in de eerste plaats de doelstellingen, zoals weergegeven op het gewestplan, verwezenlijken.

Grondwaterbeheer
De IWVA wil haar waterwinning optimaliseren door aanpompen van artesisch (Landeniaan) water en infiltratie van voorgezuiverd water.
Het infiltratieproject werd in het ecologische minst waardevolle gebied uitgewerkt. Bij de inplanting van de kanalen werd dan nog extra rekening gehouden met de meest waardevolle vegetaties. Wat betreft de Landeniaanwinning zijn *geen* (nadelige) ecologische effecten te verwachten. De putten worden ingeplant op voorstel van het Instituut voor Natuurbehoud. Alle toevoerleidingen zullen worden aangelegd onder de centrale wandelweg of onder oude wegrelicten. De bestaande dienststroken zullen worden heraangelegd.

Recreatief beheer
De toegankelijkheid van het terrein zal beperkt worden door de aanleg van een centraal wandelpad en door de aanpassing van het parcours van het ruiterpad. Er zal tevens voorzien worden in enkele educatieve voorzieningen.

Natuurbeheer
Voor de Doornpanne wordt gekozen voor 2 grote natuurdoeltypes.
Het eerste doeltype betreft het "Massart-landschap", dit is het cultuurlandschap zoals dat in het begin van de eeuw

bestond en dat het gevolg was van kleinschalig, intensief beheer, wat aanleiding gaf tot een verhoogd aandeel specifieke soorten.
Het tweede doeltype bestaat uit een spontane vegetatieontwikkeling. Tenslotte wordt aangegeven wat dient te gebeuren bij de realisatie van het infiltratieproject.

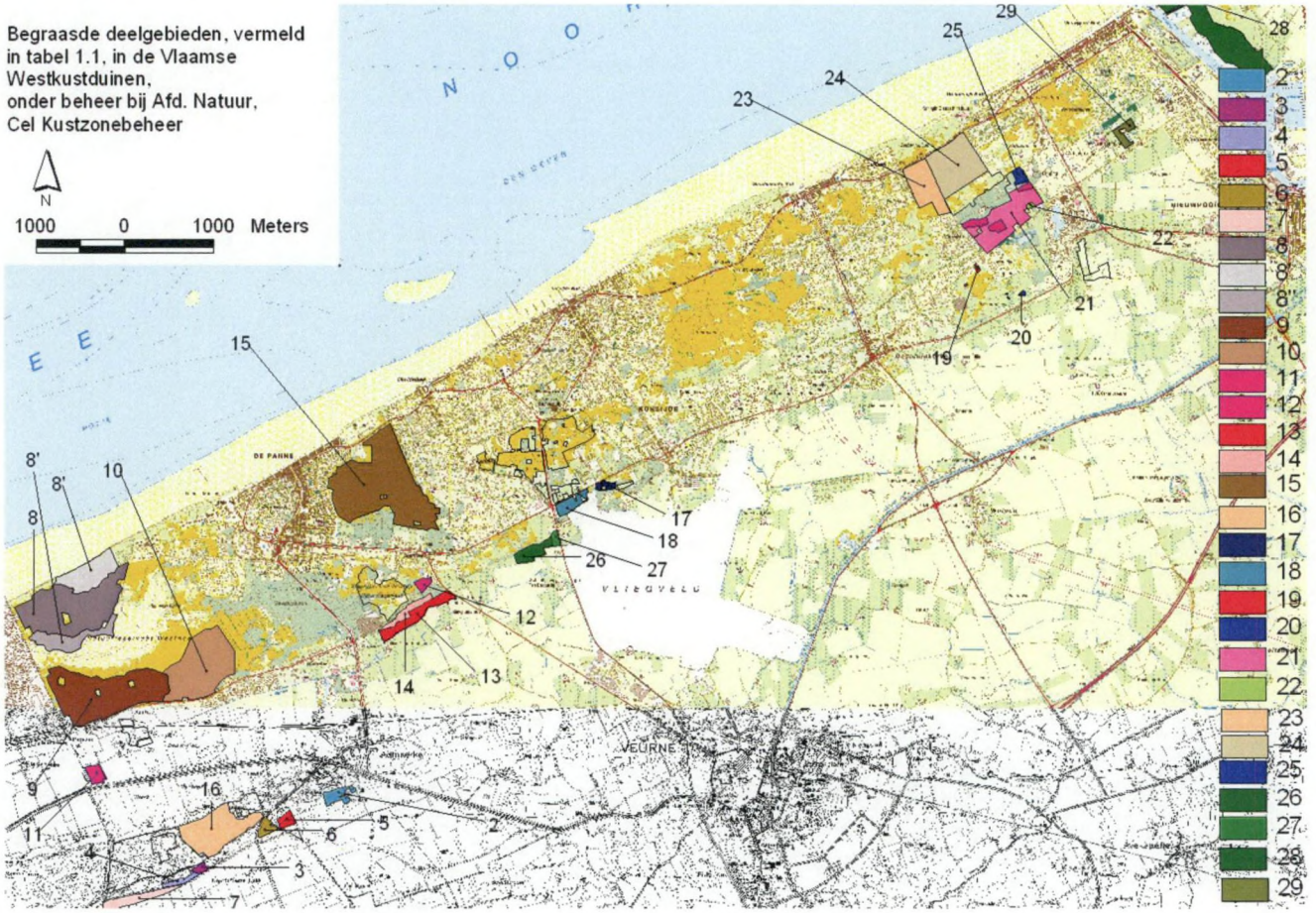
Massart-landschap
De Doornpanne draagt de potentie in zich om het historisch "Massart-landschap" te herstellen. Het herstel van dit landschap heeft tot doel om bedreigde soorten en vegetatiepatronen te behouden. De gevolgen van deze beheerskeuze zijn voornamelijk begrazing (met afsluitingen e. d.) en aanvullen maaien (met afvoer maaisel).

1.3.6 Beheersdoelstellingen voor le Dune Fossile de Ghyvelde

De beheersdoelstellingen voor de Site Classée Dune fossile de Ghyvelde staan kort gesommeerd in Conseil Général du Dept. du Nord (2005) en staan verder uitgewerkt in het beheersplan van het gebied (Biotope, 1996). Het gebied dankt zijn natuurwaarde met name aan de aanwezigheid van droge duingraslanden op basisch substraat met *Tortulo-Koelerion* vegetaties, *Polygalo-Koelerion* vegetaties en andere aan kalkrijke duinen gebonden lage grazige vegetaties. Deze nemen echter zeer kleine oppervlakten in, de uniciteit van het gebied is vooral gelegen in de aanwezigheid van zuurminnende mosduin- en graslandgemeenschappen (*Corynephorion: Violo-Corynephoretum* en *Plantagini-Festucion: Festuco-Galietum veri*), die langhsheen de NW-Franse en Vlaamse kust zeldzaam zijn; Typische soorten hiervoor zijn *Hypnum cupressiforme* var. *lacunosum, Dicranum scoparium, Peltigera rufescens, Hieracium pilosella, Polytrichum juniperinum, Racomiiirum canescens, Cladina arbuscula, C. ciliata, C. portentosa, Cladonia pyxidata var. pocilum, C. foliacea, Coelocaulon aculeatum* en veel andere mos- en korstmossoorten en verder hogere plantensoorten als *Agrostis capillaris, Galium verum, Carex arenaria, Rumex acetosella, Anthoxanthum odoratum, Teesdalia nudicaulis, Jasione montana, Hypochaeris glabra, Mibora minima, Aira praecox* en verscheidene andere (zuurminnende) plantensoorten. Gebrek aan (begrazings)beheer leidde tot een verregaande verarming van de vegetatie in met dominantie van *Carex arenaria, Calamagrostis epigejos* en/of *Arrhenatherum elatius*. Deze leidden tot soortenarme hooggrazige vegetaties. Daarenboven breidde Gewone esdoorn en cultivars daarvan erg snel uit vanuit het centrale beboste gebied. Van de introductie van grote grazers (Haflinger pony's sinds 1996) werd verwacht dat zij de verruiging met ruige grasachtigen zouden terugdringen ten voordele van de voormelde zuurminnende mosduin- en duingraslandtypes.

Figuur 1.4 – Deelgebieden in de door de Cel Kustzonebeheer van de Afdeling Natuur van Aminal van het Ministerie van de Vlaamse Gemeenschap met begrazing beheerde deelgebieden, zoals vermeld in tabel 1.1.

Legende: 2: Garzebekeveld; 3: Cabourweg; 4: JYL-weide; 5: Kromfortstraat; 6: Molendam; 7: Zuidmoerhoek; 8: Westhoek-noordblok; 8': mogelijk uitbreidingsgebied Westhoek-noordblok; 9: Westhoek-zuidblok; 10: Westhoek-oostblok; 11: Patattenakker; 12: COC; 13: Duinzoom, weiland; 14: Duinzoom, hooiweide; 15: Houtsaegerduinen en Kerkepannebos; 16: Cabourduinen; 17: Fluithoek-centraal; 18: 'Soubry'; 19: Oostvoorduinen-Polderstraat (2 percelen); 20: Oostvoorduinen-Nieuwpoortlaan (3 percelen); 21: TY, Hannecartbos; 22: TY, perceel Leyre; 23: TY, Home G. Theunis; 24: TY-oost; 25: VVV-perceel; 26: Belvédère-west; 27: Belvédère-oost; 28: IJzermonding; 29: Groenendijk.



2. Foraging behaviour and habitat use of large herbivores in a coastal dune landscape

(Foerageergedrag en habitatgebruik van grote herbivoren in kustduinlandschap (Houtsaegerduinen, Westhoek en Ghyvelde)

Indra LAMOOT[1,2]

[1] Onderzoeksgroep Terrestrische Ecologie, Vakgroep Biologie, Universiteit Gent, K. L. Ledeganckstraat 35, B-9000 Gent

[2] Onderzoekscel Landschapsecologie en Natuurbeheer, Instituut voor Natuurbehoud, Kliniekstraat 25, B-1070 Brussel

Chapter 2 has been submitted as thesis in fulfilment of the requirements for the degree of Doctor (Ph.D.) in Sciences. It has been successfully defended publicly on the 8th of December 2004.
Hoofdstuk 2 werd voorgedragen als proefschrift tot het bekomen van de graad van Doctor in de Wetenschappen. Het doctoraat werd succesvol openbaar verdedigd op 8 december 2004.

2.1 General introduction

Indra LAMOOT

2.1.1 Foraging behaviour and habitat use of large herbivores

Free-living animals constantly make foraging decisions in order to survive, to grow and to bear off-spring with good survival chances, in short, to contribute to fitness. Discrepancies between qualitative and quantitative food *demands* and the characteristics of the *available* food are the main reason for the necessity of these foraging decisions. These decisions should lead to an efficient foraging behaviour. Habitat use is the outcome of the foraging strategy of the herbivores; it is the expression of the way grazing animals resolve the conflict between their need for food and their intrinsic and extrinsic constraints (Illius & Gordon, 1993). Food resources in the natural landscape are distributed in a mosaic of patches of variable size and shape with a fluctuating quantity and quality of food (WallisDeVries, 1994). The abundance of consumable material in the vegetation surrounding a herbivore varies enormously with regard to the nutritive value to the herbivore. The herbivore has to select the real food from the apparent buffet in order to obtain a balanced diet. An efficient foraging behaviour contributes to the consumption of sufficient food, both in a quantitative and qualitative way.
In trying to understand what determines a consumer's actual diet, ecologists have increasingly turned to optimal foraging theory (reviewed by Stephens & Krebs, 1986). One assumption of the theory is that animals forage to maximize nutritional gain per unit cost. The most widely used version of the model concerns the maximization of energy intake as currency and is thought to be more appropriate for carnivores than herbivores (Provenza & Balph, 1990). For many consumers (particularly herbivores and omnivores) the efficient gathering of energy may be less critical than some other dietary constituent (e.g. nitrogen), or it may be of prime importance for the forager to consume a mixed and balanced diet. In such cases, the value of existing optimal foraging theory is limited (Begon et al., 1996). The true currency that the herbivore is optimising remains to be identified (Rook et al. 2004). There is much debate about the value of optimal foraging theory for predicting the herbivore's foraging behaviour (Belovsky, 1990; Provenza & Balph, 1990; Fortin et al., 2003). However, optimal foraging theory has been applied to large herbivores with some success. Classical models of ungulate foraging are based on the optimal foraging theory: e.g. the linear programming model (Belovsky, 1978), the clever ungulate model (Owen-Smith & Novellie, 1982). Optimal foraging theory has been valuable in stimulating research on foraging behaviour and providing a quantitative focus for that research (Provenza & Balph, 1990).
Foraging models imply a large degree of simplicity. This is mostly in contrast with the real world of a large herbivore. We here try to identify the main aspects playing a role in the foraging behaviour and habitat use of free-ranging ungulates, living in a spatially and temporally heterogeneous environment. The relation between the animal and its food supply is determined by the characteristics of the environment on the one hand and the characteristics of the herbivore on the other.

2.1.2 The heterogeneous environment

The free-ranging horses and cattle, subject of this study, are all foraging in a heterogeneous environment, heterogeneous at different spatio-temporal scales. It is evident that the foraging animal has to make more foraging decisions in a heterogeneous than in a homogeneous environment. Senft et al. (1987) presented the ecological hierarchy encountered by large herbivores while foraging: regional scale, landscape scale, plant community scale and patch level. In our study the animals are restricted in their movement patterns because they live in fenced, relatively small areas (all < 100 ha), as such presumably smaller than the natural home range. As a consequence, the herbivores are not confronted with decision-making at the highest ecological level, i.e. at the regional scale. The first level applicable in our study areas is the landscape level. At this level the animals select among the different plant communities. Within a plant community there are various patches differing in nutrient quality and quantity. Thus, the animal has to decide in which patch to graze, i.e. decision at the level of the plant community. At the level of the patch the herbivore chooses a feeding station within the patch, e.g. a certain plant species, plant individual, plant part. Decisions at a higher level influence decisions at a lower level. Senft et al. (1987) calculated that large herbivores cross plant-community boundaries as many as 50 times/day, implying a decision frequency at the landscape level in the order of 10^4/year. It is clear that this decision frequency depends on the spatial configuration of the plant communities. If preferred plant communities are present as large connected patches, then decision frequency at the landscape scale will be lower than if the preferred plant communities are distributed patchily over the area separated by unfavourable plant communities. At the regional and landscape scale non-forage features, e.g. shelter or location of water, interfere with forage characteristics in the decision making. The decisions at the lower levels are primarily made in function of forage characteristics. It is widely accepted that forage abundance and forage quality play a major role in foraging behaviour. Forage quality is related to the availability of energy, proteins and minerals as well as to the absence of plant toxins. Plant species, as well as individual

plants within species and plant parts vary in these features. Furthermore, the nutritive value of a plant changes during its (seasonal) life cycle (Owen-Smith, 1982). Other aspects of the vegetation than forage quality and quantity may influence patch selection as well, e.g. sward height, stem:leaf ratio (WallisDeVries & Daleboudt, 1994; Bergman et al., 2000; Ginane et al., 2003). Morphological plant defences, like thorns and spines, can hinder intake or decrease ingestion rate (Cooper & Owen-Smith, 1986), and therefore can play a role in the selection of plant species. These morphological defences are especially present in species with a high nutritive value (Van Wieren, 1987). Additional to the spatial heterogeneity, temporal variation in the environment influences the foraging herbivore. Nutritive quality and the availability of most plant species and thus plant communities are highly variable among seasons, with a decreased quality and availability in the non-growing seasons (i.e. autumn and winter in temperate regions) (Bokdam & WallisDeVries, 1992; Duncan, 1992). The decisions at all levels are assumed to be strongly affected by this seasonal variation in food. Seasonal variation not related to forage characteristics can also play a role, e.g. in dry seasons the animals may prefer to graze in the proximity of water. Additionally, the large herbivores are also confronted with non-seasonal temporal variation of the environment. For example a spot of high nutritive value may be reduced in its quality because other herbivores were foraging this spot recently.

2.1.3 The large herbivores

The nutritional requirements of large herbivores depend on a large number of intrinsic, as well as extrinsic factors (e.g. weather conditions). Different animal species, different animal breeds as well as different individual animals may show considerable variation in their nutritional demands. The variation at the level of the animal species can be attributed to several intrinsic factors, including digestive system, metabolic rate and body size. Likewise, these factors may be on the basis of differences in nutritional demands between animal breeds. The digestive system is in general similar within a species, but subtle differences in digestive efficiency between breeds may result in other needs. Body size, age, reproductive state, health condition, background can vary widely among individuals of the same breed, resulting in different demands.

2.1.3.1 Cattle vs. equids, ruminant vs. non-ruminant

Three major groups of herbivores are foraging in the study areas: herbivorous insects, small mammals (rabbits, mice, etc.) and the introduced ungulates, our study subjects. Depending on the used discriminative criteria ungulates are divided into several groups. Ungulates comprise three taxonomic orders: the Proboscidae, the Perissodactyla and the Artiodactyla. Elephants and related extinct mammoths and mastodons form the Proboscidae. The Perissodactyla are the odd-toed ungulates (tapirs, rhinoceroses and equids). The Artiodactyla are the even-toed ungulates (pigs, hippopotamus, camels, giraffes, cattle, deer, sheep and goats) (Dorit et al., 1991). According to their digestive system ungulates are divided into ruminants and non-ruminants. Ruminants (or foregut fermenters) developed a complex fermentation system with multiple chambers in the stomach and a major role for cellulose-digesting microorganisms. The herbivores need to ruminate the partially digested, regurgitated forage. Non-ruminants (or hindgut fermenters) do not have a multiple stomach system and fermentation takes place in the ceacum and colon. Most even-toed ungulates are ruminants with the exception of pigs and hippopotamus (about the camel's fermentation system there still exists uncertainty (Van Soest, 1994)). Pigs are not strictly herbivores and have an adapted digestive system. Hippopotamus are non-ruminant foregut-fermenting herbivores (Clauss et al., 2003a). Elephants and the odd-toed ungulates are non-ruminants.
Hofmann (1989) classified the ruminants into three feeding types: concentrate selectors, intermediate feeders and grass and roughage feeders. Concentrate selectors (also called 'browsers'), e.g. roe deer, have a digestive system that is far less suited to optimize plant fibre digestion and search for a high quality diet. Grass and roughage feeders (also called 'bulk feeders' or 'large grazers') are able to digest plant items with a high cell wall content and forage large amounts of fibrous food, i.e. grasses and roughage. Domestic cattle and sheep belong to this group. The intermediate feeders (also called 'mixed feeders') are in between the two former types and choose a mixed diet. Red deer and domestic goat are examples of intermediate feeders of the temperate region. Hofmann's classification is based on the relationship between the predominant type of food and observed morphological and postulated physiological characteristics of the digestive system (Hofmann, 1989). The classification is widely accepted, though has also been questioned especially in terms of the morphophysiological explanations (Pérez-Barberia & Gordon, 1999a, 1999b; Clauss et al., 2003b). The underlying mechanisms are not unravelled yet, but Hofmann's classification is certainly useful to divide ruminants in groups according to their predominant type of food and, related to this, their foraging behaviour. Based on their diet we could assign equids, which are non-ruminants, to the group of grass and roughage feeders in Hofmann's classification.

The present study deals with the foraging behaviour of equids (Equidae) and cattle (Bovidae). The domestic donkey, a breed belonging to the species *Equus asinus*, and the Shetland pony, Haflinger horse and Konik horse, all breeds belonging to the species *Equus caballus*, are the studied equids. The domestic cattle breed of *Bos taurus* under study is Scottish Highland.

The nutrients, 'captured' in the consumed food items, become available to the herbivore through digestion and nutrient absorption. To digest cellulose and hemicelluloses, the fibrous fractions of cell wall material, cellulase is needed, an enzyme which is not secreted by mammals. Therefore, forage feeders must either select very high quality diets or rely on a symbiotic relationship with cellulose-digesting microorganisms, which house in enlarged sections of their gastro-intestinal tracts. Ruminants and non-ruminants have developed different solutions to cope with cell wall material (Rittenhouse, 1986).

In ru he four chambers of the stomach. The partly digested forage is regurgitated and the animal chews it again, i.e. rumination, resulting in a further mechanical breakdown of the plant material. The microorganisms have a twofold function since they are digested in a subsequent part of the stomach and become a source of amino acids and vitamins.

Microorganisms also play a role in the equid's digestive system. Fermentation of cellulose by the microorganisms takes place after the food has passed the stomach ("hindgut fermenters"), because the microorganisms are present in the caecum and colon. There they can not be digested and thus amino acids and vitamins present in the microorganisms are lost with the faeces.

What are the advantages and disadvantages of both systems? The major advantage of the ruminant system compared to the non-ruminant system is the greater efficiency of extraction of nutrients from the cell wall. At the other hand, non-ruminants are able to utilize the soluble components of the cell more efficiently than ruminants, since nutrients are absorbed directly without losses to fermentation. When available food is of low quality, the intake rate of ruminants is constraint by the rate of the fermentation process, which will be more slowly for a cellulose rich (low quality) diet, while non-ruminants are restricted only in the availability of forage and grazing time (Rittenhouse, 1986). Many authors have focused on the question about which system is the best, especially in terms to explain why cattle are more species rich and more abundant than equids. The 'nutritional model' (Bell, 1971; Janis, 1976; Foose, 1982) describes the effect of forage fibre on nutrient extraction rates in ruminants and non-ruminants. The authors state that on medium quality forages ruminants are assumed to extract more nutrients per day than hindgut fermenters, while on very high quality as well as on low quality forages hindgut fermenters should achieve higher rates of nutrient extraction than do ruminants. Duncan et al. (1990) tested this model and concluded that equids retained the forages in their digestive tract for a shorter period of time and digested the forages less completely than cattle. However, the equids achieved higher intakes of forages. As a result the extraction for nutrients was higher in equids than in cattle, both on low quality food as on medium quality food. Their results could only partly support the nutritional model of Bell (1971), Janis (1976) and Foose (1982). Illius & Gordon (1992) reported that the more efficient digestion by ruminants would give them advantage over the equids, only when food quantity is limited and food intake is restricted, since ruminants require 20% less food to obtain the same energy yield, compared to equids of similar body size. They suggest that the predominance of ruminant species in the intermediate body weight range has arisen through superiority under conditions of resource limitation rather than their superior ability to extract nutrients from abundant food. Duncan et al. (1990) have put forward that the evolutionary success of the ruminants may be built on the ability of the rumen flora to detoxify plant secondary compounds (Prins, 1987), which is not known for equids. Secondary compounds can restrain digestion (Joenje, 1987). It is recognised that secondary plant compounds play an important role in the interaction between herbivores and their forage.minants (polygastric animals) cellulose-digesting microorganisms are confined to the rumen and reticulum, two of t

2.1.3.2 Variation among equids and among individuals

Donkeys, Haflinger horses, Konik horses and Shetland ponies are all hindgut fermenters with a similar digestive system. Although little information is available, some studies have reported on remarkable physiological differences between the donkey and other equids. In particular, several studies reported on the donkeys' capacity to deal with dehydration (Izraely et al., 1994) and with their increased digestive efficiency (Izraely et al., 1989; Cuddeford et al., 1995; Pearson et al., 2001). Izraely et al. (1989) found that the digestive efficiency of donkeys is as high as that of Bedouin goats, with the latter being more efficient than non-desert ruminants. The capacity of donkeys to digest plant cell wall constituents is lower than that of Bedouin goats and other ruminants but higher than that of ponies or horses. The donkey reaches the same efficiency as the Bedouin goat as a result of its higher intake rate and higher efficiency to absorb soluble cell content components. Cuddeford et al. (1995) compared the digestive efficiency among Thoroughbreds, Highland ponies, Shetland ponies and donkeys. Donkeys retained food longer in the digestive tract and digested fibre more efficiently than did the other equids. In that sense, donkeys were more 'ruminant-like'. This was confirmed by Pearson et al. (2001): compared to ponies, donkeys had longer retention times and a higher digestibility of dry matter, energy, crude protein and fibre fractions. Ponies compensated for their smaller digestive efficiency by consuming more dry matter per day compared to the donkeys. Beside these differences in digestive abilities, different equid species and breeds may differ in metabolic rate. Since voluntary food consumption is related to metabolic rate (Kleiber, 1961; Webster, 1985) and donkeys consume less dry matter per unit metabolic body weight than ponies (Pearson et al., 2001), we may assume that donkeys have a lower metabolic rate compared to ponies. Hence, donkeys probably have lower maintenance requirements as well. These differences in requirements and digestive abilities between equid species can lead to differences in their foraging behaviour in a free-ranging situation.

To our knowledge no reports exist on the possible variation in digestive efficiency among Haflinger horses, Konik horses and Shetland ponies (three breeds of *Equus caballus*), nor on variation in aspects of their behaviour. The studied equid

groups differ in body size (Haflinger > Konik >> Shetland pony > Donkey) and this factor may also result in possible differences in foraging behaviour. In absolute terms, larger animals have higher nutritional demands than smaller animals (e.g. a horse of 200 kg needs 7.4 Mcal DE/day, a horse of 800 kg needs 22.9 Mcal DE/day for maintenance (NRC, 1989)). However, smaller animals need more energy per unit body weight than larger animals, since energy requirements scale with body mass to the power of 0.75, while gut capacity is isometric to body mass (Demment & Van Soest, 1985; Illius & Gordon, 1987), as illustrated also by the example above (a horse of 200 kg needs 37.0 cal DE/kg/day, a horse of 800 kg needs 28.6 cal DE/kg/day). Larger animals are able to use forage of lower quality than smaller animals, because the former can eat more and retain the cell wall fraction of food longer in their larger guts (Demment & Van Soest, 1985). Above that, large herbivores have larger mouth parts and are therefore unable to forage with a high degree of selectivity compared to smaller herbivores (Illius & Gordon, 1990). Recent studies concluded that grazing time is negatively related to body mass in temperate ruminants (Mysterud, 1998; Pérez-Barberia & Gordon, 1999b); this has not been studied so far in the case of hindgut fermenters.
The effect of breed differences on foraging behaviour has only rarely been studied, and this only for cattle, sheep and goats (WallisDeVries, 1993; Dziba et al. 2003; see also Rook et al., 2004).

One of the main factors influencing the nutritional demands of individual animals is the reproductive state of these animals. Reproduction and mainly lactation is highly demanding for mammalian herbivores.
Concerning horses, it is generally accepted that the production of milk poses high nutritional demands on the lactating mares, especially during the first 3 months of the lactation period, when the amount of digestible energy and crude protein in the diet surpass the demands for maintenance with 86% and 132%, respectively. Also the demands for minerals increase strongly during lactation (NRC, 1989). As lactation progresses the demands decrease but stay higher than the maintenance requirements. Lactating females have to adjust their foraging behaviour to meet the increased nutrient requirements (NRC, 1989; Vulink, 2001).

2.1.3.3 Mechanisms to gain information of the environment

In a natural environment, a herbivore is surrounded by vegetation with a large variation in nutritive value in space and time. Nonetheless, the animal seems to be able to compose a diet, meeting its requirements. Otherwise it would not be able to survive in that environment. Although ecologists, ethologists and physiologists have tackled to some extent the question which mechanisms the herbivore can rely on to make the right foraging decisions, the question remains largely unsolved. The main problem for the herbivore is how to gain and process information about its foraging choices (Illius & Gordon, 1990). Herbivores must perceive differences among patches, plants and plant parts in order to be able to discriminate and select among alternatives (Bailey et al. 1996). Although it has been suggested that herbivores can directly sense nutrients and toxins in food, this is not widely accepted. Instead, there is increasing evidence that the sensory perceptions (sight, smell, taste, tactile) of the food enables the herbivore to make the relation with the nutritional and toxicological properties of the food through the process of association, with a major role for post-ingestive feedback (Provenza & Balph, 1990; Provenza, 1995). Perceptual events that cause malaise will establish a food aversion. Positive feedback, e.g. satiety, will establish food preferences. Some toxins may be readily sensed through taste or odour (Provenza et al., 1990). Next to post-ingestive feedback, there may exist also pre-ingestive feedback: in uterus and mother's milk. Young animals will most likely have been conditioned to prefer and avoid specific flavours that occur in foods before they have taken their first bite of solid food (Provenza & Balph, 1990). Association implies learning by consequences and memory. Young ruminants can remember specific foods that provided either aversive or positive consequences for at least 1 to 3 years. They also recognize and sample novel foods cautiously (see Provenza & Balph, 1990). Sampling is enormously important to large herbivores in order to utilize the resources of their environment as much as possible. They even have to sample familiar food items in familiar environments, because their nutrient content and toxicity change frequently (Provenza & Balph, 1990). How does a large herbivore deal with the information acquired at a higher ecological level than the level of the plant species, individual plants and plant parts? Large herbivores have to learn about the locations of resources in the environment (Provenza & Balph, 1990; Bailey et al. 1996). Cattle are known to use spatial memory, which is formed by two elements, i.e. reference and working memory. The reference memory is the map-like representation of the foraging environment. Working memory is essential to avoid that recently foraged patches are visited too soon again (Laca, 1998; Bailey et al. 1996; Bailey & Sims, 1998; Bailey et al. 2000). Visual cues seem crucial in the 'map building'. A certain level of heterogeneity is necessary in forming the spatial memory, though very complex spatial arrangements contain too much information to contribute positively to the memory building.

To summarize, it is common knowledge that large herbivores do not forage at random but take many foraging decisions at different ecological scales. Natural landscapes are mostly very heterogeneous in space and time. The more heterogeneous the environment, the more foraging decisions have to be made and the more complex the expressed foraging behaviour will be. As discussed above only some questions of the underlying mechanisms have been solved, mostly by means of experiments in simple artificial environments where the animals are confronted with only a few food alternatives. Far less information is available from spatially heterogeneous systems. The problem is to scale up simple experiments to complex landscapes or to explain observations from complex landscapes in terms of general mechanisms.

2.1.4 *Habitat use as the expression of the foraging decisions*

The habitat use of both horses and cattle have been more or less intensively studied in several semi-natural landscapes in the temperate region. Some well-known reports on habitat use are from the Camargue, a Mediterranean river delta in Southern France (e.g. Duncan, 1992; Menard et al. 2002), the New Forest in England, a large area (20000 ha) of deciduous woodland, heathland, bog and grasslands (e.g. Pratt et al., 1986; Putman, 1986; Putman et al., 1987) and the Isle of Rhum, Scotland (966 ha), with grasslands, heathland, bogs and littoral areas (e.g. Gordon, 1989a, 1989b, 1989c). In general terms, literature states that both cattle and horses preferentially select grassland communities, though they show seasonality in their habitat use with an increased use of less preferred communities in autumn and winter. High biomass of live graminoids and forbs was the main determinant of vegetation community selection on the Isle of Rhum, for both ponies and cattle (Gordon, 1989c). Van Dyne et al. (1980) reviewed the diet of large herbivores and found that the cattle's diet consisted for 72% of graminoids (N=121), the horses' diet consisted for 69% of graminoids (N=8). Despite these general similarities in foraging behaviour of cattle and horses, most comparative studies conclude that these two herbivore species differ in at least some aspects of their grazing behaviour when sharing the same living area (Pratt et al., 1986; Gordon, 1989b; Menard et al., 2002).

Until now, we have discussed habitat use in terms of the grazing behaviour. Above that we also want to discuss the habitat use for eliminative behaviour. It is widely accepted that cattle and horses perform a different pattern of eliminative behaviour, though both avoid eating in the vicinity of their faeces. Cattle in pastures drop their dung randomly over the entire area (Marsh & Campling, 1970, cit. in Edwards & Hollis, 1982), though there may be local concentrations of faeces near fences, gates and in areas where the animals group together at night. Horses grazing in pastures concentrate their faeces in latrine areas where they do not graze (Archer, 1972; Archer, 1973; Ödberg & Francis-Smith, 1976). Little information is known about these fouling patterns in more heterogeneous areas. Studies on the habitat use of free-ranging herbivores rarely discuss the eliminative behaviour. Tyler (1972) reported that there was no evidence that the ponies in the New Forest grazed and defecated in separate areas. Moehlman (1998a) stated that, in contrast with donkey stallions, female donkeys of all ages showed little interest in dung and simply defecated where they stood. In contrast, Edwards & Hollis (1982) found that the ponies foraging an area of grasslands in the New Forest established latrine areas, where they avoided grazing.

2.1.5 *Habitat use and nature conservation*

In Western Europe grazing management is increasingly being used as a tool for nature management in semi-natural landscapes. Since decades large domesticated herbivores, i.e. horses, cattle and sheep, have been introduced to maintain or restore biodiversity of heathland, grasslands, wetlands and coastal dunes (WallisDeVries et al., 1998). Large herbivores directly influence productivity, structure and diversity of plant communities (e.g. Vallentine, 1990; Archer & Smeins, 1991; Duncan, 1992; Bakker, 1998), mainly through their selective grazing, but also through trampling, rolling and eliminative behaviour. Tissue removal, litter reduction, modified light profiles, differentiated nutrient return through dung and urine, endozoochoric and epizoochoric dispersal of diaspores, are only a selection of the processes at the level of the individual plant. These processes may change competitive relations between plant species and consequently influence the composition of plant communities (McNaughton 1968). It is generally believed that herbivores enhance plant diversity by their direct consumption of competitively dominant species and providing better conditions for less-competitive plant species (Harper, 1977; Milchunas & Lauenroth, 1993). However, detailed studies on the effects of herbivores on biodiversity have reported positive, weak as well as negative effects (Jefferies et al., 1994; Olff & Ritchie, 1998; Piek, 1998).

A major explanation for the high biodiversity of some areas in Western Europe with a long history of grazing management appears to be the differential herbivore pressure on various parts of a grazed area (WallisDeVries, 1995). The herbivores' differentiated habitat use influences strongly the outcome of the grazing management. Some parts will experience an 'intensive management', while in other parts there will be 'no management' at all. This pattern may be even more apparent in spatially and temporally heterogeneous landscapes. Nature management wants to know and understand the impact of the grazers on the grazed area. However, vegetation development under grazing occurs usually rather slow, especially at the higher ecological scales. For example, certain rare, but preferred plant species can disappear quite fast, but changes at the level of the plant community occur over a longer time period. Studies of the foraging behaviour and in particular the habitat use of the large herbivores contribute to gain a faster insight into the ongoing processes. As a consequence, the grazing management can be adjusted long before the impact on the vegetation would be visible.

2.1.6 Aim of the study

Different species and breeds of large ungulates have been introduced into several dune reserves along the Belgian coast as a management measure. The nature conservation expectations of this grazing management are high. However, management results and the predictability of them still carry a high level of uncertainty since little is known about the possible impact of the herbivores on such a relatively low-productive, heterogeneous ecosystem. This research does not aim to evaluate the grazing management in the first place, but aims to gain better insights into the (foraging) behaviour and the habitat use of the large herbivores in such a low-productive environment, with a considerable amount of spatial and temporal heterogeneity. We focus on different herbivore species and breeds, since we expect differences in their foraging behaviour and habitat use, due to their morphological and physiological differences. In the end, the results of the study are expected to contribute directly to the understanding of the herbivore impact.
The central hypothesis is that foraging behaviour reflects the nutritional ecology of the herbivores and provides a mean to gain insight in the mechanisms determining herbivore impact at the landscape scale.

Departing from the above mentioned characteristics of different ungulate species and breeds, we formulate the following hypotheses:
Cattle and equids, living year round in low-productive areas where preferred grasslands (with good-quality grasses) cover only smaller parts of the area, are expected to perform a broader habitat use to meet their requirements. We hypothesize that the cattle and equids will also forage in vegetation types, which are normally less preferred for grazing by large herbivores, like scrub and woodland (Chapter 2.2 – 2.4).
We hypothesize that large herbivores will adjust their foraging behaviour to seasonal changes in forage availability and quality, with an increased foraging activity in the less preferred vegetation units during autumn and winter (Chapter 2.2 – 2.4).
Since cattle and ponies differ in many morphological aspects (e.g. Highland cattle being much heavier than Shetland ponies) and physiological aspects (e.g. cattle being ruminants and ponies being hindgut fermenters) we hypothesize that both species will differ in at least some aspects of their foraging behaviour and habitat use. We expect that niche differentiation will occur: either they will forage in different habitat types, or when foraging in the same habitats they will select niches with a different species composition and/or sward height. The niche differentiation is even more expected since both species are foraging together in a nutrient poor system with a high animal biomass density (Chapter 2.3).
Because lactating animals have higher nutritional demands than non-lactating animals we expect that lactating equid mares will perform an adjusted foraging behaviour compared to non-lactating mares. We predict that lactating animals would achieve a greater energy intake by grazing longer and/or biting faster, and hence take more bites than non-lactating mares (Chapter 2.5).
It is known that horses grazing in pastures establish latrine areas where they do not graze, but there exists much less certainty about the fouling patterns of equids grazing in large heterogeneous areas, with contrasting reports on this matter in literature. We hypothesize that equids, free-ranging in a relatively large heterogeneous environment, eliminate where they graze, in contrast to equids grazing in pastures (Chapter 2.6).
We further expect that different equid species and breeds will show differences in at least some aspects of their foraging behaviour and habitat use, since they show important morphological (e.g. body size) and physiological differences (e.g. digestion efficiency). We therefore hypothesize that grazing time, biomass removal, browsing activity, vegetation selection, etc. will vary among equid groups, especially when comparing the donkey (*Equus asinus*) with horse breeds (*Equus caballus*).

2.1.7 Study areas

The research for this PhD was conducted in four study areas, situated in three nature reserves: 'Westhoek', 'Houtsaegerduinen' and 'Ghyvelde'. The first two are located in the coastal dunes of Belgium, near the French border. The latter is an old dune area in France close to the northern French coastline and bordering an equally old dune ridge in Belgium (fig. 1.1, 2.1). Climate in the coastal region is cool temperate with mild winters and mild summers. Mean annual temperature is 9.8 °C. In summer, autumn, winter and spring mean temperature is 15.9 °C, 10.8 °C, 3.9 °C and 8.7 °C, respectively; mean monthly precipitation per season is 60.7 mm, 74.8 mm, 56.5 mm and 48.5 mm, respectively (averaged over the period 1963-2002; Meteo WVL vzw).
All these reserves are relatively nutrient poor systems with a spatially heterogeneous vegetation pattern (see fig. 2.2-2.5). Biomass data (Cosyns, unpubl.) indicate relatively low levels of seasonal standing crop of the grassland types in the dune reserves compared to annual yield data of agricultural grasslands under different fertilizing levels (Table 2.2.; Table 2.4-2.7). Unfortunately, good figures on food quantity in the study areas are missing. Annual yield data are not available, while these would strengthen our assumption that the dune areas provide low forage quantity. More information is provided for forage quality. Crude protein content (as a measure for nutritive quality (France et al., 1999)) of the main

graminoids and herbs of the dune system (Cosyns, unpubl.) reach lower levels than those reported of graminoids and herbs typical for agricultural grasslands in the temperate regions (Table 2.2).
Domesticated grazers were released for nature management reasons. They are free-ranging in the entire reserve (Ghyvelde and Houtsaegerduinen) or in parts of it (Westhoek). The herbivores remain in the area year round. During the research period, they received no additional food. Herd size and composition are controlled to avoid inbreeding and overgrazing.

2.1.7.1 Westhoek-North

he Westhoek reserve (total area 340 ha) offers a diverse landscape consisting of a fore dune ridge and two dune slack zones that are separated by a large mobile dune. 'Westhoek-North' is a fenced area of 54 ha in the north of the Westhoek reserve, which is grazed by a herd of Konik horses and a small group of Highland cattle. The grazed area encompasses a relatively young dune slack zone, parts of the fore dune ridge and parts of the central large mobile dune. Scrubs of *Hippophae rhamnoides, Ligustrum vulgare* and to some lesser extent *Salix repens* occupy the largest part of the area. Before the start of the grazing project 12% of the original 79% scrub layer was cut down and removed, resulting in an area of ruderal vegetation composed of a low, grass-dominated layer (main species are *Holcus lanatus* and *Calamagrostis epigejos* and patches of tall herbs *Eupatorium cannabinum, Lythrum salicaria* and *Cirsium arvense*). The remaining area is covered by species-poor grassland, dominated by *Calamagrostis epigejos* or *C. canescens*, species-rich dune grassland with *Poa pratensis*, *Avenula pubescens, Veronica chamaedrys, Galium veru,* by young dune slack vegetation and moss dominated dune vegetation.
Grazing by Konik horses in Westhoek-North started in 1998 with two mares and two stallions. During the observation period (August 1998 – March 1999) the herd was enlarged with one foal.

2.1.7.2 Westhoek-South

'Westhoek-South' (ca. 60 ha), a fenced area in the south of the Westhoek is grazed by a herd of Shetland ponies and a small group of Highland cattle. The area encompasses a dune slack zone and an inner dune ridge. Two thirds of this area is covered by more or less closed scrub vegetation: main shrub species are *Hippophae rhamnoides, Ligustrum vulgare, Crataegus monogyna* and *Prunus spinosa*; tree species are several Poplar species (*Populus x canadensis*, *P. tremula*, *P. canescens), Ulmus minor* and *Alnus glutinosa*. The other third of the fenced area is occupied by grasslands and herbaceous vegetations: species-rich dune grassland with *Poa pratensis*, *Avenula pubescens, Veronica chamaedrys* and *Galium verum*; tall herb vegetation with *Cirsium arvense, Eupatorium cannabinum, Lysimachia vulgaris, Lythrum salicaria* or *Iris pseudacorus*; patches of species-poor grassland enclosed by scrub, dominated by *Calamagrostis epigejos*; moss-dominated vegetation (*Tortula ruralis* ssp. *ruraliformis, Hypnum cupressiforme* var. *lacunosum* and *Brachythecium albicans* are dominants) and some marram dune (*Ammophila arenaria*) vegetation.
Eight Shetland ponies and two Highland cattle were released, in 1997 and 1998 respectively, as a nature management measure in Westhoek-South. Observations of ponies took place between August 1998 and March 2002. Composition of the herd of Shetland ponies changed during the study period: 25 foals were born in the reserve, one mare was introduced, the first dominant stallion was replaced by another stallion and 15 ponies were transferred to other reserves to avoid overgrazing. In August 1998 there were seven mares with foals and one stallion. In March 2002, 19 ponies were grazing in Westhoek-South: 9 females (6 lactating mares, 1 non-lactating mare and 2 fillies) and 10 males (1 dominants stallion, 3 geldings, 2 yearling males and 4 colts).
Data of the foraging behaviour of the Highland cattle were collected during August 2001 and March 2002. During that period one cow and three bulls (two of them are offspring of the cow) made up the cattle group.

2.1.7.3 Houtsaegerduinen

In the Houtsaegerduinen a herd of donkeys graze all over the reserve (total area 80 ha). The site is mainly occupied by *Hippophae rhamnoides/Ligustrum vulgare* scrub, with relatively small and scattered patches of dune grassland and moss-dominated dune vegetation. Old, deteriorating *Hippophae* scrub is generally replaced by species-poor grassland dominated by *Calamagrostis epigejos*. Part of the area has been planted with *Alnus glutinosa* and several non-native tree species (*Populus* div. spp.).
As a nature management measure five donkey mares and one donkey stallion were released in the area in April 1997. Data of field observations of the donkeys integrated in this PhD were collected over a time span of three years (August 1998 – July 2001). At the start of the observations the herd consisted of five adult mares, one adult stallion and two foals. One more mare was introduced in 1999 and 15 foals were born in the reserve. In July 2001 12 female donkeys (7 lactating mares, 2 non-lactating mares and 4 fillies) and 9 male donkeys (3 adult stallions, 3 yearlings and 3 colt foals) were grazing in the Houtsaegerduinen.

2.1.7.4 Ghyvelde

In Ghyvelde (ca. 75 ha) a herd of Haflinger horses is grazing the entire area. Two thirds of this area is open habitat formed by *Carex arenaria*-dominated grassland, alternating with moss-dominated vegetation (*Hypnum cupressiforme* var. *lacunosum, Dicranum scoparium* and *Polytrichum juniperinum* are among the most prominent moss species). One central forest and several dispersed, small congregations of trees shape the woodland at the site, which is mostly

afforested. Approximately 7% of the area is taken by spontaneous scrub of *Hippophae rhamnoides, Ligustrum vulgare, Salix repens* and *Sambucus nigra.*
Observations of the Haflinger horses used in this PhD took place between May 2000 and April 2001. At the initiation of the observations in Ghyvelde the herd of Haflinger horses was composed of four stallions, 11 mares and three foals. Composition of the herd changed twice, but during most of the observations 12 adult horses (three stallions, nine mares) and two foals were grazing the area.

2.1.7.5 Vegetation units

During observations we recorded the vegetation type where the focal animal was located. It was coded according to Provoost & Hoffmann (1996). This code is primarily based on vegetation physiognomy (forest, scrub, grassland, ...) and on the the dominant plant species. Accompanying species were also noted, e.g. species that influence vegetation structure. This recording of the vegetation type was appointed to the scale of the patch where the animal was located. For data processing we lumped several vegetation types into higher order vegetation units, depending on vegetation structure and assumed relevance to large herbivores, i.e. open vegetation and moss dunes, grassland, rough grassland, rough vegetation, grassland with shrub invasion, scrub and woodland. Most of these vegetation units are present in all study areas, but differ in some aspects in the different areas. Table 2.3 gives an overview of the distinguished vegetation units, their characteristics and their cover in the different areas, as also described below.
Main species of open (i.e sparsely vegetated) vegetation are *Carex arenaria, Festuca juncifolia* or *Ammophila arenaria.* Mosses and lichens are the main constituants of so-called moss dunes. In Westhoek-South and Houtsaegerduinen, dry dune grassland with *Poa pratensis, Avenula pubescens, Veronica chamaedrys, Galium verum* are part of the 'grassland' type, as well as the *Holcus lanatus* grasslands. Grasslands with *Arrhenatherum elatius* as main graminoid are also part of the grassland type in Houtsaegerduinen. *Carex arenaria* dominates the grassland type in Ghyvelde. Rough grassland, only present in Westhoek-South and Houtsaegerduinen, is formed by the species-poor grasslands dominated by *Calamagrostis epigejos.* Additionally, the wet patches occupied by *Juncus subnodulosus* whether or not accompanied by *Lysimachia vulgaris, Lythrum salicaria* or *Mentha aquatica,* are part of the 'rough grassland' in Westhoek-South. Rough vegetation is characterized by tall forbs such as *Eupatorium cannabinum, Cirsium arvense, Lythrum salicaria* and *Iris pseudacorus* in Westhoek-South, *Eupatorium cannabinum, Cirsium arvense* and *Urtica dioica* in Houtsaegerduinen and *Urtica dioica* in Ghyvelde. Vegetation entities formed by *Rosa pimpinellifolia,* only present in Westhoek-South and Houtsaegerduinen, are also classified as 'rough vegetation'. Where shrub species invade the grassland entities the vegetation evolves into grassy patches with young scrub of mainly *Hippophae rhamnoides, Ligustrum vulgare* or *Salix repens,* i.e. 'grassland with scrub invasion' (only present in Westhoek-South and Houtsaegerduinen). Main shrub species in the three reserves are *Hippophae rhamnoides, Ligustrum vulgare* and *Salix repens.* In Westhoek-South *Crataegus monogyna* and *Prunus spinosa* are additional important shrub species. *Sambucus nigra* is an important shrub species in Ghyvelde. Poplar species are part of the woodland in all three reserves. *Ulmus minor* and *Alnus glutinosa* are additional tree species in Westhoek-South and Houtsaegerduinen.

2.1.8 Outline of Chapter 2

Chapters 2.2 to 2.4 focus entirely on the foraging behaviour and habitat use of different large herbivores, grazing in coastal dune areas. Three different parts, each related to different herbivores, are distinguished: Haflinger horses, Highland cattle, Shetland ponies and Donkeys are the study subjects of part 2.2, 2.3 and 2.4, respectively. In all three parts we investigated how the grazing activity varied within the spatial and seasonal heterogeneity of the study areas. In the work on donkeys we enclosed the changes in foraging behaviour over a period of three years. Additionally, in the case of the cattle and ponies and the donkeys we discussed the potential role of the herbivores in relation to the nature conservation objectives. Non-foraging behaviour was included in the study of the Haflinger horses. In Chapter 2.5 we explore differences in grazing behaviour between reproductive and non-reproductive mares in both donkeys and Shetland ponies. Chapter 2.6 deals with the question whether free-ranging horses perform latrine behaviour or simply defecate where they graze.
The impact of the observation method on reported time budgets and habitat use of free-ranging equids is investigated in Chapter 2.7. All observational data used in this thesis were collected through continuous focal animal sampling as described by Altmann (1974). This method of sampling provides detailed data on time budgets and habitat use of the observed animals. The extensive data set is a valuable point of departure to compare the technique of continuous focal animal sampling with the less time consuming technique of instantaneous sampling (scan sampling). We investigated whether instantaneous sampling with a given time interval and continuous sampling showed differences in the estimate of time budget and habitat use of free-ranging equids.
(Possible) solutions to the raised hypotheses are compiled in Chapter 2.8. Can this field study provide insights in the underlying mechanisms of foraging behaviour of large herbivores? What is the relevance of our findings for nature management with large herbivores in coastal dunes? What do our results suggest about differences in foraging behaviour between equid species and breeds?

2.1.9 *Data sources*

Research results are based on observational data collected by several persons. Besides the field data of my own, the observational data of two 'licentiate' (i.e. Master in Science) students, who were supervised by me, were included. Additionally, I incorporated the field data of four students who had done their licentiate thesis in a period preceding (1998-1999) this PhD research or during the beginning of it (1999-2000). These persons are all co-authors of the chapters in which their data were incorporated.

Figure 2.1 - Geographical location of the different study sites. 1: Houtsaegerduinen, 2: Westhoek-North, 3: Westhoek-South, 4: Ghyvelde

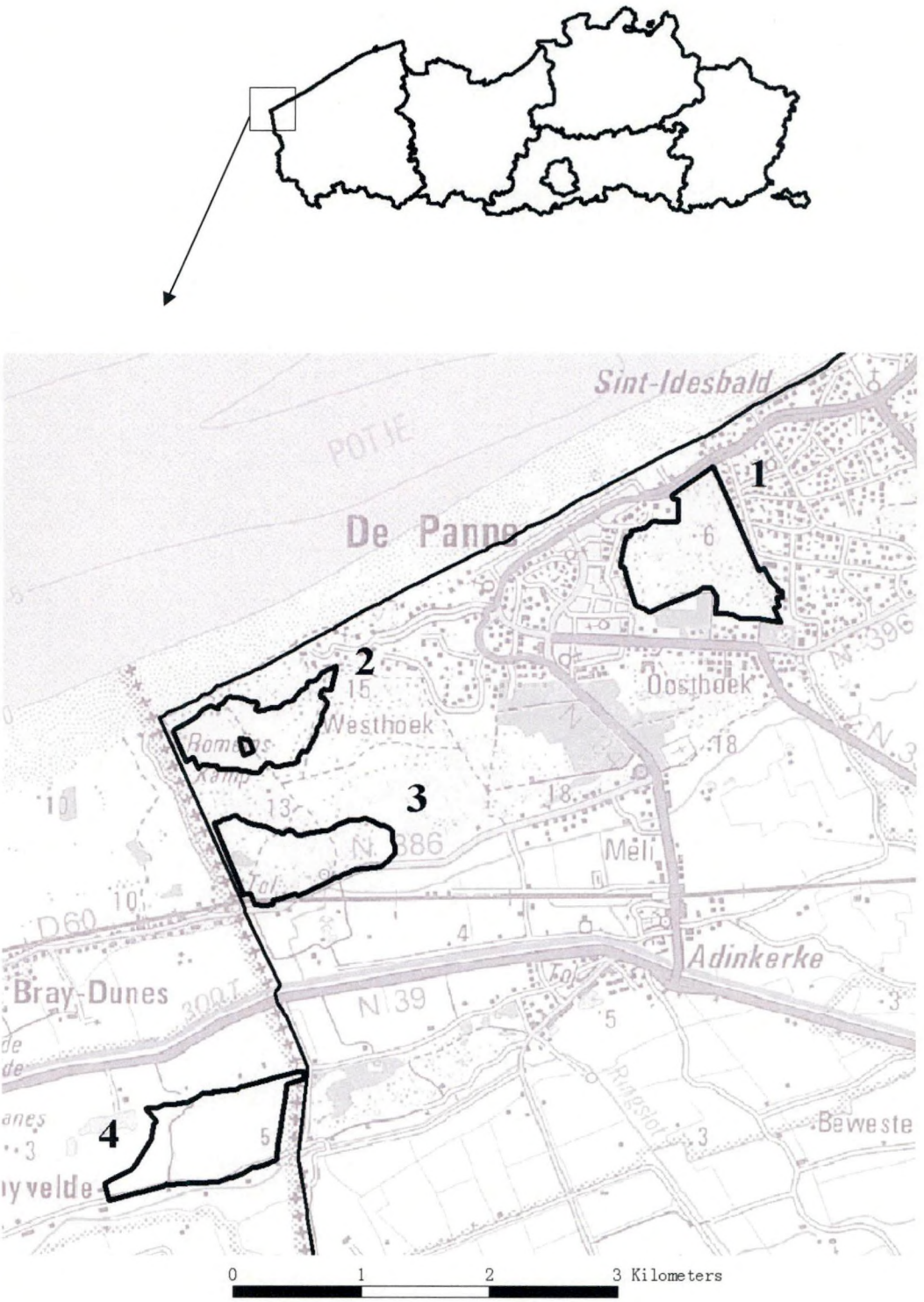


Table 2.1 - Seasonal standing crop of grasslands in the dune system compared with production figures of some managed grasslands in temperate climate.conditions.

Source 1: unpublished data Cosyns

Mean seasonal standing crop of graminoids and herbs of the grassland types in Houtsaegerduinen (HS) and Westhoek-South (WS) under grazed conditions

[a] the different grassland types included are grassland, rough grassland and rough vegetation as described in Table 2.3

2: Ternier et al. 2001

Sum of above ground production of the first cut (spring or early summer) and regrowth (up to October in two or three cuts) of agriculturally managed grasslands dominated by *Poa trivialis, Lolium perenne, Elymus repens, Agrostis* sp. and/or *Alopecurus pratensis* with different fertilizing regimes in the province of West-Flanders (W-Vl), Belgium

3: Morrison et al. (1980, cit. in Radcliffe & Baars (1987))

Annual yields from ryegrass swards in the UK, receiving 450 kg N ha^{-1} yr^{-1} (range and average in g DM m^{-2} yr^{-1})

4: Radcliffe & Baars (1987)

Annual yields of pastures receiving phosphor fertilizer 'as required' (average in g DM m^{-2} yr^{-1})

Source	System	Vegetation	Area	season	biomass	
					g/m²	%live
1	Dunes	Grassland types [a]	HS	Summer	368	93
				Autumn	291	85
				Winter	227	26
				Spring	236	63
			WS	Summer	313	74
				Autumn	307	87
				Winter	224	8
				Spring	240	86
2	Agriculture	Grassland with high level of fertilizers	W-Vl	Total	1410	
		Grassland without fertilizers	W-Vl	Total	950	
3		Ryegrass grassland	UK	Total	(610- 1430)1140	
4		Pasture	NZ	Total	1040	

Table 2.2 - Range and average values of crude protein and NDF of some graminoids, herbs and woody plants in the dune systems Houtsaegerduinen and Westhoek in the different seasons, compared to those of graminoids and herbs in agricultural grasslands. Crude protein contents (CP) and Neutral Detergent Fibre (NDF), expressed as proportion of dry matter.
Sources:
1: unpublished data Cosyns, see for detailed information Table2.8

Sampled graminoids (they were not all sampled every season): *Ammophila arenaria, Agrostis stolonifera, Arrhenatherum elatius, Carex arenaria, Carex* sp, *Calamagrostis epigejos, Festuca juncifolia, Holcus lanatus, Juncus subnodulosus, Juncus* sp, *Poa trivialis, Poa* sp. (these species were not all sampled every season)

Sampled herbs (they were not all sampled every season): *Anthriscus caucalis, Chelidonium majus, Cirsium arvense, Claytonia perfoliata, Eupathorium cannabinum, Galium aparine, Hieracium umbellatum, Rubus caesius, Urtica dioica,* mix of herbs.

Sampled woody plants (they were not all sampled every season): *Fraxinus excelsior, Rosa canina, Rosa pimpinellifolia, Salix repens.*

2: NRC, 1989 and http://eesc.orst.edu/agcomwebfile/edmat/html/pnw/pnw503/composition.html

Graminoids: *Lolium perenne, Phleum pratense, Poa pratensis* (NDF values are only from *Phleum pratense*)

Herbs: *Trifolium repens, Trifolium pratense*

Source	System	Plants	Season	CP (%)		NDF (%)	
				range	avg	range	avg
1	Dunes	Graminoids	Summer	3.6 – 12.6	9.6	32.2 - 76.4	61.1
			Autumn	7.2 – 18.4	13.1	48.3 – 73.7	58.8
			Winter	3.7 – 19.4	8.7	46.6 – 78.2	68.3
			Spring	7.1 – 17.0	12.6	54.2 – 75.8	61.9
		Herbs	Summer	9.1 – 15.6	11.2	32.2 – 52.6	44.5
			Autumn	8.3 – 26.9	15.8	25.3 – 54.7	39.3
			Winter	17.0 – 21.4	19.2	22.9 – 40.0	31.4
			Spring	10.1 – 18.2	14.1	25.5 – 47.8	35.8
		Woody plants	Summer	5.7 – 12.4	9.3	33.6 – 58.6	48.3
			Autumn	6.7 – 8.5	7.6	35.0 – 56.3	47.1
			Winter	6.0	6.0	58.1	58.1
			Spring	6.9	6.9	47.0	47.O
2	Agriculture	Graminoids	Early vegetative	12.2 – 19.0	16.2	55.7	55.7
			Hay	8.6 – 10.8	9.4	61.4	61.4
		Herbs	Early vegetative	22.3 – 25.9	24.0	26.7	26.7
			Hay	15.0 – 22.4	18.7	36.0 – 46.9	41.4

Table 2.3 - Area, description and dominant plant species of the vegetation units distinguished in the study sites Westhoek-South, Houtsaegerduinen and Ghyvelde

Vegetation unit	Cover (%)	Area in ha	Description and dominant species
Open vegetation & Moss dunes			sparse vegetation cover with *Carex arenaria*, *Festuca juncifolia* or *Ammophila arenaria*
			vegetation cover provided by mosses and lichens
Westhoek -South	11.0	6.6	
Houtsaegerduinen	7.8	6.3	
Ghyvelde	32.0	24.3	
Grassland			
Westhoek -South	9.4	5.6	species rich dune grasslands + moist *Holcus lanatus* grasslands
Houtsaegerduinen	4.7	3.8	species rich dune grasslands + grasslands with *Holcus lanatus* and/or *Arrhenatherum elatius*
Ghyvelde	35.0	26.5	*Carex arenaria* - dominated grasslands
Rough grassland			
Westhoek -South	7.7	4.6	species-poor grasslands dominated by *Calamagrostis epigejos* + wet patches occupied by *Juncus subnodulosus*
Houtsaegerduinen	4.1	3.3	species-poor grasslands dominated by *Calamagrostis epigejos*
Rough vegetation			
Westhoek -South	9.1	5.5	vegetation dominated by *Rosa pimpinellifolia* + vegetation dominated by tall forbs such as *Eupatorium cannabinum, Cirsium arvense, Lythrum salicaria* or *Iris pseudacorus*
Houtsaegerduinen	3.5	2.9	vegetation dominated by *Rosa pimpinellifolia* + vegetation dominated by tall forbs such as *Eupatorium cannabinum*, *Urtica dioica* or *Cirsium arvense*
Ghyvelde	3.0	2.3	vegetation dominated by tall herbs, mainly *Urtica dioica*
Grassland/Shrub			grassland in which young scrub of mainly *Hippophae rhamnoides, Ligustrum vulgare* or *Salix repens* appear
Westhoek -South	7.1	4.2	
Houtsaegerduinen	2.0	1.6	
Scrub			main shrub species:
Westhoek -South	41.3	24.8	*Hippophae rhamnoides, Ligustrum vulgare, Salix repens, Crataegus monogyna,Prunus spinosa*
Houtsaegerduinen	67.0	54.4	*Hippophae rhamnoides, Ligustrum vulgare, Salix repens*
Ghyvelde	7.0	5.3	*Hippophae rhamnoides, Ligustrum vulgare, Salix repens , Sambucus nigra*
Woodland			main tree species:
Westhoek -South	14.4	8.6	*Populus* spec., *Ulmus minor, Alnus glutinosa*
Houtsaegerduinen	10.8	8.8	*Populus* spec., *Ulmus minor, Alnus glutinosa*
Ghyvelde	23.0	17.4	*Populus* spec.

Note: for analyses in Chapter 2.5 Grassland, Rough grassland, Open vegetation and Moss dunes were lumped together in the vegetation unit 'Grassy vegetation';
for analyses in Chapter 2.7 Open vegetation and Moss dunes were incorporated in the vegetation unit 'Grassland'
Westhoek-North is not mentioned in the table, since data of Westhoek-North were only used in Chapter 2.6 (Eliminative behaviour), where we did not use the level of vegetation units but the level of vegetation types.

Table 2.4 (unpublished data of Cosyns) - Standing crop of several vegetation units in two grazed dune areas.
Vegetation was cut on N plots of 50x50cm, dried, separated in graminoids, forbs and woody plants and weighted. %live: proportion of the standing crop which was live (green) material. Undet.: plant material which could not be identified as graminoid, forbs or woody. Winter: data from February 1999; Summer: data from July 1999.

Area	Season	Vegetation unit		Gram.		Forbs		Wood		Undet.	
				g/m²	%live	g/m²	%live	g/m²	%live	g/m²	
Westhoek-South	Winter	Open A1		442,00	24	0,00		0,00			
		Open A3/A4		25,64	14	0,00		0,00			
		Moss dune		6,49	100	3,85	75	0,00			
		Grassland		59,79	6	9,14	58	0,12	100	26,28	
		Rough grassland		387,21	0	20,31	3	0,80	100		
		Rough vegetation		227,80	0	5,14	41	83,17	100		
		Woodland		1,82	100	26,14	91	2,72	100		
	Summer	Open A1		485,61	87	2,55	62	0,00			
		OpenA3/A4		14,47	99	2,96	100	0,00			
		Moss dune		17,77	91	6,17	96	0,00			
		Grassland		107,76	77	50,83	100	3,63	100	8,22	
		Rough grassland		366,57	61	189,73	100	1,64	100	10,83	
		Rough vegetation		155,68	41	152,64	100	206,90	100	2,58	
		Woodland		70,14	100	87,96	86	34,88	100	1,46	
Houtsaegerduinen	Winter	Open A1		146,44	53,62	0		0			
		Open A3/A4		6,88	100	0,04	100	0			
		Moss dune		9,07	42,03	2,53		0			
		Grassland		73,92	72,67	10	12,8	34,4	100		
		Rough grassland		358,51	0,91	0		6,08	100	5,68	
		Rough vegetation		186,00	18,82	0,65	20	160	100		
	Summer	Open A1		1047,12	51,22	0,15	90,910	0			
		Open A3/A4		14,06	62,16	0,32	37,5	0			
		Moss dune		27,62	86,50	13,37	94,3156	0			
		Grassland		449,07	100	77,49	96,6191	24,16	100	12,33	
		Rough grassland		314,08	82,73	7,86	76,2874	19,95	100		
		Rough vegetation		110,47	100	31,17	89,0204	188,93	100	9,33	

Table 2.5 (Meydam, 1996) - Standing crop of exclosures in several vegetation units in Meijendel, a dune area in the Netherlands. Two parts (Kijfhoek/Bierlap, ca 275 ha and Helmduinen, ca 135 ha) are grazed by Galloway cattle and Fjord horses, Proportion of edible graminoids were estimated (unpubl. data Van der Hagen), Estimated values were used to calculate the standing crop of the edible graminoids; a: we used the data to calculate the total standing crop of the vegetation units.

Vegetation unit	ha		graminoids			Total [a]	
	Kijfhoek	Helmduinen	Proportion (%)	Standing crop (g/m²)		Standing crop (g/m²)	
				Nov 1994	Nov 1995	Nov 1994	Nov 1995
Herbaceous grassland	13,75	10,13	32	41	33	128,12	103,12
Carex arenaria dominated grassland	13,75	6,75	80	186	183	232,50	228,75
Moss dune	6,87	3,37	3	1	2	33,33	66,67
Moss dune	6,87	3,37	35	46	32	131,43	91,43
Moss dune with *Calamagrostis epigejos*	8,25	6,75	17	19	29	111,76	170,59
Calamagrostis epigejos dominated grassland (short)	13,75	13,50	80	151	264	188,75	330,00
Phragmites australis	1,20	5,70	90	377	577	418,89	641,11
Herbaceous grassland	13,75	10,13	45	95	126	211,11	280,00
Open vegetation with *Ammophila arenaria*	41,25	20,25	15	57	23	380,00	153,33

Table 2.6 (Putman, 1986) - Total annual production of several grazed vegetation units in the New Forest, Great Britain.

Vegetation units	Growing season production (g/m²)	
	1977-78	1978-79
Re-seeded lawns	349	226
Streamside lawns	473	492
Improved grasslands	321	329
Acid grasslands	190	158
Bog	549	-

Table 2.7 (Ternier et al. 2001) - Total annual production and crude protein values of several grassland types in the province West-Vlaanderen, Belgium. Crude protein (CP) values expressed as proportion of dry matter.
Main species of grassland managed for botanical diversity: *Elymus repens, Lolium perenne, Poa trivialis,Agrostis* spec.,*Bromus hordeaceus, Alopecurus pratensis,Holcus lanatus,Lolium multiflorum,Senecio jacobaea, Trifolium repens, Poa annua, Arrhenatherum elatius, Ranunculus* spec., *Cardamine hirsuta;*
Grassland managed for avifauna diversity:*Elymus repens, Lolium perenne, Poa trivialis, Agrostis* spec., *Bromus hordeaceus, Alopecurus pratensis, Holcus lanatus, Lolium multiflorum, Senecio jacobaea, Trifolium repens;*
Classical production grassland: *Elymus repens, Lolium perenne, Poa trivialis, Agrostis* spec., *Bromus hordeaceus, Alopecurus pratensis, Holcus lanatus, Lolium multiflorum.*

Grassland type	**Fertilizers**	**Mowing regime**	**Total production (g/m^2)**	**CP (%) first cut**	**CP (%) regrowth**
Grassland managed for botanical diversity	none added	Jul, (Aug), Oct	950	6,1	13,7
Grassland managed for avifauna diversity	Intermediate level	Jun, Aug, Oct	1117	6,4	14,6
Classic production grassland	High level	May, Jun, Aug, Oct	1410	13,7	14,0

Table 2.8 - Nutritive value of several plant species.
Sources:
A : unpublished data of Cosyns, E. Results of chemical analyses of hand-plucked samples representing bites. (HS: Houtsaegerduinen; WS: Westhoek-South; WN: Westhoek-North)
B: several literature sources:
1. http://eesc.orst.edu/agcomwebfile/edmat/html/pnw/pnw503/composition.html
2. NRC, 1989
3. Vulink, 2001. Data of the three forage classes in a reed dominated vegetation (OP: Oostvaardersplassen, NL)
4. Isterdael et al. 1990. Three main forage species for sheep grazing in heather (KH: Kalmthoutse heide, B)

All values expresses on a dry matter basis. CP = Crude protein; NDF = Neutral detergent fibre; ADF = Acid detergent fibre; ADL = lignine; SS = Soluble sugars; DE = Digestible energy

Source	Vegetation unit	Species	Area	Season	CP	NDF	ADF	ADL	SS	DE
					(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(Mcal/kg)
A	Open A1	*Ammophila arenaria*	HS	Spring	7,1	75,8	43,4	8,8	1,5	
				Winter	3,7	74,9	43,6	9,0	2,3	
			WS	Summer	3,6	76,2	42,4	9,7	4,9	
	Open A3/A4 Moss dune	*Carex arenaria*	HS	Spring	12,9	57,4	27,2	5,3	7,1	
				Summer	7,4	66,4	33,1	6,5	6,0	
				Autumn	7,2	65,0	32,6	7,3	6,7	
			WS	Spring	10,3	59,8	28,6	6,2	8,0	
				Summer	9,0	66,7	33,1	7,0	5,2	
				Autumn	11,0	69,7	34,5	6,7	2,3	
				Winter	7,2	70,7	36,9	7,8	4,1	
		Festuca juncifolia	HS	Winter	5,4	71,0	38,1	4,5	3,6	
			WS	Spring	8,3	63,5	32,0	4,9	8,6	
				summer	5,9	70,1	37,4	5,2		
	Grassland	mix: *Holcus lanatus, Carex* spec, *Juncus* spec, *Poa trivialis, Senecio jacobaea*	WS	Summer	14,7	44,6	21,0	4,8	10,6	
				autumn	13,6	50,7	24,9	7,2	5,9	
		mix: *Holcus lanatus, Calamagrostis epigejos*	WS	Summer	12,9	56,7	26,8	4,0	6,1	
				Autumn	18,3	48,3	21,7	5,1	6,2	
		mix: *Holcus lanatus, Poa trivialis, Juncus* spec	WS	Summer	12,6	47,4	23,3	5,1	10,9	
		Agrostis stolonifera	WS	Summer	10,7	61,1	31,2	4,3	6,9	
		Arrhenatherum elatius	HS	Spring	14,1	54,6	26,8	2,9	4,2	
				Summer	4,9	61,3	35,0	4,4	14,6	
				Autumn	18,4	52,5	27,1	5,5	5,5	
				winter	19,4	46,6	21,5	2,3	9,1	
		Galium aparine	HS	Spring	10,7	37,5	24,2	4,7	12,1	
				Summer	10,4	52,1	36,6	8,7	3,3	
			WS	Spring	18,3	32,3	22,9	5,9	2,8	
				Summer	9,1	52,6	35,8	7,7	3,6	
	Rough grassland	*Calamagrostis epigejos*	HS	Spring	15,8	66,5	35,0	5,5	2,4	
				Summer	8,3	76,4	41,4	6,6	1,6	
				Autumn	10,4	73,7	46,4	6,2	2,9	
				winter	7,8	78,2	43,5	7,3	2,2	
		Juncus subnodulosus	WS	Spring	17,0	63,4	27,3	1,5	3,5	
				summer	7,2	73,6	36,5	3,1	1,6	
		mix: *Juncus spec, Poa spec.*	WS	Spring	15,2	54,2	25,8	4,2	7,3	
				Autumn	12,7	51,4	23,2	5,0	12,7	
	Rough vegetation	*Cirsium arvense*	WS	Spring	10,1	47,8	32,8	9,2	0,7	
				Autumn	26,9	36,0	22,9	6,2	3,9	
		Eupatorium cannabinum	HS	Autumn	8,3	43,9	29,3	9,1	2,1	
		Rubus caesius	HS	Summer	11,6	42,6	26,0	7,3	6,6	
				Autumn	9,4	36,7	22,4	5,7	8,3	
		Rosa pimpinellifolia (fruits)	HS	Summer	6,5	46,3	35,4	15,0	15,2	
		Hieracium umbellatum	HS	Summer	9,3	43,0	28,7	7,1	4,1	
	Scrub	*Ligustrum vulgare*	HS	Autumn	8,5	35,0	24,3	12,6	7,3	
		Rosa canina (fruits)	HS	Summer	5,7	58,6	40,4	12,4	6,6	
				Autumn	6,7	49,9	38,9	15,7	10,0	

Source	Vegetation unit	Species	Area	Season	CP (%)	NDF (%)	ADF (%)	ADL (%)	SS (%)	DE (Mcal/kg)
		Salix repens	WN	Spring	6,9	47,0	36,2	14,4	14,5	
				Summer	12,5	54,7	38,5	16,6	3,2	
				Autumn	7,7	56,3	42,3	15,7	6,7	
				Winter	6,0	58,1	44,4	17,2	5,0	
		Claytonia perfoliata	HS	Winter	21,4	22,9	14,5	3,8	10,6	
			WS	Spring	13,2	35,8	19,0	8,0	4,9	
		Diplotaxis tenuifolia	WN	Summer	17,9	32,2	23,7	6,3	9,8	
		mix of herbs	HS	Winter	17,0	40,0	27,0	14,6	3,4	
	Woodland	*Fraxinus excelsior*	HS	Summer	12,4	33,6	18,9	6,0	4,4	
		Urtica dioica	HS	Summer	15,6	32,2	20,0	6,0	2,2	
				Autumn	13,4	54,7	37,0	10,2	1,3	
		Anthriscus caucalis	WS	Spring	18,2	25,5	18,8	6,3	1,7	
		Chelidonium majus	HS	Autumn	21,0	25,3	15,6	5,0	6,5	
B	Fertile grassland	*Lolium perenne*		Early vegetative	19,0					3,50
				Hay	8,6					2,82
		Phleum pratense		Late vegetative	12,2	55,7	29,0			2,37
				Hay	10,8	61,4	35,2			2,06
		Poa pratensis		Early vegetative	17,4					2,09
				Hay	8,9					1,71
		Trifolium repens		Early vegetative	25,8					2,50
				Hay	22,4	36,0	32,0			2,20
		Trifolium pratense		Early vegetative	22,3	26,7	19,9			3,19
				Hay	15,0	46,9	36,0			2,22
	Reed dominated vegetation	grasses	OP	Spring	12,0	53,5				
				Autumn	18,5	48,9				
		Phragmites australis	Op	Spring	22,2	62,9				
				Autumn	16,2	64,0				
		herbs	OP	Spring	20,7	32,5				
				Autumn	23,4	34,7				
	Heathland	*Deschampsia flexuosa*	KH	Spring	10,7					
		Molinia caerulea	KH	Spring	14,8					
		Calluna vulgaris	KH	Spring	7,7					

Table 2.9 - Composition of the herds of equids and the group of cattle in the three Flemish nature reserves. The data cover the different study periods used in this work. The situation at the beginning of the year is given.

Study site	Species	year	females				males				Total
			adult	2-year	1-year	newborn	adult	2-year	1-year	newborn	
Houtsaegerduinen 80 ha	Donkeys	jan/98	5				1				6
		jan/99	5			1	1			1	6 + 2
		jan/00	5		2	2	1		1	1	9 + 3
		jan/01	5	2	2		1	1	1	3	12 + 3
		jan/02	7	2		4	4	1	3	3	17 + 7
Westhoek-South 54 ha	Shetland ponies	jan/98	7				1				8
		jan/99	7			2	1			5	8 + 7
		jan/00	8		2	4	-		3	2	13 + 6
		jan/01	8	2	2		1	3	1	2	17 + 2
		jan/02	7	-		3	3	1	2	4	12 + 7
	Highland cattle	jan/98									0
		jan/99	1				1				2
		jan/00	1				1			1	2 + 1
		jan/01	1				1	1	1		4
		jan/02	1				2	1			4
Westhoek-North 60 ha	Konik	jan/99	2				2				4
		jan/00	2			1	2				4 + 1
	Highland cattle	jan/99	4								4
		jan/00	4								4

Figure 2.2 - General vegetation map of Ghyvelde, based on FCIR aerial photo interpretation

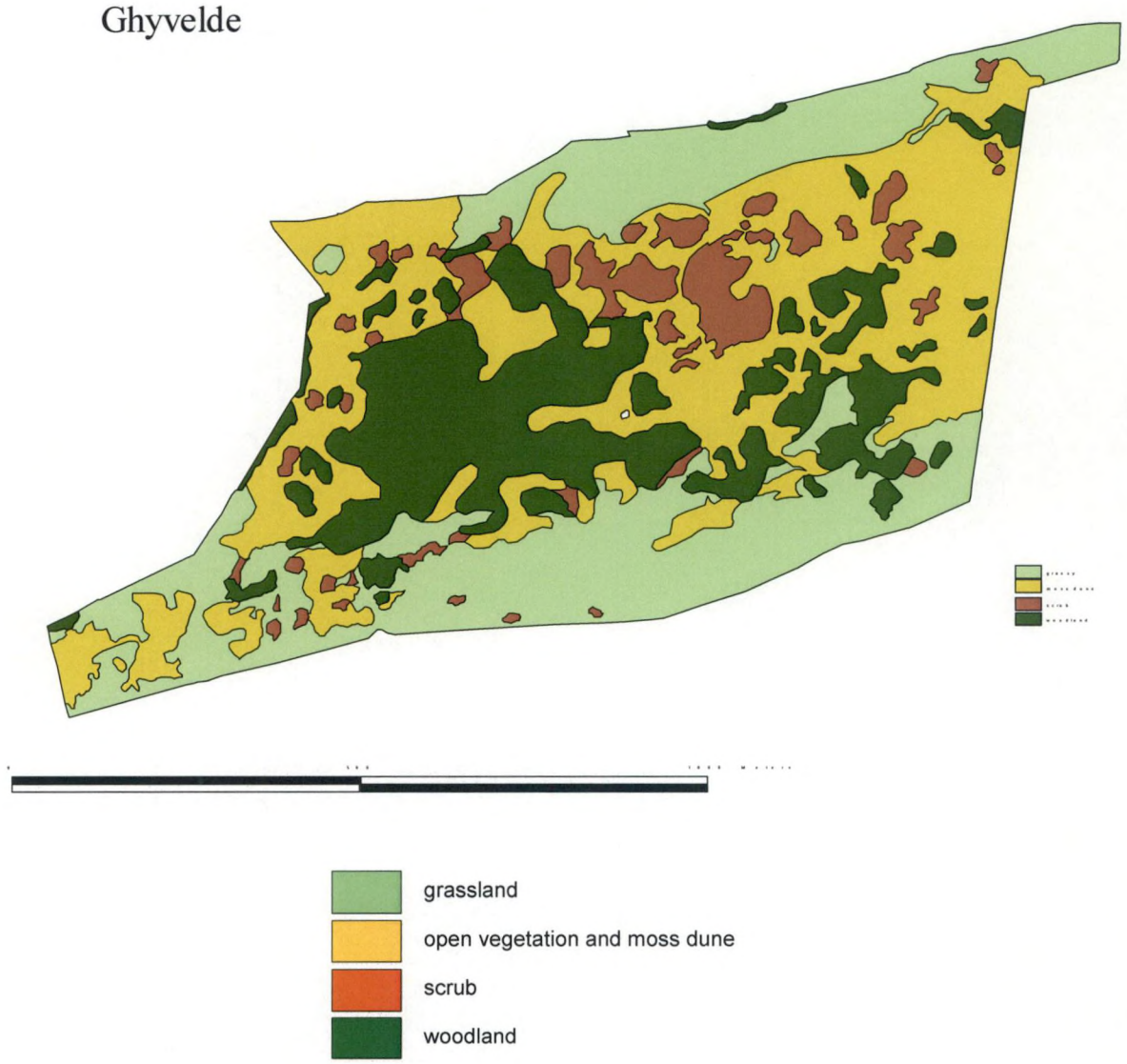


Figure 2.3 - General vegetation map of Westhoek-South, based on FCIR aerial photo interpretation

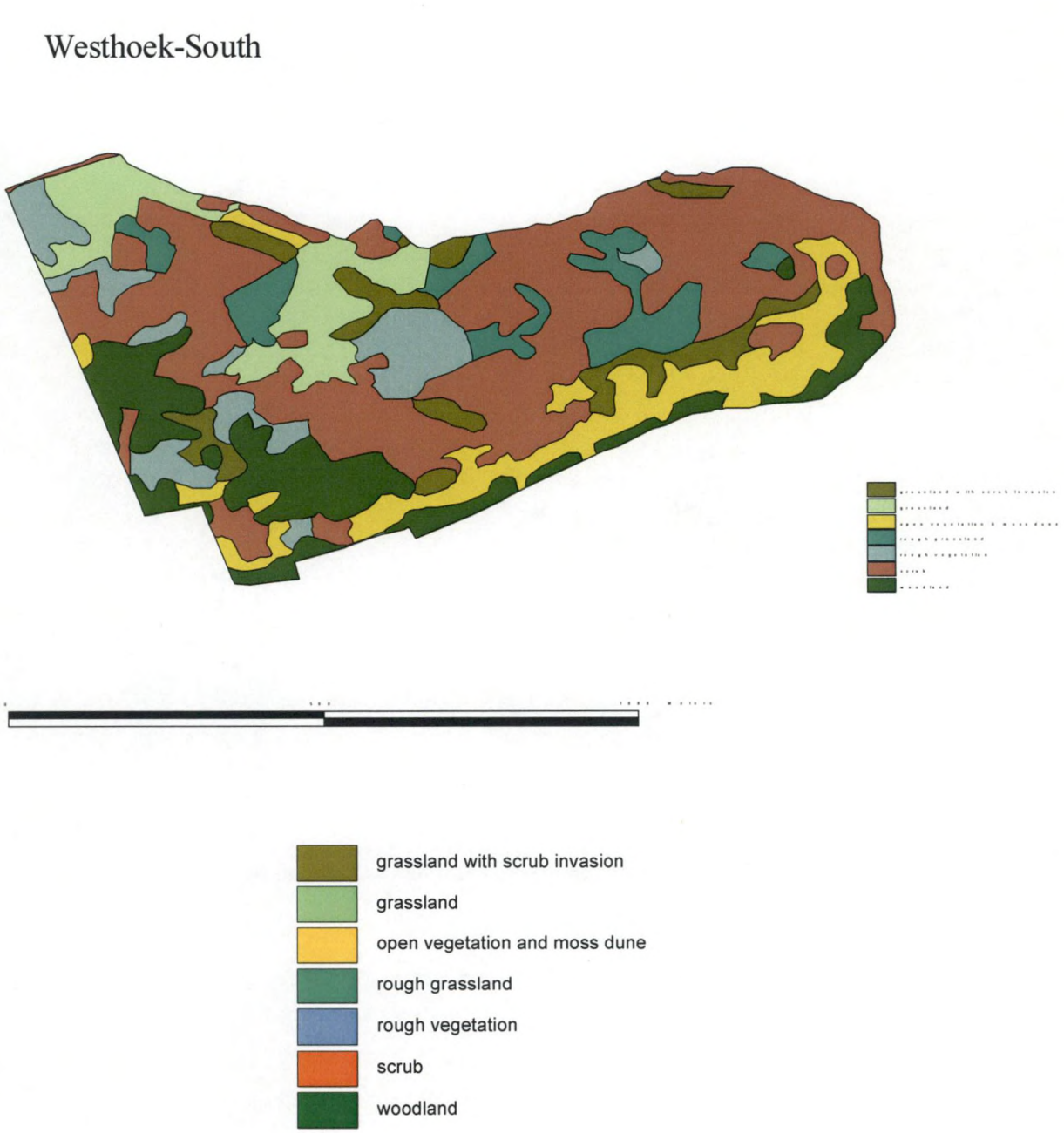


Figure 2.4 - General vegetation map of the FNR Houtsaegerduinen, based on FCIR aerial photo interpretation

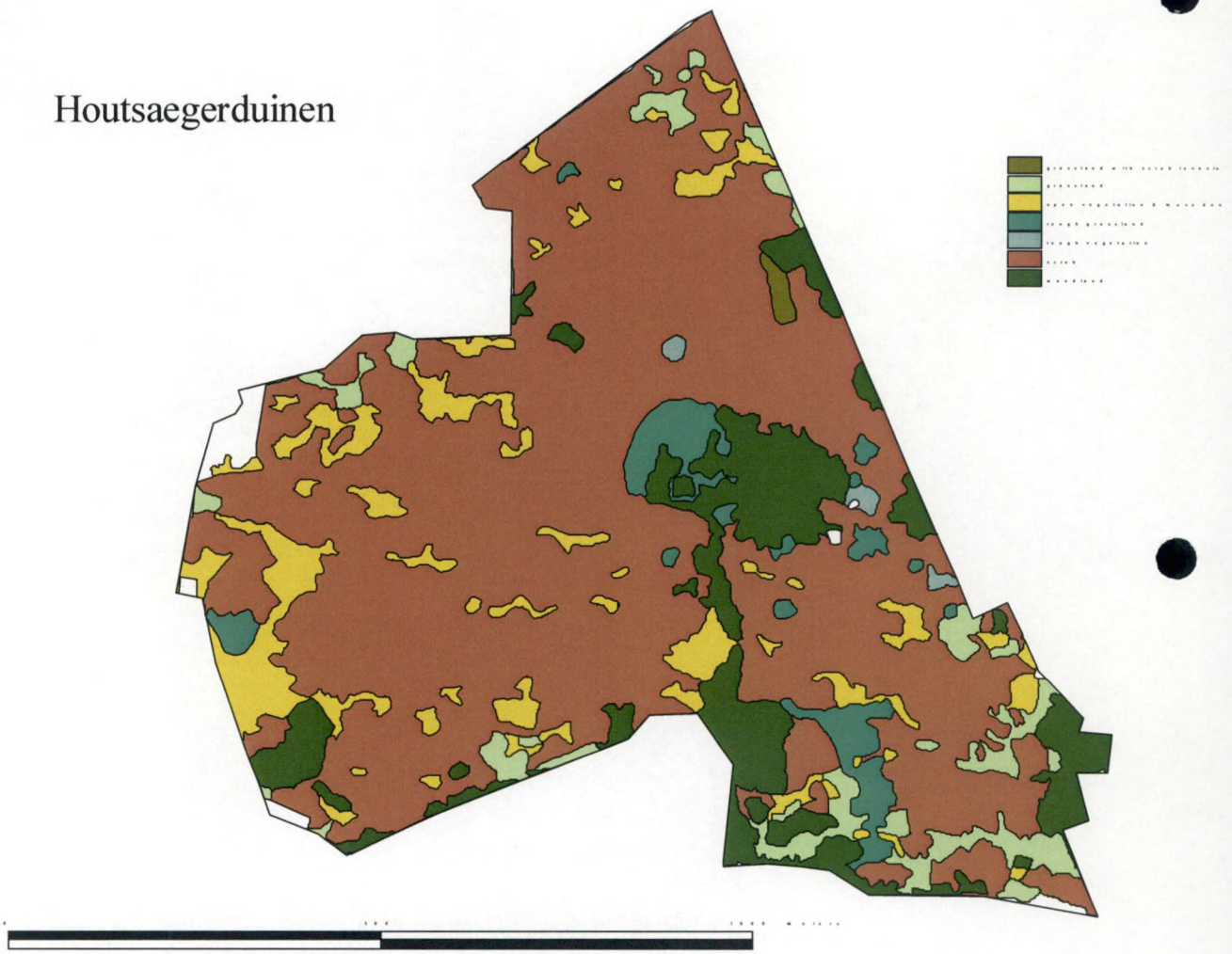
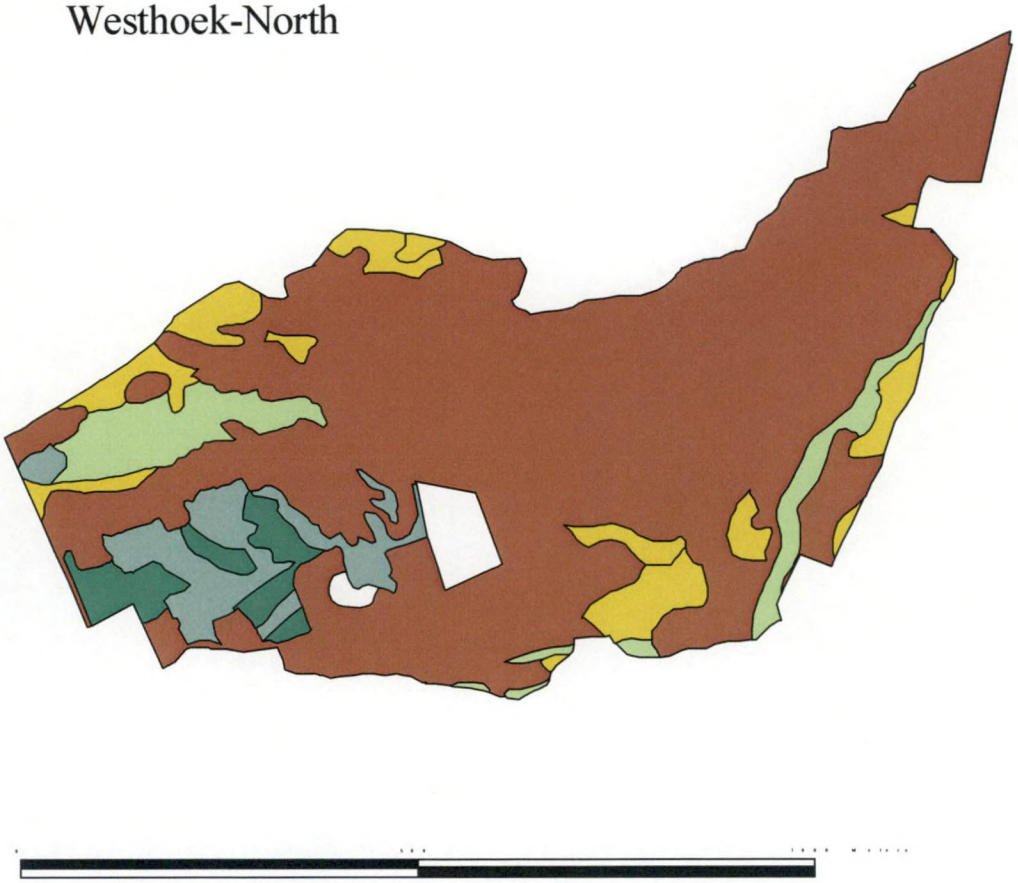


Figure 2.5 - General vegetation map of Westhoek-North, based on FCIR aerial photo interpretation

Westhoek-North



grassland with scrub invasion
grassland
open vegetation and moss dune
rough grassland
rough vegetation
scrub
woodland

Figure 2.6 - Locations of the Shetland ponies in Westhoek-South, based on periodical field observation during 6 hour sessions

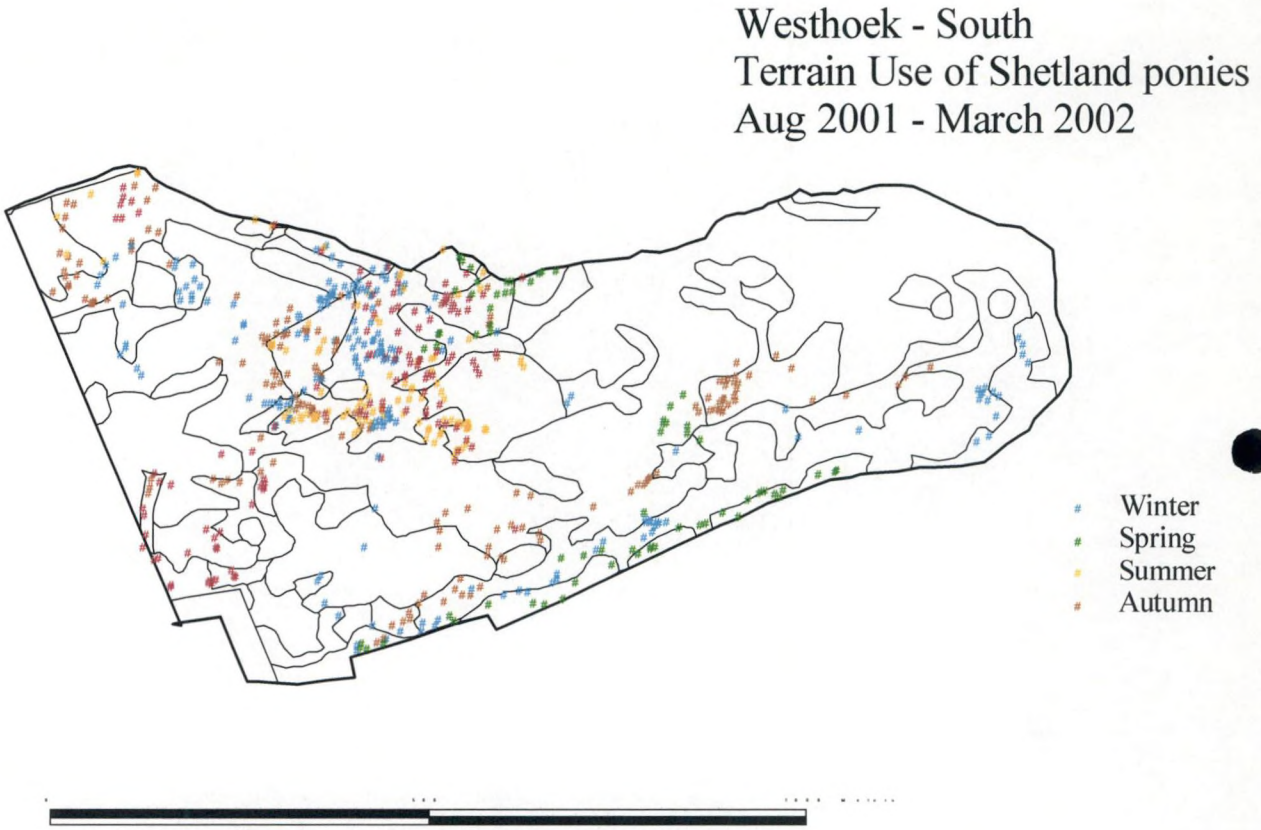


Figure 2.7 - Locations of the Highland cattle in Westhoek-South, based on periodical field observation during 6 hour sessions

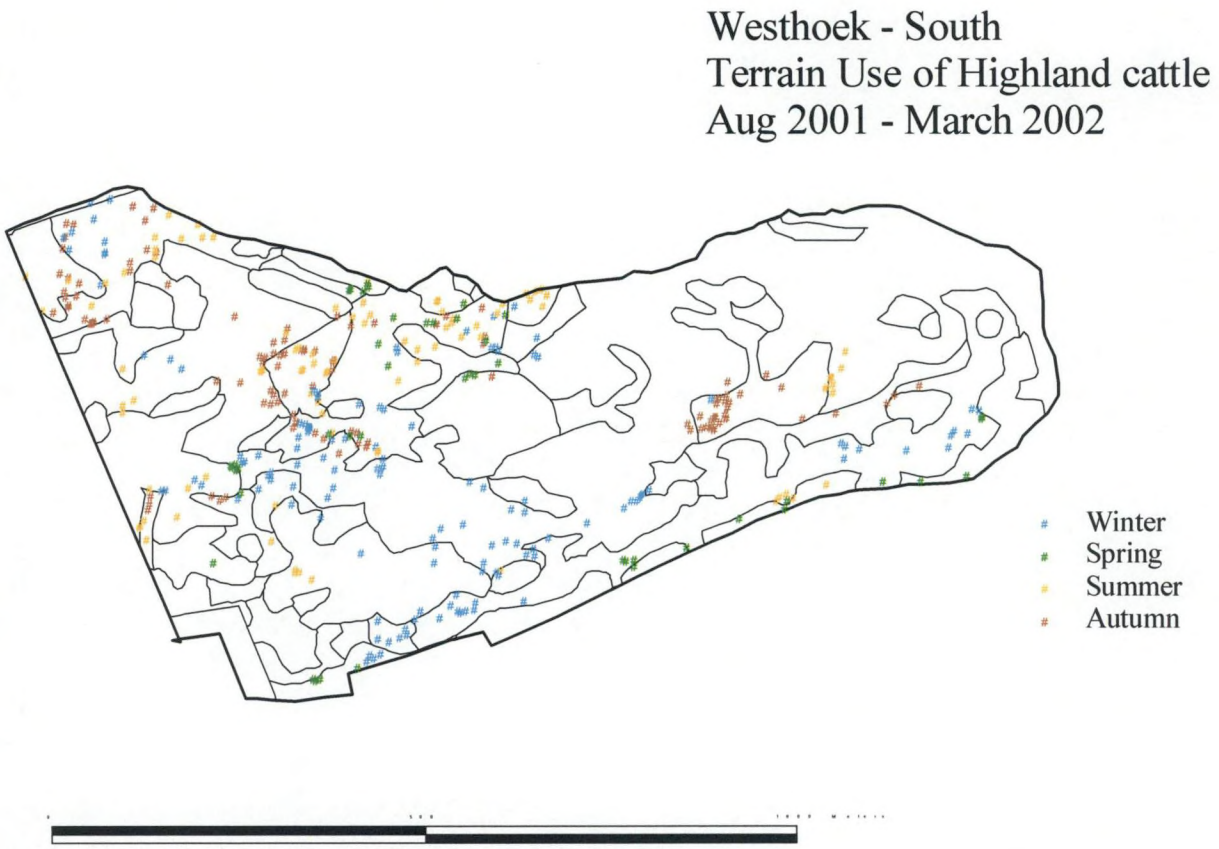
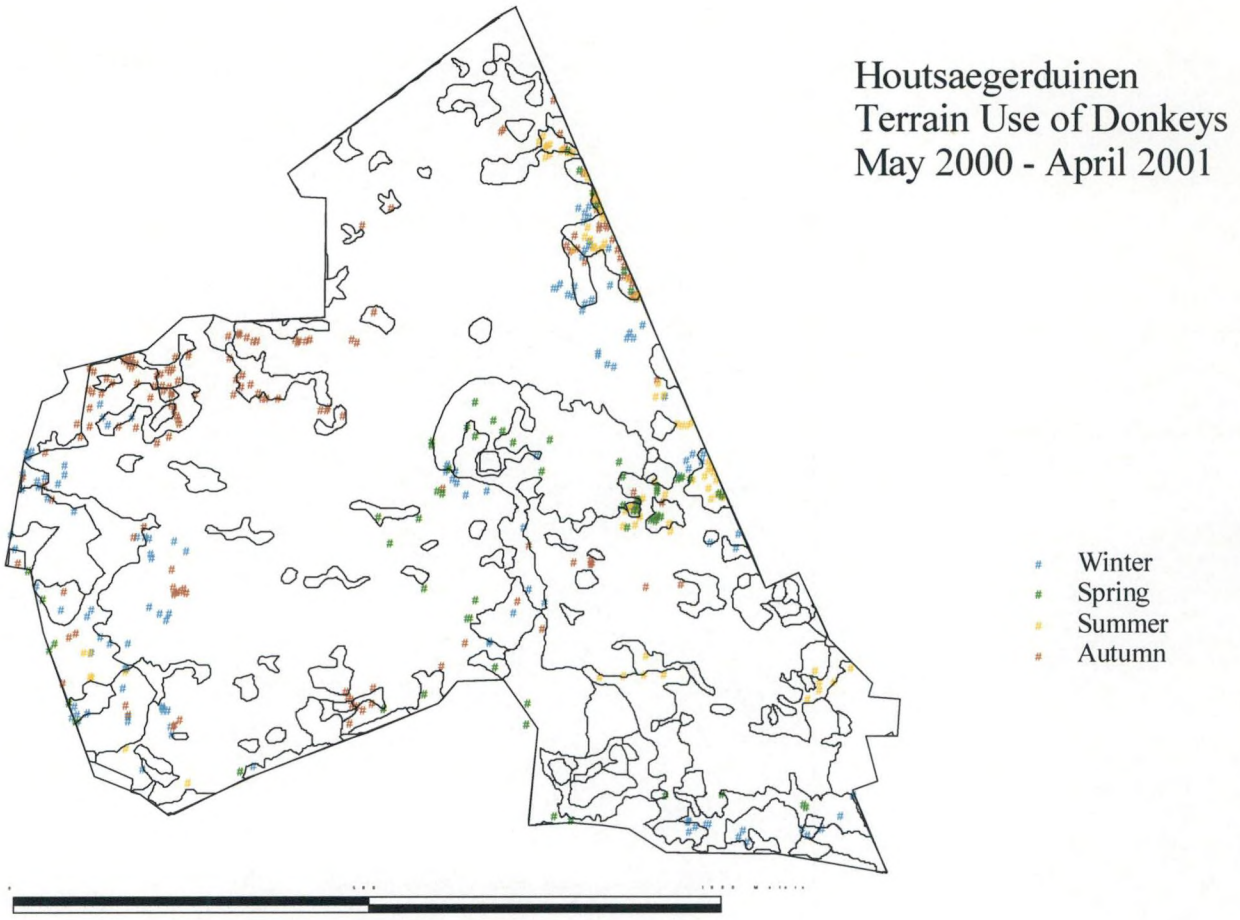


Figure 2.8 - Locations of the donkeys in Houtsaegerduinen, based on periodical field observation during 6 hour sessions



2.2 Do season and habitat influence the behaviour of Haflinger mares in a coastal dune area ?

Indra LAMOOT and Maurice HOFFMANN

published in:
Belgian Journal of Zoology (2004) 134, pp. 97-113

2.2.1 Abstract

This study was performed to gain more knowledge about the behaviour and habitat use of Haflinger mares, free-ranging in a low-productivity dune area. Detailed data on these animals' time-budgets were collected over a full year, through the focal animal observation technique. On average the Haflinger horses spent 68% of the daytime grazing, 18% resting and 8% walking. The horses' behaviour was significantly different among seasons, mainly through a change in grazing time. Shorter grazing times in summer allowed the animals to rest longer than during the other seasons. We suggest that especially the decreased forage quality and quantity of the grazed habitats in the non-growing season accounted for the increased grazing time in autumn and winter. In all four seasons the horses preferred grazing in the grassy habitat. However, habitat use showed seasonal variation. Moss dunes were grazed more intensively in winter and spring, compared to summer and autumn. Throughout the year rough vegetation, scrub and woodland were little grazed. For several response variables the observed variation could be partly explained by the differences between individual animals.

Key words: horse, free-ranging, habitat use, time-budget, grazing behaviour, non-grazing behaviour.

2.2.2 Introduction

Several authors have reported (daylight or 24 hours) time-budgets of feral horses (Salter & Hudson, 1979; Jarrige & Martin-Rosset, 1987) or free-ranging horses living in natural or semi-natural conditions (Duncan, 1980, 1985; van Dierendonck et al., 1996; Berger et al., 1999; Boyd & Bandi, 2002). On the whole, time-budgets of free-ranging and feral horses show large similarities, with highest time-investment in grazing. Resting, moving and alertness take most of the remaining time. However, behavioural differences due to environmental conditions, such as habitat, forage quality and weather are reported, as well as a relationship with intrinsic aspects such as age, sex and reproductive state.
The aim of the present study was to describe the behaviour and the habitat use of Haflinger horses, introduced into an old coastal dune area with low primary production. This low-productivity environment offers the herbivores rather low levels of forage quality and quantity, in comparison with more nutrient rich systems. These nutrient and energy restrictions are even more pronounced during the non-growing season (Bokdam & WallisDeVries, 1992; Duncan, 1992), i.e. the season with low plant production (from October to March in temperate regions). Free-ranging herbivores have to make many foraging decisions at different resolution levels (Senft et al., 1987; Stuth, 1991), resulting in a foraging strategy that meets the large herbivores' nutrient and energy requirements. These decisions are primarily made in relation to forage availability and quality, which are in turn determined by environmental conditions. We expect that the rather low levels of forage quality and quantity will be reflected in the foraging behaviour of the Haflinger horses, in particular by long grazing times. Furthermore, we suppose that the horses adjust their behaviour and habitat use to the seasonal changes in their environment. According to the literature we may assume that this adjustment will result in an increased grazing time as well as a broader habitat use outside the growing season (e.g. Pratt et al. 1986; Duncan, 1983; Duncan, 1985).

2.2.3 Material and Methods

2.2.3.1 Study site and animals

Research was performed in the nature reserve Ghyvelde (60 ha), an old dune area close to the northern French coastline and bordering an equally old dune ridge in Belgium (Adinkerke). Ghyvelde is located in a coastal region with mild winters and mild summers. Mean annual temperature is 9.8°C. In summer, autumn, winter and spring mean temperature is 15.9°C, 10.8°C, 3.9°C and 8.7°C, respectively, mean monthly precipitation is 60.7mm, 74.8mm, 56.5mm and 48.5mm, respectively (means over the period 1963-2002) (Meteo WVL vzw).
Two thirds of the area is covered by open habitat, mainly formed by *Carex arenaria*-dominated grassland (*Plantagini-Festucion* community), alternating with moss dunes, dominated by mosses and lichens and a sparse cover of grasses and forbs (*Thera-Airion* community). One central afforested area and several dispersed, small patches of trees shape the woodland at the site (approximately 23% of the area). Approximately 7% of the area is scrub vegetation, consisting of *Hippophae rhamnoides, Ligustrum vulgare, Salix repens* and *Sambucus nigra.*
During the study, a herd of 14 to 18 Haflinger horses grazed the site. They were introduced to decrease or hamper the encroachment of competitive plant species that tend to form species poor to monospecific vegetations. They graze year round and no additional food is given. The horses have access to one artificial water point for drinking. We chose three adult mares as the focal animals for the observations: one had a foal, the other two were non-lactating. All three mares were in good condition.

2.2.3.2 Behavioural observations

Data were collected through continuous focal animal observation (Altmann, 1974). From May 2000 until April 2001 we conducted 31 sessions of six hours (with a frequency of 3 sessions per month). All observations took place during daylight (between 9:00h and 19:00h) and were done by one observer. During a six-hour period we continuously monitored the behaviour of one focal animal, chosen at random from the three mares that were a priori selected for this study. Most of the horses are habituated to humans and can be approached within a range of 1 m without causing any visually observable influence on behaviour.
We recorded the duration (accuracy: 1 s) of the different behavioural types, as well as the vegetation type and the vegetation height. We recorded and took into account grazing as well as non-grazing behaviour (drinking, walking, standing alert, resting upright, laying down, rolling, grooming, mutual grooming, defecating, urinating). To analyse the data the different vegetation types considered in the field were lumped into five habitat types: 'grassy vegetation', 'moss dune', 'rough vegetation', 'scrub' and 'woodland', which cover 35%, 32%, 3%, 7% and 23% of the area respectively. For vegetation height we used a scale related to the animal's physiognomy: 'no height' (in case of no vegetation), 'shortly grazed', 'hoof', 'knee', 'belly', 'spine' and 'higher'. We have no data on the relative availability of each of these height classes. Season definition follows the plant productivity periods in temperate regions, i.e. summer (June - August), autumn (September - November), winter (December - February) and spring (March - May).

2.2.3.3 Data analysis

The calculation of the time-budget was based on the total time spent per day on each behaviour. Variation in the time-budget was investigated by the use of the following response variables: mean time per day spent in a certain behaviour, mean number of bouts, mean number of periods of a certain behaviour per day, mean duration of a bout and mean duration of a period of a certain behaviour. A "bout" is a phase in which a certain behaviour is performed without interruption. A "period" is the accumulation of several bouts of the same behaviour if they are not interrupted for more than five minutes. For example, the horse can stop a grazing bout to scan its environment. After a few seconds or minutes it can prolong its grazing behaviour and stop this to start a resting period. That grazing period (called a "meal") consists of two grazing bouts. The short interruption is not seen as a break of the meal, but is not included in the calculation of the meal duration, which is only the effective grazing time during a meal. Main attention focussed on the behavioural types grazing, resting and walking. Additionally, we considered standing alert, grooming, mutual grooming, drinking, defecating, urinating and rolling. We investigated whether the observed variation in the response variables was affected by seasonality. We were aware of the possibility that differences in behaviour between individual animals could explain, at least partly, the observed variation. Therefore, we used mixed-model ANOVA to investigate the effect of the fixed factor 'season' on the variation in mean time, mean number of bouts and mean bout duration, and included the random factor 'individual' into the model. If the random factor was not significant, we consequently excluded it from the model. The Scheffé multiple comparison procedure was used as post hoc test. In case of inconsistency with the assumptions for the use of ANOVA, we used Kruskal-Wallis One Way Analysis. However in such cases we could not incorporate a random factor. This meant that for the analysis of the effect of the factor 'season', the impact of possible individual differences could not be regarded. Hence, we had to analyse the potential effect of 'individual' with a separate analysis.

To investigate the habitat use of the horses we considered the variable mean grazing time per day per habitat type or per vegetation height. When on a given day an animal was not grazing in a certain habitat or height, null values were included to calculate the mean grazing time. In the ANOVA-model we considered two fixed factors 'season' and 'habitat type' or 'height category', their interactions and the random factor 'individual'. We eliminated a non-significant random factor or interaction from the final model. We investigated the use of the five different habitat types a second time by taking into account the availability of the five habitat types. Therefore we divided the mean grazing time per day per habitat type by the available surface (in ha) of that habitat type.
All analyses were performed using SPSS 11.0 for Windows.

2.2.4 Results

2.2.4.1 Time-budget

Table 2.10 gives an overview of the time budget of the three Haflinger mares. In general grazing took the main part of the time-budget; on average 68% of the observed time. On average, the horses spent 18% of their daytime resting, 8 % walking and 3% standing alert. Grooming, drinking, nursing, mutual grooming, defecating, urinating, rolling and interactions accounted for only 4% of the total daytime. Fig. 2.9 illustrates the time-budget over the whole year and the variation between seasons.

2.2.4.2 Grazing behaviour and habitat use

Mean grazing time per day was affected by season ($p=0.030$). The random factor individual could not be deleted from the statistical model as it had a significant effect. Post-hoc tests showed that the horses had significantly lower grazing times in summer compared to autumn and winter (Su: 56% of six hours; Au: 71%; Wi: 78%; Sp: 68%).
Average duration of a meal, average duration of a grazing bout, average number of meals and average number of grazing bouts were not different in the four seasons. However, the observed variation in meal duration, grazing bout duration, number of meals and number of grazing bouts could be explained to a certain extent by the differences between individual animals.
To investigate the habitat use of the horses we considered the differences in average grazing time per habitat type per day. The horses grazed 176 min/6 hrs in grassy vegetation and 54 min/6 hrs in moss dunes. In comparison, grazing times in other habitat types were much lower: 2, 7 and 4 minutes in rough vegetation, scrub and woodland respectively. Table 2.11a illustrates the ANOVA results: significant main effect of habitat ($p<0.001$), significant interaction season*habitat ($p<0.001$) and a significant random effect. Similar results were found when we analysed the habitat use taking into account habitat availability (grazing time in grassy habitat: 6.50 min/6 hrs/ha; moss dune: 2.50 min/6hrs/ha; rough vegetation: 0.85 min/6hrs/ha; scrub: 1.32 min/6hrs/ha; woodland: 0.30 min/6hrs/ha) (Table 2.11b; fig.2.10). The significant interaction illustrates the seasonal changes in habitat use. Moss dunes were grazed more in winter and spring than in summer and autumn, and this was at the expense of the grassy habitat. Rough vegetation was only foraged in autumn. In autumn, winter and spring scrub was grazed a bit more, compared to summer. The woodland was visited for grazing a bit more often in spring, compared to the other seasons. Nonetheless, the horses foraged less in rough vegetation, scrub and woodland, throughout the year.
We analysed the effect of vegetation height on grazing time when the horses were foraging in grassy habitat and moss dune. The Haflinger mares were grazing in hoof high vegetation 57% of the time that they were grazing in grassy habitat or moss dune, and 40% in shortly grazed vegetation. This difference seemed more pronounced in summer and spring than in autumn and winter, so we also analysed if there was a significant interaction between the effect of height and the effect of season. There was a significant effect only of height ($p=0.029$). No significant interaction or significant random effect of individual was found.

2.2.4.3 Resting behaviour

The mean resting time per day was significantly different between seasons ($p=0.005$) and between individual animals. In summer significantly more time was spent resting compared to autumn, winter and spring (result of post hoc-tests) (Su: 27% of six hours; Au: 13%; Wi: 12%; Sp: 17%). The duration of a resting period and the duration of a resting bout were similar in all seasons and for all individuals. The factor season had also no effect on the average number of resting periods. Number of resting periods and number of resting bouts were significantly different between individual animals. Resting behaviour was only observed in grassy vegetations and moss dunes, never in rough vegetation, scrub or woodland.

2.2.4.4 Walking behaviour

The mean walking time per day was not affected by the factor season. In summer, autumn, winter and spring the Haflinger mares on average walked respectively 33 min, 30 min, 24 min and 22 min/6 hours. Individual horses did not differ in mean walking time per day. There were no seasonal or individual differences in the average duration of a walking period, average number of walking periods, average walking bout and average number of walking bouts. Horses mostly walked in the grassy vegetations and moss dunes, and rarely moved around in rough vegetation, scrub or woodland.

2.2.4.5 Other behavioural aspects

We considered here the behaviours standing alert, grooming, mutual grooming, drinking, urinating, defecating and rolling. We found no seasonal variation in the mean time per day spent on these behaviours. For the behaviours standing alert and rolling we found significant individual differences. The mean grooming frequency per day was significantly different between seasons ($p=0.004$) and between individuals. Individual variation was also found for the mean defecating frequency. The mean time of a bout was different between seasons for defecating and different between individual horses for grooming.

2.2.5 Discussion

2.2.5.1 Time-budget

On average, the Haflinger horses spent 68% of the daytime grazing and 18% resting, of which only 1% was lying down. The horses were walking around for 8% of their time and spent 3% standing alert. This daylight time-budget is in line with time-budgets of other free-ranging and feral horses. Jarrige & Martin-Rosset (1987) reported that feral horses spend 50-73% of their time grazing during daylight. Przewalski horses in a nature reserve in the Mongolian steppes only grazed an average of 49% of the daytime (van Dierendonck et al., 1996). Duncan (1985) concluded that feeding of Camargue horses generally occupies 50-70% of a whole day and resting 20-30%, the remainder being spent on alertness and movement. We suggest that the rather long grazing times of the Haflinger horses reflect the poor nutritive quality and quantity of the grazed habitats. Berger (1986) reported long grazing times (68.3% & 78.1% for non-reproductive and reproductive mares) in low quality home ranges as opposed to lower grazing times (58.5% & 65.8% for non-reproductive and reproductive mares) in high quality home ranges.
We found low daily resting times, and resting occurred mainly in the standing position. As Duncan (1985), Mayes & Duncan (1986) and Pratt et al. (1986) already indicated for other horse breeds, we consider it very probable that the Haflinger horses also rest more at night, in the standing as well as in a recumbent position, than during the day. Paradoxical sleep occurs in the recumbent resting periods (Boyd, 1998; Waring, 2003); however, standing, not recumbency, is the posture of minimal energy demand for horses (Winchester, 1943). Environmental factors influence the horse's resting behaviour (Waring, 2003), while individual variation has been reported as well (Duncan, 1980). However, we believe that there is a minimum level for resting critical to equid well-being, as also suggested by Duncan (1992). Increased resting time above this threshold is possible when other maintenance requirements are fulfilled. In nutrient poor systems horses will be more time-limited, in comparison with horses in nutrient rich systems, owing to the increased foraging effort needed to meet their energy and nutrient requirements. We suggest that on the one hand the maximum grazing time of horses is determined by a threshold for other maintenance activities, in particular resting. On the other hand "free" time to increase the resting time is mainly determined by the time spent on the horses' main activity, i.e. grazing. Since the Haflinger horses forage in a low productive, nutrient poor system, we hypothesize that even if the horses rest more at night, the proportion of the time spent resting in a 24-hour period would remain low, in comparison with other studies (Duncan, 1985; Boyd, 1998). Furthermore, diet is one of the factors affecting patterns of sleep. Stabled horses increased their total time lying down when fed on a higher quality diet (Dallaire & Ruckebush, 1974). Duncan (1985) found a positive correlation between time spent lying and protein concentration in the diet. The Haflinger horses were mainly foraging on grassland dominated by *Carex arenaria*, which has indeed a low protein content, especially in the non-growing season (Cosyns, unpubl.).

2.2.5.2 Seasonal variation in time-budget

During the autumn and winter the horses increased their grazing time, while in summer feeding time dropped to a minimum. This is in line with previous studies in temperate regions (Duncan, 1985; van Dierendonck et al., 1996; Berger et al., 1999; Cosyns et al., 2001; Menard et al., 2002), as well as in subarctic conditions (Salter & Hudson, 1979). We suggest that the relatively higher quality and availability of forage in summer accounted for the drop of grazing time compared to the non-growing seasons. Horses perform most of their foraging behaviour during the daylight period (Duncan, 1985; Pratt et al., 1986). Therefore, we might expect that in autumn and winter the grazers had to concentrate

their grazing more in a shorter daylight period, than in summer and spring, when they can spread their grazing activities over a longer daylight period. Although this could partly explain the increased daylight grazing time in autumn and winter, we also find this pattern in studies which have calculated time-budgets based on observations spread over twenty-four hour periods (Duncan, 1985; Berger et al., 1999; Menard et al. 2002). Thermoregulation during hot summer days could result in more grazing during the late evening or night. However, we rarely observed horses seeking shade. Therefore we assume that this factor was of minor importance in explaining the seasonal variation in daylight grazing time. Some authors have suggested that the observed drop in foraging time in summer is mainly caused by a response to attacks by biting flies (Duncan, 1985; Mayes & Duncan, 1986), which is also seen in reindeer (Hagemoen & Reimers, 2002). Though we did not measure this variable, we think that biting insects are not present at the study site in such numbers that they would influence the horses' behaviour strongly. The lack of seasonal variation in grazing bout duration and number of grazing bouts could reflect the lack of disturbance by external factors, such as biting flies. Concluding, as mentioned above, we suggest that seasonal differences in forage quality and quantity play a major role in the seasonal variation in grazing time of the Haflinger mares in the present study. Grazing time is generally lowest when forage is abundant and of good quality, and highest when forage is of low quality or availability is limited (Vallentine, 1990; Stuth ,1991). Duncan (1985) suggested that horses increased their feeding time in winter to a maximum possible value in an attempt to maintain a high quality diet. Lamoot *et al.* (this PhD.) found longer grazing times, but lower bite rates, in autumn and winter compared to summer and spring, for donkeys and ponies. At the level of the grazed patch, a prolonged searching time for plants or plant parts to be consumed to achieve a diet of acceptable quality, might increase the grazing time (and diminish the bite rate).

The Haflinger horses in the present study spent more time resting per day in summer, in comparison with the other seasons, mainly as a result of the (non-significantly) higher number of resting periods in summer. There was no seasonal variation in walking time per day. As discussed above, we assume that the increased resting time in summer was related to the decreased grazing time in summer. In summer the grazing horse could meet its nutritional requirements more easily and in less time. Consequently, this resulted in "free" time available to spend resting. Seasonal variation in resting time and the lack of seasonal variation in walking time are not in line with the findings of Duncan (1985). He found longer walking times in summer, and little seasonal variation in time spent resting. This might be due to the differences between study sites. In our study site palatable patches are available in a more or less continuous pattern. Therefore, seasonal variation in walking time is not expected. In the Camargue insect harassment in summer could result in more moving around. We suggest that insects are not present in our study site in such numbers that they would influence the horses' behaviour strongly.

Seasonal variation in grooming frequency per day was found, with more grooming bouts in spring, which could be related to the moulting season, as was also suggested by Tyler (1972). We did not find differences between seasons for any of the other behaviours considered. Mean frequency of drinking at Ghyvelde was 2.1 time per 6 hours. Feral horses are reported to drink only once or twice in a 24 h period (Fraser, 1992). At pasture, frequency, but not duration of drinking bouts increased as temperature increased (Crowell-Davis *et al.*, 1985), a phenomenon not found in the present study. Kimura (1998) reported seasonal variation in mutual grooming, probably due to changes in distances between individual horses. No seasonal differences in mutual grooming behaviour were found in the present study. Although we did not measure distances between horses, our field observations did not indicate remarkable seasonal changes in individual spacing.

2.2.5.3 Habitat use

Taking in account the availability of the distinguished habitat types, we found that the horses grazed predominantly in grassy habitat, i.e. the grasslands dominated by *Carex arenaria.* However, the habitat use of the Haflinger horses showed seasonal variation. In winter and spring moss dunes were grazed longer than in summer and autumn. The grassy habitat was grazed less in winter and spring. Rough vegetation, scrub and woodland were little grazed throughout the entire year, although there was a limited use of scrub that remained constant over the entire year. A slightly increased use of rough vegetation was observed in autumn, and woodland was used a little more in spring. When grazing grassy habitat and moss dune, the mares grazed significantly more in patches with 'hoof' height, compared to shortly grazed patches. This figure did not provide any indications on preferences, however, as there are no data about the relative availability of the different vegetation heights. We hypothesized that the Haflinger horses would show seasonal variation in habitat use, which is confirmed by our results. However, we expected that the horses would graze more in scrub and woodland during the non-growing season, due to the expected depletion of the preferred grassy habitat. It remains unclear why the Haflinger horses did graze more in moss dunes, and not in woodland or in scrub. A possible reason could be the presence of a relatively large number of winter annuals in these moss dunes, which might serve as relatively good quality winter forage. However, there are no data on the total primary production and nutritive quality of these winter annuals to support this suggestion. Our results are in line to some extent with the findings of Gordon (1989), who investigated vegetation community selection on the Isle of Rhum (Scotland). Out of four different ungulates (cattle, red deer, goat and pony) ponies performed the smallest seasonal changes in vegetation use. Only in autumn ponies broadened their vegetation community use. Pratt et al. (1986) reported that grasslands remained of major importance throughout the year for New Forest ponies, which is consistent with our results, but the ponies showed a greater flexibility in foraging

behaviour over the winter months. Especially woodland was grazed more in winter. Also Duncan (1983) concluded that the Camargue horses were more dispersed over the various vegetation complexes in the cooler season.

2.2.5.4 Variation among individual horses

In the Camargue the time-budgets of free-ranging horses were investigated over several years (Duncan, 1980). Based on differences in time spent standing resting, standing alert and lying down, he could divide the animals into three groups, i.e. adult females, yearlings and adult males. The time spent foraging and walking was remarkably similar for all the individuals.
Prior to the present study period we selected three adult mares for observation. Consistent with the findings of Duncan (1980) and because the horses were foraging as a herd, we did not expect far-reaching differences in time-budget between the mares. However, for the analysis we wanted to take into account possible variation among individuals, especially because we noticed during observations that one mare, older and presumably high on the dominance rank, was grazing less than the other two. Our results demonstrate that the time-budgets indeed differed between the observed mares. We suggest that bias through individual variation could be avoided to some extent by increasing the number of focal animals for the data collecting through the focal animal observation technique. The individual variation in time-budgets has far-reaching consequences for data analysis. When investigating environmental differences in behavioural aspects, one has to keep in mind that variation between observed individuals can bias the results, if not incorporated in the statistical analyses. Again, we suggest the need for a larger sample size when investigating the behaviour of a herd of horses.

2.2.6 Conclusions

The Haflinger mares performed time-budgets similar to those presented in literature, with grazing as the main time-investment. They showed rather long grazing times, which could be a response to their low productive habitat. The horses' behaviour was influenced by the factor season, mainly through a change in time spent grazing. The drop in grazing time in summer made time available for resting. During the entire year, most of their grazing, as well as their non-grazing behaviour, took place in *Carex arenaria*-dominated grassland with short sward height. In winter and spring moss dunes were grazed more compared to summer and autumn. Although not expected, individual variation explained at least partly the observed variability of many variables.

Acknowledgements

We would like to thank Le Conservatoire du Littoral, Le Direction du Service des Espaces Naturels and Conseil Général du Nord for permission to conduct research in the nature reserve Ghyvelde. We thank S. Vanacker and G. Van Spaendonk for the support of the Access database, and Prof. L. Lens for his remarks on the used statistics. I. Lamoot has a grant supplied by FWO Flanders (Foundation of scientific research- Flanders).

Table 2.10 - Time (minutes) per 6 hours day and number of bouts per 6 hours of each behaviour: mean, minimum (min.), maximum (max.) and Standard Error (SE). Sample size: 3 individuals, 31 observation days.
Fixed effect of season and random effect of individual (ind.) on mean time per day and mean number of bouts were investigated: ***: p<0.005; **: p<0.01; *: p<0.05; n.s.: not significant

Behaviour	Time				Effect		Number				Effect	
	Mean	Min.	Max.	SE	Seas.	Ind.	Mean	Min.	Max.	SE	Seas.	Ind.
Grazing	242.6	128.3	291.0	16.1	*	***	92	44	112	5.9	n.s.	n.s.
Resting	63.8	25.5	153.2	12.0	***	***	9	3	29	2.4	n.s.	***
Resting up	59.4	7.3	152.3	12.8			9	2	28	2.5		
Lying down	4.4	0.0	25.8	2.3			1	0	3	0.3		
Walking	27.9	15.5	37.4	2.1	n.s.	n.s.	76	56	91	3.4	n.s.	n.s.
Standing alert	12.3	3.3	33.2	2.9	n.s.	**	25	8	45	4.2	n.s.	n.s.
Grooming	4.0	0.9	9.1	0.8	n.s.	n.s.	11	5	17	1.4	***	***
Drinking	2.0	4.2	4.8	0.4	n.s.	n.s.	2	1	5	0.4	n.s.	n.s.
Mutual groom.	1.4	0.0	6.3	0.6	n.s.	n.s.	2	0	7	0.6	n.s.	n.s.
Defecating	0.8	0.2	1.9	0.1	n.s.	n.s.	4	1	6	0.5	n.s.	*
Urinating	0.6	0.2	1.0	0.1	n.s.	n.s.	3	1	5	0.4	n.s.	n.s.
Rolling	0.1	0.0	0.4	0.0	n.s.	*	0.4	0	1	0.1	n.s.	n.s.
remainder	0.1											

Table 2.11 - Results of the mixed-models ANOVA examining the effects of the fixed factor 'Habitat type', 'Season', the interaction, and the random factor 'Individual' on the variable Grazing Time. a: without taking into account the availability of the habitat types. b: with taking into account the availability of the habitat types

	df_1	df_2	F	P
a Habitat	4	33	152.634	<0.001
Season	3	33	0.880	0.462
Habitat*Season	12	33	4.347	<0.001
Individual (Random)				significant
b Habitat	4	33	69.149	<0.001
Season	3	33	1.739	0.179
Habitat*Season	12	33	2.988	0.006
Individual (Random)				significant

Figure 2.9 - Time-budget of the Haflinger horses over the entire year, and in summer, autumn, winter and spring. Percentages are based on mean time spent per day.

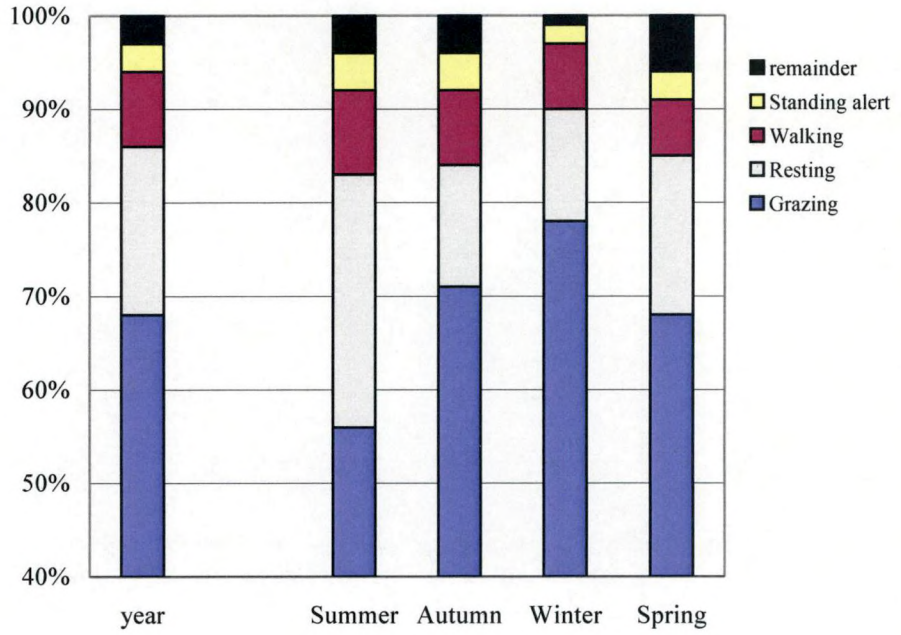
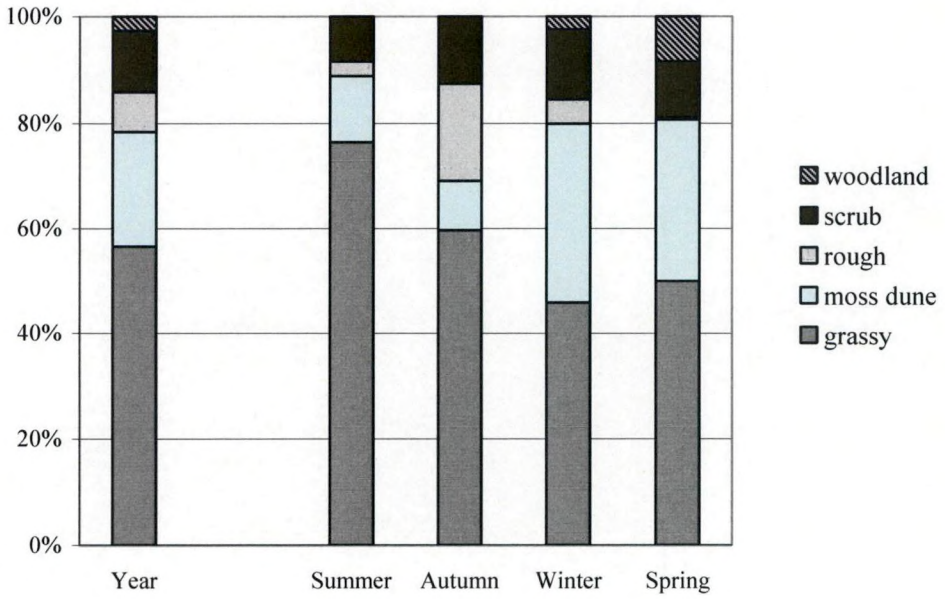


Figure 2.10 - Habitat use of the Haflinger horses over the entire year and in summer, autumn, winter and spring, taking into account the availability of the habitat types. Percentages are based on mean time grazing per day per ha.



2.3. *Habitat use of ponies and cattle foraging together in a coastal dune area*

Indra LAMOOT, Carolien MEERT and Maurice HOFFMANN

published in:
Biological Conservation 122 (2005), 523-536

2.3.1 Abstract

Grazing by large ungulates has been chosen as a management tool in scrub-dominated dune reserves at the Belgian coast. Due to morphological and physiological differences between cattle and ponies, differences in foraging behaviour and habitat use are expected, and these may result in a different impact on the spatially heterogeneous and nutrient poor ecosystem. Grazing behaviour and habitat use of Shetland ponies and Highland cattle, grazing together in a coastal dune area (60 ha) were investigated at various levels of the foraging hierarchy (habitat, vegetation type, sward height and diet).
Habitat use overlap is high in all seasons; both cattle and pony spent most of their grazing time in the grass dominated habitat. However, Shetland ponies concentrated their grazing activity more on the grass dominated habitat than did cattle. Cattle spent a greater proportion of their grazing activity in woodland and scrub, compared to the ponies. Foraging activity in woodland and scrub is strongly influenced by season. Within the grass dominated habitat both species preferred foraging in the grasslands and avoided open vegetation and moss dunes. Within the grasslands, cattle grazed less on the short swards than did ponies. Both cattle and ponies predominantly foraged on graminoids, though there are minor differences between both species and between seasons. Browsing of woody plants occurred only by cattle. Where grazing management has been implemented to maintain dune grasslands and to avoid further invasion by scrub, a combination of cattle and ponies appears to be adequate (assuming a sufficient animal density). Ponies are suitable for maintaining grasslands, but they have no impact on invading scrub. Cattle have an impact on scrub development, both by direct consumption of various shrub species and by opening initially closed scrub.

Keywords: Foraging behaviour; Grazing time; Diet; Habitat overlap; Niche breadth

2.3.2 Introduction

In the late 1990's different species of domesticated large herbivores were introduced in several dune reserves along the Belgian coast, to avoid further expansion of dominant grasses and woody plants. Until the beginning of the twentieth century practically all coastal dunes were grazed for agricultural purposes, but only recently a number of dune areas have again been designated for management by grazing (Piek, 1998), in the Netherlands as well as in Belgium. However, only a few studies deal with free-ranging herbivores in this heterogeneous but relatively nutrient poor dune system (Cosyns et al., 2001; Hoffmann et al., 2001). In addition, there is a lack of information for the management of several species of large herbivores coexisting in this type of ecosystem. The large herbivores have to deal with a heterogeneous area, differing spatially and temporally in forage quality, quantity and structure. Free-ranging herbivores have to make many foraging decisions at different resolution levels (Senft et al., 1987; Stuth, 1991), resulting in a foraging strategy that meets the large herbivores' nutrient and energy requirements. Habitat use is an outcome of the foraging strategy of the herbivores; it is the expression of the way grazing animals resolve the conflict between their need for food and their intrinsic and extrinsic constraints (Illius & Gordon, 1993). Coexisting ungulates tend to use their environment in different ways (Gordon, 1989b), resulting in 'niche differentiation' or 'resource partitioning'.
Shetland ponies and Highland cattle, our study animals, differ in many aspects which may result in a differential use of their environment, and therefore in varying impacts on the vegetation. Digestive system (Bell, 1971; Janis, 1976; Rittenhouse, 1986), body size (Van Soest, Foose & Robertson, 1983), structure of the incisor arcade (Gordon & Illius, 1988), metabolic requirements (Rittenhouse, 1986) are some of the characteristics differing largely between bovids and equids. Cattle, being ruminants, and ponies, being hindgut fermenters, extract the nutrients of the consumed food items in a different way. Cattle digest the cell wall fractions more completely than equids, but achieve a smaller intake rate because the forage is retained for a longer period in the digestive tract. Equids on the other hand can have higher intake rates enabling them to reach a high rate of nutrient extraction on a daily basis as well (Rittenhouse, 1986; Duncan et al., 1990). Illius & Gordon (1992) reported that the more efficient digestion by ruminants would give them advantage over the equids, only when food quantity is limited and food intake is restricted. Plant secondary compounds are (partly) detoxified by the rumen flora of cattle and this might be a more important advantage of cattle compared to equids (Duncan et al., 1990). Irrespective of the digestive system, smaller animals (e.g. Shetland ponies) have relatively larger

energy requirements than larger animals (e.g. Highland cattle) (Demment & Van Soest, 1985; Illius & Gordon, 1987). Small animals may be 'forced' to select more for quality, while larger animals may be less selective and search for quantity. In addition, larger herbivores have larger mouth parts and are therefore unable to forage with a high degree of selectivity compared to smaller herbivores (Illius & Gordon, 1990). Besides these morphological and physiological differences, both cattle and horses are known generally as bulk feeders, consuming large quantities of forage of low to medium quality. They preferentially graze in grass-dominated vegetation types (Duncan, 1983; Pratt et al., 1986; Putman et al., 1987; Gordon, 1989a; Menard et al., 2002) and graminoids form the main part of their diet (Van Dyne et al., 1980).

The aim of the present study is to determine the differences in grazing behaviour and habitat use of a herd of Shetland ponies and a group of Highland cattle grazing together in a fenced part (ca. 60 ha) of the 'Westhoek' Flemish dune nature reserve at the Belgian coast. The differences in habitat use of both species are investigated at various foraging scales. We examine to what extent niche differentiation occurs at the level of (i) the habitat type (grassy habitat, scrub and woodland), (ii) the vegetation units within the grassy habitat, (iii) the sward height within the preferred vegetation unit, (iv) the consumed forage classes. Because the Westhoek reserve is a relatively nutrient poor ecosystem (unpubl. data Cosyns) with a high animal biomass density (compared to near-natural grazing systems in the temperate regions (WallisDeVries, 1998)), we expect niche differentiation between the ponies and cattle to occur at least at one of these foraging levels (Pratt et al. 1986; Gordon, 1989a; Menard et al., 2002). If both species forage in the same habitats, we hypothesize that they select niches with a different species composition and/or sward height. It has been suggested that cattle are unable to graze very short swards due to their mouth morphology (Illius & Gordon, 1987), thus we expected the cattle to avoid grazing the short sward heights. We hypothesized that dicotyledons would be more consumed by the cattle than by the ponies, since cattle are able to detoxify secondary plant compounds (more frequently found in dicotyledons than in monocotyledons) (Freeland & Janzen, 1974), which is unknown for equids.

2.3.3 Material and Methods

2.3.3.1 Study area and animals

The "Westhoek" nature reserve (total area 340 ha) offers a diverse landscape consisting of a fore dune ridge and two dune slack zones that are separated by a large mobile dune. "Westhoek-South" (ca. 60 ha), a fenced area in the south of the "Westhoek" is grazed by 20-29 Shetland ponies and four Highland cattle. The area includes a dune slack zone and an inner dune ridge. Approximately 41% of this area is covered by more or less closed scrub vegetation: main shrub species are *Hippophae rhamnoides, Ligustrum vulgare, Salix repens*, *Crataegus monogyna* and *Prunus spinosa*. Woodland forms another main part of the area (approximately 14%): tree species are *Populus tremula*, *Populus x canadensis*, *Populus canescens, Ulmus minor* and *Alnus glutinosa*. The rest of the fenced area is occupied by grassy habitat. Within the grassy habitat we distinguished the vegetation units 'grassland', 'rough grassland', 'grassland with scrub invasion', 'rough vegetation' and 'moss dune and open vegetation'. Dry dune grasslands with *Poa pratensis*, *Avenula pubescens, Veronica chamaedrys, Galium verum* are part of the 'grassland' unit, as well as the moist *Holcus lanatus* grasslands with small forbs like *Prunella vulgaris*. The vegetation unit 'rough grasslands' is the assembly of species-poor dry grasslands dominated by *Calamagrostis epigejos* and wet patches occupied by *Juncus subnodulosus* whether or not accompanied by *Lysimachia vulgaris*, *Lythrum salicaria* or *Mentha aquatica*. Due to the encroachment of invasive shrub species some grassland entities evolved into more scattered grassy patches with young scrub of mainly *Hippophae rhamnoides, Ligustrum vulgare* or *Salix repens.* Rough vegetation is characterized by tall forbs such as *Eupatorium cannabinum, Cirsium arvense, Lythrum salicaria* and *Iris pseudacorus*. Vegetation entities formed by *Rosa pimpinellifolia* are also classified as 'rough vegetation'. Mosses and lichens are the dominant species of moss dunes. Main species of open vegetation are *Carex arenaria*, *Festuca juncifolia* or *Ammophila arenaria*.

Seven Shetland ponies and two Highland cattle were released, in 1997 and 1998 respectively, as a nature management measure in "Westhoek-South". The animals are free-ranging and remain in the area year round. They receive no additional food. The herds are managed to avoid inbreeding and overgrazing. During the study period (August 2001-March 2002) the group of Highland cattle consisted of one cow and three bulls (two of them are offspring of the cow). We have no weight data from this group of cattle, though we have weight data from another group of Highland cattle, grazing in "Westhoek-North"; mean weight of the cows is 481 ± 21 kg, mean weight of the bulls is 520 ± 43 kg. Composition of the herd of Shetland ponies changed during the study period. In August 2001 29 ponies grazed in the reserve: 15 females (10 lactating mares, two non-lactating mares and three fillies) and 14 males (one dominant stallion, four geldings, two yearlings and seven colts). In October 2001 nine ponies were removed: four lactating mares with their foals, one non-lactating mare and one gelding. Mean weight of the mares is 205 ± 8 kg; mean weight of the stallions is 174 ± 9 kg. Animal biomass during the study was high (85-107 kg ha^{-1}) compared to the range of biomass in near-natural grazing systems in temperate regions (8-67 kg ha^{-1}) (WallisDeVries, 1998).

2.3.3.2 Behavioural observations

Observational data were collected through continuous focal animal sampling (Altmann, 1974) from August 2001 until March 2002. During a six-hour period (daylight, ranging from 5:30h until 22:30h) we continuously monitored the behaviour of a focal animal, chosen at random from a pool of possible study animals before the start of an observation

session. We recorded, on a protocol form, the start and end time (accuracy: 1 s) of the observed behaviours, as well as the vegetation type and sward height in which the behaviours were performed. When the focal animal was grazing, we recorded plant species eaten and the number of bites taken (using a mechanical counter). Every 15 minutes the position of the focal animal was marked on an infrared aerial photograph (1/2000) (EUROSEnsE, flight date: 1998). Most of the study animals were habituated to the presence of humans and could be approached closely (1 m) without visible influence on their behaviour. During each observation period we observed either ponies or cattle, the other species was observed during the following session. We tried to minimize the time between observations of the two species. On average there were three days between the six-hour observations of both species. All cattle individuals were included in the observations, while six adult mares were included in the case of the ponies. Season definition follows the plant productivity periods in temperate regions, i.e. summer (June - August), autumn (September - November), winter (December - February) and spring (March - May). For each species 30 observation periods were performed: six in summer, twelve in autumn, eight in winter and four in spring.
The different vegetation types distinguished in the field were grouped into three habitat types: 'woodland', 'scrub' and 'grassy habitat', with the latter consisting of five vegetation units: 'grassland', 'rough grassland', 'grassland with scrub invasion', 'rough vegetation' and 'moss dune and open vegetation' as described above. To determine sward height in the field we used a scale related to the animal's physiognomy: 'no height' (in case of no vegetation), 'shortly grazed', 'hoof', 'knee', 'belly', 'spine' and 'higher'. For the present study we retained only 'shortly grazed', 'hoof' and 'knee and higher' which corresponds with '< 3 cm', '3-20 cm' and '> 20 cm' respectively. All plant species eaten were grouped into four forage classes: 'graminoids' (grasses, sedges and rushes), 'forbs', 'woody plants' and 'other' (including mosses and ferns, unidentified plant species, soil).

2.3.3.3 Data analysis and statistics

To analyse the differences in grazing behaviour between the two species we investigated the grazing variables 'proportion of time spent grazing', 'number of bites taken' and 'bite rate' (number of bites/ minute grazing). These grazing variables were calculated per day. We used mixed-models ANOVA to investigate the effects of the fixed factors Species and Season and the interaction Species*Season on the variation in proportion of time spent grazing, number of bites and bite rate. We included the factor Season because we expected seasonal differences in the grazing behaviour. In addition, differences in grazing behaviour may exist between individual animals; therefore we initially included the random factor 'Individual' in our ANOVA model. A repeated statement was used to take into account the fact that the individual animals were sampled more than once. If the random factor was not significant, we excluded it from the final model. Similarly we eliminated non-significant interactions of the fixed effects from our ANOVA model.
We investigated the feeding niches of the herbivores at different levels. Firstly, how do the herbivores spread their grazing activity among the three habitat types, i.e. grassy habitat, scrub and woodland? Secondly, when grazing in the grassy habitat how do they partition their grazing activities among the five distinguished vegetation units (grasslands, rough grasslands, grasslands with scrub invasion, rough vegetation and open vegetation)? Thirdly, do they graze in different sward heights when foraging in intensively used vegetation units? Finally, we examined differences in diet composition. The grazing variables are: 'proportion of grazing time', 'proportion of bites taken' and 'bite rate'. To calculate the proportion of grazing time and the proportion of bites taken in the different habitat types, vegetation units, sward heights or forage classes we included zero values when on a given observation period an animal did not graze in a given habitat type (or vegetation unit or sward height or forage class). This is appropriate because we assume that an animal can graze potentially in all habitat types (or vegetation units or sward heights or forage classes) within a 6 hour observation period. We did not include zero values for the calculation of bite rate in the different habitat types (or vegetation units or sward heights). Consequently, we examined the effective bite rate. The variation in the three grazing variables was examined with a mixed-model ANOVA. Fixed factors were Habitat (or Vegetation unit or Height or Forage Class), Species, Season and all their interactions. Again the random factor Individual was included in the model, as well as the repeated statement.
The positional data collected every 15 minutes during a six hour period made it possible to calculate the cumulative distance travelled per observation session. We analysed whether this travel distance was different between both species and among seasons, using an ANOVA-model.
Data which are proportions were arcsine transformed; other data were logarithmically transformed. Analyses of variance were performed using SAS System V8. Number of degrees of freedom was estimated by the Satterthwaite-method. The positional field data were digitalised and processed with ArcView GIS 3.2a.
To quantify habitat preference, we used Jacobs' (1974) index of selection that takes into account the availability of the different habitat types:

$$D_i = (p_i - A_i)/((p_i + A_i) - (2 * p_i * A_i))$$

with p_i the mean proportion of the total grazing time spent in the *i*th habitat type and A_i the proportion of the area covered by the *i*th habitat type. The value of D ranges from -1 to +1, with negative and positive values indicating avoidance and selection of the habitat type, respectively.
We also quantified habitat niche breadth and habitat overlap to estimate the width of habitat use and the intensity of habitat overlap, respectively. As the niche breadth index we applied Simpson's diversity index ($D = 1 / \sum p_i^2$) (Begon,

Harper & Townsend, 1996), which was originally employed to measure the species diversity of a system and was used by Menard et al. (2002) to reflect how "diverse" the habitat use of the herbivore species was. We chose Kulczinski's index (α_{hc}) (Oosting, 1956) to measure niche overlap. $\alpha_{hc} = \Sigma \min(p_{ip}, p_{ic})$ where p_{ip} and p_{ic} are the proportions of the grazing time that ponies and cattle, respectively, spent in the *i*th habitat type (or vegetation unit or sward height). We also employed these indices to examine forage niche breadth and forage use overlap, with p_i being the proportion of the total number of bites taken in the *i*th forage class.

2.3.4 Results

2.3.4.1 Grazing behaviour of cattle and ponies

The proportion of time spent on grazing was significantly affected by the factors Species ($F_{1, 8.22} = 30.55$; $P < 0.001$) and Season ($F_{3, 48} = 3.75$; $P = 0.017$). Ponies spent more time grazing than cattle (Table 2.12). Both species had significantly longer grazing times in winter than in summer. The number of bites taken was different between species ($F_{1, 7.88} = 15.32$; $P < 0.001$), but not between seasons. Ponies took significantly more bites than cattle. Ponies and cattle had similar bite rates, but in both species the bite rate was influenced by Season ($F_{3, 47.5} = 3.61$; $P = 0.020$). Both herbivores had a significantly higher bite rate in spring as compared to winter. The interaction between species and season was not significant for the three variables. Some of the variation in the proportion of time spent on grazing could be explained by the variation between individual animals within species (i.e. the random factor).

2.3.4.2 Habitat use

Selecting between grassy habitat, scrub and woodland

Both species divided their grazing time and their bites disproportionately among the different habitat types, as the variables 'proportion of grazing time' and 'proportion of bites' were significantly affected by Habitat (Table 2.13). In addition, the interactions Habitat*Species and Habitat*Season were significant. Both species spent most of their foraging activity in the grassy habitat, although the interaction Habitat*Species shows that there existed a difference between both species. Ponies spent a bigger proportion of their grazing time in grassy habitat than cattle (grassy: P (ponies): 79%, C (cattle): 55%), while the cattle spent a bigger proportion of their grazing time in both scrub and woodland compared to the ponies (scrub: P: 12%, C: 26%; woodland: P: 9%, C: 19%). The same trend is found for the proportion of bites taken in the three habitat types (grassy: P: 82%, C: 62%; scrub: P: 10%, C: 22%; woodland: P: 8%, C: 16%). The interaction Habitat*Season indicates that the habitat use changed throughout the year (fig. 2.11). In all seasons the grassy habitat was an intensively foraged habitat, but seasonal shifts were notable for scrub and woodland. In autumn and especially in winter, scrub was grazed often by both species, while it was the least grazed habitat type during spring. Woodland belonged to the most grazed habitat types in spring (cattle even foraged more intensively in woodland than in grassy habitat in spring), while it was much less grazed in the other seasons.

Calculating the Jacobs' index for selection, which takes into account the availability of the different habitat types, shows us whether the habitat types/vegetation units were selected or avoided (Table 2.14). Throughout the year, woodland was preferred by cattle and avoided by ponies. However, calculated by season, woodland was only preferred in spring. Scrub covers a large area of the nature reserve (41%) and although scrub was grazed intensively in winter, we could not conclude that it was a preferred habitat in winter.

We examined the effective bite rate per habitat type and found a significant effect of the main factors Species, Habitat and Season and of the interaction Habitat*Species (Table 2.13). Both species had similar bite rates when foraging in grassy habitat, but ponies grazed faster than cattle in scrub and woodland.

Selecting vegetation units within the grassy habitat

Both species concentrated their foraging in the grassy habitat, though it was possible that they divided their foraging activity differently over the distinguished vegetation units within this habitat type. The results of ANOVA show that the factor Vegetation Unit ($F_{4, 186} = 12.45$; $P < 0.001$) and the interaction Vegetation Unit*Season ($F_{12, 188} = 3.94$; $P < 0.001$) had significant effects on the proportion of grazing time. Similar results were found for the analysis on the variable 'proportion of bites': significant effect of Vegetation Unit ($F_{4, 184} = 13.52$; $P < 0.001$) and significant interaction Vegetation Unit*Season ($F_{12, 187} = 3.50$; $P < 0.001$). fig. 2.12. illustrates the proportion of grazing time spent in the five vegetation units when grazing in grassy habitat, averaged over the four seasons. Both species divided their grazing activity not uniformly over the five vegetation units. Slight differences between both species are visible, but these are not significant. This habitat use was also variable over the seasons[1]. In all seasons the grasslands were grazed intensively. Other vegetation units were more or less foraged depending on the season. For example, rough grasslands were almost not grazed in winter and spring, but were grazed in summer and autumn, which is also reflected in the Jacobs' index of selection (Table 2.14). The opposite trend is visible for open vegetation and moss dunes, although this vegetation type was never a 'preferred' vegetation.

[1] See Figure 2.15

The bite rate was significantly affected by the factors Vegetation Unit ($F_{4, 143} = 2.97$; P = 0.022) and Season ($F_{3, 90.6} = 4.95$; P = 0.003) and by the interaction Vegetation Unit*Season ($F_{12, 144} = 2.23$; P = 0.016). Thus, the bite rate depended on the grazed vegetation unit, with in general highest bite rates in grassland and in rough vegetation. The significant interaction however illustrates that this varied among seasons. The trends were similar for both species.

Foraging in commonly used vegetation units

When the two species foraged in the same vegetation units, it was possible that they differentiated their resource use by exploiting different sward heights. We investigated this in grassland, a vegetation unit which was highly preferred by both cattle and ponies (fig. 2.12; Table 2.14). The results of the ANOVA (Table 2.15) show that the proportion of the grazing time was significantly affected by the factor Height, indicating that grazing time was not divided uniformly over the different sward height categories. Moreover the pattern was influenced by Species and by Seasons, as demonstrated by the significant interactions Height*Species and Height*Season. Throughout the year, when grazing in grassland, both species spent very little time grazing in swards of more than 20 cm, as compared to the shorter swards. Nevertheless, there is a clear seasonal influence, as in summer the swards of more than 20 cm are grazed in a similar proportion as the swards of less than 3 cm. The significant interaction Height*Species shows that both species used the different sward heights in a different way. Ponies spent similar proportions of their grazing time in swards of less than 3 cm and in swards of 3-20 cm, while cattle spent more time grazing in swards of 3-20 cm, than in swards of less than 3 cm (Fig. 2.13). We found the same results when we considered the variable 'proportion of bites' (Table 2.15).

When grazing in grassland cattle achieved a higher bite rate than ponies (40 bites/min and 31 bites/min respectively), as indicated by the significant effect of the factor Species on 'bite rate' (Table 2.15). There were also significant effects of the factors Height and Season, and of the interaction Height*Season. Overall, the herbivores had highest bite rate when grazing in a sward of less than 3 cm, but this was variable among seasons.

2.3.4.3 Diet Composition

Table 2.16 shows the plant species from which more than 500 bites were taken during the 30 sessions of six observation hours per herbivore species. It is obvious that both cattle and ponies foraged mainly on graminoids. The total diet of cattle consisted of at least 10 species of graminoids, 23 species of forbs and 17 woody plant species; that of the ponies consisted of at least 15 species of graminoids, 41 species of forbs and 9 species of woody plants. The number of graminoids species is probably underestimated, because the 'mix of graminoids' supposedly contains additional species such as small *Poa* species. We investigated the differences in diet composition of cattle and ponies at several levels.

First, we considered the variation in the 'overall' diet composition, consumed over the total area. The proportion of bites was significantly different between Forage classes ($F_{2, 160} = 480.44$; $P < 0.001$). In addition, the pattern is influenced by Species and Season as shown by the significant interactions Species*Class ($F_{2, 158} = 15.42$; $P < 0.001$) and Season*Class ($F_{6, 161} = 4.89$; $P < 0.001$). In all seasons the graminoids were the main component of both the cattle's and the ponies' diet (Table 2.17). The contribution of forbs and woody plants to the diet varied among seasons, for example in spring, both cattle and ponies incorporated a considerable proportion of forbs in their diet. Woody plants were only consumed by cattle.

Secondly, diet composition depended on the foraged habitat type or vegetation unit. In Table 2.17 diet composition of cattle and ponies when foraging in all distinguished habitat types and vegetation units is presented. It is not surprising that woody species were not present in the diet of the grazers when they were foraging in grassland. We investigated the diet composition of both species when they foraged in the grasslands with scrub invasion. In this habitat there exists a potential to increase the proportion of woody plants in the diet. The factor Class ($F_{2, 120} = 835.38$; $P < 0.001$) and the interaction Species*Class ($F_{2, 120} = 6.61$; $P = 0.002$) had a significant effect on the proportion of bites per forage class. When foraging in grasslands with scrub invasion, the cattle increased the proportion of woody plants and forbs in their diet compared with their diet in grasslands, but graminoids remained by far the most important forage class of the diet. Ponies did not change their diet composition in the grassland-scrub mixture compared to the diet in grasslands.

Finally, we examined how the diet composition differed between both species when they were foraging in scrub in autumn, the season in which both species foraged a lot in scrub. The proportion of bites was influenced by the factor Class ($F_{2, 41.3} = 70.32$; $P < 0.001$) and by the interaction Species*Class ($F_{2, 41.3} = 28.79$; $P < 0.001$). In general, graminoids were still the main component of the diet, for the ponies (98.6%) as well as for the cattle (64.8%). However, there was a remarkable difference between both species. The cattle increased the proportion of forbs (13.1%) and especially woody plants (22.1%) in their diet. By contrast, the ponies foraging in scrub in autumn only rarely consumed woody plants (0.3%) and forbs (1.1.%).

2.3.4.4 Niche breadth and niche overlap

Over the whole year cattle and ponies had a similar habitat niche breadth (4.80 and 4.91 respectively). Ponies had highest habitat niche breadth in spring and lowest in summer (Su: 3.01; Au: 3.29; Wi: 3.57; Sp: 4.57). Cattle had highest habitat niche breadth in summer and lowest in winter and spring (Su: 5.35; Au: 3.57; Wi: 2.71; Sp: 2.84).

We found that the cumulative distance travelled over the six hour observation period was similar for the two species (cattle: 590 ± 50 m; ponies: 630 ± 31 m) and was not significantly different between seasons.

The high abundance of graminoids in the diet of both herbivore species is also reflected in the niche breadth index based on forage use. Both species had rather low forage niche breadth indices, with cattle having a bit higher niche breadth than ponies (1.40 and 1.19 respectively). Cattle and ponies had highest forage niche breadth in winter and spring respectively, both had lowest forage niche breadth in autumn.
Table 2.18 presents the habitat use and forage use overlap indices. Seasonal variation in habitat overlap depended on the level of spatial organisation considered, but was overall high. The cattle and ponies had highest habitat overlap in autumn both when choosing between grassy habitat, scrub and woodland and when choosing the vegetation units within the grassy habitat. Contrarily, in autumn they showed lowest habitat overlap within the grassland, when choosing between the different sward heights. Considering all the bites taken in the total area forage use overlap is very high. Also when grazing in the grassy habitat both cattle and ponies foraged the same forage classes. Calculating the forage use overlap in each vegetation unit within the grassy habitat gives again very high overlap values. A bit lower values are found for the forage use overlap within scrub and within woodland.

2.3.5 Discussion

2.3.5.1 Grazing behaviour

Ponies spent a lot more time on foraging than cattle, which corresponds with the findings of previous studies (Arnold & Dudzinski, 1978; Arnold, 1984; Menard et al., 2002). During a six-hour period ponies spent, on average, two hours more on grazing than did cattle and they did so in every season. Throughout the year the ponies in the Westhoek achieved long grazing times (70.7% of their time). These long grazing times are not extremes but are situated around the upper limit when compared with other studies. Jarrige & Martin-Rosset (1987) reported that feral horses spend 50-73% of their time on grazing during daylight. Przewalski horses in a nature reserve in the Mongolian steppes were only grazing an average of 49% of the daytime (van Dierendonck et al., 1996). Duncan (1985) concluded that feeding of Camargue horses generally occupies 50-70% of a whole day. Grazing times of the cattle in the Westhoek (38.4% of their time) are in the range reported in other studies. Cattle free ranging in the Camargue grazed for 36-48% of their time (Menard et al., 2002). Arnold & Dudzinski (1978) reported that cattle were grazing for 32-40% of their time.
During the summer both herbivores spent less time grazing, while in winter feeding time reached higher levels. Cattle increased grazing time in winter by 52% compared to summer and ponies increased grazing time by 14%. This increased grazing activity in winter is well known for horses (Duncan, 1983; Duncan, 1985; van Dierendonck et al., 1996; Berger et al., 1999; Cosyns et al., 2001; Menard et al., 2002), and has also been reported for cattle (Arnold & Dudzinski, 1978; Pratt et al. 1986; Menard et al., 2002). However, other studies (van Wieren, 1992; Vulink et al., 2001) reported minimum grazing activities of cattle in mid-summer and mid-winter. Two contrasting mechanisms may play a role. When less forage is available intake rate is reduced and compensation may occur by an increased grazing time. Contrarily, the more fibrous food in winter can result in a faster rumen-fill effect and so in a decreased grazing time. Additionally, it has been suggested that cattle have a reduced metabolic rate in winter and that they are subject to an endogenous physiological rhythm resulting in a seasonal variation in voluntary food intake. Voluntary food intake would be lowest in winter (see van Wieren, 1992). The cattle in Westhoek had a very low bite rate in winter, which may be the result of the decreased forage availability. The increased daily grazing time may then be a compensation for the low bite rate.
With similar mean bite rates for both herbivore species (cattle: 29 bites/min; ponies: 31 bites/min) the ponies achieved a much greater number of bites over the 6 hour period due to their longer grazing times. Averaged by season, bite rate and number of bites were highest in spring, when plant growth starts and provides the herbivores with high quality forage.

2.3.5.2 Habitat use

Throughout the year, cattle and ponies foraged in all the available habitat types, though their foraging activities were not distributed over the various habitats according to the availability of these habitats. Grassy habitat was preferred by both cattle and ponies, while scrub was avoided (according to the Jacobs' selectivity index (1974)). Within the grassy habitat, the grasslands and grasslands with scrub invasion were preferred, rough grasslands were only preferred by ponies, rough vegetation was nor preferred nor avoided and moss dunes and open vegetation were avoided. In diverse ecosystems where habitat use of large herbivores has been studied, the same preference for grasslands is found (Camargue: Duncan, 1983; Menard et al., 2002; New Forest: Pratt et al., 1986; Putman et al., 1987; Rhum: Gordon, 1989a). In addition, habitat use was clearly influenced by seasonal characteristics. As expected, grasslands were less favoured in winter and grazing activity was then partly transferred to other habitat types. However, the ponies in the Westhoek, like the New Forest ponies (Pratt et al., 1986), maintained high grazing times in grasslands during winter. In summer the scrub habitat was grazed only by cattle, but in autumn and winter cattle as well as ponies increased their foraging time in scrub. In spring both cattle and ponies foraged a lot in woodland, it was even a preferred habitat then. The lower plant productivity of the grasslands during the non-growing season is the most probable reason for the observed shift in habitat use (Gordon, 1989b; Gordon & Illius, 1989). In addition, some forbs such as *Claytonia perfoliata* (locally an important component of the scrub and woodland undergrowth) offer green biomass of high quality during winter and spring and 'attract' the grazers towards scrub and woodland.

Although grassy habitat was grazed intensively by both cattle and ponies, the Shetland ponies concentrated their grazing time more on the grass-dominated habitats than did the cattle. Throughout the year the cattle spent a greater proportion of their grazing time in scrub and woodland as compared to the ponies (cattle: 45%; ponies: 21%). In the Camargue study of Menard et al. (2002) there was no habitat type dominated by shrubs or trees, but the coarse grasslands with shrubs and the salt flats with woody plant species were grazed more by the cattle than by the horses.
Although cattle and ponies in the Westhoek had similar averaged bite rates, this is not true in all habitat types. Ponies maintained a more or less constant bite rate in the various vegetation units, unlike the cattle with a decreased bite rate in scrub and woodland. In grassland, rough grassland and rough vegetation cattle grazed faster than ponies. Factors like searching time, handling time and mastication time determine the bite rate (Spalinger & Hobbs, 1992). For example, a decreased bite rate can be the result of an increased searching time, because of less available food items, or an increased browsing activity. In Fig. 2.14 we show the relationship between the cattle's bite rate in a habitat type/vegetation unit and the proportion of woody plant species in the cattle's diet consumed in that habitat type/vegetation unit. An increased browsing activity certainly explains the decreased bite rate of cattle when foraging in scrub.
In the grasslands, intensely grazed by both herbivores, there was a differentiation in the sward heights used by the two ungulates. In the grasslands the ponies took 46% of their bites from very short swards and 51% from swards of 3-20 cm. In contrast, cattle took only 24% of their bites from short swards and 71% from swards of 3-20 cm. The values do not indicate any preference or avoidance as we have no data about the availability of the different sward heights. As expected the cattle grazed less in the short swards than the ponies, which was also concluded in the study of Menard et al. (2002). Contrary to the cattle in the New Forest (Putman, 1996) and on the Isle of Rhum (Gordon & Illius, 1989) the cattle in the Westhoek did not abandon the very short grasslands in winter, although the grasslands in general were grazed less by the cattle in winter. It should be noted though that grasslands with very short sward height are not concentrated in the study area in large patches as is the case in the New Forest and the Isle of Rhum sites but are in a small-scaled mosaic with the other sward heights. The smaller proportion of bites taken by cattle in the short swards is the result of the smaller proportion of grazing time spent on the short swards, and not of a lower bite rate. In contrast, cattle achieved a similar bite rate on short swards as ponies (41 bites/min and 39 bites/min respectively). It is often suggested that bovids are morphologically constrained to graze on short swards because of the lack of the upper incisors (Illius & Gordon, 1987). However, in the Westhoek the cattle maintained a high bite rate on swards with a height of less than 3 cm. A high bite rate might be an indication that the cattle had no morphological problem to graze this sward height. Though, it is probable that the constraint may rise on swards from less then 2 or 1 cm. Furthermore, it is possible that when grazing the short swards the bite mass of cattle is much smaller than the bite mass of ponies due to mouth morphology. As a consequence cattle might be restricted in their effort to consume enough biomass on the short swards to fulfil their nutritional needs. Areas of the grasslands are maintained very short by the grazing activity of the ponies, providing themselves in such a way of high quality vegetation where only the ponies are able to obtain enough biomass. In addition, when the herbivores grazed on swards of 3-20 cm, the ponies had a bite rate of 29 bites/min, while cattle reach a level of 39 bites/min. Thus, while short swards can be a constraint for cattle (too little biomass), higher swards might be a constraint for horses. Although the higher swards will provide forage of a lower quality, compared to the shorter swards (Van Soest, 1982; WallisDeVries and Daleboudt, 1994), these grassland patches of 3-20 cm height still provide forage of good quality. In addition, the herbivores are able to achieve enough 'bulk' food in a short time in the higher swards. Within the grassland the sward heights of more than 20 cm were rarely grazed by cattle or ponies. Patches of this height probably contain high levels of senescent plant material and the quality of grasses declines fast to low levels with advancing maturity (Cook, 1972). Studies of patch selection by cattle within grassland reported that cattle preferred short vegetative patches (<7–8cm) although they could have achieved greater intake rates on taller mature patches (WallisDeVries & Daleboudt, 1994; Ginane, Petit & D'Hour, 2003).

2.3.5.3 Diet composition

Horses are considered as true grazers that feed predominantly on grasses (Van Dyne et al., 1980; Putman et al., 1987; Duncan, 1992; Hoffmann et al., 2001; Cosyns et al., 2001; Vulink, 2001), which is confirmed in this study as well. Although the contribution of forbs and woody plants to the diet was higher for cattle than for ponies, the cattle in the Westhoek should also be considered as true grazers. There was a high dietary overlap throughout the year in our study, which is in line with other studies (Olsen & Hansen, 1977; Krysl et al., 1984; Vulink, 2001; Menard et al., 2002). Forbs are consumed considerably more in spring compared to the other seasons by both cattle and ponies, resulting in a slightly decreased importance of graminoids during that season. Browsing of woody plants occurred by cattle but not by ponies, with highest browsing intensity in summer which is rather surprising. Despite the higher proportion of woody plants in the cattle's diet in summer, highest absolute number of bites from woody plants was taken in winter and autumn, because of the increased grazing time in winter and autumn compared to summer. In the preferred grasslands both herbivore species concentrated almost totally on graminoids, though in the grasslands with scrub invasion the cattle increased the proportion of woody plants in their diet. Overall, the cattle consumed a higher proportion of dicotyledons than the ponies, as we hypothesized since cattle are able to detoxify plant secondary compounds, commoner in dicotyledons than in monocotyledons.

2.3.5.4 Implications for conservation management

In the Westhoek grazing management has been implemented to maintain (or upgrade) the species-rich grasslands and to avoid the further encroachment of the dense scrub layer which already covers almost half of the area. Conservation management concentrates on the prevention of the further expansion of dominant grasses and shrub species, such as *Calamagrostis epigejos, Arrhenatherum elatius, Holcus lanatus, Hippophae rhamnoides, Salix repens* and *Ligustrum vulgare.* The domesticated grazers are expected to act as selective 'mowing machines' and nature management hopes that the domestic grazers consume those species that managment would like to be seen diminished. Horses need to consume more dry matter per kilogram bodyweight than cattle to fulfil their nutritional requirements (Menard et al., 2002). In that sense, a pony of a given weight is a better 'mowing machine' than a cow of similar weight, because it 'cuts down' more vegetation. Using the data of Menard et al. (2002) one Highland cow of 481 kg consumes a similar quantity of dry matter as does one Shetland pony of 205 kg (4.7-12.2 and 5.5-11.6 kg dry matter per day respectively). Differences in removal of vegetation biomass will depend on the differences in diet composition. The ponies consume predominantly graminoids and they are better able to graze the vegetation close to the ground, than the cattle. Throughout the year, ponies spent 79% of their grazing time in the grass-dominated vegetation units and are thus very suitable to maintain grassland habitats. However, the ponies do not browse and consequently have no impact on the scrub invasion into the grasslands. Cattle perform browsing activity, varying with season and foraged vegetation unit. In contrast to ponies, while foraging in the grasslands with scrub invasion the cattle did not only consume graminoids, but also browsed on shrubs (e.g. *Salix repens, Hippophae rhamnoides* and *Ligustrum vulgare*). In addition, the cattle grazed less in the grassy habitats than the ponies, but spent up to 30% of their grazing time in scrub. Thus, the cattle have a potential impact on scrub vegetation, not only by the direct consumption, but also by opening the closed scrub layer due to their movements. As a consequence of their large body size and their wide horns the cattle open the scrub layer. It has been observed that individual shrubs were partly damaged when the cattle moved through the scrub layer. The cattle's use of scrub opened up this very dense vegetation and subsequently the ponies made use of these gaps to forage on graminoids in the scrub. We hypothesize that if the ponies would be the only herbivores in the reserve, foraging in scrub would occur far less frequently, because the ponies avoid moving through densely closed vegetation structure. Foraging in scrub vegetation is likely to make this vegetation type less vital and will create gaps, important for the establishment of other plant species.

Another implication for nature management is that the cattle foraged more in the entire reserve than the ponies. Our map with locations shows that habitat use on the landscape level (Senft et al.1987) is broader for cattle than for ponies. One central grass-dominated entity in the Westhoek counted 27.8% of the cattle locations and 54.3% of the pony locations. Thus, the impact of grazing by ponies is more concentrated, while other areas receive consequently no or less grazing impact by the ponies. Similarly, Vulink (2001) found that Konik horses concentrated on the short grasslands for most of the year and cattle foraged more over the entire area (Oostvaardersplassen in the Netherlands).

As a management tool, a combination of cattle and ponies seems to be adequate for the objectives of the nature management (see also Loucougaray, Bonis & Bouzillé, 2004). However, with only four cattle grazing in the reserve, a further increase of invasive shrub species will probably not be halted on the long run.

Acknowledgements

We would like to thank AMINAL (Environment, Nature, Land and Water Administration), Division Nature, for the permission to conduct the research in the Flemish nature reserve "Westhoek". During the period Oct. 1999 – Oct. 2003 Indra Lamoot had a grant supplied by FWO Flanders (Foundation of scientific research - Flanders). The design of the Access database is realised with the contribution of Stijn Vanacker and Gert Van Spaendonk. For the calculation of the availability of the different habitat types and vegetation units we made use of the vegetation map made up by Marc Leten and updated by Andy Goerlandt. We are grateful to Prof. Luc Lens for comments on the manuscript drafts. Finally, the paper improved by the constructive comments of Patrick Duncan and an anonymous referee.

Table 2.12 - Grazing behaviour of cattle and ponies throughout the year and in the different seasons. Mean values per six hour period ± SE. % of time: proportion of time spent on grazing.

		% of time	Bites	Bite rate
Cattle	year	38.4 ± 5.8	4215 ± 1096	29.2 ± 4.6
	Summer	30.2 ± 5.4	3404 ± 887	30.5 ± 5.2
	Autumn	37.9 ± 2.1	4310 ± 498	31.6 ± 3.3
	Winter	46.2 ± 6.6	4015 ± 1155	21.9 ± 4.4
	Spring	39.2 ± 9.3	5130 ± 1842	32.7 ± 5.4
Ponies	year	70.7 ± 5.2	8031 ± 755	31.5 ± 2.0
	Summer	65.9 ± 7.7	6570 ± 813	27.7 ± 1.8
	Autumn	69.3 ± 2.8	7330 ± 482	29.5 ± 1.7
	Winter	75.1 ± 3.2	7489 ± 735	27.5 ± 2.2
	Spring	72.6 ± 7.1	10733 ± 990	41.2 ± 2.2

Table 2.13 - Results of the ANOVA-model examining the effects of the factors Habitat, Species and Season on the variables 'proportion of grazing time', 'proportion of bites' and 'bite rate'. Non-significant 3-way and 2-way interactions were eliminated from the final model.

		Grazing time			Bites			Bite Rate		
	df_1	df_2	*F*	*P*	df_2	*F*	*P*	df_2	*F*	*P*
Species	1	85.3	0.01	0.913	7.53	0.00	0.979	53.2	10.50	0.002
Season	3	101	0.25	0.862	97.2	0.15	0.929	61.3	4.35	0.008
Habitat	2	156	92.72	<0.001	27.6	97.25	<0.001	79.5	23.61	<0.001
Species*Season	3			n.s.			n.s.			n.s.
Species*Habitat	2	157	11.25	<0.001	21.8	6.42	<0.001	79.5	23.61	<0.001
Habitat*Season	6	156	11.47	<0.001	136	11.03	<0.001			n.s.
Species*Habitat*Season	6			n.s.			n.s.			n.s.

Table 2.14 - Jacobs' index of selection for cattle (C) and ponies (P).
No selection (0): -0.08 < Index < 0.08. Avoidance (-): -0.4 < index < -0.08. Strong avoidance (--): index < -0.4. Preference (+): 0.08 < index < 0.4. Strong preference (++): index > 0.4. Open + Moss: open vegetation & moss dunes; Grassland/Scrub: grassland with scrub invasion

Vegetation	Area	year		Summer		Autumn		Winter		Spring	
		C	P	C	P	C	P	C	P	C	P
Grassland	9 %	++	++	++	++	++	++	+	++	++	++
Open + Moss	11 %	--	-	--	--	--	--	--	0	--	0
Rough grassland	8 %	-	++	++	++	+	+	--	--	--	--
Grassland/Scrub	7 %	+	+	++	+	+	++	++	+	--	+
Rough vegetation	9 %	0	0	0	--	0	0	-	++	0	0
Scrub	41 %	-	--	--	--	-	--	0	-	--	--
Woodland	14 %	+	-	0	--	--	--	--	--	++	++

Table 2.15 - Results of the ANOVA-model examining the effects of the factors Height, Species and Season on the variables 'proportion of grazing time', 'proportion of bites' and 'bite rate', when the grazers were foraging in grasslands. Non-significant 3-way and 2-way interactions were eliminated from the final model.

		Grazing time			Bites			Bite Rate		
	df_1	df_2	*F*	*P*	df_2	*F*	*P*	df_2	*F*	*P*
Species	1	58.6	0.02	0.895	57.6	0.00	0.953	32.4	6.7	0.014
Season	3	66.3	0.06	0.983	65.4	0.05	0.985	55.4	8.02	<0.001
Height	2	117	27.63	<0.001	116	26.58	<0.001	73.2	11.12	<0.001
Species*Season	3			n.s.			n.s.			n.s.
Species*Height	2	128	9.02	<0.001	128	10.37	<0.001			n.s.
Height*Season	6	124	5.62	<0.001	124	4.84	<0.001	71.3	4.59	<0.001
Species*Height*Season	6			n.s.			n.s.			n.s.

Table 2.16 - Plant species from which more than 500 bites were taken during the 30 sessions of six hour periods for both cattle and ponies. Class: G: graminoids; F: forbs; W: woody plants. 'mix of graminoids' and 'mix of forbs' was used to register a bite which contained several graminoid or herb species, difficult to identify on the species level, for example when the herbivores were grazing in short sward heights.

Highland cattle				Shetland ponies		
Plant species	Class	%Bites		Plant species	Class	% Bites
mix of graminoids	G	79,31		mix of graminoids	G	74,36
Carex arenaria	G	2,83		*Carex arenaria*	G	5,78
Juncus subnodulosus	G	2,00		*Holcus lanatus*	G	3,94
Rubus caesius	F	1,83		*Claytonia perfoliata*	F	3,82
Holcus lanatus	G	1,60		*Scirpus setaceus*	G	3,22
Claytonia perfoliata	F	1,53		*Carex riparia*	G	1,30
Urtica dioica	F	1,51		*Agrostis stolonifera*	G	1,17
Salix repens	W	1,32		*Calamagrostis epigejos*	G	1,14
Rosa pimpinellifolia	W	0,91		*Juncus subnodulosus*	G	1,14
Calamagrostis epigejos	G	0,89		mix of forbs	F	0,6
mix of forbs	F	0,73		*Rubus caesius*	F	0,49
Carex riparia	G	0,72		*Poa trivialis*	G	0,48
Hippophae rhamnoides	W	0,62		*Stellaria media*	F	0,47
Prunus spinosa	W	0,62		*Urtica dioica*	F	0,25
Clematis vitalba	W	0,54				

Table 2.17 - Diet composition of the cattle and ponies when foraging in the total area (level 1), the three habitat types (level 2) and the five vegetation units (level 3), averaged over the four seasons. %G: proportion of bites taken from graminoids. %F: proportion of bites taken from forbs. %W: proportion of bites taken from woody plants.

Foraging level		Cattle			Ponies		
		%G	%F	%W	%G	%F	%W
1	Total area	87	8	5	92	8	0
2	Grassy habitat	95	2	3	95	5	0
	Scrub	73	6	21	96	4	0
	Woodland	59	27	14	72	28	0
3	Open vegetation & moss dunes	65	27	8	81	19	0
	Grasslands	99	1	0	97	3	0
	Grasslands with scrub invasion	92	3	5	97	3	0
	Rough grasslands	96	0	4	99	1	0
	Rough vegetation	94	1	5	93	4	3

Table 2.18 - Habitat use and Forage use overlap between cattle and ponies (Kulczinski's index).
Habitat use overlap was calculated at three levels. Level 1: Overlap in the use of the three habitat types: grassy habitat, scrub and woodland. Level 2: Overlap in the use of the five vegetation units within the grassy habitat: open vegetation, grasslands, rough grasslands, grassland with shrub invasion and rough vegetation. Level 3: Overlap in the use of the three sward heights within the grasslands: <3 cm, 3-20 cm and >20 cm. Forage use overlap was calculated within the total area, the three habitat types and the five vegetation units within the grassy habitat. a: both cattle and pony did not forage in open vegetation in summer. b: cattle did not forage in rough grassland in winter.

Habitat use overlap	Summer	Autumn	Winter	Spring
Level 1	0.78	0.87	0.81	0.83
Level 2	0.70	0.96	0.72	0.67
Level 3	0.83	0.71	0.91	0.76
Forage use overlap	Summer	Autumn	Winter	Spring
1 Total area	0.93	0.92	0.94	0.98
2 Grassy habitat	0.95	0.98	0.96	0.92
Scrub	0.81	0.66	0.89	0.69
Woodland	0.71	0.63	0.64	0.84
3 Open vegetation	-[a]	0.98	0.80	0.71
Grasslands	0.97	0.99	0.96	0.97
Rough grasslands	0.90	0.98	-[b]	1.00
Grassland with shrub	0.94	0.94	0.86	0.96
Rough vegetation	0.96	0.96	0.91	0.99

Figure 2.11 - Habitat use of cattle and ponies in the different seasons: the proportion of grazing time spent in the three habitat types

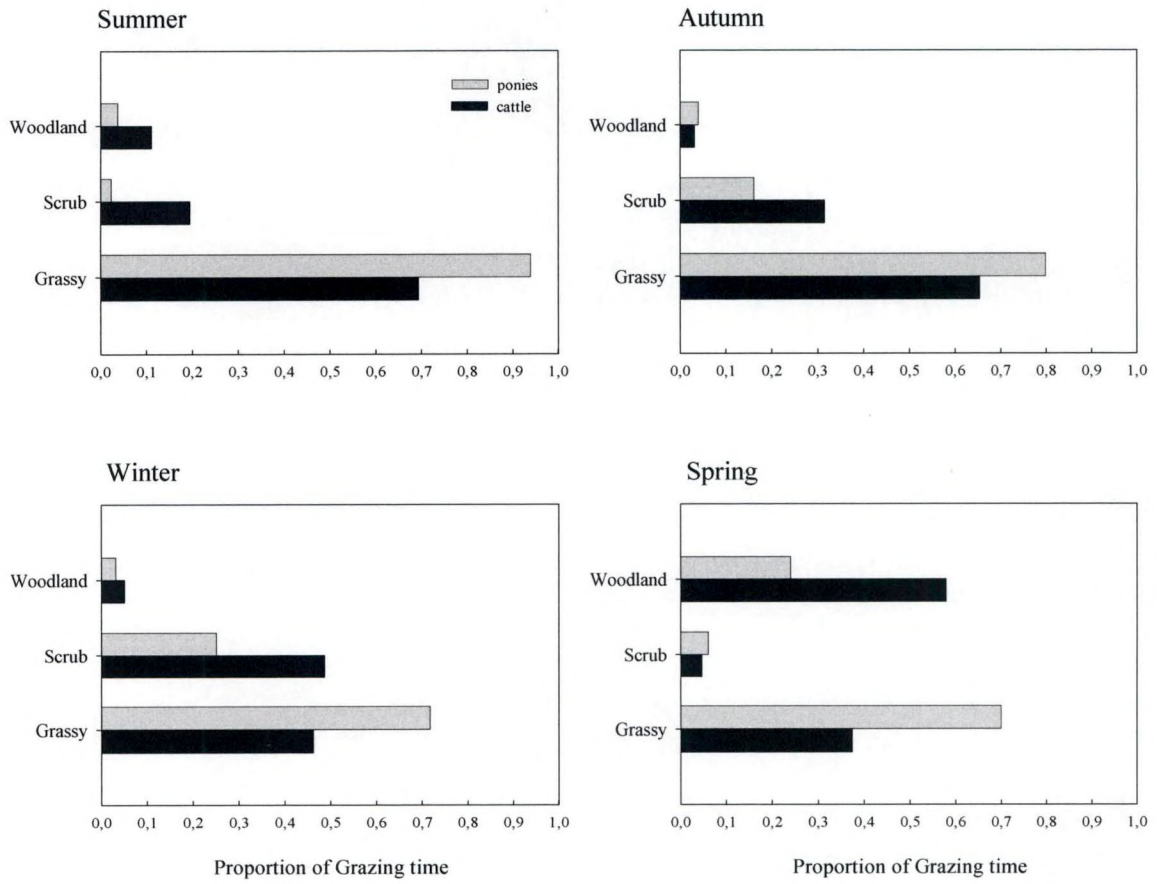


Figure 2.12 - The proportion of grazing time spent in the five vegetation units within the habitat type 'grassy habitat', averaged over the four seasons

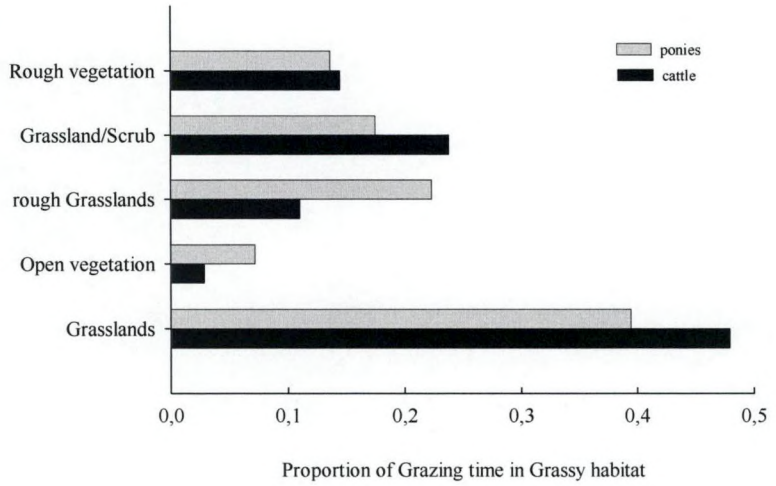


Figure 2.13 - Proportion of the grazing time, when foraging in grasslands, spent in the different sward heights.

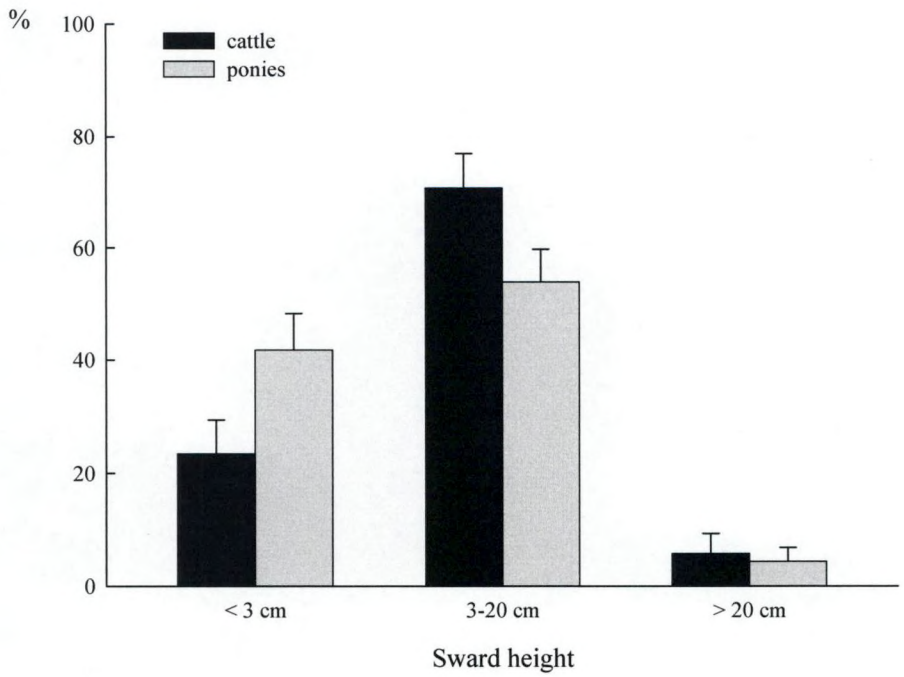


Figure 2.14 - Relation between the percentage browse in the cattle's diet and the bite rate when foraging in the different habitat types. G: grasslands; rG: rough grasslands; R: rough vegetation; G/S: grasslands with scrub invasion; W: woodland; O: open vegetation and moss dunes; S: scrub

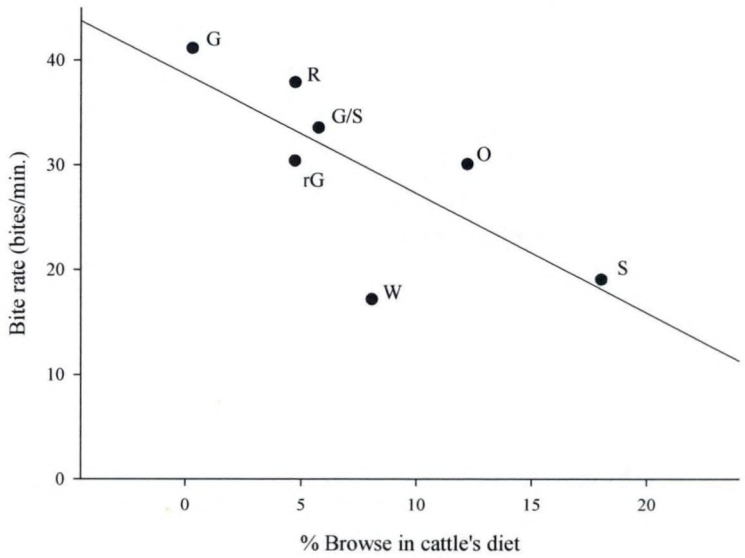
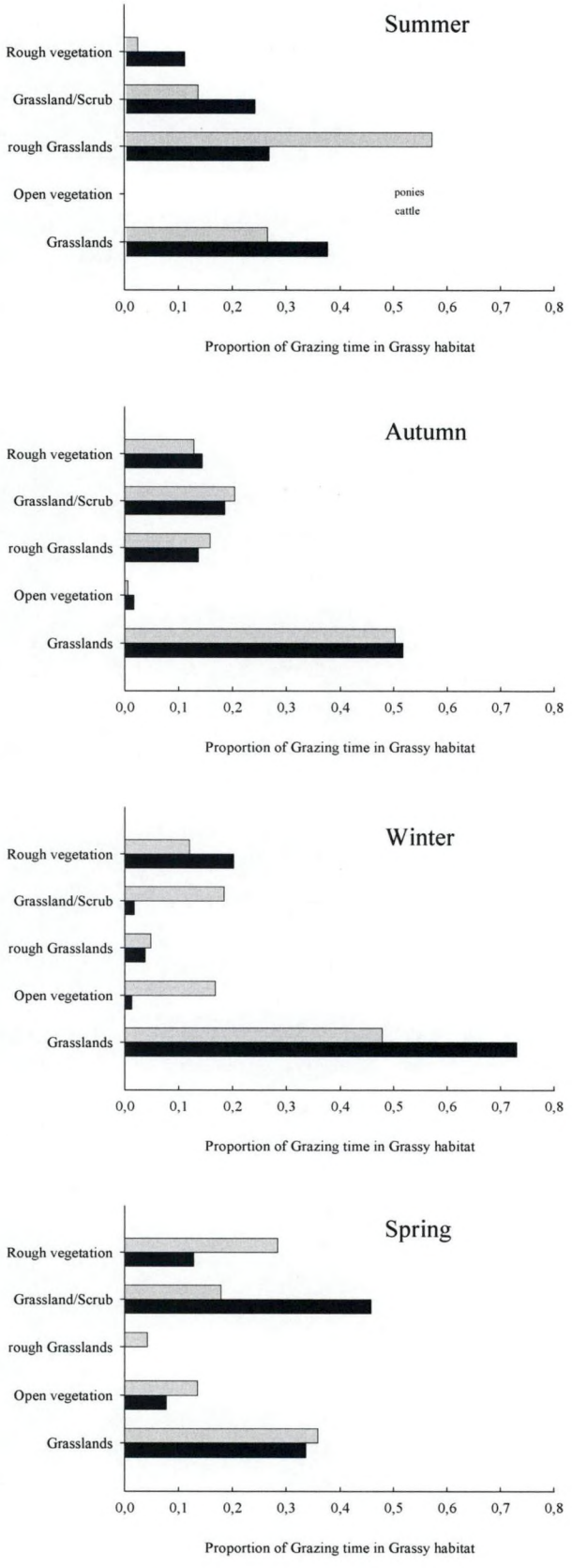


Figure 2.15 - The proportion of grazing time spent in the five vegetation units within the habitat type 'grassy habitat', in all four seasons.



2.4 *Foraging behaviour of donkeys grazing in a coastal dune area in temperate climate conditions*

Indra LAMOOT, Julie CALLEBAUT, Else DEMEULENAERE, Charlotte VANDENBERGHE and Maurice HOFFMANN

published in:
Applied Animal Behaviour Science 92 (2005): 93-112

2.4.1 Abstract

A small herd of donkeys was introduced in a coastal dune reserve 'Houtsaegerduinen' (ca 80 ha) in Belgium, in order to slow down expansion of dominant grass and shrub species. The Houtsaegerduinen is a nutrient poor, scrub-dominated dune system with a spatially heterogeneous vegetation pattern. Different aspects of the grazing behaviour (grazing time, bite rate, habitat use, diet composition) of the free-ranging donkeys are described and analysed. Behavioural data (of max. six adult mares) were collected through continuous focal animal observation in three consecutive years (1998-2001). Temporal variation in grazing time, habitat use and diet composition was determined.
During daylight, donkeys spent most of their time on grazing (56%). In all three years, grazing time was significantly shorter in summer (45% of their time), longest grazing times were achieved in spring (64%). In spring, the donkeys also achieved the highest bite rate (21.5 bites/min). The grassy habitat was preferred for foraging in all seasons, while the use of scrub and woodland was variable over time. Averaged over the four seasons, the general diet consisted for 80% of graminoids, 10% of forbs and 10% of woody plants. However, diet composition varied not only among seasons and years, but depended also on the foraged habitat type. More time is needed to evaluate the impact of the donkeys on the vegetation, though some plant species seem to be hampered by the donkeys. *Calamagrostis epigejos*, vulnerable to grazing, is a main component of the donkeys' diet. Grassland dominated by *C. epigejos* start to develop into less monospecific grasslands. *Ligustrum vulgare* is browsed intensively from autumn till spring and becomes less vital when growing in accessible places. Donkey grazing will not avoid further encroachment of *Hippophae rhamnoids*, since it is rarely consumed by the donkeys.

Key words: grazing behaviour; habitat use; donkey; equid; diet composition

2.4.2 Introduction

Until the beginning of the twentieth century practically all coastal dunes in Belgium were grazed for agricultural purposes. After several decades of abandonment, a number of dune areas are grazed again, but now for reasons of nature management (Provoost et al. 2002). In the late 1990's different species of domesticated large herbivores were introduced in several dune reserves in order to avoid further expansion of dominant, highly competitive grass and shrub species. However, little knowledge was available on the ability of the herbivores to fulfil the management objectives as well as on the ability of the herbivores to cope with this low productive, scrub-dominated ecosystem. Therefore, it was decided to introduce different herbivore species in order to be able to evaluate which species can cope with this environment without problems, and secondly, which species can fulfil the management objectives best. Donkeys, Shetland ponies, Konik horses and Highland cattle were introduced in different dune areas.
The donkey is not the most commonly used herbivore species in nature reserves in West Europe. Nonetheless, the donkey was chosen as one of the herbivore species for several reasons. The feral donkey (*Equus asinus*) originates from an arid, low productive environment (Bauer et al., 1994) and was therefore assumed to be suitable to graze in a nutrient poor and dry dune ecosystem. Compared with other equids, donkeys are expected to cope more easily with adverse nutritive conditions due to a higher digestion efficiency (Izraely et al., 1989; Cuddeford et al. 1995). Additionally, it was expected that donkeys would browse more than other equids. Moehlman (1998a) reported that the donkey has the dentition for grazing, though it also appears to have special adaptations for browsing. The donkey has a very mobile upper lip and is able to curl it around the thorniest vegetation.
The general aim of the present study is to describe different aspects of the grazing behaviour (i.e. grazing time, number of bites, bite rate, meal duration) of donkeys, free-ranging in a temperate coastal dune area, in order to provide more understanding about their foraging strategy in such a relatively nutrient poor ecosystem. Since nutrient and energy restrictions are even more pronounced during the seasons with low plant productivity, we expected that the donkeys

would adapt their foraging behaviour to these seasonal differences in forage quality and quantity. We also investigated whether the donkeys changed their grazing behaviour over a period of three years, from introduction onwards. Furthermore, our results about the donkeys' habitat use and diet selection are used to evaluate whether the introduction of donkeys is a good management measure to reach the nature conservation objectives.

2.4.3 Materials and Methods

2.4.3.1 Study site and animals

Five donkey mares and one donkey stallion (*Equus asinus*) were released in April 1997 in the coastal Flemish nature reserve "Houtsaegerduinen". One more mare was introduced in 1999 and eight foals were born since introduction, leading to a herd of seven adult mares, two two-year-old mares, two adult stallions, one two-year-old stallion and three colt foals of almost 1 year in spring 2001. The nature reserve (total area ca. 80 ha) is a nutrient poor (unpubl. data Cosyns) coastal dune system with a spatially heterogeneous vegetation pattern. It is located in a coastal region with mild winters and mild summers. Mean annual temperature is 9.8°C. In summer, autumn, winter and spring, mean temperature is 15.9°C, 10.8°C, 3.9°C and 8.7°C, respectively; mean monthly precipitation is 60.7mm, 74.8mm, 56.5mm and 48.5mm, respectively (means for the period 1963-2002; Meteo WVL vzw).
Approximately two thirds of the area is covered by more or less closed scrub vegetation, main shrub species are *Hippophae rhamnoides, Ligustrum vulgare* and *Salix repens.* Woodland covers approx. 10% of the area. Tree species are *Populus tremula, Populus x canadensis, Populus canescens, Alnus glutinosa* and *Ulmus minor.* The remaining 23 % of the area is covered by patches of grassy vegetation. Within the latter habitat type, we distinguish the vegetation units 'grassland', 'rough grassland', 'grassland with scrub invasion', 'rough vegetation' and 'open vegetation and moss dune'. Grassland includes dry dune grassland with *Poa pratensis, Avenula pubescens, Veronica chamaedrys, Galium verum* and *Thalictrum minus* and grassland with *Holcus lanatus* and/or *Arrhenatherum elatius* as main graminoids. Rough grassland is defined as species-poor grassland dominated by *Calamagrostis epigejos.* Grassland with shrub invasion consists of a grass-dominated matrix in which patches of young shrubs of mainly *Hippophae rhamnoides, Ligustrum vulgare* or *Salix repens* appear. Rough vegetation is the assembly of vegetation entities dominated by *Rosa pimpinellifolia* and vegetations characterized by tall forbs (e.g. *Eupatorium cannabinum, Urtica dioica, Cirsium arvense*). Mosses and lichens are the dominant species of moss dunes. Main species of open vegetation are *Carex arenaria, Festuca juncifolia* or *Ammophila arenaria.*
Mean weight of the adult mares was 175 ± 7 kg (weighed in May 2000, March and October 2001). The animals are free-ranging and remain in the area year round. They receive no additional food.

2.4.3.2 Behavioural observations

The grazing behaviour and habitat use of the donkeys was investigated discontinuously during a period of three years. Four observation periods can be distinguished (Table 2.19). Observation sessions were pre-scheduled on specific data. Consequently, weather conditions vary among observation sessions.
Data were collected through continuous focal animal observation (Altmann, 1974). During a six-hour period we continuously monitored the behaviour of one focal animal, except for period '2001'. Then, two focal animals were observed, each for three hours. The observed animals were habituated to the presence of humans and could be approached closely (1 m) without visible influence on their behaviour. Observational data are from five, six, two and four adult mares in 1998, 1999, 2000 and 2001, respectively. The duration (accuracy: 1 s) of the observed behaviours and the vegetation type in which the behaviour was performed were recorded. The different vegetation types were clustered into three habitat types: 'woodland', 'scrub' and 'grassy habitat' with the latter consisting of five vegetation units: 'grasslands', 'rough grasslands', 'grasslands with scrub invasion', 'rough vegetation' and 'moss dunes and open vegetation' as described above. During the 2000 period, every 15 minutes the position of the focal animal was marked on a false colour infrared aerial photograph (1/2000) (EUROSEnsE, flight date: 1998). During the 1999 and 2001 period, we additionally recorded plant species eaten and the number of bites taken (using a mechanical counter), when the focal animal was grazing. All plant species eaten were grouped into four forage classes: 'graminoids' (grasses, sedges and rushes), 'forbs', 'woody plants' and 'other' (including mosses and ferns, unidentifiable plant material, soil).
Season definition follows the plant productivity periods in temperate regions, i.e. summer (June - August), autumn (September - November), winter (December - February) and spring (March - May).

2.4.3.3 Data analysis

Grazing behaviour
In a first exploration of the data, we investigated whether the time spent grazing differed between nocturnal and daytime hours. During 1998, the observations (258 hrs) were conducted between 0h00 and 24h00, 58% of which were performed during daytime hours. In 1999 the observations (282 hrs) took place between 6h00 and 24h00, 75% of which were done during daytime. In 2000 all observations (198 hrs) were performed during daytime. Consequently, we only retained the data from 1998 and 1999 for this analysis. We used mixed-models ANOVA to investigate the effects of the fixed factors

DayNight, Year and Season and all possible interactions on the differences in grazing time per hour. We included the factor Season and Year, because temporal differences in the grazing time could exist. In addition, differences in the grazing behaviour between individual animals could occur. Therefore, we initially included the random factor 'Individual' (and all interactions between 'Individual' and the fixed factors) in the ANOVA model. Since the individual animals were sampled more than once, we included the repeated statement in the statistical model. Covariance structure was calculated with the autoregressive method, because this always gave the best fitting model. If the random factor was not significant, we excluded it from the final model. Similarly, we eliminated non-significant interactions of the fixed effects from the ANOVA model. The random factor and the repeated statement were also implemented in all subsequent ANOVA models and will not be mentioned again.
All further analyses were based on the observations done during daytime. The time budget was calculated as the proportion of six hours spent on the behaviours 'grazing', 'resting up', 'laying down', 'walking', 'standing alert', 'grooming' and 'other behaviour'. Other behaviour includes drinking, defecating, urinating, mutual grooming, rolling, sniffing and all interactive behaviour. We analysed whether the variable 'grazing time' was different among seasons and between years, by the use of a mixed-models ANOVA with the fixed effects Season and Year. In addition, we investigated the variable 'meal duration' during 2000. A meal is defined here as a period during which the animal is mainly grazing, including short interruptions (max. 5 minutes) of non-grazing activity, e.g. scanning of the environment. When the focal animal stops grazing for more than five minutes, the next observation of grazing is considered to be the start of a new meal. Although considered part of a meal, short interruptions are excluded from the calculation of the meal duration, in order to include only true grazing activity. Mixed-model ANOVA was used to investigate whether meal duration differed among seasons.
The positional data collected every 15 minutes during a six hour period in 2000, enabled us to estimate the cumulative distance travelled per observation session, assuming straight line displacement between two location recordings. We analysed whether this travel distance was different among seasons, using an ANOVA-model. In addition, the correlation between distance travelled per six hours and total grazing time per six hours was calculated (Spearman correlation, N = 32).

Habitat use
The habitat use was defined as the time spent grazing in the different habitat types. We investigated habitat use at two different levels: (1) the level of the habitat type, (2) the level of the vegetation unit within the grassy habitat. Thus, we first examined how the donkeys divided their grazing time over the grassy habitat, scrub and woodland. Subsequently, we studied the donkeys grazing time partitioning among grasslands, rough grasslands, grasslands with scrub invasion, open vegetation and rough vegetation, when they were foraging in the grassy habitat. The variation in grazing time was examined with a mixed-model ANOVA. Fixed factors were Habitat (or Vegetation unit), Season, Year and all their interactions.
In addition, we calculated the Jacobs' index of selection (1974) to describe the habitat preference, while taking into account the availability of the different habitat types. Jacobs' index of selection (1974): $D_i = (p_i - A_i)/((p_i + A_i) - (2* p_i * A_i))$ with p_i the mean proportion of the grazing time spent in the ith habitat type and A_i the proportion of the area covered by the ith habitat type. The value of D ranges from -1 to +1, with negative and positive values indicating avoidance and selection of the habitat type, respectively.

Diet composition
We determined whether number of bites taken and bite rate (number of bites per grazing minute) differed among seasons using a mixed-model ANOVA with the fixed factor Season (data from 1999). Subsequently, diet composition and its temporal changes were examined. We analysed whether the factors Class, Season, Year and the interactions affected the proportion of bites per forage class (data from 1999 and 2001). Finally, we analysed whether the diet composition depended on the foraged habitat type. Therefore, we calculated the proportion of bites taken per forage class in a habitat type. Fixed factors of the ANOVA model are: Class, Habitat, Season, Year and all interactions.
Data which are proportions were arcsine transformed, other data were logarithmically transformed. Analyses of variance were performed using SAS System V8. Number of degrees of freedom was estimated by the Satterthwaite-method. The positional field data were digitized and processed with ArcView GIS 3.2a.

2.4.4 Results

2.4.4.1 Daytime versus night time grazing

The factor 'DayNight' had a significant effect on the grazing time per hour ($F_{1,318} = 86.27$; $p<0.001$). During the nocturnal hours the donkeys grazed less than during the daytime hours, i.e. 22 min/hr during the night and 37 min/hr during the day. In addition, there was a Year-effect ($F_{1,167} = 6.68$; $p=0.011$) and a significant interaction DayNight*Year ($F_{1,309} = 5.00$, $p=0.026$). During nocturnal hours, the donkeys grazed longer per hour in 1998 than in 1999. The grazing time per hour (during the night and the day) was not significantly different among seasons. As a consequence of the significant differences in grazing time during day and night, all further analyses were based on daytime-data only.

2.4.4.2 Time budget during daytime

The time budget of the donkeys in the different seasons, averaged over the three years, is presented in Table 2.20. Grazing was pre-eminently the most time-consuming behaviour. Grazing time varied among seasons and years, since significant effects of Season ($F_{3,45.7} = 7.61$; $p < 0.001$) and of Year ($F_{2,29.2} = 7.50$; $p = 0.002$) were found. From 1998 towards 2000 the time spent on grazing steadily decreased (65.1 %, 60.7 % and 52.4% in 1998, 1999 and 2000, respectively). The reverse pattern was found for resting time (14.3%, 23.2% and 28.1% in 1998, 1999 and 2000, respectively). In all three years (no significant interaction Season*Year), the donkeys grazed significantly shorter in summer, while longest grazing times were achieved in spring. The opposite trend was found for the time spent resting: longest resting times in summer, shortest in spring. The time investment in the other behaviours remained relatively constant over the different seasons (see Table 2.20).
Meal duration (period 2000) averaged 32.4 ± 3.1 min. Although mean meal duration in summer, autumn, winter and spring appeared quite different (19.3 ± 3.3 min, 38.0 ± 8.3 min, 33.0 ± 6.0 min and 40.2 ± 6.3 min, respectively), ANOVA results showed that these seasonal differences were not significant.
Mean travel distance per 6 hours was 917m ± 138m. It was not significantly different among seasons. Travel distance per 6 hrs was positively correlated with grazing time per 6 hrs ($r = 0.536$; $p = 0.002$; $N = 32$).

2.4.4.3 General habitat use

ANOVA analysis clearly shows the habitat use variation among seasons and among years (see Fig. 2.16), since significant interactions Habitat*Season ($F_{6,180} = 2.69$; $p = 0.016$) and Habitat*Year ($F_{4,180} = 10.28$; $p < 0.001$) occur. The significant 3-way interaction ($F_{12,180} = 1.94$; $p = 0.032$) shows that the seasonal variation in habitat use was not similar over the three years. The significant factor Habitat ($F_{2,180} = 102.06$; $p < 0.001$) illustrates that the donkeys did not divide their grazing time uniformly over the three habitat types, irrespective of the season or the year. The grassy habitat was the most grazed habitat in all seasons and in all three years. The use of scrub and woodland was variable among seasons and between years. In general, the donkeys foraged most in scrub and woodland in autumn and winter. The use of woodland decreased steadily from 1998 to 2000 (73, 26 and 7min/6hrs in the winter of 1998, 1999 and 2000, respectively). Instead, the use of scrub increased from 1998 to 2000 (27, 57 and 95min/6hrs in the winter of 1998, 1999 and 2000, respectively).
From the Jacobs' index for selection it can be concluded that woodland evolved from a slightly preferred habitat in 1998, via 'neutral' habitat in 1999 towards strongly 'avoided' habitat in 2000 (Table 2.21). Although scrub was grazed very intensively in autumn and winter 2000, we could not conclude that it was ever a 'preferred' habitat. This is probably caused by the dominance of scrub in the area (i.e. 67 % of the area).

2.4.4.4 Habitat use differentiation within grassy habitat

When comparing the grazing time spent in the vegetation units distinguished within the grassy habitat (periods 1998 and 2000), we found the significant interactions Vegetation*Season ($F_{12,210} = 1.86$; $p = 0.041$), Vegetation*Year ($F_{4,210} = 7.58$; $p < 0.001$) and Vegetation*Season*Year ($F_{12,210} = 2.54$; $p = 0.004$). Hence, the use of the vegetation units within the grassy habitat is different among seasons and between years. The significant 3-way interaction shows that the seasonal variation is different between both observation periods. Without taking into account the seasonal variation, we can conclude that the donkeys spent more grazing time in the open vegetations and grasslands, in 1998 than in 2000. On the other hand, the donkeys spent more grazing time in rough vegetation in 2000 (Fig. 2.17).

2.4.4.5 Number of bites per season and diet composition

The number of bites taken per day (in 1999) was significantly affected by the factor Season ($F_{3,17.4} = 4.39$; $p = 0.018$). The donkeys took significantly more bites in spring than in all other seasons (2006 ± 394 bites/6h, 2604 ± 364/6h, 2874 ± 590/6h and 5273 ± 701/6h in summer, winter, autumn and spring, respectively). This was not only the result of a longer grazing time in spring, but also of an increased bite rate in spring compared to the other seasons (10.5 ± 0.4, 11.6 ± 0.9, 13.6 ± 1.8 and 21.5 ± 1.6 bites/min grazing in summer, autumn, winter and spring, respectively). The factor Season had indeed a significant effect on the variable bite rate ($F_{3,17.8} = 5.03$; $p = 0.011$).

The total diet of the donkeys consisted of 19-26 species of graminoids, 38-48 species of forbs and 24-22 woody plant species (1999 versus 2001). In Table 2.22 the most frequently bitten plant species (>500 bites taken during 132 and 219 observation hours in 1999 and 2001, respectively) are given. It is obvious that graminoids were of major importance in the diet.
Throughout the year, in both observation periods (1999, 2001), diet consisted for 80 % of graminoids, 10-11% of forbs and 9-10% of woody plants. However, the diet composition was variable among seasons (Fig. 2.18). The proportion of bites taken per forage class was significantly affected by the interactions Class*Season*Year ($F_{6,257} = 7.60$; $p < 0.001$) and Class*Season ($F_{6,259} = 5.10$; $p < 0.001$) and the factor Class ($F_{2,259} = 337.30$; $p < 0.001$), indicating that seasonal differences in diet composition were not similar in both years. For example, the biggest proportion of woody plants and forbs in the donkeys' diet in 1999 was found in summer, while in 2001 this was found in winter. A remarkable aspect is that in summer 1999 the donkeys took a similar number of bites of woody plants and graminoids, but this is entirely caused by the consumption of *Rosa pimpinellifolia* fruits (classified as woody plant) in summer. The donkeys took even

more bites of *Rosa pimpinellifolia* than of *Calamagrostis epigejos* in summer 1999, while in the other seasons, in the absence of rose hips, *Rosa pimpinellifolia* was bitten only rarely. In 2001, *Rosa pimpinellifolia* hips were far less frequently consumed (see Table 2.22).

Diet composition depended on the foraged habitat type and this varied as well among seasons and between years (Table 2.23). Averaged over the four seasons, the proportion of graminoids in the diet is highest when the donkeys grazed in the grassy habitat, in both 1999 and 2001. When foraging in scrub, the relative proportion of graminoids decreased mostly in favour of forbs in 1999, while mostly in favour of woody plants in 2001. When foraging in woodland, the relative proportion of graminoids decreased in both years in favour of forbs. The contribution of woody plants to the diet, when foraging in woodland, was only slightly higher than when foraging in grassy habitat. However, browsing activity in woodland depended strongly on season and year. For example, in autumn 1999 and in spring 2001 the donkeys browsed much more when foraging in woodland than in the grassy habitat. According to the ANOVA analysis, diet composition is significantly affected by the foraged habitat type (significant Class*Habitat: $F_{4,471} = 14.39$; $p < 0.001$). However, this result can not be interpreted without attention for the significant interactions Class*Habitat*Season ($F_{12,485} = 5.14$; $p < 0.001$) and Class*Habitat*Year ($F_{4,470} = 8.37$; $p < 0.001$), which illustrate that the variation in diet composition per habitat type was different among seasons and between years. Other significant effects on the proportion of bites are: Class*Season*Year, Class*Year, Class*Season and Class.

2.4.5 Discussion

Little knowledge is available on the grazing behaviour of donkeys (Aganga & Tsopito, 1998; Canacoo & Avornyo, 1998; Moehlman, 1998a, 1998b), certainly in cool temperate regions, where they experience significantly different environmental conditions than in their environment of origin. As all free-ranging herbivores, donkeys have to make many foraging decisions at different resolution levels (Senft et al., 1987; Stuth, 1991), resulting in a foraging strategy that meets the large herbivores' nutrient and energy requirements. Habitat use is an outcome of the foraging strategy of the herbivores; it is the expression of the way grazing animals resolve the conflict between their need for food and their intrinsic and extrinsic constraints (Illius & Gordon 1993). The foraging decisions are primarily made in relation to forage availability and quality, which are in turn determined by environmental conditions. Different aspects of the foraging behaviour are treated here consecutively.

Some studies have reported on remarkable physiological differences between the donkey and other equids. In particular, several studies reported on the donkeys' capacity to deal with dehydration (Izraely et al., 1994) and with their higher digestive efficiency compared to other equids (Izraely et al., 1989; Cuddeford et al., 1995; Pearson et al., 2001). Izraely et al. (1989) found that the digestive efficiency of donkeys is as high as that of Bedouin goats, with the latter being more efficient than non-desert ruminants. The capacity of donkeys to digest plant cell wall constituents is lower than that of Bedouin goats and other ruminants but higher than that of ponies or horses. The donkey reaches the same digestive efficiency as the Bedouin goat as a result of its higher intake rate and higher efficiency to absorb soluble cell content components. Cuddeford et al. (1995) compared the digestive efficiency among Thoroughbreds, Highland ponies, Shetland ponies and donkeys. Donkeys retained food longer in the digestive tract and digested fibre more efficiently than did the other equids. In that sense, donkeys were more 'ruminant-like'. This was confirmed by Pearson et al. (2001): donkeys had longer retention times and a higher digestibility of dry matter, energy, crude protein and fibre fractions than ponies. They also found that donkeys consumed less dry matter per unit metabolic body weight when fed ad libitum than ponies. Since voluntary food consumption is proportional to metabolic rate (Kleiber, 1961; Webster, 1985), this may illustrate that donkeys have a lower metabolic rate, and hence lower maintenance requirements than the ponies. These differences in requirements and digestive abilities between donkeys and other equid species can lead to differences in their foraging behaviour in a free-ranging situation.

2.4.5.1 Time budget

Quite similarly to other equids (Duncan, 1985; Pratt et al., 1986; Berger et al. 1999), the donkeys grazed longer during daytime hours than during nocturnal hours.

Spending on average 56 % of the daytime on grazing and 22 % on resting, donkeys are average equids compared to free-ranging or feral horses. Duncan (1985) reported that Camargue horses generally spend 50-70% of a whole day on feeding and 20-30% on resting. Przewalski horses in a nature reserve in the Mongolian steppes on average only grazed 49% of the daytime (van Dierendonck et al., 1996). In a study in Ghana, donkeys spent 84% of their time grazing during the day (at night they were sheltered in pens). The authors suggested that this prolonged grazing could be in part the result of the poor quality of the pasture that the donkeys were grazing (Canacoo and Avornyo, 1998). Female feral donkeys in the dry habitat of Death Valley (US) and in the mesic habitat of Ossabaw Island (US) grazed for 52.8% and for 41.6 % of their daytime, respectively (Moehlman, 1998b). In environmentally more comparable situations (neighbouring coastal dune areas) the donkeys in the present study spent less time on grazing than other free-ranging equids. Haflinger horses spent 68% of the daytime on foraging (Lamoot & Hoffmann, 2004), while Shetland ponies grazed 71% of their daytime (Lamoot et al., 2005) and Konik horses spend 73 % of the period between 6h and 24h on grazing (Cosyns et al., 2001). The higher digestive efficiency of the donkeys compared to other equids (Izraely et al.,

1989; Cuddeford et al., 1995; Pearson et al., 2001) probably gives them advantage when feeding on the relatively low quality food in a dune ecosystem, resulting in a smaller time investment in grazing.
In a period of three years we found a trend of decreasing grazing time. The herd enlarged from the start of the observation period towards the end, implying possible increase of interactive behaviour. The time spent on 'other behaviour', including interactive behaviour; raised from 3 min/6 hrs in 1998 up to 10 min/6 hrs in 2000. However, this remains a low time investment and can not be responsible for the much larger decrease in grazing time. Resting time on the other hand, is a relatively high time investment behaviour; it doubled from 1998 to 2000. This underpins the suggestion that the donkeys developed a more efficient foraging strategy. We assume that the extended knowledge of the environment, especially on nutritional quality and quantity, diminished the need for foraging time investment allowing for more resting time. It has been reported that naive animals spend more time foraging but ingest less forage compared to experienced animals (Provenza & Balph, 1987, 1988). Our data suggest that this phenomenon appears even more strongly so in a complex, heterogeneous environment.
Grazing time increased from summer, over autumn and winter towards spring. An increased grazing activity of equids in winter compared to summer has been reported several times for the temperate regions (Duncan, 1985; Duncan, 1992; Pratt et al., 1986; Berger et al., 1999; Cosyns et al., 2001; Menard et al., 2002), as well as in subarctic conditions (Salter & Hudson, 1979). Those authors investigating foraging behaviour in spring as well, found foraging times in spring comparable to those in winter (Duncan, 1985; Duncan, 1992) or reported higher grazing times in spring than in winter (Pratt et al., 1986; Berger et al., 1999). It is generally accepted that seasonal variation in grazing time is mainly caused by seasonal variation in forage quantity and quality, e.g. Duncan (1985) suggested that the horses in the Camargue increased their feeding time in winter in an attempt to maintain a high quality diet. Pratt et al. (1986) put forward that the peak in the ponies' feeding activity in the months of April and May in the New Forest is the result of the exploitation of the new grazing resources. A limited number of biomass data of Houtsaegerduinen (unpubl. data, Cosyns) supports a causal relation between grazing time and general food availability. The average graminoid standing crop in the grassy vegetation units differed among seasons, i.e. 327, 205, 196 and 177g/m² in summer, autumn, winter and spring, respectively. Live biomass covers 80%, 79%, 49% and 72% of this graminoid standing crop in summer, autumn, winter and spring, respectively. Hence, graminoid quantity decreases from summer, over autumn and winter to a minimum in spring, and the quality of the graminoid standing crop decreases from summer to winter and starts to increase again in spring. An increased grazing investment can thus be related to a decreased quantity and quality of graminoids. We suggest that the long grazing time in spring, accompanied with a higher bite rate compared to the other seasons, is the result of the general low food quantity combined with the new availability of better quality food provided by the fresh regrowth of graminoids with the start of the growing season.

2.4.5.2 Habitat use

In quite different ecosystems all over Europe it was found that equids show a strong preference for grassland (Camargue: Duncan 1983; Menard et al. 2002; New Forest: Pratt et al. 1986; Putman et al. 1987; Rhum: Gordon 1989a). The donkeys in the present study are no exceptions to that rule. Throughout the year, the grassy habitat was preferred by the donkeys, although, habitat use was influenced by seasonal characteristics. In all three years, grazing time was almost entirely restricted to grassy habitat in summer and spring (with the exception of spring in period 1998), while in autumn and winter, a certain shift towards woodland and scrub was observed. Remarkable is the increasing foraging activity in scrub during the later autumn and winter periods. Shetland ponies and Haflinger horses living in neighbouring dune areas both preferably grazed in graminoid-dominated vegetations as well. However, Haflinger horses did not perform a higher foraging activity in scrub or woodland during autumn and winter (Lamoot & Hoffmann, 2004). Shetland ponies increased the use of scrub in autumn and winter, while the use of woodland increased in spring. In these habitat types they remained on a diet of graminoids and forbs, and did not browse (Lamoot et al., 2005).
The increased use of scrub and woodland during autumn and winter coincides with a general decline in (live) biomass of the grassy vegetation units (unpubl. data Cosyns; see above). The lower plant productivity of the grassy vegetations during the non-growing seasons is the most probable reason for the observed shift in habitat use (Duncan 1983; Gordon 1989b; Gordon & Illius 1989). The return to grassy habitat already in spring, when biomass is still very low, but new shoots deliver high quality food, indicates the animals strong preference for high quality food after a long period of its non-availability.
The use of woodland remarkably decreased during the observation period. This might be due to the decreasing availability of herbaceous undergrowth over the years, which is the main diet in that habitat.
Changes in grass cover in rough grassland (certainly a grassland type with high biomass; unpubl. data Cosyns) after three years of donkey grazing probably affect the foraging behaviour of the donkeys. Permanent quadrates in grazed plots and ungrazed control plots in rough grassland (i.e. *Calamagrostis epigejos* dominated grassland) revealed a significant decline of *Calamagrostis* cover from an average of 63% towards 30% in the grazed plots between 1998 and 2001, while cover in the ungrazed control plots significantly increased (Vervaet, 2002). This definitely indicates that grass biomass availability declined severely in this relatively productive grassy habitat. Since *Calamagrostis epigejos* is an important component of the donkeys' diet, its decreased abundance may affect the foraging behaviour of the donkeys, forcing the animals to search for food in other vegetation types. The increased use of rough vegetation in 2000 compared to 1998 can be a result of this. The decreased availability of *C. epigejos* may also have an affect on the increased use of scrub from 1998 towards 2000. As *C. epigejos* is still an important forage in autumn, it can explain at least partly the increased

use of scrub in autumn 2000 (37% of the grazing time). However, it cannot explain the intensive use of scrub in the winter of period 2000 (49% of the grazing time), since *C. epigejos* is much less grazed in winter.

Also at the more detailed scale of the grassy vegetation units, the donkeys' habitat use is variable over time, not only among seasons but also on the longer time scale. Habitat use flexibility is most probably the donkeys' answer to the temporal variation of the availability of food in the different habitats. Owen-Smith (1994) found that foraging behaviour of kudus was very elastic too. A changing habitat use expresses flexibility of the grazers, which is necessary to survive in a changing environment. We already suggested before that the donkeys became more efficient through the years. Habitat use is an outcome of the foraging strategy of the herbivores. The variation in habitat use between years may be a part of this developing foraging efficiency.

2.4.5.3 General diet composition

Horses are considered as true grazers that feed predominantly on grasses (Van Dyne et al., 1980; Putman et al., 1987; Duncan, 1992; Vulink, 2001). This is also the case for donkeys. Moehlman (1998b) reported that feral donkeys adapt their foraging behaviour to their environment: in Death Valley, an arid habitat, the donkeys are browsers and in the more humid habitat of Ossabaw Island the donkeys are grazers. Domesticated donkeys in Botswana are good grazers as well as browsers. During the dry season, when quality and quantity of the grasses is poor, the donkeys browse more (Aganga & Tsopito, 1998). Our data of 2001 showed a similar trend in the "Houtsaegerduinen", with an increased browsing activity in autumn and winter. In 1999 the donkeys browsed most in summer when they foraged selectively on hips of *Rosa pimpinellifolia*, though it is questionable whether this consumption of hips can be considered as a true browsing activity. Throughout the year the contribution of browse to the diet remained small though, certainly when compared to the contribution of graminoids (graminoids: 80%, forbs: 10-11%, woody plants: 9-10%).
Compared to Konik horses and Shetland ponies, which graze in nearby dune areas, the donkeys browsed a lot. The Konik diet contained no more than 2% browse (Cosyns et al. 2001). The ponies' diet consisted of 92% graminoids and 8% forbs, while they hardly consumed woody plants. In fact, diet composition of the donkeys showed more similarities with the diet of Highland cattle (graminoids: 87%, forbs: 8%, woody plants: 5%), grazing together with the ponies in the same dune area (Lamoot et al., 2005). Woody plants have a high proportion of cell contents but poorly digestible cell walls, due to a high level of lignin, compared to graminoids (Illius & Gordon, 1993). Hindgut fermenters, like equids, are able to utilize the soluble components of the cell more efficiently than ruminants, but ruminants benefit from a greater efficiency in the extraction of energy from the cell wall (Rittenhouse, 1986). However, donkeys are far more efficient in digesting cell wall constituents than horses or ponies (Izraely et al., 1989; Cuddeford et al., 1995). Our results suggest that donkeys indeed browse more than other equids when foraging in a similar ecosystem.

2.4.5.4 Diet differentiation between habitats, seasons and years

Diet composition depended on the foraged habitat type, varied among seasons and changed over the years. Averaged over the four seasons, the donkeys consumed 82-85% graminoids when grazing in grassy habitat. When grazing in woodland the amount of graminoids in the diet decreased to 45-67%. In woodland the donkeys foraged a lot on undergrowth forbs (23-45%). In autumn and winter a considerable number of bites was taken from dead *Urtica dioica*, locally very abundant in the woodland undergrowth. In Botswana the donkeys peeled the bark of trees when there was food scarcity (Aganga & Tsopito, 1998). In the present study we have noticed that the bark of *Populus* trees in a horizontal position (cut down) was peeled off too. However, living trees of the same species in an upright position at the same spot were not harmed. Some other tree species were on the donkey's menu as well. They consumed leaves and branches of *Acer pseudoplatanus, Fraxinus excelsior, Populus alba, Ulmus minor, Alnus glutinosa* and *Prunus serotina.*
When foraging in scrub, the donkeys again mainly consumed graminoids (63-67%), they increased the contribution of forbs (12-19%), but they also showed a significant browsing activity (14-25%). *Ligustrum vulgare* is an important component of the donkeys' diet. Other browsed shrub species are: several *Rosa* species (mostly hips) and the exotic *Syringa vulgaris.* Furthermore, the donkeys browsed also on climbing plant species, such as *Clematis vitalba, Bryonia dioica* and *Hedera helix.*
In 1999, *Calamagrostis epigejos* was the main component of the donkeys' diet. The decreased abundance of *C. epigejos* in the grasslands dominated by this species in 2001, compared to 1998 (Vervaet, 2002; see above), probably influenced the diet composition of the donkeys in 2001. Besides an increased consumption of 'mix of graminoids', we found a doubled consumption of *Festuca juncifolia, Ligustrum vulgare, Rubus caesius* and *Urtica dioica* in 2001 compared to 1999.

2.4.5.5 A role in nature management?

Grazing management has been implemented in the "Houtsaegerduinen" to prevent the expansion of dominant grass species like *Calamagrostis epigejos* and *Arrhenatherum elatius* and the expansion of dense scrubs of *Hippophae rhamnoides* and *Ligustrum vulgare*, in order to maintain, extend or enrich dune specific grasslands (Provoost et al. 2002). Next to direct consumption of the dominant competitors, leading to a decrease of their abundance, the donkeys are expected to create structural diversity within monotonous vegetation types, dominated by the above-mentioned competitors.

Throughout the year, the donkeys spent most of their grazing time in the grassy vegetations. In addition, *Calamagrostis epigejos* is the main graminoid species of their diet (32% in 1999; 19% in 2001) (Table 2.22). From 1998 to 2001, grazed permanent plots in grasslands dominated by *C. epigejos* showed a significant decrease of the cover by *C. epigejos* and a significant increase in number of plant species. On the other hand, ungrazed control plots showed a significant increase of the cover by *C. epigejos* without a significant change in number of plant species (Vervaet, 2002). Thus, the donkeys seem to be suitable to avoid further dominance of *C. epigejos* in the rough grasslands, inducing even a certain species enrichment of these grasslands. Changes in the species composition of other grassland types, e.g. the species-rich dune grasslands, attributable to the grazing management, is not detected yet (unpubl. data Provoost). Similarly, more time is needed to evaluate the impact of the donkeys on scrubs. Probably, the impact of donkeys on the scrub will be smaller than on the grassy habitat, because they forage less in scrub. Nonetheless, they do forage and browse in scrub and open the scrub layer at least locally. A network of paths has been formed in the scrub habitat. *Ligustrum vulgare*, which is browsed intensively from autumn till spring, becomes visibly less vital when growing in accessible places, e.g. at scrub edges. *Hippophae rhamnoides*, which is considered as a problematic invasive shrub species, is rarely consumed by donkeys (fruits). Hence, herbivore introduction as sole measure will not suffice to avoid further encroachment of *Hippophae rhamnoides.*

Since the herd is still enlarging, it may be expected that the higher animal density will have a higher impact on the vegetation. Initially, one reason to choose donkeys as a grazing measure was the expectation that they would browse more than other equids. Although more experimental research is needed to compare feeding habits of donkeys with those of other equids, our data from neighbouring coastal dune areas with different equids, at least suggest that donkeys indeed browse more than ponies or horses. Their browsing activity appeared much more comparable to the browsing activity of cattle than that of other equids (Lamoot et al., 2005).

Another question related to the introduction of the donkeys as a management tool is whether they are able to cope with such a nutrient poor system. The donkeys in "Houtsaegerduinen" spent less time grazing and more time resting compared to other equids in similar systems. Body condition scores were determined a few times in 1999 according to the Condition scoring method for donkeys provided by McCarthy (1998). It was concluded that the donkeys were in good condition, i.e. not too skinny and not too fat, without a remarkable lost of condition during the winter period (unpubl. data Cosyns). Mean weight data of 5 adult mares was 180±8 kg on 04/05/2000, 166±15 kg on 21/03/2001 and 179±23 kg on 23/10/2001, respectively. Unfortunately, we do not have weight data from the summer period and from the end of the winter period, but the three measures do not show strong fluctuations, illustrating a rather stabile condition. The analyses of the blood samples, taken yearly from all the individuals, demonstrated that the donkeys did not show any deficiencies. We therefore conclude that the donkeys do not have problems surviving well in this particular ecosystem and that they probably can survive in conditions with even harder nutritional stress. Nowadays the domesticated donkey is no longer an important source of power in Western European countries, but it might play a role in nature management, especially in ecosystems providing only low forage quality.

Acknowledgements

We would like to thank AMINAL (Environment, Nature, Land and Water Administration), Division Nature, for the permission to conduct the research in the Flemish nature reserve "Houtsaegerduinen". Indra Lamoot had a grant supplied by FWO Flanders (Foundation of scientific research- Flanders) for the period 1999-2003. The design of the Access database is realized with the contribution of Stijn Vanacker and Gert Van Spaendonk. The manuscript improved by the constructive comments of an anonymous referee.

Table 2.19 - Characteristics of the four observation periods. In the text we refer to the codes, instead of the observation periods.

Observation Period	Code	# sess. /month	N	Sampling session	Diurnal coverage	Observations
Aug'98 - May'99	1998	4	43	6 h	Day + Night (0-24h)	Behaviour, habitat use
Aug'99 - May'00	1999	4	47	6 h	Day + Night (6-24h)	Behaviour, habitat use, diet
May'00 - Apr'01	2000	3	33	6 h	Day	Behaviour, habitat use, location
Aug'00 - Jul'01	2001	3	37	2 x 3 h	Day	Behaviour, habitat use, diet

Table 2.20 - Diurnal time budget of the donkeys, averaged over the three years. Mean and Standard error as percentages of a six hour period.

	Year		Summer		Autumn		Winter		Spring	
	Mean	SE	Mean	SE	Mean	SE	Mean	SE	Mean	SE
Grazing	56,2	3,1	45,4	4,0	57,6	2,4	57,8	2,6	63,9	3,3
Resting Up	17,7	2,8	20,2	3,4	14,7	2,4	21,0	2,5	14,9	2,9
Walking	8,9	0,8	8,4	0,8	10,2	0,8	10,1	1,0	7,1	0,7
Lying Down	4,6	1,4	8,4	2,3	4,5	1,2	1,4	0,6	4,2	1,5
Standing Alert	6,6	1,4	9,9	1,6	7,5	1,4	5,7	1,8	3,2	0,5
Grooming	4,0	0,7	4,6	1,1	4,0	0,6	2,3	0,4	4,9	0,8
Other behaviour	2,0	0,3	2,9	0,5	1,5	0,2	1,7	0,3	1,7	0,3

Table 2.21 - Jacobs' index of selection (1974).
No selection (0): -0.08 < Index < 0.08. Avoidance (-): -0.4 < index < -0.08. Strong avoidance (--): index < -0.4. Preference (+): 0.08 < index < 0.4. Strong preference (++): index > 0.4

Habitat type	**Area**	**1998**	**1999**	**2000**
Grassy habitat	23,3 %	++	++	++
Scrub	67,0 %	--	--	--
Woodland	9,7 %	+	0	--

Table 2.22 - Plant species from which more than 500 bites were taken during 132 hours in 1999 and during 219 hours in 2001. Class: G: graminoids; F: Forbs; W: Woody plants. 'mix of graminoids' was used to register a bite which contained several graminoids species, difficult to identify on the species level. This overview represents 93% and 92% of the total number of bites taken during observations in 1999 and 2001 respectively.

1999			2001		
Plant species	Class	% Bites	Plant species	Class	% Bites
Calamagrostis epigejos	G	31,62	mix of graminoids	G	21,35
mix of graminoids	G	16,43	*Calamagrostis epigejos*	G	19,15
Arrhenatherum elatius	G	12,28	*Festuca juncifolia*	G	14,83
Festuca juncifolia	G	8,13	*Arrhenatherum elatius*	G	10,36
Carex arenaria	G	7,50	*Carex arenaria*	G	5,54
Rosa pimpinellifolia	W	3,18	*Ligustrum vulgare*	W	3,69
Claytonia perfoliata	F	2,98	*Rubus caesius*	F	3,30
Elymus repens	G	2,04	*Urtica dioica*	F	3,28
Rubus caesius	F	1,78	*Holcus lanatus*	G	2,14
Ligustrum vulgare	W	1,72	*Clematis vitalba*	W	1,64
Urtica dioica	F	1,61	*Galium aparine*	F	1,62
Ammophila arenaria	G	1,39	*Hieracium umbellatum*	F	1,32
Poa trivialis	G	1,20	*Poa* spec.	G	0,8
Rosa canina	W	0,80	*Populus alba* (+ *P. x canescens*)	W	0,85
Festuca rubra	G	0,73	*Avenula pubescens*	G	0,72
			Rosa pimpinellifolia	W	0,72
			Ammophila arenaria	G	0,70

Table 2.23 - Diet composition of the donkeys when foraging in grassy habitat, scrub and woodland, in the various seasons and throughout the year in 1999 and 2001. Bites per 6 (or 3) hrs: mean number of bites taken during a 6 (or 3) hour observation session in each of the three habitat types. %G: proportion of bites taken from graminoids. %F: proportion of bites taken from forbs. %W: proportion of bites taken from woody plants.

		1999				2001			
Season	Habitat	Bites/6hr	%G	%F	%W	Bites/3hr	%G	%F	%W
Summer	grassy	1619	44	15	41	822	87	10	3
	scrub	451	38	30	32	109	95	4	1
	woodland	131	30	67	3	86	81	9	10
Autumn	grassy	1840	84	8	8	788	80	13	7
	scrub	595	84	5	10	231	64	12	23
	woodland	297	62	15	23	187	33	59	8
Winter	grassy	1844	92	6	2	739	74	15	11
	scrub	810	87	8	5	293	56	19	26
	woodland	387	65	34	1	105	23	73	4
Spring	grassy	4592	92	7	2	1231	93	2	5
	scrub	587	43	39	18	98	42	2	56
	woodland	411	84	6	10	73	63	13	24
Year	grassy	2474	82	8	10	895	85	9	6
	scrub	611	67	19	14	183	63	12	25
	woodland	306	67	23	10	113	45	45	10

Figure 2.16 - Habitat use of the donkeys, wih its seasonal variation, in the hree consecutive years. Black repreents the proportion of time spent grazing in the grassy habitat. Light grey: proportion of time spent grazing in scrub. Dark grey: proportion of time spent grazing in woodland. White: proportion of time spent to non-grazing activities. Su: summer, Au: autumn, Wi: winter, Sp: spring

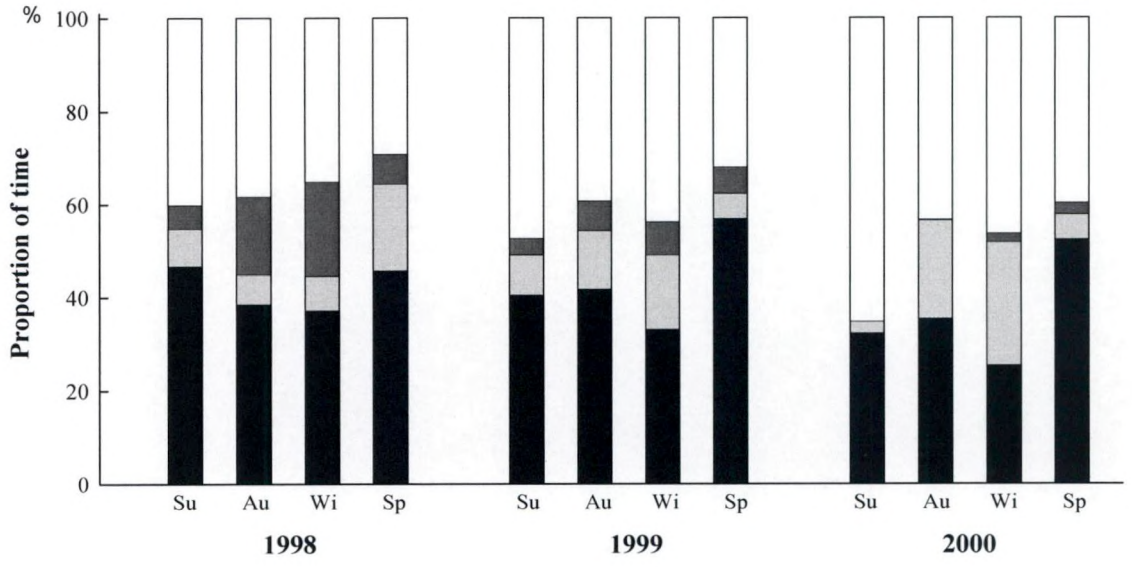


Figure 2.17 - The use of the grassy habitat in 1998 and 2000. Mean grazing time ± SE per 6 hrs (min.) in the five vegetation types distinguished within the grassy habitat. Grass: grassland; Open: open vegetation and moss dunes; RoughGrass: rough grassland; GrassScrub: grassland with scrub invasion; RoughVeg: rough vegetation

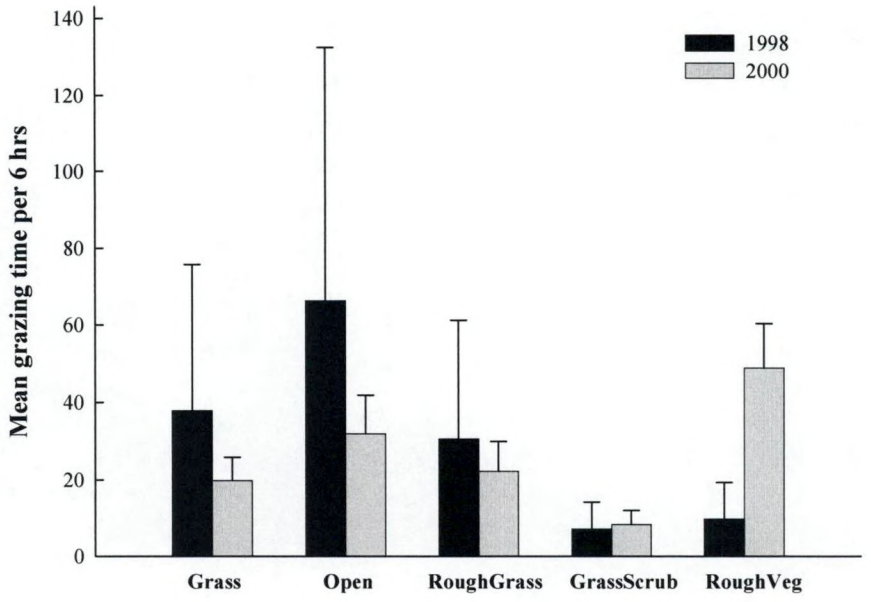
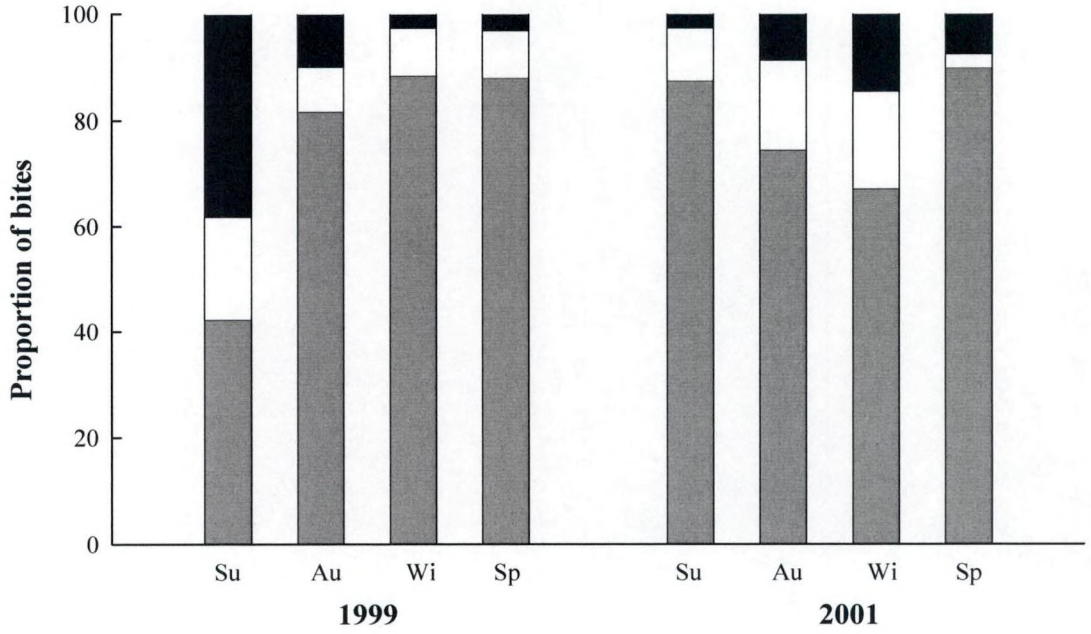


Figure 2.18 - The donkeys' diet composition, with its seasonal variation, in 1999 and 2001. Grey: proportion of bites taken of graminoids; White: proportion of bites taken of forbs; Black: proportion of bites taken of woody plants. Su: summer, Au: autumn, Wi: winter, Sp: spring



2.5 Grazing behaviour of free-ranging donkeys and Shetland ponies in different reproducitve states

Indra LAMOOT, Charlotte VANDENBERGHE, Dirk BAUWENS and Maurice HOFFMANN

published in:
Journal of Ethology 23 (2005): 19-27

2.5.1 Abstract

We investigated how free-ranging mares of two species of equids (donkeys and Shetland ponies) modify their foraging behaviour to meet the increased nutritional requirements induced by lactation. We initially hypothesized that lactating mares would graze for a longer time and/or graze faster than non-lactating (dry) mares. The grazing behaviour of free-ranging animals, foraging in two low productive dune areas, was recorded during one year. Results show that in both species lactating animals did not spend more time grazing than non-lactating mares. However, lactating animals achieved a higher bite rate and, therefore took more bites than dry mares. Several factors affected the differences between lactating and non-lactating animals. Lactating mares took more bites only in grassy and rough vegetation and they did this only in patches with a short sward height. In addition, lactating mares took more bites of grasses only and not of forbs or woody plants. We conclude that the extra grazing effort of the lactating animals was not distributed randomly. Lactating mares invested their extra grazing effort principally in those items that are the most grazed ones by the equids in general. We propose some hypotheses to explain why lactating mares increase their bite rate instead of augmenting the time spent grazing.

Keywords: lactation; equids; horses; grazing time; bite

2.5.2 Introduction

The nutritional requirements of horses are influenced by a large number of factors such as body size, age, condition, health and reproductive state (Pilliner, 1999). The effect of reproduction on energy requirements varies with reproductive state. During the first 8 months of gestation, requirements for mares do not differ from those for maintenance. Energy requirements increase steadily during the last trimester of gestation, when they reach values that are 20% above maintenance levels. The protein requirements increase to 32% above maintenance levels, and there are high demands for calcium and phosphorus (data for 200-kilogram mares; NRC, 1989). Lactation is nutritionally far more demanding for the mare than is gestation. Although there is no agreement about the influence of the mare's intake on the foal's growth (Doreau and Boulot, 1989), it is generally accepted that the production of milk poses high nutritional demands on the lactating mares, especially during the first 3 months of the lactation period (NRC, 1989), when the amount of digestible energy and crude protein in the diet surpass with respectively 86% and 132% the demands for maintenance. As lactation progresses the demands decrease but remain higher than the maintenance requirements. In addition, the needs for calcium and phosphorus by lactating mares are more than double than those for non-lactating mares (NRC, 1989).
It is expected that free-ranging lactating horses modify their foraging behaviour to meet the increased nutritional requirements. Thus, lactating mares may graze for longer periods of time, graze faster, take bigger bites or may select a higher quality diet. Surprisingly, these issues have been considered only very rarely and often superficially in horses (Duncan, 1980; Duncan, 1985; Rittenhouse, 1986; Canacoo and Avornyo, 1998; Moehlman et al., 1998; Vulink, 2001; Ruckstuhl and Neuhaus, 2002; see Discussion), although more detailed studies were done with ruminants (e.g., Parsons et al., 1994; Penning et al., 1995; Gibb et al., 1999). We present results of a preliminary study that explored differences in grazing behaviour between lactating and non-lactating free-ranging equids. Our study subjects were two species of small equids, Shetland ponies (*Equus caballus*) and Donkeys (*Equus asinus*), which were grazing in dune habitats. We predicted that lactating animals would achieve a greater energy intake by grazing longer and/or biting faster, and hence take more bites than non-lactating mares.
Free-ranging animals have to make many foraging decisions at different levels (Senft et al., 1987). These are not only influenced by changes in the animal's needs, but also by factors such as forage availability and quality, which are in turn determined by environmental conditions. Previous studies reported the influence of seasonality and vegetation features on the grazing behaviour of free-ranging equids in temperate regions (Putman et al., 1981; Pratt et al., 1986; Gordon, 1989; Duncan, 1983; Duncan, 1992; Cosyns et al. 2001; Menard et al., 2002). In general, free-ranging equids show a decreased grazing activity in summer compared to winter. Although they forage preferably in grasslands year round, they

increase foraging activity in scrub and woodland during autumn and winter. Therefore, putative differences in grazing behaviour between lactating and non-lactating mares might be affected by seasonality and vegetation characteristics. Consequently we include in our analyses the possible effects of season and vegetation characteristics (composition and height) on grazing behaviour.

2.5.3 Materials and Methods

2.5.3.1 Study area and animals

Study sites were two Flemish nature reserves ("Houtsaegerduinen" and "Westhoek") located in the coastal dune area of Belgium, Europe. In both areas domesticated grazers were introduced as a nature management tool. Both reserves are located in a coastal region with mild winters and mild summers. Mean annual temperature is 9.8°C. In summer, autumn, winter and spring mean temperature is 15.9°C, 10.8°C, 3.9°C and 8.7°C, respectively. Mean monthly precipitation is 60.7mm, 74.8mm, 56.5mm and 48.5mm, respectively (means over the period 1963-2002; Meteo WVL vzw).
In the "Houtsaegerduinen" a herd of donkeys (*Equus asinus*) graze throughout the entire area of the reserve (total area 80 ha). This site is mainly occupied by *Hippophae rhamnoides/Ligustrum vulgare* scrub, with relatively small and scattered patches of dune grassland and grey dune (*Cladonio-Koelerietalia*). Old, deteriorating *Hippophae* scrub is generally replaced by species-poor grassland dominated by *Calamagrostis epigejos*. Part of the area has been planted with *Alnus glutinosa* and several non-native tree species (*Populus* div. spp.). For drinking the donkeys have access to two water pools, located more or less centrally in the reserve.
The "Westhoek" reserve (total area 340 ha) offers a diverse landscape consisting of a fore dune ridge and two dune slack zones that are separated by a large mobile dune. A herd of Shetland ponies (*Equus caballus*) grazes in a fenced area (ca. 60 ha) encompassing a dune slack zone and an inner dune ridge. More or less closed vegetation covers two thirds of this area: main shrub species are *Hippophae rhamnoides*, *Ligustrum vulgare*, *Crataegus monogyna* and *Sambucus nigra*; tree species are *Populus x canadensis, Populus canescens, Ulmus minor* and *Alnus glutinosa.* The other third of the fenced area is occupied by grassland and herbaceous vegetation: species-rich dune grassland; tall herb vegetation with *Cirsium arvense*, *Eupatorium cannabinum*, *Lysimachia vulgaris, Lythrum salicaria* or *Iris pseudacorus*; patches of species-poor grassland enclosed by scrub, dominated by *Calamagrostis epigejos*; grey dune and some marram dune (*Ammophila arenaria)* vegetation. The ponies have access to several water pools to drink.

In both areas grazing started in April 1997. When field observations for the present study started during summer 2000, 15 donkeys (1 adult stallion, 1 stallion of two years, 1 male yearling, 5 adult mares, 2 mares of two years, 2 female yearlings and 3 male foals) were present in "Houtsaegerduinen" and 19 ponies (1 adult stallion, 3 stallions of 2 years, 1 male yearling, 8 adult mares, 2 mares of two years, 2 female yearlings and 2 male foals) and 4 Highland cattle were grazing in "Westhoek". In both study areas, the animals are free-ranging, graze year round and get no additional food.
In "Houtsaegerduinen" two donkey mares that foaled in June 2000 were chosen as the focal lactating animals. During the observation period these females were also pregnant, as they both foaled again in July 2001. Two adult mares that never foaled were chosen as the non-lactating, non-pregnant (further called "dry") mares. Body weight of the four donkey mares was measured in May 2000 and again in March 2001. The two lactating mares weighed 168.5 kg and 176.5 kg in 2000 and 143.5 kg and 162.5 kg in 2001; the non-lactating mares weighed 187.5 kg and 181.5 kg in 2000 and 178 kg and 180.5 kg in 2001.
In "Westhoek" there were only two lactating pony mares present in 2000; their foals were born in March and April 2000. Both were pregnant again and foaled in April 2001. Because all adult and two-year old females were pregnant, we choose the two yearling females as the non-lactating, non-pregnant mares. There are no data available of the body weights of the focal animals.
Weaning of all the donkey and pony foals occurred naturally, so the mares nursed their foals until a few months before the next foals were born.

2.5.3.2 Behavioural observations

Data were collected through continuous focal animal observation (Altmann, 1974). From August 2000 until July 2001 we conducted 39 and 35 sessions of 6 hours continuous observation at "Houtsaegerduinen" and "Westhoek", respectively (3 or 4 sessions per month; two observers were involved in the data collection). For practical reasons all observations took place during daylight (between 6.00h and 19.00h). Before the start of each session we chose at random a lactating and a dry individual out of those selected for this study. We then continuously monitored the behaviour of one focal animal during a one-hour period and then switched to the other animal. This was repeated three times, such that each observation session covered 6 one-hour periods. If the two focal animals were not grazing in the neighbourhood of each other, we observed the same animal during three successive hours and subsequently located the other individual and observed it during the following three hours. Most of the animals in both study areas are habituated to the presence of humans and can be approached closely (1 m) without appreciably influencing their behaviour.

We recorded the start and end time (accuracy: 1 s) of the observed behaviours, as well as vegetation type and sward height, on a protocol form. Behavioural acts recorded are grazing, drinking, walking, standing alert, resting upright, laying down, rolling, grooming, mutual grooming, nursing, defecating, urinating, sniffing, scratching with hoof in soil, aggression, interactive behaviour, flehming, sexual activity. For the present study we only considered the grazing behaviour. Additionally, while a horse was grazing, we recorded plant species eaten and the number of bites taken (using a mechanical counter, 4 digits).
The different vegetation types distinguished in the field (n=18) were grouped into five vegetation units: 'grassy vegetation', 'grass with shrub invasion', 'rough vegetation', 'scrub' and 'woodland'. For sward height we use a scale related to the animal's physiognomy: 'no height' (in case of no vegetation), 'shortly grazed', 'hoof', 'knee', 'belly', 'spine' and 'higher'.
All plant species eaten were grouped into four forage classes: 'grasses' (grasses in the strict sense, sedges and rushes), 'forbs', 'woody plants' and 'other' (e.g. mosses and ferns, unidentified plant species, soil).
Season definition follows the plant productivity periods in temperate regions, i.e. summer (June - August), autumn (September - November), winter (December - February) and spring (March - May).

2.5.3.3 Data analysis

Grazing behaviour
We analysed data for donkeys and ponies separately. Interspecific differences could not be investigated at a quantitative level, since both equid species forage in different areas.
We quantified aspects of grazing behaviour of the equids with the variables 'grazing time', 'number of bites' and 'bite rate' (i.e., number of bites / minute grazing) and calculated their average value for combinations of lactation state and vegetation unit (or height category or forage class) per day (i.e., 3 hrs observation period). Because the animals were grazing mostly in patches where a mix of forage classes (e.g. grasses and forbs) were available, it was impossible to record the time that an animal was grazing a specific plant class. Therefore, we could not estimate grazing time and bite rate per forage class.
To calculate mean grazing time and number of bites, we included zero values. Thus, when on a given day an animal did not graze in a given vegetation unit (or height category or forage class), grazing time and number of bites were set to zero. This is appropriate because we can reasonably assume that an animal can potentially graze in all vegetation units (or height categories or forage classes) within a single observation period. Bite rate is dependent on the variables 'number of bites' and 'grazing time'. However, we wanted to consider this third variable, and obtain additional information, by working with 'effective' bite rate in a vegetation unit or height category. Therefore, we did not include zero values for calculating mean bite rate, and so we considered this variable only when the horses were actually grazing in that vegetation unit or height category.

Statistics
We used mixed-models ANOVA to investigate the effects of the fixed factors 'lactation state', 'vegetation unit', 'sward height', 'season' and 'forage class' (only for number of bites) and their interactions, on the variation in grazing time, number of bites and bite rate. A repeated statement is used to take into account that the individual animals were sampled more than once. Because differences in grazing behaviour may exist between individual animals, we initially included a random factor with 'Individual' as subject in our ANOVA model. If the random factor was not significant, we excluded it from the final model. Similarly we eliminated non-significant interactions of the fixed effects from our ANOVA model.
Our data often do not meet the main assumptions of ANOVA (i.e., normality of distributions and homogeneity of variances), mainly because we include zero values and simultaneously consider various factors. Unfortunately, there is no nonparametric alternative for ANOVA that satisfactorily deals with interactions between fixed factors on the one hand, and random factors on the other. Hence, we rely on the robustness of ANOVA when its assumptions are violated (Neter et al., 1996: p. 776-777), and are cautious in interpreting the results, especially when significance values approach $p = 0.05$.
Analyses are performed using SAS System V8. Number of degrees of freedom is estimated by the Satterthwaite-method.

2.5.4 Results

2.5.4.1 Grazing behaviour in all vegetation units

The time spent grazing by donkeys is significantly influenced by the factors vegetation unit and season, and by their interaction effect. Although lactation state does not significantly affect grazing time, the effect of the interaction between lactation state and vegetation unit is significant (Table 2.24). Fig. 2.19 shows that lactating mares spend more time grazing in grassy vegetation than dry mares, but no differences are apparent in the other vegetation units.
The number of bites taken per three hours by grazing donkeys is significantly influenced by lactation state, vegetation unit, and by the interaction effects between lactation state and vegetation unit and between vegetation unit and season

(Table 2.24). Overall, lactating donkeys take more bites than dry mares (Table 2.25). However, the significant effect of the interaction between lactation state and vegetation unit indicates that this difference varies among vegetation units, and is indeed only pronounced in grassy vegetation (Fig. 2.20).
The bite rate of grazing donkeys is significantly influenced by lactation state, vegetation unit and season, but not by the interaction effects between these factors (Table 2.24). Hence, lactating mares exhibit a higher bite rate than dry mares in all vegetation units, in all seasons (Table 2.25).
For the ponies, grazing time is significantly affected by vegetation unit, the interaction between vegetation unit and season and between lactation state and vegetation unit, although there is no significant effect of lactation state on grazing time (Table 2.24). Lactating pony mares spend more grazing time than dry mares in rough vegetation only (Fig.2.19).
Lactation state, vegetation unit, the interaction between lactation and season and between lactation and vegetation unit have significant effects on the number of bites taken by ponies (Table 2.24). Lactating ponies take more bites than dry mares (Table 2.25), but this difference is only apparent in rough vegetation (Fig. 2.20).
Bite rate by the ponies is significantly affected by the interaction between lactation state and season, and by the factors lactation state, season and vegetation unit (Table 2.24). The number of bites taken per minute grazing is higher in lactating ponies than in dry pony mares (Table 2.25). There was also a significant effect of the random factor Individual, hence we did not eliminate this factor from the statistical model.
We separately considered the number of bites taken to different food classes. The analyses yield comparable results for the donkeys and ponies (Table 2.26). Variation in the number of bites is primarily induced by the factors lactation state and food class, and by the interaction between food class and lactation state (Table 2.26). In both donkeys and ponies, lactating mares take more bites than dry mares, but this difference is only apparent when they foraged on grasses (Fig. 2.21). In the case of the ponies there is variation between individuals because we found a significant effect of the random factor Individual.

2.5.4.2 Grazing behaviour in grassy and rough vegetation

Both donkeys and ponies spend most time grazing in grassy and rough vegetation. These vegetation units also show the highest variability in sward height. Therefore, we examined whether lactation state has an effect on the sward height utilised by grazing animals in these two vegetation units only.
In donkeys, lactation state and its interactions with other factors has no significant effect on grazing time in grassy vegetation and rough vegetation (Table 2.27). The number of bites taken by donkeys is significantly influenced by the factors lactation state, sward height and season, and by the interaction between lactation state and sward height (Table 2.27). In grassy vegetation and rough vegetation donkeys take more bites at 'hoof height' and this is especially the case for the lactating mares. Bite rate of donkeys is affected by lactation state, sward height, but not by their interaction (Table 2.27). In grassy vegetation and rough vegetation lactating mares achieve a higher bite rate than dry mares.
In ponies, there is no significant effect of lactation state and of its interactions with other factors on grazing time in grassy vegetation and rough vegetation (Table 2.27). The number of bites that ponies take in grassy vegetation and rough vegetation is affected by lactation state, sward height and the interaction between lactation and sward height (Table 2.27). Lactating mares take more bites than dry mares in shortly grazed and hoof-height vegetation, but no differences are apparent in the higher height categories. Bite rate of ponies is affected by lactation state and sward height, but not by their interaction (Table 2.27). In grassy vegetation and rough vegetation lactating mares achieve a higher bite rate than dry mares.

2.5.5 Discussion

The main objective of the present study was to examine differences in grazing behaviour between lactating and dry free-ranging equids. We expected that the higher nutritional requirements of lactating animals (Pilliner, 1999) would induce modifications in their grazing behaviour. Assuming that lactating and non-lactating mares have the same digestive abilities (Rittenhouse, 1986), lactating animals should achieve a greater intake of organic matter and/or should select a diet with higher energy and protein content. A greater intake can be obtained by grazing longer, by biting faster and/or by taking bigger bites. A more nutritive diet can be achieved by selecting the most nutritive plants and plant parts; this selection can be made at the level of the vegetation as well as at the level of the individual plant.
The small sizes of the herds that we studied, forced us to observe a same small number of individual horses repeatedly, so the results are prone to pseudoreplication and may not be applicable to equids in general. The differences that we attribute to lactation state may reflect individual differences induced by some other factor, e.g. age in case of the ponies. However, our interpretation is strengthened by the highly similar results that we obtained for the two species studied, even though they foraged in different areas and differed in several components of their foraging behaviour. Nevertheless, our results should be considered as circumstantial and we encourage further studies based on a larger number of lactating and non-lactating animals.

Our results suggest that in both donkeys and ponies, lactating animals do not spend more time grazing than non-lactating mares. By contrast, lactating mares take ca. 50% more bites and increase their bite rate by 37% and 46% in donkeys and

ponies respectively. Because we have no data on bite mass, we cannot examine the contribution of possible differences in bite mass to the daily energy intake of lactating and non-lactating mares.
The observed differences between lactating and non-lactating animals in number of bites and bite rate are influenced by other factors. The observed differences between lactating and dry mares vary clearly among vegetation units. Lactating donkeys achieve a higher number of bites in grassy vegetation only, while lactating ponies do so in rough vegetation only. Moreover, the increase in number of bites taken by lactating mares in grassy vegetation and rough vegetation is especially pronounced in shortly grazed and hoof-high patches. It is known that forage in short patches has a higher digestibility (Van Soest, 1982; WallisDeVries and Daleboudt, 1994), and that grazing animals in general select for young growth and reject senescent plant material (McNaughton, 1984). Our observations indicate that lactating mares increase the number of bites taken particularly in shortly grazed patches. We hypothesize that this behaviour will not allow the lactating mares to obtain a much increased intake of biomass, but rather that they achieve a higher proportion of high quality forage, which is rich in proteins. This would contribute to meet the much increased protein requirements for lactating mares (NRC, 1989).
Horses are considered as grazers that feed predominantly on grasses (Van Dyne et al., 1980; Putman et al., 1987; Duncan, 1992; Hoffmann et al., 2001; Cosyns et al., 2001; Vulink, 2001). Our results indicate that lactating mares select even more strongly for grasses: they increase their number of bites by taking more bites of grasses only, and not of forbs or woody plants (proportion of grasses in the diet, for donkeys: Lactating: 81.4% versus Dry: 75.0%, for ponies: Lactating: 95.1% versus Dry: 90.7%).

Results of the scarce studies that investigated the differences in grazing behaviour between lactating and non-lactating mares showed that lactating mares do not significantly increase the time spent grazing (Duncan, 1980 [2]; Canacoo and Avornyo, 1998; Moehlman et al., 1998; Ruckstuhl and Neuhaus, 2002). These findings coincide with our results. Only Ruckstuhl and Neuhaus (2002) investigated bite rate besides foraging time and concluded that lactating zebra mares have higher bite rate than non-lactating mares, which is in line with our findings for donkeys and Shetland ponies. Nevertheless, Vulink (2001) who studied two reproductive and one non-reproductive Konik horses which were free-ranging in a highly productive area, reported contrasting results. He concluded that the lactating mares foraged significantly longer than the dry mares. Moreover, the number of bites taken of various forage classes was similar between reproductive and non-reproductive horses, indicating an almost identical diet composition and hence a highly similar content of digestible organic matter in their diets. Hence, the higher demands of the lactating Konik mares were met through a higher estimated daily digestible energy intake, achieved by feeding longer (Vulink, 2001).

Why do the lactating mares in the present study not increase their grazing time rather than augmenting their bite rate? Free-ranging horses and ponies graze in bouts, separated by periods of non-grazing activity (Tyler, 1972; Francis-Smith, 1977). When a horse is grazing, oropharyngeal stimuli are enough to induce satiety and to end a meal. However, gastrointestinal stimuli control the duration of satiety (Ralston, 1984) and a horse will not start a new feeding bout as long as these stimuli are not given. This physiological constraint, and the necessity to perform other behaviours (resting, travelling, reproductive behaviour, etc.), will result in an upper limit for grazing time. In areas with low forage quantity or quality horses can graze up to 75% of their total activity time (Putman et al., 1981). Our study was conducted in dune areas with low plant productivity. The dry ponies grazed for 69% of the time, such that lactating mares can augment their grazing time by only limited amounts. We, therefore, hypothesize that lactating ponies must increase their bite rate to meet their higher energy demands.
This grazing time constraint hypothesis does however not apply to the donkeys in our study. In a study in Ghana, donkeys spent 80% of their time grazing during the day (Canacoo and Avornyo, 1998). In our study, lactating donkeys graze up to 58% of their activity time, which seems to be well below the upper threshold value for grazing time. Why then do the lactating donkeys not further increase their grazing time? We hypothesize that the highly synchronous foraging behaviour that is manifest in herds of equids (Boyd and Bandi, 2002) acts as a behavioural limit to a further increase in grazing time by the lactating mares.
An additional consideration derives from the optimal foraging theory which assumes that an animal should maximize its long-term intake rate of energy and other essential nutrients by making a trade-off between gains from energy intake in different patches and costs in time and energy for travel, searching and food handling (Stephens and Krebs, 1986). Assuming that our study animals obtain an optimal balance between costs and gains, we propose that the net proceeds of biting faster are higher than the net gains of an increased grazing time in the lactating animals. Further studies are however needed to test these hypotheses.

Acknowledgements

The research was conducted in two Flemish nature reserves (owned and managed by the Ministry of the Flemish Community, under supervision of AMINAL (Environment, Nature, Land and Water Administration), section Nature. We thank AMINAL for their permission to conduct the research. I. Lamoot has a grant supplied by FWO Flanders

[2] Duncan (1985) reported that foraging time of mares increased during peak lactation and just before weaning

(Foundation of scientific research- Flanders). We thank S. Vanacker and G. Van Spaendonk for creating an Access database, L. De Bruyn for help with statistical analysis, R. Brys for assistance with making figures. We are grateful to E. Cosyns and D. Jacobs for their comments on drafts of the manuscript.

Table 2.24 - Results of the ANOVA-model examining the effects of the factors 'lactation state', 'vegetation unit' and 'season' on the variables 'grazing time', 'number of bites' and 'bite rate' for donkeys and ponies. Shown are the final models after elimination of non-significant 3-way and 2-way interactions.

		GrazingTime (min.)			Number of bites			Bite Rate (bites/min.grazing)		
		Mean	SE	N	Mean	SE	N	Mean	SE	N
Donkeys	dry	90,87	5,54	39	797	70	37	8,68	0,44	37
	lactating	102,95	5,78	39	1250	100	37	12,22	0,86	37
Ponies	dry	123,85	4,74	35	2340	151	33	18,88	1,06	33
	lactating	130,19	4,07	35	3559	184	33	27,66	1,27	33

Table 2.25 - Grazing behaviour of dry and lactating donkeys and ponies. Null values are included for the calculation of mean grazing time and mean number of bites (per 3 hours).

			Grazing Time			Number of Bites			Bite Rate		
		df_1	df_2	F	P	df_2	F	P	df_2	F	P
Donkeys	Lactation	1	155	1.44	0.232	139	11.05	0.001	228	11.79	<0.001
	Vegetation	4	245	13.52	<0.001	235	19.50	<0.001	228	10.04	<0.001
	Season	3	167	3.79	0.012	152	1.62	0.187	228	6.52	<0.001
	Vegetation*Season	12	257	3.32	<0.001	240	2.93	<0.001			
	Lactation*Vegetation	4	245	2.51	0.042	233	6.17	<0.001			
	Lactation*Season	3									
	Lactation*Vegetation*Season	12									
Ponies	Lactation	1	121	0.27	0.607	305	10.89	0.001	10.7	25.07	<0.001
	Vegetation	4	223	68.62	<0.001	305	72.70	<0.001	162	16.41	<0.001
	Season	3	132	1.49	0.221	305	0.27	0.844	10.6	3.97	0.039
	Vegetation*Season	12	226	7.19	<0.001	305	5.39	<0.001			
	Lactation*Vegetation	4	222	2.77	0.028	305	7.93	<0.001			
	Lactation*Season	3									
	Lactation*Vegetation*Season	12									

Table 2.26 - Results of ANOVA-model examining the effects of the factors 'lactation state', 'food class' and 'season' on the variable 'number of bites' taken by donkeys and ponies. Shown are the final models after elimination of non-significant 3-way and 2-way interactions.

			Number of Bites		
		df_1	df_2	F	P
Donkeys	Lactation	1	213	11.05	0.001
	Class	2	213	119.65	<0.001
	Season	3	213	2.08	0.104
	Class*Season	6			
	Lactation*Class	2	213	9.02	<0.001
	Lactation*Season	3			
	Lactation*Class*Season	6			
Ponies	Lactation	1	4.17	10.14	0.031
	Class	2	5.62	157.18	<0.001
	Season	3	6.98	0.58	0.648
	Class*Season	6			
	Lactation*Class	2	5.62	9.54	0.016
	Lactation*Season	3			
	Lactation*Class*Season	6			

Table 2.27 - Results of the ANOVA-model examining the effects of the factors 'lactation state', 'sward height' and 'season' on the variables 'grazing time', 'number of bites' and 'bite rate' for donkeys and ponies, grazing in grassy vegetation and rough vegetation. Shown are the final models after elimination of non-significant 3-way and 2-way interactions.

			Grazing Time			Number of Bites			Bite Rate		
		df_1	df_2	F	P	Df_2	F	P	df_2	F	
Donkeys	Lactation	1	369	0.85	0.356	114	5.83	0.017	46.8	7.66	0.008
	Height	4	369	16.05	<0.001	245	12.52	<0.001	152	3.23	0.014
	Season	3	369	1.30	0.274	122	3.12	0.028	62.8	3.32	0.025
	Height*Season	12	369	2.83	0.001						
	Lactation*Height	4				254	2.70	0.031			
	Lactation*Season	3									
	Lactation*Height*Season	12									
Ponies	Lactation	1	134	3.76	0.054	124	17.55	<0.001	9.35	10.07	0.011
	Height	4	213	91.63	<0.001	203	85.92	<0.001	136	22.96	<0.001
	Season	3	140	2.52	0.061	129	0.74	0.526	11.9	1.68	0.224
	Height*Season	12	219	2.17	0.014						
	Lactation*Height	4				203	6.75	<0.001			
	Lactation*Season	3									
	Lactation*Height*Season	12									

Figure 2.19 - Mean (± 1 SE) grazing time by lactating (open symbols) and dry animals (solid symbols) in distinct vegetation units for donkeys (a) and ponies (b). Vegetation units: Grassy vegetation (Grass), Grass/Shrub (Gr/S), Rough vegetation (Rough), Scrub, Woodland (Wood). Note that the Y-axes of the two panels have different scales.

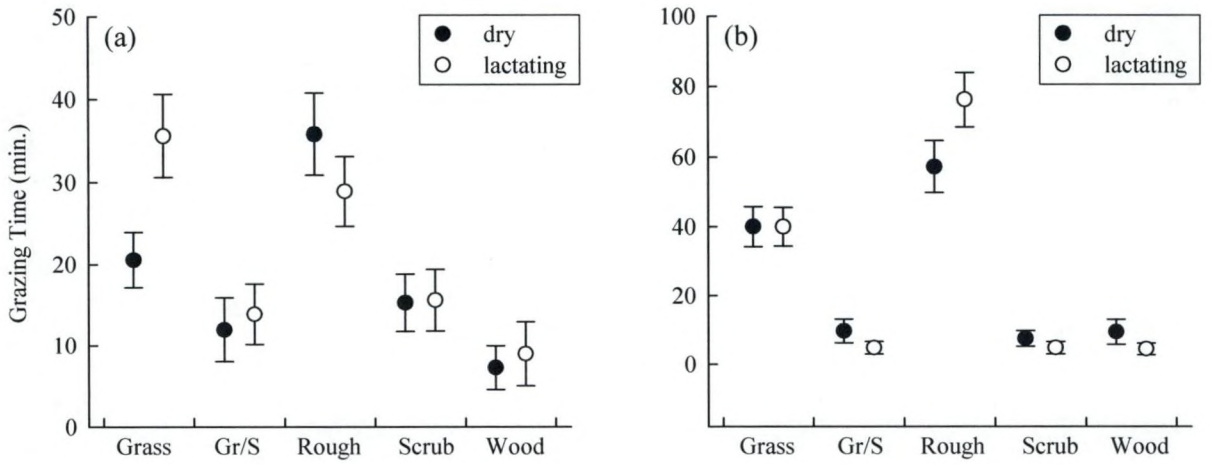


Figure 2.20 - Mean (± 1 SE) number of bites (per 3 hrs) taken by lactating (open symbols) and dry animals (solid symbols) in distinct vegetation units for donkeys (a) and ponies (b). Vegetation units: Grassy (Grass), Grass/Shrub (Gr/S), Rough vegetation (Rough), Scrub, Woodland (Wood). Note that the Y-axes of the two panels have different scales.

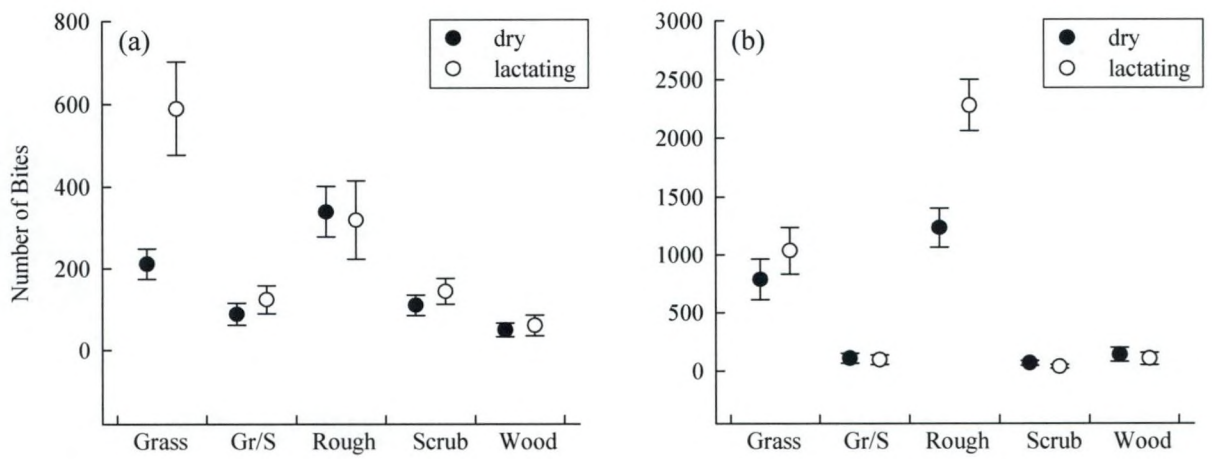
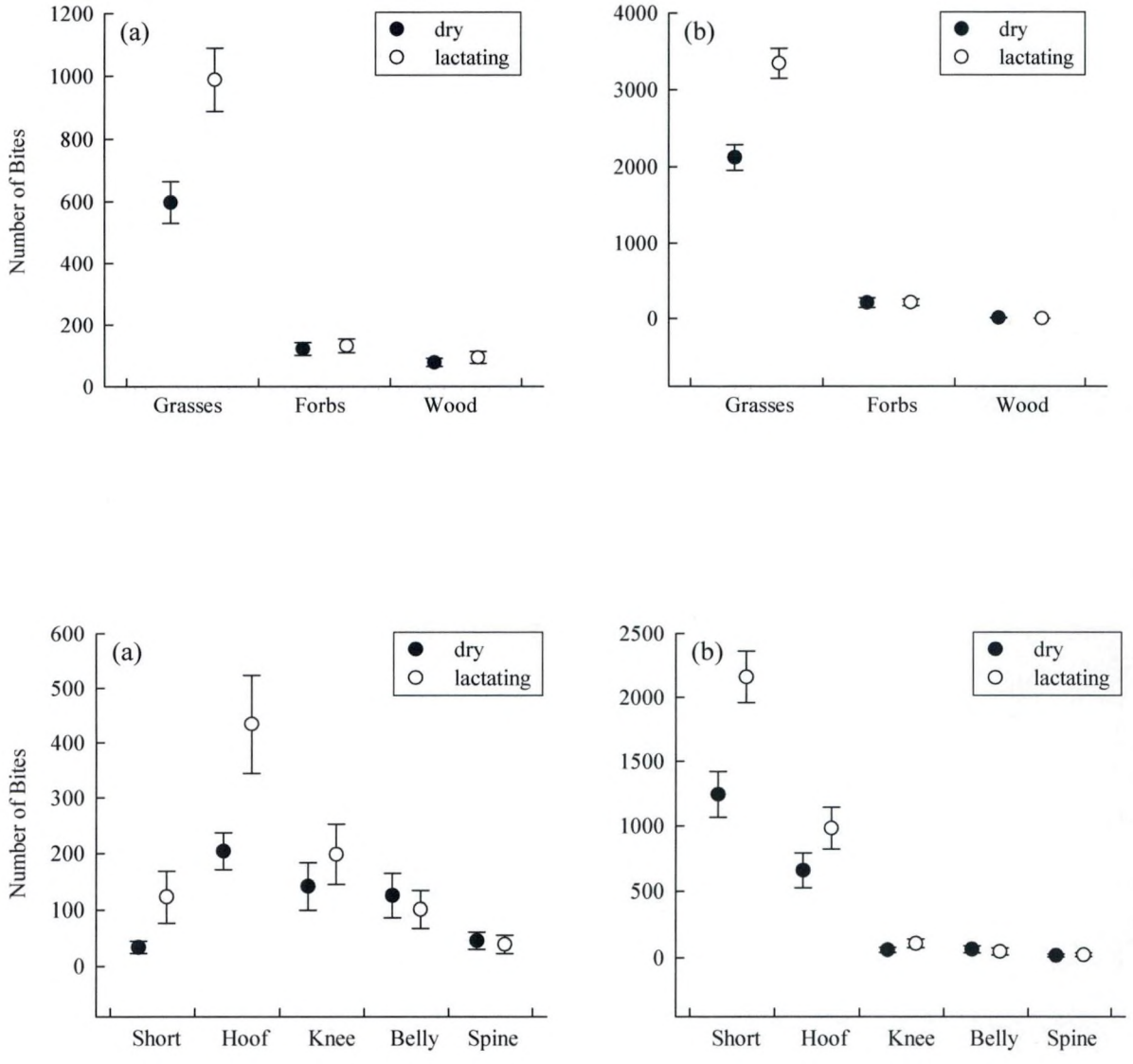


Figure 2.21 - Mean (± 1 SE) number of bites (per 3 hrs) taken by lactating (open symbols) and dry animals (solid symbols) of distinct forage classes for donkeys (a) and ponies (b). Note that the Y-axes of the two panels have different scales.



2.6 *Eliminative behaviour of free-ranging horses: do they show latrine behaviour of do they defecate where they graze?*

Indra LAMOOT, Julie CALLEBAUT, Tine DEGEZELLE, Else DEMEULENAERE, Joy LAQUIÈRE, Charlotte VANDENBERGHE and Maurice HOFFMANN

published in:
Applied Animal Behaviour Science (2004) 86, pp. 105-121

2.6.1 Abstract

In contrast to horses in pastures, it is thought that free-ranging horses do not perform latrine behaviour, i.e. a behavioural pattern whereby the animals graze and defecate in separate areas. However, few studies deal with this particular subject, reporting contrasting conclusions. We hypothesize that horses free-ranging in large heterogeneous areas do not perform latrine behaviour. Thus, we believe that grazing and elimination behaviour are spatially related: where horses graze, they will also defecate. Behavioural data were collected from Konik horses, Haflinger horses, Shetland ponies and donkeys, grazing in different nature reserves (54-80 ha). Data for the different equids were analysed separately, as well as data for mares and stallions (Konik and donkey stallions only). We investigated the proportion of the number of defecations/urinations while grazing on the total number of defecations/urinations. Furthermore, we searched for the sequence of behaviours representing latrine behaviour in the strict sense. Additionally, we analysed the correlation between grazing behaviour and eliminative behaviour on both vegetation type level and patch level. All the female equids often continued grazing while defecating. During urination, grazing ceases in the majority of instances. Cases where a mare terminated grazing in a certain vegetation type and sward height, to eliminate in another vegetation type or in another sward height within the same vegetation type were rarely observed. On the vegetation type level as well as on the patch level, there was a highly significant ($p < 0.001$) positive correlation between grazing time and number of eliminations (or eliminating time). The high values of the correlation coefficients (in case of the defecation variables r ranges between 0.553 and 0.955; in case of the urination variables r ranges between 0.370 and 0.839) illustrate that the spatial distribution of eliminative behaviour can be explained to a high degree by the spatial distribution of grazing behaviour. Results in the case of the stallions are preliminary, but indicate the same pattern. Hence, horses, free-ranging in large heterogeneous areas, do not perform latrine behaviour, but defecate where they graze. Possibly, animal density is of major importance to explain this behavioural difference with horses in pastures. We suggest that also spatial vegetation heterogeneity and plant productivity of the grazed area, as well as parasite status of the grazing animals could play a role to explain the non-appearance of latrine behaviour.

Key-words: Equids, faeces avoidance, grazing behaviour, spatial differentiation, urine, horse marking

2.6.2 Introduction

Free-ranging herbivores have to make many foraging decisions at different resolution levels (Senft et al., 1987; Stuth, 1991), resulting in a foraging strategy that meets the large herbivores' nutrient and energy requirements. These decisions are primarily made in relation to forage availability and quality, which are in turn determined by environmental conditions. On the other hand large herbivores themselves have an impact on their environment as well. Grazing animals affect the plants they utilize for forage in an enhancing or a degrading way (Vallentine, 1990; Briske, 1991). Furthermore, large herbivores have an impact on a higher level of ecological resolution. Herbivores can influence diversity, density and productivity of a plant community (Vallentine, 1990; Archer & Smeins, 1991; Duncan, 1992; Bakker, 1998), mainly through their selective grazing, but also through other behaviour like trampling and rolling. Also the eliminative behaviour of large herbivores is brought up as a potential factor playing a role in both vegetation development (Archer, 1973; Steinauer & Collins, 1995; Bokdam et al., 2001) and foraging strategy (Marten & Donker, 1964; Ödberg & Francis-Smidt, 1976; Archer, 1978; Hutchings et al., 1998). Captive horses in pastures are known to establish a pattern of shortly grazed patches, relatively free of faecal droppings, and ungrazed taller patches, where horses preferably defecate and urinate (Archer, 1972; Archer, 1973; Ödberg & Francis-Smith, 1976). This pattern is caused by the avoidance of grazing near faecal droppings (Ödberg & Francis-Smith, 1977; Archer, 1978), and not through an initial difference in palatability of the vegetation of the grazed and ungrazed patches (Ödberg & Francis-Smith, 1977). It is suggested that this behaviour is a result of diminishing the chances of helminthic reinfestation (Taylor, 1954; Arnold & Dudzinski, 1978). Recently, this hypothesis is experimentally tested and confirmed in the case of sheep (Hutchings et al., 1998; Hutchings et al., 2002). Studies on the behaviour and/or habitat use of free-ranging or feral horses rarely discuss the horses' eliminative behaviour. Tyler (1972) reported some aspects of the eliminative behaviour of ponies in the New Forest. One conclusion was that there was no evidence that the ponies grazed and defecated in separate areas. Several authors (Tyler, 1972; Boyd, 1998; Klingel, 1998; Moehlman, 1998) mentioned specific eliminative behaviour of stallions as part of scent marking behaviour. Moehlman (1998) stated that, in contrast with donkey stallions, female donkeys of all ages showed little interest in dung and simply defecated where they stood. Only Edwards & Hollis (1982) dealt with the subject of the eliminative behaviour of free-ranging horses in particular. They concluded that the establishment of distinct latrine areas by horses is not merely a result of captivity, but does occur in free-ranging animals.

In several coastal nature reserves, close to the French-Belgian border, several different equids are free-ranging for nature management reasons. An initial investigation of the areas did not provide any visual cue to suppose that the above-mentioned latrine behaviour induced patterns were created. There were some faecal concentrations on paths and on frequently used resting places or grazing spots. We supposed that the faecal piles on paths were the result of the marking behaviour of the stallions. Other concentrations of defecations were believed to be the result of a concentration of animals in space and time. Between 1998 and 2001 we made numerous behavioural observations on the different free-ranging equids in these nature reserves. Based on these observations we hypothesized that horses grazing in large heterogeneous areas, do not perform "latrine behaviour". We defined "latrine behaviour" as follows: a horse stops grazing and walks to an "eliminative" or "latrine" area to defecate or urinate, afterwards the horse walks back to a "nutritive" area (as described by Ödberg & Francis-Smith, 1976), or sometimes grazes in the "latrine" area for a while, and then gradually moves back to the "non-latrine" area (as described by Edward & Hollis, 1982). A more indirect way to examine the occurrence of latrine behaviour was to investigate the spatial relation between grazing and defecating/urinating. A strong positive relationship between grazing and eliminative behaviour would indicate that latrine areas are not formed.

2.6.3 Materials and Methods

2.6.3.1 Study sites

Three nature reserves ("Westhoek", "Houtsaegerduinen" and "Ghyvelde") were selected as study sites. The first two are located in the coastal dunes of Belgium, near the French border. The latter is an old dune area in France close to the northern French coastline and bordering an equally old dune ridge in Belgium. All these reserves are relatively nutrient poor systems with a spatially heterogeneous vegetation pattern. Domesticated grazers were released as a nature management tool, in the entire reserve or in parts of it.

The "Westhoek" reserve (total area 340 ha) offers a diverse landscape consisting of a fore dune ridge and two dune slack zones that are separated by a large mobile dune. A fenced area in the north of the reserve ("Westhoek-North", 54 ha) is grazed by a herd of Konik horses and a small group of Highland cattle. Scrubs of *Hippophae rhamnoides* L. (Sea Buckthorn), *Ligustrum vulgare* L. (Wild Privet) and to some lesser extent *Salix repens* L. (Creeping Willow) occupy the largest part of the area. Before the start of the grazing project 12% of the original 79% scrub layer was cut down and removed, resulting in an area of ruderal vegetation composed of a low, grass-dominated layer (main species are *Holcus*

lanatus L. (Yorkshire-fog) and *Calamagrostis epigejos* Roth (Wood Small-reed)) and patches of tall herbs *Eupatorium cannabinum* L. (Hemp-agrimony), *Lythrum salicaria* L. (Purple Loosestrife) and *Cirsium arvense* Scop. (Creeping Thistle). The remaining area is covered by species-poor grassland, dominated by *Calamagrostis epigejos* or *C. canescens* Roth (Purple Small-reed); species-rich dune grassland with *Poa pratensis* L. (Smooth Meadow-grass), *Avenula pubescens* (Huds.) Dum. (Downy Oat-grass), *Veronica chamaedrys* L. (Germander Speedwell), *Galium verum* L. (Lady's Bedstraw); young dune slack and moss dune.

"Westhoek-South" (ca. 60 ha), a fenced area in the south of the "Westhoek" is grazed by a herd of Shetland ponies and a group of Highland cattle. The area encompasses a dune slack zone and an inner dune ridge. Two thirds of this area is covered by more or less closed scrub vegetation: main shrub species are *Hippophae rhamnoides, Ligustrum vulgare, Crataegus monogyna* Jacq. (Hawthorn) and *Prunus spinosa* L. (Blackthorn); tree species are several Poplar species (*Populus x canadensis* Moench, *Populus tremula* L., *Populus canescens* Smith), *Ulmus minor* Mill. (Small-leaved Elm) and *Alnus glutinosa* Gaertn (Alder). The other third of the fenced area is occupied by grasslands and herbaceous vegetations: species-rich dune grasslands with *Poa pratensis*, *Avenula pubescens.*, *Veronica chamaedrys* and *Galium verum*; tall herb vegetation with *Cirsium arvense, Eupatorium cannabinum, Lysimachia vulgaris* L. (Yellow Loosestrife), *Lythrum salicaria* or *Iris pseudacorus* L. (Yellow Iris); patches of species-poor grassland enclosed by scrub, dominated by *Calamagrostis epigejos*; moss dune and some marram dune (*Ammophila arenaria* Link) vegetation.

In the "Houtsaegerduinen" a herd of donkeys graze all over the reserve (ca 80 ha). The site is mainly occupied by *Hippophae rhamnoides/Ligustrum vulgare* scrub, with relatively small and scattered patches of dune grassland and moss dune (*Cladonio-Koelerietalia*). Old, deteriorating *Hippophae* scrub is generally replaced by species-poor grassland dominated by *Calamagrostis epigejos*. Part of the area has been planted with *Alnus glutinosa* and several non-native tree species (*Populus* div. spp.).

In "Ghyvelde" (ca. 75 ha) a herd of Haflinger horses is grazing the entire area. Two thirds of this area is open habitat formed by *Carex arenaria* L.-dominated grassland (Sand sedge), alternated with moss dunes. One central forest and several dispersed, small congregations of trees shape the woodland at the site, which is mostly afforested. Additionally, the closed vegetation is also formed by natural scrub of *Hippophae rhamnoides, Ligustrum vulgare, Salix repens* and *Sambucus nigra* (Elder).

2.6.3.2 Animals

In all study areas, the animals are free-ranging and remain in the area year round. They receive no additional food. Nonetheless the herds are managed to avoid inbreeding and overgrazing. Each year all equids in the Flemish nature reserves were treated with 'Horseminth' (Pfizer), an anthelminthic active against a broad spectrum of gastro-intestinal parasites. Within the observation periods Konik horses were treated once and Shetland ponies and donkeys three times.

Grazing by Konik horses in "Westhoek-North" started in 1998 with two mares and two stallions. During the study period the herd was enlarged with one foal.

In "Westhoek-South" grazing started in April 1997, with seven Shetland pony mares and one stallion. The herd enlarged mainly naturally and at the end of the study period, in spring 2001, there were 17 adult ponies, two colt yearlings and 10 foals. The adult group was formed by one dominant stallion, 12 mares and four bachelor stallions (three geldings).

In "Houtsaegerduinen" a stallion and five donkey mares were introduced in 1997. Two more stallions and a mare were introduced later and 15 foals were born so that in spring 2001 there were nine mares, five stallions, three colt yearlings and seven foals.

At the initiation of the observations in "Ghyvelde" (May 2000) the herd of Haflinger horses was composed by four stallions, 11 mares and three foals. Composition of the herd changed twice, but during most of the observations 12 adult horses (three stallions, nine mares) and two foals were grazing the area. An overview of the animal density during the observation periods in the different areas is given in Table 2.28.

2.6.3.3 Behavioural observations

All observations took place between August 1998 and August 2001. Different periods of observations should be distinguished. Six observers (the six first authors of the paper) were involved in the data collection. Donkeys were observed: August 1998-March 1999 (0.00h-24.00h), August 1999-March 2000 (6.00h-24.00h), May 2000-July 2001 (daylight hours) (in total 1061 observation hours; mean observation frequency was 6, 5 and 6 sessions/month, respectively). Shetland ponies were observed during August 1998-March 1999 (0.00h-24.00h) and May 2000-July 2001 (daylight hours) (in total 706 observation hours; mean observation frequency was 6 and 5 session/month, respectively). Observations of Konik horses were carried out from August 1999 to March 2000 (6.00h-24.00h) (in total 297 observation hours; mean observation frequency was 7 sessions/month). Observations of Haflinger horses were performed from May 2000 to April 2001 (daylight hours) (in total 185 observation hours; mean observation frequency was 3 sessions/month).

Data were collected through continuous focal animal observation (Altmann, 1974). During a six-hour period we continuously monitored the behaviour of one focal animal, chosen at random from a pool of possible study animals. Observational data are from six donkey mares and one donkey stallion (born in the reserve April 1998; subordinate, but competing with his father for the dominant position), ten Shetland pony mares, two Konik mares and two Konik stallions

(one dominant and one subordinate), and three Haflinger mares. The same individuals were repeatedly observed (for donkeys, Shetland ponies, Konik horses and Haflinger horses the mean number of observation periods per individual is 25, 12, 12 and 10 respectively). The observed individuals were habituated to the presence of humans and could be approached closely (1 m) without visible influence on their behaviour. The duration (accuracy: 1 s) of the observed behaviours and the vegetation type in which the behaviours were performed were recorded on a protocol form. From May 2000 onwards, we noted also height of the vegetation in which the behaviour was performed. We used a scale related to the animal's physiognomy: 'no height' (in case of no vegetation), 'shortly grazed', 'hoof', 'knee', 'belly', 'spine' and 'higher'. We considered the behaviours grazing, resting up, laying down, walking, standing alert, grooming, mutual grooming, drinking, defecating, urinating, defecating while grazing, urinating while grazing, nursing, nursing while grazing, rolling, sniffling, pawing, flehming, aggressive behaviour, sexual activity and other interactions. When a grazing animal put its head upwards and it was not chewing, this moment was considered as the end of its grazing activity and the start of a subsequent behaviour.

2.6.3.4 Data analysis

Data from the different equid groups (in the different areas) were analysed separately. The different observation periods were analysed together. Data from mares and data from stallions were handled separately, as the eliminative behaviour of stallions could be expected to be influenced by marking behaviour. As we only had data from two Konik stallions and one donkey stallions, the results concerning stallions are only indicative.

Eliminative behaviour

First potential evidence for our hypothesis came from the observation that the horses often did not stop grazing to defecate and to a lesser degree even to urinate. To analyse this we retained the behaviours defecating, urinating, defecating while grazing and urinating while grazing. We calculated the proportion of the number of defecations while grazing over the total number of defecations (sum of the number of defecations and the number of defecations while grazing). The same procedure is followed for the number of urinations.

Furthermore we investigated whether the event of "latrine behaviour" did occur, by looking for the following sequence of behaviours: animal is grazing in a certain vegetation type with a certain height - animal stops grazing, doing other behaviours while moving to another vegetation type or to another sward height within the same vegetation type - animal defecates or urinates in that other vegetation type or sward height - animal performs another activity. We considered a maximum time of 60 seconds between the grazing stop and the start of the elimination, because we assumed that a horse would not walk for more than 60 seconds to a particular place to eliminate there. We retained also the two successive behaviours, occurring after the eliminative behaviour, to see whether the horse started grazing in the patch (with a certain vegetation type and sward height) where it was eliminating.

Spatial relation between grazing and eliminative behaviour

It could very well be that the mares did not perform latrine behaviour as described above, but that they concentrated their faecal droppings anyway in places where they grazed less, with the consequence that their favourite grazing places were less contaminated with faeces than the places where they spent less time grazing. Therefore, we investigated the spatial relation between grazing behaviour and eliminative behaviour. We supposed that the number of defecations (urinations) in a given vegetation type is a good measure for the quantity of faeces (urine) that this vegetation type receives. It is also possible that defecation time (urination time) is a better measure for the quantity of faeces (urine), therefore we analysed the questions below by two alternative approaches using either number of defecations (number of urinations) or defecation time (urination time) as dependent variables.

At the vegetation type level:

Per vegetation type we calculated the total time spent grazing and the total number of defecations (or urinations), and analysed correlations between these variables. Sample size (n) is the number of vegetation types. We did the same with total time spent defecating or urinating in a vegetation type.

At the patch level in the most grazed vegetation types:

Possibly, the pattern of latrine areas and non-latrine areas did not occur at the scale of the vegetation types, but rather at the scale of patches (combinations of vegetation types and sward heights). Therefore, we "zoomed in" to this more detailed scale. Avoidance of grazing near faeces would form the basis for the formation of latrine areas (Ödberg & Francis-Smith, 1977; Archer, 1978). We assumed that if the animals avoided places where faeces occurred, this would be most detectable in the vegetation types with highest grazing times, which we analysed consequently. We calculated total time spent grazing and total number of defecations (or urinations) per height class per vegetation type, and we again analysed the correlations. We did the same with total time spent defecating or urinating per height class per vegetation type. Since data on sward height were collected from May 2000 onwards, these analyses could only be done for donkeys, Shetland ponies and Haflinger horses.

At the patch level in a grassland entity:
In "Westhoek- South" a pasture-like area of 6.6 ha is intensively used by the ponies. We assume this situation comparable to the one studied by Edwards & Hollis (1982) in the New Forest. Within this grassland-entity several vegetation types and several sward heights within these vegetation types could be distinguished. We calculated the total time spent grazing and the total number of defecations (or urinations) per height class per vegetation type, and we analysed again the correlations between these variables. The same is done with total time spent defecating or urinating per height class per vegetation type.

Square root transformations were performed on all variables to achieve normal distributions. When transformed data had a truly normal distribution, Pearsons correlations were calculated, if not so, we used Spearman correlations. All analyses were performed using SPSS 11.0 for Windows.

2.6.4 Results

2.6.4.1 Eliminative behaviour

Defecating occurred more frequently than urinating in all equids (Table 2.29). All the female equids defecated often while grazing, i.e. 46-60% of all performed defecations (Table 2.29). In the other cases they were standing or walking while defecating. The two Konik stallions and the one donkey stallion mostly ceased grazing to defecate. We also found that in most cases grazing was stopped during urinating. Donkeys urinated very rarely while grazing, but Haflinger and Konik mares did so more frequently (Table 2.29).
Shetland pony mares terminated grazing in a certain vegetation type and moved within 60 seconds towards another vegetation type and defecated there in only six of the 419 defecations. If they behaved this way, in two out of six times the pony mares subsequently started grazing in the vegetation type in which they defecated. Only one out of 299 times a pony mare changed vegetation type before urinating, though subsequently started grazing there afterwards. Donkey mares changed vegetation type four out of 609 times to defecate and six out of 259 times to urinate. In one of the four defecations and in three of the six urinations they started grazing in the vegetation type where they had eliminated. The donkey stallion changed six out of 68 times of vegetation type to defecate. In one of these six events the donkey stallion started grazing within the fouled vegetation type. In the case of the Haflinger horses a mare changed the vegetation type to urinate only once. In the case of the Konik horses we found none. One pony mare moved to another sward height, within the same vegetation type, to eliminate there. This was the only case of movement to another sward height within the same vegetation type for all the equids studied this way (Shetland ponies, donkeys and Haflinger horses).
This minimal amount of movements to another vegetation type or to another sward height within the same vegetation type to defecate or urinate is considered rather to be coincidental than as evidence of latrine behaviour.

2.6.4.2 Spatial relation between grazing and eliminative behaviour

At the vegetation type level
For donkeys and the three other equid breeds we analysed the correlation between total grazing time in a vegetation type on the one hand and total number of defecations (urinations) and total defecation (urination) time in that vegetation type on the other hand. For the mares, we found a highly significant ($p < 0.001$) positive correlation for both defecating and urinating behaviour (Table 2.30; Fig.s 2.22 and 2.23). This means that vegetation types with a low grazing time encounter a low elimination activity, while vegetation types with a higher grazing time receive a higher number of defecations and urinations (and show a higher defecation time and urination time). Results of the Konik stallions were very similar compared to the results of the Konik mares (Table 2.30). In the case of the donkey stallion we also found highly significant positive correlations, though smaller values for the correlation coefficients (Table 2.30). In most cases, for both mares and stallions, the correlation coefficients were higher for the defecations than for the urinations. We conclude that the equids eliminated most in the vegetation types where they grazed most, and eliminated less in less grazed vegetation types.

At the patch level in the most grazed vegetation types
When considering different patches within the most frequently grazed and hence most frequently fouled vegetation types, the highly significant positive correlations remained (Table 2.31a). Patches with a small grazing time showed a small number of eliminations and patches with higher grazing times received a higher number of eliminations. Again, we found for the donkey stallion lower values for the correlation coefficients in comparison with the donkey mares.

At the patch level in a grassland entity
In "Westhoek-South" we analysed how the Shetland ponies used "The Pasture", an intensively grazed part of the terrain. In this area different grass-dominated vegetation types could be distinguished. Within these vegetation types, different

sward heights could be discriminated. Again we found highly significant positive correlations. Total grazing time in a vegetation type-sward height combination was positively correlated to total number of defecations/urinations and to total defecation/urination time in this vegetation type-sward height combination (Table2.31b).

2.6.5 *Discussion*

In the present study we hypothesized that free-ranging horses do not perform latrine behaviour. Thus, these horses do not concentrate their eliminations in certain areas, where they avoid grazing. Our results confirm this hypothesis.
The mares often defecated while grazing, i.e. 46-60% of all performed defecations. This proportion was smaller for the observed stallions (7-20%). On the other hand mares and stallions mostly stopped grazing to urinate. Stalled ponies moved to another place before they defecated or urinated in 50% of the occasions (Sweeting et al., 1985). The differences in both eliminative behaviours can be due to the processes of the two eliminative behaviours themselves. Waring (2003) describes that a horse about to urinate adapt a basic posture, where the neck is slightly lowered, the tail is raised, and the hind legs are spread apart and stretched posteriorly. He reports also that during urination, grazing ceases in the majority of instances and no particular site is sought. Our findings are in line with Waring's report. The process of defecation occurs without any specific posture except that the tail is raised and often held to one side (Waring, 2003). If the horse does not have to take up a specific posture it can proceed to graze without interruption.
We rarely observed an animal terminated grazing and started a subsequent behaviour while moving to another vegetation type or to another sward height within the same vegetation type, where it subsequently defecated or urinated. Therefore and because the horses, in particular the mares, often defecated while grazing, we conclude that the horses in the field situation of the present study did not perform latrine behaviour.
The only donkey stallion that was observed changed vegetation type to defecate in 8.8% of the cases. We believe this was not the result of latrine behaviour, but was merely a result of marking behaviour. Several authors reported specific eliminative behaviour of stallions, in pastures as well as in more natural surroundings (Tyler, 1972; Ödberg & Francis-Smith, 1976; Boyd, 1998; Klingel, 1998; Moehlman, 1998). Marking behaviour is the behavioural pattern to deposit chemical signals on environmental objects or other animals of the same species (Ralls, 1971). Marking behaviour in stallions occurs mainly with faeces and urine and occurs as well on established faecal piles as on the fresh excrements of mares (Kimura, 2001, Waring, 2003). Different functions have been attributed to it (Klingel, 1998; Kimura, 2001). Although we did not perform research on the marking behaviour of the stallions in particular, at this point we think it is worth mentioning some field observations. On several occasions we observed donkey stallions visiting established faecal piles. Both dominant and subdominant stallions inspected such piles. Olfactory inspection occurred by smelling and sniffing, sometimes followed by flehming. Often the stallions then deposited fresh faecal material to the existing pile, and a second bout of olfactory investigation completed this process. Stallions also urinated on top of a faecal pile. On some occasions we observed that several donkey stallions investigated faecal piles all together, and consecutively defecated on top of it. The sequence of stallions defecating on the faecal pile could be related to the dominance order of the males, although literature does not provide an unambiguous view on this (Waring, 2003). Also the two Konik stallions in "Westhoek-North" eliminated on established piles or fresh excrements of mares. In the case of the Shetland ponies and the Haflinger horses this behaviour was only rarely seen, probably due to the composition of the herds.

On the vegetation type level as well as on the patch level there was a highly significant positive correlation between the time spent grazing and the number of defecations and urinations. This means that there was no spatial differentiation between grazing behaviour and eliminative behaviour. The high values of the correlation coefficients in the cases of the four mare groups and the Konik stallions illustrate that the spatial variation in the number of defecations can be explained to a high degree by the spatial variation in grazing time. For the donkey stallion we found smaller values for the correlation coefficients. However, the range of the values on both the x- and the y-axes is considerably larger in mares than in stallions. It is known that the values of correlation coefficients are influenced by the range of the x- and y-axes (Smith, 1984). The values of the correlation coefficients for the urination variables were in most cases smaller than for the defecation variables. This may be due to the smaller range of the y-axes and/or to the presence of more null values (since the horses urinated less frequently than that they defecated).
Results in the case of the stallions are preliminary, but indicate the same patterns as found in the case of the mares. We conclude that the free-ranging equids in the present study, both mares and stallions, simply defecate and urinate where they graze. Intensively grazed patches are more fouled compared to less grazed patches, which is in contrast with the patterns described in literature for horses in small pastures (Archer, 1972; Archer, 1973; Ödberg & Francis-Smith, 1976). Grazing and eliminating were not spatially separated in Camargue horses (Sereni, 1977). Similar, Tyler (1972) found no evidence that free-ranging ponies in the New Forest grazed and defecated in separate areas. However, based on their study in unenclosed, improved grasslands in the New Forest, Edwards & Hollis (1982) stated that the establishment of distinct latrine areas by horses does occur in free-ranging animals.

Why seem horses not to concentrate their faeces in non-grazed patches, when grazing in a large, spatially heterogeneous environment, and are consequently faced with faecal droppings in the grazed patches? We suggest that animal density, spatial vegetation heterogeneity and plant productivity of the grazed area could play a role. Also the parasite status of the

grazing animals and the grazed areas could have an impact. Probably, animal density, and thus consequently faecal density, is of major importance. Herbivores avoid grazing near faecal droppings (Ödberg & Francis-Smith, 1977; Archer, 1978; Hutchings et al., 1998), which is thought to be an adaptation to reduce infection by intestinal parasites (Taylor, 1954). Many studies of herbivores have shown that the animals select non-contaminated swards, when available, over faeces (from the own or another species) contaminated swards (Marten & Donker, 1964; Forbes & Hodgson, 1985; Hutchings et al., 1998). Hutchings et al. (1998) found a threshold level of faecal contamination of swards for sheep: experimental sward trays with 15 g faeces and above were rejected by the sheep (this equated to 198 g faeces per m^2). In the four study areas the overall animal density is low (0.13 – 0.38 large herbivore/ha). A low animal density implies a low parasite density. Therefore it is possible that with the current defecating rate of the total herd the grazing animals are not faced regularly enough with faeces (and thus parasites) to establish a pattern potentially reducing the risk of parasitic infection. However, some areas are more intensively used than others, like the "Pasture" grazed by Shetland ponies and Highland cattle in Westhoek-South. According to our suggestion that latrine behaviour is related to animal density, we would expect that on this particular site the horses would use separate patches to graze and to defecate. However, in this case we also did not find evidence for latrine behaviour. The reduction in herbage intake associated with the fouling from dung appears greatest at intermediate grazing pressures but minimal at either very low or very high grazing pressure (Wilkins & Garwood, 1986). It is difficult to know the animal density on an unenclosed area like the "Pasture", but it could be that grazing pressure was here above a potential upper limit. We assumed the "grazing situation" at the "Pasture", to be similar to the point of departure in the study of Edwards & Hollis (1982). However, they reported that the studied lawns showed a mosaic of latrine areas with taller vegetation and non-latrine areas with shorter vegetation. The ponies grazed mostly in the non-latrine areas, though there was seasonal variation, and the highest levels of dunging were in latrine areas. Edward & Hollis (1982) suggested that the formation of latrine areas is related to high animal densities, which should explain the discrepancies with previous conclusions of Tyler (1972) in the New Forest. However, according to the difference between the results at "The Pasture" and the results at the New Forest grasslands, we assume that also other factors have to be taken in mind. We suggest that the level of heterogeneity of the grazed area plays a role too. The grasslands considered in the New Forest were rather homogeneous. The above-ground biomass of herbage was higher in the latrine areas and the proportion of some species present varied between latrine and non-latrine areas, however species composition showed rather few differences between the two areas (Edward & Hollis, 1982). Our study site "The Pasture" forms a clear spatial entity within its surroundings but is still heterogeneous on lower spatial levels. Overall the area is "grassy", with several patches of rough vegetation. Within the grassy environment and within the rough vegetation, different vegetation types with specific species composition can be distinguished. Herbivores foraging in heterogeneous environments are expected to be faced with more foraging decisions than when foraging in homogeneous areas. In such situation the avoidance of parasites and thus of faeces may become of minor importance to the decision on grazing where and what. Furthermore, the present study was conducted in nutrient poor systems. It could be that the grazing animals were nutrient-stressed and consequently became less selective, since being selective is time-consuming and thus costly. This latter factor of forage quality can also contribute to the observed differences in eliminative behaviour between horses in pastures and the free-ranging horses of the present study. Domestic animals are mostly 'parked' in pastures with a vegetation cover of a higher nutrient quality compared to the grazed dune areas. Moreover, many domestic horses are fed additional concentrate rations. Thus, the more nutrient-comfort situation of horses in pastures may enable them to display a more selective grazing as well as eliminative behaviour.

An additional explanation for the dissimilarity between our results and those of Edward & Hollis (1982) lays in the 'grazing history'. Ponies have been grazing the New Forest hundreds of years and parasite levels of the intensively grazed lawns may be much higher compared to the parasite levels of the dune reserves with a much younger grazing history. Besides the parasite levels of the grazed area the parasite status of the horses themselves may play a role in the explanation of the lack of appearance of latrine areas. The parasite status and immune status of sheep affects the degree of avoidance of grazing near faeces (Hutchings et al., 1998, 2001a, b, 2002). Immune sheep took higher parasitic risks, while parasitized animals reduced parasitic risk through increased rejection of faeces-contaminated swards and/or changing foraging behaviour. Exposure to internal parasites may lead to a certain degree of immunity in adult horses. They can live with a certain internal parasite load without being harmed seriously. Treatment with an anthelminthic allows an increase in immunity. The equids of the present study could have reached a certain degree of immunity and in addition with the supposed low parasite levels of the grazed areas, the horses may behave like the immune sheep, taking higher parasitic risks. Since no veterinary control of the effective degree of intestinal parasitic infection or of a possible immunity is performed, it is difficult to estimate the possible impact of this factor on the grazing and eliminating behaviour of the studied equids.

Mixed grazing seems to result in a reduced avoidance of faeces contaminated swards (Forbes & Hodgson, 1985). Horses, grazing in combination with other large herbivores, did not perform latrine behaviour (Carson & Wood-Gush, 1983). In the present study two areas were grazed only by equids, in the other two areas the equids were accompanied by Scottish Highland cattle. Since we found similar results in all four cases, we believe that the impact of mixed grazing on the eliminative behaviour of free-ranging equids is of minor importance, given the study site situation. We want to indicate also that herd composition, moreover the sex ratio of the herd, can have far-reaching influences on the behaviour and habitat use of equids.

Our conclusion that horses, grazing in large heterogeneous areas, simply defecate where they graze, has important consequences for nature management. Some studies (Bakker et al., 1983; Putman, 1986; Bokdam & Gleichman, 2000;

Bokdam et al., 2001) suggest that there exists a transfer of nutrients in grazed systems, and even more pronounced so in nutrient poor systems. They assume that a depletion of nutrients will occur in the preferred grazing sites, whereas areas with faeces concentration will show an accumulation of nutrients. At this point we can state that this process is not likely to occur on a large scale in nature reserves grazed by equids. Vegetation types with highest grazing times receive also the highest number of defecations. Thus, nutrients taken by the grazing equids have a great chance to return to these grazed areas, although not necessarily (most probably not) at the very same location.
Another consequence of our findings is that the distribution of faecal pellets in an area gives a fairly good picture of the habitat use of the horses. The faecal-count-method is an indirect method available for trying to assess the patterns of habitat occupancy by secretive wild herbivores (Putman, 1990). According to our results this technique can be valuable to use for free-ranging equids in nature reserves as well.

In the present study we conclude that horses, free-ranging in large heterogeneous areas, do not perform latrine behaviour, as described for horses in pastures. The spatial distribution of the eliminative behaviour could be explained to a high degree by the spatial distribution of the grazing behaviour: horses defecate where they graze. We suggested possible reasons why this behaviour is different with the eliminative behaviour of horses in pastures. Further research is required to investigate the impact of the suggested explanations. Especially experimental set-ups can help to find the answers related to the issue of grazing in relation to faecal distribution.

Acknowledgements

We would like to thank AMINAL (Environment, Nature, Land and Water Administration), Division Nature, for the permission to conduct research in the nature reserves "Houtsaegerduinen" and "Westhoek", and Conservatoire du Littoral, La Direction du Service des Espaces Naturels and Conseil Général du Nord for the permission to conduct research in "Ghyvelde". Indra Lamoot has a grant supplied by FWO Flanders (Foundation of scientific research-Flanders). The design of the Access database is realised with the contribution of Stijn Vanacker and Gert Van Spaendonk. We are grateful to Dirk Bauwens for statistical support, Eric Cosyns for comments on the manuscript drafts and Prof. Frank Ödberg for his remarks. The paper improved by constructive comments by two anonymous referees.

Table 2.28. - Animal density in the different areas.
Initial and Final dens.: Equid density at the start and at the end of the observation periods. Total dens.: Animal density (equids and cattle) at the end of the observations. Densities are expressed as number of adult individuals per 10 ha.

Site	Area in ha	Equid breed	Initial density	Final dens.	Other large herbivores	Total density
Westhoek-North	54	Konik horse	0.7	0.9	Highland cattle	1.3
Westhoek-South	60	Shetland pony	1.3	3.2	Highland cattle	3.8
Houtsaegerduinen	80	Donkey	0.7	2.1	-	2.1
Ghyvelde	75	Haflinger horse	2.0	1.6	-	1.6

Table 2.29 - Features of the eliminative behaviour of the equids.
Obs: Number of observation sessions of 6 hours. Mean # per 6 hrs: mean number of defecations/urinations per 6 hours ± standard error. % grazing: the proportion of number of defecations/urinations while grazing over the total number of defecations/urinations. (Note that the different equids were observed for a different amount of 6-hour sessions.)

		Obs	Defecations		Urinations	
		n	mean # per 6 hrs	% grazing	mean # per 6 hrs	% grazing
Mares	Konik horse	18	5.0 ± 0.3	45.6	2.4 ± 0.3	18.2
	Shetland pony	119	3.5 ± 0.2	57.3	2.5 ± 0.2	6.0
	Donkey	169	3.6 ± 0.1	55.0	1.5 ± 0.1	1.2
	Haflinger horse	31	4.2 ± 0.3	59.5	2.9 ± 0.3	23.3
Stallions	Konik horse	33	4.9 ± 0.3	19.8	2.6 ± 0.2	3.5
	Donkey	14	4.9 ± 0.4	7.3	2.3 ± 0.3	0.0

Table 2.30 - Spatial relation between grazing and eliminative behaviour at the vegetation type level.
Correlations between total grazing time in a vegetation type and total number of defecations/urinations or total defecation/urination time in that vegetation type. All variables were square root transformed. n = number of vegetation types. If data were normally distributed the Pearson correlation coefficient was used. If not, we used the Spearman correlation coefficient.

				# Defecations	Defecation Time	# Urinations	Urination Time
Mares	Konik	Graz.time	Pearson r	.901	.864	.836	.839
			p	.000	.000	.000	.000
			n	21	21	21	21
	Shetland pony	Graz.time	Spearman r	.806	.797	.821	.806
			p	.000	.000	.000	.000
			n	92	92	92	92
	Donkey	Graz.time	Spearman r	.835	.825	.719	.705
			p	.000	.000	.000	.000
			n	115	115	115	115
	Haflinger horse	Graz.time	Pearson r	.955	.934	.829	.773
			p	.000	.000	.000	.000
			n	22	22	22	22
Stallions	Konik	Graz.time	Pearson r	.957	.951	.884	.871
			p	.000	.000	.000	.000
			n	22	22	22	22
	Donkey	Graz.time	Spearman r	.460	.457	.500	.511
			P	.000	.000	.000	.000
			n	83	83	83	83

Table 2.31 - Spatial relation between grazing and eliminative behaviour at the patch level. a: In the most grazed vegetation types. Only the vegetation types with highest grazing times were considered. b: In a vegetational entity.
Correlations between total grazing time in a patch (vegetation type-sward height combination) and the total number of defecations/urinations or the total defecation/urination time in that patch. All variables were square root transformed. n = number of patches. If data were normally distributed the Pearson correlation coefficient was used. If not, we used the Spearman correlation coefficient.

				#Defecations	Defecation Time	#Urinations	Urination Time
a Mares	Shetland pony	Graz. time	Spearman r	.780	.789	.710	.703
			p	.000	.000	.000	.000
			n	73	73	73	73
	Donkey	Graz. time	Spearman r	.655	.636	.457	.439
			p	.000	.000	.000	.000
			n	87	87	87	87
	Haflinger horse	Graz. time	Spearman r	.909	.884	.797	.774
			p	.000	.000	.000	.000
			n	37	37	37	37
Stallion	Donkey	Graz. time	Spearman r	.566	.553	.370	.371
			p	.000	.000	.016	.015
			n	42	42	42	42
b Mares	Shetland pony	Graz. time	Spearman r	.781	.772	.648	.633
			p	.000	.000	.000	.000
			n	60	60	60	60

Figure 2.22 - Correlation at the vegetation type level for the four mare groups. The total number of defecations in relation to the total grazing time (min.). Every dot represents a vegetation type. See Table 2.30 for the values of r, p and N

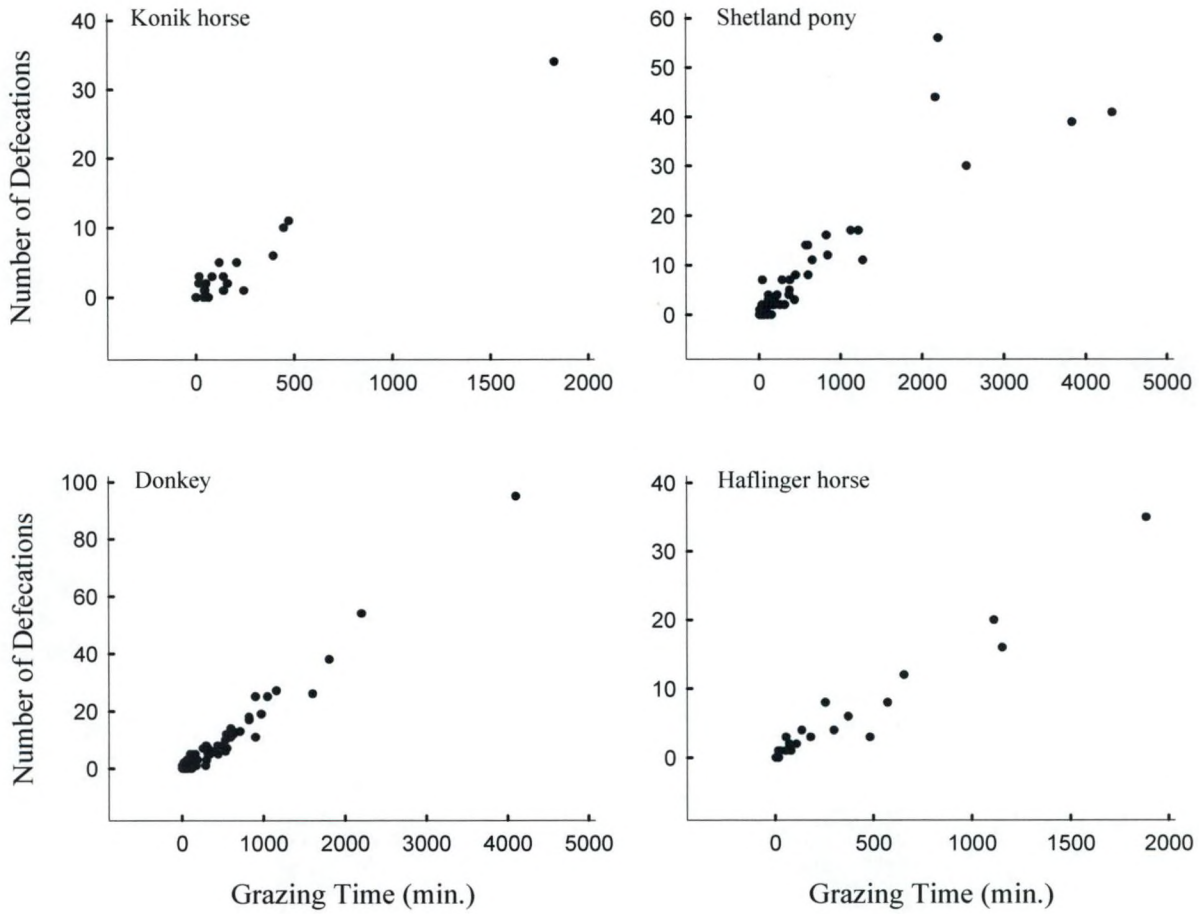
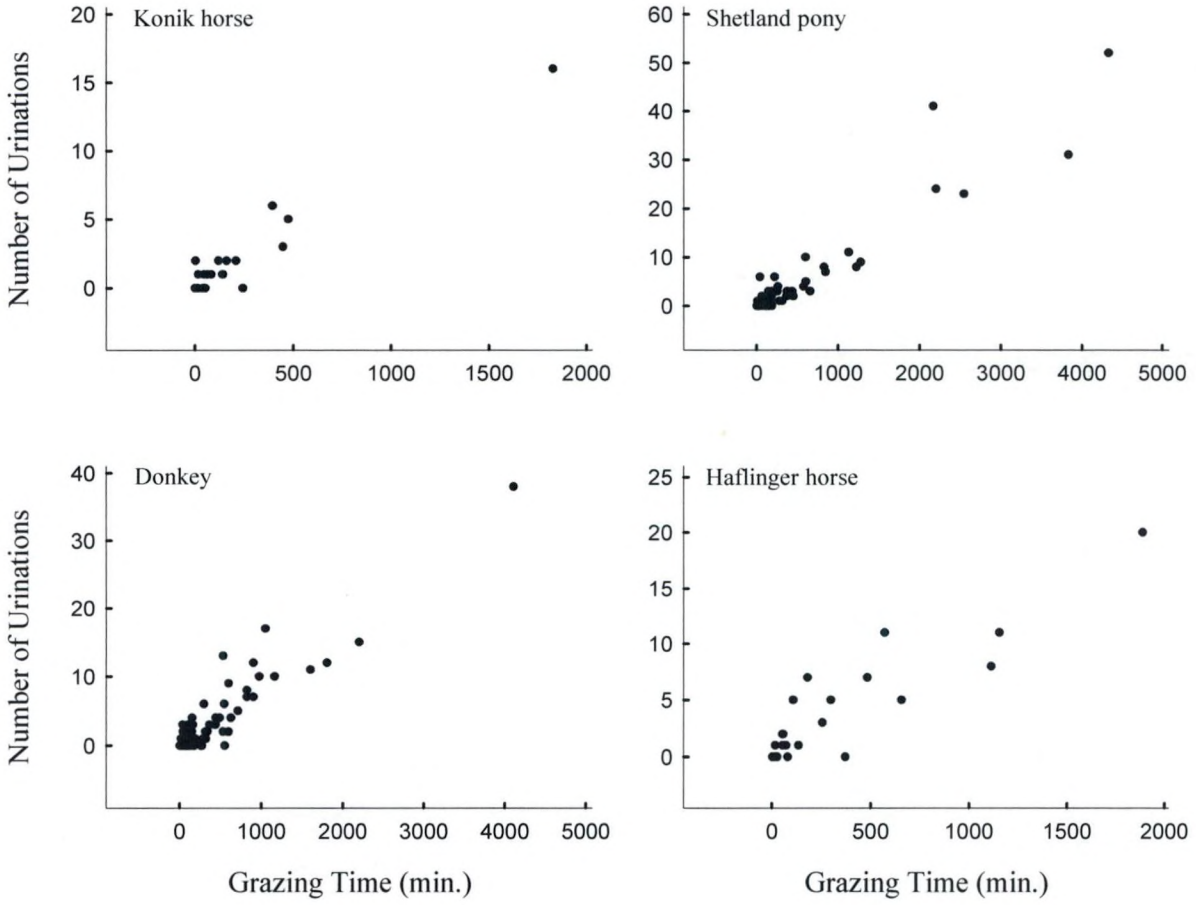


Figure 2.23 - Correlation at the vegetation type level for the four mare groups. The total number of urinations in relation to the total grazing time (min.). Every dot represents a vegetation type. See Table 2.30 for the values of r, p and N



2.7 *Time budget and habitat use of free-ranging equids: a comparison of sampling methods*

Indra LAMOOT, Julie CALLEBAUT, Else DEMEULENAERE, Joy LAQUIÈRE and Maurice HOFFMANN

2.7.1 *Abstract*

Do different sampling methods in time budget studies lead to different results? Studies on time budgets or habitat use of animals apply different observation methods. Some researchers use continuous sampling, while most employ instantaneous or scan sampling. Usually no justification is given for the chosen sampling method. In the case of instantaneous or scan sampling the choice of the time interval is hardly ever motivated. It is possible though, that differences in methodology are at least partly responsible for the variation in time budget reported in literature. Therefore, we investigated whether instantaneous sampling with time intervals of 5, 10, 15, 20 or 30 min, respectively, gave the same results as continuous sampling when studying the time budget and habitat use of free-ranging Shetland ponies and donkeys. The data set obtained by continuous sampling is the reference data set. From this data set a new one was derived, representing records sampled every five minutes. This new data set made it possible to calculate the equids' time budget and habitat use simulating instantaneous sampling at time intervals of 5, 10, 15, 20 or 30 min.
The methods of instantaneous sampling with interval 15, 20 and 30 min resulted in time budgets that significantly differed from the time budget estimate based on continuous sampling. Depending on the time interval, we found a significant different proportion of time spent on grazing, walking and 'other behaviour'. These patterns were found for both equid species and all four seasons. On the other hand, all five simulated instantaneous sampling methods gave the same pattern of habitat use as obtained from continuous sampling. Our results show that choosing the correct interval length is important when the researcher selects instantaneous sampling as the observation method. Furthermore, these results suggest that differences in time budget among studies can at least partly be explained by differences in observation methods.

Keywords: equids, time-budget, methodology, observation

2.7.2 *INTRODUCTION*

Recording the behaviour of all individuals of any animal group under study is impossible in field studies and the investigator has to choose a feasible observation method, accurately summarizing all animal behaviour. Hence, the question arises whether there is any standardized methodology for behavioural studies, allowing accurate estimation of true animal behaviour and spatial distribution. Standardization is necessary to avoid wrong or different interpretation due to methodological effects and to make results comparable. Some authors (Gary et al., 1970; Bart et al., 1998) reported the consequences of applying different methods on the validity of conclusions. Already in 1970, Gary et al. (1970) criticized grazing behaviour studies because they lack standardized observation techniques, leading to inconsistent results. Today, more than 30 years later, research on grazing behaviour is still suffering from the lack of a standardized methodology. Altmann (1974) described different sampling methods for field studies on behaviour, with their advantages, disadvantages and abuses. She reported that both focal animal sampling and instantaneous (and scan) sampling are appropriate methods to investigate research questions concerning 'percentage of time'. Instantaneous Sampling is a technique in which the observer records an individual's current activity at pre-selected moments in time throughout the sampling period (e.g. every 10 minutes). Instantaneous Sampling can be used to obtain data from one focal animal or from several individuals, by observing each successively. Scan Sampling is similar to instantaneous sampling by using a time interval to record the behaviour, but here the behaviour of all visible group members is sampled within a very short time period, and hence approaching a simultaneous sample of all individuals. Focal Animal Sampling is a technique in which all occurrences of specified actions of a focal animal and their duration are recorded during a continuous sampling period (Altmann, 1974). Because the method of Instantaneous Sampling can also record the behaviour of a focal individual, we use the term Continuous Sampling in the present study for the Focal Animal Sampling method as described by Altmann (1974).
An animal's time budget represents the proportion of time it invests in different (pre-defined) behavioural types. Habitat (or vegetation) use is defined as the respective proportions of (grazing) time spent in the distinguished habitat (or vegetation) types.
Altmann (1974) already stated that most authors only give partial descriptions of the used sampling procedures and, moreover, they rarely provide justification for the choice of sampling method. Based on a comparison of literature on

time budgets and habitat use of free-ranging equids, we conclude that different authors apply different methods. Some researchers use continuous sampling (Boyd, 1998; King, 2002; Cosyns et al. 2001), most employ instantaneous or scan sampling (Martin-Rosset et al., 1978; Salter & Hudgson, 1979; Duncan, 1985; Mayes & Duncan, 1986; Pratt et al., 1986; Putman et al., 1987; Gordon, 1989; Van Dierendonck et al., 1996; Moehlman, 1998; Fleurance et al., 2001; Vulink, 2001; Boyd & Bandi, 2002; Menard et al., 2002), using intervals of 1, 5, 10, 15, 30 or 120 minutes, respectively. In one occasion both methods were used (Tyler, 1972). In some cases it is not clear which observation method was employed. Some authors refer to Altmann (1974) for their methodology, but most do not provide any reference at all. In most of the above mentioned studies no justification was given for the chosen sampling method either, nor for the choice of time interval in the case of instantaneous or scan sampling. Only van Dierendonck et al. (1996) performed a pilot study to find out the most appropriate time interval.

Variation in time budget among different studies can be caused by several factors. Biotic and abiotic environment, climate, horse breed, herd composition, animal physiology and others have all been invoked to explain observed variation. However, differences in methodology can also lead to different results, as already suggested by Gary et al. (1970) for the behaviour of cattle.
We studied the behaviour and habitat use of large herbivores, free-ranging in coastal nature reserves. Data were collected through continuous focal animal observation. This method was chosen, because we were not only interested in general time budgets and habitat use, but also wanted information on durations, behavioural sequences and behavioural types of a short duration (Lamoot & Hoffmann, 2004; Lamoot et al., 2004). This data set with continuous observations, is very suitable to test whether instantaneous sampling with a given interval length would give the same results as continuous sampling when investigating time budget and habitat use. From our original data set we derived another data set simulating instantaneous sampling. In the study presented here, we compare continuous sampling and simulated instantaneous sampling at time intervals of 5, 10, 15, 20 or 30 minutes, respectively.

2.7.3 Materials and methods

2.7.3.1 Study animals and behavioural observations

Two Flemish nature reserves ("Westhoek" and "Houtsaegerduinen"), located in the coastal dunes of Belgium, were selected as study sites. These reserves are relatively nutrient poor systems with a spatially heterogeneous landscape. Spatial heterogeneity is primarily driven by geomorphological and vegetation patterns. Domesticated grazers were released for nature management reasons. "Westhoek-South" (ca. 60 ha), a fenced area in the south of the "Westhoek" nature reserve, is grazed by a herd of Shetland ponies and a group of Highland cattle. In the "Houtsaegerduinen" a herd of donkeys graze all over the nature reserve (total area 80 ha). The animals are free-ranging and remain in the area year round. They receive no additional food. Herd compositions are controlled to avoid inbreeding and overgrazing. In both areas the number of equids increased during the observation period (August 1998 – April 2001), mainly due to breeding. In "Westhoek-South", the pony herd developed from one stallion and 7 adult mares with their foals towards 5 stallions, 9 adult mares, 3 two-year-old mares and 2 colt yearlings in spring 2001. In "Houtsaegerduinen" the donkey herd started with one stallion, 5 mares and 3 foals in summer 1998. In April 2001 the herd consisted of 3 stallions, 7 adult mares, 2 two-year-old mares and 3 colt yearlings.
Observational data were collected through continuous focal animal sampling (Altmann, 1974). We chose a six-hour period as observation unit because this was experienced to be a convenient time period during which a single observer could continuously observe a focal animal without loss of concentration. During each six-hour period we continuously monitored the behaviour of a focal individual, chosen at random from a pool of possible study animals before the start of an observation session. We continuously timed (accuracy 1 s) the consecutive behavioural types, as well as the vegetation type in which it was performed. Vegetation type was coded according to Provoost & Hoffmann (1996). This code is primarily based on vegetation physiognomy (forest, scrub, grassland, ...) and on the dominant plant species. The animals were habituated to the presence of humans and could be approached at close range (i.e.1 m) without visible influence on their behaviour.

2.7.3.2 Data sets and statistics

Per season and per animal species, nine daytime sessions (somewhere between 6.00h and 18.30h) of continuous sampling were randomly selected, resulting in a data set of 72 sampling periods (of six hours). These observational data are from six donkey mares and eight Shetland pony mares. Season definition follows the plant productivity periods in temperate regions, i.e. summer (June - August), autumn (September - November), winter (December - February) and spring (March - May).
We discriminated between grazing, resting up, laying down, walking, standing alert, grooming and 'other behaviour' to calculate the time budget. Time budget was defined as the partitioning of time among these behavioural types.
To determine the habitat use, we lumped the different vegetation types distinguished in the field into seven broader vegetation units: 'vegetation with low plant density', 'grassy vegetation', 'grassy vegetation including taller herb

species', 'grassy vegetation with shrub invasion', 'rough vegetation with tall grasses and herbs', 'scrub' and 'woodland'. Habitat use was then defined as the partitioning of the total grazing time among the vegetation units per session.
The data set obtained by continuous sampling is the reference data set. From this data set we derived a second data set, representing records of the behaviour and the vegetation type sampled every five minutes. The new data set allowed us to calculate the equids' time budget and habitat use simulating instantaneous sampling at time intervals of 5, 10, 15, 20 and 30 minutes, respectively. To simulate sampling every five minutes we used all the moments of the new data set. To simulate sampling every 10 minutes we used moments 0, 10, 20, 30 and 40. To simulate sampling every 15 minutes we used moments 0, 15, 30 and 45 of the new data set. For sampling every 20 minutes, we used moments 0, 20 and 40. For sampling every 30 minutes we only used the moments 0 and 30. The percentage of time is estimated from the percentage of samples in which a given activity was recorded (Altmann, 1974).
In order to evaluate the five instantaneous sampling methods in comparison with continuous sampling, an analysis of variance was conducted using the mixed procedure of SAS (System V8), including a repeated statement. Fixed factors are Method, Behaviour or Vegetation, Grazer, Season and all their interactions. We included the factors Season and Grazer because we expected differences in the time budgets and habitat use between seasons and between both equid species. A repeated statement was incorporated to account for repeated sampling of the same individuals. Covariance structures were calculated with the autoregressive method, because this structure always provided the best fitting model. Number of degrees of freedom were estimated by the Satterthwaite method. Our main attention went to the interactions Method*Behaviour, Method*Behaviour*Grazer, Method*Behaviour*Season and Method*Behaviour*Grazer*Season. In the case of the analysis of differences in habitat use the relevant interactions were Method*Vegetation, Method*Vegetation*Grazer, Method*Vegetation*Season,
Method*Vegetation*Grazer*Season. Since we were not dealing with the question whether the six methods differed from each other, but wanted to know whether any of the five instantaneous sampling methods differed from the reference method, we implemented the contrast statement. The contrast statement was applied for all previously mentioned interactions. Time budget data and habitat use data are proportions and were arc sinus transformed to approach normal distributions and homogeneous variances.

2.7.4 Results

2.7.4.1 Time budget

Instantaneous sampling by 15 min, 20 min and 30 min intervals resulted in time budgets that differed significantly from that obtained by the reference method (significant contrast effects for the interaction Method*Behaviour; Table 2.32). Sampling by 15 min intervals gave a significantly different proportion of time spent on one behavioural type (grazing), the 20 min interval gave significant differences for two behavioural types (grazing and 'other behaviour'), the 30 min interval gave differences for three behavioural types (grazing, walking and 'other behaviour'). Instantaneous sampling every 5 or 10 minutes did not give a significantly different time budget. There were no interactions with equid species nor seasons, as illustrated by the absence of significant contrast effects for the interactions Method*Behaviour*Season*Grazer, Method*Behaviour*Season and Method*Behaviour*Grazer (which were consequently excluded from the final model). The ANOVA results showed that the time budgets were significantly different between the reference method and the sampling methods with the longer time intervals. However, these differences in time budget were relatively small. Table 2.33 shows the time budget for both donkeys and ponies in all four seasons, calculated with the continuous sampling method (the reference method) and each of the five simulated instantaneous sampling methods.
For each of the 36 observation sessions of both species we calculated the difference in the estimated proportion of time spent grazing between the reference method and each of the five instantaneous sampling methods (Table 2.34). Both the mean difference (a measure for accuracy) as well as the standard deviation (a measure for precision), increase with increasing time intervals. The levels of overestimation and underestimation were highest for the 30 min interval and lowest for the 5 min interval, respectively. On one day the estimated proportion of time spent on grazing by the donkeys, using the 30 minutes interval, was 38.5 % lower than the estimate based on continuous sampling. For other behaviours, we noted a similar increase in the standard deviation of the estimates, and hence a reduction of their precision, with increasing sampling time interval (Fig. 2.24).

2.7.4.2 Habitat use

All five methods based on simulated instantaneous sampling yielded comparable estimates of habitat use as the continuous sampling method (Table 2.35), since there were no significant contrast effects for the interaction Method*Vegetation. Similar results were observed for both equid species and for all seasons (no significant contrast effects for the interactions Method*Vegetation*Season*Grazer, Method*Vegetation*Season and Method*Vegetation*Grazer, which were consequently excluded from the final model).

2.7.5 Discussion

2.7.5.1 Time budget

The results of this paper show that the choice of the interval length in instantaneous sampling procedures may have important implications. The 5 and 10 min intervals gave a time budget comparable to the reference time budget, obtained from continuous sampling. Recording the behaviour every 15, 20 or 30 min was not frequent enough to provide a reliable estimate of time budget. They respectively gave significant differences with the reference method for 1, 2 and 3 out of 7 behavioural types (grazing, grazing + 'other behaviour' and grazing + 'other behaviour' + walking, respectively). When studying time budgets, time intervals in instantaneous sampling methods above 10 min. should therefore be avoided. However, the differences were relatively small (see Table 2.33) and thus the choice of an appropriate sampling method will be influenced by the desired degree of accuracy.
The number of observation days may play an equally important role to achieve a reliable time budget estimate. The standard deviation of the differences increased with increasing time interval. The high number of observation days (n=36 per species) in the present study resulted in a levelling of the mean values, resulting in a smaller and less significant difference with the reference mean. The differences in time budget between methods would probably be more profound with a smaller number of observation days.

From our results we conclude that the used methodology can contribute to the variation in time budgets found in literature. Pratt et al. (1986) found that Shetland ponies in the New Forest grazed for 75% of their time. They compared their findings with grazing time data of Camargue horses, which spent only 55-65% of their time on grazing (Duncan, 1980), and suggested that this difference reflected different foraging requirements. The differences in estimated grazing investment might be due to several factors, among which environmental differences. However, methodological differences between both studies might be part of the explanation too. Scan sampling was used in both studies, though their time intervals differed largely: Duncan (1980) used a 5 min interval and Pratt et al. (1986) used a 2 hrs interval. Our results suggest that a 2 hr time interval is too long to estimate the horses' time budget accurately.

2.7.5.2 Habitat use

Patterns of habitat use (defined as the proportion of grazing time spent in the different vegetation types) can be estimated without too much error using instantaneous sampling with a time interval of up to 30 min. The resulting habitat use pattern is not less accurate than the one obtained from continuous sampling. However, it should be mentioned that the reliability of the habitat use estimate largely depends on the number of distinguished vegetation types, their relative area, their spatial distribution and the evenness of time distribution between vegetation types. We hypothesize that longer time intervals are acceptable when habitat use is more homogeneous (such as expected in a spatially homogeneous area). In spatially heterogeneous landscapes with low evenness of habitat use, shorter time intervals will be necessary for accurate estimates of habitat selection. The most appropriate time interval will also depend on the intended level of vegetation typology detail. The researcher interested in a detailed description of habitat use, discriminating between vegetation types that differ only in minor characteristics (e.g. grassland with short, medium and high sward) will probably need shorter time intervals between records.

2.7.5.3 Other reports on methodology

Only a few studies examined the role of the used methodology on the time budget of large herbivores. In a study on cattle behaviour, Petit (1969) concluded that the time interval has to be a function of the behaviour the researcher wants to study. He found that a time interval of 30 minutes was sufficient to estimate the grazing time of cows and a time interval of 20 minutes was needed in the case of calves. A short time interval of max. 5 minutes was needed to estimate nursing time. Furthermore, with an increasing time interval the variances of the results increased, especially for behaviours that do not last long, like nursing. Gary et al. (1970) investigated the observation frequency needed to obtain a complete picture of cattle behaviour during a 24 hr period. Interval length (1 min, 15 min, 30 min and 45 min) had a significant effect on most of the behavioural variables with the exception of grazing time and lying time. They found no differences between 1 min intervals and 15 min intervals for those activities which are of a continuous nature and which are measurable as a duration, with the exception of nocturnal grazing. Hassoun (2002) tested the effect of sampling frequency on the recorded grazing and rumination time of cattle at pasture. Grazing and rumination time were not significantly different among the time intervals used (5, 10, 15 and 20 min). However, he concluded to retain a 10 min interval for further observations, because in some occasion the 15 and 20 min intervals gave large differences for grazing time and to a lesser extent for rumination time compared to the smallest, and therefore most reliable, time interval (i.e. 5 min).
For time budget studies of horses, only two studies mention some methodological aspects (Martin-Rosset et al., 1978; van Dierendonck et al., 1996). Van Dierendonck et al. (1996) tested whether the estimate of time budget differed between a 10 min and a 5 min sampling interval. They concluded that a 10 min interval was sufficient to describe the time budget of the Przewalski horses. Martin-Rosset et al. (1978) determined the relation between time interval, precision of the time budget estimate and the number of sampled mares: they concluded that 1) the shorter your time

interval, the less animals you need to observe to reach a predefined precision and 2) the more precise you want the estimate, the more animals you need when using a certain time interval.

2.7.5.4 Advantages and disadvantages of the different methods

Instantaneous sampling has the advantage of being less tiring and demanding for the observer than continuous sampling. Another advantage is that a prolonged time interval gives the opportunity to collect other data between two records, e.g. data about the animal's bite rate. The disadvantage of instantaneous sampling is that the final data set contains less information than the data set obtained by continuous sampling. Behavioural types that take (very) short durations and only appear infrequently will hardly ever be observed accurately with instantaneous sampling. A researcher who wants to investigate behaviour occurring as discrete events, e.g. defecating, urinating and flehming behaviour, should use continuous sampling. Finally, one is obliged to choose for continuous sampling when interested in behaviour sequences, certainly in the case of behavioural types with a relatively short activity bout.
In continuous sampling the observer records data from one focal animal per sampling session. Every session another animal is chosen (at random) to be the focal animal. To obtain an accurate time budget estimate it is important to sample more individuals (Martin-Rosset et al., 1978), because individual differences may occur. The final data set based on continuous sampling contains only data from a large number of individuals if a large number of sampling sessions has been performed. If time is limited and the number of research animals should be increased, then instantaneous and scan sampling have a clear advantage compared to continuous sampling, because the behaviour of another individual (instantaneous sampling) or group of individuals (scan sampling) can be recorded every new record (e.g. every five minutes). Furthermore, if one wants to examine the differences in time budget between individuals, then continuous sampling is not very suitable, because the differences between observation days may outweigh those between individuals (Martin-Rosset et al., 1978).

2.7.6 Conclusions

We conclude that if a researcher is interested in the general time budget of free-ranging horses, instantaneous sampling with a time interval of up to 10 minutes is as reliable as continuous sampling, given a large number of observation periods and an even distribution of observations between seasons, as used in our example. To investigate habitat use, the time interval between records can be prolonged up to 30 min. Our results suggest that (largely) different observation methods can at least partly explain the variation in time budgets reported in literature. The methodological factor should not be neglected when implying potential explanations for the observed variation among studies.
Before starting any observation on time budget or habitat use, other methodological aspects should be considered as well. For example, the length of the sampling period may also have an influence on time budget and habitat use estimates, and we already mentioned the importance of factors like the number of sampled animals or the number of sampling sessions. However, the importance of these factors are only rarely or only superficially treated in literature as well (Petit, 1969; Gary et al., 1970; Martin-Rosset et al., 1978). Pilot research is needed in any behavioural study to clarify the effect of these different methodological variables.
It seems that a standardized methodology for grazing behaviour studies is not yet at hand and perhaps not possible, since research questions and environmental conditions very much influence the choice. Some advice can be given though.
We suggest to use continuous sampling when interested in detailed information on behavioural types of (very) short duration, like urinating, defecating, mutual grooming, flehming, and when one is interested in behavioural sequences (Lamoot et al. 2004).
If general time budget and/or habitat use are the research objectives, one can choose for scan sampling or instantaneous sampling. Those sampling methods may be preferred above continuous sampling, because they have some advantages: e.g. being less demanding and several animals can be sampled during one sampling moment or session. Since it is important to sample a large number of individual animals to obtain a truthful estimate of the behaviour of the entire herd, this advantage may be the reason to choose for instantaneous or scan sampling. It appears that in the case of equids with the given environmental heterogeneity, the number of observations, the evenness of observation periods and the number of observed animals, the time interval should not exceed 10 minutes when interested in general time budgets, while it can be extended to up to 30 minutes when only interested in habitat use. When the observer wants to use continuous sampling, it is recommended to make behavioural records from several animals in one sampling sessions, for example by switching to another focal animal every hour.

Acknowledgements

We would like to thank AMINAL (Administration for Environment, Nature, Land and Water), Division Nature, for permission to conduct research in the Flemish nature reserves "Houtsaegerduinen" and "Westhoek". I. Lamoot has a grant supplied by FWO Flanders (Foundation of scientific research- Flanders). The design of the Access database is realised with the help of S. Vanacker and G. Van Spaendonk. We thank G. Van Spaendonk also for his programming

work in the creation of the derived data set. We are grateful to Prof. L. Lens for suggesting the idea for this study, for statistical support and for comments on the manuscript drafts. The English writing of an earlier draft of the manuscript was corrected by A. Lerch. Finally, the paper improved by the constructive comments of two anonymous referees.

Table 2.32 - Investigation of the time budget. ANOVA results: effects of the fixed factors and interactions on the variable proportion of time, and the contrast effects for the interaction Method*Behaviour. In the final model, the interactions Method*Behaviour*Season*Grazer, Method*Behaviour*Season, Method*Behaviour*Grazer, Method*Grazer and Method*Season were eliminated because the interactions and contrasts were not significant for these interactions.

Effect of fixed factors and interactions				
	df Num	df Den	F-value	p-value
Method	5	2368	10.35	< 0.001
Behaviour	6	645	947.83	< 0.001
Season	3	376	1.14	0.333
Grazer	1	287	6.04	0.014
Method*Behaviour	30	2352	0.83	0.728
Behaviour*Season	18	1497	10.37	< 0.001
Behaviour*Grazer	6	1581	44.36	< 0.001
Season*Grazer	3	376	0.14	0.939
Behaviour*Season*Grazer	18	1497	4.20	< 0.001
Contrasts Method*Behaviour				
	df Num	df Den	F-value	p-value
method Cont vs 5' & Grazing	1	2666	1.74	0.187
method Cont vs 5' & Grooming	1	2674	0.38	0.538
method Cont vs 5' & Lying	1	2673	0.27	0.603
method Cont vs 5' & Resting	1	2673	0.38	0.537
method Cont vs 5' & Standing	1	2672	0.17	0.682
method Cont vs 5' & Walking	1	2665	0.33	0.564
method Cont vs 5' & 'other'	1	2673	0.72	0.397
method Cont vs 10' & Grazing	1	2927	2.06	0.152
method Cont vs 10' & Grooming	1	2923	0.01	0.938
method Cont vs 10' & Lying	1	2923	0.25	0.617
method Cont vs 10' & Resting	1	2923	1.11	0.293
method Cont vs 10' & Standing	1	2924	0.10	0.748
method Cont vs 10' & Walking	1	2927	1.95	0.162
method Cont vs 10' & 'other'	1	2923	3.32	0.068
method Cont vs 15' & Grazing	1	2629	4.83	0.028
method Cont vs 15' & Grooming	1	2590	0.03	0.859
method Cont vs 15' & Lying	1	2589	0.14	0.705
method Cont vs 15' & Resting	1	2590	1.57	0.210
method Cont vs 15' & Standing	1	2593	0.10	0.751
method Cont vs 15' & Walking	1	2628	3.83	0.051
method Cont vs 15' & 'other'	1	2589	2.94	0.087
method Cont vs 20' & Grazing	1	2210	9.22	0.002
method Cont vs 20' & Grooming	1	2153	0.65	0.419
method Cont vs 20' & Lying	1	2149	0.38	0.540
method Cont vs 20' & Resting	1	2150	0.98	0.323
method Cont vs 20' & Standing	1	2155	0.08	0.780
method Cont vs 20' & Walking	1	2215	2.86	0.091
method Cont vs 20' & 'other'	1	1847	4.76	0.030
method Cont vs 30' & Grazing	1	1907	6.51	0.011
method Cont vs 30' & Grooming	1	1854	0.05	0.829
method Cont vs 30' & Lying	1	1848	0.53	0.468
method Cont vs 30' & Resting	1	1848	2.89	0.089
method Cont vs 30' & Standing	1	1854	0.01	0.935
method Cont vs 30' & Walking	1	1905	6.24	0.013
method Cont vs 30' & 'other'	1	1847	4.76	0.029

Table 2.33 - Time budget of both donkeys (D) and ponies (P) in every season (Su: Summer, Au: Autumn, Wi: winter, Sp: Spring) calculated on the basis of the reference method (cont) and each of the five instantaneous sampling methods (M5, M10, M15, M20, M30).

	season	continuous		M5		M10		M15		M20		M30	
		avg	SE	avg	SE	avg	SE	avg	SE	avg	SE	avg	SE
Donkey													
Grazing	Su	50,8	4,0	52,0	3,9	52,2	3,8	50,9	4,3	55,6	4,4	49,1	4,5
	Au	61,8	3,7	62,8	3,3	60,8	3,7	62,0	4,7	60,5	4,5	57,4	6,9
	Wi	57,5	3,0	59,3	2,9	59,3	2,6	54,2	4,3	61,1	3,7	51,9	5,3
	Sp	67,2	4,6	67,0	4,4	66,4	4,2	65,3	4,5	67,3	5,4	68,5	4,8
Resting up	Su	15,9	3,8	16,2	3,6	16,7	3,5	17,1	3,7	17,3	3,3	16,7	3,1
	Au	11,0	2,1	10,8	2,1	11,4	2,4	12,0	2,8	11,7	2,8	13,0	3,7
	Wi	22,3	4,0	23,3	4,2	23,1	4,5	26,4	5,2	24,7	4,6	25,9	5,3
	Sp	14,0	4,3	15,0	4,4	15,7	4,6	16,2	4,3	14,2	3,9	15,7	5,5
Walking	Su	8,8	1,1	7,4	1,1	7,4	1,6	8,3	2,4	6,8	1,8	8,3	3,1
	Au	11,4	0,8	9,4	1,3	10,8	2,1	8,8	3,4	11,1	2,8	12,0	6,4
	Wi	11,8	1,4	9,3	1,4	9,0	2,1	9,7	2,3	6,8	2,0	11,1	3,1
	Sp	7,5	0,8	7,6	0,8	7,1	1,2	7,4	1,5	7,4	1,9	7,4	1,7
Lying down	Su	10,5	4,0	10,5	4,0	10,2	3,8	9,7	4,1	8,6	3,7	10,2	4,6
	Au	3,7	1,8	3,9	1,9	3,4	1,7	3,2	1,7	3,7	1,9	4,6	2,4
	Wi	0,2	0,2	0,2	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	Sp	3,6	1,9	3,9	2,1	4,3	2,4	3,2	1,9	4,3	1,8	3,7	2,8
Standing alert	Su	8,3	2,9	8,2	2,9	7,7	2,9	7,9	3,4	8,0	2,9	9,3	4,3
	Au	8,9	2,4	9,1	2,5	11,1	2,7	10,2	3,2	9,9	2,9	13,0	4,4
	Wi	5,2	2,4	5,7	3,0	6,2	3,1	6,0	3,0	5,6	3,2	6,5	4,3
	Sp	2,1	0,7	1,5	0,5	0,9	0,5	1,4	1,0	1,2	0,8	0,0	0,0
Grooming	Su	3,1	1,2	3,2	1,4	4,3	1,9	4,2	2,1	1,9	1,3	6,5	3,0
	Au	1,9	0,7	2,6	1,4	2,2	1,2	2,3	1,2	2,5	1,9	0,0	0,0
	Wi	1,7	0,6	1,4	0,8	1,2	0,8	2,8	1,6	0,6	0,6	2,8	2,0
	Sp	3,7	0,8	3,2	1,0	3,7	1,2	4,2	1,8	3,7	1,6	2,8	2,0
Other behaviour	Su	2,7	0,5	2,5	0,8	1,5	0,7	1,9	0,7	1,9	0,9	0,0	0,0
	Au	1,4	0,4	1,4	0,3	0,3	0,3	1,4	0,7	0,6	0,6	0,0	0,0
	Wi	1,4	0,3	0,9	0,4	1,2	0,5	0,9	0,6	1,2	0,8	1,9	1,2
	Sp	2,0	0,5	1,9	0,4	1,9	0,8	2,3	1,0	1,9	0,9	1,9	1,2
Pony													
Grazing	Su	61,0	3,9	60,5	4,2	59,6	4,5	62,0	4,5	61,7	4,7	60,2	4,3
	Au	82,4	2,3	82,4	2,7	82,7	3,1	82,9	3,8	82,7	3,5	85,2	3,3
	Wi	79,9	4,5	80,4	4,4	81,5	3,7	82,4	3,5	84,0	4,7	81,5	2,7
	Sp	75,1	4,4	75,2	4,3	75,0	4,2	76,9	5,4	74,1	4,3	78,7	4,6
Resting up	Su	22,2	5,4	22,1	5,4	21,6	5,2	22,2	5,6	19,8	5,9	22,2	5,9
	Au	10,3	2,0	10,2	2,2	10,2	2,0	10,2	2,3	9,9	2,4	10,2	2,3
	Wi	13,9	4,0	14,0	4,1	13,6	4,0	12,5	4,0	13,6	4,4	13,0	3,7
	Sp	12,0	3,4	11,3	3,3	11,7	3,1	11,6	4,0	10,5	2,7	13,0	3,7
Walking	Su	4,9	0,5	5,4	0,7	4,9	1,4	2,8	1,0	6,2	2,0	1,9	1,2
	Au	3,5	0,5	3,4	0,8	2,5	1,3	3,2	0,9	2,5	1,3	1,9	1,2
	Wi	3,0	0,5	2,8	0,9	2,5	1,0	1,9	0,7	1,9	1,3	2,8	1,4
	Sp	4,8	0,5	5,2	0,9	4,9	0,9	3,7	1,1	5,6	1,6	1,9	1,2
Lying down	Su	2,6	2,0	2,8	2,1	2,8	2,2	2,8	2,3	3,1	2,5	2,8	2,8
	Au	1,3	0,6	1,2	0,5	1,2	0,7	1,4	0,7	1,2	0,8	0,9	0,9
	Wi	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	Sp	1,3	1,0	1,4	1,1	1,5	1,2	1,9	1,4	1,2	1,2	1,9	1,9
Standing alert	Su	5,8	2,5	5,9	2,5	7,1	2,7	6,9	3,0	7,4	3,5	8,3	3,7
	Au	1,2	0,3	1,1	0,4	1,5	0,7	0,9	0,6	1,2	0,8	0,9	0,9
	Wi	1,7	0,8	1,5	0,8	1,9	0,9	1,9	1,0	0,6	0,6	1,9	1,2
	Sp	2,4	0,6	2,3	0,6	2,5	0,7	2,3	1,0	2,5	1,0	2,8	1,4
Grooming	Su	1,2	0,5	0,9	0,5	0,9	0,5	0,9	0,6	0,0	0,0	1,9	1,2
	Au	0,4	0,2	0,6	0,5	0,6	0,4	0,5	0,5	1,2	0,8	0,0	0,0
	Wi	0,7	0,4	0,5	0,3	0,3	0,3	0,5	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0
	Sp	1,9	0,9	2,3	1,1	2,8	1,2	2,8	1,8	3,7	2,1	1,9	1,2
Other behaviour	Su	2,5	0,7	2,5	0,6	3,1	0,6	2,3	1,0	1,9	0,9	2,8	1,4
	Au	0,9	0,2	1,1	0,5	1,2	0,5	0,9	0,9	1,2	0,8	0,9	0,9
	Wi	0,7	0,2	0,8	0,3	0,3	0,3	0,9	0,6	0,0	0,0	0,9	0,9
	Sp	2,6	0,8	2,3	0,8	1,5	0,7	0,9	0,6	2,5	1,3	0,0	0,0

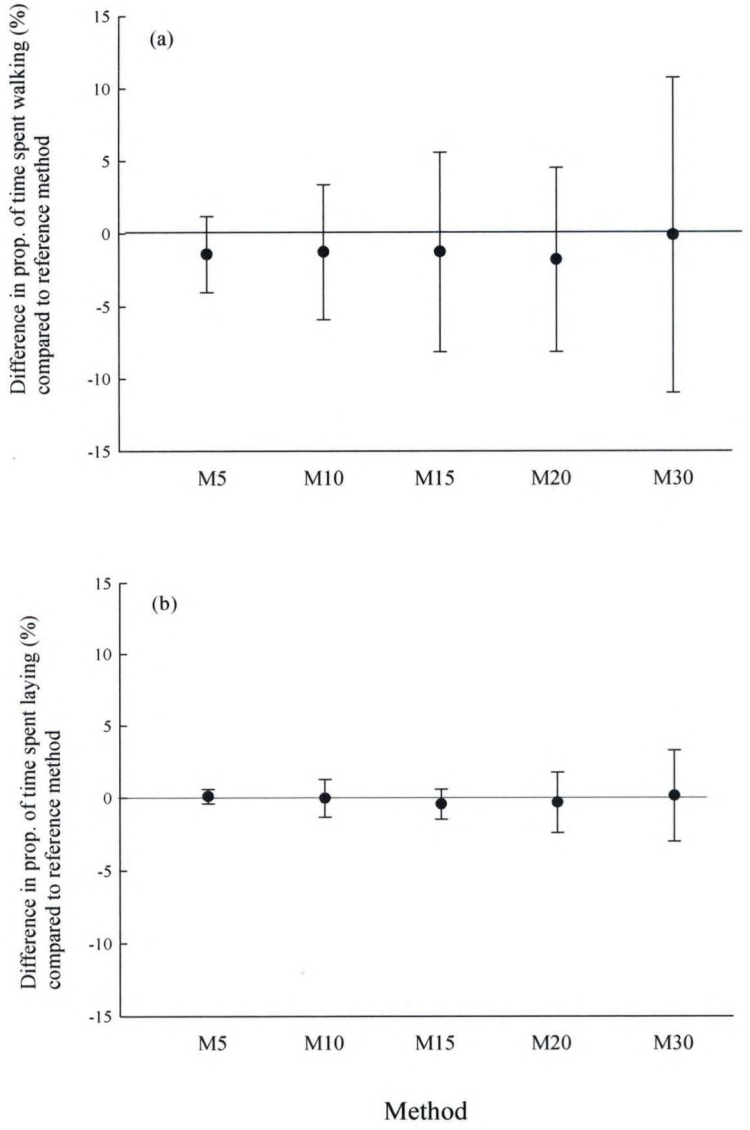
Table 2.34 - Precision and accuracy of the tested methods. Difference in proportion of time spent grazing (%)when using the methods sampling every 5 min. (D5), every 10 min. (D10), every 15 min. (D15), every 20 min. (D20), every 30 min. (D30), compared to the reference method, based on the 36 observation days for both species. Mean: average difference in % grazing for each of the five methods compared to the reference method (N=36). SD: standard deviation. Max underestimation: the largest negative difference found. Max overestimation: the largest positive difference found.

		D5	D10	D15	D20	D30
Donkeys	Mean	0.9	0.3	-1.2	1.8	-2.6
	SD	2.5	4.0	6.7	7.5	12.3
	Max underestimation	-4.8	-6.4	-17.7	-14.0	-38.5
	Max overestimation	6.5	7.9	9.9	17.6	15.6
Ponies	Mean	-0.0	0.1	1.4	1.0	1.8
	SD	2.0	3.7	5.0	5.0	7.6
	Maxunderestimation	-5.0	-8.6	-7.8	-11.4	-12.6
	Max overestimation	3.4	7.1	12.2	11.6	18.2

Table 2.35 - Habitat use of both donkeys (D) and ponies (P) (averaged over the four seasons) calculated on the basis of the reference method (cont) and each of the five instantaneous sampling methods (M5, M10, M15, M20, M30).

	continuous		**M5**		**M10**		**M15**		**M20**		**M30**	
	avg	SE	avg	SE	avg	SE	avg	SE	avg	SE	avg	SE
Donkey												
Grassy	13,7	5,0	13,5	5,0	14,1	5,2	13,1	4,9	15,4	5,8	13,3	5,4
Grassy/open	18,3	5,1	18,1	5,4	17,6	5,6	18,2	5,6	16,2	5,5	19,9	6,5
Grassy/rough	19,9	5,9	19,7	5,8	19,4	6,0	18,8	6,3	18,9	5,9	16,1	6,4
Grassy/shrub	14,6	4,4	14,7	4,7	14,7	5,2	15,0	4,9	14,0	5,1	17,0	6,3
Rough	22,1	6,1	22,7	6,3	23,6	6,7	23,1	6,9	23,5	6,6	26,5	8,5
Scrub	12,1	5,0	12,3	5,2	12,4	5,6	12,1	5,3	12,8	5,9	11,8	6,2
Wood	12,7	4,1	12,6	4,2	12,0	4,3	13,8	4,6	12,6	4,8	11,7	4,7
Pony												
Grassy	33,8	10,7	33,8	10,6	33,9	10,9	33,7	11,2	33,8	10,8	34,2	11,7
Grassy/open	3,1	1,8	2,7	1,8	2,7	1,7	2,7	2,0	2,5	1,8	2,7	1,9
Grassy/rough	14,6	5,1	14,7	5,1	14,6	5,3	14,6	5,4	13,5	5,1	14,1	5,7
Grassy/shrub	6,9	4,3	7,1	4,4	7,3	4,5	7,1	4,6	8,0	4,9	7,7	4,9
Rough	28,9	6,1	29,1	6,3	29,1	6,4	28,6	6,4	29,5	6,3	26,8	7,2
Scrub	7,4	2,6	7,3	2,8	7,0	2,9	7,6	3,1	7,4	3,3	8,2	3,4
Wood	5,2	3,2	5,4	3,3	5,4	3,4	5,8	3,4	5,2	3,4	6,4	3,9

Figure 2.24 - Precision and accuracy of the tested methods.Mean (± SD) difference in % walking (a) and % Lying (b) for each of the five methods compared to the reference method in the case of the donkeys (N=36 observation days). M5, M10, M15, M20, M30: method with sampling every 5, 10, 15, 20, 30 min, respectively



2.8 General discussion

INDRA LAMOOT

Different species and breeds of large ungulates have been introduced into several dune reserves along the Belgian coast as a management measure. The nature conservation expectations of this grazing management are high. Management results and the predictability of them still carry a high level of uncertainty since little is known about the possible impact of the herbivores on such relatively low-productive, heterogeneous ecosystem. The knowledge about habitat use and dietary choices of different herbivore species in different ecosystems can help to predict the potentially dissimilar impact on vegetation.

The research reported here has sought to gain better insights into the (foraging) behaviour and the habitat use of the large herbivores in such a low-productive environment, with a considerable amount of spatial and temporal heterogeneity. We focused on different herbivore species and breeds, since we expected differences in their foraging behaviour and habitat use, due to their morphological and physiological differences. In the end, the results of the study are expected to contribute directly to the understanding of the herbivore impact.
In this concluding chapter, we want to reassemble our most important findings. After a first characterization in terms of time budget, habitat use and diet composition, considerable attention will be given to species and breed differences in foraging behaviour. Possible mechanisms of foraging at the landscape level are discussed next. Finally, some aspects of the herbivore impact are tackled.

2.8.1 Foraging behaviour and habitat use of large herbivores in coastal dune reserves

Observing large herbivores free-ranging in coastal dune reserves in Belgium revealed that the time-budget of the studied Haflinger horses, Shetland ponies and donkeys is similar to that described in literature for free-ranging horses in other temperate regions (Duncan, 1985; Pratt et al., 1986; Berger et al. 1999; Cosyns et al., 2001; Menard et al. 2002). Grazing is the main activity (56%-71% during daytime; see Table 2.36), followed by resting (12-18%). The Highland cattle we observed spent less time foraging than the equids (38% of their daytime), which is equally in line with other studies (Arnold & Dudzinski, 1978; Arnold, 1984; Menard et al. 2002; Vulink, 2001).
In terms of seasonality, it is clear that equids and cattle spend less time grazing in summer than in other seasons. We suggest that this is as an adjustment to the temporal changes in forage quality and quantity. Indeed, grazing time is generally lowest when forage is abundant and of good quality; likewise, it is highest when forage quality is low or forage availability limited (Vallentine, 1990; Stuth, 1991). Haflinger horses, Shetland ponies and Highland cattle had indeed longest grazing times in winter (compared to the grazing time in summer an increase of 39%, 14% and 54% occurred, respectively). Not surprisingly, winter is the season when biomass and quality of the available forage reach very low levels (unpubl. data Cosyns). Donkeys had also longer grazing times in autumn and winter (an increase of 29% compared to summer), though reached their longest grazing times in spring (an increase of 42%). Total graminoid availability is still very low in spring (comparable to the levels is winter), though live biomass of graminoids is already increasing then, due to the fresh regrowth of graminoids. We suggest that the donkeys' further increase in grazing time in spring is a reaction on this new availability of the sparse, but highly qualitative graminoid shoots. If we assume that the animals have a maximum threshold value for foraging investment (see Duncan, 1992), these figures indicate that the donkeys did not yet reach this threshold value in winter, which might well be the case for both Haflinger horses and Shetland ponies. This was assumed already by Cosyns et al. (2001) for Konik horses in a neighbouring coastal dune area. In general, the Konik horses spent 73% of their time on grazing without significant grazing time increase in the low productive winter period, suggesting maximum threshold values for grazing for Konik around 70 to 75 %.
Figures on seasonal variation in energy and nutrient requirements are not available, but it might be that large herbivores have higher requirements during the cold season in terms of thermoregulation. Hence, longer grazing times in winter could at least partly be the result of the higher requirements. Equids and cattle have a thicker coat during the cold seasons, but it is possible that this not prevents an increased loss of heat towards the environment then. However, it has also been suggested that cattle have a reduced metabolic rate in winter, resulting in lower maintenance requirements (van Wieren, 1992).

What patterns could be observed in terms of habitat use? Throughout the year, the herbivores foraged in all the distinguished habitat types, but the distribution of foraging activities was not in accordance with habitat availability. This non-random habitat use can be interpreted as a reflection of habitat and diet preferences. Shetland ponies and Highland cattle in Westhoek-South, Haflinger horses in Ghyvelde and donkeys in Houtsaegerduinen all foraged most in the grass-dominated habitat.
When looking at a higher resolution level within the grassy habitat and when taking into account habitat or vegetation unit availability (Table 2.37; Jacobs' index of selection (1974)), we found the following patterns. Haflinger horses

preferred grazing in the *Carex arenaria* dominated grassland only. The Highland cattle and Shetland ponies strongly preferred to forage in the grasslands, and to a lesser extent in grassland with scrub invasion. In addition, the Shetland ponies strongly preferred grazing in rough grassland as well. Moss dune and open vegetation and rough vegetation, i.e. the grassy vegetation units with a smaller cover of graminoids, were less grazed by both cattle and ponies. Within the grassy habitat, the donkeys on the other hand showed preference for all five grassy vegetation units without clear differentiation between them. When it comes to foraging in grassy habitat, we may conclude that Highland cattle, Shetland ponies nor donkeys concentrate all their grazing time in grassland in the narrow sense (in Westhoek-South where cattle and ponies graze, this grassland vegetation unit encloses the vegetation types 'dry dune grassland' and 'moist *Holcus lanatus* grassland'. The latter probably provides the greatest concentration of relatively nutrient rich forage; it is less moist and less productive in the Houtsaegerduinen, where the donkeys forage). However, the donkeys seem to be less selective compared to cattle and ponies, as they prefer grazing in all five grassy vegetation units. This divergence can be an effect of animal species as well as an effect of the spatial organisation of the environment.

We hypothesized that a habitat shift in foraging activity from grassland towards scrub and woodland would occur in autumn and winter, induced by the diminished availability of graminoids of good quality in combination with the small proportion of the area covered by grassy habitat (in Westhoek-South and Houtsaegerduinen). Although there is a decreased grazing pressure in the grass-dominated habitat type in winter in all three areas, the hypothesis was only partly supported by the results. The Haflinger horses did not forage more in woodland or scrub but, surprisingly, increased the use of the moss dunes in which very low biomass figures occur in all seasons (Fig. 2.10). Ponies and certainly cattle foraged more in scrub in autumn and winter, but only cattle increased their browsing activity in scrub in autumn and winter. The ponies stuck to their diet of mainly graminoids and some forbs when foraging in scrub. In spring, not in autumn and winter, both cattle and ponies increased their foraging time in woodland, foraging a lot on forbs in addition to graminoids (Fig. 2.11). The donkeys indeed intensified the use of scrub and/or woodland in autumn and winter compared to summer and spring, although we found a variable use of scrub and woodland during the three year observation period. In 1998 the donkeys foraged more in woodland in the seasons with lowest biomass production, while in the autumn and winter of 1999, and especially of 2000 they shifted to scrub. The donkeys even grazed as much in scrub as in the grassy habitat in winter 2000 (Fig. 2.16). Summarizing, donkeys and cattle are the herbivores showing the greatest habitat shift in autumn and winter, and hence confirming our expectations the most.

When it comes to diet composition of the herbivores, we found that the Shetland ponies and Highland cattle in Westhoek-South and the donkeys in the Houtsaegerduinen are true grazers with a diet consisting mainly of graminoids (Table 2.36). This is in line with previous studies on cattle and horses in various ecosystems (Olsen & Hansen, 1977; Van Dyne et al., 1980; Hanley & Hanley, 1982; Krysl et al., 1984; Vulink, 2001; Menard et al. 2002). Yet diet composition is also largely influenced by season and foraged habitat type (Table 2.17, 2.23). On top of that, from the observations on diet composition of the donkeys from two subsequent years, we could further conclude that their diet composition - like their habitat use - also appeared to be highly flexible over a longer time period (Table 2.23).
We expected a greater diet divergence between ponies and cattle, but this was only partly confirmed by our results. In general, cattle browsed more than ponies, while ponies hardly ever consumed woody plants. In summer and autumn, cattle also consumed more forbs than the ponies did. In winter the ponies foraged more on forbs than the cattle, which browsed more in that season. However, when grazing in grassland cattle and ponies had a very similar diet composition.
Moehlman (1998a) reported that the donkey has the dentition for grazing, though appears also to have special adaptations for browsing. Some studies reported browsing activity of donkeys foraging in an arid environment (Aganga & Tsopito, 1998; Moehlman, 1998b). Therefore, it was expected that donkeys would browse more than other horses. As mentioned above, the donkeys in our study acted as true grazers, with a diet of mainly graminoids. However, 9% of the bites taken per day were from woody plants, which is more than in the case of the Highland cattle and Shetland ponies in Westhoek- South (Table 2.36). Browsing activity of the donkeys was highest when foraging in scrub (to 14-25% of their diet; Table 2.23).

Data all together suggest that, whatever season, all studied animals prefer grassy habitat for foraging as long as plenty of graminoid food is available. Only shortage of this food item, in combination with a low quality, forces them to forage in scrub or woodland. If possible they mainly remain on a graminoid diet in these woody habitats, besides an increased use of forbs. This is most marked for Shetland ponies, and less for Highland cattle and donkey, which appear to show at least some attraction to browse.

So far, we only described habitat use in terms of grazing behaviour. Now we also want to discuss habitat use in relation to eliminative behaviour. Studies on habitat use of free-ranging herbivores rarely discuss eliminative behaviour. Horses grazing in pastures concentrate their faeces in latrine areas where they do not graze (Archer, 1972; Archer, 1973; Ödberg & Francis-Smith, 1976). Little information is known about these fouling patterns in large and spatially heterogeneous areas, reporting contrasting results. Most authors mention the issue only indirectly, though one study (Edwards & Hollis, 1982) investigated it thoroughly. Tyler (1972) found no evidence that ponies in the New Forest, grazed and defecated in separate areas. Moehlman (1998a) stated that, in contrast with donkey stallions, female donkeys of all ages showed little

interest in dung and simply defecated where they stood. In contrast, Edwards & Hollis (1982) found that the ponies foraging an area of grasslands in the New Forest established latrine areas, where they avoided grazing.
On the basis of our observations, we conclude that free-ranging equids in large heterogeneous areas do not perform latrine behaviour, but defecate where they graze. In all four coastal dune areas, each grazed by another equine breed or species, we found that the spatial distribution of the eliminative behaviour could be largely explained by the spatial distribution of the grazing behaviour. Active avoidance of the faeces while grazing was also not observed. Moreover, we have seen a few times young foals consuming fresh fecal material (i.e. coprophagy, which is not uncommon in foals (Waring, 2003)). Possibly, animal density is of major importance to explain this behavioural difference with horses in pastures (Archer, 1972; Archer, 1973; Ödberg & Francis-Smith, 1976). Yet spatial vegetation heterogeneity and plant productivity of the grazed area, as well as parasite status of the grazing animals, may also play a role. The conclusion that free-ranging equids defecate where they graze has important consequences for nature management, which we will discuss further on.

2.8.2 Foraging behaviour: differences between herbivore types, animal species and breeds

Different herbivore species or breeds within a certain living area, will use this area differently. The specific use of the area is the outcome of the differences in behaviour of the large herbivores. Most important are the differences in foraging behaviour since foraging is the main activity. The variation in foraging behaviour is partly due to differences in nutritional requirements among the respective species, breeds and even individual animals. The variation in nutritional demands is in turn due to intrinsic factors, like metabolic rate, digestive system, body size, reproductive state, age, etc. Other intrinsic factors affecting the variation in foraging behaviour include mouth morphology, historical background and health condition.
The interest in herbivore comparisons is often inspired by questions about grazing management as a means for nature conservation. It is recognized that different herbivore species may cause widely dissimilar impacts on the vegetation, but methodological obstacles have hampered the accumulation of insight in this domain (Bakker, 1998). Since there is still no clear consensus about the effect of herbivore species on the biodiversity of grasslands (Rook et al. 2004) as well as other ecosystems (Bakker, 1998), the knowledge about habitat use and dietary choices of different herbivore types in different ecosystems can help to predict the potentially dissimilar impact on vegetation. This knowledge may also help to choose the adequate herbivore type in terms of the desired nature conservation objectives.

2.8.2.1 Cattle versus equid foraging behaviour

Cattle and equids differ in many respects, though the difference in digestive system and its consequences is probably the most striking one. As ruminants, cattle deal in a totally different way with ingested food than hindgut fermenters, like equids (see Chapter 2.1). The advantages and disadvantages of both systems can be summarized as follows: ruminants have a higher digestion efficiency of fibrous food than equids, but they have a restricted intake rate due to the time-consuming digestion process. Equids digest their forage less thoroughly than cattle. However, they have a shorter retention time than cattle allowing them to compensate the lower digestion level with higher intake rates. It has been suggested that ruminants are able to extract more nutrients per day when feeding on medium quality forages, while on very high as well as on low fibre forages equids would achieve a higher nutrient extraction per day ('nutritional model': Bell, 1971; Janis, 1976; Foose, 1982). However, several more recent studies have revealed that equids are capable of extracting more nutrients per day on all forages (Duncan et al., 1990; Menard et al. 2002). Illius & Gordon (1992) reported that the more efficient digestion by ruminants is only advantageous over the equids' system when food quantity is limited and food intake is restricted, since ruminants require 20% less food to obtain the same energy yield compared to equids of similar body size. Duncan et al. (1990) suggested that the ability of the rumen flora to detoxify plant secondary compounds may be a more important advantage of ruminants over equids. It is recognized that secondary plant compounds play an important role in the interaction between herbivores and their forage.
Next to physiological differences, also morphological differences such as body size and mouth morphology may affect foraging behaviour of cattle and equids. In absolute terms, larger animals have higher nutritional demands than smaller animals. However, smaller animals need more energy per unit body weight than larger animals, since energy requirements scale with body mass to the power of 0.75, while gut capacity is isometric to body mass (Demment & Van Soest, 1985; Illius & Gordon, 1987). When comparing cattle and equids, we expect though that physiological differences will be more important than body size related consequences.
Mouth morphology of cattle and horses shows remarkable differences, resulting in an adjusted foraging behaviour. While horses cut the vegetation with their two rows of incisors, cattle miss the upper incisors and have to pull off the forage with their large tongue. As a consequence, horses are able to graze on very short sward heights, while cattle are said to be constrained in short sward vegetation (Illius & Gordon, 1987). Furthermore, it is often thought that the absence of upper incisors prevents cattle from foraging as selectively as equids do. The fact that equids need to consume larger quantities of food is more or less in contrast with this assumed higher ability to select certain food particles. A recent study reported that horses were less selective than cattle in a mixture of soft leaves and stiff stems. Therefore, the authors suggested that the lack of upper incisors in cattle might be advantageous to cattle (Hongo & Akimoto, 2003).

Although cattle and equids differ in e.g. digestive system, mouth morphology and body size, the relationship between differences in those animal specific features and differences in foraging behaviour are often ambiguous. Why ruminants and hindgut fermenters forage in distinct ways and use their habitats differently remains largely unanswered (Duncan et al. 1990).
Foraging behaviour and habitat use of cattle and equids have been compared in several ecosystems in the temperate region (e.g. New Forest: Pratt et al., 1986; Putman, 1996; Rhum: Gordon, 1989b, 1989c; Gordon & Illius, 1989; Camargue: Menard et al., 2002; Oostvaardersplassen: Vulink, 2001). Comparison within a coastal dune area with its spatial heterogeneity and its low productivity level is done here for the first time.
Using the formulas presented by Menard et al. (2002) we calculated that a Highland cow of 481 kg consumes a quantity of dry matter similar to that consumed by a Shetland pony of only 205 kg (4.7-12.2 and 5.5-11.6 kg dry matter per day, respectively). Thus, despite their much shorter grazing time, cattle removed a similar quantity of biomass per individual as ponies per individual. Since cattle take a much smaller number of bites than the ponies, the former must have a greater bite mass. Differences in habitat use and diet composition will determine the differences in impact on the environment of the two species. Despite the large differences between the ruminant and hindgut digestive system, both the equids' and cattle's specific system are developed to digest large quantities of fibrous food, like graminoids. The Highland cattle and Shetland ponies grazing in the Westhoek indeed consumed mainly graminoids (see Table 2.36), but, as expected, the cattle completed their diet, more than equids, with dicotyledons. In fact, the cattle did not consume more herbaceous dicotyledons, but differentiated from ponies mainly through their larger consumption of woody dicotyledons. The Shetland ponies did not browse, which can be explained as an avoidance of secondary plant compounds as well as an avoidance of high lignin contents. Particle breakdown by chewing facilitates a more efficient digestion of the food (Gordon, 1989c). A high lignin content slows down the rate of particle breakdown during mastication (Spalinger et al., 1986 cit. in Gordon, 1989c). In cattle this chewing occurs mainly during rumination, but in equids mastication has to occur prior to swallowing. A prolonged mastication time would reduce the intake rate of the ponies.
Since we expected a larger use of dicotyledons by the cattle, we also expected a larger use of scrub and woodland. The results confirmed this hypothesis, with the cattle concentrating their grazing behaviour less in the grass-dominated habitat type than the ponies did. In winter, the cattle grazed as much in scrub as in the grassy habitat and in spring they foraged more in woodland than in the grassy habitat. When foraging in scrub and woodland, they increased the amount of forbs and browse in the diet. Furthermore, we expected that within the preferred grasslands, there would occur a differentiation in the sward heights used by the two ungulates, this was indeed the case. The ponies grazed more often in the very short swards than the cattle. This was also concluded by Menard et al. (2002) for (salt) marsh and natural and old field grasslands. It is not clear whether the cattle were morphologically constrained to graze short swards through the lack of the upper incisors, since they achieved high bite rates on the short swards. Probably, cattle foraged less in the short swards, because they are restricted in their effort to consume enough biomass within a limited grazing time.
Beside determinants such as digestive physiology, body weight and mouth morphology, we suggest that additional mechanisms contribute to the differences in foraging behaviour between cattle and horses. The way both species deal with the presence of natural barriers may be one of them. To the ponies, dense scrub is much more of a boundary than it is to Highland cattle. The cattle's wide horns seem to facilitate moving through dense scrub. In addition, cattle may be more explorative than ponies, as we found that the habitat use on the landscape level (Senft et al.1987) was broader for cattle than for ponies.

2.8.2.2 Differences in foraging behaviour among equids

Questions on the foraging differences between cattle and equids are frequently treated in literature (e.g. Duncan et al., 1990; Clauss et al., 2003) and at least some have also dealt with the issue in a free-ranging situation (e.g. Pratt et al., 1986; Gordon, 1989b, 1989c; Gordon & Illius, 1989; Putman, 1996; Vulink, 2001; Menard et al., 2002). Only recently it has been put forward that differences in foraging behaviour may even occur between breeds (Rook & Tallowin, 2003; Rook et al. 2004). Some aspects of behavioural differences between breeds have been investigated for cattle (see Rook et al., 2004: D'hour et al., 1994; WallisDeVries, 1994; Cid et al., 1997; Berry et al., 2003) and sheep (see Rook et al., 2004: Newborn et al. 1993; Du Toit & Blom, 1995; Du Toit, 1998). However, no thorough research has ever been performed on the variation in foraging behaviour between different free-ranging equid breeds or even different equid species.
The domesticated donkey, a breed belonging to the species *Equus asinus*, and the Shetland pony and Haflinger horse, both breeds belonging to the species *Equus caballus*, are only a few of the numerous equid breeds. Donkey and Haflinger horse are rather rarely used in nature management, though many other horse breeds are (Cosyns & Hoffmann, 2004). A few studies have investigated physiological differences between several equid breeds and species (Izraely et al., 1989; Cuddeford et al., 1995; Pearson et al., 2001). Cuddeford et al. (1995) compared digestive efficiency among Thoroughbreds, Highland ponies, Shetland ponies and donkeys. It was found that donkeys retained their food longer in the digestive tract and digested fibre more efficiently than other equids. In that sense, donkeys were more 'ruminant-like'. The donkey appeared also to be the most successful equid in terms of digesting fibre on low protein diets and this may be because it has the best developed mechanism for nitrogen recycling to the hind gut. The experiments of Pearson et al. (2001) confirmed that compared to ponies, donkeys had longer retention times and a higher digestibility of dry matter, energy, crude protein and fibre fractions. They also found that donkeys consumed less dry matter per unit metabolic body weight than ponies, when fed ad libitum. Since voluntary food consumption is proportional to metabolic

rate (Kleiber, 1961; Webster, 1985), this may illustrate that donkeys have a lower metabolic rate, and hence lower maintenance requirements than the ponies. The true energy and nutrient requirements of the donkey are unknown. Therefore, they are often assumed to be similar to those of the pony, probably leading to an overestimation (Pearson et al. 2001). These differences in requirements and digestive abilities between equid species can lead to differences in foraging behaviour in a free-ranging situation. Minute adaptive differences between otherwise very similar equid species in north-east Africa (*Equus africanus, E. grefyi and E. burchalli*) have been suggested to allow for different environmental tolerances in the native habitat range (Bauer et al., 1994).

We found shorter grazing times for donkeys than for Haflinger horses and Shetland ponies (Table 2.36). If we assume that all the studied equid groups fulfil their nutritional demands within the used grazing time, we can conclude that donkeys just need less foraging time to meet their needs. The number of bites consumed per day is also smallest in donkeys (Table 2.36). Theoretically the possibility exists that donkeys take larger bites (this was not investigated), but mouth morphology does not give any clue into that direction. More probably, the donkey's lower requirements per unit body weight combined with a higher digestive efficiency are responsible for a smaller investment in foraging time. On the other hand, their longer retention time may also limit the time spent grazing. Data on absolute differences in bite mass when consuming similar forages are lacking, not enabling us to proof or disproof differences in biomass removal. However, based on the data on voluntary consumption (Pearson et al. 2001), the higher digestive efficiency (Cuddeford et al., 1995; Pearson et al., 2001) and the assumed lower basal metabolic rate, we hypothesize that the free-ranging donkeys in the Houtsaegerduinen remove less biomass per kg body weight than the ponies do in Westhoek-South.

The high digestive capacities of donkeys, also on low protein diets (digestibility of a diet is positively correlated with its protein content (van Wieren, 1987)), enables them to forage on graminoids with a high fibre and low protein content. Hence, they do not have to select high quality grasses. This could explain why donkeys not only prefer grazing in the grasslands (which are assumed to offer the highest concentration on relatively good quality grasses), but also in other vegetation units within the grassy habitat such as moss dunes and open vegetation (which are often avoided by Highland cattle and Shetland ponies) (Table 2.37). In these poorer habitats, they consumed large amounts of *Festuca juncifolia* and *Carex arenaria.* Despite the high fibre and low protein content of *F. juncifolia* (high %NDF and %ADF, low %CP; Table 2.8), it made up 15% of the donkeys' bites in 2001. This may indicate that donkeys are less determined by the need for a high quality diet and might be more 'free' in their foraging choices, resulting in a broader habitat use, compared to neighbouring Shetland ponies and Haflinger horses. However, the broader habitat use may also be the result of the characteristics of the environment, a point that will be discussed further on.

Moehlman (1998a) suggested that donkeys are able to perform more browsing activity than other equids, thanks to their specific mouth morphology. The narrow mouth and mobile lips would enable them to select only the best parts. The diet composition of feral donkeys has not been studied in detail so far (Bauer et al. 1994). Our data on diet composition indicate that donkeys do browse more than Shetland ponies, and maybe even more than Highland cattle. It is possible that donkeys chew their food items more intensively before swallowing than other equids in order to better overcome the negative effect of the high lignin content of browse on digestive capacities. Comparative studies on chewing behaviour are not available, but Mueller et al. (1998) measured the chewing behaviour of the donkeys and concluded that the donkeys chewed for a longer time and made more chewing movements per quantity of food than horses did. When it comes to the higher browsing activity of the donkeys, this difference in chewing behaviour with other equids may ultimately be more important than the greater selectivity permitted by their mouth morphology. Furthermore, increased mastication on a certain food quantity may decrease the prehension rate. We found smaller bite rates for donkeys than for Shetland ponies or Highland cattle (Table 2.36). Also the bite rate of the Konik horses grazing in Westhoek-North was greater than the bite rate of the donkeys in Houtsaegerduinen (Cosyns et al., 2001).

To our knowledge, the present study is the first extensive report on donkey foraging behaviour in a cool temperate region . The results highlight possible differences in foraging time, habitat use, diet composition and biomass removal with breeds of *Equus caballus,* that have been studied in neighbouring coastal dune areas. This assumption is strengthened by the few studies on physiological differences between donkeys, horses and ponies. Veterinary research is needed to provide correct information on the energy and nutrient requirements of the various, free-ranging, equids in (semi-)natural environments. We have very good reasons to believe that the donkey is a suitable animal to play a role in grazing management, especially in low productive, nutrient poor ecosystems. The donkey, with its higher digestive efficiency, would have an advantage, like the ruminant, over the pony or horse where (or when) food resources are limited (Cuddeford et al., 1995). Hence, if one wants to implement grazing as a management measure in an ecosystem with at least a temporarily limited food supply, the donkey may be a better choice than ponies or horses. Further scientific (experimental) confirmation is needed, but it seems at least that donkeys browse more than other equid species. If grazing management seeks to limit the further increase of certain edible woody plant species, the donkey may be an option. However, it should be taken into account that the donkey consumes less dry matter per unit body mass than the pony (Pearson et al., 2001), so more donkey individuals would be needed to remove the same amount of biomass.

The Haflinger horse and the Shetland pony are both breeds of *Equus caballus*. Both breeds had comparable, long grazing times and concentrated their grazing time clearly in the grassy habitat, but the concentration on the grassy habitat was stronger for the Haflinger horsers than for the Shetland ponies (Table 2.36). We found similar patterns when comparing the selection and avoidance of vegetation units of both breeds. They selected the grasslands (in the broad sense of the word) and avoided scrub and woodland. However, Haflinger horses strongly avoided rough vegetation, while Shetland ponies nor selected nor avoided this vegetation unit (Table 2.37). Roughly spoking, both breeds of *Equus caballus* seem to have more similarities in their foraging behaviour and habitat use than compared to the donkey (*Equus asinus).*

However, the comparison of both breeds of *Equus caballus,* like the comparison of *Equus cabalus* with *Equus asinus*, is preliminary, because both breeds are foraging in different areas with differences in spatial configuration, vegetation composition, forage availability and hydrological conditions.

2.8.2.3 What about the relation between body weight and foraging behaviour within equids?

We want to come back on the relation between foraging behaviour and body size. Irrespective of the digestive system, smaller animals have relatively larger energy requirements than larger animals (Demment & Van Soest, 1985; Illius & Gordon, 1987). Larger animals are able to use forage of lower quality than smaller animals (Demment & Van Soest, 1985). Smaller animals with smaller mouth parts are able to forage more selectively than large animals (Illius & Gordon, 1999). Recent research revealed that grazing time is negatively related to body mass in temperate ruminants (range of body mass: 20-330 kg) (Mysterud, 1998; Pérez-Barberia & Gordon, 1999). Larger species can store more fat reserves to overcome periods of scarcity (Mysterud et al., 2001) and are thus less limited by food availability. The donkey is the smallest of the three equid groups that we studied, though does not appear to fit into the body size related concepts described above. Compared to the other equids, donkeys have most likely smaller relative and absolute energy requirements. In our study, the donkey had lowest grazing times and seemed to be able to digest forage of very low quality. The Somali donkey can tolerate a loss of 30% of its body weight in order to survive in nutritionally extremely poor environments (Maloiy & Boarer, 1971, cit. in Bauer et al., 1994). From all equid species, the donkey stands out in its capacity to cope with low food quantity and quality. These considerations suggest that the impact of body size on foraging behaviour may be overrated in some cases. Other subtle distinctions in physiological and morphological aspects may be of great importance too, like basal metabolic rate or differences in digestive capacity. As they are not so easily to measure as body size, their role may have been underestimated.

2.8.2.4 Effect of reproductive state of equids on their foraging behaviour

It is well-documented that reproductive state has an effect on the nutritional requirements, with reproductive animals having higher nutritional needs than non-reproductive animals (NRC, 1989; NRC, 2001). However, there is little knowledge about how (free-ranging) animals adjust their foraging behaviour to meet these higher needs. In a preliminary study, we investigated how lactating pony mares and lactating donkey mares differed in their foraging behaviour and habitat use compared to the non-lactating mares.
Results show that in both species lactating animals did not spend more time on grazing but increased bite rate compared to the non-lactating mares. The lactating donkey mares took more bites than the non-lactating mares in grassy vegetation only, while the lactating pony mares took more bites in rough vegetation. Within the grassy and rough vegetation, they took more bites only in patches with a short sward height. In addition, lactating mares took more bites of grasses only and not of forbs or woody plants. The extra grazing effort of the lactating animals was not distributed randomly. Lactating mares invested their extra grazing effort principally into those items that are most grazed by the studied equids in general. Possibly the mares increased bite rate instead of grazing time because of the highly synchronous foraging behaviour in herds of equids (Boyd and Bandi, 2002). This herd characteristic might put a behavioural limit to further increase of individual grazing time by lactating mares. Another hypothesis derives from optimal foraging theory. If we assume that the animals obtain an optimal balance between costs and gains, then the net gains achieved through biting faster are higher than the net gains of an increased grazing time in the lactating animals. Further studies are however needed to test these preliminary hypotheses.

2.8.3 Mechanisms of foraging at the landscape level

Free-ranging herbivores have to make many foraging decisions at different resolution levels. Senft et al. (1987) presented the ecological hierarchy encountered by large herbivores while foraging: regional scale, landscape scale, plant community scale and patch level. The highest level for the herbivores in our study is the landscape scale, because the herbivores forage in relatively small, fenced areas. Foraging decisions at this level are taken to select feeding areas, comprising suitable plant communities. At the level of the plant community decisions involve the selection of feeding patches. Foraging decisions at the patch level are made between feeding stations within the patch, e.g. a certain plant species, an individual plant, a plant part. Above we described habitat use and/or diet composition of Haflinger horses, donkeys, Shetland ponies and Highland cattle in coastal dune reserves. Habitat use is the outcome of decisions made at the upper three levels, diet composition is the outcome of decisions made at all four levels. So far, we did not give much attention to the way the animals use their entire living area, which we call 'terrain use'. Decisions made at the landscape level (and the regional level) determine the terrain use. At the plant community and patch scale the most important factors affecting decision making are related to forage characteristics, such as forage availability, nutritive quality and plant defence (Senft et al., 1987; Baily et al. 1996; WallisDeVries, 1994). Forage availability and quality will also play a role in the decision making at the landscape scale, though many more elements interfere. In what follows we describe several aspects which we believe to be important in the mechanisms of foraging at the landscape level. We did not measure these factors nor their impact in a quantitative way, but these ideas are based on our field observations.

In order to disentangle the relevant mechanisms of foraging at the landscape level, two groups must be considered: elements related to the environment and elements related to the animal. Availability and spatial configuration of preferred vegetation types, location of water, natural and human-made barriers and thus accessibility are environmental determinants. Animal factors are: species, breed or individual specific differences in movement patterns, animal origin and background, and social interactions. In general, those elements do not act on their own, but are mutually related.

In areas where the preferred vegetation types, like grasslands, are only sparsely available, the herbivores will need to forage in other, less preferred vegetation types. They will 'stick' less to these vegetation types, as the amount of preferred food items is smaller there. Consequently, they will search for more feeding sites and will also try 'alternative' vegetation types. This results into a broader habitat and terrain use. It has been noted that foraging velocity is faster in areas with small amounts of palatable forage (Bailey et al. 1996). Spatial configuration of the preferred vegetation types is as important as the area covered by it. A large area of grassland will influence the foraging behaviour of the herbivores differently than several small grassy patches with a similar total cover. Spatial configuration will have an impact on terrain use, on habitat use, and on diet composition. A small grassy patch can not 'feed' a herd of animals for a long period, so the herd will start foraging in a neighbouring patch of a less preferred vegetation type or will seek for other grassy patches, located elsewhere in their living area. In an experiment with sheep in a grass-heather mosaic, it was found that sheep foraged on heather only 9% of their grazing time when grassland was available as one large patch. When grassland was provided in 12 small patches within heather vegetation, the proportion of grazing time spent on heather was 43% (Clarke et al., 1995a). The herbivores will probably get to know their living area faster and will sooner discover good alternative feeding sites in areas with limited availability of preferred vegetation types or with a heterogeneous distribution of these vegetation types. In areas with large patches of preferred vegetation types, they will be less forced to become explorative. It has been suggested that large herbivores should not be confronted with the best feeding site when introduced, but should be placed in less favoured sites, so that the animals have to move around to find the more preferable feeding sites. Afterwards, when they already have found good feeding patches, they would visit easier the earlier, less favoured feeding sites.

Stuth (1991) reported that the general optimal foraging range of herbivores lies within the range of 0.8 km distance from a water location. In all our study sites the entire area fells within this range. However, we suggest that the locations of the water sources still play a role in the terrain use, even in areas as small as our study sites. In Westhoek-South, several water pools are located in the very much preferred large grassy feeding area. We suggest that the ponies would not 'stick' as much to this location as they do now with no pools around. With pools at larger distances, the ponies would have to regularly leave this grassy entity to drink. They would probably forage on their way to the water pool and in its neighbourhood. Water distribution probably affects less the way donkeys use the terrain, as they are more adapted to arid conditions (Izraely et al. 1994).

Accessibility of the area is another factor influencing the decisions at the landscape scale. Clearly, dense continuous scrub will prevent the animals to move through them to explore other places. In the Houtsaegerduinen some isles with highly preferred food items within scrub vegetation were never used by the donkeys, until a path (for tourists) was created which made them accessible. When rough vegetation and scrub are not too dense, donkeys and ponies will make paths, but they will not do so through a dense vegetation of scrub. Especially at the beginning of their introduction, the donkeys foraged often along the fence around the reserve. As this was the place where a strip of scrub had been cleared (to raise the fence), it gave them an easy path. They explored their living area departing from these artificial strips and other existing paths. On the other hand, the Highland cattle in Westhoek-South did move through and did forage in dense scrub, making it more accessible to the ponies in this way.

This latter point illustrates already that differences between herbivore species in movement patterns influence the foraging mechanisms at the landscape level. Differences can even exist between breeds. The reasons for this diversity are manifold. Movement and exploration patterns, for instance, may vary among breeds and species because of a different origin. Feral donkeys are known to make long travel distances (Denzau & Denzau, 1999). We found that donkeys travelled 917 ± 138 m/6hrs. To compare, ponies and cattle travelled 630 ± 31 m/6hrs and 590 ± 50 m/6hrs, respectively. However, the longer travel distances of donkeys in the present study does not necessarily rely on origin, but might be the result of the spatial configuration of the environment as well. Foraging velocity is most likely faster in areas where good feeding patches are more dispersed over the entire area. In addition to origin, recent experiences may also play a role in the movement patterns. For example, whether the animals grazed in homogeneous pastures or in a heterogeneous scrub-dominated environment prior to introduction, will lead to a different habitat use. Furthermore, animals living in the same area for several years are believed to have a good knowledge of that area. They will develop a kind of spatial memory (Bailey et al., 1996) and will have knowledge about specific food items. This is confirmed by our long-term data on donkeys, that decreased their foraging time from introduction onwards. When for management reasons, a number of animals have to be taken away, it is better to remove the young ones and keep those that are 'resident' since long. Removing the latter would be like throwing knowledge away, which may have far reaching influences on the foraging behaviour of the remaining herd at different ecological hierarchies, especially in complex heterogeneous environments. Compared with experienced animals, naive animals spend more time foraging but ingest less forage; they suffer more from malnutrition and ingestion of toxic plants (Provenza & Balph, 1987, 1988). On the other hand, it is also believed that young, rather than older, animals introduce new foraging and habitat selection behaviours into a herd (Provenza & Balph, 1990). The older herd members may have fallen into habits, leading to a decreased explorative behaviour. In that respect, we want to mention that in Ghyvelde we observed that the herd of Haflinger horses often made the same foraging circuit.

Finally, social interactions can have a major influence on the foraging mechanisms at the landscape scale, even within small herds. In Westhoek-South we observed that the dominant stallion kept his harem more together (in the large grassy entity) during the breeding season than during the rest of the year. In equids, groups of young stallions may prefer foraging far away from the dominant stallion and his harem group in order to avoid encounters. A group of geldings, cast away by the dominant stallion in Westhoek-South, was hardly seen in the large grassland entity, but foraged separately from the main herd. The presence of such a group distributes the grazing impact by the equids more over the entire reserve. This can be of significance for the management of parts of the area less preferred by the main herd.

2.8.4 Herbivore impact on their environment

2.8.4.1 Grazing management objectives in the coastal dune reserves

In the Westhoek and the Houtsaegerduinen grazing management has been implemented to maintain species-rich, alkaline dune grassland (so-called *Polygalo-Koelerion* within the *Cladonio-Koelerietalia*) (Provoost et al. 2002) and to avoid further growth of the dense scrubs that already cover large parts of both areas. Conservation management concentrates on the prevention of further expansion of dominant, highly competitive graminoids, like *Calamagrostis epigejos* and *Arrhenatherum elatius* and shrub species, such as *Hippophae rhamnoides* and *Ligustrum vulgare*. With the implementation of the grazing management it was expected that the herbivores would decrease the vitality and the abundance of these competitive species through direct consumption or through damage induced by trampling and movement patterns. Likewise, grazing was expected to create structural diversity within monotonous vegetation types, formed by the above mentioned dominant species. Conservation management also hoped that some valuable vegetation types that are rather vulnerable to intensive grazing activity, like alkaline moss dunes (so-called *Tortulo-Koelerion* within the *Cladonio-Koelerietalia*), would not lose its dune specific species diversity due to tramling activity.

2.8.4.2 Grazing impact on different vegetation units

Evidently, plant communities that are exposed to only limited foraging will not be severely influenced by the grazers. The impact can be expected to be highest in those vegetation types with an intensive grazing activity, not neglecting the fact that certain plant communities will be more vulnerable to the same amount of grazing, trampling or nutrient addition than others. As ponies, cattle and donkeys have been demonstrated to forage a lot in the grass-dominated habitat, they can be expected to have a relatively strong impact here. Given the vegetation selection within the grassy habitat, not all distinguished grassy vegetation units receive a similar grazing pressure. Of course, the relative area taken by the different vegetation types equally influences the grazing impact on each of them. Grassland, foraged intensively by Shetland ponies and Highland cattle in Westhoek-south, takes a relatively small part of the total area only, so that the grazing pressure per hectare is very high, while other grassy vegetation units are exposed to much lower grazing pressures (Table 2.38). In Houtsaegerduinen, the situation is a bit different and varies by year. In 1998 the highest grazing pressure per hectare was found in the open vegetation and moss dunes, grassland and rough grassland. In 2000 the rough vegetation received the highest grazing pressure per hectare (Table 2.38). Of course, not every square meter of a certain vegetation unit is receiving the same grazing pressure. Some patches will be grazed more often than others, and, depending on the degree of isolation, there will also be ungrazed patches, even in highly preferred vegetations.

Moss dunes are thought to be a very fragile habitat type with regards to large herbivore grazing and trampling. In the Westhoek, these moss dunes (considered together with open vegetation) were not intensively used by ponies and cattle. Cattle foraged in moss dunes in winter only, ponies in winter and spring. Donkeys in the Houtsaegerduinen grazed more often in the moss dunes. However, the large herbivores move steadily while foraging, without disturbing the fragile moss layer. When the herbivores do not forage but travel through the moss dune, they use the paths. Therefore, we assume that in all study areas the grazing activity is not a threat to the moss dunes.

Horses like to roll to rub their back and preferred rolling sites are generally places with dry fine soil (Waring, 2003). This was also observed in our study areas. The equids do not roll on bare soil only, but their preferred sites were indeed patches of bare soil. It is possible that some particular sites are free of vegetation as a result of the frequent rolling activity of the equids on this sites. In addition, the rolling behaviour may keep open some areas with sparse vegetation. At the contrary, we suggest that the 'normal' walking behaviour of the herbivores will not result in keeping open sparsely vegetated areas, with the exception of paths.

To predict the herbivore impact, it is not only important to ask 'where do they graze?', but also 'what do they eat?'. *Calamagrostis epigejos* is a dominant, graminoid species that is considered problematic so that conservation management aims to prevent its further expansion. Diet composition data illustrate that *Calamagrostis epigejos* belongs to the most frequently foraged plant species; in case of the donkeys it forms even a major contribution to the diet. As the species is known to suffer from cutting and grazing, we can expect on the basis of our diet data that this species will diminish over time. The development of species-poor grassland dominated by *C. epigejos* (called rough grassland here) after four years of grazing management has been studied in Houtsaegerduinen and Westhoek-South (Vervaet, 2002). Between 1998 and 2001, the grazed plots showed a significantly decreased cover of *C. epigejos* and a significant increased number of plant species. The ungrazed control plots showed a significantly increased cover of *C. epigejos* over the same period, without significant change in number of plant species. Thus, the herbivores seem to be truly suitable to

decrease the dominance of *C. epigejos* in the rough grasslands. A similar decrease in cover by *C. epigejos* was also found in Meijendel, a dune area in the Netherlands, grazed by horses and cattle (de Bonte et al., 1999).

Scrub and woodland cover very large surfaces of the coastal dune reserves we studied. Although cattle, ponies and donkeys grazed for a considerable time in these habitats, the grazing pressure remained very small (Table 2.38). The cattle grazed almost as long in scrub (33.3 min./6hrs) as in grassland (39.3 min./6 hrs), but the grazing pressure of cattle per ha scrub (1.34 min./6hrs/ha) was much lower than per ha grassland (7.02 min./6hrs/ha). The same can be concluded for donkeys. Although they spent 16-27% of their daily grazing time in scrub, the grazing pressure per ha scrub is minimal (0.67-0.91 min./6hrs/ha). Donkeys mostly do not move through dense scrub, their grazing activity will therefore often be limited to the edges of the scrub.
Clearly, the Shetland ponies will probably not have any influence on scrub encroachment, since they do not consume woody plants, not even when foraging in scrub. Cattle and donkeys performed browsing activity when foraging in scrub. In winter, Highland cattle and donkeys (in 2001) spent half of their grazing time in scrub (70 min/6 hrs and 95 min/6 hrs respectively). These long grazing times in combination with the browsing activity indicate that cattle and donkeys can have a tempering effect on scrub encroachment. Scrub enlargement of *Ligustrum vulgare* and *Salix repens* is restrained, at least locally, by the browsing activities of donkeys and cattle, respectively. 3.69% of the total number of bites taken by the donkeys in 2001 were from *Ligustrum vulgare*, while 1.32% of the total number of bites taken by cattle were from *Salix repens*. We have no data on bite mass, but it is plausible that a bite of *L. vulgare* is bigger than a bite of some graminoids (like *Festuca juncifolia*), so that these woody species may form an even larger proportion of the total diet. *Hippophae rhamnoides*, which is considered as a problematic invasive shrub species, is browsed now and then by cattle. The *H. rhamnoides* berries are only occasionally consumed by donkeys. Hence, in Houtsaegerduinen, the sole introduction of donkeys will not be sufficient to avoid further encroachment of *H. rhamnoides*, as also suggested for other dune areas grazed by horses (van Breukelen et al., 2002).
The potential impact of cattle on scrub vegetation comes not only from direct consumption, but also from their movements. As a consequence of their large body size and wide horns Highland cattle open up the closed scrub vegetation. It has been observed that individual shrubs were partly damaged by cattle when moving through a scrub vegetation.

2.8.4.3 Distribution of grazing pressure at the landscape level

Another aspect of the grazing behaviour of large herbivores is the terrain use, i.e. the way the herbivores use the (theoretically) available space. It is typical of grazing management in heterogeneous landscapes that some sites are intensively grazed by the herbivores, while others are almost never visited. Consequently, some sites experience a high grazing pressure and are thus intensively 'managed' by the herbivores, while others receive less or no 'management'. In the Westhoek, foraging behaviour of the cattle was more distributed over the entire fenced area, while the foraging behaviour of the ponies was more concentrated on particular zones (see fig. 2.7 and 2.8). One central grass-dominated entity in the Westhoek counted 27.8% of the cattle locations and 54.3% of the pony locations. Consequently, the impact of grazing by cattle will be more dispersed, while the grazing pressure of ponies will be more aggregated. Vulink (2001) found that Konik horses concentrated on short grassland for most of the year and cattle foraged more evenly all over the available space (Oostvaardersplassen, the Netherlands). If ponies were the only large herbivores in the Westhoek, it would be very probable that smaller grass-dominated patches would never be foraged at all. Competitive grass and shrub species could thus invade these patches. Although the terrain use of donkeys in the Houtsaegerduinen is not concentrated at one specific site, some parts of the area witness a higher grazing pressure than others (see fig. 2.8). Closed scrub covers large parts of the reserve in which donkeys, like ponies, do not forage or move through. Grass-dominated islands within these scrubs are consequently never reached.

2.8.4.4 Nutrient transfer and seed dispersal

Nutrient transfer is often mentioned as one of the possible impacts of grazing management. A depletion of nutrients would occur in the preferred grazing sites, whereas areas with faeces concentration would show an accumulation of nutrients, especially in nutrient poor systems. Such nutrient transfer is found in areas grazed by sheep (Bakker et al., 1983) and cattle (Bokdam & Gleichman, 2000; Bokdam, 2003). According to our observations, we can state that this process is not likely to occur on a large scale in nature reserves grazed by equids. Since we found that the equids under consideration generally defecate where they graze, they do not relocate nutrients between different habitats like it has been observed in cattle and sheep. Patches with highest grazing pressure will receive a proportional concentration of faeces and urine.
Seed dispersal is another aspect of grazing management with considerable potential for nature conservation. The endozoochorous seed dispersal by large herbivores depends on several steps: seed consumption, travel through the digestive tract, elimination of germinable seeds and deposition on a patch suitable to the plant species (see Cosyns, 2004). Our results of the eliminative behaviour illuminate that vegetation types with a long grazing time have also a higher defecation frequency. This implies that seeds consumed in a grassland patch, have the greatest chance to be eliminated in a grassland patch again, although most likely not at the same location. The dispersal distance is dependent on retention time and the distance travelled during this period. Since the grass-dominated habitat type is preferred for grazing by the equids, it is expectable that plant species of this habitat have a greater chance to be dispersed by

endozoochorous seed transport than plant species typical for scrub or woodland. Of course, the whole process will be equally influenced by plant species characteristics (see Cosyns, 2004). Next to endozoochory, mammal herbivores are also potential epizoochorous dispersers. Research on both processes in donkeys in Houtsaegerduinen revealed a large degree of complementarity of both mechanisms (Couvreur et al. 2004). This indicates that both mechanisms together might play an important role in seed dispersal.

2.8.5 Future research

It is difficult to make decisive and statistically relevant statements on absolute differences in foraging behaviour and habitat use among herbivores, if these are foraging in different areas. Although the nature reserves in which our study areas are situated are all coastal dunes, with equal climate conditions, they show significant differences in terms of spatial configuration, vegetation composition, forage availability and hydrological conditions. As mentioned before, the availability but certainly also the spatial distribution of preferred habitat types, greatly influence the habitat use of large herbivore species. In Westhoek-South 44% of the area is covered by grass-dominated habitat, in the Houtsaegerduinen this is only 23%. On top of that, in Westhoek-South there are several larger grassland patches, such as 'The Pasture', in which both ponies and cattle forage a lot. In the Houtsaegerduinen, there is no such large grassland patch available, as all grassland patches are small and scattered between scrub or woodland. In line with Clarke et al. (1995a), the more intensive use of scrub by the donkeys can be at least partly explained by the scattered distribution of the preferred grassland patches. Yet more research is needed to find out whether the intrinsic differences between donkeys and other horses contribute to absolute differences in habitat use and diet composition. One possibility would be to examine the foraging behaviour of both equid species in areas where they graze together. However, since differences in habitat use and/or diet composition observed in such a situation could very well be the result of interspecific competition, the foraging behaviour should also be investigated for each species when grazing alone in the area. Apart from that, the factor time should also be taken into account, as the flexible habitat use of the donkeys in Houtsaegerduinen over the three consecutive years amply demonstrated. Long-term investigations seem to be required in order to formulate conclusions on the differences in habitat use and foraging behaviour of different equid species (and breeds) in heterogeneous landscapes. It is equally of primordial significance that more (veterinary) research is performed on the possible physiological and other species or breed specific differences. At present, many questions remain unanswered concerning the possible differences in nutritional requirements, digestive efficiency, intake rate, etc. Similarly, it is of utmost importance to have more detailed information on the nutritional characteristics of the study areas, such as productivity and quality of the different plant communities and the nutritive value of different plant species and plant parts.

Land-use related questions are difficult to address experimentally in a thorough manner because of the large spatial and temporal scales involved to capture responses in a meaningful way (Cousins et al., 2003). However, experiments have recently become an important tool in grazing research. They allow the researcher to find clear causal relationships between distinct variables by concentrating on one question and excluding other 'disturbing' factors. For instance, our question 'do donkeys browse more than Shetland ponies?' could successfully be investigated by well-chosen feeding experiments. Some items will of course be more difficult to analyse experimentally. A question like 'who forages more in dune scrub?' implies that the researcher has access to a number of replicas of scrub-grassland configurations. Yet, unlike grassland, scrub cannot be 'created' in a short period of time. It would be a scientific challenge to investigate these dune scrub related questions on a more experimental basis, probably along the lines of how Clarke et al. (1995a & 1995b) experimented with heather.

Of course, these questions related to differences in foraging behaviour between different equid species (and breeds) can be extended to other ecosystems. As suggested earlier, donkeys can play a beneficial role in low productive systems such as heathland, whereas other horse breeds that are more commonly used in grazing management, may be less able to deal with the low forage quantity and quality.

WallisDeVries & Van de Koppel (1998) suggested that the mechanisms determining the distribution of herbivores in spatially heterogeneous environments, urgently need further research. Above we described several mechanisms which we believe to play a role in foraging at the landscape level. These hypothetical paths deserve to be further investigated. Again, experiments may be a useful tool, like the one by Clarke et al. (1995a & 1995b), to investigate how the spatial configuration of different vegetation elements influences foraging behaviour. Future experimental designs may even help to measure the effect of accessibility, social interactions, experienced versus naive animals, breed differences, and so on.

This work aimed to gain insight into the (foraging) behaviour and habitat use of the large herbivores in a low-productive, spatially heterogeneous ecosystem, and to gain insight into the mechanisms of foraging behaviour at the landscape level. We focused on different herbivore species and breeds, since we expected differences in their foraging behaviour and habitat use, due to their morphological and physiological differences. In the end, the results of the study were expected to contribute directly to the understanding of the herbivore impact on the environment. We described the behaviour and habitat use at different hierarchical ecological levels of Highland cattle, Haflinger horses, Shetland ponies and donkeys, free-ranging in several coastal dune reserves. We found significant differences in foraging behaviour and habitat use between the Highland cattle and the Shetland ponies, foraging in the same area, although they showed a high habitat use overlap. Indications are found that foraging behaviour may be dissimilar among equid groups, especially when

comparing the donkey (*Equus asinus*) with horse breeds (*Equus caballus*). Possible mechanisms of foraging behaviour have been put forward and we were able to formulate some predictions on herbivore impact. Within the investigated topics many new hypotheses are proposed, hence continuation of this research is desirable.

Acknowledgements

We are very thankful to D. Van Reybrouck, who made numerous textual changes to the previous version of this chapter. His corrections and suggestions clearly improved the readability of the text.

Table 2.36 - Means on a daily basis of 6 hours, averaged over the 4 seasons and in case of the donkeys averaged over the 3 years (bites from 2 year). Class: Forage class. G: graminoids; F: forbs; W: woody plants. Mean body weight of Highland cows is 481 ± 21 kg, of Highland bulls 520 ± 43 kg. Mean body weight of Shetland mares is 205 ± 8 kg, of donkey mares175 ± 7 kg. Mean body weight of the Haflinger mares is not known.

Dependent variable	Independent variable		Highland cattle	Shetland pony	Donkey	Haflinger horse
Total grazing time (min)			138	255	202	245
% of Time			38	71	56	68
Total number of bites			4215	8031	2661	-
Bite rate (bites/min.graz.)			29,2	31,5	14,3	-
	Habitat type					
Time (min)	grassy habitat		82	197	140	233
	scrub		33	32	41	7
	woodland		23	25	21	5
% of Grazing time	grassy habitat		59	77	70	95
	scrub		24	13	20	3
	woodland		17	10	10	2
Number of bites	grassy habitat		3171	6485	1965	-
	scrub		567	693	451	-
	woodland		477	853	245	-
% of bites	grassy habitat		75	81	74	-
	scrub		14	9	17	-
	woodland		11	10	9	-
	Class					
Number of bites	graminoids		3650	7281	2123	-
	forbs		354	735	287	-
	woody plants		210	15	251	-
% of bites	graminoids		87	91	80	-
	forbs		8	9	11	-
	woody plants		5	0	9	-
	Habitat type	Class				
% of bites	grassy habitat	G	65	74	59	-
		F	6	7	8	-
		W	4	0	7	-
	scrub	G	12	8	14	-
		F	1	1	2	-
		W	1	0	1	-
	woodland	G	10	9	7	-
		F	1	1	1	-
		W	0	0	1	-

Table 2.37 - Jacobs' index of selection (1974
No selection (0): -0.08 < Index < 0.08. Avoidance (-): -0.4 < index < -0.08. Strong avoidance (--): indx < -0.4. Preference (+): 0.08 < index < 0.4. Strong preference (++): index > 0.4.
C: Highland cattle; P: Shetland ponies; D: donkeys; H: Haflinger horses

Vegetation type	Westhoek			Houtsaegerduinen		Ghyvelde	
	Area (%)	C	S	Area (%)	D	Area (%)	H
Grasslands	9	++	++	5	++	0	
Moss dunes & open vegetation	11	--	-	8	++	35	-
Rough grasslands (*)	8	-	++	4	++	32	++
Grassland with shrub invasion	7	+	+	2	+	0	
Rough vegetation	9	0	0	4	++	3	--
Scrub	41	-	--	67	--	7	--
Woodland	14	+	-	11	0	23	--

(*)Rough grassland is dominated by *Carex arenaria* in Ghyvelde, in both other areas the dominant graminoid in rough grassland is *Calamagrostis epigejos*.

Table 2.38 - Mean grazing time per 6 hrs (min.) and mean daily grazing time per ha (min./ha) for C: Cattle; P: Ponies; D: Donkeys. Mean body weight of Highland cows is 481 ± 21 kg, of Highland bulls 520 ± 43 kg. Mean body weight of Shetland mares is 205 ± 8 kg, of donkey mares175 ± 7 kg.

Vegetation	Westhoek-South				Houtsaegerduinen			
	2001				1998		2000	
	C	C	P	P	D	D	D	D
	min.	min./ha	min.	min./ha	min.	min./.ha	min.	min./ha
Grasslands	39,3	7,02	77,8	13,89	37,9	9,93	19,8	5,19
Moss dunes & open veg.	2,3	0,36	14,2	2,15	66,3	10,48	31,9	5,05
Rough grasslands	9,0	1,96	44,0	9,57	30,6	9,43	22,2	6,51
Grasslands + shrub invas.	19,5	4,64	34,4	8,19	7,1	4,35	8,2	5,07
Rough vegetation	11,8	2,15	26,8	4,88	9,6	4,75	48,8	13,07
Scrub	33,3	1,34	32,4	1,31	36,5	0,67	49,8	0,91
Woodland	22,9	2,66	25,0	2,91	43,8	4,50	4,2	0,54

2.9 Abstract

Forage resources in the natural landscape are distributed in a mosaic of patches of variable size and shape with a fluctuating quantity and quality of food. Free-ranging herbivores have to make many foraging decisions at different resolution levels, resulting in a foraging behaviour that meets the large herbivores' nutrient and energy requirements. Habitat use is an outcome of the foraging behaviour of the herbivores. The relation between the animal and its food supply, and thus its foraging behaviour and habitat use, are determined by the characteristics of the environment on the one hand and the characteristics of the herbivore on the other. It is evident that the foraging animal has to make more foraging decisions in a heterogeneous than in a homogeneous environment. Different animal species, animal breeds as well as individuals may show considerable variation in their nutritional demands, due to intrinsic as well as extrinsic factors. Digestive system, digestive efficiency, metabolic rate, body size, age, reproductive state, health condition, origin are some of the intrinsic factors lying on the basis of differences in nutritional demands.

Different species and breeds of large ungulates have been introduced into several dune reserves along the Belgian coast as a management measure. The nature conservation expectations of this grazing management are high. However, management results and the predictability of them still carry a high level of uncertainty since little is known about the possible impact of the herbivores on such a relatively low-productive, heterogeneous ecosystem. This research does not aim to evaluate the grazing management in the first place, but aims to gain better insights into the (foraging) behaviour and the habitat use of the large herbivores in such a low-productive environment, with a considerable amount of spatial and temporal heterogeneity. We focus on different herbivore species and breeds, since we expect differences in their foraging behaviour and habitat use, due to their morphological and physiological differences. In the end, the results of the study are expected to contribute directly to the understanding of the herbivore impact. The central hypothesis is that foraging behaviour reflects the nutritional ecology of the herbivores and provides a mean to gain insight in the mechanisms determining herbivore impact at the landscape scale.

The (foraging) behaviour and habitat use of Highland cattle, Haflinger horses, Shetland ponies and donkeys, free-ranging in several coastal dune reserves, is described at different hierarchical ecological levels. Foraging behaviour and habitat use of Highland cattle and Shetland ponies, foraging in the same area, showed significant differences, although they had a high habitat use overlap. Indications are found that foraging behaviour may be dissimilar among equid groups, especially when comparing the donkey (*Equus asinus*) with horse breeds (*Equus caballus*). We found that equids free-ranging in large heterogeneous areas do not perform latrine behaviour, but defecate where they graze; this is in contrast with horses grazing in pastures. Possible mechanisms of foraging behaviour have been put forward and we were able to formulate some predictions on herbivore impact. Within the investigated topics many new hypotheses are proposed, hence continuation of this research is desirable.

2.10 Samenvatting

2.10.1 Inleiding en doelstelling

2.10.1.1 Grote herbivoren in een heterogene omgeving

In het natuurlijke landschap zijn voedselbronnen verdeeld over een mozaïek van patches van een variërende grootte en vorm en met een fluctuerende kwantiteit en kwaliteit aan voedsel. Vrijgrazende herbivoren moeten constant foerageerbeslissingen nemen om aan hun noden te voldoen in deze wisselende -zowel in de ruimte als in de tijd- aanwezigheid van voedsel. De relatie tussen het dier en zijn voedselbron, en dus zijn foerageergedrag, wordt zowel bepaald door kenmerken eigen aan het dier als door eigenschappen van zijn omgeving.

In een heterogene omgeving zal het foeragerende dier meer beslissingen moeten nemen dan in een homogene omgeving. Deze beslissingen situeren zich op verschillende hiërarchische niveaus: regionaal niveau, landschapsniveau, niveau van de plantengemeenschap, niveau van de patch (zie Senft et al. 1987). Beslissingen op een hoger niveau beïnvloeden beslissingen op een lager niveau. Elementen die meespelen in de beslissingen op de lagere niveaus zijn vooral gerelateerd aan de beschikbaarheid en kwaliteit van voedsel , zoals energie-, eiwit-, minerale inhoud, verteerbaarheid, afwezigheid van gifstoffen, afwezigheid van morfologische defensiesystemen. In een natuurlijke omgeving variëren deze factoren in de ruimte en in de tijd. Op de hogere niveaus spelen ook elementen niet gerelateerd aan voedsel een rol, bvb. aanwezigheid van beschutting en water.

De voedselbehoeften van grote herbivoren kunnen variëren tussen herbivoortypes, soorten, rassen en zelfs tussen verschillende individuen van eenzelfde ras. Verteringssysteem, metabolische snelheid, lichaamsgrootte zijn enkele van de factoren die deze verschillen in behoeften tussen types, soorten en rassen bepalen en beïnvloeden. Lichaamsgrootte, leeftijd, reproductie, gezondheid zijn elementen die de variatie in behoeften tussen individuen van eenzelfde ras kunnen bepalen.
Runderen en paardachtigen hebben een verschillend verteringsapparaat. Beiden doen beroep op cellulose-verterende micro-organismen voor de vertering van hun vezelrijk voedsel, maar doen dat elk op een eigen manier. De voor- en nadelen kunnen als volgt worden samengevat. Herkauwers, zoals runderen, bereiken een hogere verteringsefficiëntie van vezelrijk voedsel dan paardachtigen, maar zijn beperkt in hun opname door hun trage verteringsproces. Paardachtigen verteren het voedsel minder efficiënt, maar het voedsel gaat sneller doorheen het verteringssysteem. Ze kunnen daardoor meer voedsel opnemen en compenseren zo de geringere vertering. Een ander voordeel van het systeem van de runderen is dat ze beter in staat zijn om giftstoffen in planten te neutraliseren. Naast het specifieke verteringssysteem verschillen runderen en paardachtigen o.a. in de morfologie van de monddelen en vaak ook in lichaamsgrootte. Al deze ongelijkheden kunnen bijdragen tot een ander foerageergedrag en habitatgebruik van de beide grote grazers.
Hoewel de informatie hierover beperkt is lijken er toch noemenswaardige variaties in o.a. verteringsefficiëntie te bestaan tussen verschillende soorten paardachtigen. Vooral de ezel lijkt specifieke capaciteiten te hebben. Ezels houden hun voedsel langer in hun verteringssysteem dan andere paardachtigen en bereiken een hogere vertering van droge stof, energie, ruw eiwit en vezelfracties. Bovendien zou hun lagere vrijwillige voedselinname per eenheid metabolisch gewicht t.o.v. pony's, wijzen op een lagere metabolische snelheid. Een lagere metabolische snelheid impliceert ook dat de ezel lagere behoeften heeft. Het is niet uitgesloten dat verschillende paardenrassen ook kleine variaties in o.a. metabolische snelheid en verteringscapaciteiten vertonen, maar daarover is nog minder geweten.
Naast de verwachte verschillen in foerageergedrag tussen types en soorten herbivoren, is recent ook de aandacht gevestigd op de mogelijke verschillen in foerageergedrag tussen rassen. Aldus, mag deze factor binnen het begrazingsbeheer in natuurbehoud niet verwaarloosd worden.

2.10.1.2 Habitatgebruik en natuurbehoud

Grote herbivoren, zoals paardachtigen en runderen, worden in veel natuurgebieden in West-Europa geïntroduceerd in functie van het natuurbeheer. Het aantal gebieden waar begrazingsbeheer wordt toegepast is ook in Vlaanderen de laatste decennia sterk toegenomen. Van de grote grazers wordt verwacht dat ze de biodiversiteit van het natuurgebied in stand houden of vergroten.

Op het einde van de jaren '90 werd in verschillende natuurreservaten aan de Vlaamse kust met begrazingsbeheer gestart. Op dat moment was er slechts weinig kennis voorhanden over de mogelijkheid dat de grazers in dergelijke nutriënt-gelimiteerde, struweel-gedomineerde terreinen kunnen overleven zonder problemen enerzijds, en anderzijds of de grazers kunnen voldoen aan de beheersdoelstellingen. De beherende instantie introduceerde verschillende soorten grote grazers zodat kon geëvalueerd worden welke soorten (rassen) het best een antwoord boden op zowel de 'survival-vraag' als de 'impact-vraag'. In de verschillende gebieden grazen nu schapen, runderen, paardachtigen en ezels. De specifieke beheersdoelstellingen variëren naargelang het natuurgebied, maar globaal worden volgende doelstellingen geformuleerd

voor het begrazingsbeheer in de duinen. Begrazing moet de uitbreiding van dominante, zich snel uitbreidende grassoorten en struweelsoorten verhinderen, moet het open karakter van de specifieke duinvegetaties helpen behouden of herstellen, en moet in de monotone, soortenarme vegetaties voor een verhoogde structurele diversiteit zorgen.

2.10.1.3 Doelstelling en hypotheses

Dit onderzoek beoogt inzichten te verwerven in het (foerageer-)gedrag en habitatgebruik van grote herbivoren in een laag-productieve omgeving, met een zekere ruimtelijke en temporele heterogeniteit. We focusten op verschillende herbivoorsoorten en -rassen (Schotse hooglandrunderen, Shetland en Haflinger pony's en ezels), omdat we verschillen in hun foerageergedrag verwachtten als gevolg van de fysiologische en morfologische verscheidenheid. Uiteindelijk kunnen de resultaten ook bijdragen tot het begrijpen van de herbivoorimpact.
De volgende hypotheses werden geformuleerd:
We verwachten dat runderen en paardachtigen, die in een laag-productieve omgeving leven waar geprefereerde graslanden (met hoog-kwalitatieve grassen) slechts een klein deel van het leefgebied uitmaken, een breder habitatgebruik zullen vertonen om aan hun behoeften te voldoen. De runderen en paardachtigen worden verondersteld ook in (door grote herbivoren) minder gegeerde vegetatietypes, zoals struweel en bos, te foerageren.
Aangezien de gebieden een seizoenale variatie in voedselbeschikbaarheid en –kwaliteit vertonen, verwachten we dat de dieren hun foerageergedrag hieraan zullen aanpassen, met een verhoogde graasactiviteit in struweel en bos gedurende herfst en winter.
We veronderstellen dat runderen en paardachtigen zullen verschillen in sommige aspecten van hun foerageergedrag aangezien beide herbivoortypes aanzienlijke fysiologische en morfologische verschillen vertonen. Wanneer beide soorten in eenzelfde gebied grazen wordt nichedifferentiatie verwacht: beide soorten zullen ofwel in ander vegetatietypes grazen, ofwel zullen ze andere niches begrazen met een andere soortensamenstelling of vegetatiehoogte wanneer ze in dezelfde types foerageren.
Omdat zogende dieren hogere voedselbehoeftes hebben in vergelijking met niet-zogende dieren, verwachten we dat zogende merries een aangepast foerageergedrag zullen vertonen t.o.v. niet-zogende merries. We voorspellen dat zogende merries een hogere opname bereiken door langer te grazen en/of sneller te happen en als dusdanig meer happen te nemen.
In tegenstelling tot paarden grazend in kleinere weides, verwachten wij dat vrij-foeragerende paarden in heterogene gebieden hun defecatiegedrag niet concentreren in latrinegebieden, maar simpelweg defeceren waar ze grazen.
Aangezien verschillende paardachtigen variëren in morfologische en fysiologische aspecten, veronderstellen we dat verscheidende paardensoorten en –rassen variaties zullen vertonen in hun foerageergedrag. Graasduur, vegetatieselectie, biomassaconsumptie en consumptie van houtige gewassen kan variëren tussen paardachtigen, vooral wanneer de ezel wordt vergeleken met Haflinger en Shetland pony's.

2.10.1.4 Studiegebieden

Het veldonderzoek werd uitgevoerd in vier studiegebieden (Fig. 1.1, 2.1), gesitueerd in drie natuurreservaten: Westhoek, Houtsaegerduinen en Ghyvelde. De eerste twee bevinden zich in de Belgische kustduinen nabij de Franse grens. Ghyvelde is een oud duingebied in Frankrijk vlakbij de noord-Franse kust en grenzend aan een gelijkaardig duingebied in België. Al deze gebieden zijn relatief nutriëntarme systemen (Tabellen 2.4-2.8), met een ruimtelijk heterogeen vegetatiepatroon (Fig. 2.2-2.5). Grote herbivoren werden in de vier terreinen geïntroduceerd als beheersmiddel, ze zijn er vrij-foeragerend en blijven er jaarrond.

De vier studiegebieden zijn:

- Westhoek-Zuid (ca 60 ha) waar een kudde Shetland pony's en een kleine groep Schotse hooglandrunderen graast
- Westhoek-Noord (ca 54 ha) wordt begraasd door Konik pony's en Schotse hooglandrunderen
- Houtsaegerduinen (ca 80 ha) met ezels als grazers
- Ghyvelde (ca 75 ha) wordt begraasd door Haflinger pony's

2.10.2 Foerageergedrag en habitatgebruik van grote herbivoren in kustduinreservaten

Haflinger pony's, Shetland pony's en ezels in de duinen vertonen gelijkaardig time-budget als andere vrij-foeragerende paardachtigen in een gematigd klimaat. Gedurende de dag wordt het grootste deel van hun tijd besteed aan grazen. De Schotse Hooglandrunderen spenderen minder tijd aan grazen dan de paardachtigen.

De gemiddelde graasduur per dag varieert tussen de seizoenen, met de kleinste graasduur in de zomer, zowel bij de paardachtigen als de runderen. Dit is mogelijks een aanpassing aan voedselbeschikbaarheid en –kwaliteit. Alle herbivoren spenderen het grootste deel van hun graasduur in de gras-gedomineerde vegetaties.

Wij verwachtten een duidelijke habitat shift van deze grazige vegetaties naar het struweel of het bos gedurende de seizoenen met lage primaire productie, in het bijzonder in de winter. Hoewel er een verminderde graasactiviteit in de gras-gedomineerde vegetaties in de winter is vastgesteld, werd onze hypothese niet volledig bevestigd. De Haflinger pony's foerageerden niet meer in het struweel of bos gedurende de winter, maar verhoogden verrassend genoeg hun graasduur in de zeer laagproductieve mosduinen gedurende die periode. Shetland pony's en Schotse Hooglandrunderen foerageerden meer in het struweel in de herfst en de winter, maar enkel de runderen verhoogden hun browse activiteit in het struweel, terwijl de pony's er hun dieet van vnl. grassen behielden. Het bos kende een hogere graasdruk in de lente, zowel door de pony's als de runderen, maar niet in de winter of herfst. Het habitatgebruik van de ezels bleek zeer flexibel en veranderde gedurende de drie onderzoeksjaren. In vergelijking met de zomer en de lente werd in de herfst en winter van 1998 meer in het bos gegraasd, terwijl in de herfst en winter van 1999, maar vooral van 2000 duidelijk meer in het struweel werd gefoerageerd. Runderen en ezels vertonen de duidelijkste habitatshift van de grazige vegetaties naar struweel en bos in herfst en winter, en beantwoorden dus het meest aan onze vooropgestelde hypothese.

Dieetsamenstelling (aandeel grassen, kruiden en houtige planten in het dieet) van Shetland pony's, Hooglandrunderen en ezels werd onderzocht. De drie soorten zijn echte "grazers" met vooral grassen (in de brede zin, dus ook zegges en russen) in hun dieet. Desalniettemin is de dieetsamenstelling afhankelijk van het seizoen en de vegetatie waarin gefoerageerd werd. In het geval van de ezels analyseerden we ook in hoeverre Dieetsamenstelling veranderde over een periode van twee jaar, en concludeerden dat, net zoals het habitatgebruik, de dieetsamenstelling flexibel is over de tijd.
Wij veronderstelden dat runderen en pony's meer onderlinge variatie in dieetsamenstelling zouden vertonen. Maar beiden concentreerden zich op grassen. Een belangrijk verschil is echter dat de runderen houtige planten consumeerden, terwijl de pony's dat heel zelden deden. In de zomer en de herfst aten de runderen relatief gezien ook meer kruiden dan de pony's. In de lente verhoogden de pony's hun proportie kruiden in het dieet aanzienlijk ten opzichte van de runderen, terwijl deze laatste in de lente nog meer houtige planten opnamen.
Van de ezels werd verwacht dat zij meer zouden browsen dan andere paardachtigen. Zoals hierboven gesteld, bestaat het dieet van de ezels in de Houtsaegerduinen echter voornamelijk uit grassen. Toch browsten de ezels aanzienlijk meer dan de pony's in Weshtoek-Zuid en vertoonden een browse activiteit vergelijkbaar met die van de runderen.

Een ander element van het habitatgebruik is de manier waarop herbivoren hun faeces verspreiden in hun leefgebied. Paarden, die vrij foerageren in grote, heterogene gebieden, vertonen geen latrinegedrag, zoals paarden gestationeerd in kleinere weides. Haflinger pony's in Ghyvelde, Shetland pony's in Westhoek-Zuid, Konik pony's in Westhoek-Noord en ezels in Houtsaegerduinen defeceren en urineren waar ze grazen. De ruimtelijke spreiding van de eliminatie door pony's is zeer sterk gecorreleerd aan de ruimtelijke spreiding van het graasgedrag. Mogelijk speelt het aantal dieren per oppervlakte-eenheid een rol in de verklaring van dit verschil met paarden in weides. De heterogeniteit en de primaire productiviteit van de omgeving, alsook parasitaire status van de dieren kunnen van belang zijn. Het besluit dat pony's defeceren waar ze grazen heeft belangrijke gevolgen voor het natuurbeheer.

2.10.3 Verschillen in foerageergedrag tussen herbivoortype, soorten en rassen

Foerageergedrag en habitatgebruik van runderen en paardachtigen is reeds enkele malen vergeleken in diverse ecosystemen in de gematigde regio. Deze studie maakt deze vergelijking echter voor de eerste maal in een kustduinsysteem.
Ondanks het feit dat Schotse Hooglandrunderen een veel groter lichaamsgewicht hebben dan de Shetland pony's consumeren ze eenzelfde biomassa per individu. De verschillen in habitatgebruik en dieetsamenstelling zullen dus de verschillen in impact op de vegetatie bepalen. Beide herbivoren consumeren vnl. grassen, maar runderen consumeren meer kruiden en meer houtige gewassen dan pony's (zoals hierboven reeds gemeld). Wat betreft het habitatgebruik concentreren de pony's hun graasactiviteiten meer in de gras-gedomineerde vegetatietypes dan de runderen. De foerageeractiviteiten van de runderen in het struweel bereiken een piek in de herfst (dan grazen ze evenveel in het struweel als in het grazige habitat), deze in het bos bereiken een piek in de lente (dan grazen ze veel meer in het bos dan in het grazige habitat). Wanneer de runderen in struweel en bos grazen verhogen ze het aandeel kruiden en houtige gewassen in hun dieet. Toch prefereren zowel de runderen als de pony's te grazen in de graslanden (één van de vijf onderscheiden vegetatietypes binnen het grazige habitat). In deze graslanden grazen de pony's meer dan de runderen in de kortste vegetatiehoogtes.
Dichte, gesloten struwelen lijken een grotere barrière te vormen voor de pony's dan voor de runderen. De hoornen met grote spanwijdte van de Schotse Hooglandrunderen lijken hen te helpen bij het doorkruisen van het struweel.
Runderen lijken ook meer exploratief te zijn. Hun terreingebruik (het gebruik van het gehele beschikbare gebied) was 'breder'.

De ezel spendeerde minder tijd aan het grazen dan de Shetland pony's en Haflingerpony's. Het aantal genomen happen was veel kleiner bij de ezels dan bij de Shetland pony's. Wij veronderstelden dat ezels een lagere metabolische snelheid hebben en dit in combinatie met de betere verteringscapaciteiten zorgt ervoor dat de ezel in een kortere tijdsduur zijn voedselbehoeften kan invullen. Daarnaast opperden we ook dat de ezel een geringere biomassa per eenheid lichaamsgewicht consumeert dan de pony.
De betere verteringscapaciteit kan er ook toe leiden dat de ezel minder voor kwaliteit moet selecteren in vergelijking met andere paardachtigen. We vonden inderdaad dat ezels binnen de grazige vegetaties niet alleen de meest kwalitatieve vegetatietypes prefereerden, maar ook een preferentie vertoonden voor de minder nutritieve types. Bepaalde eerder laagkwalitatieve grassoorten (bvb. *Festuca juncifolia*) maakten inderdaad een aanzienlijk deel uit van het ezeldieet.
De ezels consumeerden ook een groter aandeel houtige gewassen dan de Shetland pony's. Mogelijks kunnen de ezels beter omgaan dan andere paardachtigen met de hoge lignine-inhoud van deze houtige gewassen, misschien door een aangepast kauwgedrag.
Deze vastgestelde verschillen met pony's kunnen echter ook het gevolg zijn van de verschillen in leefgebied. Meer onderzoek is nodig, maar onze data suggereren alvast dat de ezel een geschikte herbivoor kan zijn voor het begrazingsbeheer in droge laag-productieve gebieden.

Voedselbehoeften zijn mede afhankelijk van de reproductieve staat van een dier, en zijn hoger bij zogende dieren. Wij vonden dat zogende merries inderdaad een aangepast foerageergedrag vertoonden om aan deze verhoogde behoeftes te voldoen, in vergelijking met niet-zogende merries. Zowel de zogende pony's als de zogende ezels verhoogden hun hapsnelheid en niet hun graasduur, met een hoger aantal geconsumeerde happen als gevolg. Daarenboven verhoogden ze hun extra graasinspanningen vooral in deze items die het meest begraasd worden door de paardachtigen in het algemeen.

2.10.4 Mechanismen van het foerageergedrag

Aan de hand van onze veldobservaties suggereerden we enkele mechanismen die volgens ons een rol spelen in het foerageergedrag op het landschapsniveau, naast de algemeen aangenomen elementen zoals voedselbeschikbaarheid en -kwaliteit. Enerzijds onderscheidden we elementen die gerelateerd zijn aan de omgeving van het dier. Anderzijds spelen ook dier-gerelateerde factoren een rol.
Beschikbaarheid (en dus ook bereikbaarheid) en ruimtelijk configuratie van geprefereerde vegetatietypes zal het terreingebruik mede bepalen. Waar deze types meer verspreid zijn als kleinere patches over het ganse leefgebied, zoals in Houtsaegerduinen, zullen de dieren meer genoodzaakt zijn om zich te verplaatsen en meer op zoek te gaan naar alternatieve graasplekken. Ook minder gegeerde vegetatietypes zullen meer begraasd worden, omdat de herbivoren er ook meer in contact mee komen vanuit de kleinere grazige patches.
De aanwezigheid van water in het gebied bepaalt mede het terreingebruik. In Westhoek-Zuid bevinden er zich meerdere poelen in de zeer intens begraasde, grote graslandpatches. Wij vermoeden dat met de locatie van de poelen op een grotere afstand van deze gegeerde graasplaatsen, de dieren er iets minder zouden grazen. Wellicht speelt de locatie van water een geringere rol in het geval van de ezels aangezien deze een veel geringere drinkbehoefte vertonen dan pony's.
Verschillen in verplaatsingspatronen tussen soorten en rassen kan een rol spelen in het gebruik van de omgeving. We vermeldden reeds dat runderen veel gemakkelijker zich door een dicht struikgewas verplaatsen dan pony's. Ook de meer recente ervaringen van een herbivoor kunnen bijdragen tot een efficiënter terreingebruik. Graasden de herbivoren vóór introductie in een homogeen of heterogeen terrein? Daarenboven, ervaren individuen die al jaren in een heterogeen, complex gebied grazen, worden beter niet uit een gebied weggehaald aangezien zij hierover een gedegen kennis beschikken. Zij gebruiken hun leefgebied op een efficiëntere manier dan nieuwkomers.
Tenslotte, kuddestructuren beïnvloeden ook het terreingebruik. In Westhoek-Zuid stelden wij vast dat gedurende de bronstperiode de hengst de merries meer bijeen hield dan gedurende de rest van het jaar. Een groepje jonge hengsten foerageerde niet in de nabijheid van de haremgroep. De aanwezigheid van dergelijke groep verbreedt het algemeen terreingebruik.

2.10.5 Impact van de herbivoren op hun omgeving

De duidelijkste impact van de herbivoren op de vegetatie wordt verwacht in de plantengemeenschappen waarin de grootste foerageeractiviteit wordt vastgesteld. Anderzijds speelt ook de graasgevoeligheid van een plantengemeenschap een duidelijke rol.
De resultaten tonen dat pony's, runderen en ezels een significante impact op gras-gedomineerde habitats kunnen hebben. Binnen dit grazige habitat kennen niet alle onderscheiden vegetatietypes echter eenzelfde begrazingsdruk, enerzijds omdat ze niet allen even intens begraasd worden, maar ook omdat ze een verschillende oppervlakte hebben. In Westhoek-Zuid kennen de graslanden de grootste begrazingsdruk per hectare, zowel door de runderen als door de pony's. In Houtsaegerduinen varieerde de begrazingsdruk over de jaren. In 1998 kenden de graslanden, ruige graslanden en open vegetaties en mosduinen de grootste begrazingsdruk per hectare, in 2000 was de grootste begrazingsdruk terug

te vinden in de ruige vegetaties (Tabel 6.3). De mosduinen worden geacht eerder kwetsbaar te zijn ten aanzien van betreding. Toch lijkt het erop dat de ezels, die vrij intens de mosduinen begrazen, geen zichtbare aantasting veroorzaken van de fragiele moslaag. Wanneer ze zich enkel door de mosduinen verplaatsen, gebruiken ze de bestaande paden.
Calamagrostis epigejos wordt beschouwd als een problematische, dominante grassoort. Het blijkt één van de meest begraasde soorten te zijn. De vitaliteit van deze dominante soort wordt onderdrukt door begrazing en dit creëert potenties voor andere soorten. Onderzoek heeft reeds de achteruitgang van *C. epigejos* vastgesteld in de graslanden die door deze soort gedomineerd zijn. Dus begrazing lijkt een goed middel om deze soort te bestrijden.

Hoewel de pony's, runderen en ezels een aanzienlijke tijd (maar een veel geringere tijd dan in het gras-gedomineerde habitat) in deze habitat types foerageren, is hun impact hierop minimaal, omdat het aandeel struweel en bos zeer groot is in de studiegebieden (Tabel 6.3). Toch, de herbivoren verhoogden in herfst en winter hun graasactiviteit in het struweel, waar ezels en runderen bovendien houtige soorten consumeerden. *Ligustrum vulgare* en *Salix repens* werden veelvuldig gegeten door respectievelijk ezels en runderen. De potentie is aanwezig dat runderen en ezels een impact hebben op de struweeluitbreiding door deze soorten. Echter, de vermindering van het oppervlakte struweel zal wellicht niet bereikt worden met begrazing als enig beheersmiddel. Daarenboven worden bepaalde houtige soorten helemaal niet of slechts sporadisch aangevreten. *Hippophae rhamnoides,* die als een problematische soort wordt beschouwd, wordt wel gegeten, doch in geringe mate, door de runderen in de Westhoek, maar wordt niet door de ezels geconsumeerd (tenzij af en toe de bessen). Struweeluitbreiding door *H. rhamnoides* zal dus niet verhinderd worden door de ezels.
Schotse Hooglandrunderen hebben niet alleen een potentiële impact door directe consumptie van houtige soorten in het struweel. Door hun grote omvang en wijde horens maken zij het struweel open en minder vitaal wanneer zij zich er doorheen verplaatsen.

Een ander aspect van het foerageergedrag van grote herbivoren is het terreingebruik, nl. de manier waarop de grazers het gehele voor hen beschikbare terrein gebruiken. Het is kenmerkend voor begrazing in een heterogeen landschap dat bepaalde stukken intensief begraasd worden en dat andere zelden bezocht worden. Er zal dus een gradiënt zijn van 'intensief beheer' tot 'beheer van niets doen'. Soorten verschillen in hun terreingebruik. In de Westhoek is de graasdruk van de runderen meer verdeeld over het ganse terrein, in vergelijking met de graasdruk van de pony's. Die laatsten concentreren zich duidelijk meer in en rond een groter, aaneengesloten, grazig deel.

Nutriëntentransfer is vaak aangebracht als één van de invloeden van begrazing. Een afvoer van nutriënten gebeurt vanuit intensief begraasde plaatsen naar zones waar een concentratie van faeces plaatsvindt. Dit fenomeen, reeds vastgesteld in gebieden begraasd door schapen en runderen, vindt echter niet plaats op grote schaal in terreinen begraasd door paardachtigen. Paarden, vrij-foragerend in relatief grote, heterogenene gebieden defeceren waar ze grazen.
Het eliminatiepatroon heeft ook een rol in de verspreiding van zaden. Grote herbivoren kunnen zaden verspreiden via hun mest (endozoöchorie) of hun vacht (epizoöchorie). Aangezien dat de meest begraasde habitattypes ook de meest bemeste habitattypes zijn, hebben zaden van plantensoorten geconsumeerd in de gras-gedomineerde vegetatietypes veel kans om geëlimineerd te worden in gras-gedomineerde types

2.10.6 Verder onderzoek

Het is moeilijk om uitspraken te doen over verschillen in graasgedrag en habitatgebruik tussen verschillende soorten (en rassen) herbivoren, wanneer deze soorten in verschillende terreinen grazen. De beschreven verschillen kunnen evenzeer het effect zijn van de verschillen tussen de leefgebieden, als het gevolg zijn van de dier-specifieke kenmerken. Alle studiegebieden zijn kustduingebieden, binnen eenzelfde klimaat, maar toch met veel ruimtelijke verschillen in vegetatiepatronen. Ruimtelijke heterogeniteit wordt bepaald door vele factoren, o.a. door beschikbaarheid van de onderscheiden habitattypes, alsook de ruimtelijke configuratie van die types. Op zijn beurt bepaalt de ruimtelijke heterogeniteit in grote mate het habitatgebruik. Toekomstig onderzoek naar de verschillen in foerageergedrag tussen paardachtigen moet deze variatie tussen studiegebieden uitsluiten. Dat kan door de verschillende herbivoren in eenzelfde gebied te laten foerageren, zoals in het geval van de studie over pony's en runderen. Nochtans, indien dan verschillen worden gevonden kan dit ook het gevolg zijn van competitie. De soorten voor een periode apart in het gebied laten grazen, kan dit effect voorkomen. Daarenboven, willen we er ook op wijzen dat het foerageergedrag een flexibel item is, zoals aangetoond in het ezelonderzoek. Het lijkt er dus op dat langetermijn-onderzoek nodig is.
Recent worden ook experimentele set-ups ontworpen om specifieke begrazings-gerelateerde vragen te beantwoorden. Deze manier van onderzoek heeft het grote voordeel dat op één vraag kan geconcentreerd worden en dat 'storende factoren' worden uitgesloten. Voor heel wat vragen i.v.m. habitatgebruik en foerageergedrag is het nog volledig 'vissen' naar de mogelijke mechanismen die dit gedrag mede bepalen. Experimenten kunnen hier een geschikt middel zijn om de invloed van gesuggereerde mechanismen te achterhalen. Naderhand dienen deze bevindingen in een meer natuurlijke situatie geverifieerd te worden.
Ook het onderzoek naar het habitatgebruik van de grote grazers in de duinen kan op deze manier worden benaderd. Voorbeelden van experimentele designs zijn vooral voorhanden wat betreft het effect van heterogeniteit in graslanden op

het foerageergedrag van de herbivoren. Het is een uitdaging om dergelijke vragen naar het struweel-vraagstuk te verplaatsen.

3 Begrazing door het konijn (*Oryctolagus cuniculus* L.) in de Vlaamse en Noord-Franse Kustduinen

Nele SOMERS[1], Katrien DE MAEYER[1], Eric COSYNS[1] & Maurice HOFFMANN[1,2]

[1] Onderzoeksgroep Terrestrische Ecologie, Vakgroep Biologie, Universiteit Gent, K. L. Ledeganckstraat 35, B-9000 Gent

[2] Onderzoekscel Landschapsecologie en Natuurbeheer, Instituut voor Natuurbehoud, Kliniekstraat 25, B-1070 Brussel

3.1 Het konijn en begrazingsbeheer?

Bij de monitoring van begrazingsbeheer wordt meestal enkel onderzocht wat de effecten zijn van begrazing door (geïntroduceerde) grote herbivoren (bijvoorbeeld COSYNS *et al.* 2001). In de meeste natuurgebieden leven echter ook andere herbivoren, die eveneens de vegetatie kunnen beïnvloeden: in onze streken gaat het dan voornamelijk over kleine vertebraten (konijnen, hazen, muizen,...) en ongewervelden (sprinkhanen, kevers,...). In de Vlaamse en Noord-Franse kustduinen is het Europese "wilde" konijn (*Oryctolagus cuniculus* L.) de belangrijkste "natuurlijke" herbivoor (RAPPÉ *et al.* 1996: 192). Na de laatste ijstijd was het verspreidingsareaal van het konijn teruggedrongen tot Zuidwest-Europa (Spanje en Zuidwest-Frankrijk). Sinds de Middeleeuwen werd dit areaal met menselijke hulp spectaculair uitgebreid, voornamelijk door toedoen van abdijen en kloosters (TACK *et al.* 1993, RAPPÉ *et al.* 1996). Een tiental eeuwen na de invoer van het konijn in onze kustduinen (TERMOTE 1992: 62) is het konijn een sleutelsoort geworden voor dit gebied (RAPPÉ *et al.* 1996: 167), door zijn niet te negeren invloed op vegetatie en bodem (zie bijvoorbeeld ZEEVALKING & FRESCO 1977)). Als we herbivorie in deze natuurgebieden goed willen begrijpen, is het dan ook belangrijk rekening te houden met de aanwezigheid van deze kleine grazer.

Om die reden werd in 1999 in het kader van de onderzoeksopdracht "Evaluatie BEgrazing KUStduinen" een begrazingsonderzoek opgestart dat voornamelijk focust op het konijn. Deze studie wordt uitgevoerd door de Onderzoeksgroep Terrestrische Ecologie (vakgroep Biologie, Universiteit Gent) in samenwerking met het Instituut voor Natuurbehoud. De eerste resultaten worden besproken in dit hoofdstuk en zijn ook meer in detail te raadplegen in SOMERS (2002).

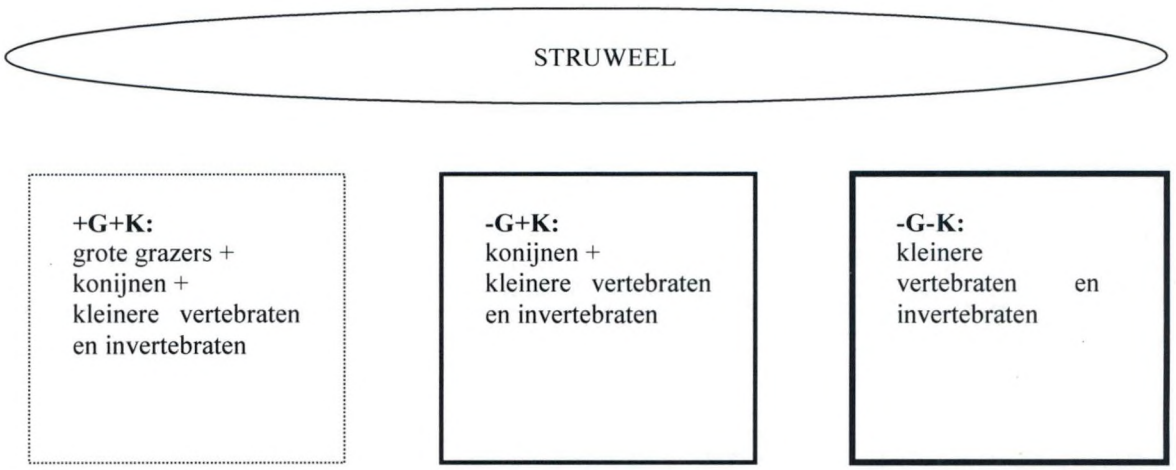
Het studieobject, *Oryctolagus cuniculus* L., het konijn (foto Johan De Meester).

3.2 De invloed van herbivoren op de vegetatiesamenstelling- en structuur in gebieden met geïntroduceerde grote grazers en konijnen

3.2.1 Werkwijze: het exclosure-onderzoek

In 1999 en 2000 werd in drie studiegebieden een aantal exclosures opgezet: 5 in de IJzermonding (Nieuwpoort, België), 3 in de Doornpanne (Oostduinkerke, België) en 5 in Dune fossile de Ghyvelde (Ghyvelde, Frankrijk). Elk van de drie gebieden kent een jaarrondbegrazing met grote grazers (respectievelijk Mergellandschapen, Shetland pony's en Haflinger pony's). Iedere exclosure is tegen aan een struweelrand gelegen en bestaat uit drie verschillende behandelingen (zie *Fig. 3. 1*):
-G-K: omheining aanwezig waardoor noch grote grazers, noch konijnen toegang hebben tot de vegetatie
-G+K: omheining aanwezig waardoor grote grazers de vegetatie niet kunnen bereiken, maar die wel toegankelijk is voor konijnen
+G+K: geen omheining aanwezig, zodat alle aanwezige herbivoren een invloed kunnen uitoefenen op de omgeving

Figuur 3.1 - Opbouw van de exclosures. De behandeling -G-K sluit zowel grote grazers als konijnen uit. De behandeling -G+K sluit enkel de grote grazers uit. De behandeling +G+K is toegankelijk voor alle grazers (geen omheining aanwezig). Elke exclosure is steeds tegen het struweel aan gelegen.



In iedere behandeling werden 6 permanente kwadraten (zogenaamde pq's) van 75 cm op 75 cm afgebakend. In deze pq's werden volgende gegevens verzameld:
Alle aanwezige plantensoorten (hogere planten en mossen) en korstmossen werden genoteerd.
De bedekking van iedere plantensoort werd geschat en genoteerd met behulp van de Londo-schaal (LONDO 1975).
Er werd telkens een procentuele schatting gemaakt van:
de totale bedekking
de bedekking door de struiklaag (houtige planten)
de bedekking door de kruidlaag (totaal)
de bedekking door de hoge kruiden (kruidige planten met een hoogte van meer dan 50 cm)
de bedekking door lage kruiden (kruidige planten met een hoogte van minder dan 50 cm)
de bedekking door grassen (Poaceae) en grasachtigen (Cyperaceae en Juncaceae)
de bedekking door rozetplanten
de bedekking door de moslaag (korstmossen inbegrepen)
de bedekking door de strooisellaag
Op 25 punten in iedere pq werd de hoogte van de vegetatie gemeten. Deze punten zijn telkens gelegen op de punten van een vast raster.
Maandelijks werd in alle voor konijnen toegankelijke pq's het aantal konijnenkeutels geteld. Dit stelt ons in staat de begrazingsdruk door konijnen in deze studiegebieden globaal in te schatten. Populatiedensiteiten werden berekend volgens de methode van TAYLOR & WILLIAMS (1956), met correctie voor de verteringssnelheid van de keutels.

In SOMERS (2002) wordt een uitgebreide vergelijking gemaakt van de vegetatiekenmerken van de verschillende behandelingen en worden de gegevens verzameld tijdens de zomer van 2001 vergeleken met de gegevens van de zomer van 2000. We beperken ons hier tot de meest opvallende resultaten.

Exclosures met toegang voor konijn en kleinere herbivoren (links) en exclosure met enkel toegang voor herbivoren kleiner dan het konijn (rechts)

3.2.2 *Resultaten van het exclosure-onderzoek*

De resultaten van het vegetatie-onderzoek zijn sterk verschillend voor de IJzermonding en de Doornpanne. In Ghyvelde treffen we een eerder intermediaire situatie aan die moeilijker te interpreteren is. Daarom zullen we ons in wat volgt voornamelijk concentreren op de resultaten van de IJzermonding en de Doornpanne.

Wat opvalt in de IJzermonding is dat de verschillen tussen de +G+K-behandeling en de -G+K-behandeling eerder gering zijn, terwijl de –G-K-behandeling sterk afwijkend is. Deze trend zet zich in in 2000, maar komt sterker naar voren in 2001. Tabel 3.1 toont de gemiddelde waarde van een aantal parameters betreffende de vegetatiestructuur.

Tabel 3.1 - Gemiddelde waarde (per behandeling en per jaar) van een aantal onderzochte kenmerken van de vegetatiestructuur in de opnames gemaakt in de IJzermonding.

IJzermonding	zomer 2000			zomer 2001		
	+G+K	*-G+K*	*-G-K*	*+G+K*	*-G+K*	*-G-K*
Vegatiehoogte (cm)	18	19	28	22	25	42
Totale bedekking (%)	89	91	95	82	92	98
Bedekking grasachtigen (%)	35	47	48	36	44	64
Bedekking éénjarige plantensoorten (%)	7	8	7	7	7	5

Door middel van statistische technieken (One-Way ANOVA en Kruskal-Wallistest) werd nagegaan of de waargenomen verschillen ook significant waren (Tabel 3.2).

Tabel 3.2 - Resultaat van de testen uitgevoerd op een aantal onderzochte kenmerken van de vegetatiestructuur in de opnames gemaakt in de IJzermonding.
De "behandeling" is de groeperende variabele. Bij een One-Way ANOVA wordt bij "teststatistiek" de F-waarde weergegeven, "df" is het aantal vrijheidsgraden (respectievelijk between groups, within groups en totaal). De Post Hoc Comparison werd uitgevoerd met de Scheffe-test. Bij een Kruskal-Wallis Test wordt bij "teststatistiek" de Chi-Square-waarde weergegeven; "df" is het aantal vrijheidsgraden. Omdat een Post Hoc Comparison hier niet mogelijk is, werden ook steeds drie Mann-Whitney-testen uitgevoerd. Bij "teststatistiek" wordt de Mann-Whitney U-waarde weergegeven. ns = niet significant verschillend ($p > 0,05$), * = significant verschillend ($p < 0,05$), ** = zeer significant verschillend ($p < 0,01$).

Afhankelijke variabele	Gebruikte test	Test-statistiek	df	Significantie	
Vegetatiehoogte (cm)	Kruskal-Wallis Test	251,59	2	0,000	**
2000	Mann-Whitney: +G+K vs. -G+K	265312,00		0,057	ns
	Mann-Whitney: -G+K vs. -G-K	172027,50		0,000	**
	Mann-Whitney: +G+K vs. -G-K	161440,00		0,000	**
Totale bedekking (%)	Kruskal-Wallis Test	7,17	2	0,028	*
2000	Mann-Whitney: +G+K vs. -G+K	388,00		0,350	ns
	Mann-Whitney: -G+K vs. -G-K	340,50		0,092	ns
	Mann-Whitney: +G+K vs. -G-K	275,00		0,008	**
Bedekking grasachtigen (%)	Kruskal-Wallis Test	7,14	2	0,028	*
2000	Mann-Whitney: +G+K vs. -G+K	314,50		0,044	*
	Mann-Whitney: -G+K vs. -G-K	444,00		0,929	ns
	Mann-Whitney: +G+K vs. -G-K	277,00		0,010	**
Bedekking éénjarigen (%)	Kruskal-Wallis Test	0,67	2	0,714	ns
2000	Mann-Whitney: +G+K vs. -G+K	442,00		0,905	ns
	Mann-Whitney: -G+K vs. -G-K	406,50		0,519	ns
	Mann-Whitney: +G+K vs. -G-K	399,00		0,448	ns
Vegetatiehoogte (cm)	Kruskal-Wallis Test	589,47	2	0,000	**
2001	Mann-Whitney: +G+K vs. -G+K	244071,00		0,000	**
	Mann-Whitney: -G+K vs. -G-K	118900,50		0,000	**
	Mann-Whitney: +G+K vs. -G-K	95505,00		0,000	**
Totale bedekking (%)	Kruskal-Wallis Test	23,60	2	0,000	**
2001	Mann-Whitney: +G+K vs. -G+K	349,50		0,127	ns
	Mann-Whitney: -G+K vs. -G-K	188,00		0,000	**
	Mann-Whitney: +G+K vs. -G-K	136,00		0,000	**
Bedekking grasachtigen (%)	One-Way ANOVA	9,56	2 - 87 - 89	0,000	**
2001	Scheffe: +G+K vs. -G+K			0,489	ns
	Scheffe: -G+K vs. -G-K			0,012	*
	Scheffe: +G+K vs. -G-K			0,000	**
Bedekking éénjarigen (%)	Kruskal-Wallis Test	6,81	2	0,033	*
2001	Mann-Whitney: +G+K vs. -G+K	437,50		0,851	ns
	Mann-Whitney: -G+K vs. -G-K	312,00		0,040	*
	Mann-Whitney: +G+K vs. -G-K	286,50		0,015	*

Eenzelfde werkwijze werd toegepast op de gegevens van de Doornpanne (Tabel 3.3 en 3.4). In dit studiegebied sluit de behandeling waarbij enkel grote grazers werden uitgesloten eerder aan bij de behandeling waar zowel grote grazers als konijnen zijn uitgesloten, zodat de voor alle grazers toegankelijke pq's afwijken. Dit resultaat is dus sterk afwijkend van de situatie in de IJzermonding.

Tabel 3.3 - Gemiddelde waarde (per behandeling en per jaar) van een aantal onderzochte kenmerken van de vegetatiestructuur in de opnames gemaakt in de Doornpanne.

Doornpanne	zomer 2000			zomer 2001		
	+G+K	*-G+K*	*-G-K*	*+G+K*	*-G+K*	*-G-K*
Vegatiehoogte (cm)	16	28	42	28	45	54
Totale bedekking (%)	98	96	99	100	100	98
Bedekking grasachtigen (%)	50	53	55	62	73	77
Bedekking éénjarige plantensoorten (%)	23	17	12	3	2	1

Tabel 3.4 - Resultaat van de testen uitgevoerd op een aantal onderzochte kenmerken van de vegetatiestructuur in de opnames gemaakt in de Doornpanne.
De "behandeling" is de groeperende variabele. Bij een One-Way ANOVA wordt bij "teststatistiek" de F-waarde weergegeven, "df" is het aantal vrijheidsgraden (respectievelijk between groups, within groups en totaal). De Post Hoc Comparison werd uitgevoerd met de Scheffe-test. Bij een Kruskal-Wallis Test wordt bij "teststatistiek" de Chi-Square-waarde weergegeven; "df" is het aantal vrijheidsgraden. Omdat een Post Hoc Comparison hier niet mogelijk is, werden ook steeds drie Mann-Whitney-testen uitgevoerd. Bij "teststatistiek" wordt de Mann-Whitney U-waarde weergegeven. ns = niet significant verschillend ($p > 0,05$), * = significant verschillend ($p < 0,05$), ** = zeer significant verschillend ($p < 0,01$).

Afhankelijke variabele	Gebruikte test	Test-statistiek	df	Significantie	
Vegetatiehoogte (cm)	Kruskal-Wallis Test	361,77	2	0,000	**
2000	Mann-Whitney: +G+K vs. -G+K	65977,50		0,000	**
	Mann-Whitney: -G+K vs. -G-K	60991,50		0,000	**
	Mann-Whitney: +G+K vs. -G-K	27894,00		0,000	**
Totale bedekking (%)	Kruskal-Wallis Test	2,90	2	0,235	ns
2000	Mann-Whitney: +G+K vs. -G+K	152,00		0,705	ns
	Mann-Whitney: -G+K vs. -G-K	125,50		0,112	ns
	Mann-Whitney: +G+K vs. -G-K	128,50		0,144	ns
Bedekking grasachtigen (%)	One-Way ANOVA	0,21	2 - 51 - 53	0,811	ns
2000	Scheffe: +G+K vs. -G+K			0,918	ns
	Scheffe: -G+K vs. -G-K			0,975	ns
	Scheffe: +G+K vs. -G-K			0,816	ns
Bedekking éénjarigen (%)	One-Way ANOVA	1,22	2 - 51 - 53	0,303	ns
log(x+1)-getransformeerde	Scheffe: +G+K vs. -G+K			0,997	ns
waarden	Scheffe: -G+K vs. -G-K			0,386	ns
2000	Scheffe: +G+K vs. -G-K			0,430	ns
Vegetatiehoogte (cm)	Kruskal-Wallis Test	322,61	2	0,000	**
2001	Mann-Whitney: +G+K vs. -G+K	62425,00		0,000	**
	Mann-Whitney: -G+K vs. -G-K	79620,00		0,000	**
	Mann-Whitney: +G+K vs. -G-K	27515,50		0,000	**
Totale bedekking (%)	Kruskal-Wallis Test	3,49	2	0,175	ns
2001	Mann-Whitney: +G+K vs. -G+K	161,50		0,968	ns
	Mann-Whitney: -G+K vs. -G-K	135,00		0,406	ns
	Mann-Whitney: +G+K vs. -G-K	133,50		0,134	ns
Bedekking grasachtigen (%)	Kruskal-Wallis Test	6,88	2	0,032	*
2001	Mann-Whitney: +G+K vs. -G+K	104,00		0,064	ns
	Mann-Whitney: -G+K vs. -G-K	141,00		0,504	ns
	Mann-Whitney: +G+K vs. -G-K	82,50		0,012	*
Bedekking éénjarigen (%)	Kruskal-Wallis Test	10,43	2	0,005	**
2001	Mann-Whitney: +G+K vs. -G+K	81,00		0,009	**
	Mann-Whitney: -G+K vs. -G-K	158,50		0,906	ns
	Mann-Whitney: +G+K vs. -G-K	72,50		0,004	**

In de IJzermonding treedt een verruiging op in de pq's waar grote herbivoren noch konijnen kunnen komen; waar de konijnen wel nog grazen is deze verruiging minder uitgesproken. De verruiging uit zich vooral in een toegenomen vegetatiehoogte, vergrassing en een ophoping van strooisel. Als gevolg daarvan krijgen éénjarigen en rozetplanten minder kansen: deze planten doen het minder goed in de verruigde pq's. In de Doornpanne treedt de verruiging eveneens het sterkst op in de behandeling zonder grote grazers en konijnen; de behandeling waar enkel grote grazers uitgesloten zijn, verruigt ook sterk – veel meer uitgesproken dan in de IJzermonding.

Als gevolg van de verruiging in de –G-K-pq's in de IJzermonding kunnen we verwachten dat op termijn de soortensamenstelling in de niet door grote grazers en konijnen begraasde vegetatie anders zal worden dan de wel door deze dieren begraasde vegetatie. Een vergelijking van het gemiddelde aantal plantensoorten per pq in de IJzermonding wijst in deze richting (Tabel 3.5 & 3.6). Toch is het voorlopig in dit gebied nog nauwelijks gebeurd dat bepaalde soorten nergens meer voorkomen in de –G-K-behandeling. Een verschuiving in de abundantie van bepaalde duinplanten lijkt zich echter nu reeds te voltrekken (een afname van een aantal typische duinplanten in de niet door konijnen en grote herbivoren begraasde pq's – zie Tabel 3.7 en 3.8). Hierbij is het opnieuw zo dat de door alle grazers begraasde vegetatie slechts weinig verschilt van de vegetatie waar grote grazers niet grazen, maar de konijnen wel. Ook in de Doornpanne zien we verschuivingen optreden in soortensamenstelling: zo is het bijvoorbeeld zo dat een aantal voor het natuurbehoud interessante soorten (*Polygala vulgaris*, *Aira praecox*) zijn verdwenen uit de –G-K-pq's.

Tabel 3.5 - Gemiddeld aantal soorten per pq in de IJzermonding, zomer 2000 en 2001.

Behandeling	2000	2001
+G+K	16	22
-G+K	15	20
-G-K	15	18

Tabel 3.6 - Resultaat van de One-Way ANOVA uitgevoerd op het aantal soorten per pq in de IJzermonding, zomer 2001.
De F-waarde is de teststatistiek, "df" is het aantal vrijheidsgraden (between groups, within groups en totaal). ns = niet significant verschillend ($p > 0,05$), * = significant verschillend ($p < 0,05$), ** = zeer significant verschillend ($p < 0,01$).

One-Way ANOVA aantal soorten per pq			
F-waarde	df	Significantie	
11,88	2 - 87- 89	0,00	**
Scheffe (Post Hoc Comparison)			
		Significantie	
Controle vs. konijn		0,08	ns
Konijn vs. muis		0,04	*
Controle vs. muis		0,00	**

Tabel 3.7 - Gemiddelde bedekking per pq (in %) van een aantal plantensoorten in de IJzermonding.
Het gemiddelde werd berekend per behandeling en per zomer (2000/2001).

IJzermonding	Gemiddelde bedekking van een aantal plantensoorten (in %)					
	Zomer 2000			Zomer 2001		
Plantensoort	+G+K	-G+K	-G-K	+G+K	-G+K	-G-K
Arenaria serpyllifolia	1,67	0,87	1,20	1,17	0,97	0,77
Phleum arenarium	1,43	0,57	0,43	0,67	0,63	0,40
Sedum acre	3,87	3,40	3,47	4,20	3,13	2,50
Vulpia sp.	0,60	1,47	1,70	0,77	0,53	0,33

Tabel 3.8 - Resultaat van de testen uitgevoerd op de bedekking (% per pq) van een aantal plantensoorten aangetroffen in de IJzermonding, zomer 2001.
De "behandeling" is de groeperende variabele. Bij een Kruskal-Wallis Test wordt bij "teststatistiek" de Chi-Square-waarde weergegeven; "df" is het aantal vrijheidsgraden. Omdat een Post Hoc Comparison hier niet mogelijk is, werden ook steeds drie Mann-Whitney-testen uitgevoerd. Bij "teststatistiek" wordt de Mann-Whitney U-waarde weergegeven. ns = niet significant verschillend ($p > 0,05$), * = significant verschillend ($p < 0,05$), ** = zeer significant verschillend ($p < 0,01$).

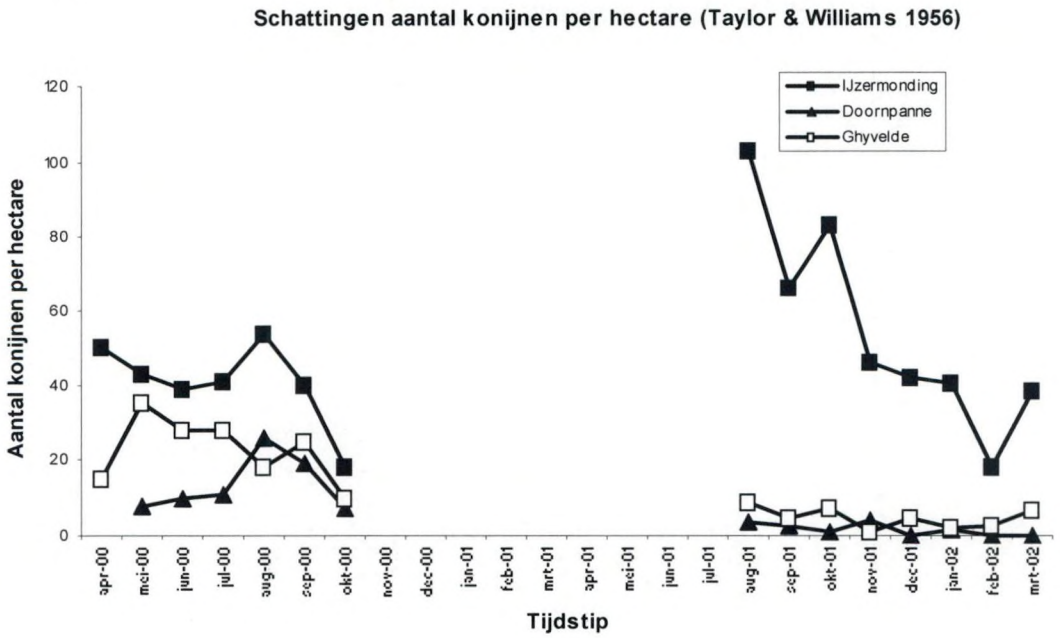
Plantensoort	Gebruikte test	Test-statistiek	df	Significantie	
Arenaria serpyllifolia	Kruskal-Wallis Test	5,56	2	0,062	ns
	Mann-Whitney : +G+K vs. -G+K	379,00		0,231	ns
	Mann-Whitney : -G+K vs. -G-K	379,00		0,245	ns
	Mann-Whitney : +G+K vs. -G-K	308,00		0,019	*
Phleum arenarium	Kruskal-Wallis Test	4,41	2	0,110	ns
	Mann-Whitney : +G+K vs. -G+K	420,50		0,627	ns
	Mann-Whitney : -G+K vs. -G-K	364,50		0,147	ns
	Mann-Whitney : +G+K vs. -G-K	324,00		0,035	*
Sedum acre	Kruskal-Wallis Test	5,81	2	0,055	ns
	Mann-Whitney : +G+K vs. -G+K	371,00		0,231	ns
	Mann-Whitney : -G+K vs. -G-K	372,50		0,240	ns
	Mann-Whitney : +G+K vs. -G-K	290,00		0,016	*
Vulpia species	Kruskal-Wallis Test	11,25	2	0,004	**
	Mann-Whitney : +G+K vs. -G+K	345,00		0,060	ns
	Mann-Whitney : -G+K vs. -G-K	360,00		0,121	ns
	Mann-Whitney : +G+K vs. -G-K	255,00		0,001	**

Globaal gezien kunnen we dus stellen dat de konijnenbegrazing in de IJzermonding wel degelijk een effect heeft op de vegetatie, maar toch lijkt het konijn ook hier het buitensluiten van grote grazers niet volledig te kunnen opvangen: getuige daarvan is bijvoorbeeld de significant hogere vegetatie bij het buitensluiten van grote herbivoren. Langs de andere kant veroorzaakt ook het konijn effecten die grote grazers alleen niet kunnen verwezenlijken: door het

graafgedrag van de konijnen ontstaat een mozaïek van plaatsen met omgewoeld zand en met vegetatie begroeide plaatsen, zoals blijkt uit de significante verschillen in totale bedekking (Tabel 3.2). De omgewoelde bodem kan kansen bieden aan vroege successiestadia om zich te handhaven in de duinen. In de Doornpanne was zeer weinig onbedekte bodem aanwezig in de pq's zodat we hierover voor dit gebied geen gelijkaardige conclusie kunnen trekken.

We kunnen ons nu afvragen waarom er zulke grote verschillen zijn tussen de resultaten van de IJzermonding en de Doornpanne. De oorzaak van dit verschil is meer dan waarschijnlijk het verschil in begrazingsdruk (*Fig. 3.2*): in de IJzermonding worden de pq's zeer veelvuldig bezocht door konijnen; in de Doornpanne was dit in 2001 nog nauwelijks het geval. Dit illustreert hoe belangrijk het is een beeld te hebben van de begrazingsdruk door de konijnenpopulatie bij dit soort onderzoek. Hierbij moet opgemerkt worden dat de in *Fig. 3.2* getoonde cijfers eerder een indicatie zijn voor de activiteit van de dieren op de plaats van telling i.p.v. een schatting van de omvang van de globale konijnenpopulatie in het hele studiegebied. Momenteel wordt gewerkt aan een experiment die een nauwkeuriger interpretatie van de tellingen zal toelaten.

Figuur 3.2 - Overzichtsgrafiek: aantal konijnen per hectare in de IJzermonding, de Doornpanne en Ghyvelde. De waarden werden berekend met de formule van TAYLOR & WILLIAMS (1956). Er werden geen waarnemingen gedaan van november 2000 tot juli 2001.



Het vegetatieonderzoek poogde tevens een bijdrage te leveren tot het begrijpen van de impact van herbivoren op verstruweling. Hier werden echter geen duidelijke antwoorden gevonden: mogelijk zal de verderzetting van het vegetatieonderzoek gedurende de komende jaren hier een beter beeld over geven.

3.3 De dieetsamenstelling van het konijn

3.3.1 Werkwijze: fecesanalyse

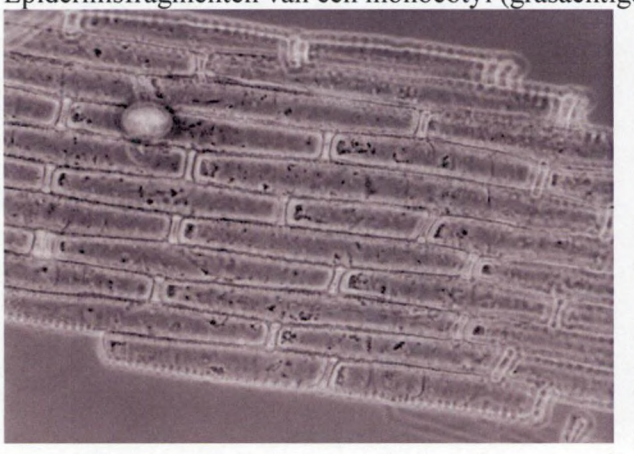
Een tweede luik in het onderzoek naar konijnenbegrazing had als doel het verwerven van inzicht over de dieetsamenstelling van de wilde konijnen in onze duinen: welke plantensoorten worden gegeten door de konijnen en treden seizoenale veranderingen op in dit dieet?

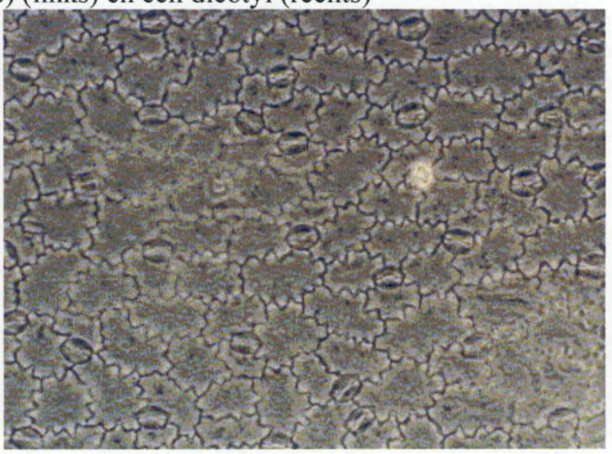
Naar analogie met onderzoeken uit het buitenland (o.a. BHADRESA 1977) werd hiervoor gebruikt gemaakt van fecesanalyse. Maandelijks wordt in de drie eerder vermelde studiegebieden een 30-tal verse konijnenkeutels ingezameld. In deze keutels bevinden zich resten van de geconsumeerde planten, namelijk epidermisfragmenten. Deze fragmenten zijn goed waarneembaar met de microscoop en vertonen bepaalde karakteristieken afhankelijk van de plantensoorten. De waargenomen fragmenten worden vergeleken (uitzicht van de cellen, afmetingen van de cellen, typische en opvallende kenmerken, ...) met fotomateriaal (epidermisfragmenten van planten die eveneens in de studiegebieden werden ingezameld). Deze referentiecollectie werd opgesteld door Katrien De Maeyer. Per maand en per studiegebied werd een 100-tal fragmenten geïdentificeerd. De kwantificering gebeurde door de oppervlakte van de fragmenten in te schatten. De uiteindelijke resultaten werden uitgedrukt in percentages.

3.3.2 Resultaten van de fecesanalyse

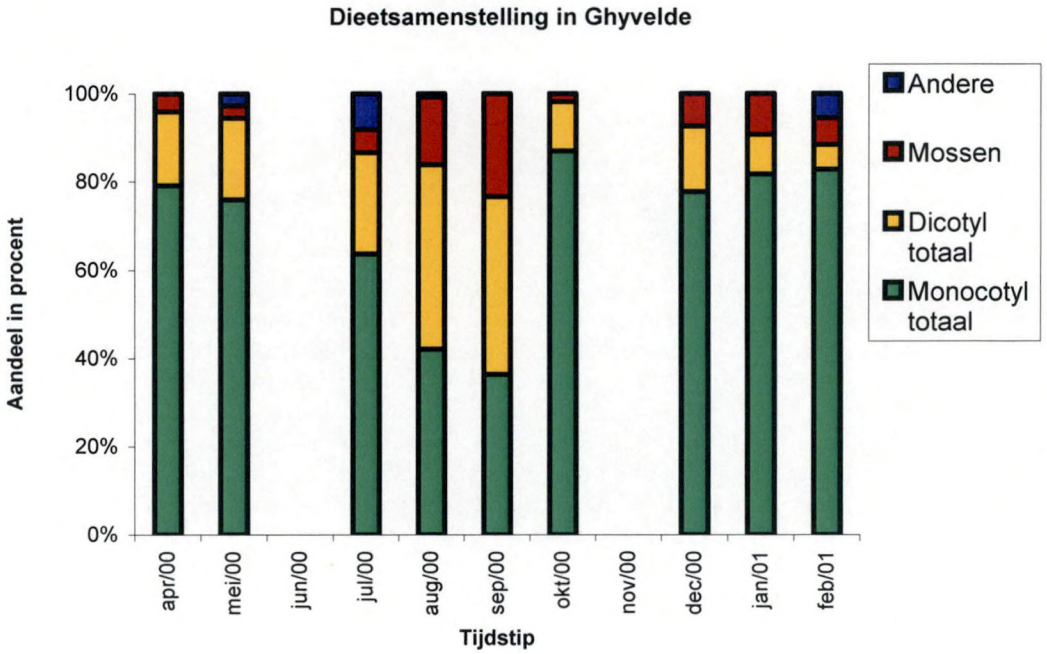
De fecesanalyse brengt aan het licht dat een zeer groot deel van het konijnendieet bestaat uit monocotylen (éénzaadlobbigen), voornamelijk grassen. *Festuca rubra* (Rood zwenkgras) wordt blijkbaar in hoge mate geconsumeerd. Het overwicht van grassen in de vegetatie op dat tijdstip van het jaar is een logische verklaring voor de grote aanwezigheid van deze plantengroep in het konijnendieet. In de lentemaanden wordt de beschikbaarheid van de dicotylen in het terrein reeds groter, maar het dieet blijft in hoofdzaak uit grassen en grasachtige planten bestaan. Tijdens de zomermaanden neemt het aandeel van dicotylen (tweezaadlobbigen) in het dieet echter zeer sterk toe: er is sprake van een zeer duidelijke seizoenaliteit. Vanaf de herfst (oktober) vinden we weer voornamelijk monocotylen terug in de keutels. In *Fig. 3.3* is te zien in welke verhouding de verschillende plantengroepen vertegenwoordigd zijn in het dieet van het konijn in Dune fossile de Ghyvelde.

Epidermisfragmenten van een monocotyl (grasachtige) (links) en een dicotyl (rechts)





Figuur 3.3 - De dieetsamenstelling van het konijn in Dune fossile de Ghyvelde. Er zijn geen gegevens beschikbaar voor juni 2000 en november 2000.



Op basis van de bouw van het spijsverteringsstelsel van het konijn en zijn beperkte lichaamsgrootte, kunnen we vermoeden dat konijnen selectief grazen en het meest kwaliteitsvol voedsel zullen verkiezen indien ze hiertoe de kans krijgen (DEMMENT & VAN SOEST 1984). Onze resultaten wijzen ook in die richting. Tijdens de wintermaanden is er in de schrale duingraslanden weinig kwaliteitsvol voedsel aanwezig en de konijnen moeten dan ook noodgedwongen overleven op meer vezelige, hoger opgeschoten grassen. De sterfte in konijnenpopulaties is dan ook het hoogst in de winter; konijnenpopulaties worden volgens WALLAGE-DREES (1988) dan ook voornamelijk gelimiteerd door voedselbeschikbaarheid tijdens de wintermaanden. Wanneer de konijnen in de zomer de keuze krijgen tussen monocotylen en de meer voedzame (minder vezelige) kruidige dicotylen dan krijgt deze laatste groep eveneens een belangrijke plaats in het konijnendieet. De vraag blijft waarom tijdens de lentemaanden nog steeds zoveel grassen worden gegeten. Het feit dat tijdens het voorjaar jonge en dus minder vezelige en meer eiwitrijke grasscheuten aanwezig zijn kan hiervoor een oplossing bieden. Om deze hypotheses te staven wordt het onderzoek naar het konijnendieet verdergezet. Eerst en vooral wordt een verbetering en verfijning van de gebruikte methode (fecesanalyse) uitgewerkt, daarna zal via vergelijking van het dieet met de voedselbeschikbaarheid in de studiegebieden een beeld gevormd worden van de dieetpreferenties. Deze waarnemingen worden aangevuld met resultaten van keuze-experimenten.

3.4 Eindconclusie & toekomstperspectieven

Volgens VAN BREUKELEN *et al.* (2002) zou het konijn zijn rol als sleutelsoort in de duinen kwijt zijn, omdat zijn invloed op de vegetatieontwikkeling sinds de jaren '50 (uitbraak van myxomatose) geleidelijk aan afgenomen is, en momenteel zou deze invloed niet meer of nauwelijks nog meetbaar zijn (o.a. wegens de komst van VHS). Het vegetatieonderzoek in de Vlaamse kustduinen wijst er echter op dat het konijn zijn sleutelrol plaatselijk nog steeds kan vervullen; de resultaten zijn verschillend van duingebied tot duingebied, en voornamelijk afhankelijk van de frequentie waarmee de konijnen de vegetatie gebruiken, hetgeen op zijn beurt afhankelijk is van onder andere de populatiegrootte. Het vegetatieonderzoek wordt momenteel nog steeds opgevolgd; de hoofdvraag is of het konijn ook op langere termijn in staat is zijn invloed te handhaven en indien ja, tot in hoeverre de soortensamenstelling van de vegetatie hierdoor kan veranderen. De voorlopige resultaten van het onderzoek wijzen op een positieve invloed van het konijn op duinvegetatie.

Het onderzoek naar het dieet van de wilde konijnen doet ons vermoeden dat konijnen inderdaad selectieve grazers zijn die afhankelijk zijn van het meest kwaliteitsvolle voedsel. Indien dit inderdaad zo is, kan de introductie van grote grazers een invloed hebben op de aanwezige konijnenpopulaties. Grote grazers creëren zogenaamde "grazing lawns" (MCNAUGHTON 1984): een vegetatie met een dichte en korte vegetatiestructuur, waarvan de kwaliteit hoger zou zijn dan van een onbegraasde vegetatie. Door het kort en dus jong houden van de graslandvegetatie en daarmee het verbeteren van de voedselkwaliteit (MCNAUGHTON 1983) zouden de grote herbivoren dus een positieve invloed kunnen hebben op

kleine, meer selectieve grazers zoals bijvoorbeeld het konijn. Er zijn een aantal waarnemingen die erop duiden dat het konijn gefaciliteerd wordt door grote grazers (o.a. DREES 1989, WILLIAMS *et al.*1974). Als we het belang van grote grazers in de duinen volledig willen bevatten, is het dus nodig ook hun invloed op de konijnen te onderzoeken, aangezien de populatiegrootte van deze laatsten van groot belang kan zijn voor de duinen. Een dergelijk onderzoek ging van start op het einde van 2002.

Het begrazingsonderzoek in de Vlaamse kustduinen spitste zich tot op heden voornamelijk toe op de geïntroduceerde grote grazers. Als algemene conclusie van dit hoofdstuk kunnen we echter stellen dat de "natuurlijke" grazer het konijn niet zomaar over het hoofd mag gezien worden indien hij in grote aantallen aanwezig is. Een verder onderzoek naar zijn effecten op de vegetatie, naar de evolutie van de populatiedensiteiten, naar de eventuele impact van facilitatie door grote herbivoren en naar de dieetpreferenties van deze kleine grazer kunnen een waardevolle bijdrage leveren tot het begrijpen van herbivorie in deze natuurgebieden.

4 Flora en vegetatieveranderingen in permanente kwadraten in De Westhoek en Houtsaegerduinen

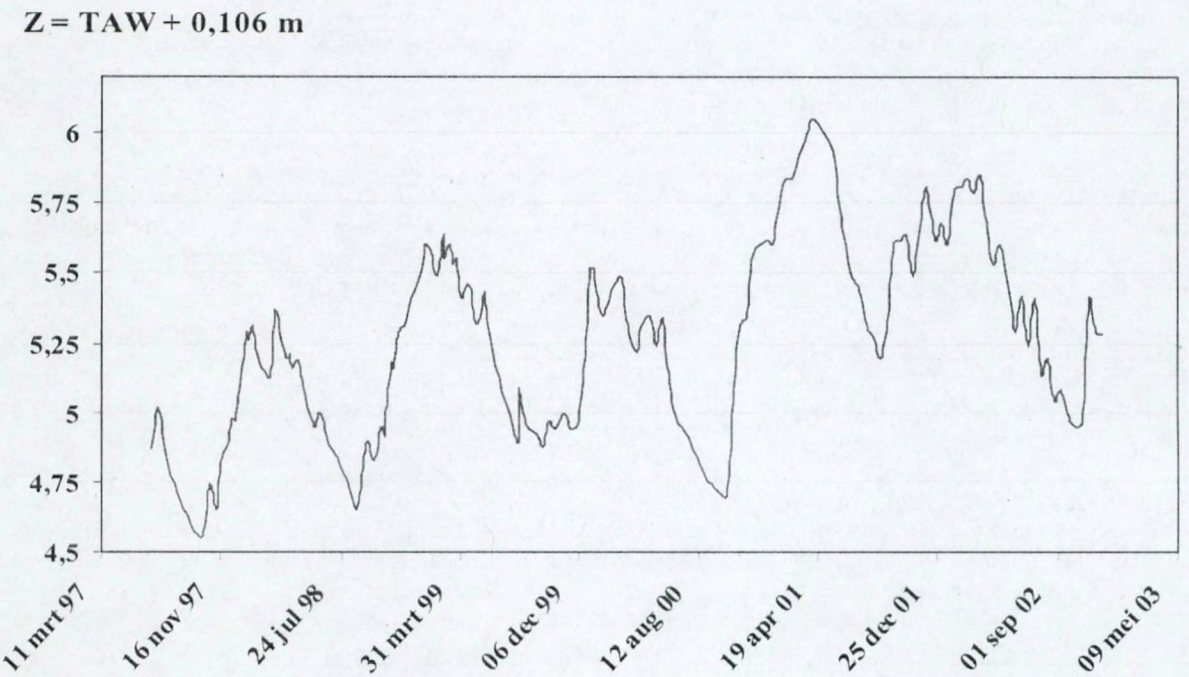
Sam PROVOOST[1]

[1] Onderzoekscel Landschapsecologie en Natuurbeheer, Instituut voor Natuurbehoud, Kliniekstraat 25, B-1070 Brussel

4.1 Methodologie

In dit deel worden de resultaten besproken van een reeks vegetatieopnames die 'hiërarchisch geclusterd' werden uitgezet. Het betreft 7 **sites** (bepaalde landschapsentiteit, de sites zijn weergegeven in fig. 1.3) die 18 **proefvlakken** (met één bepaalde beheersvorm) omvatten waarbinnen, naar gelang de oppervlakte en homogeniteit, 3 of 5(6) **pq**'s van 3x3 m² werden vastgelegd (steekproefherhalingen). Deze pq's worden opgenomen met de Londo-schaal; de blokken van 50x50 m² (of 10x50 m²) met de Tansley-schaal. Opnames zijn voorhanden van 1998-2000-2002 (alle proefvlakken) en van 1999-2001 (enkel voor de ontstruweelde proefvlakken). Wat betreft abiotische gegevens is vooral de grondwaterstand van belang (fig. 4.1). Hiervan zijn voor elke opname gegevens voorhanden. Een bodemanalyse werd slechts eenmalig uitgevoerd zodat de gegevens niet in een tijdsanalyse kunnen gebruikt worden. Voor een volledige bespreking van de methodiek verwijzen we naar Bonte et al. (2001).
Behalve vegetatieopvolging werd door medewerkers van het Instituut voor Natuurbehoud en een aantal externe medewerkers ook een detailkartering uitgevoerd van een groot aantal aandachtsoorten. Het betreft hier een eenmalige, eerste kartering, waardoor deze gegevens niet gebruikt kunnen worden in een evaluatie van het beheer. Een overzicht van de aandachtsoorten wordt gegeven in bijlage 4.1. De stand van zaken van de detailkartering is op CD-ROM meegeleverd in de vorm van *.shp bestanden, een bestand met puntwaarnmingen en een bestand met inschatting van de populatie-oppervlakte (polygonenkaart). De kaartjes worden beheerd door Sam Provoost op het Instituut voor Natuurbehoud.

Figuur 4.1 - Grondwaterstanden in peilbuis WESP102X (Smokkelpad – blok 'ontstruweling + begrazing').



4.2 Niveau van plantengemeenschap:

Om een globaal beeld van de vegetatiedifferentiatie weer te geven, behandelen we in dit deel de multivariate verwerking van alle pq'-opnames van alle waarnemingsjaren. Het betreft een TWInsPAN-classificatie en een DCA-ordinatie. Eerst wordt de karakteristieke soortensamenstelling en de ecologie van de verschillende vegetatietypen besproken; daarna komen veranderingen in plantengemeenschappen in functie van beheer en abiotiek aan bod. Bijlage 4.2 geeft een situering van de opnames (per pq, per beheersblok, per site en per jaar) binnen de TWINSPAN groepen.

4.2.1 TWINSPAN

4.2.1.1 Classificatieresultaten

1. Droge pioniervegetatie (3 opnames – 1 pq)
Open vegetatie op droge maar nagenoeg gestabiliseerde minerale bodem met Helm, Muurpeper, Zanddoddengras, Driedistel, ... (Zeeruspanne: 8c4). Vochtelementen (Sierlijke vetmuur, Zomprus) door vrij ondiep grondwater (gemiddeld voorjaarspeil ca. -0,9 m)

2. Jong klauwtjesmosduin (9 opnames – 2 pq's)
Door Duinklauwtjesmos gedomineerd mosduin met Zandzegge, Zanddoddengras, Zandhoornbloem, Gevorkt heidestaartje, ... (Kerkepanne: 5e1 en 5a6).

3. Jong klauwtjesmosduin met Duinroosje en Duindoorn (7 opnames – 2 pq's)
Door Duinklauwtjesmos en Groot duinsterretje gedomineerd mosduin. Van vorig type verschillend door de aanwezigheid van Duinviooltje en lage Duindoorn (Smokkelpad: 2d4 en 2a9).

4. Vochtige storingsvegetatie met Gestreepte witbol en Jacobskruiskruid (17 opnames – 10 pq's)
Soortenrijke (gemiddeld 32 soorten) droge tot vochtige (voorjaarsgrondwaterpeil gemiddeld op ca. -1,1 m) storingsvegetatie met grassen (Gewoon struisriet, Gestreepte witbol, Veldbeemdgras), forse kruiden (Akkerdistel, Canadese fijnstraal, Jacobskruiskruid) en nitrofielen (Gewoon dikkopmos, Gewone hoornbloem, Vijfvingerkruid). 9 op 17 opnames zijn opgenomen in 2000 wat wijst op het 'overgangskarakter'.

5. Vochtige ruigte met Gewoon struisriet en Zandzegge (6 opnames – 3 pq's)
Soortenarme vegetatie met veel strooisel van Gewoon struisriet en met Rondbladig boogsterrenmos en Gewoon dikkopmos in de moslaag. Opnames van het begraasd blok in de site Duindoornpad.

6. Soortenarm droog tot vochtig duingrasland (7 opnames – 3 pq's)
Vegetatie met Gewoon struisriet, Gewoon dikkopmos en 'basis-duingraslandsoorten' zoals Geel walstro, Veldbeemdgras, Gewone ereprijs, Rood zwenkgras en Gewone veldbies. Het betreft vooral de drogere kopjes (grondwater in het voorjaar gemiddeld op ca. 1,1 m diepte) in de site Weide.

7. Droog duingrasland met Wilde liguster (kl) en Duinroosje (11 opnames – 4 pq's)
Door Duinroosje gedomineerd droog duingrasland met kenmerkende soorten als Gewone ereprijs, Zachte haver en Grote tijm (Geel walstro is opvallend zwak vertegenwoordigd) en (al dan niet invasie van) lage Wilde liguster. Goed ontwikkelde moslaag met Gewoon dikkopmos, Rondbladig boogsterrenmos en Groot laddermos. Gewoon struisriet, Glanshaver en grasstrooisel geven de vegetatie een 'forsgrazig' karakter. Smokkelpad en Greenpark.

8a. Soortenarm droog duingrasland met Duinroosje (5 opnames – 2 pq's)
Door Duinroosje gedomineerd droog duingrasland met graslandelementen als Geel walstro, Zachte haver en Grote tijm. Soortenarmer dan type 7. Grazig (Glanshaver en Gewoon struisriet) en met voornamelijk nitrofiele mossen (Gewoon dikkopmos en Rondbladig boogsterrenmos). 2 pq's uit de site Kerkepanne.

8b. Soortenrijk droog duingrasland (4 opnames – 1 pq)
Een door Duinroosje gedomineerd, vrij goed ontwikkeld droog duingrasland met kenmerkende soorten als Geel walstro, Zachte haver, Geel zonneroosje, Grote tijm en Muizenoor. Moslaag met Duinklauwtjesmos en Gevorkt heidestaartje. Minder vervilt dan type 8a, beperkt tot pq 8a2.

9a. Vervilt grasland met Duinroosje, Glanshaver en Gewoon dikkopmos (2 opnames – 1 pq)
Sterk lijkend op type 8a; het betreft een iets ruigere toestand van pq 5b3 in de periode 1998 - 2001 (met minder Geel walstro bijvoorbeeld, beduidend meer strooisel en een hogere kruidlaag).

9b. Vervilt grasland met Duinroosje, Glanshaver en Groot laddermos (4 opnames – 1 pq)
Gelijkend op vorige types 8 en 9 maar met Duindoorn (in de kruidlaag), zonder Geel walstro en met opvallend hoge bedekking van Groot laddermos. Enkel pq 5b2.

10. Duindoornstruweel/ruigte met Duinroosje en Glanshaver (5 opnames – 2 pq's)
Vrij soortenarm (gemiddeld 17 soorten) droog duindoornstruweel met een gemiddelde bedekking van de struiklaag van 50 %. Voornamelijk Duinroosje en grassen (Glanshaver en Gewoon struisriet) in de ondergroei en Gewoon dikkopmos in de moslaag. Pq 6b3 en 5b5 in 1997.

11. Ligusterstruweel/ruigte met Duinroosje, Glanshaver en Groot laddermos (6 opnames – 3 pq's)
Droge ruigte gedomineerd door Duinroosje en Glanshaver, met graslandelementen (Geel walstro en Zachte haver) en een lage en weinig bedekkende struiklaag met Wilde liguster. Goed ontwikkelde moslaag met Gewoon dikkopmos, Rondbladig boogsterrenmos en Groot laddermos. Beperkt tot de Kerkepanne.

12a. Struweel/ruigte met Duinroosje, Glanshaver en Gewoon struisriet (21 opnames – 9 pq's)
Ruigere variant van vorig type met hoge(re) bedekkingen van (strooisel van) Gewoon struisriet en Glanshaver. Ook lage Duindoorn komt voor in dit type. Opnames uit de Houtsaegerduinen.

12b. Struweel/ruigte met Duinroosje, Gewoon struisriet en Fijn laddermos (34 opnames – 11 pq's)
Open, droog struweel (struiklaag gemiddeld 40 % bedekkend en ca. 1 m hoog) van Wilde liguster en in mindere mate Duindoorn met ruigte van Duinroosje, Glanshaver, Gewoon struisriet, Kleefkruid en Dauwbraam. Wilgenroosje is differentiërend tegenover de andere groepen van type 12. Moslaag met voornamelijk Gewoon dikkopmos en in mindere mate Fijn laddermos. Overwegend opnames uit de site Greenpark.

12c. Struweel/ruigte met Gewoon struisriet, Akkerdistel en Vijfvingerkruid (6 opnames – 4 pq's)
Vochtige ruigte (voorjaarspeil gemiddeld -0,8 m) gedomineerd door Gewoon struisriet en met een struikbedekking van ca. 10 % (Duindoorn en Wilde liguster). Grote presentie van ruigtkruiden als Akkerdistel, Vogelwikke en Grote wederik. Voornamelijk site Duindoornpad.

12d. Struweel/ruigte met Gewoon struisriet (35 opnames – 17 pq's)
Als vorig type maar droger (voorjaarspeil gemiddeld -1,4 m). In tegenstelling tot 12c met hoge presentie van Duinroosje en met een hogere bedekking van de moslaag (Gewoon dikkopmos en Rondbladig boogsterrenmos). Voornamelijk opnames uit de sites Duindoornpad en Smokkelpad; één opname uit Greenpark.

13a. Struweel/ruigte met Koninginnenkruid, Grote brandnetel en Gewoon struisriet (34 opnames – 17 pq's)
Vochtig open struweel (voorjaarspeil gemiddeld -1 m) met Duindoorn en Wilde liguster en ruigte met Gewoon struisriet en Duinroosje. Verder gekenmerkt door nitrofielen als Grote brandnetel, Akkerdistel, Koninginnenkruid en Kleefkruid en vochtindicatoren als Grote kattenstaart. Twee derden Smokkelpadopnames; verder zijn ook Duindoornpad en Parnassiapanne vertegenwoordigd.

13b. Struweel/ruigte met Hondsdraf en Gewoon klauwtjesmos (12 opnames – 6 pq's)
Als vorig type maar met hogere en iets meer bedekkende struiklaag en het omgekeerde voor kruid- en strooisellaag. Klauwtjesmos en Jacobskruiskruid zijn positief differentiërend tegenover 13a; Gewoon struisriet en strooisel van deze soort zijn beduidend minder aanwezig. Beperkt tot opnames van het Smokkelpad.

13c. Struweel/ruigte met Veldhondstong, Witte winterpostelein en Fijne kervel (4 opnames – 2 pq's)
Open nitrofiele storingsvegetatie met Gewoon struisriet, Gewoon dikkopmos, Grote brandnetel, Boskruiskruid en de in de titel vermelde soorten. Het betreft de opnames van 4c3 en 4a4 in 1997 en 1998.

13d. Pioniervegetatie met Akkerdistel, Koningskaars en Akkervergeet-mij-nietje (4 opnames – 3 pq's)
Als 13c maar nog minder bedekkend (gemiddeld ca. 25 %) en een hogere vertegenwoordiging van forse kruiden als Akkerdistel, Koninginnenkruid en Koningskaars. Mos- en strooisellaag nagenoeg ontbrekend. Opnames uit ontstruweelde gedeelten van de smokkelpadsite.

14a. Struweel/ruigte met dominantie van Hennegras (15 opnames – 9 pq's)
Nat open struweel (voorjaarsgrondwaterstand gemiddeld -0,5m) met Duindoorn en Kruipwilg en hoge bedekking van levend en dood Hennegras. Hoge presentie van nitrofielen als Grote brandnetel, Kleefkruid en Koninginnenkruid. Grote kattenstaart is de belangrijkste vochtindicator in de kruidlaag. In de moslaag naast het abundante Gewoon dikkopmos ook Fijn laddermos en Puntmos. Beperkt tot de blokken 'niets doen' en 'begraasd' van de Parnassiapanne.

14b. Struweel/ruigte met Hennegras en Gewoon struisriet (1 opnames – 1 pq)
Als vorig type maar eveneens met Gewoon struisriet (pq 7a4).

14c. Struweel met Grauwe wilg en ruigte met Hennegras (3 opnames – 2 pq's)
Als 14a maar met Grauwe wilg (7a4 en 7d1).

15b. Natte ruigte met Moeraszegge, Gele lis en abundant Gestreepte witbol (7 opnames – 3 pq's)
Natte ruigte (voorjaarsgrondwaterstand gemiddeld -0,5m) met de in de titel vermelde soorten en constant ook Fioringras, Kruipende boterbloem, Grote wederik, Grote kattenstaart, Ruw walstro, Padderus, Vijfvingerkruid en Gewone hoornbloem. Beperkt tot de Weide.

15c. Natte ruigte met Moeraszegge en Gele lis (3 opnames – 1 pq)
Soortenarme variant met dominantie van Moeraszegge (pq 3b5).

15d. Natte ruigte met Moeraszegge, Gele lis en ruigtkruiden (11 opnames – 7 pq's)
Als 15b maar soortenarmer en ruiger (Smeerwortel, Vogelwikke, strooisel van Moeraszegge). Beperkt tot de Weide.

16a. Ruig padderushooiland met Moeraszegge (7 opnames – 4 pq's)
Natte duinvalleivegetatie met Padderus, Grote wederik, Gele lis, Grote kattenstaart, Fioringras en Watermunt. Dit (sub)type wordt vooral gedifferentieerd door hoge bedekkingen van Moeraszegge en ruigtkruiden als Vogelwikke en Kluwenzuring. Beperkt tot de Weide.

16b. Padderushooiland met Gewoon sikkelmos (10 opnames – 9 pq's)
Het natste type padderushooiland (voorjaarsgrondwaterstand gemiddeld -0,1m), gedifferentieerd door Gewoon sikkelmos. Verder gelijkaardig als 15b maar met hogere bedekking van Padderus en Gele lis en met een moslaag met Gewoon sikkelmos. Beperkt tot de Weide.

16c. Padderushooiland met Gestreepte witbol, Kruipende boterbloem en Vijfvingerkruid (7 opnames – 5 pq's)
Meer kruiden- en soortenrijke variant van vorige types met Pinksterbloem, Kruipende boterbloem en Vijfvingerkruid. Weide en Smokkelpad (2b2).

16d. Padderushooiland met Zeegroene zegge en Puntmos (8 opnames – 4 pq's)
Als 16c maar met Zeegroene zegge, Waternavel, Ruig viooltje en een hoge bedekking van Puntmos (gemiddeld bijna 90 %). Beperkt tot het gemaaid blok van de Smokkelpadsite.

17a. Fioringrasvegetatie met Zomprus, Puntmos en Zeegroene zegge (8 opnames – 6 pq's)
Natte, door Fioringras gedomineerde vegetatie met veel elementen uit vorige types (Padderus, Grote wederik, Puntmos, Moeraswalstro) maar ook uit volgende, vochtige en vrij ruige vegetaties (Akkerdistel, Koninginnenkruid, Vogelwikke). Zomprus is vrij sterk differentiërend. Smokkelpad en 1 opname van de Parnassiapanne (7b2).

17b. Ruige Fioringrasvegetatie met Ruw beemdgras, Jacobskruiskruid, Gewoon dikkopmos en Akkervergeet-mij-nietje (13 opnames – 8 pq's)
Minder nat dan vorig type. De voorjaarsgrondwaterstand is gemiddeld ca. 0,6 m onder maaiveld, wat 20 cm dieper is dan bij 17a. Dit uit zich in 'drogere' soorten als Jacobskruiskruid, Gewoon struisriet en Akkervergeet-mij-nietje. Geringe bedekking in de moslaag (ongeveer 10 %, voornamelijk Gewoon dikkopmos en Fijn laddermos). Ruw beemdgras is (bijna) constant en duidelijk differentiërend tegenover 17a. Smokkelpad en Parnassiapanne, nagenoeg beperkt tot opnames van 1999 en 2000.

18. Vochtige ruigte met Akkerdistel, Koninginnenkruid en Akkervergeet-mij-nietje (14 opnames – 8 pq's)
Vochtige ruigte (voorjaarsgrondwaterstand gemiddeld -0,8m) met naast de in de titel vermelde soorten o.m. ook Speerdistel en Vogelwikke vrij constant. Met veel relictsoorten van het voormalige struweel zoals Wilde liguster, Duindoorn, Kleefkruid, Kleine veldkers en Heggenrank. Nagenoeg zonder moslaag. Eerste opnames (1997-1998) van de ontstruweelde delen van de Smokkelpadsite en ééntje uit de Parnassiapanne (7b1).

19. Vochtige ruigte met graslandelementen (9 opnames – 4 pq's)
Meest soortenrijke opnames uit de dataset (gemiddeld 36 soorten) met Gestreepte witbol en elementen uit ruigten (cfr. type 18), droge graslanden (Klein streepzaad, Gewone ereprijs, Gewone hoornbloem, Biggekruid) en duinpannen (Watermunt, Moeraswalstro, Fioringras). Hoge presentie en bedekking van Ruig viooltje. Beperkt tot Smokkelpad (vooaral opnames van 2c6 en 2b4).

20a. Natte ruigte met duinvallei-elementen (9 opnames – 6 pq's)
Dit type nagenoeg beperkt tot het ontstruweelde blok van de Parnassiapanne en vormt een beetje de (jongere en iets nattere) pendant van het type 17b van de Smokkelpadsite. Differentiërend zijn soorten van jonge duinvalleivegetaties zoals Zomprus, Dwergzegge, Stijve ogentroost en Sierlijke vetmuur.

4 Flora en vegetatieveranderingen in permanente kwadraten in De Westhoek en Houtsaegerduinen

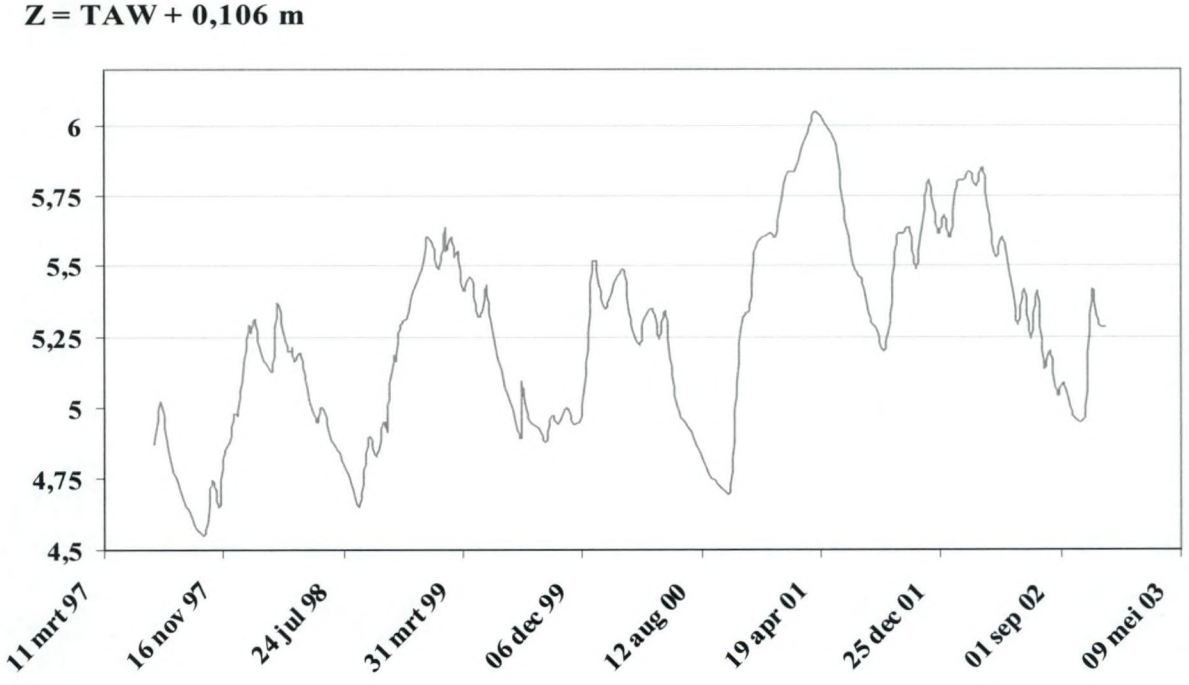
Sam PROVOOST[1]

[1] Onderzoekscel Landschapsecologie en Natuurbeheer, Instituut voor Natuurbehoud, Kliniekstraat 25, B-1070 Brussel

4.1 Methodologie

In dit deel worden de resultaten besproken van een reeks vegetatieopnames die 'hiërarchisch geclusterd' werden uitgezet. Het betreft 7 **sites** (bepaalde landschapsentiteit, de sites zijn weergegeven in fig. 1.3) die 18 **proefvlakken** (met één bepaalde beheersvorm) omvatten waarbinnen, naar gelang de oppervlakte en homogeniteit, 3 of 5(6) **pq**'s van 3x3 m² werden vastgelegd (steekproefherhalingen). Deze pq's worden opgenomen met de Londo-schaal; de blokken van 50x50 m² (of 10x50 m²) met de Tansley-schaal. Opnames zijn voorhanden van 1998-2000-2002 (alle proefvlakken) en van 1999-2001 (enkel voor de ontstruweelde proefvlakken). Wat betreft abiotische gegevens is vooral de grondwaterstand van belang (fig. 4.1). Hiervan zijn voor elke opname gegevens voorhanden. Een bodemanalyse werd slechts eenmalig uitgevoerd zodat de gegevens niet in een tijdsanalyse kunnen gebruikt worden. Voor een volledige bespreking van de methodiek verwijzen we naar Bonte et al. (2001).
Behalve vegetatieopvolging werd door medewerkers van het Instituut voor Natuurbehoud en een aantal externe medewerkers ook een detailkartering uitgevoerd van een groot aantal aandachtsoorten. Het betreft hier een eenmalige, eerste kartering, waardoor deze gegevens niet gebruikt kunnen worden in een evaluatie van het beheer. Een overzicht van de aandachtsoorten wordt gegeven in bijlage 4.1. De stand van zaken van de detailkartering is op CD-ROM meegeleverd in de vorm van *.shp bestanden, een bestand met puntwaarnmingen en een bestand met inschatting van de populatie-oppervlakte (polygonenkaart). De kaartjes worden beheerd door Sam Provoost op het Instituut voor Natuurbehoud.

Figuur 4.1 - Grondwaterstanden in peilbuis WESP102X (Smokkelpad – blok 'ontstruweling + begrazing').



4.2 Niveau van plantengemeenschap:

Om een globaal beeld van de vegetatiedifferentiatie

weer te geven, behandelen we in dit deel de multivariate verwerking van alle pq'-opnames van alle waarnemingsjaren. Het betreft een TWInsPAN-classificatie en een DCA-ordinatie. Eerst wordt de karakteristieke soortensamenstelling en de ecologie van de verschillende vegetatietypen besproken; daarna komen veranderingen in plantengemeenschappen in functie van beheer en abiotiek aan bod. Bijlage 4.2 geeft een situering van de opnames (per pq, per beheersblok, per site en per jaar) binnen de TWINSPAN groepen.

4.2.1 TWINSPAN

4.2.1.1 Classificatieresultaten

1. Droge pioniervegetatie (3 opnames – 1 pq)
Open vegetatie op droge maar nagenoeg gestabiliseerde minerale bodem met Helm, Muurpeper, Zanddoddengras, Driedistel, … (Zeeruspanne: 8c4). Vochtelementen (Sierlijke vetmuur, Zomprus) door vrij ondiep grondwater (gemiddeld voorjaarspeil ca. -0,9 m)

2. Jong klauwtjesmosduin (9 opnames – 2 pq's)
Door Duinklauwtjesmos gedomineerd mosduin met Zandzegge, Zanddoddengras, Zandhoornbloem, Gevorkt heidestaartje, … (Kerkepanne: 5e1 en 5a6).

3. Jong klauwtjesmosduin met Duinroosje en Duindoorn (7 opnames – 2 pq's)
Door Duinklauwtjesmos en Groot duinsterretje gedomineerd mosduin. Van vorig type verschillend door de aanwezigheid van Duinviooltje en lage Duindoorn (Smokkelpad: 2d4 en 2a9).

4. Vochtige storingsvegetatie met Gestreepte witbol en Jacobskruiskruid (17 opnames – 10 pq's)
Soortenrijke (gemiddeld 32 soorten) droge tot vochtige (voorjaarsgrondwaterpeil gemiddeld op ca. -1,1 m) storingsvegetatie met grassen (Gewoon struisriet, Gestreepte witbol, Veldbeemdgras), forse kruiden (Akkerdistel, Canadese fijnstraal, Jacobskruiskruid) en nitrofielen (Gewoon dikkopmos, Gewone hoornbloem, Vijfvingerkruid). 9 op 17 opnames zijn opgenomen in 2000 wat wijst op het 'overgangskarakter'.

5. Vochtige ruigte met Gewoon struisriet en Zandzegge (6 opnames – 3 pq's)
Soortenarme vegetatie met veel strooisel van Gewoon struisriet en met Rondbladig boogsterrenmos en Gewoon dikkopmos in de moslaag. Opnames van het begraasd blok in de site Duindoornpad.

6. Soortenarm droog tot vochtig duingrasland (7 opnames – 3 pq's)
Vegetatie met Gewoon struisriet, Gewoon dikkopmos en 'basis-duingraslandsoorten' zoals Geel walstro, Veldbeemdgras, Gewone ereprijs, Rood zwenkgras en Gewone veldbies. Het betreft vooral de drogere kopjes (grondwater in het voorjaar gemiddeld op ca. 1,1 m diepte) in de site Weide.

7. Droog duingrasland met Wilde liguster (kl) en Duinroosje (11 opnames – 4 pq's)
Door Duinroosje gedomineerd droog duingrasland met kenmerkende soorten als Gewone ereprijs, Zachte haver en Grote tijm (Geel walstro is opvallend zwak vertegenwoordigd) en (al dan niet invasie van) lage Wilde liguster. Goed ontwikkelde moslaag met Gewoon dikkopmos, Rondbladig boogsterrenmos en Groot laddermos. Gewoon struisriet, Glanshaver en grasstrooisel geven de vegetatie een 'forsgrazig' karakter. Smokkelpad en Greenpark.

8a. Soortenarm droog duingrasland met Duinroosje (5 opnames – 2 pq's)
Door Duinroosje gedomineerd droog duingrasland met graslandelementen als Geel walstro, Zachte haver en Grote tijm. Soortenarmer dan type 7. Grazig (Glanshaver en Gewoon struisriet) en met voornamelijk nitrofiele mossen (Gewoon dikkopmos en Rondbladig boogsterrenmos). 2 pq's uit de site Kerkepanne.

8b. Soortenrijk droog duingrasland (4 opnames – 1 pq)
Een door Duinroosje gedomineerd, vrij goed ontwikkeld droog duingrasland met kenmerkende soorten als Geel walstro, Zachte haver, Geel zonneroosje, Grote tijm en Muizenoor. Moslaag met Duinklauwtjesmos en Gevorkt heidestaartje. Minder vervilt dan type 8a, beperkt tot pq 8a2.

9a. Vervilt grasland met Duinroosje, Glanshaver en Gewoon dikkopmos (2 opnames – 1 pq)
Sterk lijkend op type 8a; het betreft een iets ruigere toestand van pq 5b3 in de periode 1998 - 2001 (met minder Geel walstro bijvoorbeeld, beduidend meer strooisel en een hogere kruidlaag).

9b. Vervilt grasland met Duinroosje, Glanshaver en Groot laddermos (4 opnames – 1 pq)

Gelijkend op vorige types 8 en 9 maar met Duindoorn (in de kruidlaag), zonder Geel walstro en met opvallend hoge bedekking van Groot laddermos. Enkel pq 5b2.

10. Duindoornstruweel/ruigte met Duinroosje en Glanshaver (5 opnames – 2 pq's)
Vrij soortenarm (gemiddeld 17 soorten) droog duindoornstruweel met een gemiddelde bedekking van de struiklaag van 50 %. Voornamelijk Duinroosje en grassen (Glanshaver en Gewoon struisriet) in de ondergroei en Gewoon dikkopmos in de moslaag. Pq 6b3 en 5b5 in 1997.

11. Ligusterstruweel/ruigte met Duinroosje, Glanshaver en Groot laddermos (6 opnames – 3 pq's)
Droge ruigte gedomineerd door Duinroosje en Glanshaver, met graslandelementen (Geel walstro en Zachte haver) en een lage en weinig bedekkende struiklaag met Wilde liguster. Goed ontwikkelde moslaag met Gewoon dikkopmos, Rondbladig boogsterrenmos en Groot laddermos. Beperkt tot de Kerkepanne.

12a. Struweel/ruigte met Duinroosje, Glanshaver en Gewoon struisriet (21 opnames – 9 pq's)
Ruigere variant van vorig type met hoge(re) bedekkingen van (strooisel van) Gewoon struisriet en Glanshaver. Ook lage Duindoorn komt voor in dit type. Opnames uit de Houtsaegerduinen.

12b. Struweel/ruigte met Duinroosje, Gewoon struisriet en Fijn laddermos (34 opnames – 11 pq's)
Open, droog struweel (struiklaag gemiddeld 40 % bedekkend en ca. 1 m hoog) van Wilde liguster en in mindere mate Duindoorn met ruigte van Duinroosje, Glanshaver, Gewoon struisriet, Kleefkruid en Dauwbraam. Wilgenroosje is differentiërend tegenover de andere groepen van type 12. Moslaag met voornamelijk Gewoon dikkopmos en in mindere mate Fijn laddermos. Overwegend opnames uit de site Greenpark.

12c. Struweel/ruigte met Gewoon struisriet, Akkerdistel en Vijfvingerkruid (6 opnames – 4 pq's)
Vochtige ruigte (voorjaarspeil gemiddeld -0,8 m) gedomineerd door Gewoon struisriet en met een struikbedekking van ca. 10 % (Duindoorn en Wilde liguster). Grote presentie van ruigtkruiden als Akkerdistel, Vogelwikke en Grote wederik. Voornamelijk site Duindoornpad.

12d. Struweel/ruigte met Gewoon struisriet (35 opnames – 17 pq's)
Als vorig type maar droger (voorjaarspeil gemiddeld -1,4 m). In tegenstelling tot 12c met hoge presentie van Duinroosje en met een hogere bedekking van de moslaag (Gewoon dikkopmos en Rondbladig boogsterrenmos). Voornamelijk opnames uit de sites Duindoornpad en Smokkelpad; één opname uit Greenpark.

13a. Struweel/ruigte met Koninginnenkruid, Grote brandnetel en Gewoon struisriet (34 opnames – 17 pq's)
Vochtig open struweel (voorjaarspeil gemiddeld -1 m) met Duindoorn en Wilde liguster en ruigte met Gewoon struisriet en Duinroosje. Verder gekenmerkt door nitrofielen als Grote brandnetel, Akkerdistel, Koninginnenkruid en Kleefkruid en vochtindicatoren als Grote kattenstaart. Twee derden Smokkelpadopnames; verder zijn ook Duindoornpad en Parnassiapanne vertegenwoordigd.

13b. Struweel/ruigte met Hondsdraf en Gewoon klauwtjesmos (12 opnames – 6 pq's)
Als vorig type maar met hogere en iets meer bedekkende struiklaag en het omgekeerde voor kruid- en strooisellaag. Klauwtjesmos en Jacobskruiskruid zijn positief differentiërend tegenover 13a; Gewoon struisriet en strooisel van deze soort zijn beduidend minder aanwezig. Beperkt tot opnames van het Smokkelpad.

13c. Struweel/ruigte met Veldhondstong, Witte winterpostelein en Fijne kervel (4 opnames – 2 pq's)
Open nitrofiele storingsvegetatie met Gewoon struisriet, Gewoon dikkopmos, Grote brandnetel, Boskruiskruid en de in de titel vermelde soorten. Het betreft de opnames van 4c3 en 4a4 in 1997 en 1998.

13d. Pioniervegetatie met Akkerdistel, Koningskaars en Akkervergeet-mij-nietje (4 opnames – 3 pq's)
Als 13c maar nog minder bedekkend (gemiddeld ca. 25 %) en een hogere vertegenwoordiging van forse kruiden als Akkerdistel, Koninginnenkruid en Koningskaars. Mos- en strooisellaag nagenoeg ontbrekend. Opnames uit ontstruweelde gedeelten van de smokkelpadsite.

14a. Struweel/ruigte met dominantie van Hennegras (15 opnames – 9 pq's)
Nat open struweel (voorjaarsgrondwaterstand gemiddeld -0,5m) met Duindoorn en Kruipwilg en hoge bedekking van levend en dood Hennegras. Hoge presentie van nitrofielen als Grote brandnetel, Kleefkruid en Koninginnenkruid. Grote kattenstaart is de belangrijkste vochtindicator in de kruidlaag. In de moslaag naast het abundante Gewoon dikkopmos ook Fijn laddermos en Puntmos. Beperkt tot de blokken 'niets doen' en 'begraasd' van de Parnassiapanne.

14b. Struweel/ruigte met Hennegras en Gewoon struisriet (1 opnames – 1 pq)
Als vorig type maar eveneens met Gewoon struisriet (pq 7a4).

14c. Struweel met Grauwe wilg en ruigte met Hennegras (3 opnames – 2 pq's)

Als 14a maar met Grauwe wilg (7a4 en 7d1).

15b. Natte ruigte met Moeraszegge, Gele lis en abundant Gestreepte witbol (7 opnames – 3 pq's)
Natte ruigte (voorjaarsgrondwaterstand gemiddeld -0,5m) met de in de titel vermelde soorten en constant ook Fioringras, Kruipende boterbloem, Grote wederik, Grote kattenstaart, Ruw walstro, Padderus, Vijfvingerkruid en Gewone hoornbloem. Beperkt tot de Weide.

15c. Natte ruigte met Moeraszegge en Gele lis (3 opnames – 1 pq)
Soortenarme variant met dominantie van Moeraszegge (pq 3b5).

15d. Natte ruigte met Moeraszegge, Gele lis en ruigtkruiden (11 opnames – 7 pq's)
Als 15b maar soortenarmer en ruiger (Smeerwortel, Vogelwikke, strooisel van Moeraszegge). Beperkt tot de Weide.

16a. Ruig padderushooiland met Moeraszegge (7 opnames – 4 pq's)
Natte duinvalleivegetatie met Padderus, Grote wederik, Gele lis, Grote kattenstaart, Fioringras en Watermunt. Dit (sub)type wordt vooral gedifferentieerd door hoge bedekkingen van Moeraszegge en ruigtkruiden als Vogelwikke en Kluwenzuring. Beperkt tot de Weide.

16b. Padderushooiland met Gewoon sikkelmos (10 opnames – 9 pq's)
Het natste type padderushooiland (voorjaarsgrondwaterstand gemiddeld -0,1m), gedifferentieerd door Gewoon sikkelmos. Verder gelijkaardig als 15b maar met hogere bedekking van Padderus en Gele lis en met een moslaag met Gewoon sikkelmos. Beperkt tot de Weide.

16c. Padderushooiland met Gestreepte witbol, Kruipende boterbloem en Vijfvingerkruid (7 opnames – 5 pq's)
Meer kruiden- en soortenrijke variant van vorige types met Pinksterbloem, Kruipende boterbloem en Vijfvingerkruid. Weide en Smokkelpad (2b2).

16d. Padderushooiland met Zeegroene zegge en Puntmos (8 opnames – 4 pq's)
Als 16c maar met Zeegroene zegge, Waternavel, Ruig viooltje en een hoge bedekking van Puntmos (gemiddeld bijna 90 %). Beperkt tot het gemaaid blok van de Smokkelpadsite.

17a. Fioringrasvegetatie met Zomprus, Puntmos en Zeegroene zegge (8 opnames – 6 pq's)
Natte, door Fioringras gedomineerde vegetatie met veel elementen uit vorige types (Padderus, Grote wederik, Puntmos, Moeraswalstro) maar ook uit volgende, vochtige en vrij ruige vegetaties (Akkerdistel, Koninginnenkruid, Vogelwikke). Zomprus is vrij sterk differentiërend. Smokkelpad en 1 opname van de Parnassiapanne (7b2).

17b. Ruige Fioringrasvegetatie met Ruw beemdgras, Jacobskruiskruid, Gewoon dikkopmos en Akkervergeet-mij-nietje (13 opnames – 8 pq's)
Minder nat dan vorig type. De voorjaarsgrondwaterstand is gemiddeld ca. 0,6 m onder maaiveld, wat 20 cm dieper is dan bij 17a. Dit uit zich in 'drogere' soorten als Jacobskruiskruid, Gewoon struisriet en Akkervergeet-mij-nietje. Geringe bedekking in de moslaag (ongeveer 10 %, voornamelijk Gewoon dikkopmos en Fijn laddermos). Ruw beemdgras is (bijna) constant en duidelijk differentiërend tegenover 17a. Smokkelpad en Parnassiapanne, nagenoeg beperkt tot opnames van 1999 en 2000.

18. Vochtige ruigte met Akkerdistel, Koninginnenkruid en Akkervergeet-mij-nietje (14 opnames – 8 pq's)
Vochtige ruigte (voorjaarsgrondwaterstand gemiddeld -0,8m) met naast de in de titel vermelde soorten o.m. ook Speerdistel en Vogelwikke vrij constant. Met veel relictsoorten van het voormalige struweel zoals Wilde liguster, Duindoorn, Kleefkruid, Kleine veldkers en Heggenrank. Nagenoeg zonder moslaag. Eerste opnames (1997-1998) van de ontstruweelde delen van de Smokkelpadsite en ééntje uit de Parnassiapanne (7b1).

19. Vochtige ruigte met graslandelementen (9 opnames – 4 pq's)
Meest soortenrijke opnames uit de dataset (gemiddeld 36 soorten) met Gestreepte witbol en elementen uit ruigten (cfr. type 18), droge graslanden (Klein streepzaad, Gewone ereprijs, Gewone hoornbloem, Biggekruid) en duinpannen (Watermunt, Moeraswalstro, Fioringras). Hoge presentie en bedekking van Ruig viooltje. Beperkt tot Smokkelpad (vooaral opnames van 2c6 en 2b4).

20a. Natte ruigte met duinvallei-elementen (9 opnames – 6 pq's)
Dit type nagenoeg beperkt tot het ontstruweelde blok van de Parnassiapanne en vormt een beetje de (jongere en iets nattere) pendant van het type 17b van de Smokkelpadsite. Differentiërend zijn soorten van jonge duinvalleivegetaties zoals Zomprus, Dwergzegge, Stijve ogentroost en Sierlijke vetmuur.

20b. Gesloten natte pannenvegetatie met Fioringras en Gewoon sikkelmos (11 opnames – 7 pq's)
Eén van de natste types uit de dataset met een gemiddelde voorjaarsgrondwaterstand van 5 cm onder maaiveld. Kenmerkend zijn Waternavel, Puntmos, Gewoon sikkelmos, Fioringras, Wolfspoot, Kruipwilg en de constantie en hoge bedekking van Watermunt. Opnames van 2001 en 2002 uit de begraasde en ontstruweelde blokken van de Parnassiapanne.

20c. Gesloten natte pannenvegetatie met Hennegras (9 opnames – 3 pq's)
Wat betreft soortensamenstelling sterk gelijkend op 20b maar met dominantie van Hennegras. Beperkt tot het gemaaid blok van de Parnassiapanne.

21. Natte jonge pannenvegetatie met Padderus, Moeraswespeorchis en Parnassia (10 opnames – 5 pq's)
Goed ontwikkelde pannenvegetatie met Kruipwilg en Padderus als structuurbepalende soorten. Watermunt, Moeras- en/of Ruw walstro, Hennegras, Brunel en Grote kattenstaart zijn (nagenoeg) constant en Puntmos bedekt bijna steeds het volledige proefvlak. Beperkt tot het gemaaid blok van de Parnassiapanne en één opname van 2b2 in de Smokkelpadsite.

22a. Kruipwilg/Hennegrasvegetatie (6 opnames – 4 pq's)
Laag Kruipwilg(/Duindoorn)struweel (gemiddeld 1 m hoog) van natte panne met hoge bedekking van (strooisel van) Hennegras. Nagenoeg constant zijn Dauwbraam, Grote kattenstaart, Puntmos en Gewoon dikkopmos. Blokken 'niets doen' en 'begrazing' van de Parnassiapanne.

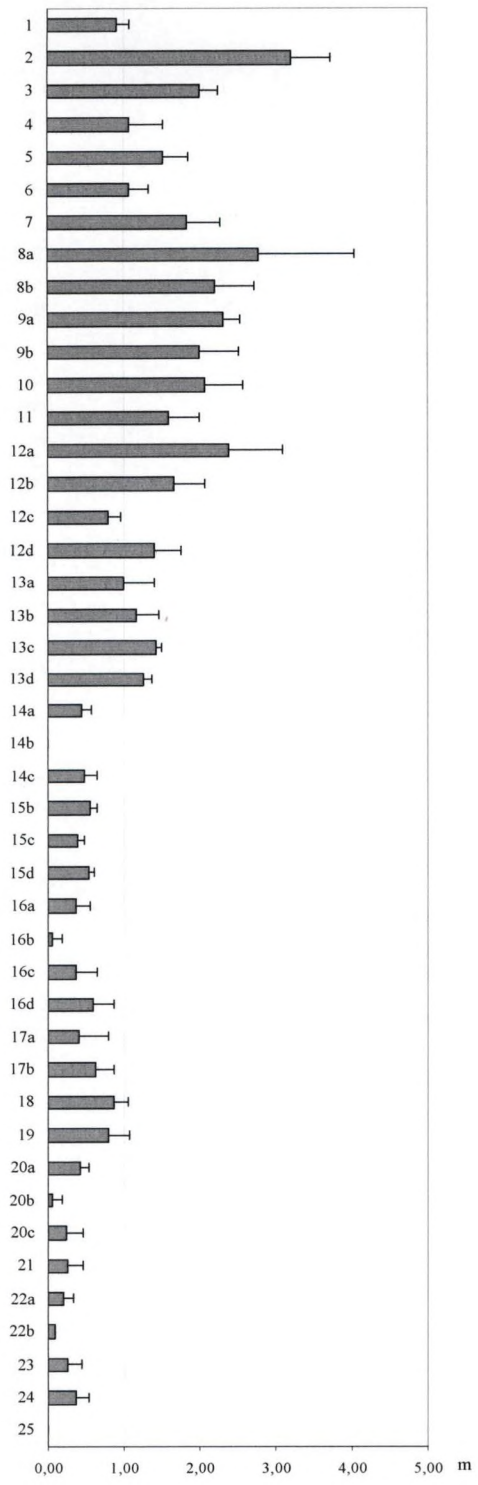
22b. Hennegrasvegetatie (5 opnames – 5 pq's)
Soortenarme natte Hennegrasvegetatie met lage en weinig bedekkende struiklaag van Duindoorn en Kruipwilg. Akkerdistel, Kleefkruid en Gewoon struisriet zijn differentiërend ten opzichte van 22a.

23. Gesloten vegetatie van jonge natte panne met Puntmos (4 opnames – 3 pq's)
Kruipwilg, Waternavel, Watermunt, Zomprus en Puntmos zijn aspectbepalend. Dwergzegge is de enige constante kenmerkende duinvalleisoort. Parnassiapanne en Zeeruspanne.

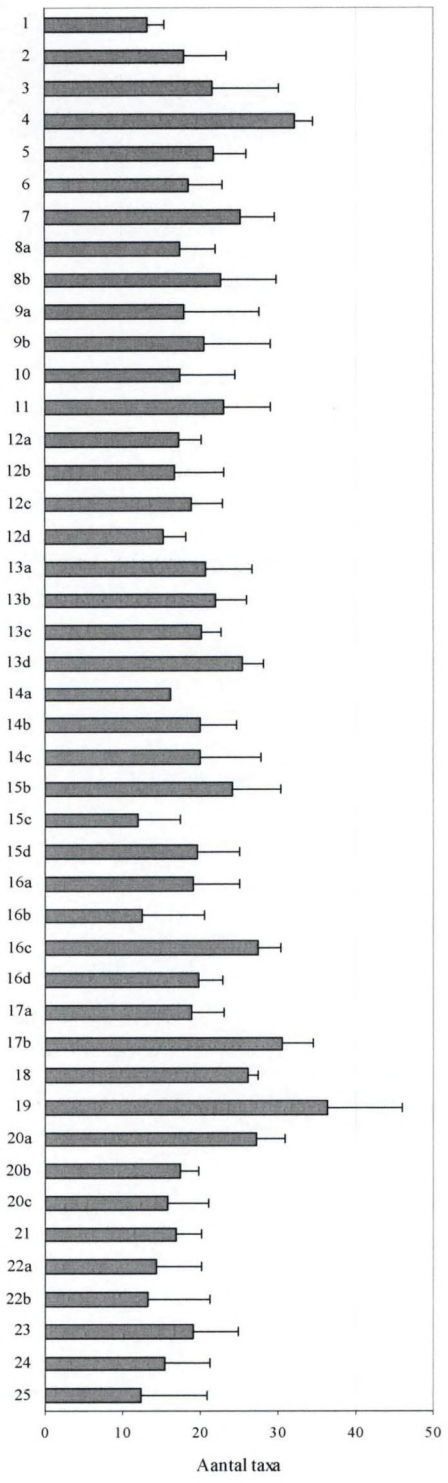
24. Vegetatie van jonge natte panne met kruipwilgdwergstruweel (18 opnames – 9 pq's)
Nagenoeg gesloten vegetatie gedomineerd door lage Kruipwilg (gemiddeld 25 cm hoog). Nagenoeg constante soorten zijn Zomprus, Gewoon struisriet, Zandzegge, Zeegroene zegge, Fioringras en – meer kenmerkend voor pionierpannen - Echt vetmos en Drienervige zegge. Andere, minder constante duinvalleisoorten zijn Rond wintergroen, Sierlijke vetmuur, Dwergzegge, Stijve ogentroost (s.l.) en onvolledig gedetermineerde topkapselmossen (met onder meer Netknikmos – *Bryum algovicum*). Beperkt tot de Zeeruspanne (voornamelijk vanaf 2000).

25. Pioniervegetatie van natte panne met open en lage vegetatie (8 opnames – 8 pq's)
Open natte pannenvegetatie (gemiddeld ongeveer een kwart bedekking) met lage Kruipwilg, , Zomprus, Zeegroene zegge, Drienervige zegge, Fioringras, Zandzegge, Gewoon struisriet en kiemplantjes van Duindoorn. Opnames van 1998 uit de Zeeruspanne.

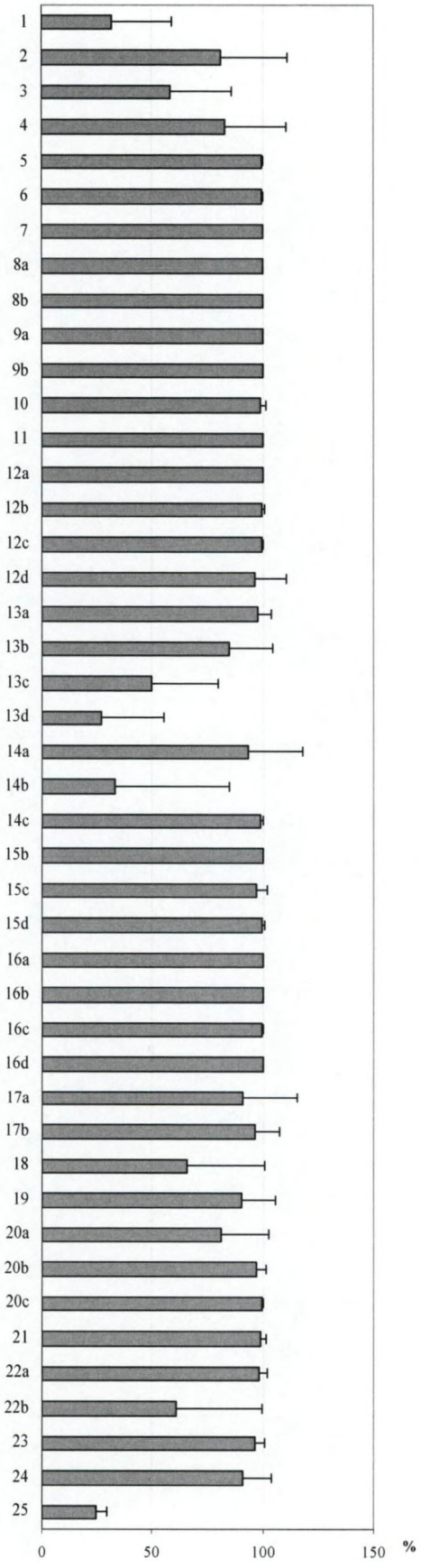
4.2.1.2 Overzicht van de milieufactoren per TWInsPAN-type



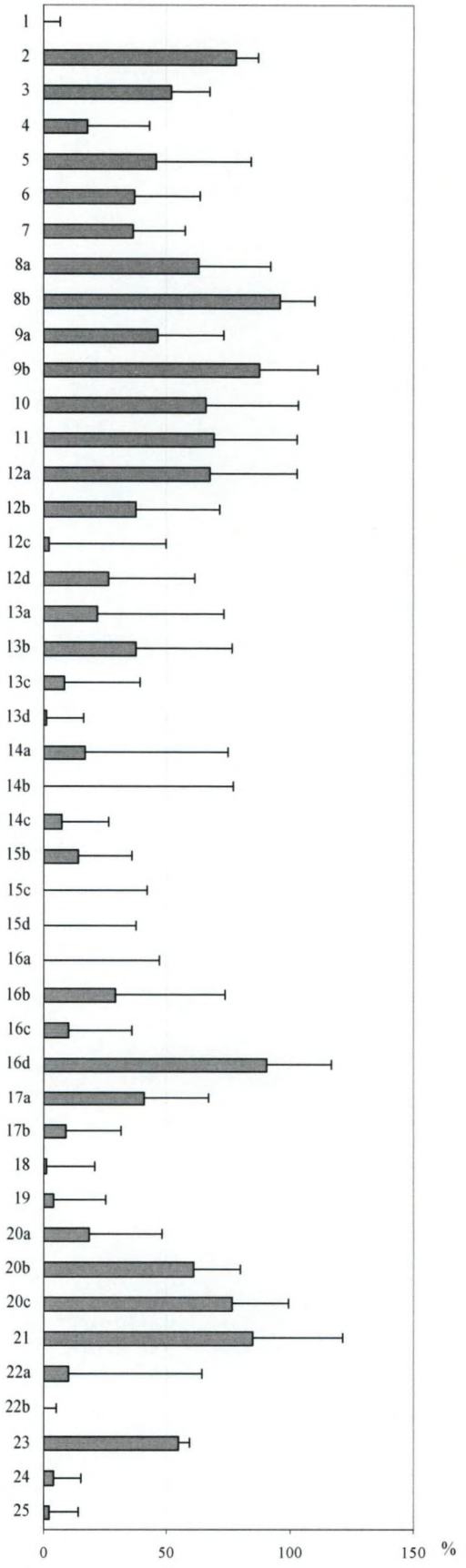
Figuur 4.2 Gemiddelde voorjaarsgrondwaterstand onder maaiveld (met standaarddeviatie) voor de verschillende TWInsPAN-groepen.



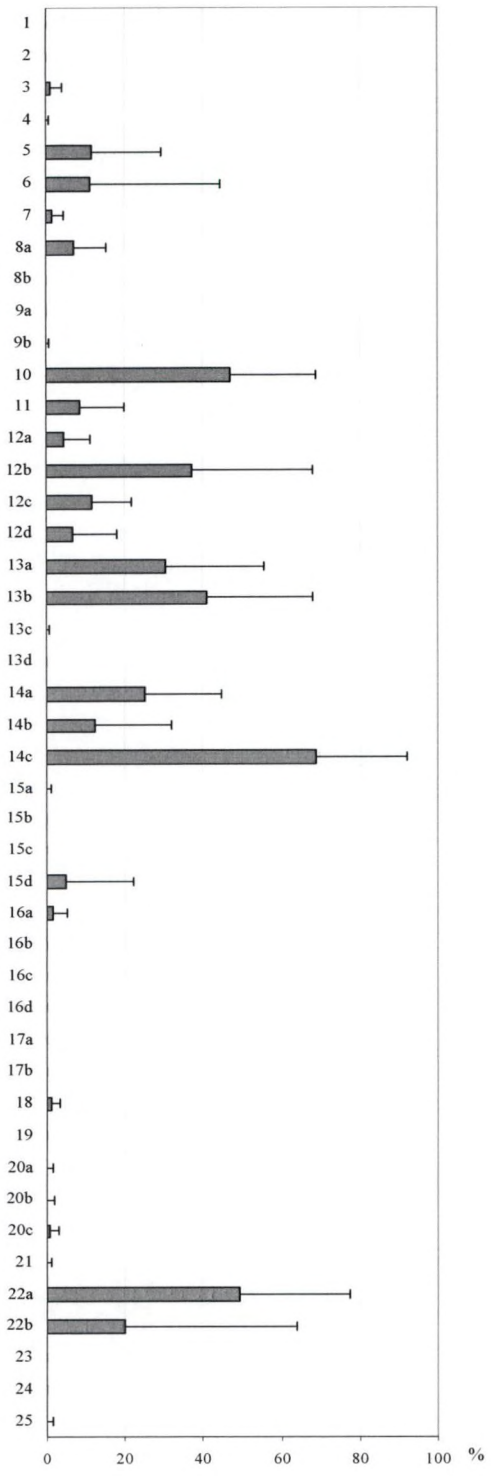
Figuur 4.3 Gemiddelde aantal taxa – met onderscheid in lagen (met standaarddeviatie) voor de verschillende TWInsPAN-groepen.



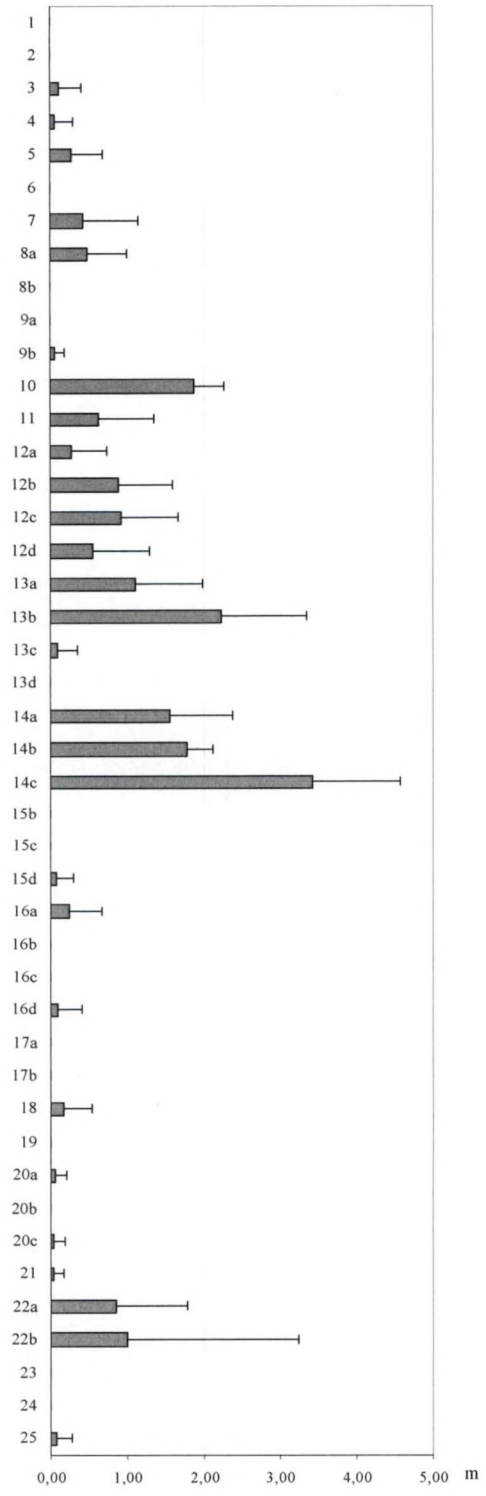
Figuur 4.4 Gemiddelde totale bedekking (met standaarddeviatie) voor de verschillende TWInsPAN-groepen.



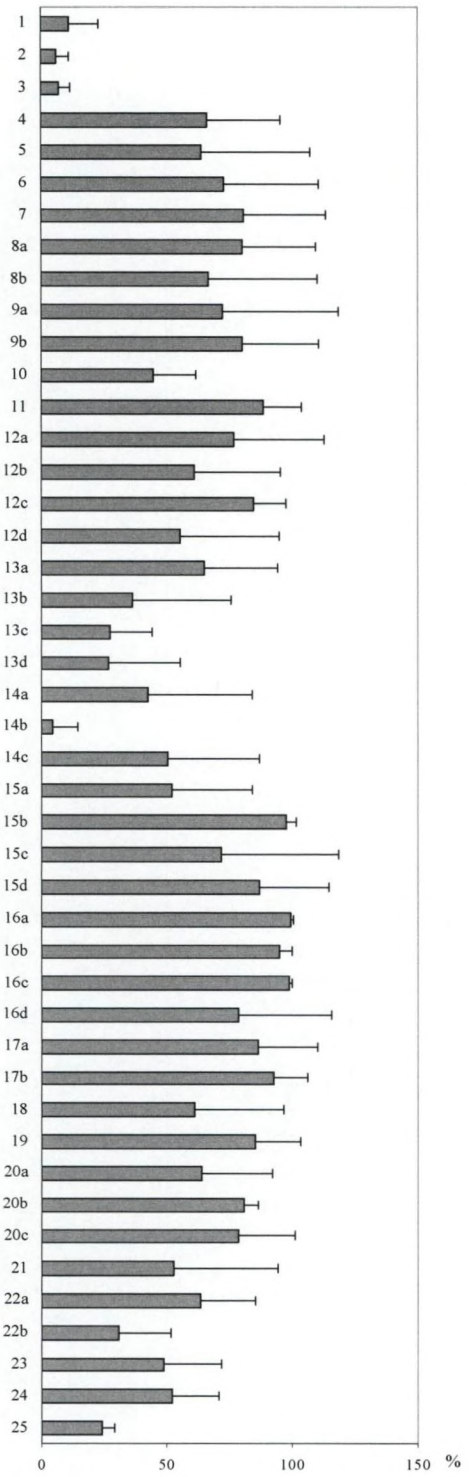
Figuur 4.5 Gemiddelde bedekking van de moslaag (met standaarddeviatie) voor de verschillende TWInsPAN-groepen.



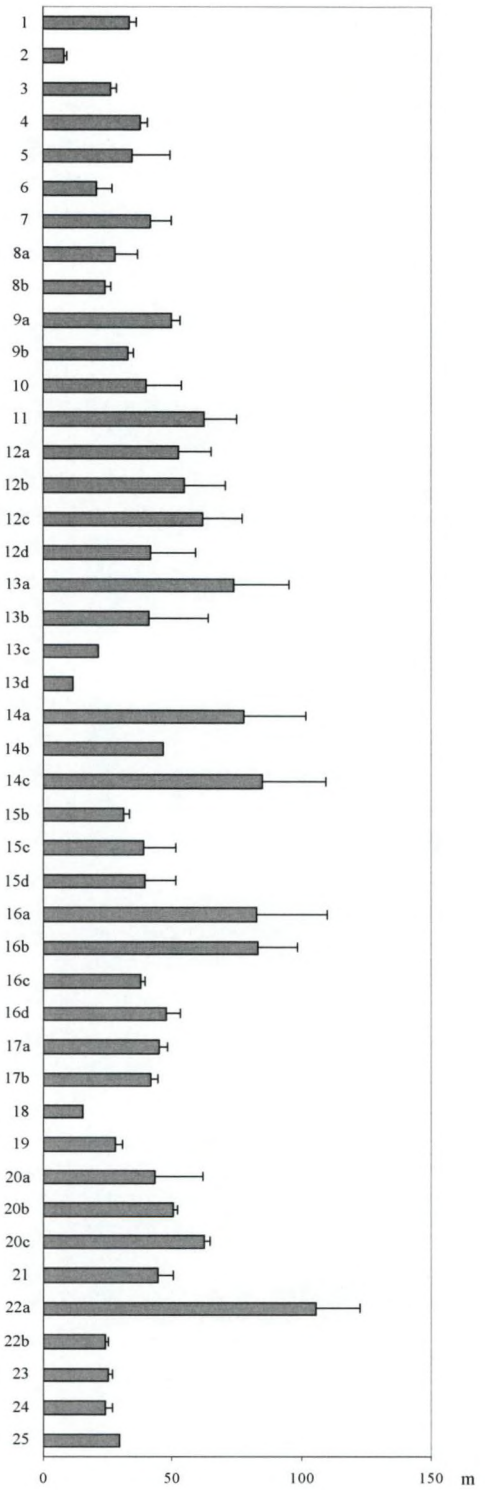
Figuur 4.6 Gemiddelde bedekking van de hoge struiklaag (met standaarddeviatie) voor de verschillende TWInsPAN-groepen.



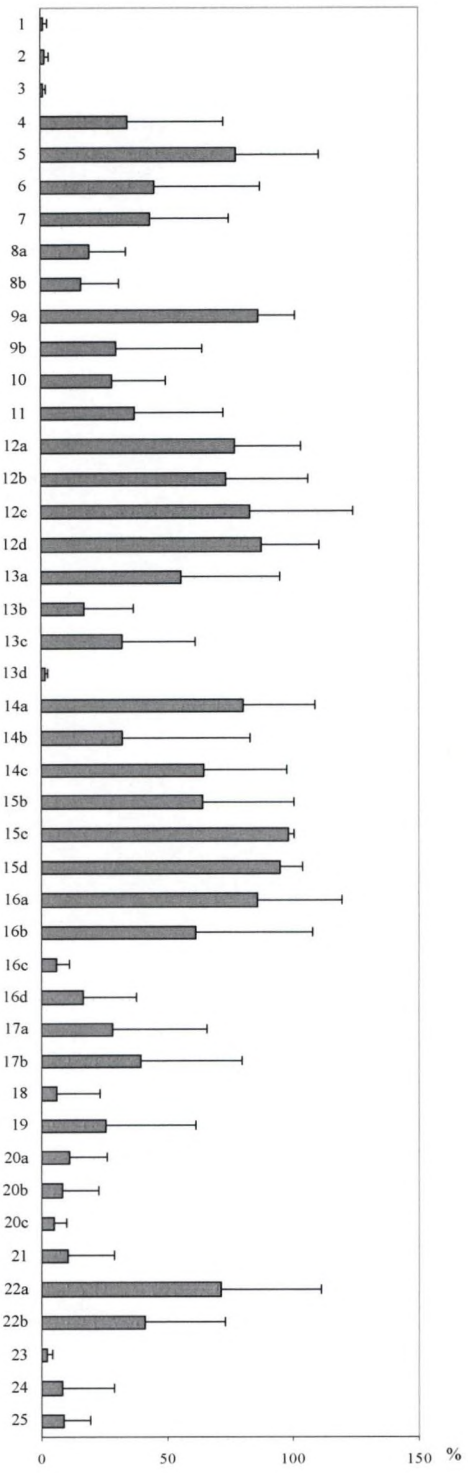
Figuur 4.7 Gemiddelde hoogte van de hoge struiklaag (met standaarddeviatie) voor de verschillende TWInsPAN-groepen.



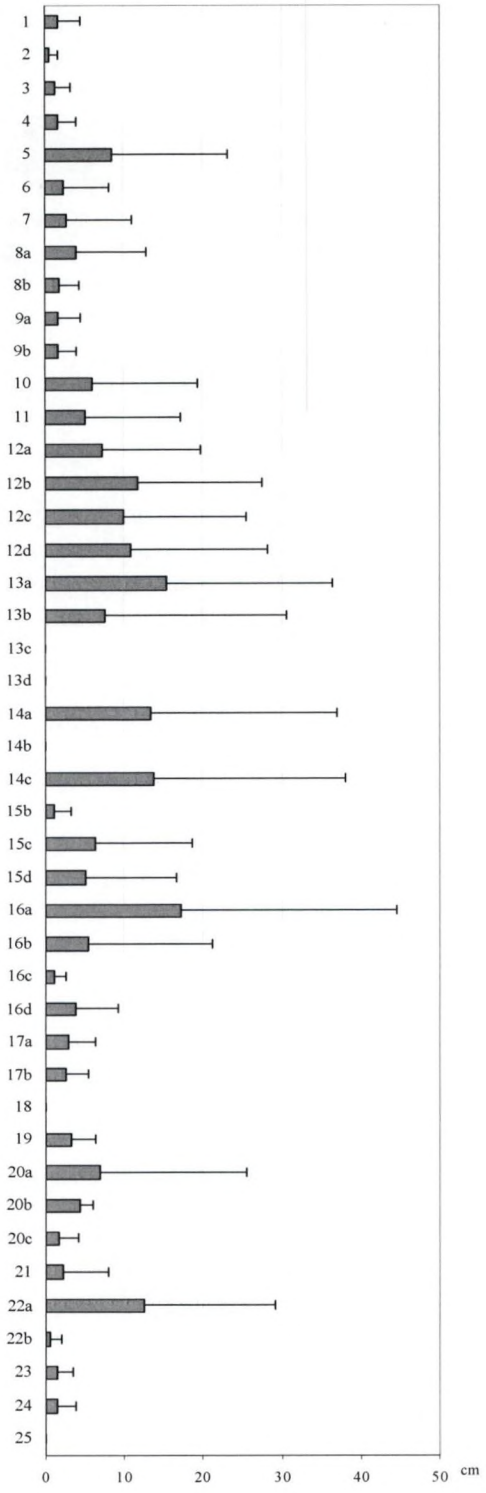
Figuur 4.8 Gemiddelde bedekking van de hoogste kruidlaag (met standaarddeviatie) voor de verschillende TWInsPAN-groepen.



Figuur 4.9 Gemiddelde hoogte van de hoogste kruidlaag (met standaarddeviatie) voor de verschillende TWInsPAN-



Figuur 4.10 Gemiddelde bedekking van de hoogste strooisellaag (met standaarddeviatie) voor de verschillende TWInsPAN-groepen.



Figuur 4.11 Gemiddelde dikte van de strooisellaag (met standaarddeviatie) voor de verschillende TWInsPAN-

4.2.2 DCA-analyses

4.2.2.1 Verklaring van de assen

De ordinatie werd uitgevoerd binnen het pakket CANOCO op een dataset van 532 opnames en 298 soorten. Vier assen worden weerhouden (tabel 4.1).

Tabel 4.1 - Eigenwaarden en gradiëntlengtes van de weerhouden DCA-assen

	As 1	**As 2**	**As 3**	**As 4**	**Total inertia**
Eigenwaarde	0,84	0,66	0,52	0,44	20,55
Lengte gradiënt	6,64	5,87	5,69	4,63	

Een verklaring van de ecologische betekenis van de assen werd onderzocht aan de hand van een multiple regressie, enerzijds rechtstreeks met de beschouwde milieuvariabelen en anderzijds met de (met Varimax geroteerde) principale assen (Principle Component Analysis) van deze dataset (tabel 4.2-4.4). Deze laatste techniek heeft als voordeel dat de beschouwde variabelen lineair onafhankelijk zijn van elkaar, wat de multiple regressie minder gevoelig maakt voor de methode waarop de variabelen worden geselecteerd. Een nadeel is de geringere interpreteerbaarheid van de resultaten omdat de PCA assen op zich eveneens abstracte variabelen zijn. Varimax is een optie binnen PCA waarbij de assen geroteerd worden (met behoud van orthogonaliteit) totdat de oorspronkelijke variabelen de variatie op de assen maximaal verklaren.
Niet onverwacht leiden beide methoden tot analoge resultaten. De eerste DCA-as staat duidelijk in relatie met de factor bodemvocht (cfr. PC 4). Het lijkt ons dan ook aangewezen om deze as verder buiten beschouwing te laten en rechtstreeks met de parameter grondwaterstand te werken (cfr. bespreking van de TWInsPAN-groepen). As 4 staat voornamelijk in relatie met de hoogte van de kruidlaag en de grondwaterstand. De tegengestelde invloed (+ en – regressiecoëfficiënten) van de hoogtes van de hoge en lage kruidlaag zijn echter moeilijk te verklaren. De as wordt hier dan ook niet verder gebruikt. De veranderingen in vegetatiehoogte op zich komen verder aan bod in de bespreking van de veranderingen in vegetatiestructuur.
Assen 2 en 3 worden vooral verklaard door de vegetatieparameters maar de interpretatie ervan ligt niet voor de hand. De variatie op de 2^{e} as wordt in belangrijke mate verklaard door de bedekking van de moslaag (PC 3) en de struiklaag (PC 6). De rechtstreekse regressie neemt ook de hoogte van de hoge struiklaag als significante parameter op, de PCA-regressie ook de hoogte van de hoge kruidlaag/maximale hoogte kruidlaag (PC 1). As 3 is vooral gerelateerd aan de bedekking van de kruidlaag (PC 5). Bij de PCA-regressie worden ook assen 6 (bedekking struiklaag) en 1 (hoogte hoge kruidlaag/maximale hoogte kruidlaag) als significant verklarende variabelen opgenomen.
Gezien de verklarende variabelen niet onafhankelijk van elkaar zijn, is as 2 niet echt éénduidig te interpreteren. As 3 is vooral een gradiënt van een open naar gesloten kruidlaag. Fig. 4.11 situeert de soorten op basis van hun scores op assen 2 en 3 en geeft aan waar de grote ecotooptypen zich bevinden. Bij de interpretatie van de DCA-diagrammen in 1.2.2. is het zinvol om deze figuur voor ogen te houden.

Tabel 4.2 - Multiple regressie van DCA-assen met milieuvariabelen (rood: significantie met p<0,01).

DCA 1 (n=264)	Beta	StDev	B	StDev	t(253)	p	Multiple R	0,88
Intercept			546,51	22,45	24,35	0,000	Multiple R^2	0,77
Grondwater	-0,88	0,04	-199,11	8,52	-23,36	0,000	Adjusted R^2	0,76
Bed. mos	0,16	0,04	0,76	0,18	4,32	0,000	F(10,253)	82,78
H. hoog struweel	-0,12	0,06	-24,67	11,78	-2,09	0,037	p	0,0000
Bed. kruid	0,05	0,03	0,33	0,25	1,33	0,186	Std.Err. of Estimate	88,59
Bed. strooisel	-0,05	0,04	-0,21	0,17	-1,22	0,225		
Max. kruidlaag	-0,07	0,06	-0,30	0,26	-1,15	0,250		
Bed. struweel	0,04	0,05	0,36	0,39	0,94	0,350		
H. lage kruidl.	-0,03	0,04	-0,48	0,66	-0,72	0,473		
H. laag struweel	-0,02	0,04	-10,12	26,85	-0,38	0,707		
H. hoge kruidl.	0,00	0,06	-0,01	0,34	-0,04	0,972		

DCA 2 (n=264)	Beta	StDev	B	StDev	t(253)	p	Multiple R	0,71
Intercept			405,12	19,94	20,31	0,000	Multiple R^2	0,50
Bed. mos	-0,44	0,05	-1,28	0,16	-8,18	0,000	Adjusted R^2	0,48
H. hoog struweel	-0,38	0,08	-49,49	10,47	-4,73	0,000	F(10,253)	25,11
Bed. struweel	-0,21	0,07	-1,11	0,35	-3,21	0,001	p	0,0000
H. lage kruidl.	0,12	0,06	1,16	0,59	1,98	0,049	Std.Err. of Estimate	78,71
Bed. strooisel	-0,11	0,06	-0,30	0,15	-1,97	0,050		
Bed. kruid	-0,06	0,05	-0,24	0,22	-1,10	0,272		
H. laag struweel	0,05	0,06	20,30	23,86	0,85	0,396		
Grondwater	-0,04	0,06	-6,12	7,57	-0,81	0,420		
Max. kruidlaag	-0,06	0,09	-0,16	0,23	-0,68	0,498		
H. hoge kruidl.	-0,01	0,09	-0,02	0,30	-0,06	0,952		

DCA 3 (n=264)	Beta	StDev	B	StDev	t(253)	p	Multiple R	0,60
Intercept			75,87	21,87	3,47	0,001	Multiple R^2	0,36
Bed. kruid	0,57	0,06	2,36	0,24	9,87	0,000	Adjusted R^2	0,33
Bed. struweel	0,15	0,08	0,75	0,38	1,98	0,049	F(10,253)	14,07
Grondwater	0,12	0,06	16,15	8,31	1,94	0,053	p	0,0000
H. hoog struweel	-0,16	0,09	-19,80	11,48	-1,72	0,086	Std.Err. of Estimate	86,33
H. lage kruidl.	0,10	0,07	0,96	0,64	1,50	0,136		
Max. kruidlaag	0,05	0,10	0,14	0,25	0,54	0,590		
Bed. mos	0,03	0,06	0,08	0,17	0,45	0,654		
H. hoge kruidl.	-0,01	0,10	-0,04	0,33	-0,11	0,909		
H. laag struweel	0,00	0,07	-1,73	26,16	-0,07	0,947		
Bed. strooisel	0,00	0,07	-0,01	0,17	-0,04	0,966		

DCA 4 (n=264)	Beta	StDev	B	StDev	t(253)	p	Multiple R	0,53
Intercept			155,18	15,42	10,06	0,000	Multiple R^2	0,28
H. lage kruidl.	-0,41	0,07	-2,65	0,45	-5,83	0,000	Adjusted R^2	0,26
H. hoge kruidl.	0,28	0,10	0,64	0,23	2,73	0,007	F(10,253)	10,04
Grondwater	0,17	0,07	15,36	5,86	2,62	0,009	p	0,0000
H. hoog struweel	0,23	0,10	19,33	8,09	2,39	0,018	Std.Err. of Estimate	60,86
Bed. strooisel	0,12	0,07	0,21	0,12	1,74	0,082		
Max. kruidlaag	0,17	0,10	0,28	0,18	1,61	0,109		
Bed. mos	0,08	0,06	0,14	0,12	1,16	0,248		
Bed. kruid	-0,02	0,06	-0,06	0,17	-0,36	0,720		
H. laag struweel	-0,02	0,07	-4,87	18,45	-0,26	0,792		
Bed. struweel	0,00	0,08	0,00	0,27	-0,01	0,989		

Tabel 4.3 - Loadings van de verschillende milieuvariabelen op de PCA-assen na varimax-totatie.

	As 1	As 2	As 3	As 4	As 5	As 6	As 7	As 8	As 9	As 10
Bed. struikl.	0,15	0,17	-0,02	-0,07	-0,11	0,95	0,08	0,03	0,13	0,00
Bed. kruidl.	0,16	0,00	0,02	0,07	0,97	-0,10	0,07	0,14	-0,01	0,00
Bed. mosl.	0,10	0,00	0,97	-0,16	0,02	-0,02	-0,02	-0,14	-0,01	0,00
Bed. strooisel	0,21	0,03	-0,16	-0,11	0,16	0,04	0,14	0,93	0,04	0,00
Hoogte hoge struikl.	0,19	0,43	-0,02	-0,11	-0,02	0,52	0,09	0,08	0,69	-0,01
Hoogte lage struikl.	0,14	0,96	0,01	0,00	0,01	0,18	0,06	0,02	0,13	0,00
Hoogte hoge kruidl.	0,88	0,10	0,05	0,03	0,13	0,15	0,25	0,14	0,13	-0,26
Hoogte lage kruidl.	0,37	0,08	-0,02	0,04	0,08	0,10	0,90	0,15	0,05	0,00
Maximale h. kruidl.	0,86	0,15	0,11	0,14	0,13	0,11	0,23	0,17	0,02	0,31
Grondwaterstand	-0,10	0,01	0,16	-0,97	-0,07	0,08	-0,04	0,10	0,05	-0,01
Verklaarde variantie	1,82	1,18	1,01	1,02	1,02	1,28	0,97	1,00	0,54	0,16
Proportie van totaal	0,18	0,12	0,10	0,10	0,10	0,13	0,10	0,10	0,05	0,02
Eigenwaarde oorspr. as	3,37	1,81	1,25	1,09	0,80	0,55	0,45	0,32	0,22	0,14

Tabel 4.4 - Multiple regressie van DCA-assen met de PCA-assen na Varimax rotatie (rood: significantie met p<0,01).

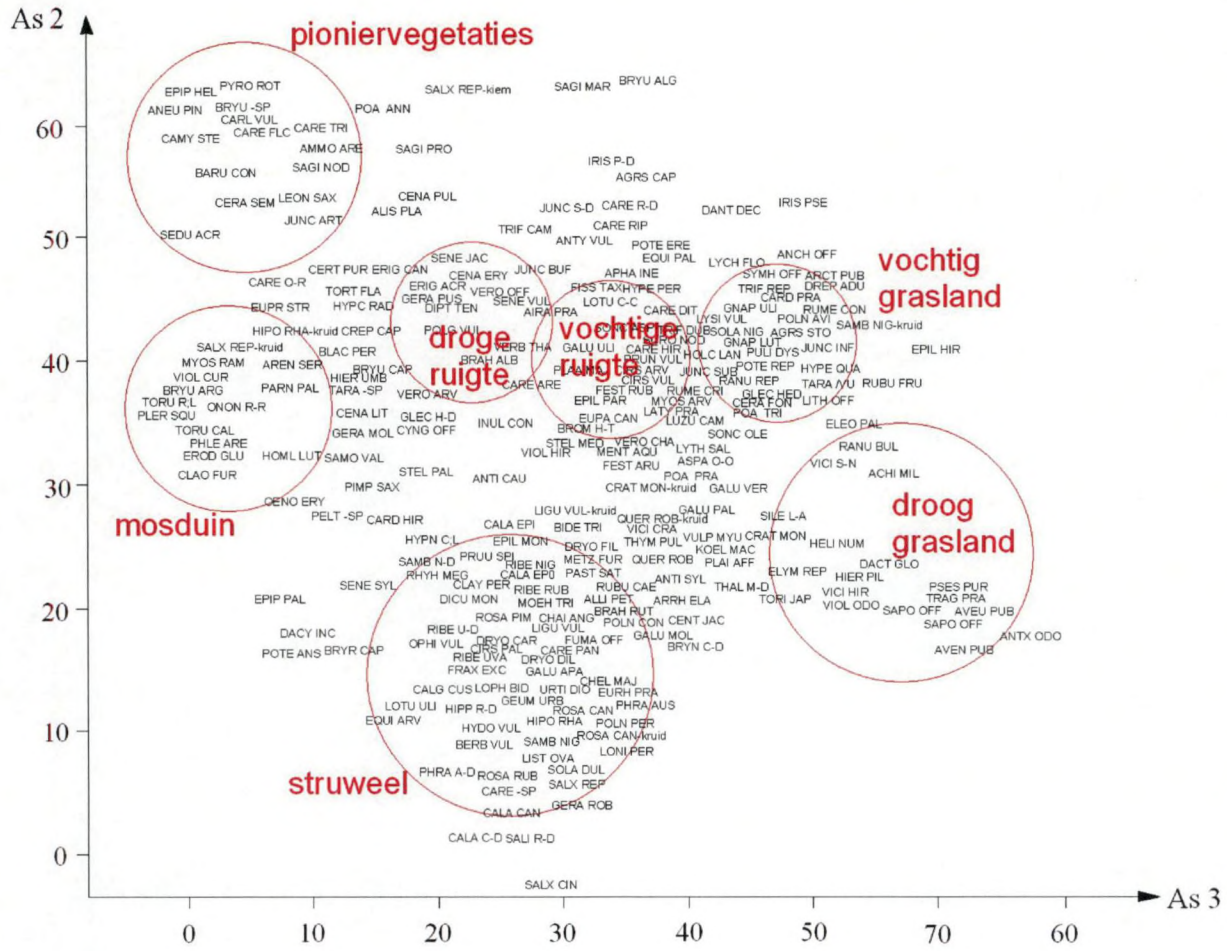
DCA 1 (n=264)	Beta	StDev	B	StDev	t(255)	p	Multiple R	0,87
Intercept			35,37	0,56	63,06	0,000	Multiple R^2	0,75
PCA 4	0,83	0,03	14,96	0,56	26,61	0,000	Adjusted R^2	0,74
PCA 8	-0,17	0,03	-3,09	0,56	-5,51	0,000	F(8,255)	95,78
PCA 6	-0,11	0,03	-1,98	0,56	-3,52	0,001	p	0,0000
PCA 5	0,09	0,03	1,63	0,56	2,90	0,004	Std.Err. of Estimate	9,11
PCA 2	-0,08	0,03	-1,35	0,56	-2,40	0,017		
PCA 7	-0,02	0,03	-0,43	0,56	-0,76	0,449		
PCA 3	0,02	0,03	0,31	0,56	0,56	0,579		
PCA 1	0,01	0,03	0,26	0,56	0,46	0,643		

DCA 2 (n=264)	Beta	StDev	B	StDev	t(255)	p	Multiple R	0,65
Intercept			29,33	0,52	56,43	0,000	Multiple R^2	0,42
PCA 3	-0,42	0,05	-4,54	0,52	-8,71	0,000	Adjusted R^2	0,40
PCA 6	-0,38	0,05	-4,16	0,52	-7,99	0,000	F(8,255)	22,83
PCA 1	-0,18	0,05	-1,96	0,52	-3,76	0,000	p	0,0000
PCA 4	0,18	0,05	1,93	0,52	3,70	0,000	Std.Err. of Estimate	8,45
PCA 2	-0,16	0,05	-1,70	0,52	-3,26	0,001		
PCA 8	-0,08	0,05	-0,92	0,52	-1,77	0,079		
PCA 5	-0,05	0,05	-0,50	0,52	-0,97	0,334		
PCA 7	0,03	0,05	0,32	0,52	0,61	0,542		

DCA 3 (n=264)	Beta	StDev	B	StDev	t(255)	p	Multiple R	0,59
Intercept			29,60	0,53	55,60	0,000	Multiple R^2	0,35
PCA 5	0,54	0,05	5,72	0,53	10,73	0,000	Adjusted R^2	0,33
PCA 1	0,14	0,05	1,51	0,53	2,82	0,005	F(8,255)	17,14
PCA 7	0,13	0,05	1,38	0,53	2,58	0,010	p	0,0000
PCA 8	0,10	0,05	1,04	0,53	1,94	0,053	Std.Err. of Estimate	8,65
PCA 3	0,06	0,05	0,67	0,53	1,26	0,209		
PCA 4	-0,06	0,05	-0,64	0,53	-1,20	0,233		
PCA 2	-0,03	0,05	-0,32	0,53	-0,60	0,547		
PCA 6	0,02	0,05	0,25	0,53	0,46	0,646		

DCA 4 (n=264)	Beta	StDev	B	StDev	t(255)	p	Multiple R	0,50
Intercept			21,80	0,38	57,02	0,000	Multiple R^2	0,25
PCA 1	0,29	0,05	2,04	0,38	5,33	0,000	Adjusted R^2	0,22
PCA 7	-0,23	0,05	-1,64	0,38	-4,29	0,000	F(8,255)	10,54
PCA 4	-0,21	0,05	-1,45	0,38	-3,80	0,000	p	0,0000
PCA 6	0,15	0,05	1,09	0,38	2,84	0,005	Std.Err. of Estimate	6,21
PCA 8	0,14	0,05	0,98	0,38	2,56	0,011		
PCA 3	0,12	0,05	0,83	0,38	2,16	0,032		
PCA 2	0,11	0,05	0,75	0,38	1,96	0,051		
PCA 5	0,01	0,05	0,05	0,38	0,12	0,901		

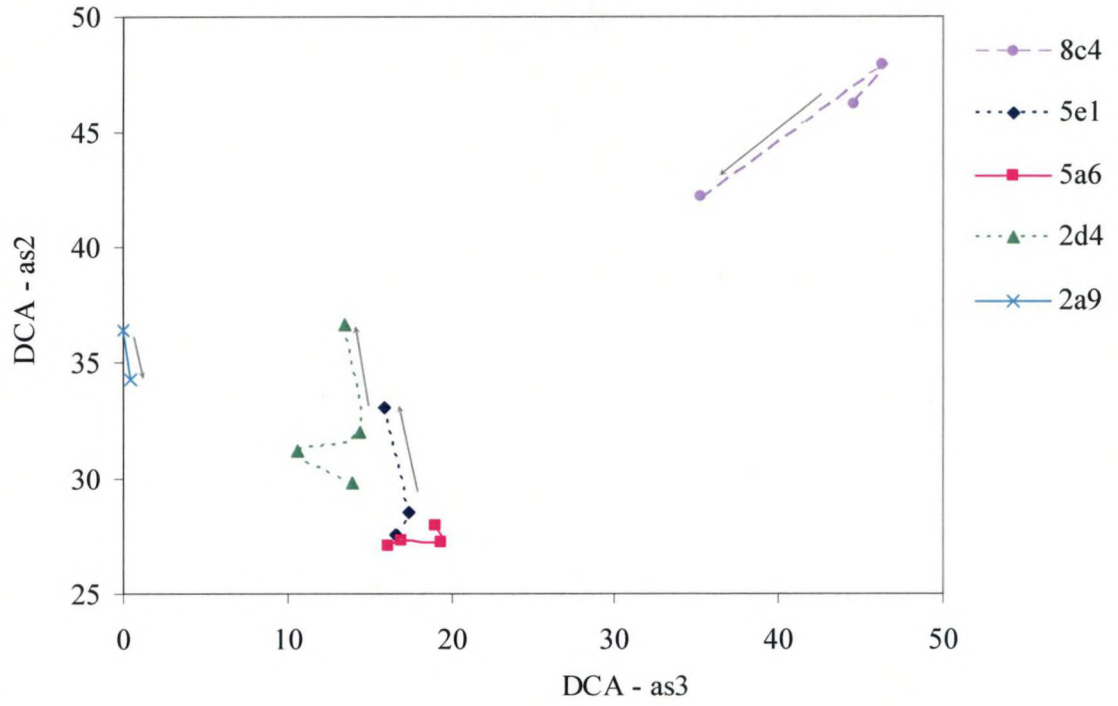
Figuur 4.12 - Situering van de soorten op DCA-assen 2 en 3.



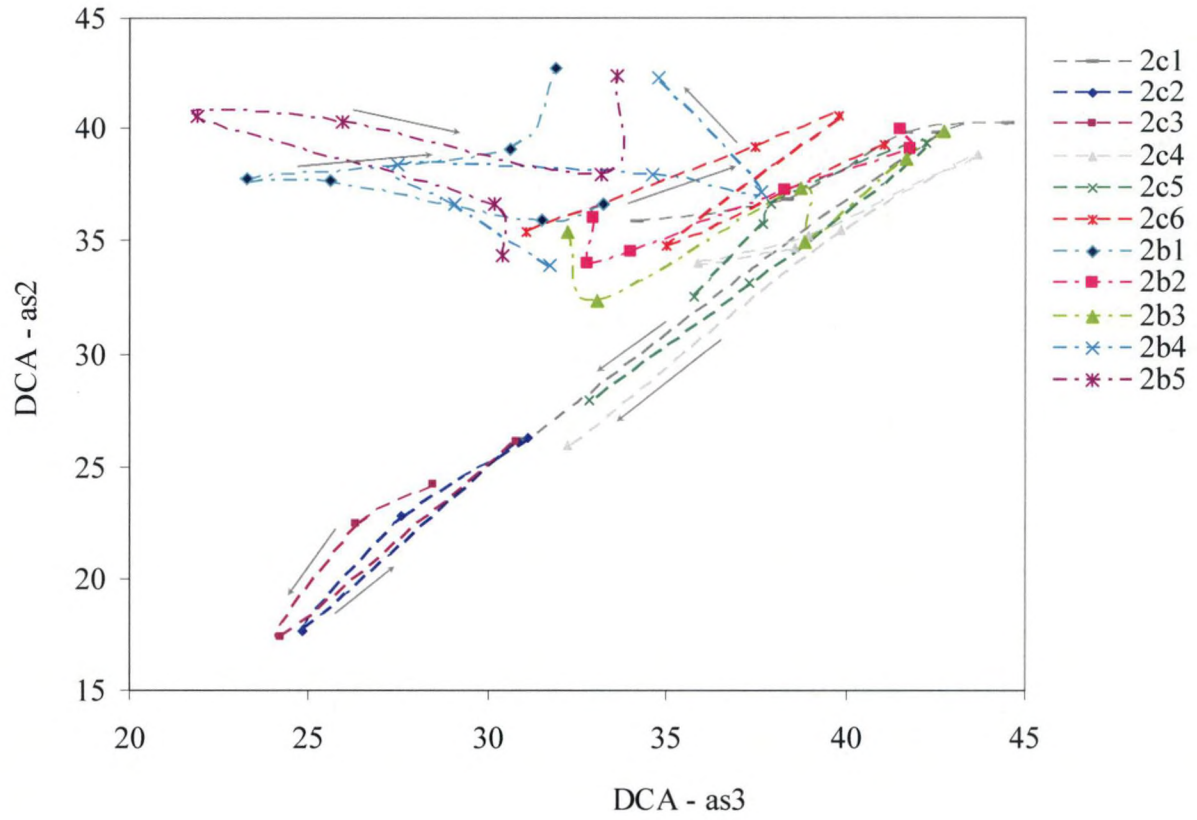
4.2.2.2 Verschuivingen van de DCA- scores per pq

In onderstaande figuren worden de DCA-scores op assen 2 en 3 weergegeven met een gelijkaardige symbologie per pq. Deze worden gegroepeerd per site, met uitzondering van 5 plots in droge pioniermilieus. De lijnen geven het traject aan dat het pq doorheen de jaren van opname heeft gevolgd; de pijltjes geven de richting aan.

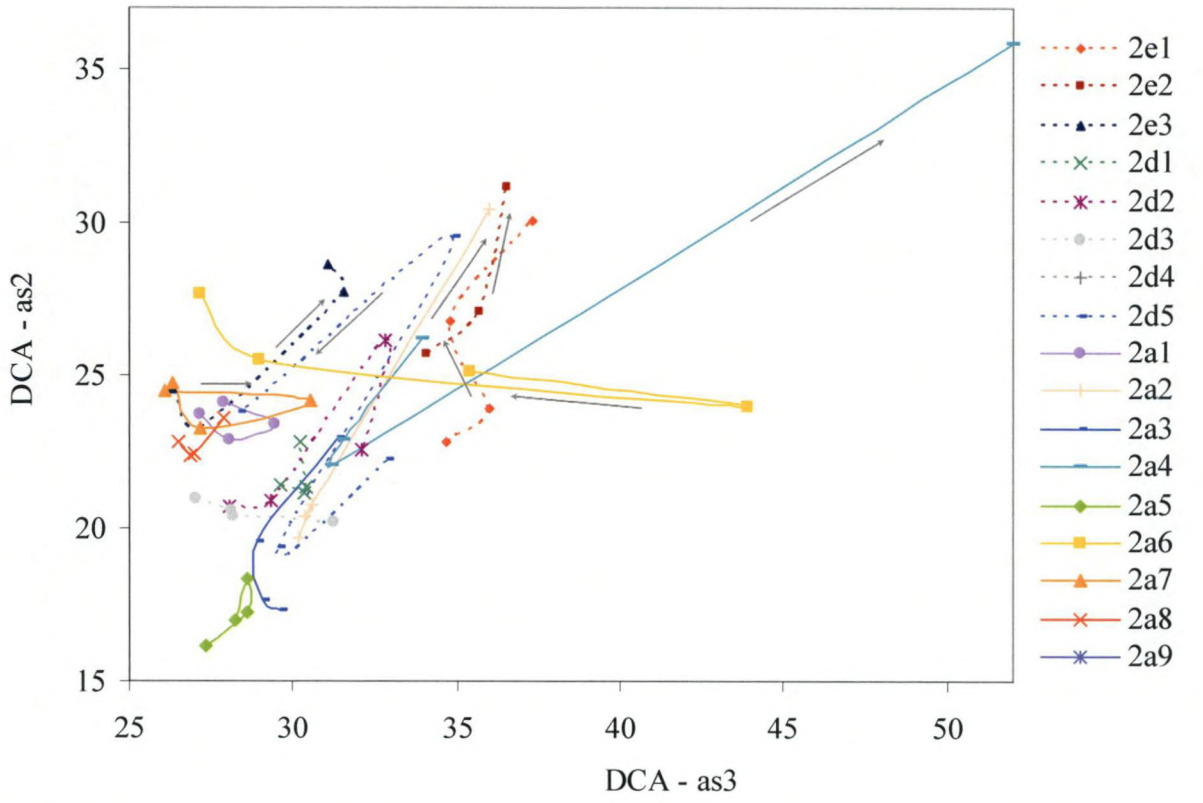
Figuur 4.13 - DCA scores van de opnames in droge pioniermilieus (pq's van sites Smokkelpad, Kerkepanne en Zeeruspanne)

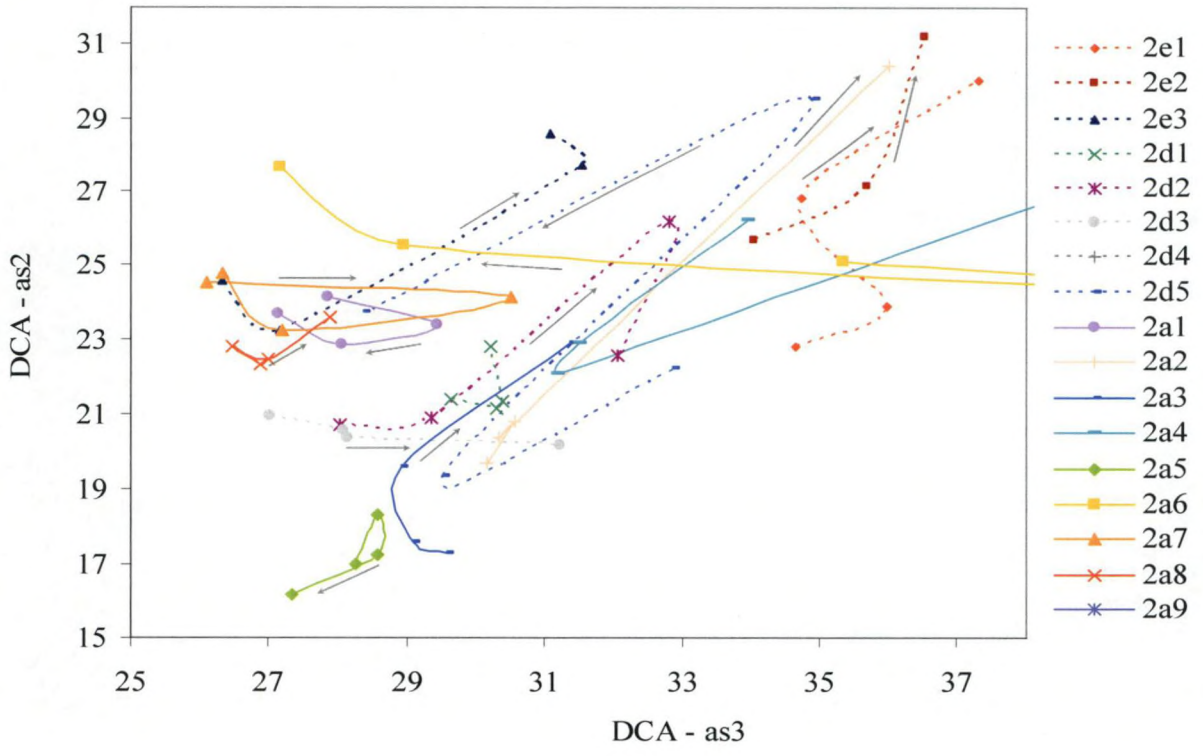


Figuur 4.14 - DCA scores van de opnames binnen de Smokkelpadsite (maaien en ontstruweling+ begrazing)(Westhoek-zuid).

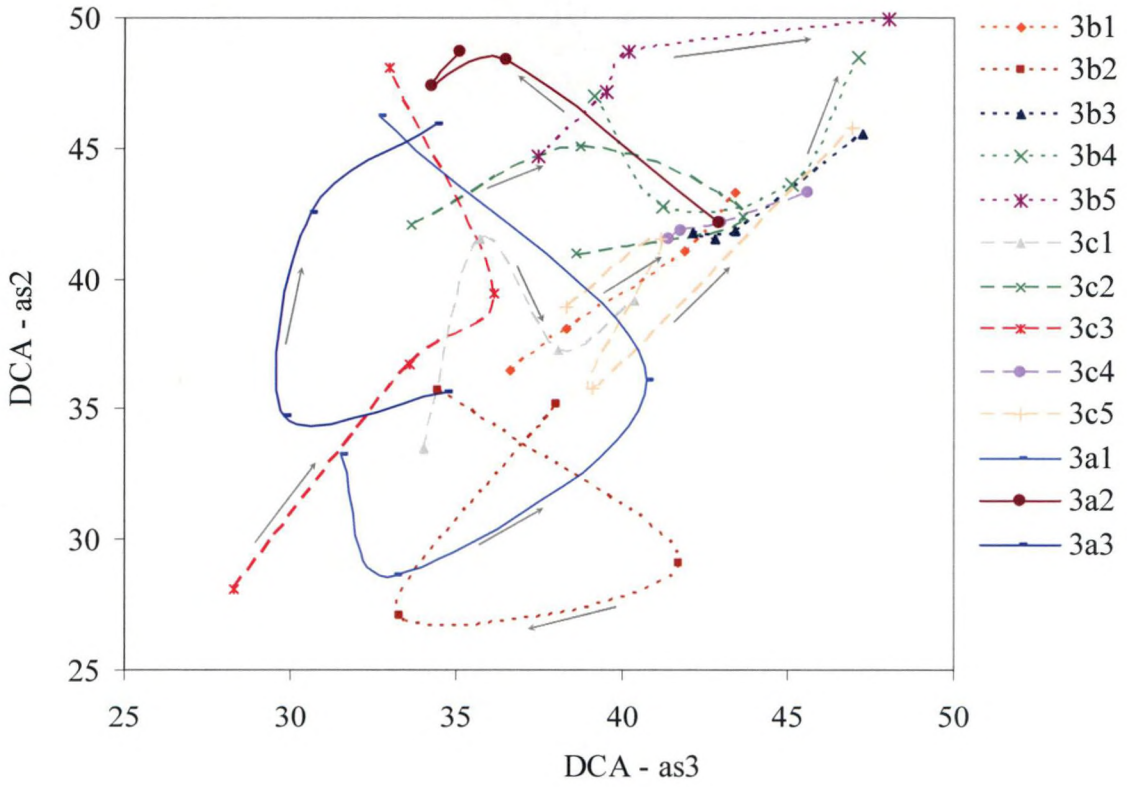


Figuur 4.15 - DCA scores van de opnames binnen de Smokkelpadsite (maaien en ontstruweling+ begrazing)(Westhoek-zuid).

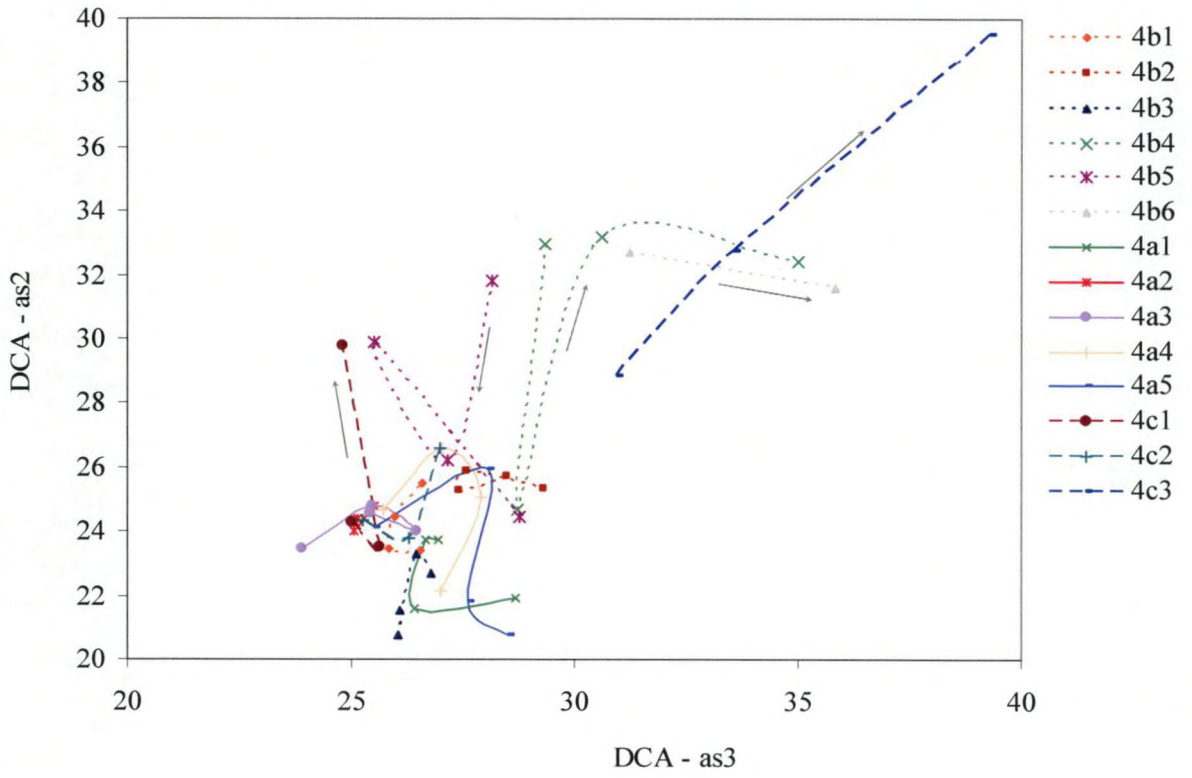


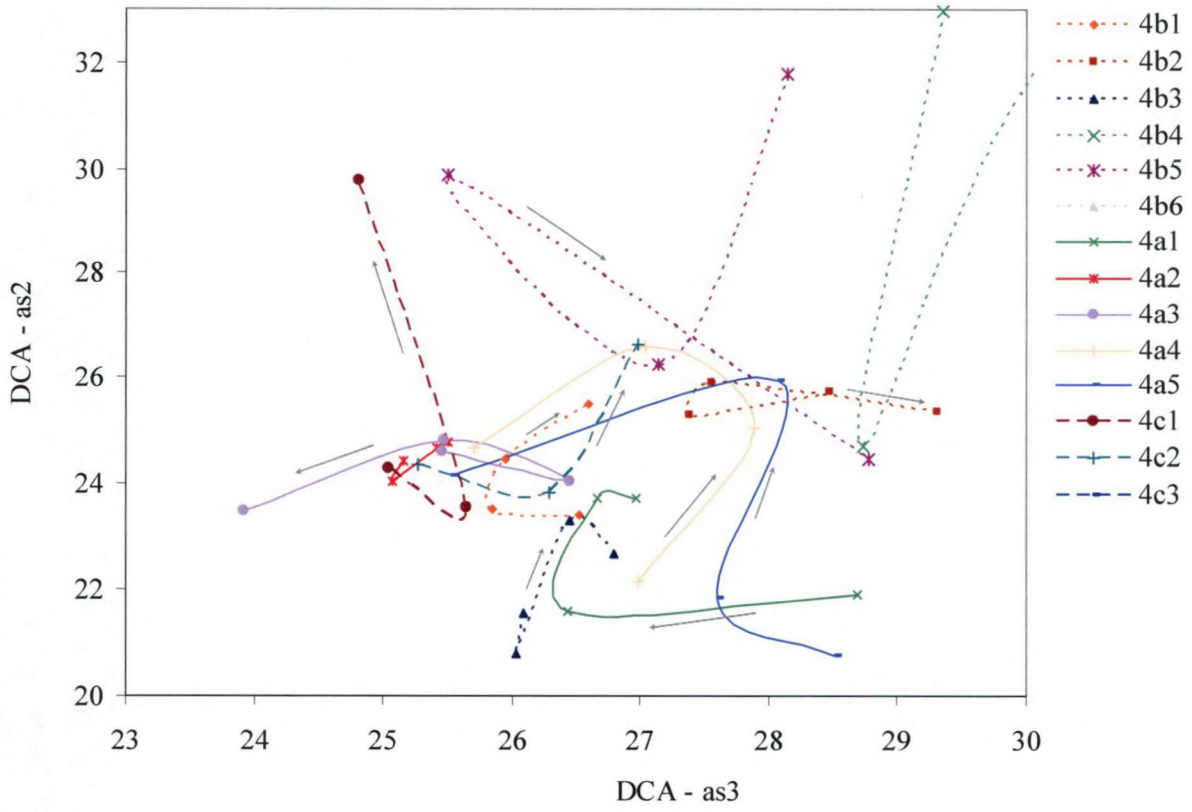


Figuur 4.16 - DCA scores van de opnames binnen de site Weide (Westhoek-zuid)

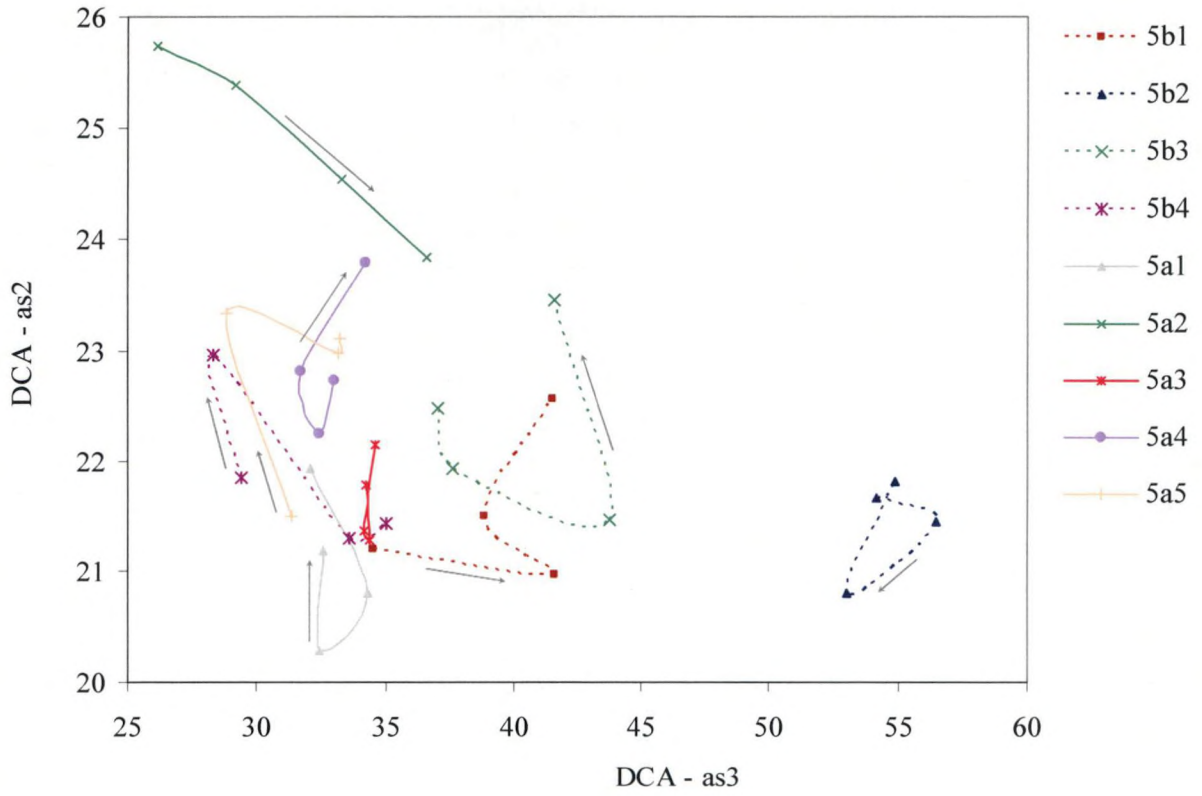


Figuur 4.17 - DCA scores van de opnames binnen de site Duindoornpad (Westhoek-zuid).

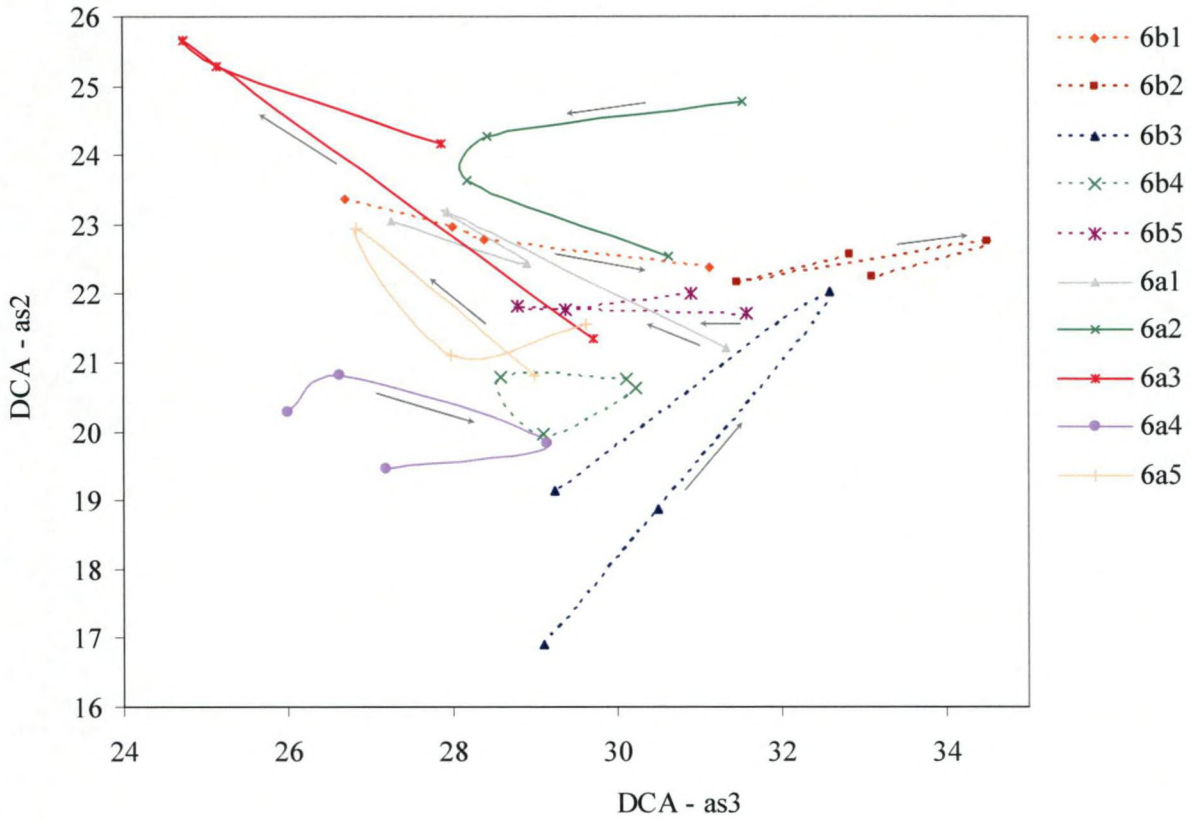




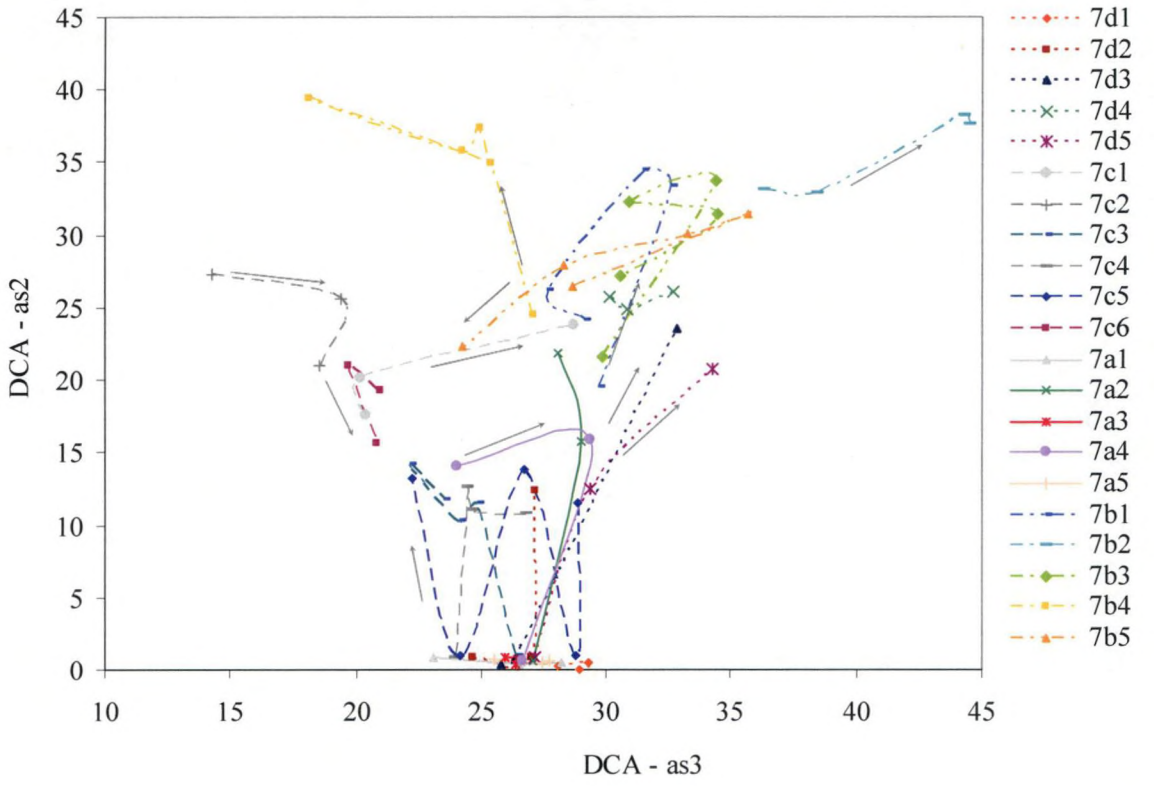
Figuur 4.18 - DCA scores van de opnames binnen de site Kerkepanne (Houtsaegerduinen).

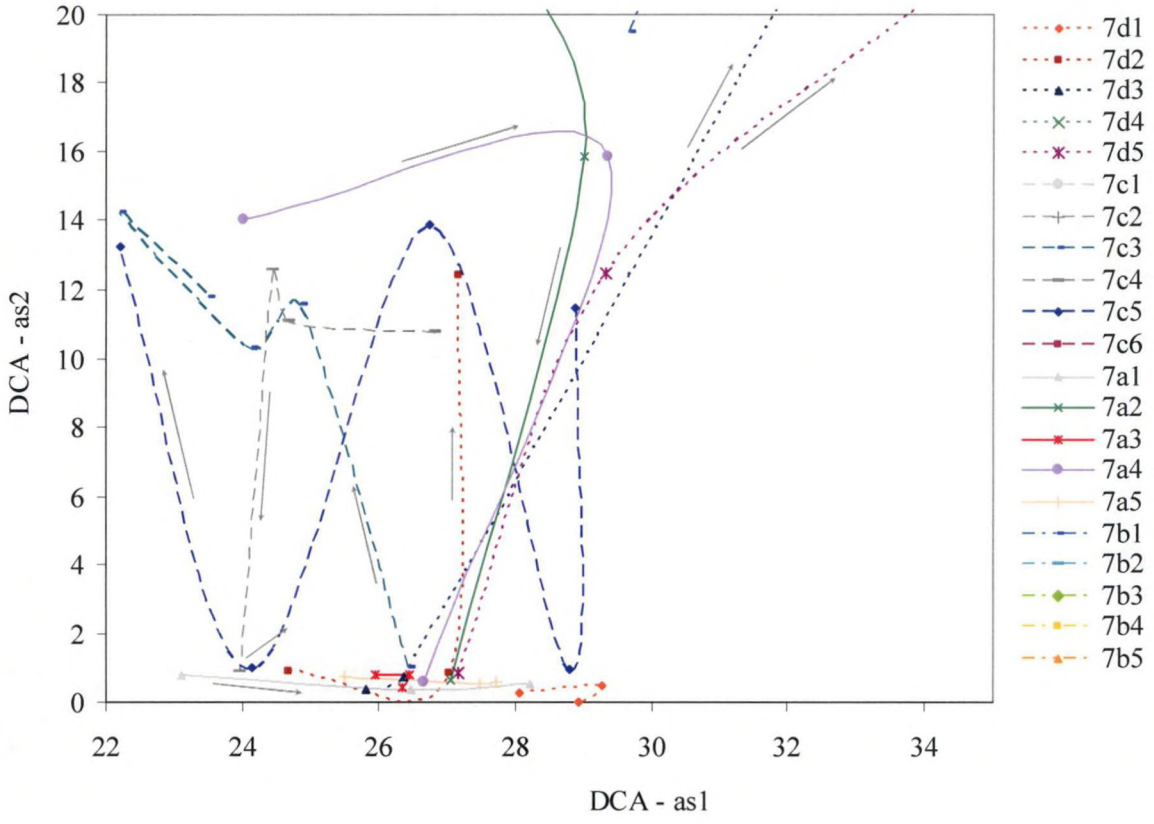

26
25
24
23
22
21
20
DCA - as2
25
30
35
40
45
50
55
60
DCA - as3
5b1
5b2
5b3
5b4
5a1
5a2
5a3
5a4
5a5

Figuur 4.19 - DCA scores van de opnames binnen de site Green park (Houtsaegerduinen)

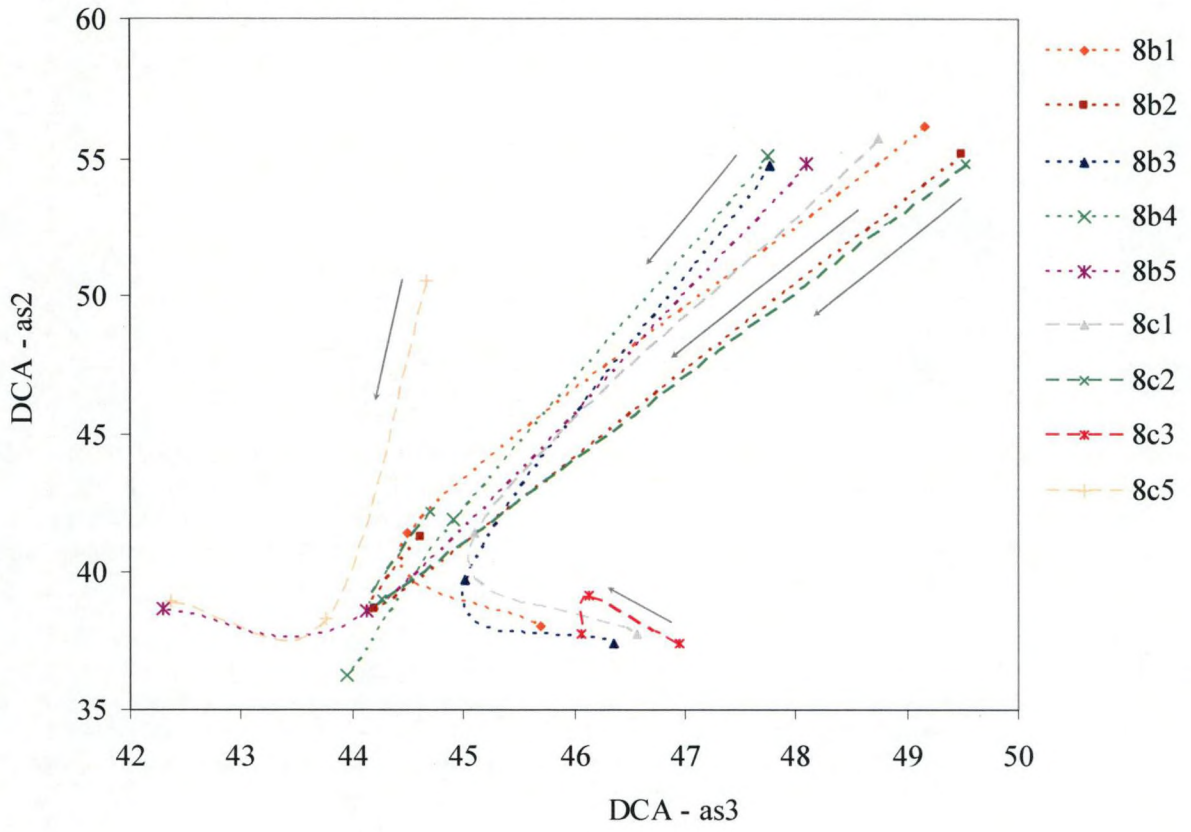


Figuur 4.20 - DCA scores van de opnames binnen de Parnassiapanne (Westhoek-noord).





Figuur 4.21 - DCA scores van de opnames binnen de Zeeruspanne (Westhoek-noord).



4.2.3 *Vegetatiedynamiek*

De bespreking van de vegetatiedynamiek op het niveau van de plantengemeenschap steunt in hoofdzaak op de classificatie en ordinatie van de volledige opnameset (fig. 4.13-4.21). Uit beide verwerkingstechnieken blijkt de bodemvochtigheid bepalend voor de belangrijkste differentiatie in de soortensamenstelling. De indeling van onderstaande bespreking gebeurt dan ook in eerste instantie volgens deze milieufactor. Om verwarring te vermijden worden TWInsPAN-groepen in de tekst tussen haakjes geplaatst.

4.2.3.1 Droge pioniermilieus

Het onderzoek concentreert zich op duinvalleien zodat grondwateronafhankelijke vegetaties maar in de marge aan bod komen. De opnames van 8c4 uit de Zeeruspanne vormen samen groep (1). Op basis van de soortensamenstelling worden zij als 'droge' opnames geclassificeerd, hoewel het proefvlak zelf gemiddeld vochtig is (voorjaarsgrondwaterstand ca. 0,9 m). De mosduinopnames in de Houtsaegerduinen (Kerkepanne, 5e1 en 5a6) vertegenwoordigen de droogste standplaatsen in de dataset met een gemiddelde voorjaarsgrondwaterstand die dieper reikt dan 3 meter onder maaiveld. Alle opnames van deze pq's worden in een aparte TWInsPAN-groep (2) geclassificeerd. Voor de mosduinopnames uit de Smokkelpadsite (2a9 en 2d4) is het verhaal analoog; zij komen in groep (3) terecht. Op de DCA-assen liggen de opnames van 8c4 en die van de overige droge pq's relatief ver uiteen, wat niet geheel in overeenstemming is met de TWInsPAN resultaten. De veranderingen zijn in absolute zin moeilijk te interpreteren maar wat opvalt zijn de verschillen tussen de begraasde (2d4 en 5e1) en niet begraasde (2a9 en 5a6) mosduinen.

4.2.3.2 Droge tot vochtige vegetaties van oude duinvallei (Houtsaegerduinen)

Deze groep omvat de vegetatietypen (7) t.e.m. (12b). Zij zijn karakteristiek voor oudere, droge tot vochtige duinvalleien. Bij groepen (8), (9) (10) (12a) wordt het grondwater in het voorjaar gemiddeld 2 tot 2,5 m onder maaiveld aangetroffen.

Groepen (7), (11) en (12b) zijn iets vochtiger (1,5 à 2m). De groep omvat voornamelijk opnames uit de Houtsaegerduinen. Met uitzondering van de twee mosduin pq's 5e1 en 5a6, de opname van 6a2 in 2000 en 2 opnames van 5a4, vallen alle opnames uit de sites Kerkepanne en Greenpark binnen deze vegetatiegroepen. Omgekeerd komen er slechts 5 andere pq's in voor. Het zijn graslandopnames van de Smokkelpadsite (2e1, 2e2, 2a6 en 2a8 en één opname van 2d3). Ook binnen de pq's van de Houtsaegerduinen valt een beperkte menging op tussen de twee sites Kerkepanne en Greenpark.
De plantengemeenschappen uit deze groep vertonen een relatief grote stabiliteit. Uit de DCA scores valt weinig af te leiden. De meeste pq's volgen een bochtig parcours waarop de beheersvorm weinig effect lijkt te hebben. In de TWInsPAN tabel valt de grote sprong op van 2a6 en 6a2 tussen 1998 en 2000. Beide pq's zijn inderdaad sterk vervilt.

4.2.3.3 Droge tot vochtige vegetaties van oude duinvallei (Westhoek)

De groep omvat de typen (12c) t.e.m. (13d). De vegetatietypen sluiten nauw aan bij de vorige groep maar de geografische scheiding tussen Westhoek en Houtsaegerduinen blijkt zich ook in de plantengemeenschappen te vertalen. In de te typen uit 1.3.2. heeft Glanshaver een hoge presentie terwijl de soort nagenoeg ontbreekt in de Westhoek-sites. Deze laatste zijn ook iets vochtiger met een gemiddelde voorjaarsgrondwaterstand van 1 tot 1,5 m onder maaiveld. Dit uit zich onder meer in een beduidend hogere presentie van Koninginnenkruid. Ook Akkerdistel is positief differentiërend voor deze laatste groep vegetatietypen.
De groep bestaat nagenoeg volledig uit opnames van de sites Smokkelpad (niets doen en begrazing) en Duindoornpad. Verder komen er één 'verdwaalde' opname uit Greenpark (6a2 in 2000), één uit de weide (3c3 in 1997) en drie opnames uit de Parnassiapanne (7b3, 7b4 en 7d4 in 1998) in voor. Omgekeerd komt een vrij groot aantal opnames uit de Smokkelpadsite (maaien en ontstruweling+ begrazing) voor in de groepen (16)-(19) en vinden we opnames uit de Duindoornsites terug in de groepen (4) en (5).

Globaal zijn de veranderingen in soortensamenstelling ook in deze opnamegroep relatief gering. Slechts in enkele pq's is een duidelijk effect van begrazing waar te nemen. Zo is pq 2e2 onder begrazing van een ruigte (12d) naar een duingrasland (7) geëvolueerd terwijl 2a6 in het 'niets doen' blok de omgekeerde weg volgde. De veranderingen zijn toe te schrijven aan interne successie of gewijzigde milieuomstandigheden. Dit eerste wordt het duidelijkst geïllustreerd in pq's 2d5, 4a4 en 4a5 die tijdens de voorbije jaren evolueerden van nagenoeg gesloten struweel naar een ruigte met Gewoon struisriet. De invloed van milieuveranderingen (met name de hoge voorjaarsgrondwaterstanden in 2001 en 2002) springt het meest in het oog in de DCA-scores van pq 2a4 (fig. 4.15). Dit pq is vooral in de laatste opname van 2002 sterk verruigd met Harig wilgenroosje.

4.2.3.4 De Weide

De meeste opnames uit de Weide komen terecht in de vegetatietypen (15b) t.e.m. (16c). Deze groepen omvatten slechts 2 opnames uit andere sites (nl. van pq 2b2 uit de Smokkelpadsite). Een aantal opnames van pq's 3a1, 3c3 en 3b2 komen in groepen (4), (6) en (12b) terecht. Deze pq's liggen op de drogere kopjes in de Weide. Opvallend is dat de opnames van deze pq's na 2000 ook respectievelijk in de (nattere) groepen (15d), (16a) en (16c) ondergebracht worden. De soortensamenstelling verandert kennelijk sterk onder invloed van de hoge grondwaterstanden in 2001-2002. Maar ook de evoluties in de andere pq's wordt in belangrijke mate bepaald door de hoge grondwaterstand. In het laatste opnamejaar komen de meeste pq's in eenzelfde vegetatietype terecht: (16b) 'verruigde natte oude valleivegetatie'. Ook het feit dat het 'maaiblok' in het voorafgaande jaar niet werd beheerd, draagt sterk bij tot deze convergentie.
Op de DCA-plots treedt convergentie op binnen de verschillende beheersvormen. Bijna alle pq's vertonen een toename van de score langsheen as 2, wat als een vorm van regressie kan geïnterpreteerd worden. Op as 3 nemen de scores van de "niets doen"- pq's af terwijl deze voor de overige pq's toenemen (verdichting van de kruidlaag). In tegenstelling tot de TWInsPAN lijken de DCA scores, zeker wat betreft maaien versus begrazing, een beheerseffect bloot te leggen maar gezien het abstracte karakter van de assen, blijft een glasheldere verklaring uit.

4.2.3.5 Kruidachtige duinvalleivegetaties van het Smokkelpad

Groepen (16d) t.e.m. (19) omvatten de meeste opnames van de blokken "maaien" en "ontstruweling + begrazing" van de Smokkelpadsite (48 van de 58 opnames). Daarnaast komen er 4 opnames uit het ontstruweelde blok van de Parnassiapanne in voor die na 2000 netjes hun sitegenoten vervoegen. Deze groep laat een duidelijke en beheerafhankelijke evolutie zien. De pq's b1 en b5 vertonen grote sprongen in het TWInsPAN-transitieschema. In 1998 maken zij deel uit van (13d), een pioniervegetatie met Akkerdistel, Koningskaars en Akker-vergeet-mij-nietje en tussen 1999 en 2001 vertoeven ze in een storingsvegetatie met Gestreepte witbol en Jacobskruiskruid (4). In 2002 komen zij weer in de buurt van de overige opnames van de site en vormen met pq 2b4 een ruigte/pioniervegetatie met elementen van droog tot vochtig duingrasland (19). Hierin duiken al interessante soorten op zoals Zeegroene zegge, Tandjesgras en Wondklaver. De opnames vertonen een aantal duidelijke fasen die over grote oppervlakten in het terrein waarneembaar

waren; een Koningskaars-fase in 1998 en een Gestreepte witbol-fase vanaf 1999. De natte pq's van dit blok (2b2 en 2b3) vertrekken van dezelfde groep (18) maar vertonen een ander traject dat leidt in de richting van de oude duinvalleivegetaties uit de weide. Pq 2b2 komt vanaf 2001 trouwens in groep (16c) terecht die overigens enkel opnames uit de Weide omvat. De meeste opnames uit het maaiblok sluiten hier goed bij aan en komen in groepen (16d) en (17a) terecht, waar ook de al verschillende jaren gemaaide valleivegetaties in ondergebracht worden. Enkel opname 2c2 ontsnapt hieraan en vervoegt de groep met vooral opnames uit de Parnassiapanne (21). Ook 2c6, een iets droger pq, vertoont de bokkensprongen van pq's 2b1 en 2b5 wat wijst op een gelijkaardig systeem met ontwikkelingsfasen.
In de DCA diagrammen is een duidelijke clustering te zien die gerelateerd is aan een combinatie van beheer en hoogteligging. Alle gemaaide pq's met uitzondering van 2c6 convergeren sterk, hoewel de pq scores uit recent en vroeger ontstruweelde terreindelen oorspronkelijk uiteen lagen. Het traject van 2c6 sluit nauw aan bij de natte begraasde pq's 2b2 en 2b3 en wijkt duidelijk af van dat van de drogere opnames 2b1, 2b4 en 2b5. Evenals bij de opnames uit de weide blijkt DCA dus fijnere beheersverschillen te kunnen detecteren dan in het gepresenteerde TWInsPAN-transitieschema (waar de natte gemaaide en begraasde pq's dicht bijeen liggen).

4.2.3.6 Parnassiapanne

De opnames uit de Parnassiapanne komen in twee clusters van vegetatietypen terecht. Groep (14), onderverdeeld in a, b en c, bestaat uit struweel en hennegrasruigten en omvat de meeste opnames van de blokken 'begrazing' en 'niets doen' uit 1998 en 2000. Deze groepen zijn beperkt tot de Parnassiapanne. De overige opnames uit deze site zijn in hoofdzaak terug te vinden in groepen (20a) t.e.m. (23). Deze omvat, met twee uitzonderingen, enkel Parnassiapanne-opnames. Anderzijds komen slechts 7 op 79 opnames uit deze site in andere vegetatietypen terecht.
De pq's uit het blok 'begrazing' veranderen aanzienlijk. In 1998 en 2000 worden zij vooral in type (14) ondergebracht terwijl zij tegen 2002 allemaal in de types (20a), (20b), (22a) en (22b) terecht komen. De vegetatiestructuur is inderdaad gewijzigd. Veel Duindoorn stierf af door de hoge grondwaterstanden en de verdere vegetatieontwikkeling wordt sterk beïnvloed door de begrazing. Een aantal pq's maakt daarbij grote sprongen (7d3 bijvoorbeeld) en het is duidelijk dat de vegetatie nog lang niet stabiel is. In het 'niets doen' blok is ook duindoornstruweel verdwenen maar hier komt voornamelijk Hennegras in de plaats. De pq's komen in 2002 in de door Hennegras gedomineerde typen (14a) en (22a) terecht. Op de DCA schema's vertonen 7a2 en 7a4 een vrij spectaculaire verschuiving. Zij convergeren met de andere 'niets doen' pq's.
In het maaiblok zijn de recent en vroeger ontstruweelde pq's aanvankelijk gescheiden maar zij convergeren naar 2 groepen; (20c) en (21). Ook 7c6 - met tot 2000 veel kenmerken van een jonge open panne - evolueert naar type (21) door verdichting van de vegetatie.
De ontstruweelde pq's vertonen een vrij parallel verloop. De opnames uit 1998 zijn nog over drie verschillende groepen ruigtes verdeeld maar in 1999 komen zij (met uitzondering van de natte pq 7b2) samen in type (20a). Het type bestaat overigens nagenoeg uitsluitend uit opnames van dit blok. 7b2 vertoont blijkbaar aanvankelijk meer gelijkenissen met de natte ruigtes uit het Smokkelpad. In 2001 de 5 opnames even samen in (20b) terecht; een type met een vrij gesloten vegetatie met Fioringras en Gewoon sikkelmos. Zij blijven ook in 2002 in dit type, met uitzondering van 7b4, die als jonge vochtige pannevegetatie wordt geclassificeerd. De ontwikkeling van deze pq's werd sterk bepaald door de minstens gedeeltelijke afplagging. Zeker bij 7b4 werd daarbij de volledige humeuze laag verwijderd wat de ontwikkeling van de jonge pannenvegetatie met onder meer Strandduizendguldenkruid, Dwergzegge en Waterpunge verklaart. De afwijkende ontwikkelingen van 7b4 en 7b2 valt op in de DCA-diagrammen.

4.2.3.7 Zeeruspanne

Met uitzondering van de vrij droge pq 8c4 (zie hoger) en de laatste opname van 8b4 komen alle opnames uit de Zeeruspanne in types (24) en (25) terecht. Type (23) sluit hier ecologisch eigenlijk dichter bij aan dan bij de vorige types. Het is het overgangsstadium tussen de vegetatieontwikkeling van de Zeeruspanne en die van de Parnassiapanne. Het transitieschema weerspiegelt de successie in deze jonge panne van type (25) naar (24). Het beheer lijkt op deze ontwikkeling nog geen duidelijke impact te hebben. Ook de DCA scores geven geen blijk van divergentie op basis van de beheersvorm.

4.2.4 Beheerseffecten versus andere milieufactoren

Vegetatieontwikkeling is een uiterst complex gegeven waarin tal van factoren een rol spelen. Het is dan ook niet voor de hand liggend om het precieze effect van de component 'beheer' te onderscheiden, laat staan te kwantificeren. In onderstaande analyse wordt een poging ondernomen om de 'significantie van het beheerseffect' globaal te testen. De positie of de 'toestand' van elke opnames wordt daarbij gekarakteriseerd aan de hand van de hoger vermelde DCA scores. We vermeldden reeds dat de positie ten opzichte van de eerste as voornamelijk door de parameter grondwater wordt bepaald (zie 4.2.2.1.), as 2 gerelateerd is met de bedekking van de moslaag en de struiklaag en as 3 vooral aan de bedekking van de kruidlaag. De vierde as laten we hier buiten beschouwing wegens de niet nader te bepalen betekenis.

De veranderingen in de pq's (lees: veranderingen in DCA-score) worden vervolgens aan een variantieanalyse onderworpen. Daarbij worden de factoren tijd (de verandering), site en uiteraard beheer als categorische variabelen beschouwd en de gemiddelde voorjaarsgrondwaterstand als (continue) covariabele. Deze benadering is heel ruw maar geeft toch een algemeen beeld van de beheerseffecten in de onderzoeksblokken.

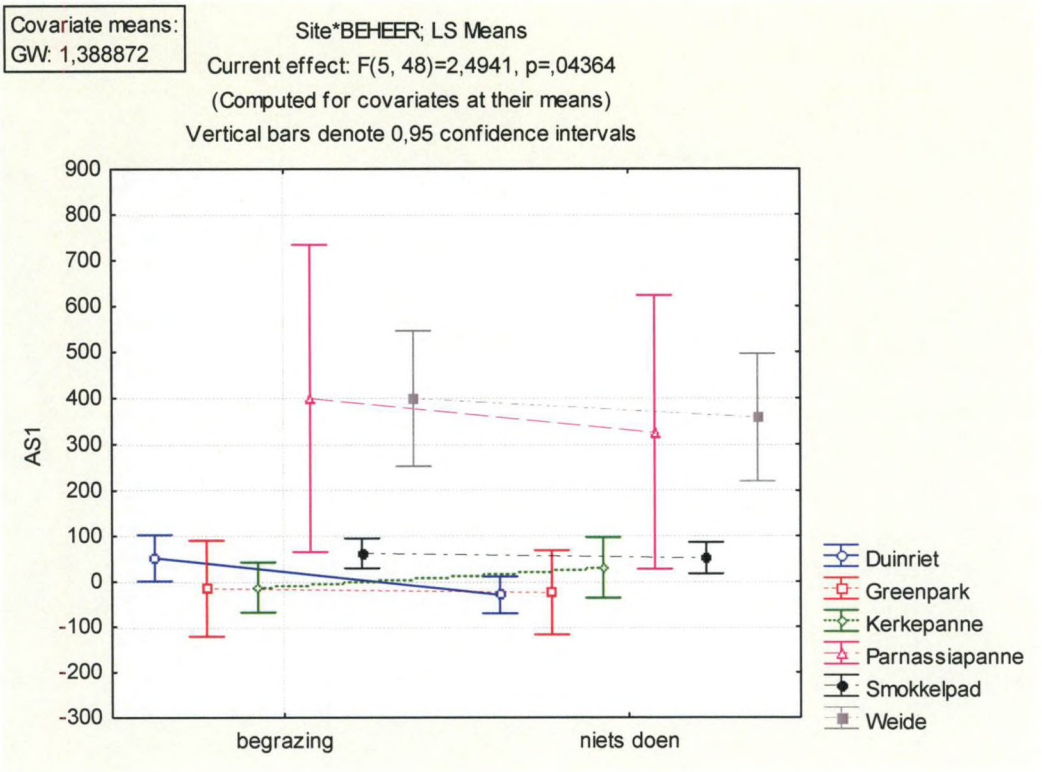
4.2.4.1 Begrazing versus niets doen

Gezien de betekenis van DCA as 1 is het niet verwonderlijk dat de factoren grondwater en site*grondwater hoog significant zijn. Deze analyse vormt eigenlijk een cirkelredenering en wordt hier eerder 'ter controle' gepresenteerd. Ook de interactie site*beheer is significant (zij het in mindere mate), wegens de grote verschillen in globale bodemvochtigheid tussen de sites. Uit fig. 4.22 blijken de veranderingen op as 1 vooral op te treden in de natte sites Weide en Parnassiapanne.

Tabel 4.5 - Univariate significantietest voor DCA-as 1. (Sigma-restricted parameterization, effective hypothesis decomposition).

	D. F.	D. F.	MS	F	p
Intercept	317,01	1	317,01	0,154191	0,696300
Site	8353,05	5	1670,61	0,812569	0,546592
BEHEER	11166,09	1	11166,09	5,431085	0,024031
GW	17566,45	1	17566,45	8,544162	0,005274
Site*BEHEER	25638,34	5	5127,67	2,494052	0,043638
Site*GW	35848,74	5	7169,75	3,487300	0,009073
Error	98686,05	48	2055,96		

Figuur 4.22 - Univariate significantietest voor DCA-as 1 (zie tabel 4.5).

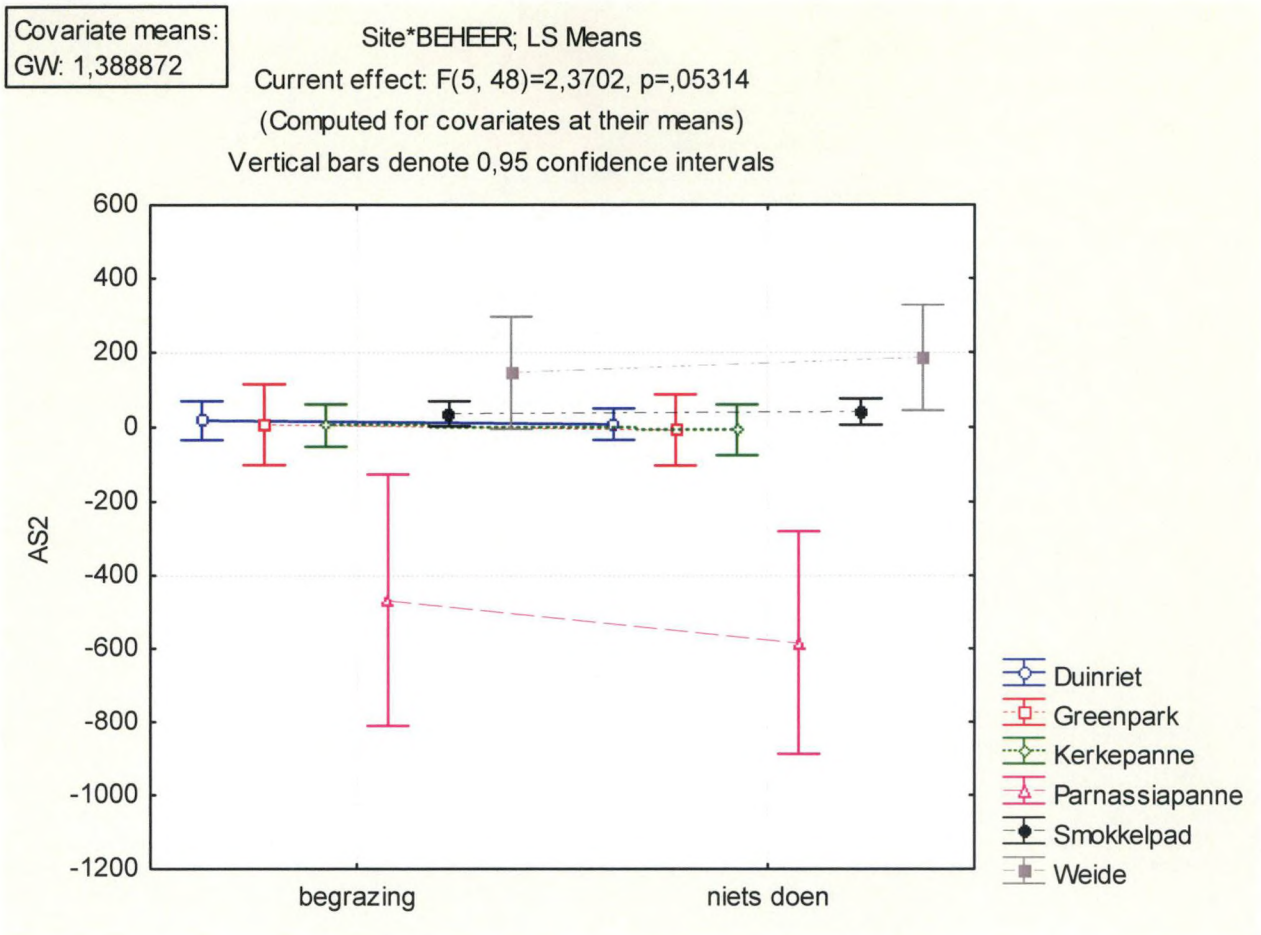


Veranderingen op de tweede DCA komen vooral tot uiting in de Parnassiapanne maar de beheersfactor is globaal niet significant. Het effect wordt dus in hoofdzaak door de afwijkende aard van de site (vooral grondwater). De resultaten moeten met de nodige omzichtigheid behandeld worden. Dit zien we ook aan de eigenaardige bokkensprongen die de DCA-scores maken in fig. 4.20*.
Op de derde as worden geen significante effecten vastgesteld.

Tabel 4.6 - Univariate significantietest voor DCA-as 2. (Sigma-restricted parameterization, effective hypothesis decomposition).

	SS	D. F.	MS	F	p
Intercept	6304,4	1	6304,40	2,932302	0,093278
Site	24484,6	5	4896,92	2,277656	0,061563
BEHEER	4300,2	1	4300,19	2,000106	0,163742
GW	10438,6	1	10438,61	4,855205	0,032394
Site*BEHEER	25479,5	5	5095,91	2,370208	0,053141
Site*GW	29571,2	5	5914,24	2,750829	0,029005
Error	103199,2	48	2149,98		

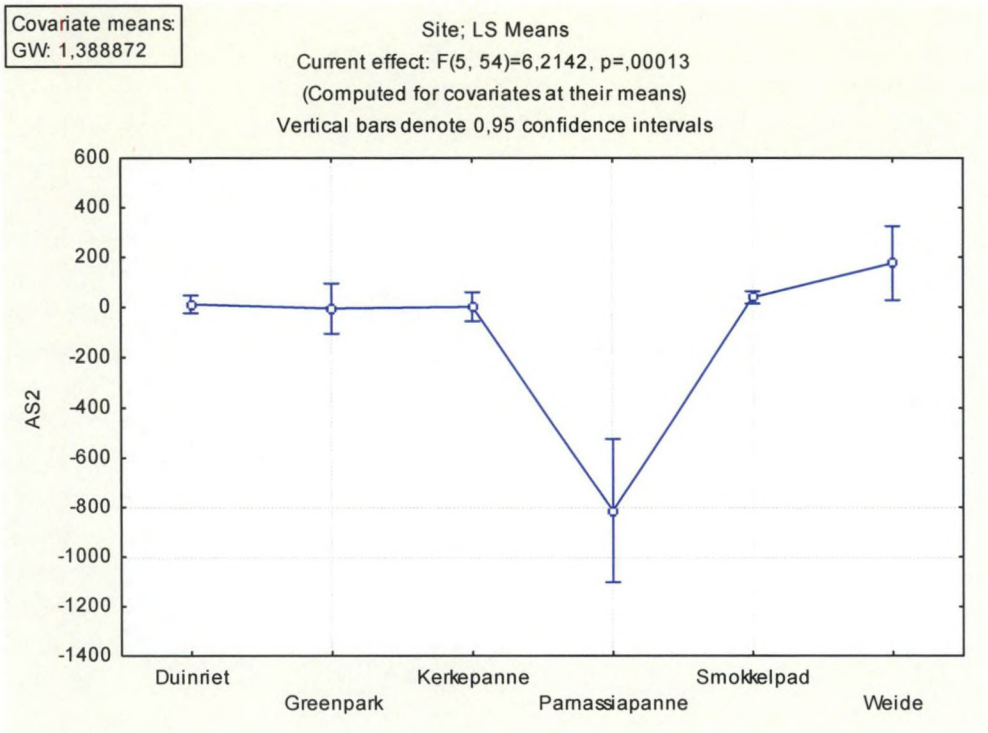
Figuur 4.23 - Univariate significantietest voor DCA-as 2 (zie tabel 4.6).



Tabel 4.7 - Univariate significantietest voor DCA-as 2, zonder de factor site*beheer. (Sigma-restricted parameterization, effective hypothesis decomposition).

	SS	D. F.	MS	F	p
Intercept	13302,2	1	13302,22	5,45810	0,023219
Site	75724,4	5	15144,89	6,21418	0,000128
GW	34373,6	1	34373,65	14,10403	0,000425
Site*GW	88549,0	5	17709,81	7,26660	0,000029
Error	131606,1	54	2437,15		

Figuur 4.24 - Univariate significantietest voor DCA-as 2 (zie tabel 4.7).



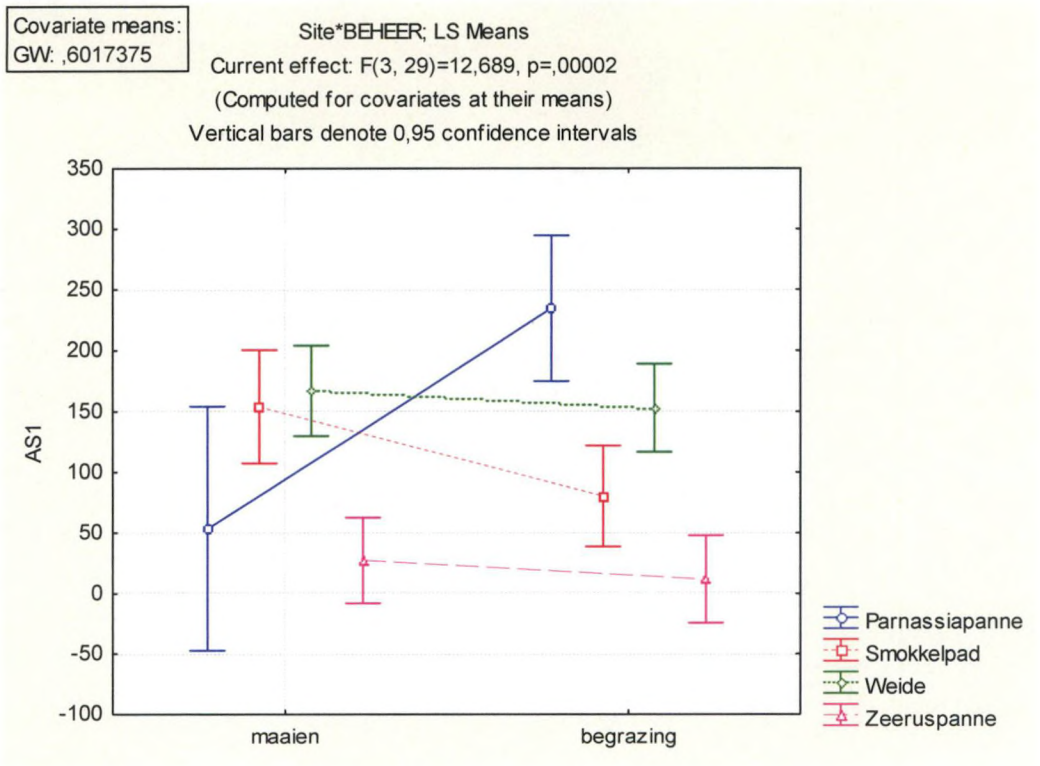
4.2.4.2 Maaien versus begrazing

Voor de verschuivingen volgens as 1 geldt dezelfde opmerking als onder 4.2.4.1. We zien een duidelijk meer uitgesproken vernattingseffect (stijging op as 1) in de nattere gemaaide site van het Smokkelpad dan in het drogere begrazingsblok. In de Parnassiapanne daarentegen is de grondwaterstand in beide blokken gelijkaardig en moet het effect dus aan het beheer worden toegeschreven. Maaien en begrazing hebben dus een sterk verschillend effect op de vegetatieontwikkeling (zie ook hoger).

Tabel 4.8 - Univariate significantietest voor DCA-as 1. (Sigma-restricted parameterization, effective hypothesis decomposition).

	SS	D. F.	MS	F	p
Intercept	12553,51	1	12553,51	8,85131	0,005851
Site	17534,74	3	5844,91	4,12117	0,014981
BEHEER	2993,11	1	2993,11	2,11040	0,157037
GW	57,76	1	57,76	0,04073	0,841471
Site*BEHEER	53990,00	3	17996,67	12,68921	0,000018
Site*GW	19637,01	3	6545,67	4,61526	0,009286
Error	41129,70	29	1418,27		

Figuur 4.25 - Univariate significantietest voor DCA-as 1 (zie tabel 4.8).

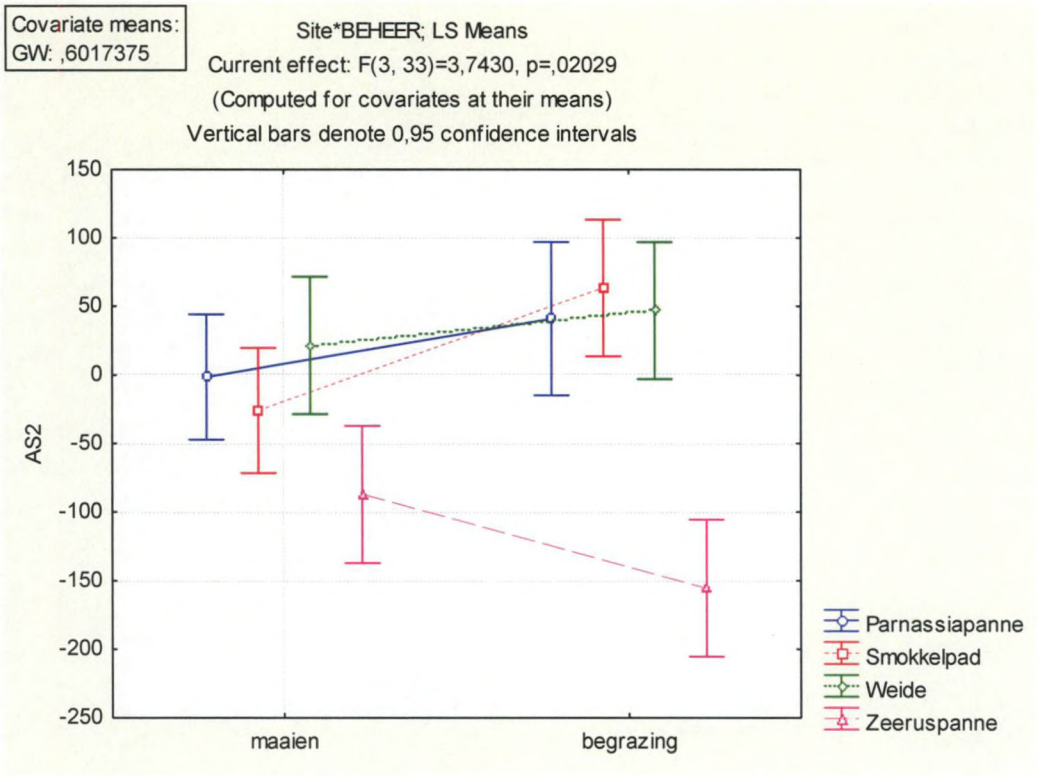


De veranderingen volgens as 2 zijn opmerkelijk. Vooreerst komt de factor grondwater niet significant uit de analyse. De effecten zijn dus vooral aan geografie en beheer te wijten. In de meeste sites neemt de score op as 2 toe bij begrazing terwijl die ongeveer stabiel blijft of afneemt bij maaien. Dit kan geïnterpreteerd worden als een lichte toename van het pionierkarakter bij begrazing (cfr. fig. 4.26). In de Zeeruspanne is dit net omgekeerd en lijkt de evolutie naar een meer gesloten vegetatie zich sneller voor te doen onder begrazing.

Tabel 4.9 - Univariate significantietest voor DCA-as 2. (Sigma-restricted parameterization, effective hypothesis decomposition).

	SS	D.F.	MS	F	p
Intercept	5947,2	1	5947,22	1,97447	0,169319
Site	160801,0	3	53600,33	17,79523	0,000000
BEHEER	5032,0	1	5032,05	1,67063	0,205151
Site*BEHEER	33822,3	3	11274,09	3,74298	0,020291
Error	99398,0	33	3012,06		

Figuur 4.26 - Univariate significantietest voor DCA-as 2 (zie tabel 4.9).

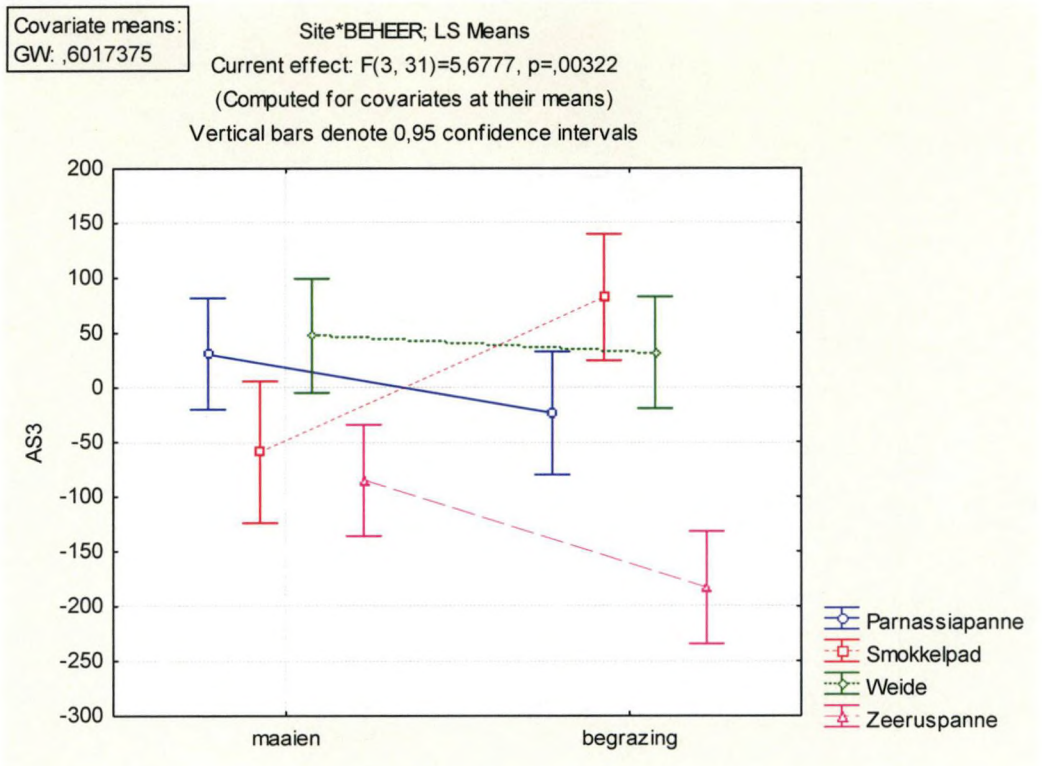


Op as 3 is vooral het contrast tussen de sites Smokkelpad en Zeeruspanne opvallend. In het Smokkelpad is inderdaad een verschuiving naar een meer grazige vegetatie vast te stellen onder begrazing. Voor de verschillen tussen beide blokken van de Zeeruspanne is geen duidelijke verklaring te geven.

Tabel 4.10 - Univariate significantietest voor DCA-as 3. (Sigma-restricted parameterization, effective hypothesis decomposition).

	SS	D.F.	MS	F	p
Intercept	6002,9	1	6002,88	2,01220	0,166015
Site	176654,3	3	58884,76	19,73852	0,000000
BEHEER	27899,6	1	27899,62	9,35211	0,004562
GW	1832,1	1	1832,06	0,61412	0,439188
Site*BEHEER	50813,8	3	16937,92	5,67769	0,003216
BEHEER*GW	32023,1	1	32023,10	10,73433	0,002593
Error	92480,5	31	2983,24		

Figuur 4.27 - Univariate significantietest voor DCA-as 3 (zie tabel 4.10).



4.3 Veranderingen in vegetatiestructuur

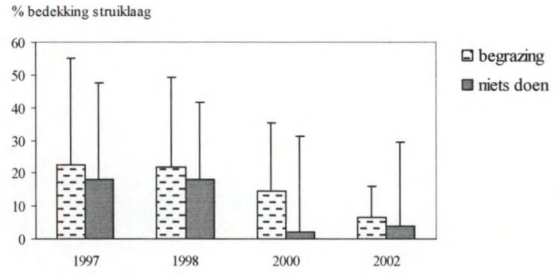
Evenals voor de soortensamenstelling worden de veranderingen in de vegetatiestructuur niet enkel door het beheer veroorzaakt maar ook door andere milieufactoren. Hierbij lijkt ook vooral de waterhuishouding van belang. Gezien de trends in vegetatiestructuur zich in de relatief korte tijdspanne van het onderzoek nog niet duidelijk manifesteren, worden de gegevens hier louter beschrijvend gepresenteerd. Een statistische analyse achten we nog niet relevant.

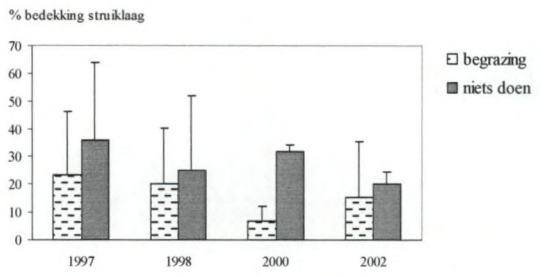
4.3.1 Bedekking struiklaag

Gezien de voor de hand liggende impact van maaien en ontstruwelen op de bedekking van de struiklaag werd hier enkel 'begrazing' vs. 'niets doen' bekeken in de relevante (struweelrijke) onderzoekssites.
Algemeen stellen we kleine tot matige veranderingen vast in de gemiddelde struweelbedekking. Zij lijken niet echt duidelijk of eenduidig te verschillen tussen begraasde en niet begraasde blokken. In de site Smokkelpad is in beide beheersblokken een afname van de struweelbedekking vast te stellen. Het struweel in deze site bevindt zich blijkbaar in een regressiefase, al dan niet gestimuleerd door de natte winters van 2000-'01 en 2001-'02. In de site Duindoornpad lijken zich geen duidelijke algemene trends voor te doen maar lokaal kent het struweel wel een behoorlijke dynamiek. Zo is het Ligusterstruweel ter hoogte van pq 4a5 (in de noordwestelijke hoek van het 'niets doen' blok) op twee jaar tijd nagenoeg volledig verdwenen en rukt Sleedoorn op vanuit de westelijke rand van de site. In Greenpark is er eveneens geen uitgesproken trend maar misschien wel een geringe afname van struweel. Ook hier is een struweelregressie aan de gang. In de Parnassiapanne neemt de gemiddelde struweelbedekking af tussen 2000 en 2002. De uitzonderlijk natte winters zijn hiervoor verantwoordelijk. Voornamelijk Duindoorn kende tijdens deze winters een grote sterfte.

Figuur 4.28 - Evolutie van de gemiddelde bedekking van de struiklaag in de site Smokkelpad.(links).

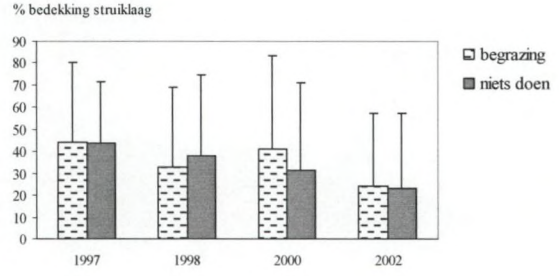
Figuur 4.29 - Evolutie van de gemiddelde bedekking van de struiklaag in de site Duindoornpad (rechts)

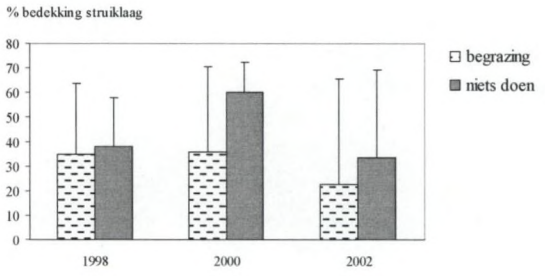




Figuur 4.30 - Evolutie van de gemiddelde bedekking van de struiklaag in de site Greenpark (links).

Figuur 4.31 - Evolutie van de gemiddelde bedekking van de struiklaag in de Parnassiapanne (rechts)



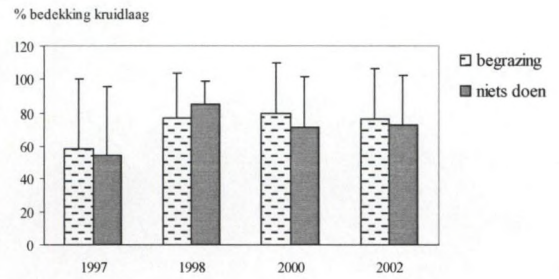


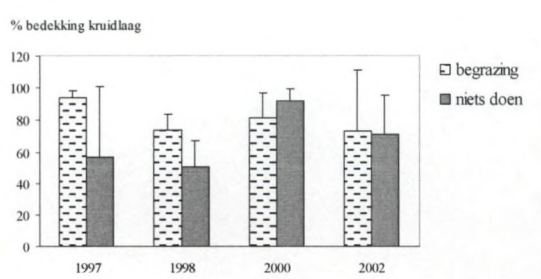
4.3.2 Bedekking kruidlaag

De evolutie van de bedekking van de kruidlaag is vooral relevant in de sites met een kruidachtige vegetatie. Enerzijds wordt 'begrazing' versus 'niets doen' bekeken en anderzijds 'maaien' versus 'begrazing na ontstruweling'.
Zoals bij de struweelbedekking zijn amper verschillen te bespeuren in de gemiddelde bedekking van de kruidlaag tussen de blokken 'begrazen' en 'niets doen'. De grove vegetatiestructuur in deze blokken is dus amper veranderd onder invloed van de begrazing; eventueel wel onder invloed van interne vegetatieprocessen (aftakeling van struweel en vervilting) of externe milieufactoren zoals de hoge grondwaterstanden.

Figuur 4.32 - Evolutie van de gemiddelde bedekking van de kruidlaag in de site Smokkelpad (links).

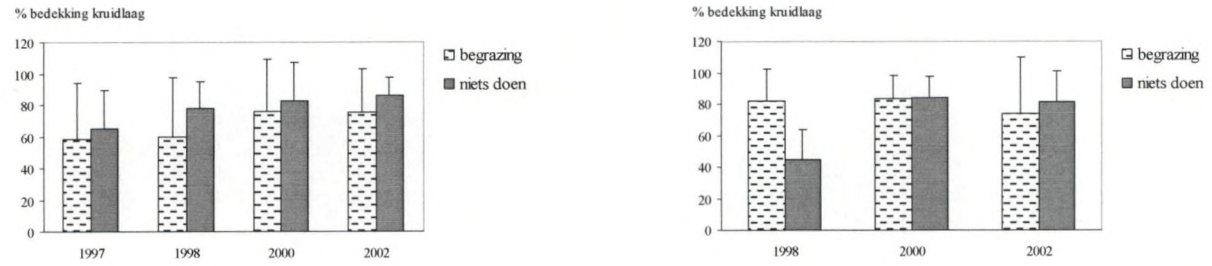
Figuur 4.33 - Evolutie van de gemiddelde bedekking van de kruidlaag in de site Duindoornpad (rechts).





Figuur 4.34 - Evolutie van de gemiddelde bedekking van de kruidlaag in de site Greenpark (links).

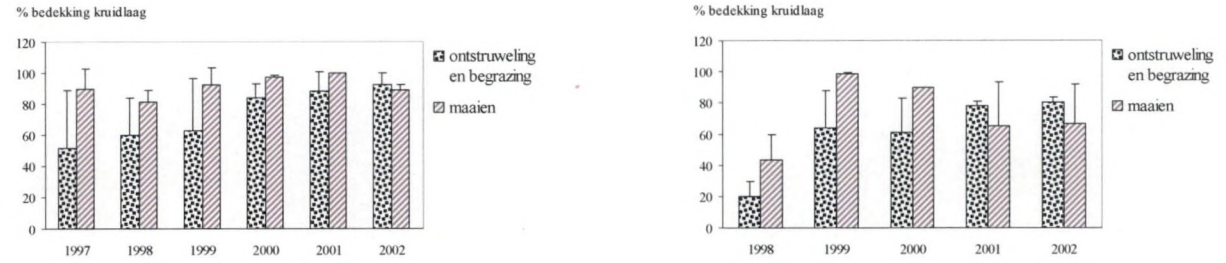
Figuur 4.35 - Evolutie van de gemiddelde bedekking van de kruidlaag in de Parnassiapanne (rechts).



De vergelijking tussen maaien en begrazen na ontstruweling geeft een meer duidelijke trend, wat ook binnen de verwachtingen ligt. Onder begrazing na de ontstruweling is zowel in de jonge duinvallei (Parnassiapanne) als in de oudere panne van het Smokkelpad een geleidelijke ontwikkeling van een gesloten vegetatie waar te nemen. Zeker in de vochtige delen van het Smokkelpad-blok is de vegetatie na ca. 6 jaar ongeveer gesloten. Onder een maaibeheer is er steeds een hogere gemiddelde kruidenbedekking aanwezig geweest, wat deels te wijten is aan het geringer aantal pq's op de drogere koppen. Bij de opname van 2002 wordt een keerpunt bereikt waarbij de vegetatie onder begrazing een hogere bedekking van de kruidlaag vertoont dan bij maaien. In de parnassiapanne vertonen de gemaaide pq's een sterke piek in de bedekking van de kruidlaag in 1999. Dit is te wijten aan de sterke uitbreiding van Hennegras. Na twee jaar maaien neemt de bedekking geleidelijk af en na vier jaar lijkt zich een kentering voor te doen waarbij de kruidachtige vegetatie in de begraasde pq's meer gesloten is dan onder maaien. Uiteraard moeten deze structuurkenmerken in combinatie met de vegetatiehoogte worden bekeken (cfr. verder).

Figuur 4.36 - Evolutie van de gemiddelde bedekking van de kruidlaag in de site Smokkelpad (links).

Figuur 4.37 - Evolutie van de gemiddelde bedekking van de kruidlaag in de Parnassiapanne (rechts).

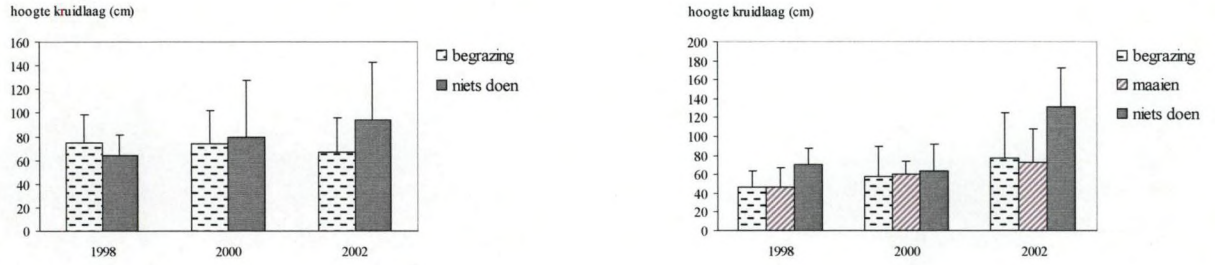


4.3.3 Hoogte kruidlaag

De evolutie van de hoogte van de kruidlaag geeft, althans in door kruidachtigen gedomineerde vegetaties, in principe een goed beeld van de begrazingseffecten. Maar in de meeste sites (Weide, Duindoornpad, Kerkepanne en Zeeruspanne) is uit de gegevens (nog) weinig verschil af te leiden tussen 'begrazing' en 'niets doen' (hoewel lokaal bijvoorbeeld in de site Duindoornpad duidelijke begrazingseffecten aanwezig zijn). Ook hier spelen externe factoren vaak een grotere rol. Dit was het duidelijkst in de Weide waar de vegetatiehoogte in elk blok toenam (maar het sterkst bij 'niets doen'). Enkel in de Parnassiapanne laten ook de vegetatiegegevens uit de pq's een significant verschil zien. In de site Smokkelpad doet een minder uitgesproken trend voor; de vegetatiehoogte neemt gemiddeld toe in de 'niets doen'-pq's terwijl die in de begraasde opnames licht afneemt.

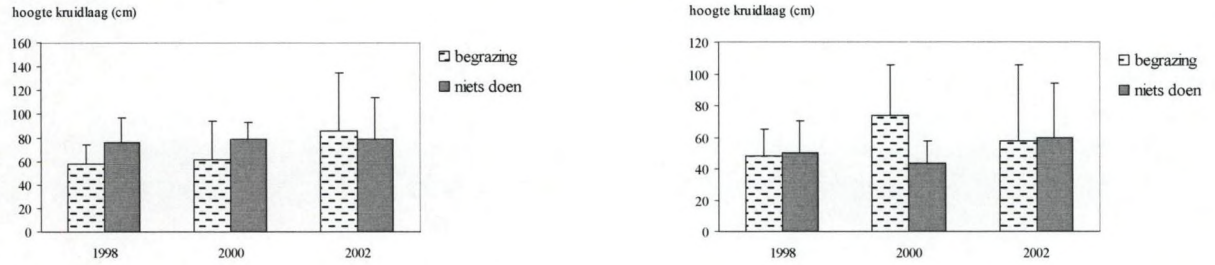
Figuur 4.38 - Evolutie van de gemiddelde hoogte van de kruidlaag in de site Smokkelpad (links).

Figuur 4.39 - Evolutie van de gemiddelde hoogte van de kruidlaag in de Weide (rechts)



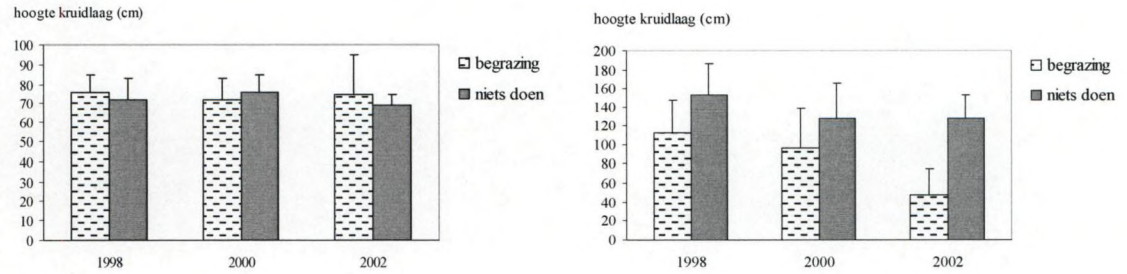
Figuur 4.40 - Evolutie van de gemiddelde hoogte van de kruidlaag in de site Duindoornpad (links)

Figuur 4.41 - Evolutie van de gemiddelde hoogte van de kruidlaag in de site Kerkepanne (rechts).

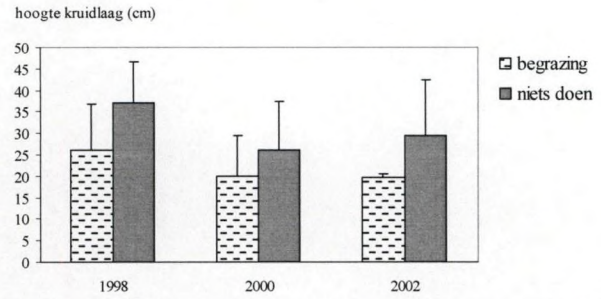


Figuur 4.42 - Evolutie van de gemiddelde hoogte van de kruidlaag in de site Greenpark (links).

Figuur 4.43 - Evolutie van de gemiddelde hoogte van de kruidlaag in de Parnassiapanne (rechts).



Figuur 4.44 - Evolutie van de gemiddelde hoogte van de kruidlaag in de Zeeruspanne.

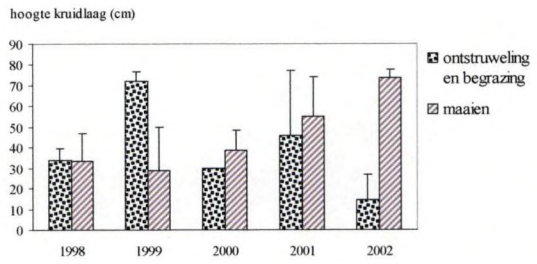


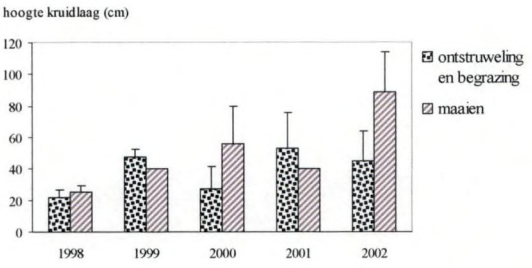
Hoewel de bedekking van kruiden afneemt (cfr. 4.3.3.), lijkt de vegetatiehoogte na 6, resp. 5 jaar maaien nog steeds toe te nemen in de ontgonnen delen van Smokkelpad en Parnassiapanne. In het Smokkelpad vertoont de vegetatiehoogte onder begrazing aanvankelijk een piek (veroorzaakt door de ruigtekruiden) waarna zij weer lijkt af te nemen. In de

Parnassiapanne was de aanvankelijke verruiging minder uitgesproken en blijft de vegetatiehoogte min of meer rond eenzelfde waarde fluctueren.

Figuur 4.45 - Evolutie van de gemiddelde hoogte van de kruidlaag in de site Smokkelpad (links).

Figuur 4.46 - Evolutie van de gemiddelde hoogte van de kruidlaag in de Parnassiapanne (rechts).



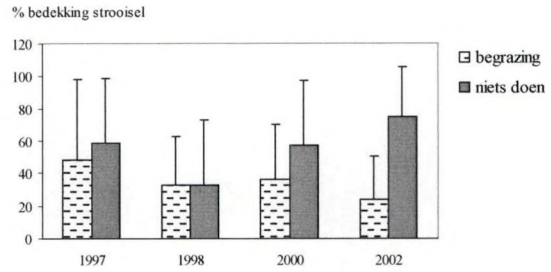


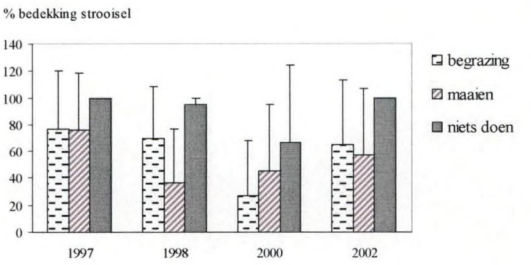
4.3.4 *Bedekking strooisel*

Het beheer heeft ook een belangrijk effect op de vegetatiestructuur door de verwijdering van strooisel of het voorkomen van strooiselaccumulatie. In een aantal sites is dan ook al een duidelijke trend waar te nemen in de gemiddelde strooiselbedekking binnen de pq's. Een duidelijke afname van de strooiselbedekking in vergelijking met het referentieblok is te zien in het Smokkelpad, de Weide, het Duindoornpad en de Parnassiapanne.

Figuur 4.47 - Evolutie van de gemiddelde bedekking van strooisel in de site Smokkelpad (links)

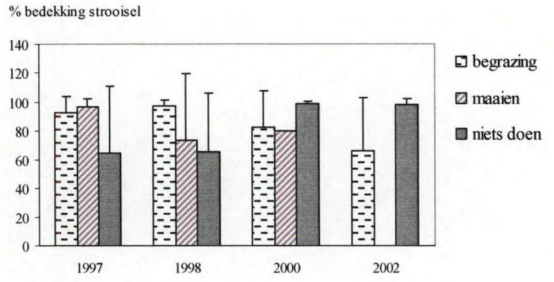
Figuur 4.48 - Evolutie van de gemiddelde bedekking van strooisel in de Weide (rechts).

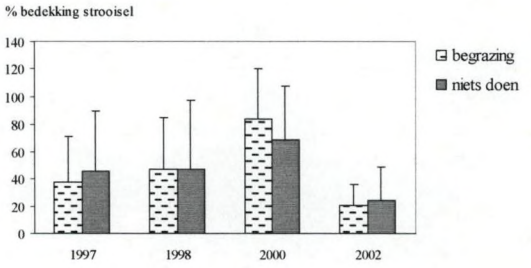




Figuur 4.49 - Evolutie van de gemiddelde bedekking van strooisel in de site Duindoornpad (links).

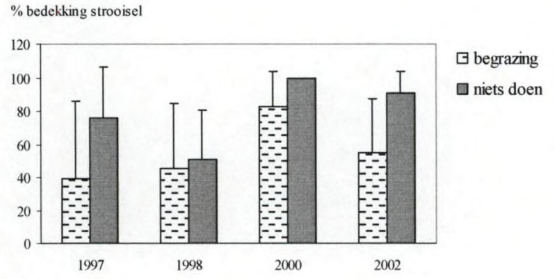
Figuur 4.50 - Evolutie van de gemiddelde bedekking van strooisel in de site Kerkepanne (rechts).

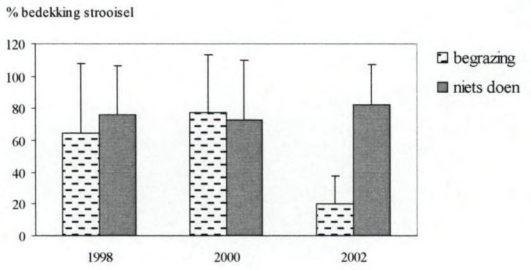




Figuur 4.51 - Evolutie van de gemiddelde bedekking van strooisel in de site Greenpark (links).

Figuur 4.52 - Evolutie van de gemiddelde bedekking van strooisel in de Parnassia (rechts).





4.4 Soortniveau

De totale dataset omvat 267 taxa. De bespreking op het soortniveau beperkt zich dan ook tot een aantal voor het beheer relevante groepen van soorten. Hierbij komen zowel het functioneel ecologisch belang als de biodiversiteitswaarde aan bod.

4.4.1 Vergrassing

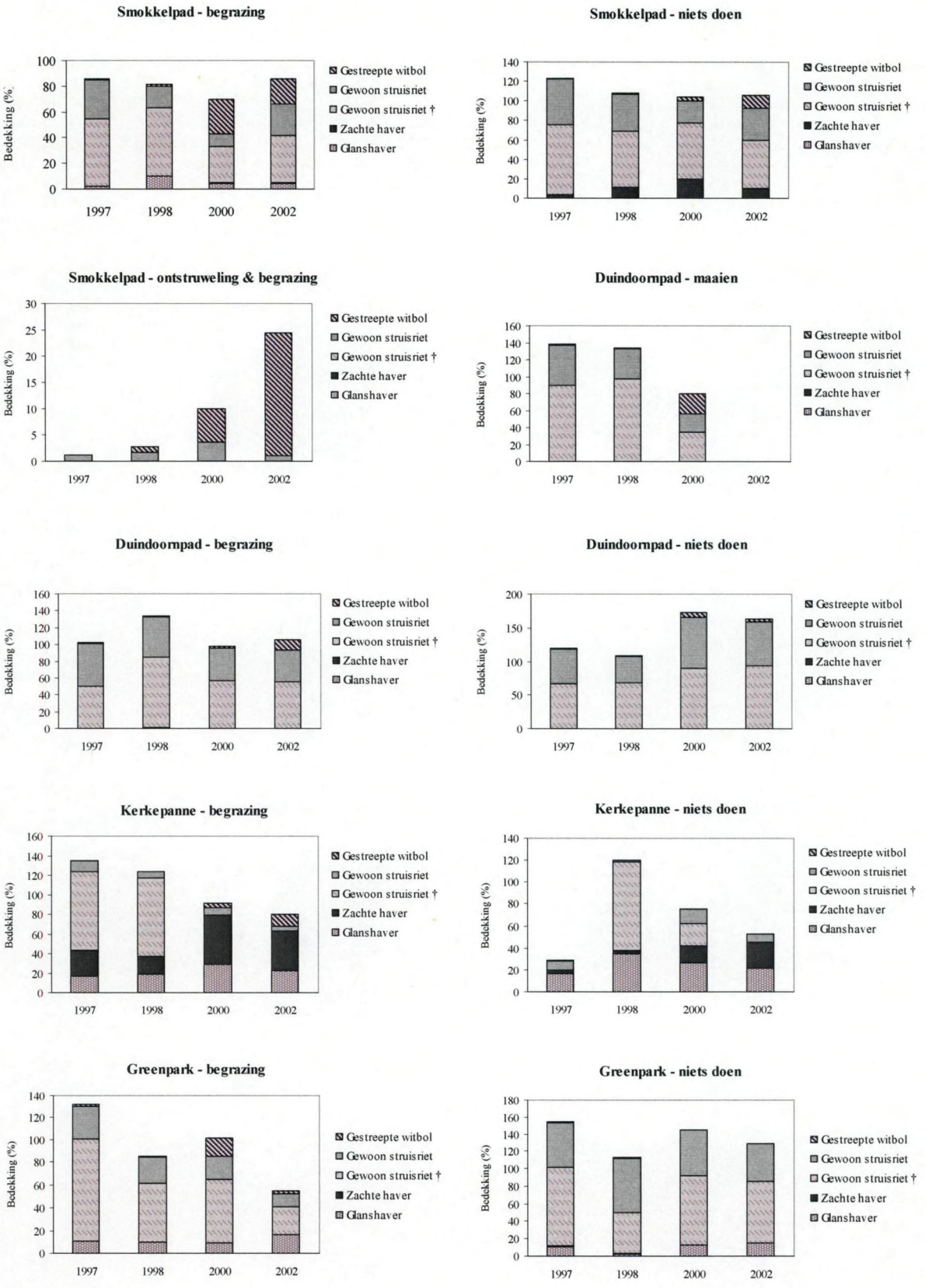
Met 'vergrassing' wordt een toename van het aandeel van grassen en grasachtigen in de vegetatie bedoeld. In relatie met begrazing vormt dit een belangrijk vegetatieproces gezien de preferentie van de grazers voor grassen en de specifieke aanpassingen aan begrazing van veel vertegenwoordigers van deze groep planten. Een sterke toename van competitieve grasachtigen wordt aangeduid met de term 'vervilting'. In de droge tot vochtige duinen is vooral Gewoon struisriet een potentiële vervilter, lokaal vergezeld door Glanshaver. In natte pannen nemen vooral Hennegras en Moeraszegge deze rol waar.

Fig. 4.53 geeft de evolutie weer van de gemiddelde bedekking van de belangrijkste grassoorten in de droge tot vochtige blokken op basis van de waarnemingen binnen de pq's. De trends zijn niet éénduidig in verband te brengen met de beheersvorm. Dit is enerzijds te wijten aan een verschillende begrazingsintensiteit en anderzijds aan abiotische verschillen tussen de verschillende sites (én blokken). Binnen de droge tot vochtige blokken 'begrazing' kende enkel de Kerkepanne een vrij hoge begrazingsdruk voor 2002. In dit blok is een spectaculaire afname van de bedekking van afgestorven struisriet te zien. Het aandeel aan Zachte haver neemt sterk toe wat wijst op een positieve evolutie in de richting van duingrasland. Maar het referentieblok kent een gelijkaardige evolutie, zij het met minder duidelijke toename van de bedekking van Zachte haver. Dit laatste is vooral te wijten aan de evolutie van pq 5a2, een goed ontwikkeld duingrasland dat nog niet in het verviltingsstadium zit maar blijkbaar sterk vergrast met Zachte haver. De fluctuatie van de fractie dood struisriet in de Kerkepanne houdt vermoedelijk ook verband met de uiteenlopende opnameperiode (september voor 1997 en 2002 en juni voor 1998 en 2000).

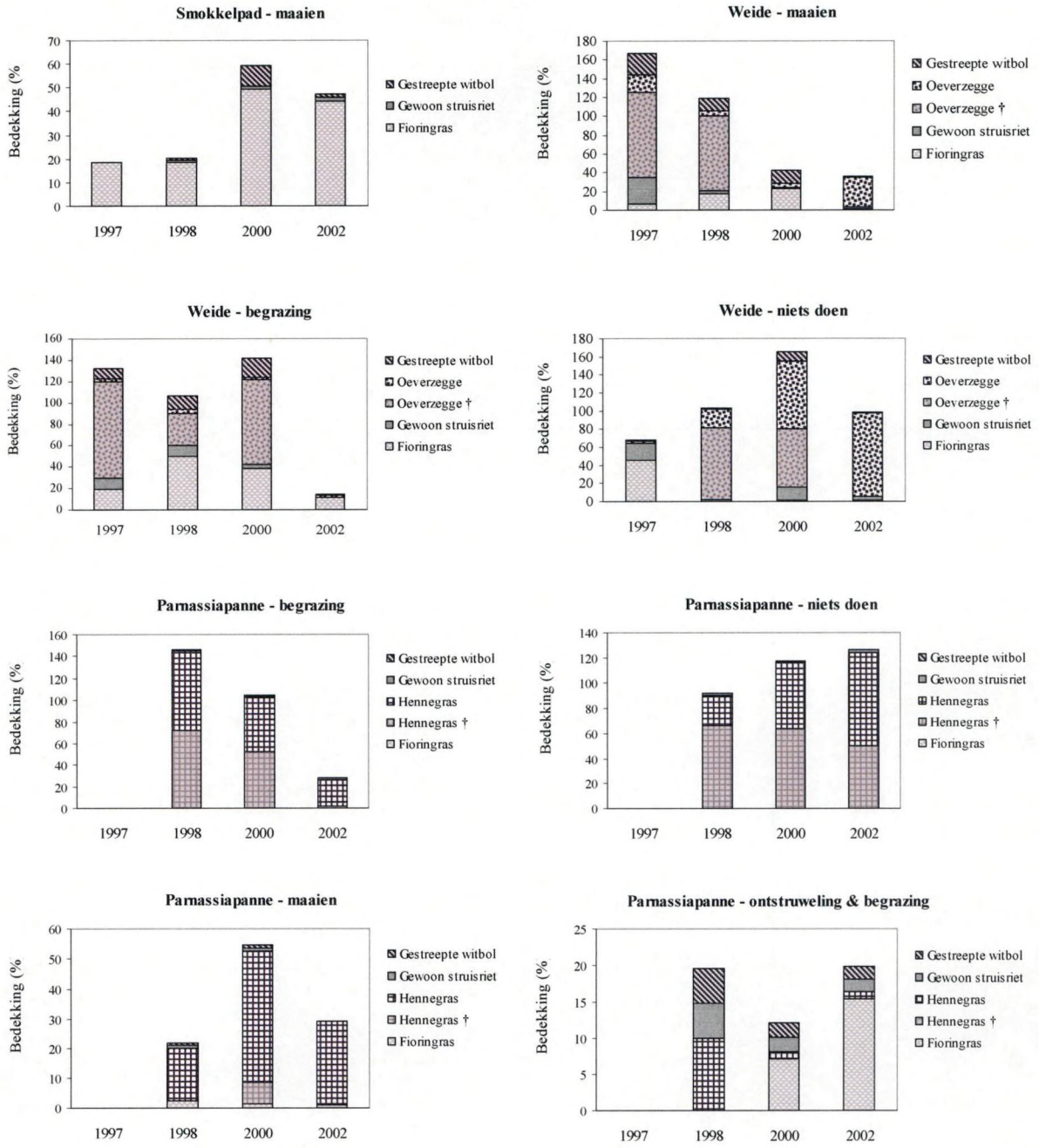
In de overige blokken is de dominantie van Gewoon struisriet, althans tot en met 2002, nog niet gebroken. Recent zien we wel dat het Duindoornpad veel frequenter door de grazers wordt bezocht, met een sterke verandering in de vegetatie tot gevolg. Een opvallend fenomeen is de lichte toename van Gestreepte witbol in nagenoeg alle begrazingsblokken. Het maaien van door Gewoon struisriet gedomineerde vegetaties gebeurt enkel in het Duindoornpad. Hiervan ontbreekt de opnamereeks van 2002 maar reeds in 2000 zien we een duidelijke afname van dood en levend struisriet en een aanzet tot een fase met Gestreepte witbol.

Het maaiblok van de site Smokkelpad (fig. 4.54) vertoont een sterke toename van Fioringras, vooral te wijten aan de ontwikkelingen binnen de recent ontstruweelde pq's. Helaas zijn de abiotische condities niet vergelijkbaar met het blok 'ontstruweling en begrazing' (dit laatste blok is droger) zodat een vergelijking niet echt opgaat. In dit laatste blok is vooral de uitbreiding van Gestreepte witbol opvallend (fig. 4.54).
De evolutie van de Weide is zoals hoger reeds aangehaald sterk bepaald door de natte periode 2000-2002. Toch is voor 2000 een duidelijk beheerseffect merkbaar, zowel in het begraasde als het gemaaide blok. Het betreft vooral een sterke afname van de bedekking van levende en dode Moeraszegge. Het begrazingsblok van de Parnassiapanne kent wellicht de meest spectaculaire evolutie binnen de proefopzet. Tussen 1998 en 2002 is de bedekking van Hennegras en Gewoon struisriet met ca. 80 % gereduceerd terwijl deze soorten in het referentieblok verder toenamen. Het gemaaide blok kende aanvankelijk een sterke toename van Hennegras te wijten aan de evolutie binnen de recent ontstruweelde pq's. Een jaarlijkse maaibeurt blijkt pas na enkele jaren de dominantie van Hennegras te kunnen breken. Ook in het ontstruweelde en begraasde blok is Hennegras nagenoeg volledig verdwenen. Sedert 2000 treedt Fioringras hier op de voorgrond (cfr. maaiblok van Smokkelpad).

Figuur 4.53 - Gemiddelde trend van de belangrijkste grassen in de droge tot vochtige blokken.



Figuur 4.54 - Gemiddelde trend van de belangrijkste grasachtigen in de natte blokken.



4.4.2 *Kieming en overleving van houtige planten*

De impact van het beheer op het struweel werd reeds nagegaan bij de bespreking van de evolutie van de vegetatiestructuur. Maar verstruweling (en verbossing) heeft een vegetatieve en generatieve component en gezien de opnamemethode niet toelaat om hierin een onderscheid te maken voor de meest dominante soorten Duindoorn en Wilde liguster, wordt even stil gestaan bij de vestiging van twee niet vegetatief uitbreidende houtige plantensoorten; Eénstijlige meidoorn en Zomereik. Tabellen 4.11 en 4.12 geven het aantal kiemplanten van beide soorten weer die in de pq's werden aangetroffen. Het cijfer 1 in de tabellen is afgeleid van de bedekkingscode r1, het cijfer 4 van p1 (2-20 individuen). Het betreft meestal maar één of enkele individuen per opname. Een vergelijking van de aantallen (pq's met) kiemplanten tussen de verschillende blokken en beheersvormen is niet aangewezen gezien de sterke afhankelijkheid van zaadbronnen. Zo is in de Parnassiapanne maar één kiemplant van Eénstijlige meidoorn waargenomen wat in overeenstemming is met de geringe aanwezigheid van de soort in de noordelijke pannen van de Westhoek. Ook de Houtsaegerduinen is, althans lokaal, duidelijk minder rijk aan meidoorns.
Zeker in de zuidelijke pannengordel van de Westhoek blijken vrij veel meidoornkiemplanten voor te komen. In het Smokkelpad werden zij in 23 van de 27 pq's waargenomen. Maar voor de potentiële verstruweling is vooral het overleven en uitgroeien van de kiemplanten van belang. De cijfers suggereren een eerder toevallige verdeling van de persistente meidoorns over de beheersregimes. Enkele onder een maairegime is overleving niet mogelijk. Voor Zomereik lijkt het patroon ook eerder 'toevallig' hoewel hier veel te weinig waarnemingen zijn om gefundeerde uitspraken te doen. In ieder geval kan uit de uit de gegevens afgeleid worden dat de meeste kiemplanten het niet lang uithouden. Langere tijdsreeksen zullen moeten uitmaken of er een patroon in te herkennen valt en of het beheer, met name begrazing, hierop een significante impact heeft.

Tabel 4.11 - Aantal kiemplanten van Eénstijlige meidoorn in de verschillende pq's (grijze cellen: geen opname).

PQ	Beheer	1997	1998	1999	2000	2001	2002
2a1	niets doen		1				1
2a2	niets doen	1					1
2a3	niets doen	4	4		1		1
2a4	niets doen				1		
2a5	niets doen						1
2a7	niets doen		1				1
2b1	ontstruweling en begrazing		1	1	1		1
2b2	ontstruweling en begrazing		1				
2b3	ontstruweling en begrazing		1		1		
2b4	ontstruweling en begrazing		1	1			1
2b5	ontstruweling en begrazing	1	1		1	1	1
2c1	maaien		1				
2c2	maaien		1		1		
2c3	maaien		1				
2c4	maaien		4	4	1	1	
2c5	maaien		1	1	1		
2c6	maaien		1	1			
2d1	begrazing	1	1				1
2d2	begrazing						1
2d3	begrazing						1
2e1	begrazing		1		1		4
2e2	begrazing		1		1		
2e3	begrazing		1		1		4
3b1	begrazing	1			1		
3b5	begrazing	1					
3c1	maaien				1		
3c3	maaien		1				
3c4	maaien		1				

PQ	Beheer	1997	1998	1999	2000	2001	2002
4a3	niets doen		1				
4a4	niets doen	1	1		4		1
4b1	begrazing		1				
4b3	begrazing		1				
4c2	maaien				1		
4c3	maaien		1		1		
5a1	niets doen	1					
7d1	begrazing				1		

Tabel 4.12 - Aantallen kiemplanten van Zomereik in de verschillende pq's (grijze cellen: geen opname).

PQ	Beheer	1997	1998		2000	2001	2002
2a1	niets doen		1				1
2a8	niets doen						1
2b1	ontstruweling en begrazing					1	
2d	begrazing		1				
2e1	begrazing				1		1
2e2	begrazing				1		
4a1	niets doen						1
5a4	niets doen	1					

4.4.3 Rode lijst

Rode lijsten vormen een instrument voor waardering vanuit natuurbehoudsoogpunt. Zij geven aan welke soorten het meest bedreigd zijn en waarvoor prioritaire beschermingsmaatregelen moeten genomen worden. Maar het gebruik van Rode lijsten vergt voorzichtigheid. De gebruikte criteria; 'zeldzaamheid' en 'trend', zijn afgeleid van de waarnemingen per kilometerhok op niveau Vlaanderen. Hiermee kunnen prioriteiten aangeduid worden voor de gehele regio maar een gebruik op lokaal niveau vergt doorgaans enige verfijning. Zo zijn populatieschattingen op basis van kilometerhokfrequenties voor zeldzame soorten weinig accuraat. Verder is de inventarisatie-inspanning niet gelijk over de verschillende perioden én over de verschillende soorten. Voor het bepalen van prioritair te beschermen ecotooptypen binnen de duinen moet ook rekening gehouden worden met de specificiteit van de soorten. Sterk antropogene milieus met veel niet-kustspecifieke Rode lijst-soorten bijvoorbeeld, worden daarbij minder hoog gewaardeerd. Maar door het ontbreken van andere instrumenten maken we hier toch gebruik van de bestaande Rode lijst (Biesbrouck et al. 2001). Zeker wat betreft de trend geeft deze, ons inziens, goede indicaties.

In de site Smokkelpad blijft het aantal Rode lijst-soorten vrij stabiel binnen de blokken 'niets doen' en 'begrazing'. Het maaiblok is het laagst gelegen en heeft dan ook te leiden gehad onder de natte winters. Hierdoor zijn o.m. Vleeskleurige orchis en Gewone vleugeltjesbloem niet meer waargenomen in 2002. Het aantal rode lijst-soorten is tussen 2000 en 2002 afgenomen van 12 naar 3. In het blok 'ontstruweling en begrazing' is dan weer een sterke toename van bijzondere soorten vast te stellen. Het betreft onder meer Sierlijke vetmuur, Stijve ogentroost, Wondklaver, Geelhartje en Gewone vleugeltjesbloem. Dit blok kent samen met het ontstruweelde blok in de Parnassiapanne de grootste toename van Rode lijst-soorten binnen de proefopzet.
In de Weide zijn relatief weinig Rode lijst-soorten waargenomen. Binnen het maaiblok werden in 1997 6 soorten gevonden, het hoogste aantal binnen de site. Ook hier hebben de extreem hoge waterstanden van 2000-2002 een sterke achteruitgang van de diversiteit teweeggebracht. Drienervige zegge is de enige Rode lijst-soort (zeer zeldzaam) die nog in de site voorkomt. Onder meer Hondsviooltje, Blauwe zegge en Vleeskleurige orchis zijn er recent niet meer waargenomen.
In de site Duindoornpad zijn hoogstens 5 Rode lijst-soorten per blok waargenomen. Zowel in het blok 'niets doen' als 'begrazing' lijkt er een lichte achteruitgang van soorten uit de categorie 'zeer zeldzaam'.

In de site Kerkepanne blijft het aantal rode lijst-soorten relatief stabiel binnen beide blokken. Het blok 'niets doen' is tot nu toe steeds rijker geweest dan het begrazingsblok (met soorten als Grote tijm, Gewone vleugeltjesbloem en Rond wintergroen).
Greenpark is beduidend armer aan Rode lijst-soorten. Maximaal werden er 5 aangetroffen (categorie 'zeer zeldzaam') in het blok 'niets doen'. Er is geen duidelijke trend.
Binnen de Parnassiapanne herbergen de blokken 'niets doen' en 'begrazing' weinig Rode lijst-soorten. Het maaiblok is rijk aan bijzondere soorten (Parnassia, Sierlijke vetmuur, Vleeskleurige orchis, ...) maar verliest door de natte winters twee 'met uitsterven bedreigde' soorten: Honingorchis en Bonte paardenstaart. Het blok 'ontstruweling en begrazing' kent een toename van 0 naar 7 Rode lijst-soorten tussen 1998 en 2000.
In de Zeeruspanne, ten slotte, vertonen beide blokken een gelijkaardige trend met een toename van het aantal Rode lijst-soorten. Die kan dus toegeschreven worden aan het rijker worden van de vegetatie door spontane successie. Recente aanwinsten zijn onder meer Parnassia, Moeraswespeorchis en Teer guichelheil.

4.4 Ecotooptypen

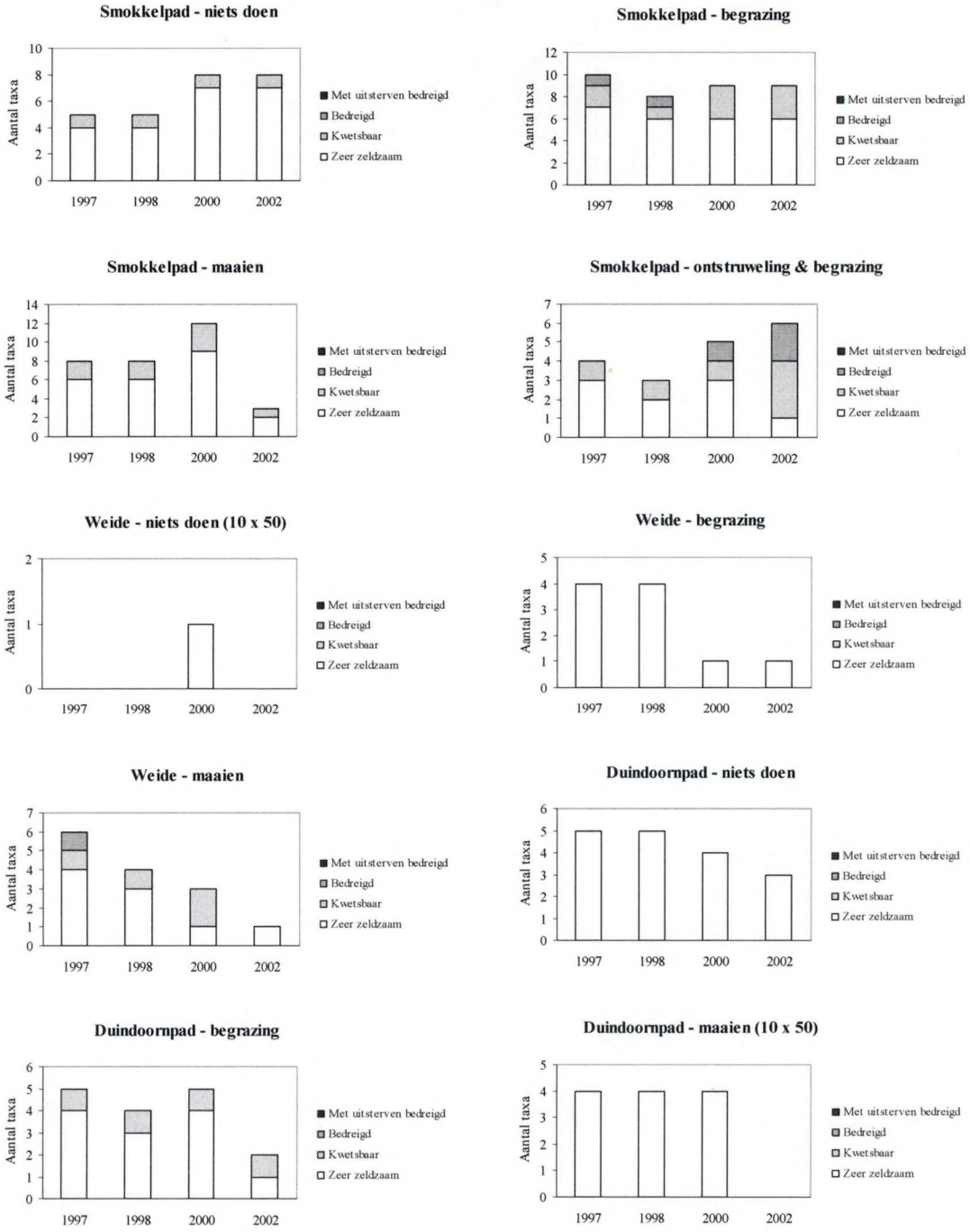
Een laatste manier van trendanalyse binnen de onderzoeksblokken gaat uit van een groepering van soorten binnen ecotooptypen. Hiervoor worden soorten geselecteerd die, althans in de duinen, nagenoeg uitsluitend in één type voorkomen (tabel 4.13). In fig. 4.55 worden de aantallen soorten per type voor elk onderzoeksblok weergegeven. Voor een vergelijking tussen de blokken is het aangewezen naar de trends te kijken. De absolute cijfers liggen vaak al van in de beginsituatie uiteen. Het ecotoop 'stuifduin' werd in de figuur niet opgenomen omdat amper meer dan 1 soort van dit type voorkomt. Voor verdere opmerkingen over de methodiek verwijzen we naar de algemene conclusies.

Tabel 4.13 - Enkele voorbeeldsoorten bij de gebruikte ecotooptypen.

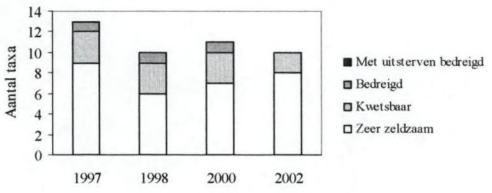
Stuifduin	Scheve hoornbloem, Helm, Stekend loogkruid, Bleke morgenster, ...
Mosduin	Groot duinsterretje, Zandhoornbloem, Kandelaartje, Kleverige reigersbek, ...
Droog duingrasland	Geel walstro, Duizendblad, Smalle weegbree, Smaragdmos, ...
Jonge duinvallei	Strandduizendguldenkruid, Gewoon vetmos, Dwergzegge, Greppelrus, ...
Duinvallei	Parnassia, Puntmos, Waternavel, Padderus, ...
Vochtig grasland	Pinksterbloem, Gewone waterbies, Brunel, Rietzwenkgras,
Struweel/zoom	Eénstijlige meidoorn, Look-zonder-look, Robertskruid, Boomvorkje, ...
Ruderaal	Rood guichelheil, Kleine brandnetel, Klein kruiskruid, Blaartrekkende boterbloem, ...
Ruigte	Grote brandnetel, Vogelwikke, Harig wilgenroosje, Akkerdistel, ...
Rest	Jacobskruiskruid, Zandzegge, gewoon struisriet, Veldhondstong, ...

Binnen het smokkelpad zijn de blokken 'niets doen' en 'begrazing' vrij stabiel gebleven. De vegetatieontwikkeling in een voormalige stuifkuil in het zuiden van het blok resulteert in een lichte toename van het aantal mosduinsoorten. In het maaiblok valt een spectaculaire afname van de soortenrijkdom op na 2000. Enkel de soorten van ruigten gaan niet achteruit. Deze trend is te wijten aan de extreem hoge grondwaterstanden. In het blok 'ontstruweling + begrazing' tenslotte, valt een gestage toename van het aandeel graslandsoorten op, zowel in de vochtige als de droge sfeer.
De ontwikkelingen in de Weide zijn, zoals hoger reeds aangehaald, sterk bepaald door de hoge grondwaterstanden van 2000-2001. Vooral in de blokken 'niets doen' en 'maaien' is een spectaculaire achteruitgang van de soortenaantallen merkbaar. Enkel het ecotooptype 'ruigte' gaat er licht op vooruit en wordt in het 'niets doen'-blok de belangrijkste groep soorten. Onder begrazing lijken de meeste ecotooptypen beter stand te houden maar dit beeld is enigszins vertekend door de aanvankelijk veel hogere soortenrijkdom in het maaiblok. Momenteel zijn beide blokken dus beter vergelijkbaar dan bij de proefopzet in 1997.

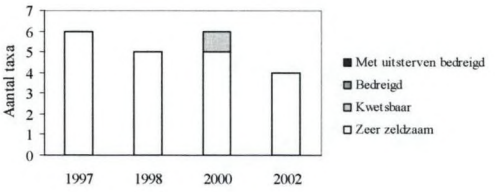
Figuur 4.55 - Evolutie van de aantal Rode lijst-soorten van de categorieën 'zeer zeldzaam' t.e.m. 'Met uitsterven bedreigd' in de onderzoeksblokken.



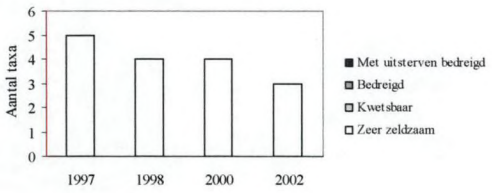
Kerkepanne - niets doen



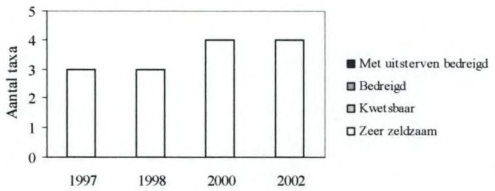
Kerkepanne - begrazing



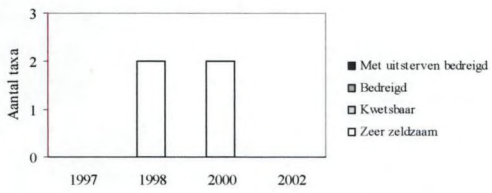
Greenpark - niets doen



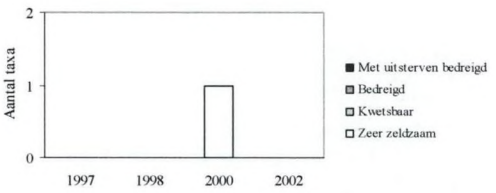
Greenpark - begrazing



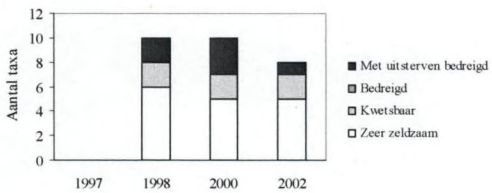
Parnassiapanne - niets doen



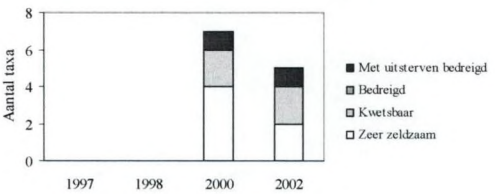
Parnassiapanne - begrazing



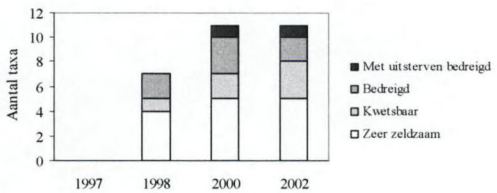
Parnassiapanne - maaien



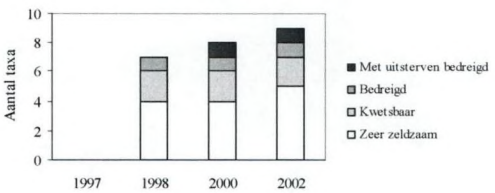
Parnassiapanne - ontstruweling & begrazing



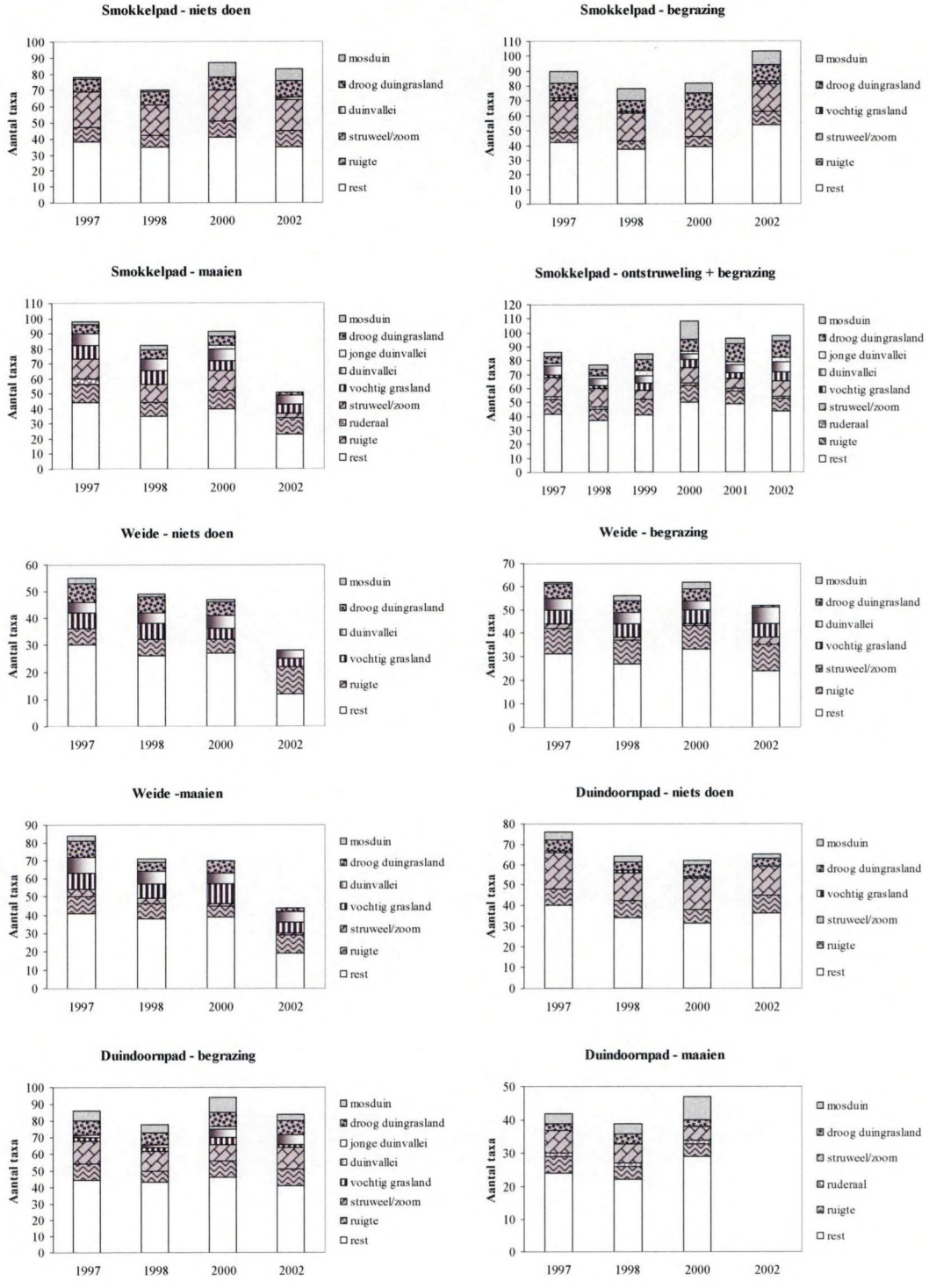
Zeeruspanne - begrazing



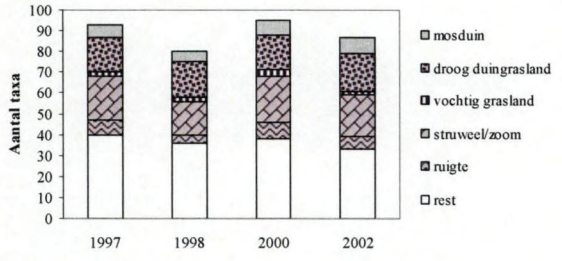
Zeeruspanne - maaien



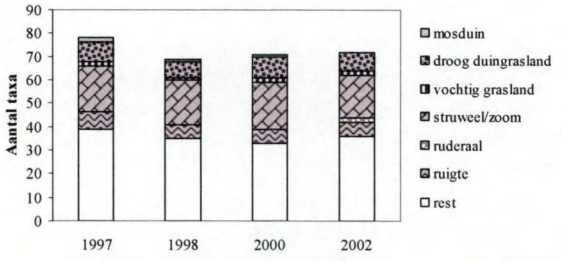
Figuur 4.56 - Aantallen plantensoorten binnen verschillende ecotooptypen in de onderzoeksblokken.



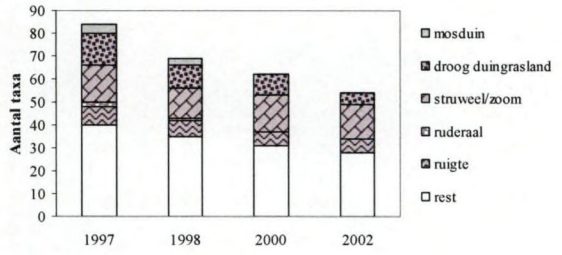
Kerkepanne - niets doen



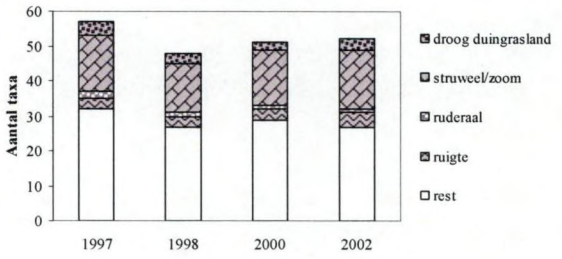
Kerkepanne - begrazing



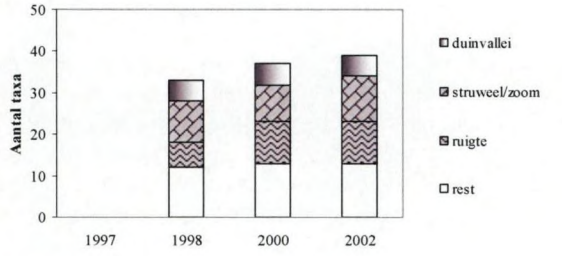
Greenpark - niets doen



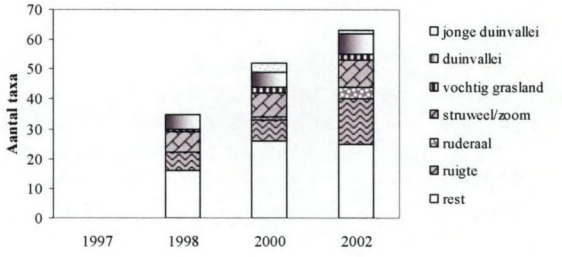
Greenpark - begrazing



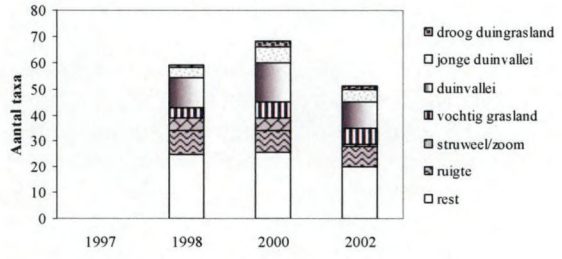
Parnassiapanne - niets doen



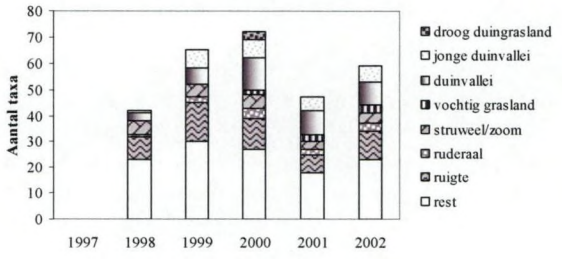
Parnassiapanne - begrazing



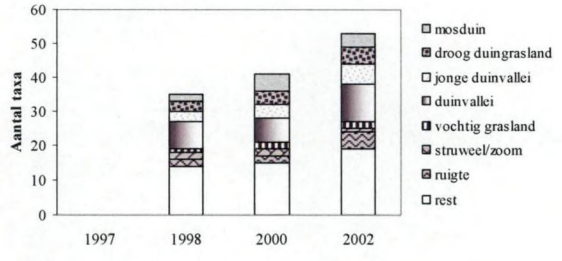
Parnassiapanne - maaien



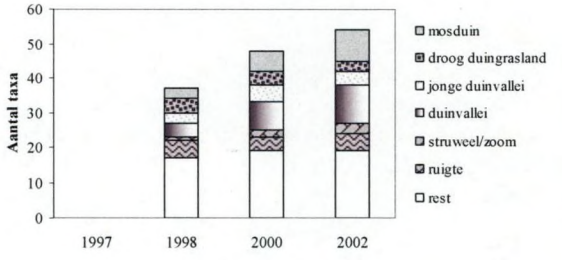
Parnassiapanne - ontstruweling + begrazing



Zeeruspanne - begrazing



Zeeruspanne - maaien



In de Duindoornpadsite zijn de veranderingen minder spectaculair. Het blok 'niets doen' kent een lichte achteruitgang van de soortenaantallen (vooral van 'struweel/zoom' en 'rest') tussen 1997 en 1998 maar blijft verder relatief stabiel. In het begraasde blok is er een (beperkte) toename van duinvalleisoorten door het opengrazen van een depressie en in de maaibehandeling valt vooral de toename van de mosduin- en restsoorten op.
De Kerkepanne blijft wat betreft soortensamenstelling nagenoeg stabiel onder beide beheersvormen. Greenpark reageert anders. Onder begrazing blijft de florasamenstelling vrij stabiel terwijl bij 'niets doen' een duidelijke afname van de soortenrijkdom opvalt. Hier is duidelijk een regressie aan de gang. Vooral de grasland- en mosduinsoorten gaan achteruit; na 2000 zijn zelfs geen vertegenwoordigers van dit laatste ecotooptype meer teruggevonden.
In de Parnassiapanne vertonen de blokken 'niets doen' en vooral 'begrazing' een toename van het aantal soorten. In het begraasde blok breiden ook ecotooptypen als '(jonge) duinvallei', 'ruderaal' en 'vochtig grasland' zich uit terwijl er in het referentieblok enkel vertegenwoordigers van ruigten, struwelen en zomen bijkomen. In de blokken 'maaien' en 'ontstruweling + begrazing' drukken de natte jaren een duidelijke stempel op de florasamenstelling. Tussen 2000 en 2002 en in 2001 respectievelijk, treedt een sterke daling op van het soortenaantal met een duidelijke achteruitgang van soorten van (jonge) duinvalleien.
Beide beheersblokken van de Zeeruspanne tenslotte vertonen tot 2002 een vrij gelijkaardige trend, namelijk een toename van soorten (vooral kenmerkende duinvalleisoorten).

4.5 Algemene conclusies

4.5.1 Wijzigingen in flora en vegetatie

- Binnen de dataset 1997-2002 springen twee ontwikkelingen in het oog. Vooreerst zien we in de ontstruweelde + begraasde blokken aanzienlijke veranderingen optreden, zowel op het vlak van vegetatiestructuur als soortensamenstelling. In deze blokken zien we een belangrijke aanwinst aan Rode lijstsoorten van natte duinpannen en vochtige tot droge duingraslanden; de 'doelecotooptypen' van het beheer. Vanuit beleidsoogpunt kunnen de resultaten van deze beheersvorm dus, althans binnen de onderzoeksblokken, positief geëvalueerd worden. Binnen de beperkte termijn van het onderzoek worden gelijkaardige evoluties nog niet vastgesteld binnen de begrazingsblokken zonder ontstruweling.
Een tweede opvallende wijziging in vegetatie deed zich voor in alle natte sites - met een gemiddelde voorjaarsgrondwaterstand op minder dan ca. 0,5 m onder maaiveld. Hier hebben de natte jaren 2001 en (vooral de eerste helft van) 2002 een sterke verruiging teweeggebracht met een aanzienlijk verlies aan interessante plantensoorten tot gevolg.

- Over het algemeen en met uitzondering van de ontstruweelde blokken is het begrazingseffect na 6 jaar weinig uitgesproken of zelfs niet merkbaar. Dit geld zowel voor vegetatiestructuur als –samenstelling. Uitzondering is vooral het begrazingsblok van de Parnassiapanne, waar een duidelijke differentiatie optreedt ten opzichte van het 'niets doen'-blok. Deze ontwikkelingen zijn ook in belangrijke mate aan de hoge waterstanden gekoppeld omdat hierdoor de meeste Duindoorn in het blok afstierf. In de site Duindoornpad zijn de ontwikkelingen pas recent op gang gekomen waardoor zij nog niet of amper in deze dataset gedetecteerd kunnen worden. Na 2002 merken we in het begrazingsblok een sterke achteruitgang op van de vervilting met Gewoon struisriet. Toch is ook voor 2002 al een uitbreiding van het aantal duinvalleisoorten te zien. In de Weide kent het begrazingsblok een aanmerkelijk geringere verruiging dan het blok 'niets doen'. Dit effect doet zich ook voor in de site Greenpark, zij het minder uitgesproken. Langere tijdsreeksen moeten uitwijzen of deze effecten zich in duidelijke trends vertalen of slechts fluctuaties zijn.
- Het effect van maaien (ten opzichte van begrazing) komt in de dataset niet goed tot uiting. Hoofdreden is dat de belangrijkste maaiblokken in de natste sites gelegen zijn (Parnassiapanne, Smokkelpad en Weide) waar het 'verzuip'-effect de overhand heeft genomen. In de Parnassia blijken begrazing en maaien in de ecotoopscores een sterk tegengesteld effect te hebben maar in realiteit betreft het een convergentie naar een meer gelijkaardige situatie, respectievelijk soortenarmer voor 'maaien' en soortenrijker voor 'begrazing'.
- De hier gepresenteerde onderzoeksresultaten hebben betrekking op een periode van 5 jaar (hoogstens 6 waarnemingen). In termen van vegetatieontwikkeling is dit, zelfs voor een 'dynamisch' landschap als de duinen, een korte periode. Hoewel ook op vrij korte termijn reeds een aantal conclusies kunnen getrokken worden, zal een globale evaluatie van de vegetatieontwikkeling binnen 'het experiment' slechts over een tijdspanne vermoedelijk minstens 15 jaar tot meer veralgemeenbare besluitvorming kunnen leiden. Deze periode is nodig om enerzijds fluctuaties van trends te kunnen onderscheiden (cfr. het natte-jaren-effect) en lijkt anderzijds minimaal voor de evaluatie van de ontwikkelingen binnen bijvoorbeeld droge duingraslanden.

4.5.2 *Methodologie en toekomstige gegevensverwerking*

- De opname van permanente kwadraten in de onderzoeksblokken heeft voornamelijk als doel de veranderingen in de vegetatiesamenstelling na te gaan. Het analyseren van vegetatiestructuur is bijkomstig en heeft als nadeel dat het slechts over een heel beperkte, punctuele steekproef gaat die weinig representatief is voor het gehele blok, laat staan voor de hele landschapsentiteit. De soortensamenstelling heeft een geringere ruimtelijke variabiliteit en kan wel vrij goed aan de hand van de pq's worden opgevolgd. Een belangrijk voordeel van de pq-methode is de mogelijkheid tot statistische verwerking en de koppeling van soortensamenstelling en structuur.

Een methode voor de opvolging van vegetatiestructuur aan de hand van digitale beeldverwerking van false colour (FCIR) luchtopnamen (foto's of scans) wordt momenteel uitgewerkt aan het Instituut voor Natuurbehoud. Hiermee kan gedetailleerde gebiedsdekkende informatie worden ingewonnen wat een analyse op verschillende schaalniveaus mogelijk maakt. In Nederland staat dit type onderzoek al een stuk verder (zie onder meer Droesen 1999) en wordt momenteel zelfs al aan operationalisering gedacht. Ook wordt zowel in Vlaanderen (het HYPERKART-project in opdracht van AWZ en DWTC) als in Nederland onderzoek verricht naar mogelijkheden voor vegetatiekartering aan de hand van hyperspectrale luchtopnamen.

- De analyse van de vegetatiestructuur wijst op belangrijke verschillen tussen de onderzoekssites. Dit houdt enerzijds verband met de verschillen in abiotische omstandigheden (meer bepaald de hoogteligging en de invloed van de natte winters van 2000-'01 en 2001-'02) en anderzijds met de verschillen in begrazingsintensiteit. Momenteel kan deze parameter slechts ruw worden ingeschat op basis van een beperkte set waarneming van het graasgedrag van een aantal dieren. Aan de hand van nauwkeurige GPS-collars zouden we een vrij goed beeld kunnen krijgen van het gedragspatroon van de grazers en daarmee de begrazingsintensiteit in de verschillende terreinen. Deze informatie zou binnen de waargenomen vegetatieontwikkeling een betere onderscheiding mogelijk maken tussen beheerseffecten en veranderingen toe te schrijven aan andere omgevingsvariabelen.
- De verschillen die worden waargenomen tussen de onderzoekssites zijn, zoals in het eerste monitoringverslag (Bonte et al., 2001) reeds werd toegelicht, in belangrijke mate te wijten aan de 'ruimtelijke autocorrelatie' binnen de vegetatie of, met andere woorden, analoge vegetatietypen die in de buurt van elkaar worden bemonsterd vertonen meer gelijkenissen dan bij bemonstering in ver van elkaar verwijderde plots. De geografische variatie overheerst dus veelal de beheerseffecten.
- Dit effect is eigen aan de proefopzet (met geneste plots), die vooral ingegeven is door de minimale oppervlaktevereisten voor de ontwikkeling van min of meer stabiele invertebratengemeenschappen. Toch kan hiermee een groot aantal analyses zonder methodologische problemen worden uitgevoerd.
- Bij een aantal pq's zijn bepaalde veranderingen toe te schrijven aan de opnameperiode. Voor de toekomstige opnames is het aangewezen een welbepaalde periode per pq vast te leggen waardoor de variatie niet nodeloos wordt vergroot.
- De verwerking van opnames met DCA geeft aanleiding tot 'fijnere' (continue) resultaten dan de TWInsPAN (discrete klassen) maar door het abstracte karakter van de DCA-assen leidt dit niet noodzakelijk tot meer bruikbare informatie. Zeker het gebruik van de scores in variantieanalyses (hier Ancova) is nogal tricky; de resultaten zijn weliswaar wetenschappelijk onderbouwd maar zij zijn moeilijk interpreteerbaar. De correlaties van de assen met (concrete) milieufactoren bedraagt immers geen 100 % (multiple R=resp. 0,7 en 0,6 voor as2 en as3) en multiple regressies zijn sowieso moeilijker te interpreteren.
- Een te onderzoeken optie voor de toekomstige verwerking (grotere dataset) is het opsplitsen van de opnames in een aantal meer homogene groepen waarop afzonderlijke ordinaties worden uitgevoerd.
- De hier gebruikte methode van ecotoopevaluatie is verre van optimaal. Het is absoluut aangewezen om ook de abundantie bij de evaluatie betrekken. Soorten kunnen immers in zeer geringe aantallen blijven naijlen of 'toevallig' in een blok terechtkomen (op een suboptimale standplaats) en hiermee een verkeerd beeld geven van de eigenlijke toestand. Maar een wegingsfactor voor abundantie in een ecotoopscore betrekken is geen voor de hand liggende taak. Soorten hebben weliswaar een zekere karakteristieke bedekking per type maar deze vertoont een behoorlijke variabiliteit. De delicaatste stap is vooral het sommeren van de score per soort tot een totaalscore per ecotooptype. De indicatieve waarde van soort x met bedekking y is immers moeilijk op een objectieve wijze in een indicatorscore z te vertalen. Hiervoor is ijking nodig aan de hand van door best professional judgement vastgestelde 'optimaal ontwikkelde' voorbeeldtypen. Deze opdracht valt buiten de opzet van dit rapport maar vormt een prioriteit voor de verdere uitwerking van dit project.

Bijlage 4.1 – Lijst van plantensoorten die in detail gekarteerd worden langsheen de Vlaamse kust en die beschouwd worden als aandachtsoorten. Kaartjes zijn beschikbaar op het Instituut voor Natuurbehoud.

Wetenschappelijke naam	Nederlandse naam	Karteercode
Agrimonia eupatoria	Gewone agrimonie	agrimeup
Aira caryophyllea	Zilverhaver	aira_car
Althaea officinalis	Echte heemst	althaoff
Anacamptis pyramidalis	Hondskruid	anacapyr
Anagallis arvensis subsp. foemina	Blauw guichelheil	anagaa-c
Anagallis tenella	Teer guichelheil	anagaten
Anthyllis vulneraria	Wondklaver	anthyvul
Apium graveolens	Selderij	apiumgra
Apium repens	Kruipend moerasscherm	apiumrep
Arabis hirsuta	Ruige scheefkelk	arabihir
Armeria maritima	Engels gras	armermar
Artemisia absinthium	Absintalsem	artemabs
Artemisia maritima	Zeealsem	artemmar
Asparagus officinalis subsp. prostratus	Liggende asperge	asparo-p
Asperula cynanchica	Kalkbedstro	aspelcyn
Asplenium adiantum-nigrum	Zwartsteel	aspleadi
Asplenium scolopendrium	Tongvaren	asplesco
Aster tripolium	Zulte	astertri
Athyrium filix-femina	Wijfjesvaren	athyrfil
Atriplex glabriuscula	Kustmelde	atripgla
Atriplex laciniata	Gelobde melde	atriplac
Atriplex littoralis	Strandmelde	atriplit
Barbarea intermedia	Bitter barbarakruid	barbaint
Berberis vulgaris	Zuurbes	berbevul
Berteroa incana	Grijskruid	berteinc
Berula erecta	Kleine watereppe	berulere
Beta vulgaris subsp. maritima	Strandbiet	beta_v-m
Blackstonia perfoliata	Zomerbitterling	blackper
Botrychium lunaria	Gelobde maanvaren	botrylun
Brachypodium pinnatum	Gevinde kortsteel	brachpin
Briza media	Bevertjes	brizamed
Bromus diandrus	Stijve dravik	bromudia
Bromus erectus	Bergdravik	bromuere
Bromus racemosus	Trosdravik	bromur-r
Butomus umbellatus	Zwanebloem	butomumb
Calluna vulgaris	Struikhei	calluvul
Caltha palustris	Dotterbloem	calthpal
Calystegia soldanella	Zeewinde	calyssol
Carduus nutans	Knikkende distel	cardunut
Carduus tenuiflorus	Tengere distel	carduten
Carex caryophyllea	Voorjaarszegge	carexcar
Carex distans	Zilte zegge	carexdis
Carex divisa	Waardzegge	carexdiv
Carex extensa	Kwelderzegge	carexext
Carex flacca	Zeegroene zegge	carexflc

Wetenschappelijke naam	Nederlandse naam	Karteercode
Carex nigra	Zwarte zegge	carexnig
Carex ovalis	Hazezegge	carexova
Carex panicea	Blauwe zegge	carexpan
Carex spicata	Gewone bermzegge	carexspi
Carex trinervis	Drienervige zegge	carextri
Carex viridula	Dwergzegge	carexvir
Carlina vulgaris	Driedistel	carlivul
Catapodium marinum	Laksteeltje	desmamar
Catapodium rigidum	Stijf hardgras	desmarig
Centaurea scabiosa	Grote centaurie	centasca
Centaurium littorale	Strandduizendguldenkruid	centmlit
Centaurium pulchellum	Fraai duizendguldenkruid	centmpul
Centunculus minimus	Dwergbloem	anagamin
Chenopodium chenopodioides	Beursjesganzenvoet	chenoche
Chenopodium hybridum	Esdoornganzenvoet	chenohyb
Chenopodium murale	Muurganzenvoet	chenomur
Cirsium acaule	Aarddistel	cirsiaca
Cladium mariscus	Galigaan	cladimar
Clinopodium vulgare	Borstelkrans	saturvul
Cochlearia danica	Deens lepelblad	cochldan
Colchicum autumnale	Herfsttijloos	colchaut
Conium maculatum	Gevlekte scheerling	coniumac
Crambe maritima	Zeekool	crambmar
Crepis polymorpha	Paardebloemstreepzaad	crepives
Crepis tectorum	Smal streepzaad	crepitec
Crithmum maritimum	Zeevenkel	crithmar
Cuscuta epithymum	Klein warkruid	cuscuept
Dactylorhiza fistulosa	Brede orchis	dactlm-m
Dactylorhiza fuchsii	Bosorchis	dactlfuc
Dactylorhiza incarnata	Vleeskleurige orchis	dactlinc
Dactylorhiza maculata	Gevlekte orchis	dactlmac
Dactylorhiza praetermissa	Rietorchis	dactlm-p
Danthonia decumbens	Tandjesgras	danthdec
Descurainia sophia	Sofiekruid	descusop
Dryopteris affinis	Geschubde niervaren	dryopaff
Eleocharis quinqueflora	Armbloemige waterbies	eleocqui
Elymus farctus subsp. boreoatlanticus	Biestarwegras	elymufar
Epipactis palustris	Moeraswespeorchis	epipapal
Equisetum fluviatile	Holpijp	equisflu
Equisetum variegatum	Bonte paardenstaart	equisvar
Erigeron acer	Scherpe fijnstraal	erigeacr
Eryngium campestre	Echte kruisdistel	eryngcam
Eryngium maritimum	Blauwe zeedistel	eryngmar
Euphorbia cyparissias	Cipreswolfsmelk	euphocyp
Euphorbia exigua	Kleine wolfsmelk	euphoexi
Euphorbia paralias	Zeewolfsmelk	euphopar
Euphrasia stricta s.l.	Stijve ogentroost s.l.	euphrstr
Fumaria muralis	Middelste duivekervel	fumarmur

Wetenschappelijke naam	Nederlandse naam	Karteercode
Gentianella uliginosa	Slanke gentiaan	gentnuli
Glaucium flavum	Gele hoornpapaver	glaucfla
Glaux maritima	Melkkruid	glauxmar
Gnaphalium luteoalbum	Bleekgele droogbloem	gnaphlut
Groenlandia densa	Paarbladig fonteinkruid	groenden
Gymnadenia conopsea	Grote muggeorchis	gymnacon
Gymnocarpium robertianum	Rechte driehoeksvaren	gymnorob
Halimione pedunculata	Gesteelde zoutmelde	atripped
Halimione portulacoides	Gewone zoutmelde	atrippor
Helianthemum nummularium	Geel zonneroosje	helinnum
Herminium monorchis	Honingorchis	hermimon
Himantoglossum hircinum	Bokkeorchis	himanhir
Hippuris vulgaris	Lidsteng	hippuvul
Honckenya peploides	Zeepostelein	honckpep
Hyacinthoides non-scripta	Wilde hyacint	scillnon
Hyoscyamus niger	Bilzekruid	hyoscnig
Inula conyzae	Donderkruid	inulacon
Jasione montana	Zandblauwtje	jasiomon
Juncus acutiflorus	Veldrus	juncuacu
Juncus ambiguus	Zilte greppelrus	juncub-a
Juncus balticus	Noordse rus	juncubal
Juncus conglomeratus	Biezenknoppen	juncucon
Juncus maritimus	Zeerus	juncumar
Juncus subnodulosus	Padderus	juncusub
Knautia arvensis	Beemdkroon	knautarv
Lathyrus nissolia	Graslathyrus	lathynis
Leonurus cardiaca	Hartgespan	leonucar
Leucanthemum vulgare	Margriet	leucavul
Limonium vulgare	Lamsoor	limonvul
Limosella aquatica	Slijkgroen	limosaqu
Linum catharticum	Geelhartje	linumcat
Lithospermum officinale	Glad parelzaad	lithooff
Lonicera xylosteum	Rode kamperfoelie	lonicxyl
Marrubium vulgare	Malrove	marruvul
Medicago falcata	Sikkelklaver	medicfal
Medicago minima	Kleine rupsklaver	medicmin
Mibora minima	Dwerggras	mibormin
Molinia caerulea	Pijpenstrootje	molincae
Monotropa hypopitys	Stofzaad	monothyp
Muscari comosum	Kuifhyacint	muscacom
Myriophyllum verticillatum	Kransvederkruid	myriover
Nepeta cataria	Wild kattekruid	nepetcat
Oenanthe lachenalii	Zilt torkruid	oenanlac
Ononis spinosa	Kattedoorn	ononir-s
Onopordum acanthium	Wegdistel	onopoaca
Ophioglossum azoricum	Azorenaddertong	ophioazo
Ophioglossum vulgatum	Gewone addertong	ophiovul
Ophrys apifera	Bijeorchis	ophryapi

Wetenschappelijke naam	Nederlandse naam	Karteercode
Origanum vulgare	Wilde marjolein	origavul
Orobanche caryophyllacea	Walstrobremraap	orobacar
Orobanche minor Smith	Klavervreter	orobamin
Orobanche purpurea	Blauwe bremraap	orobapur
Parapholis strigosa	Dunstaart	parapstr
Parietaria judaica	Klein glaskruid	pariejud
Parietaria officinalis	Groot glaskruid	parieoff
Parnassia palustris	Parnassia	parnapal
Petroselinum segetum	Wilde peterselie	petrsseg
Plantago maritima	Zeeweegbree	plantmar
Polygala vulgaris	Gewone vleugeltjesbloem	polygvul
Polygonatum odoratum	Welriekende salomonszegel	polytodo
Polygonum oxyspermum	Zandduizendknoop	polynoxy
Polypodium vulgare	Eikvaren	polydv=i
Polystichum aculeatum	Stijve naaldvaren	polysacu
Potamogeton coloratus	Weegbreefonteinkruid	potamcol
Potentilla argentea	Viltganzerik	potenarg
Potentilla erecta	Tormentil	potenere
Potentilla neumanniana	Voorjaarsganzerik	potenver
Primula veris	Gulden sleutelbloem	primuver
Prunus mahaleb	Weichselboom	prunumah
Puccinellia capillaris	Bleek kweldergras	puccid-b
Puccinellia fasciculata	Blauw kweldergras	puccifas
Puccinellia maritima	Gewoon kweldergras	puccimar
Pyrola rotundifolia	Rond wintergroen	pyrolrot
Radiola linoides	Dwergvlas	radiolin
Ranunculus baudotii	Zilte waterranonkel	ranunbau
Ranunculus lingua	Grote boterbloem	ranunlin
Rhamnus catharticus	Wegedoorn	rhamncat
Rhinanthus angustifolius	Grote ratelaar	rhinaang
Rhinanthus minor	Kleine ratelaar	rhinamin
Sagina maritima	Zeevetmuur	saginmar
Sagina nodosa	Sierlijke vetmuur	saginnod
Salicornia 'europaea' groep	Zeekraal	salice=p
Salicornia europaea s.s.	Kortarige zeekraal	saliceur
Salicornia procumbens	Langarige zeekraal	salicpro
Salicornia pusilla	Eenbloemige zeekraal	salicpus
Sanguisorba minor	Kleine pimpernel	sangumin
Schoenus nigricans	Knopbies	schoenig
Scirpus setaceus	Borstelbies	scirpset
Scirpus tabernaemontani	Ruwe bies	scirpl-t
Scleranthus annuus	Eenjarige hardbloem	sclerann
Scleranthus perennis	Overblijvende hardbloem	sclerper
Sherardia arvensis	Blauw walstro	sheraarv
Silene conica	Kegelsilene	silencon
Silene nutans	Nachtsilene	silennut
Silene vulgaris	Blaassilene	silenvul
Sium latifolium	Grote watereppe	sium_lat

Wetenschappelijke naam	Nederlandse naam	Karteercode
Solidago virgaurea	Echte guldenroede	solidvir
Spartina townsendii	Engels slijkgras	sparttow
Spergularia marina	Zilte schijnspurrie	sperlsal
Spergularia media subsp. angustata	Gerande schijnspurrie	sperlmar
Suaeda maritima	Klein schorrenkruid	suaedmar
Succisa pratensis	Blauwe knoop	succipra
Teesdalia nudicaulis	Klein tasjeskruid	teesdnud
Thelypteris palustris	Moerasvaren	thelypal
Thesium humifusum	Liggend bergvlas	thesihum
Thymus pulegioides	Grote tijm	thymupul
Torilis nodosa	Knopig doornzaad	torilnod
Trifolium filiforme	Draadklaver	trifomic
Trifolium scabrum	Ruwe klaver	trifosca
Trifolium striatum	Gestreepte klaver	trifostr
Trifolium subterraneum	Onderaardse klaver	trifosub
Triglochin maritimum	Schorrezoutgras	triglmar
Triglochin palustre	Moeraszoutgras	triglpal
Ulex europaeus	Gaspeldoorn	ulex_eur
Valeriana dioica	Kleine valeriaan	valerdio
Viburnum lantana	Wollige sneeuwbal	viburlan
Viola canina	Hondsviooltje	violacan
Viola curtisii	Duinviooltje	violacur
Viola hirta	Ruig viooltje	violahir
Vulpia bromoides	Eekhoorngras	vulpibro

Bijlage 4.2 - Situering van de vegetatieopnames (per pq, per beheersblok, per site en per jaar) binnen de Twinspangroepen waaruit de typologische wiziging in de loop van de monitoringsperiode kan worden afgeleid (wegens het grote formaat (A1) werd deze figuur apart toegevoegd aan dit eindrapport.

5 Flora en vegetatie van de IJzermonding onder invloed van schapenbegrazing

(naar Hoffmann et al., 2005)

Maurice HOFFMANN[1,2], Birgit DE FRÉ[1], Nele HARDIES[1], Sam PROVOOST[2] & Hannah VAN NIEUWENHUYSE[1,3]

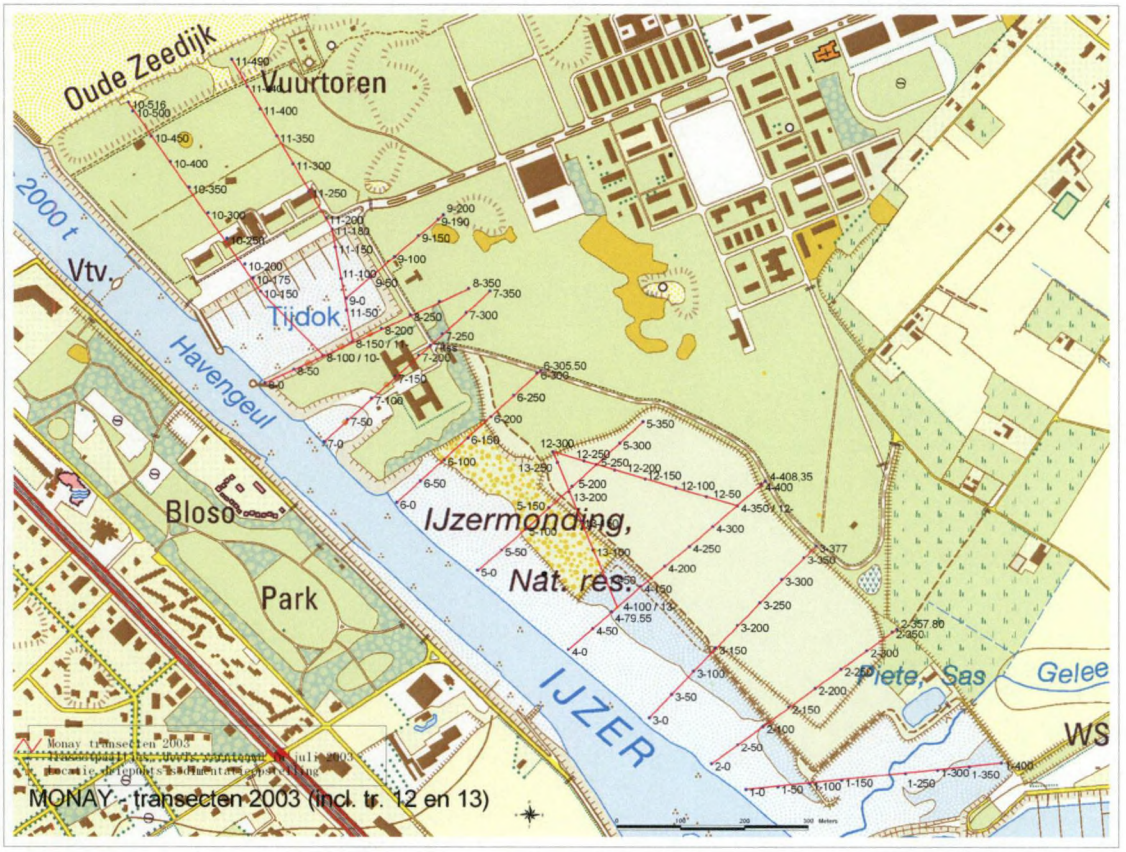
[1] Onderzoeksgroep Terrestrische Ecologie, Vakgroep Biologie, Universiteit Gent, K. L. Ledeganckstraat 35, B-9000 Gent

[2] Onderzoekscel Landschapsecologie en Natuurbeheer, Instituut voor Natuurbehoud, Kliniekstraat 25, B-1070 Brussel

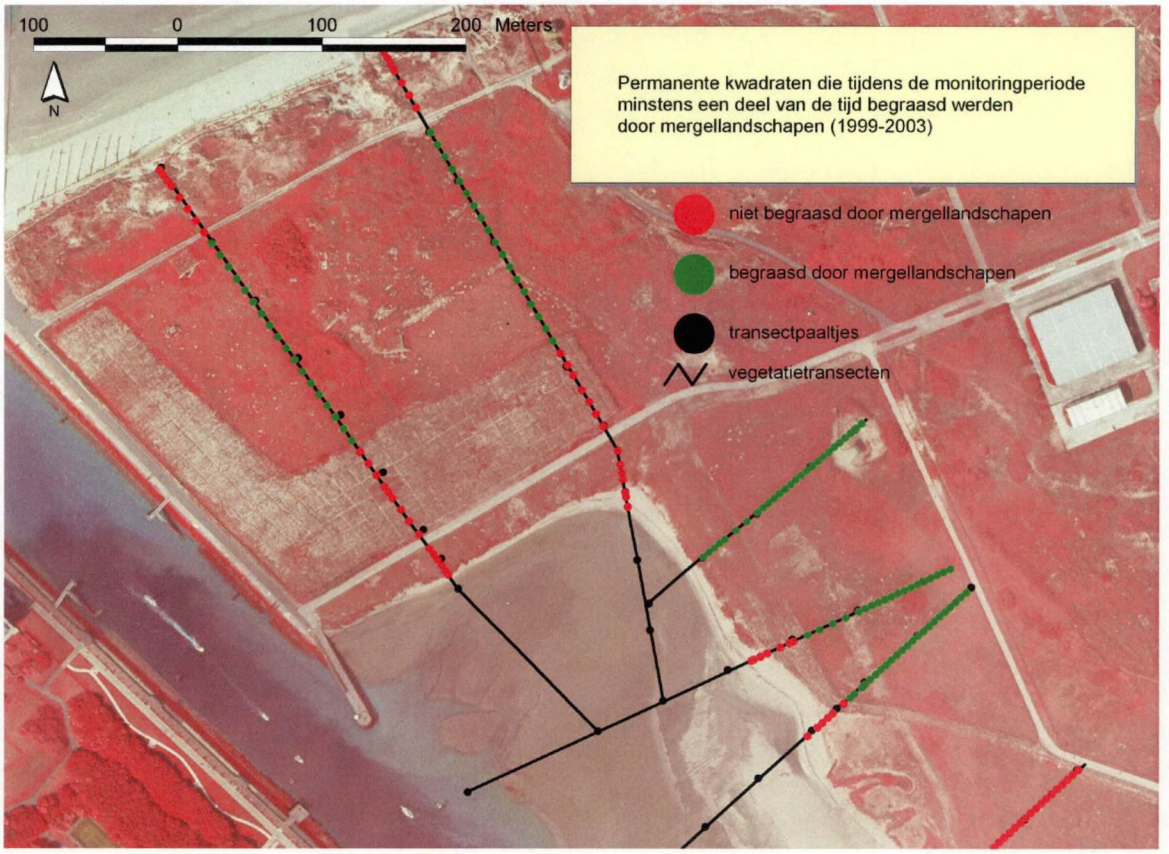
huidig adres: AMINAL, Afd Natuur, Cel Kustzonebeheer, Zandstraat 255, bus 3, 8200 Brugge-St.-Andries

5.1 Monitoringsmethoden voor vegetatieontwikkeling

Figuur 5.1 - Vlaams natuurreservaat De IJzermonding, ligging van de genummerde onderzoekstransecten voor de vegetatiekundige monitoring.



Figuur 5.2 - Deel van het Vlaams Natuurreservaat De IJzermonding, locatie van de terreinen die in de periode 1999-2003 zeker een deel van de tijd begraasd werden door mergellandschapen met aanduiding van in die gebieden gelegen permanente kwadraten (groene stippen). Deze pq's werden betrokken in de algemene analyse van de vegetatieveranderingen onder invloed van begrazing tijdens de periode 2001-2003; op deze plaatsen werden geen grootschalige natuurherstelwerken uitgevoerd. Het noordelijk begrazingsblok is gelegen tussen de Vierboeteweg en de verbindingsweg tussen het militair domein en het noordelijk havenhoofd van het voormalig tijdok, het zuidelijk begrazingsblok is ten zuiden van deze o-w verlopende weg gelegen en is qua oppervlak variabel in de tijd (beperkt tot de duinen tot 2004, inclusief de IJzerschorren in de loop van 2004).



5.2 Transectonderzoek van de vegetatie

Om een idee te verkrijgen van de kwalitatieve verschuivingen in de plantensamenstelling en de kwantitatieve verschuivingen in bedekking in het Vlaams Natuurreservaat De IJzermonding, werden een groot aantal permanente kwadraten uitgezet, waarvan de vegetatie jaarlijks (2001 (Birgit De Fré en Els Stichelmans), 2002 (Hannah Van Nieuwen huyse), 2003 (Nele Hardies) en een deel ook in 2004 (Maurice Hoffmann en Sam Provoost)) werd opgenomen. Hiertoe werden 13 transecten uitgezet, meestal loodrecht op de lengteas van de IJzer en loodrecht op de belangrijkst geachte ecologische gradiënt, waarbij het beginpunt van elk transect zoveel mogelijk aan de laagwaterlijn van de IJzer werd genomen. De transecten werden gemarkeerd met weidepalen, die om de 50 m werden ingeplant met een eindpaal aan het eind van elk transect. Ze werden uitgezet door middel van lintmeters en werden naderhand nauwkeurig ingemeten met teodoliet. Op deze transecten werd in principe om de 5m een PQ van 2x2m² vastgelegd. Het basispunt van het eerste permanente kwadraat voor elk transect werd vastgelegd daar waar de eerste vegetatie optrad. Het basispunt van het eerste daaropvolgende PQ werd vastgelegd op het eerste veelvoud van 5m volgend op het eerste PQ. Voor de meeste van de daaropvolgende PQ's lag het basispunt op een veelvoud van 5 m van het nulpunt van het transect. In de niet door de werken beïnvloede gebiedsdelen en daar waar de vegetatie relatief homogeen bleef werden PQ's met een minder hoge frequentie vastgelegd. Indien in een daaropvolgend jaar IJzerwaarts nieuwe vegetatie zich vestigde werden aldaar nieuwe PQ's vastgelegd. In een deel van die transecten bevinden zich permanente kwadraten die minstens een deel van het jaar begraasd werden door een in aantal dieren wisselende kudde schapen en een drietal geiten. Het zijn precies ook deze delen van het reservaat die niet door grootschalige natuurherstelwerken werden beïnvloed.

5.3 Invloed van begrazing door schapen en geiten

Dankzij het feit dat belangrijke delen van de noordelijke transecten niet door herstelwerken werden beïnvloed en dat in die terreingedeelten doorheen de monitoringperiode regelmatig werd gegraasd door een kudde schapen, aangevuld met een drietal geiten, is het mogelijk om de invloed van deze beheersvorm op de vegetatie na te gaan. Dit gebeurt aan de hand van een vergelijking van de opnamegegevens van 2001 en 2003. Een aantal algemene vegetatiekenmerken worden vergeleken. Daarnaast wordt het verschijnen en verdwijnen van een aantal soorten en de verandering in hun bedekking geanalyseerd.
Dit gebeurde door een paarsgewijze vergelijking van de individuele opnamen. Dergelijke benadering is nodig, aangezien de steekproef afkomstig is uit een qua vegetatietypologie heterogeen gebied (de belangrijkste onderscheiden vegetatietypes vertonen de meeste affiniteit met respectievelijk het *Echio-Verbascetum,* het *Phleo-Tortuletum ruraliformis*, het *Sileno-Tortuletum ruraliformis* en het *Festuca-Galietum veri.* Het berekenen van gemiddelde bedekkingen zou daarom weinig zinvol zijn. De bedekkingsgegevens beantwoorden, ook na transformatie, niet aan de voorwaarden voor een parametrische gepaarde t-test, waardoor de vergelijking gebeurde met de niet-parametrische Wilcoxon's signed-ranks test (Sokal & Rohlf, 1995). In totaal betreft het 44 opnamen die zowel in 2001 als 2003 opgenomen werden. In 2001 gebeurden de opnamen in dit gebied tussen 17 juli en 31 juli, in 2003 tussen 17 juli en 13 augustus, waardoor de data qua seizoenale ontwikkelingstoestand vergelijkbaar zijn. Gelet op de onderlinge heterogeniteit tussen de bemonsterde vegetatietypes heeft het geen zin om gemiddelde bedekkingen weer te geven. De analyse is bedoeld om trends aan te geven. In tabel 5.1 staan de belangrijkste analyseresultaten weergegeven. Alleen die soorten werden geanalyseerd die voldoende frequent aanwezig zijn in de opnamen om een statistische analyse toe te laten en die tot de belangrijkere, vegetatiebepalende soorten behoren.

5.3.1 Aantal soorten per opname

Het aantal soorten (hogere planten, mossen en korstmossen) vertoont een stijgende trend onder schapen-/geitenbegrazing. Dit is een zeer uitgesproken trend, slechts in 2 op 40 opnamen is er een kleine afname met 2 soorten vastgesteld. De grootste aantalstijging bedraagt 14 soorten, maar stijgingen met 5 tot 9 soorten zijn de regel. Dit is sowieso spectaculair te noemen en staat in schril contrast met de bij alle algemene bedekkingsindicatoren vastgestelde afname. Mogelijk creëert de begrazing open ruimte in de vegetatie waardoor soorten zich makkelijker kunnen vestigen.

5.3.2 Algemene bedekkingsindicatoren

Alle algemene bedekkingsindicatoren vertonen een afname. Alleen qua zogenaamde lage grasbedekking (i.e. Σ (bedekking van de laagblijvende grasachtigen); het betreft hier met name de som van de bedekkingen van *Agrostis stolonifera+capillaris, Carex arenaria, C. hirta, Festuca rubra, Holcus lanatus, Luzula campestris* en *Poa pratensis*) is geen trend vast te stellen. Het betreft hier merendeels door grote grazers geprefereerde, voedzamere grasachtigen, die snelle hergroei vertonen na afgrazen.
De totale bedekking vertoont een dalende trend, evenals de som van de bedekkingen van alle soorten, de som van de bedekkingen van alle grasachtigen samen, de som van de bedekkingen van de hoog uitgroeiende, veel strooisel accumulerende, ruige grasachtigen (*Phragmites australis, Ammophila arenaria, Elymus athericus+repens* en *Calamagrostis epigejos*), de som van bedekkingen van de kruidachtigen en de som van de bedekkingen van de mossen.
De meest spectaculaire afnemende trend vertoont de strooiselbedekking; met zeer spectaculaire bedekkingsdalingen tot 98% lijkt het echter waarschijnlijk dat behalve een begrazingseffect, hiervoor ook een verschil in interpretatie van het begrip strooisel tussen de respectievelijke onderzoekers verantwoordelijk is. De vrijwel constante afname van veel strooisel producerende ruige grassen is nochtans een goede indicator dat bij de afnemende trend in strooiselbedekking wel degelijk ook sprake is van een begrazingseffect.

5.3.3 Voorkomen en bedekking van individuele soorten

De meeste soorten vertonen een dalende trend qua bedekking (zie tabel 5.1), enkel Struisgras, Akkerhoornbloem, Gewone rolklaver en Veldbeemdgras vertonen een significant stijgende trend. Met uitzondering van *Calamagrostis epigejos*, verschijnen anderzijds vrijwel alle onderzochte soorten vaker nieuw in het proefvlak dan dat ze verdwijnen. Dit is compatibel met de eerder vastgestelde algemeen stijgende trend in soortenrijkdom.

Tabel 5.1 – Veranderingen in vegetatiekenmerken tussen 2001 (opnamen Birgit De Fré) en 2003 (opnamen Nele Hardies) in de door schapen en geiten begraasde, niet door herstelwerken beïnvloede duingedeelten (zowel geëgaliseerde duinen als duinen met natuurlijk reliëf).

n= aantal paarsgewijs met elkaar vergeleken opnamen; verdwenen: soorten die verdwenen in 2003 in vergelijking met dezelfde plot in 2001; gebleven: soorten die zowel in 2001 en 2003 in dezelfde plot aanwezig waren; verschenen: soorten die wel in 2003 en niet in 2001 in dezelfde plot aanwezig waren; N= aantal opnamen waarvoor een Wilcoxon test kon worden toegepast: Wilcoxon: Wilcoxon's signed ranks test voor twee groepen, gerangschikt als gepaarde observaties (Sokal & Rohlf, 1995); p= de kans dat we de conclusie getrokken uit de Wilcoxon's test ten onrechte aannemen; toename: de waarde van de variabele was in 2003 hoger dan in 2001; afname: de waarde van de variabele was in 2003 lager dan in 2001; (...): trend niet significant (zie p).

	n	verdwenen	gebleven	verschenen	N	Wilcoxon	p<	opm.
aantal soorten	44	nvt	nvt	nvt	40	toename	0,005	
totale bedekking (%)	44	nvt	nvt	nvt	31	afname	0,005	
bedekking moslaag (%)	44	nvt	nvt	nvt	29	afname	0,005	
bedekking strooisellaag (%)	44	nvt	nvt	nvt	39	afname	0,005	
som van de bedekkingen	44	nvt	nvt	nvt	43	afname	0,005	
som van de grasbedekkingen	44	nvt	nvt	nvt	43	afname	0,005	
som van de ruw grasbedekkingen	44	nvt	nvt	nvt	38	afname	0,005	
som van de kruidenbedekkingen	44	nvt	nvt	nvt	43	afname	0,005	
som van de laag grasbedekkingen	44	nvt	nvt	nvt	42	(afname)	ns	
Calamagrostis epigejos	13	3	10	0	13	afname	0,005	
Carex arenaria	41	1	32	8	38	afname	0,005	
Cirsium arvense	14	1	9	4	12	afname	0,01	- 1 uitbijter
Crepis capillaris	31	1	24	6	22	afname	0,05	
Elymus sp. (*athericus+repens*)	35	1	31	3	30	afname	0,005	
Festuca rubra s.l.	36	0	24	12	35	afname	0,01	
Galium verum	32	0	27	5	30	afname	0,005	
Homalothecium lutescens	30	3	27	0	34	afname	0,005	
Plantago lanceolata	21	3	16	2	14	afname	0,005	
Rubus caesius	25	0	21	4	24	afname	0,01	
Tortula ruralis ssp. *ruraliformis*	20	3	14	3	20	afname	0,05	
Erodium spp.	23	4	15	4	19	(afname)	ns	
Senecio jacobaea	38	2	25	11	27	(afname)	ns	
Agrsotis sp.(*capillaris+stolonifera*)	23	0	1	22	22	toename	0,005	
Cerastium arvense	25	1	10	14	20	toename	0,05	
Lotus corniculatus ssp. *corniculatus*	19	1	9	9	13	toename	0,005	- 2 uitbijters
Poa pratensis	35	2	23	10	30	toename	0,005	

6 Coprofiele fauna als responsvariabele bij begrazingsbeheer met een impactstudie van antiparasitaire behandeling van de herbivoren

Peggy CRIEL[1], Tim STRUYVE[1], Dries BONTE[1] & Jean-Pierre MAELFAIT[1,2]

[1] Onderzoeksgroep Terrestrische Ecologie, Vakgroep Biologie, Universiteit Gent, K. L. Ledeganckstraat 35, B-9000 Gent

[2] Onderzoekscel Populatie- en Verspreidingsecologie, Instituut voor Natuurbehoud, Kliniekstraat 25, B-1070 Brussel

6.1 Inleiding: coprofiele fauna

6.1.1 Algemene samenstelling

Mest van grote herbivoren bestaat uit onverteerde plantenresten, zoals resten van bladeren, stengels en zaden. De vloeibare component bevat grote hoeveelheden bacteriën en protisten. Dit geheel vormt een relatief voedselrijke massa voor de hele gemeenschap die ervan afhankelijk is. Deze is zeer divers en bestaat uit verschillende taxa. Hieronder geven we een kort overzicht van diergroepen die in herbivorenmest (kunnen) voorkomen.

Mest van grote grazers bevat goed gekende parasitaire Platyhelminthes en Nematoda. De meeste nematoden in mest zijn vrijlevend, met een slecht gekende biologie. Ze zijn vaak afkomstig uit de bodem en gebruiken verscheidene keversoorten als transportmiddel (Freude *et al.*, 1965).

Oudere mest wordt gekoloniseerd door plantenwortels en fungi. Naarmate er meer fungi zijn, neemt ook de hoeveelheid fungivoren toe, dit zijn vooral kevers, maar ook mijten (Acari, Sciaridae). Mijten zijn de belangrijkste spinachtigen (Arachnida) in mest. De drie belangrijkste groepen binnen de mijten zijn de Uropodidae, Parasitidae en Oribatidae. De Uropodidae en Parasitidae gebruiken insecten als transportmiddel en zijn vaak in grote aantallen aanwezig aan de onderzijde van kevers. De Parasitidae voeden zich voornamelijk met eieren en jonge larven van invertebraten. De twee andere groepen voeden zich vermoedelijk met mest en fungi. Er bestaat een successie in voorkomen van deze groepen in mest (zoals ook bij de fungi en andere invertebraten) waarbij de Parasitidae het meest abundant zijn in jonge mest en de Oribatidae in oude mest.

De regenwormen (Annelida, Oligochaeta) zijn zeer belangrijke afbrekers en zijn vooral abundant wanneer de mest ouder wordt. De meeste regenwormen blijven in de grond onder de mest, die ze van daaruit consumeren. Er is ook een soort die een voorkeur vertoont voor de grond rond de mest (Hendriksen, 1991).

Binnen de groep van de Arthropoda wordt de klasse van de insecten over het algemeen in de hoogste abundanties in mest aangetroffen, terwijl vaak ook andere groepen aanwezig zijn en dit in voornamelijk oudere mest. Vertegenwoordigers van de volgende groepen werden reeds in mest gevonden: duizendpoten (Chilopoda), miljoenpoten (Diplopoda), pissebedden (Isopoda), spinnen (Araneae), hooiwagens (Opiliones) en pseudo-schorpioenen (Pseudoscorpiones). Soms komen deze dieren daar eerder toevallig terecht.

De meest dominante mestbewonende insecten in onze streken zijn Diptera (vliegen) en Coleoptera (kevers); deze worden verder besproken. Ook de Hymenoptera en de Collembola zijn goed vertegenwoordigd. De Collembola (springstaarten) komen vooral in oudere mest voor. De Hymenoptera (vliesvleugelen) die met mest zijn geassocieerd, zijn parasitoïede soorten die op coprofiele insecten leven (de families Ichneumonidae, Braconidae, Pteromalidae, Eucoilidae, Figitidae, Proctotrupidae en Diapriidae worden regelmatig in mest gevonden). Grote aantallen mieren kunnen in mest worden teruggevonden wanneer in de buurt van de mest een mierennest aanwezig is. Verder komt het voor dat sociale wespen (Vespidae) en graafwespen (Sphecidae) mest als jachtterrein gebruiken. Graafwespen en solitaire bijen kunnen hun nest in oude verdroogde mest maken. Ook andere insectenordes zoals oorwormen (Dermaptera) en wantsen (Heteroptera) kunnen er toevallig voorkomen.

De Diptera (vliegen) vormen in onze streken een minstens even belangrijke groep binnen de coprofiele fauna. De adulten worden echter zelden in mest gevonden aangezien ze snel wegvliegen bij het benaderen. De larven zijn daarentegen vaak zeer abundant in mest terug te vinden en hebben een belangrijke rol in de voedselketen die erin aanwezig is en bij de afbraak van de mest. Vele zijn coprofaag en vormen de voedselbron voor allerlei rovers, voornamelijk kevers en andere vliegen.

6.1.2 De coprofiele kevers (Coleoptera)

De coprofiele kevers kunnen ingedeeld worden in drie grote groepen: de coprofagen of saprofagen, de carnivoren en de fungivoren. Larven van sommige kevers zijn parasitoïd. De coprofage kevers worden vooral vertegenwoordigd door de Scarabaeidae (de "echte" mestkevers), adulte Hydrophilidae (watertorren) en sommige Staphylinidae (kortschildkevers). De meeste Scarabaeidae, en vermoedelijk ook soorten van andere families, voeden zich echter niet rechtstreeks met mest maar grazen op bacteriën, microfungi en kleine partikels (Holter, 2000). Het zijn saprofagen. De carnivoren zijn vooral vertegenwoordigd door de Staphylinidae, larvale Hydrophilidae en in mindere mate ook door de Histeridae (spiegelkevers). . De carnivore soorten zijn minder strikt van mest afhankelijk en kunnen in allerlei rottend materiaal leven. Vele van deze soorten voeden zich als adult in mest, maar reproduceren in andere milieus (Koskela & Hanski, 1977). Als oudere mest begint te beschimmelen, komen er ook fungivoren op af. Deze leven op allerlei rottend materiaal en dus ook op mest. De fungivoren worden vooral vertegenwoordigd door de Ptilidae. Andere belangrijke vertegenwoordigers komen uit de families Cucujidae (genus *Monotoma*) en soms vindt men ook grote aantallen Cryptophagidae.
Daarnaast zijn er nog kevers die occasioneel in mest voorkomen. Deze dieren zijn zeker niet afhankelijk van of typisch te noemen voor mest. Vaak worden er Carabidae (loopkevers) aangetroffen, deze worden aangetrokken door de grote dichtheid aan prooidieren. Vertegenwoordigers van de Pselaphidae (genus *Euplectus*) kunnen gevonden worden in mest en andere rottende stoffen. Ook larven van de Elateridae (kniptorren) kunnen voorkomen in mest. Deze larven komen uit de grond en zijn carnivoor en/of herbivoor, volwassen kniptorren worden normaal niet gevonden.

6.2 Ecologische studie van coprofiele kevers in twee Vlaamse natuurreservaten aan de Belgische kust

6.2.1 Methode ter inventarisatie van het gebied

Van 25 juli 2001 tot 28 augustus 2001 is ieder van de drie gebieden (zuidelijk begrazingsgebied van De Westhoek, noordelijk begrazingsgebied van De Westhoek en de Houtsaegerduinen) 5 maal doorzocht. Dit gebeurde telkens in blokken van drie dagen (twee dagen Westhoek en één dag Houtsaeger), om een te groot tijdsverschil tussen de bezoeken aan de verschillende gebieden te voorkomen. Na deze periode was er een periode met veel regen, waarbij insecten in het algemeen nauwelijks actief zijn. In deze periode werd vanwege de zeer lage densiteit aan kevers niet verzameld. Na deze periode werd de fauna gedomineerd door andere soorten. De vroegere Scarabaeidae werd vervangen door de dominerende *Aphodius prodromus* en *A. contaminatus*. Verder waren ook *A. rufipes*, *A. sticticus*, *A. distinctus*, *Geotrupes spiniger* en *G. niger* nog slechts in kleine aantallen te vinden. Om de homogeniteit in de staalname te behouden werden geen faeces meer bemonsterd.
Tijdens de bezoeken werd gedurende een hele dag het volledige begrazingsblok doorzocht en op verschillende plaatsen werd mest bemonsterd. Hierbij werd erop gelet dat faeces werd verzameld over de volledige aanwezige vochtigheidsgradiënt en dat ook het struweel niet over het hoofd werd gezien. Enkele variabelen werden genoteerd:
Datum en weersomstandigheden
Positie op de IR luchtfoto. Hieruit kunnen variabelen worden afgeleid als hoogteligging, vegetatietype, vochtigheidsgraad, e.a.
Type mest: van een paardachtige of rund
De ouderdom werd geschat en opgedeeld in enkele klassen: jong (de successie in de fauna is nog maar aan zijn begin, er zijn geen tekenen van verdroging en de kleur is fel), matig (er is al een duidelijke verdonkering van de kleur en een begin van uitdroging aan de oppervlakte), oud (sterke verdroging op de drogere gronden, de buitenlaag wordt vaal van kleur, terwijl het binnenste er nog ongeveer als matig oud uitziet) en zeer oud (volledig vaal van kleur, op drogere gronden meestal volledig uitgedroogd)
Dichtheid: binnen een straal van vijf meter werden de andere faeceshoopjes geteld en hun ouderdom geschat
Grootte: bij paardachtigen is dit het gewicht, via de dichtheid (0.8kg/dm^3) kan hieruit het volume bepaald worden. Bij oudere uitgedroogde mest vormt dit wel een onderschatting van het volume en dus een overschatting van het aantal dieren. Aangezien het aantal in de oudere mest (zeker bij droge mest) zeer laag is vormt dit geen groot probleem. Het volume bij de runderen wordt bepaald via de gemeten hoogte en diameter. Via de volgende formule kan hieruit het volume bepaald worden:

$$\pi r^2(3\pi(t-r)+4r)/6 \quad (r= \text{hoogte}, t= \text{straal}).$$

De mest werd doorzocht in het veld en de aanwezige kevers werden in 70% alcohol bewaard. Er zijn vaak grote aantallen kevers te vinden en dus werd (vanwege de arbeidsintensiviteit) niet de volledige hoop doorzocht. Een sector werd er als bij een taart uitgenomen (er is namelijk een verschil mogelijk in de soortensamenstelling naargelang de afstand tot de rand in de mest, Holter, 1982) en snel in een witte trieerbak gelegd om verlies door vluchtreacties naar de grond te voorkomen. In de bak werd de mest doorzocht tot geen kevers meer worden gevonden.
De kevers werden gedetermineerd aan de hand van de serie Die Käfer Mitteleuropas (Freude, Harde, Lohse et al., 1964, 1965, 1967, 1969, 1971, 1974 en 1976), deze gebruikten we ook voor de naamgeving en de bepaling van de grootte. De determinaties werden gecontroleerd door G. Bonamie.
Voor de verwerking van de gegevens werd in de eerste plaats gebruik gemaakt van de computerprogramma's PCORD en Statistica.

6.2.2 Globale resultaten

In het kader van de ecologische studie van de coprofiele keverfauna werden 289 mesthopen bemonsterd, wat resulteerde in 6946 gedetermineerde individuen, behorende tot ruim 90 soorten. Hierbij werden de *Aphodius*-larven als één soort in rekening gebracht.
De kleine kortschildkeversoorten zijn vaak zeer moeilijk tot op soort te determineren. Enkele algemenere soorten die konden worden onderscheiden zijn: *Atheta sordidula* Erichson, *A. atramentaria* Gyllenhal, *A. nigripes* Thomson, *Oxypoda opaca* Gravenhorst. Andere soorten uit dezelfde onderfamilie (Aleocharinae) blijken veel minder algemeen.
In bijlage 6.1 geven we een overzicht van de gevonden soorten en hun voedingswijze, zoals in de inleiding uitgelegd.
Enkele soorten zijn eerder toevallige waarnemingen, en zijn in de staaleenheden terechtgekomen omdat ze beschutting zochten onder de uitgedroogde mest. Deze soorten zijn *Phylan gibbus*, *Ocypus brunnipes* en de gevonden Carabidae (behalve *Dischirius globosus* en waarschijnlijk *ook Bembidion properans*, omdat deze in de mest zelf werden gevonden en niet onder uitgedroogde mest). Het enige exemplaar van *Amara tibialis* (Carabidae) was nog niet volledig uitgekleurd en dus pas uitgekomen, waarschijnlijk vlak onder de mest waardoor deze soort in het betreffende staal is terechtgekomen.

Tabel 6.1 - Overzicht van het aantal gevangen individuen voor de verschillende voedingswijzen van adulten en larven

	Aantal gevangen soorten	Aantal gevangen individuen	Relatief aantal gevangen individuen
Adulten en larven saprofaag	24	1696	0,262
Adulten saprofaag, larven carnivoor	17	1886	0,291
Adulten en larven carnivoor	37	2473	0,382
Adulten carnivoor, larven parasitoïed	4	190	0,029
Adulten en larven fungivoor	5	227	0,035
Totaal	87	6472	1

Uit tabel 6.1 blijkt dat de parasitoïden en fungivoren het slechtst vertegenwoordigd zijn zowel in aantal gevangen individuen als in aantal soorten. De groep met de parasitoïden wordt vertegenwoordigd door soorten van het genus *Aleochara* en het verwante genus *Tinotus*. De fractie met soorten waarvan de adulten saprofaag leven is het grootst, met iets meer dan de helft van de individuen (55.3%). Dit is net iets meer dan de groep met carnivore adulten (41.1%). Het aantal gevonden soorten in beide groepen is gelijk. De groep met saprofage adulten en carnivore larven wordt verte genw oordi gd door de famili e van Hydr ophili dae. Als we de soorten bekijken met carnivore larven, inclusief deze met parasitoïde larven, dan blijkt deze groep het talrijkst met 70,2% van het totale aantal individuen.

6.2.3 *Methode voor data analyse*

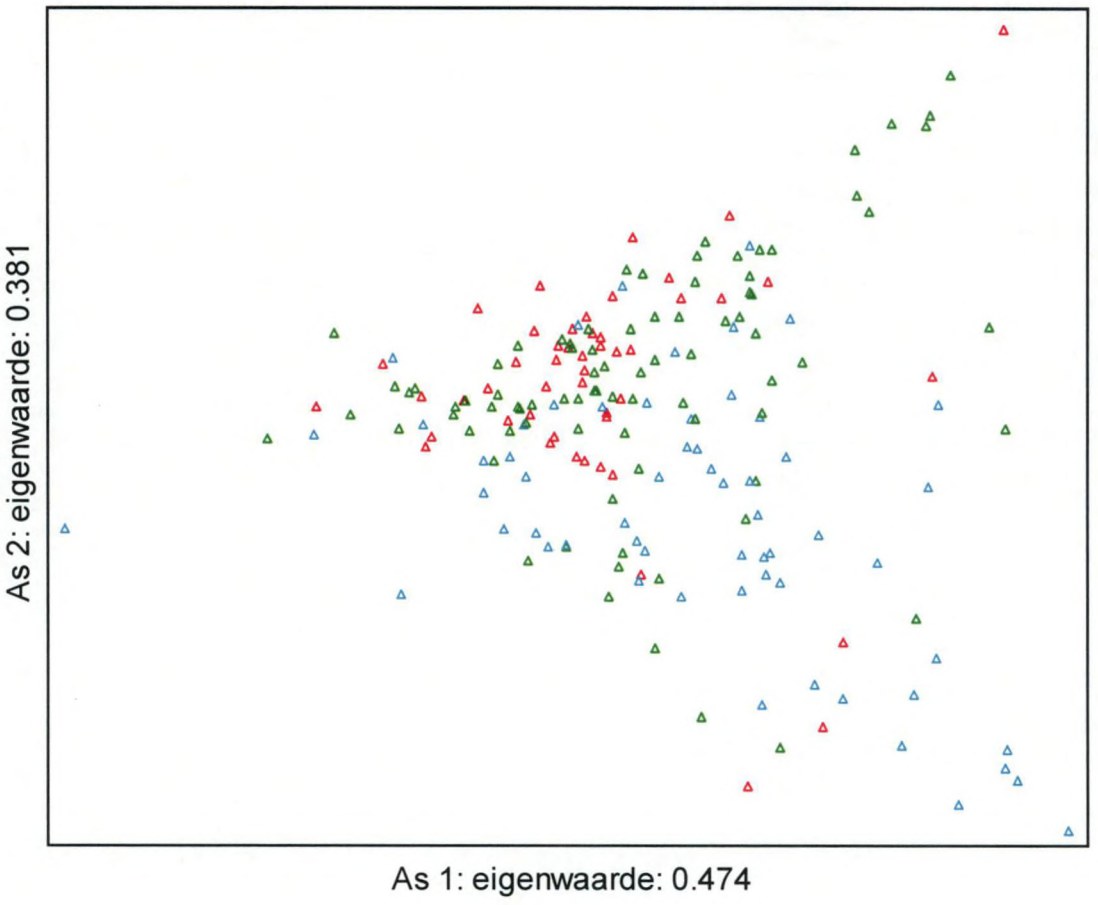
De soorten die in minder dan vijf staaleenheden werden gevonden worden niet in beschouwing genomen en als toevalligheden beschouwd. De larven van de *Aphodius*-soorten werden uit de datamatrix verwijderd omdat in deze larven geen soorten konden worden onderscheiden en er voor andere groepen geen larven werden geteld. Deze kunnen in grote getale voorkomen in oude rundermest en zijn vaak de enige "soort" in deze oude staaleenheden. In mest van paardachtigen en ezels zijn geen larven gevonden. De datamatrix is zodanig omgevormd dat er gewerkt wordt met het aantal individuen per dm^3 mest (zie materiaal en methoden).
Om de variatie in soortensamenstelling van de staaleenheden te visualiseren gebruiken we een ordinatiediagram. De ordinatie ordent de staaleenheden op basis van de aantallen van de onderscheidene soorten zodat de staaleenheden met een gelijkaardige samenstelling dicht bij elkaar liggen, en staaleenheden met een verschillende samenstelling verder uiteen. Wij maken gebruik van een DCA (Detrended Correspondance Analysis) ordinatie. Dit is een indirecte gradiëntanalyse, omdat deze de variatie in de staaleenheden weergeeft op basis van de soortensamenstelling en de abundantie. Hiermee kunnen we dan de milieuvariabelen die verantwoordelijk zijn voor de variatie in de soortensamenstelling correleren. De zeldzamere soorten worden niet meegerekend aangezien we vanwege de lage aantallen geen goed beeld kunnen krijgen van hun habitat. We gebruiken voor de ordinatie enkel de soorten die in de datamatrix (individuen per volume-eenheid) in het totaal met meer individuen vertegenwoordigd zijn dan de helft van het aantal staaleenheden.

De scores van de staaleenheden volgens de twee assen worden gebruikt om relaties met de milieuvariabelen te testen. Aangezien de waarden niet altijd normaal verdeeld zijn gebruiken we een niet-parametrische test: de Mann-Whitney U Test of Spearman Rank Order Correlations.

6.2.4 *Samenvatting van de resultaten*

In wat volgt, wordt een samenvatting gegeven van de resultaten die werden bekomen door gemeenschapsanalyse van de bekomen dataset. Voor een uitgebreidere bespreking van de resultaten verwijzen we naar Struyve (2002).

Figuur 6.1 - Ordinatie van de staaleenheden na DCA; met: rood: ezels, groen: pony's, blauw: runderen.



In het ordinatiediagram konden geen duidelijk afgezonderde groepen worden waargenomen (fig. 6.1). Er is echter wel een opsplitsing tussen stalen van mest van paardachtigen en stalen van rundermest. Tussen de mest van verschillende types paardachtigen (ezel, Shetlandpony en Konikpaard) kon op basis van de soortensamenstelling geen significant onderscheid worden gemaakt. Er is ook geen significant verschil in soortensamenstelling tussen de rundermest van enerzijds het noordelijk en anderzijds het zuidelijk begrazingsblok van de Westhoek. Tussen de rundermest en de mest van paardachtigen is het verschil significant.

De ouderdom van mest blijkt bij ezelmest geen invloed te hebben op de soorten die erin worden aangetroffen. Bij meststalen van de andere onderzochte paardachtigen speelt de ouderdom van de mest wel een belangrijke rol, evenals bij faeces van runderen.

Er zijn dus twee grote groepen binnen de staaleenheden: mest van paardachtigen en mest van runderen, met hierin een gradiënt van oude naar jongere mest. Het ordinatiediagram wordt dan ook sterk bepaald door de aanwezigheid van de enkele soorten die typisch zijn voor jongere mest én selectief zijn voor mest van paardachtigen of runderen, waardoor er rechts in het diagram twee groepen kunnen worden onderscheiden. De soorten typisch voor mest van paardachtigen bevinden zich rechtsboven in het diagram en de soorten typisch voor rundermest bevinden zich rechtsonder in het diagram. Uit de DCA-ordinatie blijkt de jonge rundermest vooral gekenmerkt door *Aleochara bipustulata*, *Philonthus agilis*, *Aphodius haemorrhoidalis* en *A. rufus*. De jonge mest van de paardachtigen wordt vooral gekenmerkt door *Sphaeridium bipustulatum*, *Onthophagus fracticornis*. Uit een bijkomende analyse naar indicatorsoorten blijkt echter dat we voor de soorten *A.* bipustulata, *P. agilis* en *S. bipustulatum* hier een vertekend beeld krijgen door enkele stalen met extreem hoge abundanties. Het is dus voornamelijk door de voorkeur van *A. haemorrhoidalis*, *A. rufus* en *O. fracticornis* voor respectievelijk jonge runder- en jonge ponymest dat in de jonge mest zo'n duidelijk onderscheid qua type mest kan gemaakt worden. Bij oudere mest is de fauna vrij gelijkaardig. Er blijkt geen verschil in de soortensamenstelling tussen de drie onderzochte gebieden.

6.2.5 *Opmerkingen omtrent de samenstelling van de coprofiele fauna*

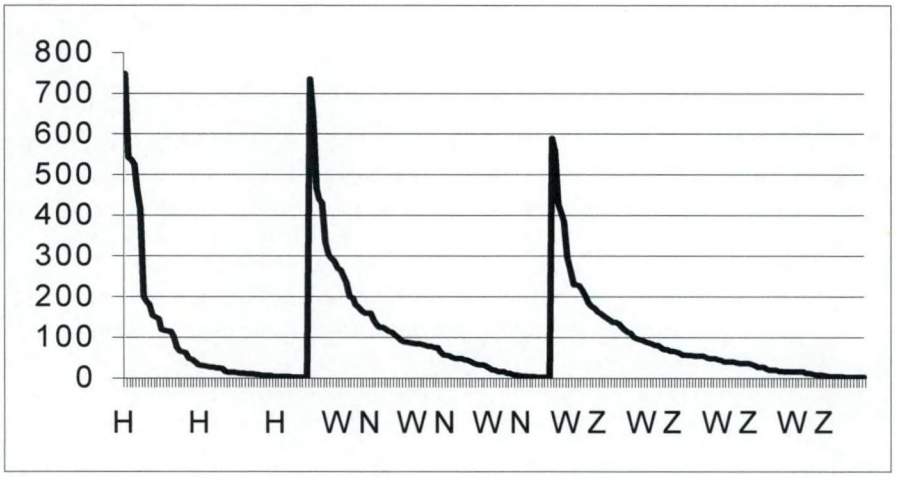
Uit de gemeenschapsanalyse blijkt dat de meeste soorten vooral voorkomen in jongere mest. Een piek in het aantal soorten én individuen van saprofagen (inclusief *Hydrophilidae*) is volgens Koskela & Hanski (1977) waarneembaar na twee dagen; deze van carnivoren iets later: tussen de derde en achtste dag. In hetzelfde onderzoek in Finland blijken carnivoren abundanter te zijn dan saprofagen en dit is meer uitgesproken in het bebost gebied dan in open veld. Het bos biedt namelijk een grote hoeveelheid strooisel dat door de carnivoren wordt gebruikt. In de in deze studie onderzochte duingebieden is het aantal soorten rovers gelijk en het aantal individuen ervan kleiner (53,4% en 43%) dan deze van saprofagen. Het verschil in beide onderzoeken kan niet alleen verklaard worden door het type terrein maar ook door de ligging van de betreffende gebieden. Er is namelijk een tendens dat zuidelijke streken meer grote saprofagen en minder rovers hebben dan noordelijker gelegen streken (Hanski & Cambefort, 1991).
De verhouding van de carnivoren ten opzichte van saprofagen is echter geen reflectie van de verhoudingen van de totale voedselketen in de mest. Hierbij moeten we immers rekening houden met het feit dat er nog vele andere groepen invertebraten in de mest voorkomen. Het is ook zo dat niet alle kevers (zowel carnivoren en saprofagen) in de mest reproduceren. De kleinere rovers (*Atheta sp.* en verwanten en de larven van de kleinere, mestbewonende Hydrophilidae) voeden zich met kleine invertebraten zoals nematoden, terwijl veel grote rovers (zoals *Philonthus sp.*) van het grote aantal insecten komen profiteren.
Het aantal parasitoïden (genera *Aleochara* en *Tinotus*) was tijdens de onderzoeksperiode (eind juli tot eind augustus) vrij laag in vergelijking met het voorjaar. In april 2002 konden in het Westhoekreservaat gemakkelijk tientallen individuen van *Aleochara lanuginosa* worden gevonden. Dit zal eerder te maken hebben met de levenscyclus van deze soorten dan met populatiefluctuaties.

6.2.6 *Invloed van de milieuvariabelen op de soortensamenstelling*

Bij de interpretatie van de invloed van de omliggende vegetatiestructuur op de soortensamenstelling van de onderzochte mesthopen moeten volgende zaken worden overwogen.
Het is zo dat de grazers zich voornamelijk in reeds toegankelijk terrein begeven. Ook wanneer de mest in een gebied met struweel of bos ligt, ligt deze over het algemeen op een plaats met vrij korte vegetatie waar doorgang voor de grazers mogelijk is (paden in het struweel).
Het aanwezige duinbos is beperkt in omvang en er zijn geen grote bossen in de directe omgeving van de onderzochte gebieden. In de onderzochte duingebieden kon er zich dan ook geen eigen 'bosfauna' ontwikkelen als tegenhanger van de nu aanwezige fauna met voornamelijk soorten van het open veld. Dit heeft waarschijnlijk als gevolg dat er weinig differentiatie te verwachten is bij de analyse van de invloed van de omliggende vegetatiestructuur op de soortensamenstelling. Aangezien op de drogere, meestal schaars begroeide zandduinen weinig voedsel valt te halen voor de grazers, is daar ook minder mest te vinden. Hierdoor zijn stalen van jongere mest op droge duinen ondervertegenwoordigd in de uiteindelijke dataset, waardoor een verkeerd beeld kan ontstaan bij het zoeken naar correlaties. Anderzijds wijzen de waarnemingen in het veld erop dat mest ook extreem nat mag liggen zonder dat dit invloed heeft op het aantal aanwezige kevers. Mest op de open, droge (en dus warme) zandgronden droogt snel uit waardoor de mest niet meer attractief is. De kevers verdwijnen en het aantal individuen wordt lager bij verdere uitdroging. Bij oude rundermest wordt invasie van nieuwe, kleine individuen moeilijker gemaakt door de vorming van een harde korst. Mest van paardachtigen, vooral die van ezels, blijkt vrij snel uit te drogen vanwege de keutelvormige structuur. Deze structuur heeft wel als voordeel dat de mest gemakkelijker kan worden gekoloniseerd, ook bij oppervlakkige uitdroging. Op vochtige gronden zal mest voldoende lang vochtig blijven om na de eerste invasiegolf van kevers, die jonge mest verkiezen, attractief te blijven voor kevers en andere diergroepen die ook oudere, maar niet uitgedroogde mest verkiezen.
In deze studie bleken de ouderdom en het mesttype de belangrijkste milieuvariabelen voor de verklaring van de variatie in de soortensamenstelling Ook Gittings & Giller (1998) vonden voor de genera *Aphodius*, *Geotrupes* en *Sphaeridium* de ouderdom van de mest als de belangrijkste variabele. Verder vonden zij ook een opsplitsing volgens het broedgedrag. In onze resultaten is er eveneens een opsplitsing volgens de grote groepen binnen de *Scarabaeidae* ("tunnelers": *Onthophagus* en "dwellers": *Aphodius*), maar dit is eerder te wijten aan de habitatkeuze van deze soorten volgens het mesttype (paardachtigen of runderen). In deze studie werden alle (algemene) mestbewonende kevers in de ordinatie analyse betrokken, waardoor er met veel meer soorten rekening moet gehouden worden.
Er werden geen grote verschillen gevonden in de soortensamenstelling van de drie onderzochte gebieden. Dit komt vooral omdat de drie gebieden dicht bij elkaar liggen en de onderzochte keversoorten meestal goede vliegers zijn, en dus weinig problemen hebben met de kolonisatie van nieuwe gebieden in de omgeving. De kevers koloniseerden beide natuurgebieden waarschijnlijk voornamelijk uit de omringende polders, waar de omstandigheden volledig anders zijn. Het valt te verwachten dat de fauna van beide duingebieden zich steeds meer zal onderscheiden van de omgeving, maar onderling grote gelijkenissen zal blijven vertonen.
De sterk uitdrogende omstandigheden in de Houtsaegerduinen kunnen een probleem vormen voor de normale ontwikkeling van coprofiele insecten. Door de snelle uitdroging is de mest niet meer attractief voor kevers en verlaten

deze snel de mest. Voor de larven kan uitdroging fataal zijn aangezien deze meestal niet kunnen migreren. In de koelere schaduw kan mest gedurende langere tijd attractief blijven, waardoor het aantal kevers (die op de andere plaatsen enkel niet-attractieve mest vinden) er snel toenemen. Hierdoor vinden we in de Houtsaegerduinen meerdere staaleenheden met veel individuen (fig. 6.2), terwijl stalen met veel individuen in de Westhoek schaarser zijn en stalen met een gemiddeld aantal individuen talrijker dan in de Houtsaegerduinen.

Figuur 6.2 - Verdeling van het aantal individuen per mesthoop voor de drie onderzochte gebieden (H: Houtsaegerduinen, WN: noordelijk begrazingsgebied van De Westhoek, WZ: zuidelijk begrazingsgebied van De Westhoek) en volgens aantal per staal.



6.2.6.1 Invloed van milieuvariabelen op Scarabaeidae

Deze familie wordt apart behandeld omdat deze de belangrijkste mestafbrekende kevers o
omvat. In het Westhoekreservaat hebben kevers de keuze tussen rundermest en ponymest. Er is een duidelijke opsplitsing: *O. fracticornis* is typisch voor mest van paardachtigen, *A. haemorrhoidalis*, *A. fimetarius*, *A. fossor* en *A. rufus* verkiezen rundermest. *A. rufipes* heeft een voorkeur voor rundermest, maar komt ook nog in mest van paardachtigen voor. Larven van *Aphodius*-soorten werden dan ook enkel in rundermest gevonden.
In de Houtsaegerduinen beschikken de coprofiele kevers enkel over mest van ezels, die vanwege de keutelvormige structuur van de mest en de droge ondergrond snel uitdroogt. De *Aphodius*-soorten komen hier nauwelijks voor, waarschijnlijk doordat de ontwikkeling van de larven hier niet kan doorgaan. De snelheid waarmee de mest uitdroogt, is sterk afhankelijk van de weersomstandigheden en de aanwezige ondergrond, bij vochtiger weer en nattere bodem zou de mest vochtig genoeg kunnen blijven om ontwikkeling van larven tot adulten mogelijk te maken. Soorten van het genus *Onthophagus* zijn hier veel minder van afhankelijk aangezien deze de mest een tiental cm ingraven. Op veel plaatsen in de Houtsaegerduinen bestaat de oppervlaktelaag uit een dikke laag los, droog zand, waardoor er zich voor deze soort toch problemen kunnen voordoen. Deze soort komt in de Houtsaegerduinen voor, maar in kleinere aantallen dan in het Westhoekreservaat.
In de duinpannen van de Westhoek is de bodem ook bij warm weer vrij vochtig, hetgeen de ontwikkeling van zowel *Aphodius*- als *Onthophagus*-soorten bevordert. Dit zorgt er samen met het grote aantal andere insecten en regenwormen voor dat de mest vrij snel wordt omgezet tot humus. Op de warme duinen droogt de mest echter snel uit. Door een lagere abundantie van kevers en vliegen (door een lagere attractiviteit en een problematische ontwikkeling van de larven), maar ook door een lager aantal regenwormen blijft mest er in de droge zomerperiode lang liggen.

6.2.6.2 Invloed van milieuvariabelen op andere families

Ook hier treedt er vaak een voorkeur op voor runder- of ponymest. Waarschijnlijk heeft de harde korstvorming bij de mest van runderen hier iets mee te maken, deze verhindert namelijk de doorgang voor kleinere soorten. Ook kan de compactheid samen met de korstvorming zorgen voor een slechte zuurstoftoevoer in de rundermest, waardoor voor de meeste dieren enkel de randen van de mest leefbaar zijn. Enkel de soorten met graafpoten kunnen de korst doorbreken, op die manier maken deze de weg vrij voor andere soorten. Enkel de twee (grotere) *Aphodius*-soorten komen significant meer voor in mest van runderen, de andere soorten die een significante voorkeur hebben verkiezen mest van paardachtigen. De kleinere *C. lateralis*, *Oxytelus piceus* en *Platystethus arenarius,* die sterke graafpoten hebben en

enkele grotere *Philonthus*-soorten hebben een (niet significante) voorkeur voor rundermest. De andere kleinere soorten komen vooral voor in mest van paardachtigen, die gemakkelijker te koloniseren is.
Acrotrichis grandicollis is de enige fungivoor die algemeen is. De mest was echter slechts zelden zichtbaar beschimmeld, en deze soort blijkt niet zich niet tot deze stalen te beperken. Deze soort voedt zich dan waarschijnlijk weinig selectief met het vocht in de mest waarin microfungi en andere micro-organismen aanwezig zijn.

6.2.7 Is de fauna verarmd?

In het begin van de twintigste eeuw werden de duinen intensief begraasd door vee, schapen en ezels. Tussen de twee wereldoorlogen was er vooral begrazing met runderen, die tijdens de tweede wereldoorlog werd stopgezet. Na 1945 werden de Houtsaegerduinen enkel nog begraasd door konijnen. Rond de jaren vijftig stortte de konijnenpopulatie echter in door het oprukken van de ziekte myxomatose. In het Westhoekreservaat werd van 1947 tot 1960 nog een elftal hectaren begraasd door runderen. In 1997 werd dan uiteindelijk een start genomen met het nu gevoerde begrazingsbeheer.
Aangezien er enkel voor Scarabaeidae voldoende gegevens beschikbaar zijn nemen we deze groep als uitgangspositie voor het bespreken van de fauna. We mogen aannemen dat de coprofiele keverfauna van de onderzochte gebieden verarmd is. Er komen immers geen bijzondere specialisten voor uit de groep van de Scarabaeidae. Bij de planten, bladmossen, fungi, loopkevers en spinnen zijn er wel een aantal zeldzamere specialisten in het reservaat te vinden (Hoys *et al.*, 1996a ,1996b). *Geotrupes niger* is hierin echter een uitzondering. Deze soort heeft een voorkeur voor konijnenmest (Janssens, 1960), waardoor zij gemakkelijk kan overleven zonder grote grazers. Buiten de familie Scarabaeidae komen wel soorten voor die in België slechts op weinig plaatsen gevangen werden. Het gaat hier om kleine, moeilijk te determineren soorten zoals *Atheta sordidula* en *Aleochara tristis*. Hun "zeldzaamheid" is dan ook eerder te wijten aan een gebrek aan interesse en expertise over deze soorten.
Rekening houdend met het feit dat de onderzochte gebieden vóór 1997 een periode van 40 jaar onbegraasd zijn gebleven, kan echter worden gesteld dat deze duingebieden toch een vrij diverse coprofiele fauna kennen. Cultuurgraslanden kennen over het algemeen een veel armere fauna doordat deze zeer intensief worden gebruikt, wat de variatie van de mest sterk doet dalen. Waarschijnlijk is ook de hoge vloeibaarheid van de mest een verklaring voor de lage diversiteit en abundanities aan kevers. Deze laatste hypothese wordt bevestigd door de waarneming dat soorten van de familie Hydrophilidae het er toch nog goed doen. Verscheidene soorten uit deze familie zijn waterbewoners en de meeste soorten zijn aangepast aan zeer vochtige omstandigheden.
Janssens (1960) vermeldt een aantal bijzondere soorten die in het verleden in De Panne werden gevangen. De gegevens van deze historische vangsten van kevers zijn verre van volledig. Hieruit blijkt dat *Copris lunaris* (waarneming uit De Panne gekend van 1889), *Heptaulacus sus* (waarneming uit De Panne gekend van 1930) en *Aphodius plagatus* in die periode over de gehele kustlijn werden gevonden, maar waarschijnlijk toch vrij zeldzaam waren. *A. plagatus* heeft een voorkeur voor aangespoeld materiaal en is dus niet afhankelijk van mest. *Geotrupes vernalis* en *G. niger* werden langs de hele kust gevonden en waren vrij algemeen. Deze soorten zijn vooral gebonden aan zandige bodem. *C. lunaris* is al in het vroege voorjaar te vinden, en plant zich voort in juli (Janssens, 1960), *G. vernalis* zou van juni tot oktober te vinden moeten zijn (collectie KBIN). Deze twee specialisten zijn echter verdwenen. *G. vernalis* en *C. lunaris* hebben een lage fecunditeit waardoor een eventuele terugkeer een tijd op zich kan laten wachten. *G. spiniger* heeft ook een lage fecunditeit maar is niet zoals *G. vernalis* en *C. lunaris* aan een bepaalde grondsoort gebonden waardoor deze soort de onderzochte duingebieden massaal zou kunnen koloniseren. Het is trouwens een zeer goede vlieger en komt overal talrijk voor (eigen waarnemingen).
Indien bovengenoemde en andere typische duinsoorten nog aanwezig zijn in de ruime omgeving van De Panne zullen deze in de toekomst zeker het reservaat kunnen bereiken en er opnieuw een populatie opbouwen. Het zullen dan vooral soorten zijn die gebonden zijn aan de warmere omstandigheden en de zandgrond. Een uitgebreidere (jaarrond en opeenvolgende jaren) inventarisatie van de onderzochte duingebieden en de wijde omgeving zijn echter noodzakelijk om de mogelijkheden van deze soorten te kunnen inschatten en om in de eerste plaats een volledigere beeld te krijgen van de reeds aanwezige fauna.

6.2.8 Besluit

Ondanks het feit dat beide onderzochte gebieden lange tijd onbegraasd zijn gebleven heeft er zich reeds een diverse, maar verarmde coprofiele fauna ontwikkeld. Aangezien de drie terreinen zich op geringe afstand van elkaar bevinden, is er nauwelijks een verschil in soortensamenstelling. De soortensamenstelling wordt voornamelijk bepaald door de ouderdom van de mest en van het type grazer. De meeste soorten blijken aan jongere mest gebonden te zijn. Op plaatsen waar de mest snel uitdroogt (bv. in volle zon of op droge duinflanken) kan voor vele soorten het volbrengen van de levenscyclus dan ook problematisch worden. Snel uitdrogende mest wordt ook snel onaantrekkelijk voor insecten; de uitgesproken afwezigheid van regenwormen op de droogste duinen draagt eveneens bij tot een sterk vertraagde afbraak

van de aanwezige mesthopen. Indien specialistensoorten de duingebieden aan onze kust vinden, kunnen we vrij optimistisch zijn dat deze erin zullen slagen een nieuwe populatie op te bouwen in deze gebieden. De mogelijkheden zijn echter moeilijk in te schatten aangezien er weinig geweten is over de aanwezigheid van deze soorten in de directe nabijheid van de duinen.

6.3 Antiparasitaire behandelingen

Vee dient regelmatig behandeld te worden tegen allerlei parasitaire wormen en vliegen. Hiervoor worden de dieren "ontwormingsmiddelen" toegediend. Vroeger gebeurde dit enkel om zieke dieren te genezen, nu eerder om een maximale rendabiliteit te verkrijgen[3]. Er werden strategisch geoptimaliseerde programma's opgesteld waarbij bepaalde hoeveelheden ontwormingsmiddelen toegediend in de periode wanneer de concentratie aan wormen groot is. Dit moet gebaseerd zijn op de seizoenaliteit van de parasieten, geografisch effect, type productie (resten in melk en vlees zijn niet wenselijk) en het beheer van de weiden en het vee (Corwin, 1997). Kleine hoeveelheden parasieten kunnen getolereerd worden om een immunorespons bij de grazers op te roepen (Corwin, 1997).
Ontwormingsmiddelen kunnen op verschillende manieren toegebracht worden (Montforts, 1997): door een onderhuidse injectie (subcutaan), met het voedsel ofwel wordt het middel op de huid gesmeerd (pour-on). Een bolus blijft lang in de maag waar het de actieve stof continu gedurende meerdere weken wordt vrijgegeven. Slechts een beperkt deel van de ontwormingsmiddelen wordt gemetaboliseerd in het lichaam, de resterende hoeveelheid wordt uitgescheiden via de urine of de faeces. De resten van deze middelen zijn eveneens werkzaam op niet-doel organismen en hebben zo een effect op het milieu. Belangrijk hierbij is de stabiliteit, de werkzaamheid en de verblijfstijd van het product in het lichaam en dus de concentratie in de fecaliën. De meest gebruikte middelen worden onderverdeeld in vier chemische klassen: avermectines, benzimidazolen, tetrahydroxypyrimidines en imidazothiazolen. Elk van deze klassen wordt gekenmerkt door specifieke stofeigenschappen die van grote invloed zijn op het metabolisme in het dier en de excretie en vervolgens op de verspreiding in het milieu. Eens in het milieu hebben allerlei omgevingsfactoren hun invloed op de afbraaksnelheid van het gecontamineerd materiaal. In het volgende wordt eerst dieper ingegaan op uitscheiding van de verschillende chemische klassen en daarna wordt aandacht besteed aan wat er in de literatuur is te vinden over effecten van deze chemische stoffen op niet-doel organismen. In de praktijk wordt vooral de groep van de avermectines gebruikt, en ook in de literatuur blijkt enkel deze goed gekend.

[3] Hierbij dient natuurlijk wel opgemerkt te worden dat dit niet het geval is bij de grazers die als beheerders worden ingeschakeld in natuurgebieden; hier blijft de gezondheid van de dieren de enige reden voor het toedienen van ontwormingsmiddelen.

6.3.1 Overzicht van de producten

(naar Montforts, 1997; McKellar, 1997, tenzij anders vermeld)

6.3.1.1 Avermectines

De avermectines zijn macrocyclische lactonen afkomstig van de actinomyceet *Streptomyces avermitilis* (Campbell *et al.*, 1983). De stoffen en hun semi-synthetische derivaten hebben een breed werkingsspectrum tegen allerlei nematoden, mijten en insecten. Tot deze groep behoren abamectine (= avermectine B1), ivermectine (= 22,23-dihydroavermectine B1), doramectine en moxidectine. Na subcutane toediening wordt ivermectine langdurig uitgescheiden uit het lichaam in de mest. Na orale toediening wordt ivermectine sneller uigescheiden dan na subcutane toediening . Deze producten blijken nog werkzaam tegen parasieten drie tot vier weken na toediening via een injectie. Ook als de mest veroudert zijn de effecten nog lang merkbaar (zie verder).
De belangrijkste excretieroute van ivermectine is via de faeces, slechts 2% wordt via de urine verwijderd. De grootste concentratie in de mest vindt men twee dagen na injectie en in vrij grote concentraties. Na een toediening van 300µg ivermectine per kg lichaamsgewicht via een injectie vindt men na twee dagen 8µg per gram faeces (droog gewicht) en na zeven dagen 2.5µg per gram faeces (Chiu *et al.*, 1990). Een pour-on toediening van 500µg ivermectine per kg lichaamsgewicht zorgt voor een grotere beginwaarde in de mest (9 ±0.7 µg per gram faeces op dag één), maar een snellere daling tot niet meer meetbaar op dag 13 (Sommer & Steffansen, 1993). Verwante andere stoffen volgen waarschijnlijk een gelijkaardig patroon. De avermectines kunnen ook als bolus worden toegediend. Er zijn bolussen verkrijgbaar die 12 mg ivermectine per dag vrijlaten gedurende 135 dagen. De residu's zijn dan ook gedurende de gehele levensduur van de bolus in de mest te verwachten. De ivermectine die in de mest zit, is stabiel en is sterk aan de mest gebonden (Strong, 1992).

6.3.1.2 Benzimidazolen

Deze groep bevat onder andere oxfendazole, fenbendazole, albendazole, triclabendazole, mebendazole, thiabendazole en cambendazole. Oxfendazole wordt redelijk snel opgenomen in het lichaam na orale toediening. In het lichaam wordt oxfendazole omgezet in fenbendazole, de actieve vorm. Deze laatste wordt nauwelijks opgenomen in het lichaam na orale toediening. Albendazole wordt waarschijnlijk beter opgenomen in het lichaam na orale toediening dan alle andere benzimidazole middelen. Ongeveer 47% van een orale dosis werd als metabolieten teruggevonden in de urine gedurende 9 dagen na toediening. Mebendazole wordt nauwelijks opgenomen na orale toediening; ongeveer 90% wordt uitgescheiden in de faeces als actieve stof en metabolieten. Triclabendazole is bedoeld tegen leverbot. De stof wordt waarschijnlijk goed opgenomen in het lichaam, en dus wordt er waarschijnlijk weinig onveranderd uitgescheiden in de faeces, cijfers hiervan zijn niet beschikbaar.
Na orale toediening van vijf mg fenbendazole per kg lichaamsgewicht aan rundvee wordt gemiddeld 36% van de toegediende dosis onveranderd in de faeces teruggevonden binnen 5 dagen en 10% als metaboliet. (Short, 1987). In het bloed vindt men de hoogste concentratie na twee dagen, na vier dagen is het gehalte al sterk afgenomen. De benzimidazolen hebben na orale toediening een relatief korte verblijfstijd in het lichaam, en zeer lage concentraties worden in de schapenmest gevonden tot 36 uur na behandeling bij thiabendazole (Weir & Bogan, 1985), 96 uur bij albendazole (Marriner & Bogan, 1980) of 168 uur bij oxfendazole (Marriner & Bogan, 1981a) en fenbendazole (Marriner & Bogan, 1981b).
Na intraveneuze toediening wordt na twee dagen geen fenbendazole meer gemeten en is na 6 dagen ongeveer 77% uitgescheiden in urine en faeces. Het opgenomen fenbendazole wordt niet opgeslagen in het lichaam, maar langzaam uitgescheiden (Short, 1987). Fenbendazole kan ook als bolus worden toegediend.

6.3.1.3 Tetrahydropyrimidines

Deze groep bevat de zouten moranteltartraat en pyrantelpamoaat. Deze zouten worden oraal toegediend, eventueel als bolus. Morantel is de actieve stof in moranteltartraat, en kan ook als citraat of fumaraat worden toegediend. Deze stof wordt in het lichaam snel opgenomen en gemetaboliseerd in de lever: binnen de 96 uur wordt 17% van de werkzame stof en zijn metabolieten via de urine uitgescheiden, de rest (83%) in de faeces (Montforts, 1997). Dit wordt tegengesproken door McKellar (1997), die beweert dat moranteltartraat niet sterk opgenomen wordt en er dan ook residu's in de mest blijven.
Pyrantel is het werkzame bestanddeel in pyrantelpamoaat. Deze stof wordt moeilijk in het lichaam opgenomen en bereikt makkelijk de onderste delen van het spijsverteringsstelsel. Ongeveer de helft van de dosis wordt onveranderd uitgescheiden in de faeces bij mensen (Reynolds, 1989).

6.3.1.4 Imidazothiazolen

Deze groep bevat levamisole hydrochloride. Levamisole kan via de huid, injectie of oraal worden toegediend. Na opname door de huid wordt minder dan 6% onveranderd uitgescheiden in de urine (Reynolds, 1989). Welke fractie van de toegediende dosis echter onveranderd uitgescheiden wordt in de faeces is niet bekend. De metabolieten komen voornamelijk via de urine vrij.

6.3.2 Effecten op de niet-doel organismen

6.3.2.1 Avermectines

Een grote hoeveelheid van de toegediende avermectine dosis wordt uitgescheiden via de mest. Deze stoffen zijn indien niet blootgesteld aan licht zeer stabiel. Door hun toxische werking op arthropoden, inclusief mestbewonende kevers en vliegen zijn deze middelen verantwoordelijk voor een sterk en langdurig effect op de mestbewonende fauna en de afbraak van de mest. Op regenwormen is er nauwelijks effect, maar de stof kan er zich wel in ophopen en zo een risico vormen voor doorvergiftiging (Montforts, 1997).-

6.3.2.1.1. Negatieve effecten op Diptera (vliegen)

In gematigde klimaten van Europa zijn met name de vliegen en de regenwormen belangrijk voor de afbraak van koeienmest. Diptera zijn zeer gevoelig voor ivermectine. Strong en James (1992) hebben in proeven met behandelde rundermest vastgesteld dat de aanwezigheid van 0.5µg ivermectine per kg versgewicht nog afwijkingen in de vleugels van de mestvlieg *Scatophaga stercoraria* veroorzaakt Het blijkt dat mest van met ivermectine behandelde runderen tot twee maanden na excretie nog giftig is voor vliegen, terwijl nog een maand na injectie mest wordt geproduceerd die giftig is voor vliegen (Herd, 1995). Wanneer ook de invloed op de levensvatbaarheid in rekening wordt gebracht, werkt deze mest mogelijks nog langer dan twee maanden negatief op het voortplantingssucces van mestvliegen.
De ontwikkeling van larvale Cyclorrhapha werd 30 dagen na injectie nog steeds significant geïnhibeerd in vergelijking met de ontwikkeling in faeces van controle runderen.(Madsen *et al.*, 1990), terwijl de ontwikkeling van larvale en pupale Nematocera tot 10 dagen na behandeling significant werd beïnvloed (Sommer *et al.*, 1992; Madsen *et al.*, 1990). Ook Wardhaugh en Rodriguez-Mendenez (1988) stelden vast dat larven van de mestvlieg *Neomyia carnicina* zich niet ontwikkelen in mest van runderen tot 32 dagen na injectie van ivermectine. Bij pour-on is de duur van het negatief effect op Cyclorrhaphe larve dezelfde groep minder lang : tot 13-14 dagen na injectie werd een negatief effect waargenomen (Sommer *et al.*, 1992). Het effect is ook afhankelijk van de te behandelen soort grazer. Rundermest bleek in een studie van Wardhaugh & Mahon (1991) , na toediening van een avermectine injectie tot 25 dagen na behandeling een volledige sterfte te veroorzaken van *Musca vetustissima* (Cyclorrhapha), na 35 dagen was de sterfte nog 93.6%. Bij schapen werd na 28 dagen geen effect meer waargenomen (Wardhaugh & Mahon, 1991).
Deze antiparasitaire producten hebben echter niet alleen door een inhibitie van de ontwikkeling van de larven een invloed op het voortplantingsucces va Diptera, zorgen ook voor een verlaging van de fecunditeit. De volwassen vlieg *Lucilia cuprina* blijkt na voeding met mest van schapen, tot 6 of 10 dagen na injectie met ivermectine, niet meer in staat oöcyten te laten rijpen, en de vliegen vertonen een grotere sterfte (Mahon *et al.*, 1993; Mahon & Wardhaugh, 1991; Cook, 1991). Vliegen die opgekweekt zijn met sublethale concentratie vertonen meer afwijkingen, zoals afwijkende vleugeladering (Strong and James, 1992; Wardhaugh *et al.*, 1993)
Uit een studie van Wardhaugh *et al.* (1996) bleek dat moxidectine residues in de faeces, verzameld 3 tot 35 dagen na behandeling, geen effect hadden op de overleving van larven van *Musca vetustissima*. In dag 2-mest zorgden deze residues voor een uitgestelde ontwikkeling van deze larven. Ter vergelijking: dieren behandeld met ivermectine produceerden mest die de ontwikkeling van bovengenoemde soort inhibeerden tot 7 en 14 dagen na behandeling.

Over de effecten van doramectine in mest op de coprofiele fauna is in de wetenschappelijke literatuur weinig terug te vinden.. Doramectine blijkt na subcutane toediening van 0.2 mg per kg lichaamsgewicht bij koeien even effectief te zijn tegen horzellarven (*Hypoderma bovis*) als ivermectine (Hendrickx, 1993), het is dan ook waarschijnlijk dat de mest giftig is voor andere vliegen. Doramectine is zeker 14 dagen actief tegen wormen in het lichaam van runderen, na injectie van 0.2 mg per kg lichaamsgewicht (Moya-Borja, 1993). Dit betekent dat zeker tot twee weken na injectie nog doramectine uitgescheiden wordt via de faeces of urine.

6.3.2.1.2. Negatieve effecten op Coleoptera (kevers)

In een studie van Strong & Wall (1994) voorkwam mest van dieren die werden behandeld met ivermectine de ontwikkeling van *Aphodius*-larven tot 7 dagen na behandeling. Sommer *et al.* (1992) vond eveneens pas na respectievelijk twee weken en tien dagen geen significante reductie van het aantal larven bij zowel injectie als pour-on behandeling. Madsen *et al.* (1990) vond gelijkaardige resultaten voor behandeling met een injectie: na tien dagen was er geen effect meer op het aantal *Aphodius*larven. Er is ook een duidelijke sterfte bij larven van andere kevergenera, zoals *Euoniticellus*, *Diastellopalpus*, *Onitis*, *Philonthus* en *Onthophagus* (Krüger & Scholtz, 1997; Sommer *et al.*, 1993; Fincher, 1992; Sommer & Nielsen, 1992) als gevolg van het gebruik van avermectines. Onderzoek bij larven van

Onthophagus gazella toonde aan dat ivermectine via het integument wordt geabsorbeerd en de vorming van een normaal kopkapsel verhindert (Sommer & Nielsen, 1992).
"Nesters" die in de pas behandelde mest foerageren blijken onder invloed van avermectines minder actief en vormen dus minder broedballen (Krüger & Scholtz, 1997; Dadour *et al.*, 1999; Wall & Strong, 1987; Madsen *et al.*, 1990). Sommer *et al.* (1993) en Fincher (1992 en 1996) vonden echter geen negatieve invloed op de snelheid waarmee de mest werd begraven. *Aphodius spacelatus*, die geen nesten vormt, blijkt minder actief in ivermectine bevattende mest (Finnegan *et al.*, 1997).
Avermectine zorgt voor een verlaagde fecunditeit bij de zich in mest voedende kevers en bij een eerste generatie opgekweekt met avermectine bevattende mest (Wardhaugh & Rodriguez- Mendenez, 1988). De generatie die opgekweekt werd met de behandelde mest heeft een langere larvale ontwikkeling en deze ontwikkeling resulteert in kleinere adulte exemplaren (Krüger & Scholtz, 1997).
In boven vernoemde studie van Strong & Wall (1994) werd ook onderzoek gedaan naar de invloed van mixodectine. De problemen die zich onder invloed van avermectine voordeden in de ontwikkeling van *Aphodius*-larven werden niet waargenomen voor mest van dieren behandeld met moxidectine, op geen enkel tijdstip na behandeling tot 21 dagen na behandeling (Strong & Wall, 1994).

6.3.2.1.3. Het effect op de kolonisatie
Volgens veel onderzoekers trekt mest van met avermectines behandelde dieren meer kevers aan dan mest van onbehandelde dieren (Wardhaugh & Mahon, 1991; Lumaret *et al.*, 1993; Dadour *et al.*, 1999). Wanneer attractiviteit echter wordt onderzocht met behulp van vallen, wat in bovenstaande studies het geval is, kan worden geopperd dat de kolonisators de mest niet kunnen 'proeven' en eventueel weer verlaten. Deze studies geven toch dezelfde resultaten als wanneer attractiviteit wordt geschat door inventarisatie van mesthopen. Enkele auteurs vinden geen verschil in attractiviteit (Holter *et al.*, 1993; Strong *et al.*, 1996; Strong & Wall, 1994) of vinden een hogere aantrekkelijkheid voor onbehandelde mest voor bepaalde soorten (Holter *et al.*, 1993). Floate (1998) vond een verschil in aantrekking, afhankelijk van welke keversoort werd beschouwd. We moeten vaak rekening houden met een grote variatie op de gegevens, waardoor het toeval een sterke invloed krijgt op de resultaten.
Een test met moxidectine na injectie bij rund toonde geen invloed op het aantal individuen van *Aphodius* (Strong & Wall, 1994).
Volgens Lumaret *et al.* (1993) ligt de reden van de attractiviteit ligt niet bij de ivermectine zelf. De avermectines zijn waarschijnlijk geur en smaakloos voor insecten. Wel zouden de ontwormingsmiddelen eerder inwerken op de biochemische processen in het spijsverteringsstelsel en zo hun invloed hebben op de kwaliteit van de mest en zijn aantrekkelijkheid. Deze invloed is waarschijnlijk te wijten aan een andere afbraak van proteïnen door de darmflora, waardoor de mest van runderen meer ruikt als mest van omnivoren (Lumaret *et al.*, 1993). Het is dan ook vreemd dat er geen studies zijn die de N-inhoud en -vorm aanwezig in herbivoren mest bepaald hebben. Er blijkt geen invloed te zijn van het vochtgehalte van de mest (Dadour *et al.*, 1999).
In de meeste gevallen leidt het gebruik van avermectines tot een vertraagde afbraak van mest (Wall & Strong, 1987). Vliegen en kevers die de mest gedurende de eerste week (of weken) komen bewonen kunnen bij hogere concentraties van deze antiparasitaire middelen zich niet succesvol voortplanten. Door het wegblijven van de larven blijft de mest compact en wordt deze vooral mechanisch afgebroken door regen en wind. Op oudere leeftijd gebeurt de afbraak voornamelijk nog door microörganismen en regenwormen, die beide bevorderd zouden worden door de activiteit van insectenlarven. Het resultaat is dat de mest traag wordt afgebroken en dus lang blijft liggen. In bepaalde gevallen verdwijnt de mest van behandelde dieren sneller door het groter aantal mest begravende kevers (Wardhaugh & Mahon, 1991).

6.3.2.2 Benzimidazolen

Onderzoek met bolussen van 750 mg met oxfendazole toegediend bij runderen gaf geen nadelige effecten op het aantal en het individuele gewicht van regenwormen of op de afbraaksnelheid van de mest (Wratten *et al.*, 1993). Mest van schapen behandeld met een mengeling van oxfendazole en levamisole (zie imidazothiazolen) zorgde voor verminderde overlevingskansen bij *Musca vetustissima* (Wardhaugh *et al.*, 1993) tot twee dagen na de behandeling. Aangezien levamisole voornamelijk via de urine wordt uitgescheiden zijn de effecten omschreven als een gevolg van oxfendazole.
Mest van vee behandeld met een fenbendazole-houdende bolus vertoont geen verschil in aantrekkingskracht op mestkevers met de controlegroep. De ontwikkeling van vliegen en kevers en de afbraak van de mest vertoonde eveneens geen verschil met onbehandelde mest (Strong *et al.*, 1996).
Lumaret (1986) voegde fenbendazole, cambendazole, mebendazole en rafoxamide samen met thiabendazole rechtstreeks toe aan de mest en (ook met oxfendazole) aan de grazers. Er werd geen effect gemeten op *Aphodius luridus*, *Onthophagus joannae*, *O. Lemur*, *O. Vacca* en *Geotrupes vernalis*.
Een bolus met albendazole toegediend aan schapen zorgde voor geen effect op de kwaliteit van de mest. De overleving van de volwassen en juveniele kevers (*Onthophagus taurus* en *Euoniticellus fulvus*) en het aantal gelegde eieren was zoals bij de controle, ook de overleving tot de verpopping bij de vlieg *Musca vetustissima* was normaal (Wardhaugh *et al.*, 2001).

Fenbendazole blijkt echter wel een negatief effect te hebben op regenwormen (Madsen *et al.*, 1988). Sommige benzimidazoles inhiberen de groei van schimmels, wat de afbraak van mest kan vertragen.

6.3.2.3 Tetrahydropyrimidines

Morantel heeft geen invloed op de ontwikkeling van de Gele Mestvlieg (*Scathophaga stercoraria*) in mest van behandeld vee (McKellar *et al.*, 1993). In het onderzoek van Madsen *et al.* (1988) werd in mest van met pyrantelcitraat behandelde dieren geen negatief effect gevonden op de snelheid van afbraak van de mest, ook werden er geen dode vliegenlarven gevonden.

6.3.2.4 Imidazothiazolen

In een onderzoek van Ridsdill-Smith (1988) met Levimasole (pour-on) bij runderen werd geen nadelige invloed gevonden op de ontwikkeling van *Musca vetustissima* en *Onthophagus binodus*. Blume (1976) vond maximaal 10% remming van de reproductie van *Onthophagus gazella*, twee dagen na toediening. Wardhaugh (1993) vond wel een toxisch effect op *Musca vetustissima* tot 2 dagen na de behandeling met Levimasole.

6.3.3 Alternatieven om het gebruik van antiparasitaire middelen te verminderen

Steeds meer parasitaire organismen blijken resistent voor hun bestrijdingsmiddelen, ook de sterke ivermectines verliezen hun werking (Love & Coles, 2002; Sargison *et al.*, 2001; Gerwert *et al.*, 2002; Geerts & Gryseels, 2001; Wooster *et al.*, 2001). Vaak wordt er een mix van verschillende middelen toegediend om selectie van resistente rassen te voorkomen (Dobson *et al.*, 2001). Er wordt ook reeds gezocht naar alternatieven zoals vaccins, aangepaste begrazingspatronen, fungi tegen larvale nematoden in de mest, biologische ontwormingsmiddelen en regulatie van genen die de ontwikkeling van de parasiet regelen (Hein *et al.*, 2001; Waller, 1993).

Grazers bezitten een natuurlijke immunorespons tegen parasieten, de sterkte ervan is afhankelijk van onder andere de soort parasiet en de gastheer. Om de natuurlijke respons te versterken werden reeds vaccins ontworpen tegen allerlei parasitaire wormen en teken (Klei, 1997; Vercruysse & Claerebout, 1997), maar er is nog veel werk op dit vlak. Er is ook een mogelijkheid om te selecteren bij de grazers zelf om zo resistentere rassen te bekomen (Permin & Ranvig, 2001; Sonstegard & Gasbarre, 2001; Bakert *et al.*, 2001; Gray, 1997).

Grote hoeveelheden parasieten zijn vaak een indicatie van een slecht landbouwbeheer (Corwin, 1997). Intensieve begrazing zorgt voor een grote opbrengst per hectare, maar ook voor grote dichtheden aan parasieten, tenzij ook intensief ontwormd wordt. Een eenvoudige vorm van preventie is de mogelijke gastheer als begrazer (gewoonlijk rund en schaap) af te wisselen op een weide (Barger, 1997). Vele parasieten zijn gastheer specifiek of zijn veel minder schadelijk in een andere gastheer. Vaak laat men twee diersoorten gemengd begrazen om zo het aantal opgenomen gastheer specifieke parasieten te beperken. Een andere oplossing is een rotatiesysteem waarbij het vee naar een veilige weide wordt gebracht vlak voor de concentratie aan infectueuze stadia in de weide te hoog wordt. Zo wordt voorkomen dat het vee wordt blootgesteld aan de meestal seizoenale piek aan parasieten. Een ontwormingsbehandeling kan er voor zorgen dat de veilige weide niet wordt besmet. Onderzoek in de tropen heeft aangetoond dat de contaminatie van de weide na één tot twee maanden niet meer meetbaar was. Barger *et al.* (1994) gebruikte tien weiden waarvan elke wei telkens voor 3,5 dagen werd begraasd door geiten; de overige 31,5 dagen werd deze wei onbegraasd gelaten. Na een jaar was het aantal parasitaire eieren meer dan gehalveerd ten opzichte van een weide met geiten die continu op die ene weide verbleven en die drie en een half keer zoveel ontwormingsbehandelingen per jaar nodig hadden. Er zijn indicaties dat door dit systeem de antiparasitaire behandelingen volledig overbodig zouden kunnen zijn. Een vier jaar durend experiment in Schotland met afwisselend schaap en runderbegrazing was eveneens succesvol, maar er waren indicaties dat op die manier voor bepaalde parasitaire stammen wordt geselecteerd die gedurende lange perioden op het veld kunnen overleven (Bairden *et al.*, 1995) waardoor het systeem toch op langere termijn zou falen.

Veel onderzoek is reeds gebeurd naar biologische controle van nematoden met vrij levende larvale stadia met behulp van "nematoden-etende fungi" (Faedo *et al.*, 2000; Fernandez *et al.*, 1999, 1997; Saumell *et al.*, 1999; Manueli *et al.*, 1999; Chandrawathani *et al.*, 1998; Larsen *et al.*, 1997, 1998 en andere). Testen tonen aan dat sporen van nematoden-etende fungi de passage door de darm van paardachtigen en koeien overleven en zo in de faeces terecht komen. Deze fungi zorgen voor een duidelijke reductie in het aantal larven in mest en op planten. Dit leidt tot een verminderde infectie van het vee. Onderzoek op nematoden bij varkens toonde een reductie aan van 87% en 70% voor *O. dentatum* en *H. rubidus* (Nansen *et al.*, 1996). Er is voorlopig enkel gewerkt met fungi die larvale stadia van nematoden in de mest elimineren. Aangezien veel nematodensoorten geen larvale stadia in mest hebben kan er ook gezocht worden naar fungi die hun eieren in mest aantasten.

6.3.4 *Besluit en aanbevelingen betreffende ontwormingsmiddelen*

De meest gebruikte antiparasitaire middelen worden onderverdeeld in vier chemische klassen: avermectines, benzimidazolen, tetrahydroxypyrimidines en imidazothiazolen. Na een grondig literatuuronderzoek blijkt enkel de groep van de avermectines een echt gevaar voor de coprofiele fauna. Deze groep van chemicaliën werd ook het meest onderzocht en wordt in de praktijk ook het meest gebruikt omwille van hun breed werkingsspectrum en efficiënte werking.
Een grote hoeveelheid van de toegediende avermectine dosis wordt echter uitgescheiden via de mest. Door hun toxische werking op arthropoden, inclusief mestbewonende kevers en vliegen zijn deze middelen verantwoordelijk voor een sterk en langdurig effect op de mestbewonende fauna en de afbraak van de mest. Na subcutane toediening wordt ivermectine langdurig uitgescheiden uit het lichaam in de mest. Na orale toediening wordt ivermectine sneller uitgescheiden dan na subcutane toediening . Deze producten blijken nog werkzaam tegen parasieten drie tot vier weken na toediening via een injectie.
Zoals bij de antibiotica ontstaat ook tegen alle ontwormingsmiddelen resistentie. In deze wedloop krijgen alternatieven steeds meer aanzien, en zullen in de toekomst steeds belangrijker worden.

Uit het literatuuroverzicht blijkt dat ontwormingsmiddelen een ontegensprekelijk negatief effect hebben op de coprofiele fauna en dus ook op de (snelheid van) afbraak van mest. Dit geldt het meest duidelijk voor chemicaliën met breed spectrum werking (avermectines).
Een veterinaire opvolging van de besmettingsgraad van de verschillende grazers, waaraan geen ontwormings middelen worden toegediend, zou kunnen toelaten veel gerichter en natuurvriendelijker tegen eventueel optredende besmetting van de grazers op te treden. Gelet op de geringe dichtheid van de dieren en het niet intensief karakter van de begrazing is een hoge besmettingsgraad niet direct te verwachten en lijkt preventief handelen minder opportuun. Toch besmette dieren zouden tijdelijk een curatieve ontsmettingskuur kunnen ondergaan op een parkeerweide buiten de waardevolle natuurgebieden of op stal, waarna ze, na de tijd nodig voor het uitscheiden van de residuen van de gebruikte middelen, terug naar het reservaat kunnen gebracht worden.
We wijzen er echter op dat binnen de projectgroep geen veterinaire expertise aanwezig is en dat ook geen systematisch onderzoek gedaan werd naar de gezondheidstoestand van de ingezette dieren noch een vergelijkend veterinair onderzoek van wel en niet behandelde dieren in de toch zeer specifieke en van landbouwkundige systemen sterk afwijkende omstandigheden. Enerzijds kan gesteld worden dat het besmettingsgevaar geringer is dan in landbouwsystemen wegens de lagere bezettingsgraad van de verschillende duingebieden in vergelijking met de meeste landbouwsystemen en wegens het vaak gemengde karakter van de kuddes, waardoor gastheerspecifieke parasieten minder kans hebben. Anderzijds wordt een jaarrondbegrazing toegepast waardoor eventuele parasieten ook jaarrond de gelegenheid hebben zich te ontwikkelen.
De hier gegeven aanbevelingen zijn dan ook veeleer ingegeven door effecten van de ontwormingsmiddelen op de coprofiele fauna en de daardoor vertraagde afbraak van de mest, dan op de veterinaire toestand van de hoefdieren.

Bijlage 6.1 - Soortenoverzicht coprofiele keverfauna met de lichaamslengte van de volwassen kever en de voedingswijze van de adulten en larven .

A: saprofaag, B: carnivoor, C: parasitoïd, D: fungivoor.

Familie	Soort	Lengte (mm)	Adult	Larve
Hydrophilidae	*Cercyon lateralis* Marsh.	2.5-3	A	B
	C. quisquilius L.	1.9-2.6	A	B
	C. unipunctatus L.	2.4-3.2	A	B
	C. haemorrhoidalis Fabr.	2.5-3.1	A	B
	C. lugubris Ol.	3.2-4.0	A	B
	C. pygmaeus Ill.	1.3-1.6	A	B
	C. melanocephalus L.	2.2-3	A	B
	C. impressus Sturm	2.8-3.5	A	B
	C. analis Payk.	1.7-2.4	A	B
	C. laminatus Sharp	3-4	A	B
	Cryptopleurum minutum F.	1.6-2	A	B
	C. crenatum Panz.	2-2.2	A	B
	C. subtile Sharp	1.5-2	A	B
	Megasternum boletophagum Marsh. (*M. obscurum* Marsh)	1.7-2.2	A	B
	Sphaeridium scarabaeoides L.	5.5-7.5	A	B
	S. lunulatum F.	5.5-7.5	A	B
	S. bipustulatum F.	3.5-5.5	A	B
Histeridae	*Onthophilus striatus* Forst. (*O. punctatus* Muller)	2-2.5	B	B
	Acritus nigricornis Hoff.	1	B	B
	Baeckmanniolus maritimus Steph.	3.5-5	B	B
	Paralister carbonarius Hoffm.	3.5-5.5	B	B
	Atholus duodecimstriatus Schrk.	4-5	B	B
	Hister unicolor L.	7-10	B	B
Ptiliidae	*Ptenidium pusillum* Gyll.	0.9-1.1	D	D
	Nanoptilium kunzei Heer	0.55-0.65	D	D
	Acrotrichis grandicollis Mannh.	0.9-1	D	D
Cucujidae	*Monotoma bicolor* Villa	2-2.3	D	D
Scarabaeidae	*Geotrupes spiniger* Marsham	18-26	A	A
	G. niger Marsham	12-23	A	A
	Onthophagus fracticornis Preyssler	7-9	A	A
	Oxyomus sylvestris Scopoli	2.5-3.7	A	A
	Aphodius foetens Fabricius (*A. vaccinarius* Herbst)	6-8	A	A
	A.foetidus Herbst (*A. scybalarius* Fabricius)	5.5-8	A	A
	A. fimetarius L.	5-8	A	A
	A. fossor L.	10-13	A	A
	A. haemorrhoidalis L.	3.5-5	A	A
	A. rufus Moll	5-7	A	A
	A. rufipes L.	10-13	A	A
	A. ater De Geer	3-5.5	A	A
Tenebrionidae	*Phylan gibbus* Fabr.	7.5-8.5	A	A
Cryptophagidae	*Ephistemus globulus* Payk.	0.8-1.3	B	B
	Atomaria ruficornis Marsh.	1.3-1.6	B	B
Staphylinidae	*Oxytelus sculptus* Grav. (*Anotylus maritimus*)	3.5-4	A	A
	O. complanatus Er. (*Anotylus complanatus* Er.)	2.9-3.6	A	A
	O. sculpturatus Grav. (*Anotylus sculpturatus* Grav.)	3-3.5	A	A
	O. rugosus Grav. (*Styloxis rugosus* Grav.)	4.5-5.5	A	A
	O. piceus L.	4-5	A	A

Familie	Soort	Lengte (mm)	Adult	Larve
	O. tetracarinatus Block (*Oxytelops tetracarinatus* Block)	1.7-2.2	A	A
	Platystethus arenarius Fourc.	2.8-5	A	A
	Trogophloeus corticinus Grav.	1.9-2.3	A	A
	T. bilineatus Steph.	2.8-3.4	A	A
	Gyrohypnus punctulatus Payk.	7.5-9	B	B
	Leptacinus sulcifrons Steph.	4-4.5	B	B
	Philonthus fimetarius Grav.	5.5-7	B	B
	P. varians Payk.	5.5-7.5	B	B
	P. agilis Grav.	5-6	B	B
	P. sanguinolentus Grav.	7-8	B	B
	P. carbonarius Gyll. (*P. tenuicornis* Mulsant & Rey)	11-14	B	B
	P. splendens F.	10-16	B	B
	P. fumarius Grav.	7.5-9	B	B
	P. rectangulus Shp.	6.5-9	B	B
	Gabrius nigritulus Grav.	4-5	B	B
	Ocypus brunnipes F.	12-15	B	B
	Megarthrus denticollis Beck.	2.4-3	A(D?)	A(D?)
	M. depressus Payk.	2.5-3	A(D?)	A(D?)
	Acrolocha sulcula Steph.	2.5-2.8	B	B
	Stilicus orbiculatus Payk.	4-4.5	B	B
	Lithocharis nigriceps Kr.	3.5-4	B	B
	Aleochara lanuginosa Gravenhorst	3-5.5	B	C
	A. tristis Gravenhorst	4.5-6	B	C
	A. bipustulatus L.	2-4.5	B	C
	Tinotus morion Grav.	1.9-2.6	B	C
	Autalia rivularis Grav.	1.7-2.1	B	B
	Nehemitropia sordida Mannh. (*N. lividipennis* Zerche)	3-3.5	B	B
	Atheta longicornis Grav.	3-3.5	B	B
	Aleocharinae spec	1-3.5	B	B
	Tachinus corticinus Grav.	3-4	B	B
	T. rufipes Deg.	5-6.5	B	B
	Leucoparyphus silphoides L.	3-4	B	B
Carabidae	*Amara tibialis* Payk.	5-5.5	B	B
	Calathus erratus Sahlberg	8.5-12	B	B
	C. mollis Marsh.	6-9	B	B
	Acupalpus dubius Schilsky	2.5-2.7	B	B
	Bembidion properans Stephens	3-4.5	B	B
	Syntomus foveatus Fourcroy	3.1-3.8	B	B
	Broscus cephalothes L.	17-22	B	B
	Dischirius globosus Herbst	2-2.8	B	B

7 Arachnofauna

Peggy CRIEL[1], Dries BONTE[1] en Jean-Pierre MAELFAIT[1,2]

[1] Onderzoeksgroep Terrestrische Ecologie, Vakgroep Biologie, Universiteit Gent, K. L. Ledeganckstraat 35, B-9000 Gent

[2] Onderzoekscel Populatie- en Verspreidingsecologie, Instituut voor Natuurbehoud, Kliniekstraat 25, B-1070 Brussel

7.1 Inleiding: spinnen als ecologische indicatoren

Historisch gezien is het natuurbehoud vooral gegroeid vanuit een sterke belangstelling voor vogels en planten. Logischerwijs baseerde men zich bij het opstellen van beheersrichtlijnen voor natuurgebieden in eerste instantie op gegevens verkregen uit onderzoek naar deze groepen. Ook de evaluatie van het beheer gebeurde voornamelijk aan de hand van botanische en ornithologische waarden (MABELIS, 1977 en DECLEER, 1989). De laatste jaren is men waar mogelijk echter van deze aanpak teruggekomen en maakt ook de studie van de voorkomende invertebraten deel uit van elk uitgebreid monitoringsverslag.

In het verleden toonden verschillende wetenschappelijke studies aan dat onderzoek naar de arachnofauna van een bepaald gebied heel geschikt is om stresssituaties en veranderingen in dat gebied aan het licht te brengen (MAELFAIT & BAERT, 1997). Daarom wordt deze groep dikwijls gebruikt als biologische indicator of *bio-indicator*. In MAELFAIT & BAERT (1987, 1988) wordt dieper ingegaan op hoe spinnen als groep voldoen aan de voorwaarden die worden gesteld aan een taxonomische groep wanneer men deze wil gebruiken als bio-indicator:

Voor deze groep invertebraten beschikken we over een overzichtelijke taxonomische, biogeografische en faunistisch-ecologische kennis. Dit betekent concreet dat de verschillende spinnensoorten gemakkelijk op naam te brengen zijn. Verder draagt de uitgebreide onderzoekservaring met deze groep in ons land bij tot een belangrijk inzicht in het geografisch voorkomen, de fenologie en de habitatkeuze van deze soorten.

Deze taxonomische groep omvat een voldoende aantal soorten en kent specifieke vertegenwoordigers in een veelheid van biotooptypes. Vele spinnensoorten stellen zeer strikte eisen aan het milieu zodat er in de samenstelling van de spinnenfauna reeds belangrijke verschuivingen kunnen optreden als gevolg van subtiele veranderingen in bodem, strooisel, vegetatiestructuur en -samenstelling, landgebruik, beheer, betreding, aangrenzende biotopen,...

De groep van de spinnen is, net als andere bodembewonende invertebraten, gemakkelijk te bemonsteren. Het gebruik van bodemvallen hierbij zorgt voor een gestandaardiseerde methode, waardoor de resultaten onderling kunnen worden vergeleken, wat niet onbelangrijk is voor het correct uitvoeren van analyses.

Het faunistisch en ecologisch onderzoek naar spinnen kwam in Vlaanderen vanaf het begin van de jaren zeventig goed van de grond doordat vanaf dan aan het Laboratorium voor Ecologie, Zoögeografie en Natuurbehoud (Universiteit Gent) talrijke licentiaats- en doctoraatsverhandelingen dit onderwerp behandelden (MAELFAIT & BAERT, 1997). Op die manier werd een gedegen kennis van de verspreiding en het voorkomen van deze dieren opgebouwd. Dit referentiekader kreeg meer concrete vorm toen vanaf de jaren '80 verspreidingsatlassen voor de verschillende families werden opgesteld (DE BLAUWE & BAERT, 1981; RAnsY & BAERT, 1985; JAnsSEN & BAERT, 1987; RAnsY & BAERT, 1987a en b; RAnsY & BAERT, 1989a en b; SEGERS & BAERT, 1989; ALDERWEIRELDT & MAELFAIT, 1990; RAnsY *et al.*, 1990; JACOBS, 1993; JAnsSEN, 1993; VAN KEER & VANUYTENVEN, 1993; BAERT, 1996) en met het verschijnen van een Rode Lijst voor de spinnen van Vlaanderen (MAELFAIT *et al.*, 1998).

Het betrekken van invertebraten bij het opstellen en evaluatie van beheersrichtlijnen van een gebied is noodzakelijk. Enerzijds omdat een goed botanisch en ornitologisch beheer niet noodzakelijk ook gunstig is voor de aanwezige ongewervelden (MABELIS, 1977 en DECLEER, 1989), een duidelijk voorbeeld hiervan is het effect van te vroeg maaien op het voorkomen van Gentiaanblauwtje (MABELIS, 1977). Anderzijds omdat veranderingen in de vegetatiesamenstelling als gevolg van veranderingen in de omgeving (bv. door begrazing) lang op zich kunnen laten wachten. Door de opvolging van de vegetatie te combineren met die van fauna-elementen kan dit vertragingseffect enigszins worden opgevangen. Aangezien de bodemfauna in vergelijking met vogels op een veel kleinere schaal met zijn omgeving interageert, biedt het ondezoeken ervan de gelegenheid na te gaan hoe het beheer deze microhabitats verandert.

7.2 Bemonstering

7.2.1 Westhoek en Houtsaegerduinen

In 1996 werd in het VNR De Westhoek en het VNR De Houtsaegerduinen een start genomen met een integraal begrazingsbeheer. In de Westhoek werden grote oppervlakten struweel, dat heel dominant was geworden in het reservaat, ontgonnen. Deze sites zijn potentieel geschikt voor de ontwikkeling of herstel van 'mosduin en droog tot mesofiel duingrasland', 'nat schraalland' en eventueel 'natte tot vochtige, voedselarme duinvallei'. Men veronderstelt dat deze habitats zich onder invloed van een extensieve jaarrond begrazing zullen ontwikkelen, herstellen en instandhouden. Er werd voorlopig geopteerd voor twee begrazingsblokken: een noordelijk en een zuidelijk. De concrete habitatdoeltypen voor De Houtsaegerduinen zijn 'stuivend open duin', 'mosduin en droog tot mesofiel duingrasland', 'natte tot vochtige, voedselarme duinvallei', 'struweel en mantel- en zoombegroeiing' en 'duinbos'. In de Houtsaegerduinen werd de begrazing door ezels gestart op 1 april 1997, op hetzelfde moment werden in het zuidelijk begrazingsblok van De Westhoek Shetland pony's en Schotse Hooglandrunderen geïntroduceerd. Het noordelijk begrazingsblok van De Westhoek wordt sinds 1997 begraasd door Konik pony's en Schotse Hooglandrunderen. Na deze introductie van grote herbivoren werd in 1997 en 1998 de uitgangssituatie van abiotiek, flora en vegetatie, avifauna en arachnofauna vastgelegd (BONTE *et al.*, 2001).
Voor deze eerste evaluatie van de effecten van het begrazingsbeheer op de arachnofauna in onze Vlaamse duinen werden in totaal acht sites uitgekozen. Twee daarvan bevinden zich in De Houtsaegerduinen, de zes andere in De Westhoek.
Een site (voor de sitelocatie, zie fig 1.2) bestaat uit een exclosure van 50 op 50 m, waartoe de grazers geen toegang hebben, en het vergelijkbaar, omliggend gebied dat wel begraasd wordt. In beide proefvlakken werd de invertebratenfauna op dezelfde manier bemonsterd zodat deze gegevens achteraf vrij eenvoudig op verschillen kunnen worden onderzocht. Telkens werd er bijzondere aandacht besteed aan de keuze van de proefvlakken waarbij er op toegezien werd dat de uitgangssituaties vergelijkbaar waren. Kleine verschillen tussen de proefvlakken van dezelfde site in bijvoorbeeld het microreliëf, hydrologie of vegetatiestructuur blijven echter bestaan en deze kunnen het effect van de begrazing op de arachnofauna maskeren of versterken.
De onderzochte sites werden gedurende de periode van één jaar (van 1 april 2000 tot 3 april 2001) met behulp van witte bodemvallen bemonsterd[4]. Aangezien bij het vastleggen van de uitgangssituatie (1997-1998) de positie van de bodemvallen nauwkeurig werden ingemeten (BONTE, 2001), konden opnieuw deze plaatsen worden gebruikt. Dit heeft als bijkomend voordeel dat de bodemvalgegevens van deze bemonsteringscampagne heel gemakkelijk kunnen worden vergeleken met deze van BONTE (2001). Ook hier ging het om een jaarrond bemonstering, op twee sites na, lopend van 9 juni 1997 tot 20 juni 1998. Een belangrijk verschil is echter dat in de campagne van 1997 kleurloze bodemvallen werden gebruikt.
De gebruikte pitfalls zijn grote confituurbokalen met diepte en binnendiameter ± 9,5 cm. Deze werden juist onder het maaiveld ingegraven en eventueel werd een PVC-ring gebruikt om de val op zijn plaats te houden in het mulle zand. Deze bokalen werden met een 4%-formaldehyde oplossing gevuld om de gevangen organismen te fixeren. Aan deze oplossing werd ook een weinig detergent toegevoegd om de oppervlaktespanning te verlagen en bijgevolg de ontsnappingsmoglijkheden van sommige organismen te verminderen. Vervolgens werden de vallen ongeveer iedere twee weken geleegd; in de wintermaanden was er enkel een maandelijkse lediging. Tabel in de bijlage 7.1 geeft een overzicht van de leegdata van de bodemvallen.

In totaal werden 67 pitfalls geplaatst. In vijf sites (HD, HR, WD, WP en WR) werden het begraasd (afkorting +G) en onbegraasd (afkorting +N) proefvlak telkens met 5 bodemvallen bemonsterd. De verschillende proefvlakken van WS en WW werden elk met 3 vallen uitgerust. Om het effect van ontstruweling te onderzoeken (proefvlak WO) werd geen onbegraasd proefvlak opgezet; dit station werd voorzien van 5 bodemvallen.

7.2.1.1 Situering en korte karakterisatie van de sites

HOUTSAEGERDUINEN

HD Gewoon struisrietsite Greenpark
Zoals de naam van deze site laat vermoeden wordt de vegetatie gedomineerd door Gewoon struisriet *Calamagrostis epigejos*. Dit is een degradatiefase van de vroegere Liguster-Duindoornstruwelen *Ligustrum vulgare-Hippophae rhamnoides*. Eén proefvlak wordt begraasd, het andere proefvlak wordt met rust gelaten.

[4] Er worden witte in plaats van kleurloze bodemvallen gebruikt omdat die behalve primair bodembewonende ook vliegende insecten aantrekken; deze werden getrieerd en bezorgt aan de specialisten ter zake.

HR Duinroosgrasland Kerkepanne
Hier overheerst Duinroos *Rosa pimpinellifolia* met inmenging van Glanshaver *Arrhenaterum elatius* en Zachte haver *Avenula pubescens*. Eén proefvlak wordt begraasd, het andere kent beheersituatie 'niets doen'.

WESTHOEK

Noordelijk begrazingsblok

WP Jonge panne Zeeruspanne
Dit is een zandige, natte panne gekenmerkt door pioniersvegetatie: Fioringras *Agrostis stolonifera*, Zeegroene zegge *Carex flacca* en Drienervige zegge *C. trinervis*. Tussen november en maart overstroomt deze site regelmatig.

Zuidelijk begrazingsblok

WD Gewoon struisrietsite Duindoornpad
Ook hier wordt de vegetatie gedomineerd door Gewoon struisriet. Deze site verschilt van deze van HD (Gewoon struisrietsite, Houtsaegerduinen) doordat de watertafel zich hier ongeveer een meter hoger bevindt.

WR Duinroosgrasland Smokkelpad
Deze site is goed te vergelijken met de site in het Duinroosgrasland in de Houtsaegerduinen, maar ook hier ligt de vochtigheid opmerkelijk hoger. Eén proefvlak wordt begraasd, het ander niet.

WO Ontstruweelde site Smokkelpad
Deze site maakt in feite deel uit van site WR en werd ontstruweeld in ???? Er werd echter geen vergelijkingsproefvlak geëxcludeerd van begrazing, zodat niet kan worden onderzocht hoe de gemeenschap van spinnen zich na ontstruweling herstelt indien er geen begrazing zou zijn.

WS Struweelsite Smokkelpad
De vegetatie bestaat hier uit een gemengd Duindoornstruweel *Hippophae rhamnoides*, met opslag van Eénstijlige meidoorn *Crataegus monogyna* en Gewoon struisriet in de ondergroei. Een deel van deze struweelgordel is toegankelijk voor de grote grazers en een ander werd ervan geëxcludeerd.

WW Oude panne Weide
Dit is een oude natte panne met dominantie van Gesteepte witbol *Holcus lanatus*, Paddenrus *Juncus subnodulosus*, Oeverzegge *Carex riparia* en Gele lis *Iris pseudacorus*. Circa 20 jaar geleden werd deze site gedeeltelijk ontgonnen en daarna jaarlijks werd gemaaid. Eén proefvlak wordt zoals vroeger gemaaid in het najaar, het andere wordt begraasd.
Belangrijk om te weten is dat tijdens de laatste vijf ledigingen in sites WD, WP en WW geen stalen konden worden genomen aangezien deze volledig onder water stonden. Ook site WS werd getroffen door de hoge waterstand waardoor de staalnames in deze periode weinig betrouwbare gegevens opleverden.

In een voorgaande studie (BONTE *et al.*, 1999 en BONTE, 2001) werd de uitgangssituatie van de arachnofauna vastgelegd bij initiële begrazing. Site WS wordt in dit voorgaande verslag aangeduid met WH. In deze studie is er sprake van een derde site (HM) in de Houtsaegerduinen gelegen in het mosduin van dit gebied. Aangezien toen reeds bleek dat deze eenheid mosduin door het kleine oppervlak sterk onder invloed staat van randeffecten werd de site bij deze eerste evaluatie niet opnieuw bemonsterd.

7.2.2 Le Dune fossile de Ghyvelde

De Fossiele Duinen van Ghyvelde werden ook gedurende een volledig jaar (van 1 april 1999 tot 9 maart 2000) bemonsterd. Het gebied wordt vrij intensief begraasd door Haflinger pony's sinds 1996. Het is een voedselarm gebied en doordat het reeds 4000 à 5000 jaar oud is, is het in tegenstelling tot onze Vlaamse kustduinen sterk ontkalkt. Een eerste evaluatie van de begrazing in dit duingebied gebeurde in het kader van een licentiaatsscriptie aan het labo voor Dierenecologie, Zoögeografie en Natuurbehoud, Universiteit Gent (BUYSE, 1999). Toen bestond het gebied uit een begraasd en niet begraasd proefvlak en werd de nadruk gelegd op het verschil in soortensamenstelling tussen het begraasde en niet begraasde duingrasland. Tegenwoordig worden beide percelen begraasd. Hetgeen reeds in 1998 werd begraasd neigt intussen meer naar een mosduin en wordt benoemd als site GM, het ander perceel wordt met GG aangeduid.

Beide proefvlakken werden elk met zes bodemvallen, van hetzelfde type als hierboven vermeld, bemonsterd, telkens drie gewone en drie wit geverfde bodemvallen. Naargelang het type bodemval werd al dan niet een W (witte bodemval) aan de code toegevoegd. De tabel in de bijlage 7.1 geeft een overzicht van de ledigingsdata.

7.2.3 De valkuilen van bodemvallen: wat kan er misgaan?

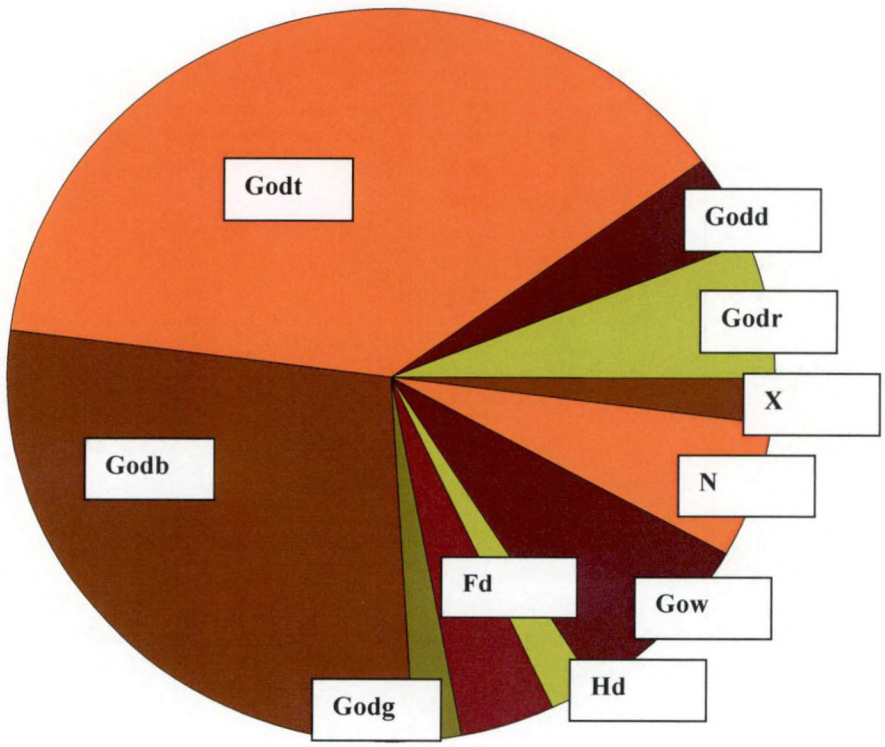
De bodemvalsampling werd voor het eerst gebruikt in 1931 (BARBER, 1931) in een studie naar bodemactieve fauna. Niettegenstaande de correctheid van de gegevens die ze levert soms in vraag wordt gesteld en de interpretatie ervan problematisch kan zijn, is het ondertussen een zeer courant gebruikte methode op verschillende onderzoeksterreinen van de ecologie.
Het gebruik van bodemvallen heeft vele voordelen: ze zijn goedkoop in de aanschaf, gemakkelijk te plaatsen, weinig tijdrovend in gebruik en ze leveren een grote hoeveelheid aan gegevens. Door het continue karakter van hun staalname zijn ze niet onderworpen aan de problemen van kortstondige bemonsteringstechnieken (UETZ & UNZICKER, 1976; TOPPING & SUNDERLAND, 1992; SOUTHWOOD & HENDERSON, 2000).
Algemeen wordt aangenomen dat de mate waarin een bepaalde soort wordt gevangen niet enkel afhankelijk is van de populatiedensiteit maar ook van de activiteit van de individuen die er deel van uitmaken en de vangstefficiëntie van de gebruikte vallen voor deze soort (VLIJM & KESSLER-GESCHIERE, 1967; MAELFAIT & BAERT, 1975; CURTIS, 1980). Dit veroorzaakt belangrijke complicaties voor het gebruik van bodemvallen in ecologisch onderzoek gebaseerd op de relatieve abundanties van soorten. TOPPING & SUNDERLAND (1992) besluiten na een vergelijking tussen bodemvalgegevens en densiteitmetingen (D-Vac) dat de relatieve abundanties zoals ze in bodemvallen worden gevonden geen weerspiegeling zijn van deze in de bemonsterde spinnengemeenschap. Dit zou enkel mogelijk zijn indien verschillende soorten een gelijke activiteit hebben. Door de vangstgegevens voor een heel jaar te sommeren wordt deze discrepantie slechts gedeeltelijk weggewerkt. Toch vond BAARS (1979) dat op basis van continue bodemvalbemonstering gedurende een volledig seizoen een betrouwbare maat kan worden bekomen voor de populatiegrootte van sommige loopkevers (Carabidae, Coleoptera).
Het grootste probleem bij het gebruik van bodemvalgegevens is dat deze sterk beïnvloed worden door verschillen in activiteit tussen verschillende soorten, en binnen een soort ook variatie kan optreden in haar activiteit in verschillende gebieden en/of verschillende staalnameperiodes. Zo kan het gebruik van bodemvallen een fout beeld geven van de relatieve abundantie waarin soorten voorkomen. Om dit probleem te omzeilen worden gegevens van bodemvallen best enkel vergeleken voor éénzelfde soort (MAELFAIT & BAERT, 1975).
Toch kunnen zelfs dan nog onnauwkeurigheden optreden doordat de activiteit van een soort sterk beïnvloed wordt door klimatologische omstandigheden. Dit euvel kan grotendeels worden vermeden door de vangstgegevens voor een volledig seizoen/jaar te sommeren (MAELFAIT & BAERT, 1975; BAARS, 1979).
Wanneer verschillende habitats worden vergeleken, is het belangrijk dat deze niet té sterk verschillen aangezien de aanwezige vegetatiestructuur de efficiëntie van de gebruikte vallen bepaalt. De positie van nabijgelegen graspollen en kleinere onregelmatigheden in de onmiddellijke nabijheid van de val kunnen immers de bewegingsrichting of -snelheid van bodembewonende arthropoden veranderen en op die manier het aantal gevangen exemplaren beïnvloeden. GREEnsLADE (1964) toonde in dit verband het effect van een zone kale bodem rond een bodemval op het aantal gevangen individuen aan. Deze invloed is afhankelijk van soortspecifieke karakteristieken, zoals grootte van het dier en de manier waarop deze zijn habitat gebruikt (BAARS, 1979). De invloed van verschillen in vegetatiestructuur op de resultaten van bodemvalvangsten zijn in de literatuur echter dikwijls aan de aandacht ontsnapt (TOPPING & SUNDERLAND, 1992).
Ook studies naar sex-ratios a.h.v. bodemvallen zijn af te raden aangezien over het algemeen relatief meer mannelijke individuen worden gevonden, terwijl vrouwelijke spinnen soms sterk ondervertegenwoordigd zijn (MAELFAIT & BAERT, 1975; TOPPING & SUNDERLAND, 1992; STANDEN, 2000). Ook worden naar verhouding opvallend meer soorten uit de families Erigoninae en Lycosidae gevangen (DINTER, 1995).
Vele auteurs hebben zich uitgelaten over het gebruik van bodemvallen en hun gebreken. Sommige geloven dat de verschillen in activiteit van verschillende soorten, de invloed van de vegetatie op de beweging in sommige habitats en klimatologische factoren de resultaten in die mate beïnvloeden dat deze onbruikbaar worden (UETZ & UnsICKER, 1976). Andere delen de mening dat indien voldoende aandacht wordt besteed aan deze bronnen van onnauwkeurigheden het gebruik van bodemvallen zeer waardevolle informatie kan verschaffen (TOPPING & SUNDERLAND, 1992; STANDEN, 2000). UETZ & UNZICKER (1976) besluiten dat er tot nog toe geen accuratere methode bestaat om bodembewonende spinnen te bemonsteren dan het gebruik van bodemvallen.
LUFF (1975) onderzocht de vangefficiëntie voor verschillende types bodemvallen en vond dat deze niet alleen afhankelijk is van de grootte en vorm van de val maar ook van het gebruikte materiaal en eigenschappen van de soort in kwestie. Zo werd de hoogste vangefficiëntie aan glazen vallen toegeschreven; daarenboven kenden deze vallen ook een verwaarloosbaar ontsnappingspercentage. Kleine vallen bleken meest efficiënt in het vangen van kleine soorten, terwijl grotere vallen relatief meer grotere individuen vingen. Een bijkomende bron van variatie in vangefficiëntie doet zich voor bij het gebruik van verschillende fixeervloeistoffen aangezien deze voor soorten verschillen in attractiviteit kunnen zijn (SOUTHWOOD & HENDERSON, 2000).

Voor de intraspecifieke vergelijking van populatiegroottes tussen verschillende sites en jaren worden bij de bemonstering bij voorkeur steeds dezelfde bodemvallen en opstelling ervan gebruikt (ADIS, 1979 en BAARS, 1979). Om de vangcondities in verschillende terreinen te standaardiseren lijkt het aan te raden bodemvallen met een min of meer kale zone errond te voorzien (GREEnsLADE, 1964; ADIS, 1979 en BAARS, 1979). ADIS (1979) zet nog eens alle factoren die de vangefficiëntie van bodemvallen kunnen beïnvloeden op een rijtje en maakt ons attent op de problemen om gevonden resultaten te vergelijken met deze uit literatuur.
In de studie naar de diversiteit van gemeenschappen moet men rekening houden met het feit dat op basis van bodemvallen enkel de soortenrijkdom-component van biodiversiteit kan worden onderzocht (MAELFAIT & BAERT, 1975). Daarenboven, beperkt de bemonstering van bodemvallen zich tot de bodembewonende en actieve jagers. De families Lycosidae, Clubionidae, Gnaphosidae, Hahniidae, Ctenidae en sommige leden van de Agelenidae, Pisauridae, Salticidae en Thomisidae maken het overgrote deel hiervan. Hierbij wordt de groep van webbouwende spinnen, die op andere niveau's in de vegetatie voorkomen, over het hoofd gezien. Om een beeld te krijgen van de soortenrijkdom van een volledig ecosysteem moeten dus verschillende samplingmethoden (vb. pitfalls en sleepvangsten) worden gecombineerd aangezien geen van beide methoden deze twee microhabitats tegelijk kan bemonsteren (STANDEN, 2000 en SOUTHWOOD & HENDERSON, 2000). STANDEN (2000) vindt echter dat indien de staalname groot genoeg is, het gebruik van bodemvalgegevens is aangeraden om de soortenrijkdom van de epigeale fractie van de Araneae-groep te monitoren. Afhankelijk van de efficiëntie van de gebruikte bodemval kan echter wel een ander beeld bekomen worden van de soortenrijkdom van een gebied (CURTIS, 1980).

7.3 Globale resultaten

In het kader van deze eerste evaluatie van het begrazingsbeheer werden 33960 adulte spinnen gedetermineerd. Hiervan werden 3640 en 6599 individuen gevangen in respectievelijk le Dune fossile de Ghyvelde en De Houtsaegerduinen, de overige 23721 spinnen zijn afkomstig van De Westhoek.
In totaal werden 172 soorten gevonden, verdeeld over 19 families. De 61 meest abundante soorten maken ongeveer 95 % van het totaal aantal gevangen individuen uit. De volledige soortenlijst werd opgenomen in bijlage 7.2; hierbij wordt voor elke soort de plaats(en) waar deze werd gevonden aangeduid. Het hoogst aantal soorten werd gevangen in De Westhoek (154), wat niet vreemd is gezien de uitgestrektheid en grote variatie aan biotopen binnen dit gebied. In De Houtsaegerduinen werden 101 en in Ghyvelde 77 soorten aangetroffen.
Bij een vergelijking van het aantal individuen per soort blijkt dat *Pardosa monticola*, een in Vlaanderen bedreigde soort, de meest gevangen soort is met maar liefst 3037 individuen, op de voet gevolgd door algemenere soorten als *Pachygnatha degeeri* (2896) en *Erigone atra* (2340).
Ook vermeldenswaardig is *Diplocephalus graecus*, een nieuwe soort voor België die tijdens deze monitoringscampagne in de drie hier besproken terreinen werd gevonden (BONTE *et al.*, 2002b).
Vijftig van de 172 gevangen soorten zijn zogenaamde Rode Lijstsoorten (MAELFAIT *et al.*, 1998). Vijfentwintig hiervan zijn bedreigd, 19 zijn kwetsbare en 2 andere zijn kritische soorten voor Vlaanderen. De in de bijlage 7.2 ingesloten soortenlijst vermeldt de Rode Lijstcategorie voor de verschillende soorten.
In het De Westhoek werden maar liefst 39 Rode Lijstsoorten aangetroffen, dit hoge aantal kan verklaard worden door de grote variatie aan biotopen binnen het gebied. Dertien van deze soorten werden verder in geen van beide andere studiegebieden gevangen. In het De Houtsaegerduinen en le Dune fossile de Ghyvelde werden respectievelijk 18 en 30 Rode Lijstsoorten aangetroffen.
Figuur 7.1 geeft een beeld van de verdeling van de gevonden Rode Lijstsoorten over de verschillende door MAELFAIT *et al.* (1998) onderscheiden habitattypes. Categorie *God* werd in fig. 7.1 verder opgesplitst in subcategorieën. Voor een verduidelijking van de categorieën verwijzen we naar Tabel 7.1 Deze tabel geeft ook een overzicht van het aantal soorten dat per habitatcategorie werd gevonden.

Figuur 7.1 - Verdeling van het aantal Rode Lijstsoorten over de verschillende door MAELFAIT et al. (1998) onderscheiden habitattypes.



Tabel 7.1 - Overzicht en verklaring voor de verschillende habitatcategorieën waarvoor Rode Lijstsoorten werden gevonden (MAELFAIT *et al.*, 1998).

Rode Lijst habitat-Categorie			Verklaring	Aantal gevonden soorten per categorie
God			Droog oligotroof grasland	
	Godr		God met ruige vegetatie	3
	Godd		God met dwergstruikjes	2
	Godt		God met grazige pollen	15
		Godta	Godt en geassocieerd met mieren	3
		Godtr	Godt op of dicht bij eerste duinenrij	1
	Godb		God met plekken kaal zand	13
		Godbr	Godb op of dicht bij eerste duinenrij	1
	Godg		Kortgegraasd God	1
Gow			Nat oligotroof grasland	
	Gowr		Gow met ruige vegetatie	2
	Gowt		Gow met grazige pollen	2
Fd			Loofbos	
	Fddv		Randen van droge Fd	1
	Fdwv		Randen van natte Fd	1
Hd			Droge heide	1
N			Noordelijke grens van geografisch voorkomen	3
X			Onbekend	1

Zoals te verwachten is, zijn het overgrote deel van de gevonden Rode Lijstsoorten gebonden aan droge, oligotrofe graslanden, door MAELFAIT *et al.* (1998) aangeduid als categorie *God*. Verder werden ook nog soorten van natte, oligotrofe graslanden (*Gowr* en *Gowt*), randen van loofbossen (*Fddv* en *Fdwv*) en een enkele soort van droge heide (*Hd*) aangetroffen. Enkele van de gevonden soorten zijn hier zeldzaam omdat Vlaanderen zich op de noordgrens van hun areaal bevindt (*N*). Volgens MAELFAIT *et al.* (2000) is de afwezigheid van heidevegetaties en natte oligotrofe graslanden de reden van de relatieve soortenarmoede van de kustreservaten in vergelijking met de zandige terreinen in de Kempen.

7.4 *Invloed van het gevoerde beheer onderzocht aan de hand van gemeenschapsanalyse*

7.4.1 Opstellen van de datamatrix

Voor een eerste analyse werd de basisdataset van de bemonsteringscampagnes 1999-2000 (Ghyvelde) en 2000-2001 (Westhoek en Houtsaegerduinen) uitgebreid met gegevens verkregen uit het voorgaande monitoringsonderzoek (BONTE, 2001) en aangevuld met data van enkele aanvullende staalnamepunten, dit zijn stations WG en $WR^{(2)}$. De gegevens van deze stations werden aan de dataset toegevoegd omdat deze kunnen dienen als referentie voor de andere duinroosgraslandsites ($WR^{(1)}$ en HR). Het gebied van het Romeins Kamp, waar WG en $WR^{(2)}$ zijn gelegen, kan immers als habitatdoeltype worden aangeduid voor deze graslanden: **het is een meso/oligotroof terrein dat steeds gekenmerkt is geweest door een overwegend open karakter.**

Tabel 7.2 geeft een overzicht van de sites van welke deze uitgebreide matrix gegevens bevat; in totaal werden gegevens van 166 bodemvallen gebruikt.

Tabel 7.2 - Overzicht van de bemonsteringssites die werden opgenomen in de datamatrix voor de gemeenschapsanalyses

Gebied	Sites	Proefvlakken	Periode van staalnames		Beheer
Westhoek	WD, WP, WR[1]	G/N	1997-1998	2000-2001	Begrazing en Niets doen
Westhoek	WO		1997-1998	2000-2001	Ontstruweling en Begrazing
Westhoek	WS	G/N	1998-1999	2000-2001	Begrazing en Niets doen
Westhoek	WW	G/N	1997-1998	2000-2001	Begrazing en Maaien najaar
Westhoek	WG, WR[2]			1999-2000	Begrazing
Houtsaeger	HD, HR	G/N	1997-1998	2000-2001	Begrazing en Niets doen
Ghyvelde	G	G/N	1998-1999		Begrazing en Niets doen
Ghyvelde	GG(W), GM(W)			1999-2000	Begrazing

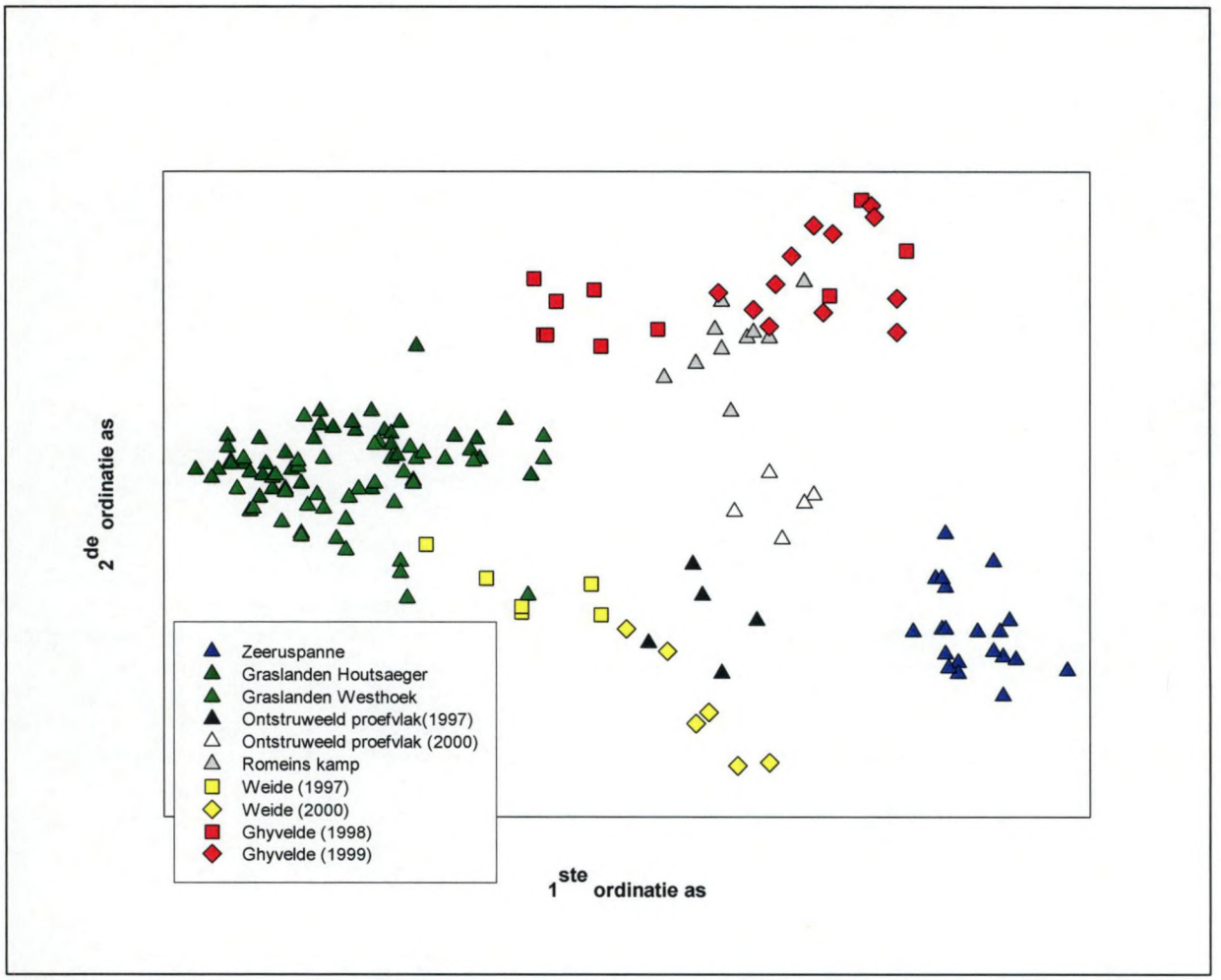
Toen in 1998 in het kader van een licentiaatsscriptie (BUYSE, 1999) de Fossiele Duinen van Ghyvelde werden bemonsterd, bestond het gebied uit een begraasd en niet begraasd proefvlak (respectievelijk GP en GN). Tegenwoordig worden beide percelen begraasd. Hetgeen reeds in 1998 werd begraasd neigt intussen meer naar een mosduin en wordt benoemd als site GM, het ander perceel wordt GG.
In het geval één of twee replica's (bodemvallen) van eenzelfde station ontbraken, werden deze vervangen door het gemiddelde van de overige bodemvallen. Na extrapolatie telde deze dataset 60 620 individuen verdeeld over 193 soorten. Tenslotte werden soorten waarvan minder dan 83 (= ½ van aantal bodemvallen) individuen werden gevonden voor verdere analyse uitgesloten. Op die manier werden 72 soorten voor verdere analyse weerhouden.

7.4.2 Ordinatie

Om een globaal beeld te krijgen van de spinnengemeenschappen van de verschillende bemonsterde sites in de Westhoek, de Houtsaegerduinen en Fossiele Duinen van Ghyvelde werd de totale set van gegevens onderworpen aan een *ordinatie*. Ordinatie is een methode waarbij de eenheden die men wenst te onderzoeken (hier: de verschillende sites en hun proefvlakken), worden geordend op basis van één of meerdere van hun eigenschappen (hier: hun soortensamenstelling), op zo'n manier dat hun rangschikking nuttige informatie over hun verwantschap kan opleveren.
Hier werd gekozen voor een DCA-analyse (Detrended Correspondence Analysis). In tegenstelling tot PCA (Principale Components Analysis) veronderstelt deze methode een unimodaal verband tussen de abundantie van soorten en de omgevingsvariabelen. Deze indirecte ordinatie-methode compenseert voor het boogeffect van CA (Correspondence Analysis).
Voor de analyse door ordinatie werden de abundantiegegevens van de soorten omgezet in aan/afwezigheidsgegevens: i.p.v. het aantal gevangen individuen krijgt een bodemval waarde 0 of 1 voor een bepaalde soort alnaargelang deze respectievelijk niet of wel in deze val werd teruggevonden. De totale aantallen van elke soort werden voor deze analyse niet gebruikt voor redenen reeds aangehaald in **.2.3.** (MCFERRAN *et al.*, 1994).
De DCA-ordinaties werden uitgevoerd met het computerprogramma PC-ORD 4.0.
Aan de hand van de ordinatie werd de volgende visuele voorstelling van de stations bekomen (Fig. 7.2).
Rechts in het diagram vinden we de duidelijk afgebakende groep stalen van de Zeeruspanne (WP), beide onderzoeksjaren van zowel de begraasde als niet-begraasde proefvlakken zijn hierin vertegenwoordigd. Verder kan nog enigszins de groep van stalen uit de Weide (WW) worden herkend. Deze is echter niet zo homogeen; links in deze groep bevinden zich de stalen van 1997, deze van 2000 bevinden zich eerder rechts in de groep; de begraasde sites van 2000 bevinden zich daarin uiterst rechts. Voor de stalen van de ontstruweelde site van de Westhoek (WO) kunnen er twee verschillende groepen worden onderscheiden: de groep van 2000 ligt duidelijk hoger dan deze van 1997. Bovenaan in het diagram liggen de stalen van Ghyvelde nogal onduidelijk verspreid; de gemeenschap die werd bemonsterd in 1999 (GG en GM) blijkt echter wel homogener dan ten tijde van gedeeltelijke begrazing van 1998 (GN en GP). De staalnamepunten van het Romeins Kamp (WR en WG) vormen er een vrij homogene groep. Deze van de graslandhabitats (struweel-, Gewoon struisriet- en duinroosgraslandsites van de Westhoek (WS, WD en WR) en de Houtsaegerduinen (HD en HR)) vormen één warrige kluster en zijn dus sterk gelijkend, tenminste wat hun soortensamenstelling betreft.

Uit deze schikking van de verschillende stations kunnen we gemakkelijk afleiden door welke omgevingsvariabelen de twee ordinatie-assen bepaald worden. De eerste as is duidelijk een as van successie, waarbij links de meest stabiele gemeenschappen en rechts de pioniersgemeenschappen worden gevonden. De tweede as geeft een vochtigheidsgradiënt aan: de droge biotopen clusteren bovenaan terwijl de overstroombare pannes onderaan zijn gesitueerd.
Uit fig. 7.2 blijkt dus dat de spinnengemeenschap van site WO sinds 1997 duidelijk geëvolueerd is, hetzelfde geldt waarschijnlijk voor site WW. In Ghyvelde lijkt het erop dat de bijkomende begrazing in het voordien onbegraasde stuk het verschil in soortensamenstelling tussen beide sites heeft verkleind. Voor de overige sites is het onmogelijk op basis van fig. 7.2 gegronde uitspraken te doen.

Figuur 7.2 - DCA-ordinatiediagram van de bemonsteringssites uit het gebieden van de Westhoek, de Houtsaegerduinen en Le Dune fossile de Ghyvelde

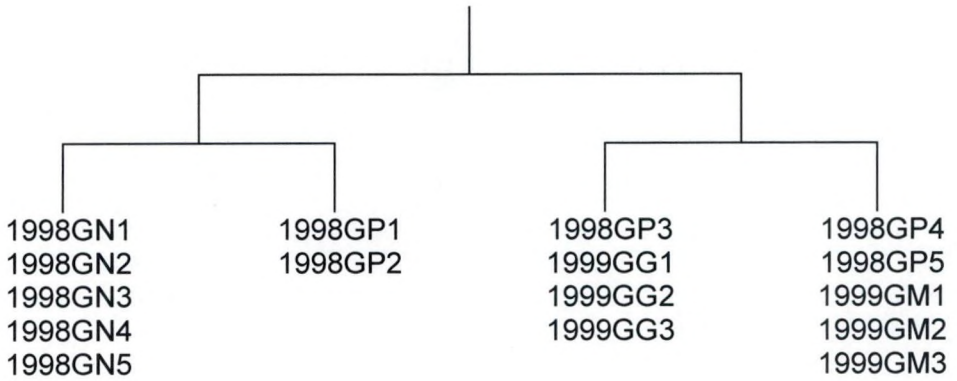


7.4.3 TWInsPAN

Om na te gaan in welke sites er reeds een belangrijk verschil is waar te nemen tussen het begraasde en niet begraasde proefvlak werd de gegevensset ook onderzocht a.h.v. TWInsPAN *clusteringsmethode* (Two-Way Indicator Species Analysis) (HILL, 1979).

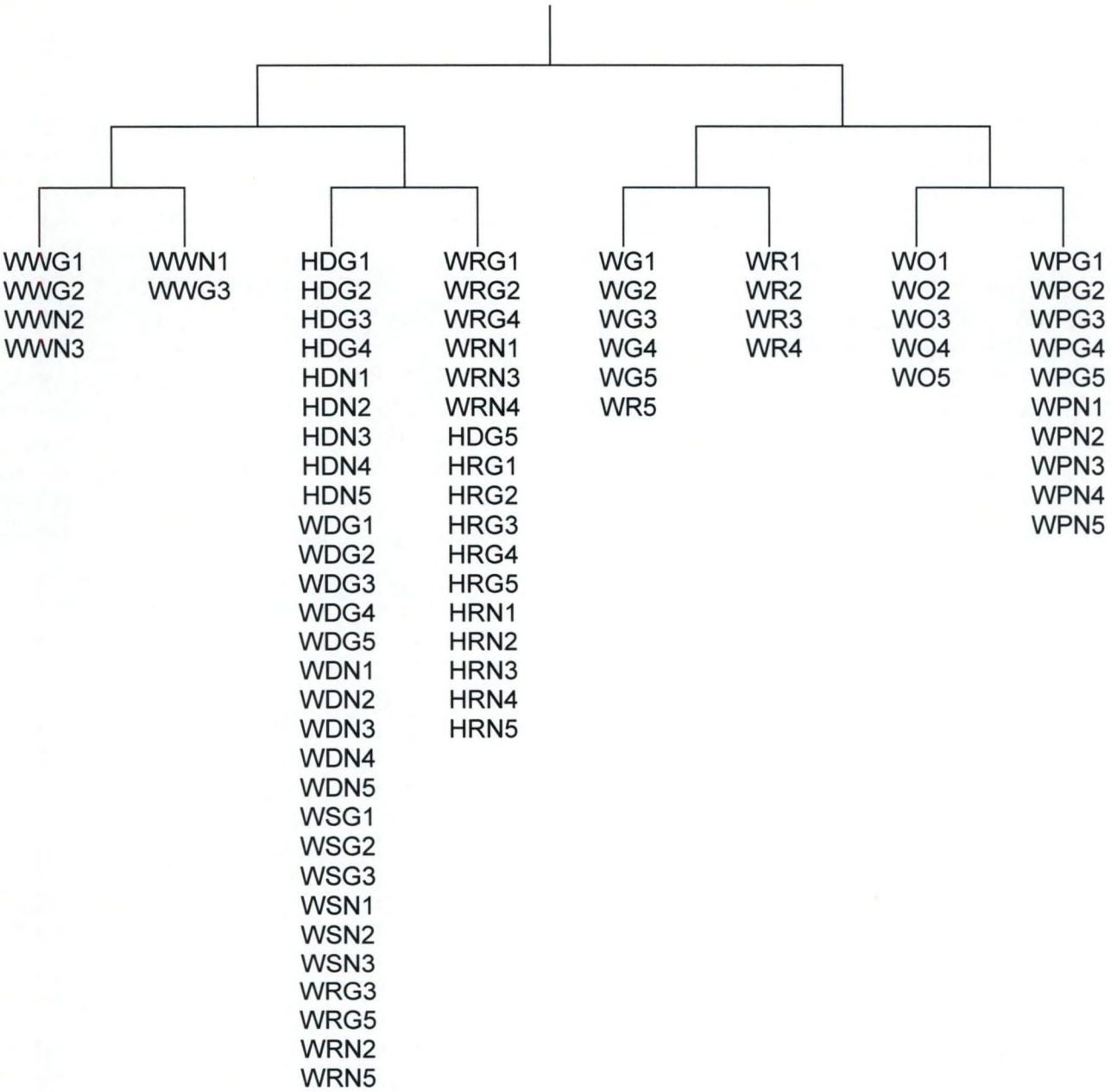
Voor Ghyvelde werden de gegevens van beide onderzoeksjaren samen geanalyseerd. Ook hier baseerden we ons enkel op aan/afwezigheid van soorten en voor onderzoeksjaar 1999-2000 werden enkel de gegevens verzameld met de kleurloze bodemvallen gebruikt. Soorten waarvan minder dan 8 individuen werden gevonden werden voor deze analyse uitgesloten. Het resultaat kan worden samengevat als in fig. 7.3. Hieruit blijkt dat beide proefvlakken (grasland (GG) en mosduin (GM)) nog steeds als twee afzonderlijke entiteiten kunnen worden beschouwd, ze zijn wel meer op elkaar gaan lijken.

Figuur 7.3 - TWInsPAN-classificatie van de bemonsterde sites van het gebied van Le Dune fossile de Ghyvelde

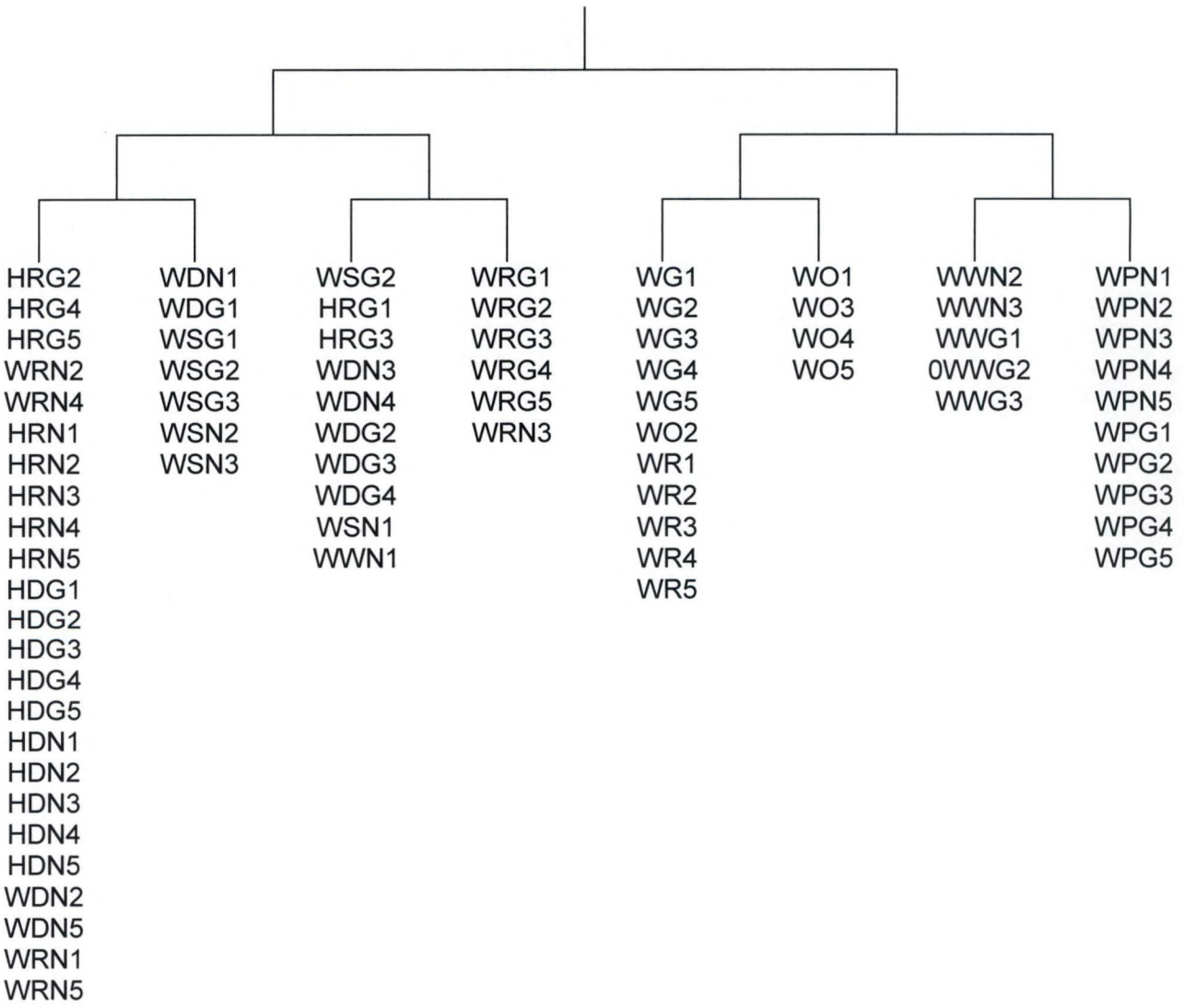


Voor De Westhoek en Houtsaegerduinen werden 2 clusteranalyses uitgevoerd: één voor elke staalnamecampagne; deze zijn opnieuw gebaseerd op aan/afwezigheidsgegevens van de voorkomende soorten. Telkens werden de gegevens van de maanden december tot en met maart weggelaten. Soorten waarvan minder dan 38 individuen werden aangetroffen, werden voor de analyses genegeerd. Het resultaat is weergegeven in fig. 7.4 en 7.5. Beide kunnen nu worden vergeleken om na te gaan of bepaalde proefvlakken anders clusteren dan op het moment van initiële begrazing. Wat onmiddellijk opvalt, is dat bij de eerste opdeling in 2000 een grote groep wordt gevormd met uitsluitend graslandbiotopen, waar deze in 1997 nog clusterden met bodemvallen uit de Weide (WW). De spinnenfauna van deze laatste site toont in 2000 duidelijk meer affiniteiten met deze van 'jonge panne'-site WP. Dit komt overeen met de resultaten van de ordinatie en kan waarschijnlijk verklaard worden door een toename aan storingssoorten in beide proefvlakken als reactie op het begrazings- en maairegime. Verder is het interessant te merken dat het ontstruweeld gebied in de Westhoek (WO) nu clustert met de proefvlakken van het Romeins Kamp. Waarschijnlijk kon door succesie, volgend op de initiële verstoring die de ontstruweling met zich meebracht, het gebied worden gecoloniseerd door soorten van korte graslanden.

Figuur 7.4 - TWInsPAN-classificatie van de bemonsterde sites van De Westhoek en De Houtsaegerduinen in het onderzoeksjaar 1997



Figuur 7.5 - TWInsPAN-classificatie van bemonsterde sites van De Westhoek en De Houtsaegerduinen in het onderzoeksjaar 2000



De voorgaande, verkennende analyses door ordinatie- en clusteranalyse (TWInsPAN) vertellen ons dat de ontstuweelde site van de Westhoek sinds de eerste bemonsteringscampagne onder invloed van natuurlijke successie sterk is geëvolueerd. Ook voor de site van de Weide kunnen we een belangrijke evolutie (als gevolg van begrazing) vermoeden. Voor de overige sites zou een conclusie hier nog te voorbarig zijn, verdere analyses waarbij veranderingen op kleinere schaal aan het licht kunnen komen, lijken hier noodzakelijk.

7.4.4 Ordinatiescores

Bovenstaande analyses geven slechts een flauwe indicatie van de mate waarin de onderzochte sites zijn veranderd of net onveranderd zijn gebleven. Om een eenduidig resultaat te krijgen onderzochten we de *ordinatiescores* van de verschillende staalnamepunten. Door zijn positie in het ordinatiediagram (fig. 7.2.) wordt elk staalnamepunt bepaald door een waarde op de eerste en een waarde op tweede as. Door deze waarden voor de verschillende bodemvallen binnen een site te vergelijken voor verschillende onderzoeksjaren of verschillende beheersmaatregelen, kan worden nagegaan of een bepaald proefvlak significant in zijn soortensamenstelling is veranderd.
Aangezien voor de Westhoek en de Houtsaegerduinen de bodemvallen in beide onderzoeksjaren op exact dezelfde plaatsen werden gebruikt, kan dit voor de sites van deze gebieden gemakkelijk worden onderzocht a.h.v. een one-way ANOVA met repeated measures in het programma STATISTICA, versie 5.5. Het gevoerde beheer is hierbij de onafhankelijke en de beide onderzoeksjaren de afhankelijke variabelen. Bij het vergelijken tussen verschillende jaren moeten we echter rekening houden met de slechts partiële bemonstering van de Westhoek tijdens de wintermaanden.

Daarom werden voor deze analyse voor sites WD, WP, WS en WW de gegevens van de maanden december tot en met maart genegeerd. De overige sites hadden geen last van de hoge waterstanden en dus kon telkens de volledige dataset worden gebruikt.
De resultaten van de analyses werden samengevat in tabellen 7.3 tot 7.10; bijhorende fig.n 7.6 tot 7.13 zijn details van het ordinatiediagram in fig. 7.2 voor de verschillende sites binnen de gebieden van de Westhoek en de Houtsaegerduinen. Wanneer ANOVA een significant verschil aangeeft voor de begrazing binnen een bepaalde site betekent dit dat de gemeenschappen van het begraasde en niet begraasde proefvlak significant van elkaar verschillen. Wanneer echter het onderzoeksjaar een significant effect geeft, wil dit zeggen dat de spinnengemeenschap van deze site sinds 1997 is veranderd. Een gecombineerd effect bestaat eruit dat tussen 1997 en 2000 het begraasde en niet begraasde proefvlak in een andere mate of op een andere manier zijn veranderd, wat dus een rechtsreeks gevolg is van het gevoerde beheer in de proefvlakken. Op die manier kan dus gemakkelijk een onderscheid worden gemaakt tussen veranderingen als gevolg van het beheer en veranderingen tengevolge **natuurlijk voorkomende** schommelingen en veranderingen.

Tabel 7.3 - Samenvatting van de resultaten van one-way ANOVA met repeated measures op de ordinatiescores van bodemvallen geplaatst in site HD (Greenpark, Houtsaegerduinen)

Effect	As	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
Beheer	As 1	1	594,050	8	95,675	6,209	0,037
	As 2	1	3,200	8	75,500	0,042	0,842
Jaar	As 1	1	162,450	8	59,125	2,748	0,136
	As 2	1	105,800	8	39,300	2,692	0,139
Combinatie	As 1	1	414,050	8	59,125	7,003	0,029
	As 2	1	64,800	8	39,300	1,649	0,235

Tabel 7.4 - Samenvatting van de resultaten van one-way ANOVA met repeated measures op de ordinatiescores van bodemvallen geplaatst in site HR (Kerkepanne, Houtsaegerduinen)

Effect	As	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
Beheer	As 1	1	2784,800	8	469,000	5,938	0,041
	As 2	1	405,000	8	112,650	3,595	0,095
Jaar	As 1	1	561,800	8	165,750	3,389	0,103
	As 2	1	304,200	8	79,750	3,814	0,087
Combinatie	As 1	1	72,200	8	165,750	0,436	0,528
	As 2	1	12,800	8	79,750	0,161	0,699

Tabel 7.5 - Samenvatting van de resultaten van one-way ANOVA met repeated measures op de ordinatiescores van bodemvallen geplaatst in site WD (Duindoornpad, Westhoek)

Effect	As	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
Beheer	As 1	1	2442,050	8	377,875	6,463	0,035
	As 2	1	1566,450	8	64,875	24,146	0,001
Jaar	As 1	1	2268,450	8	190,875	11,884	0,009
	As 2	1	130,050	8	79,775	1,630	0,237
Combinatie	As 1	1	6,050	8	190,875	0,032	0,863
	As 2	1	11,250	8	79,775	0,141	0,717

Tabel 7.6 - Samenvatting van de resultaten van one-way ANOVA met repeated measures op de ordinatiescores van bodemvallen geplaatst in site WP (Zeeruspanne, Westhoek)

Effect	As	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
Beheer	As 1	1	0,800	8	134,000	0,006	0,940
	As 2	1	12,800	8	97,500	0,131	0,726
Jaar	As 1	1	273,800	8	295,000	0,928	0,364
	As 2	1	64,800	8	170,750	0,380	0,555
Combinatie	As 1	1	115,200	8	295,000	0,391	0,549
	As 2	1	135,200	8	170,750	0,792	0,400

Tabel 7.7 - Samenvatting van de resultaten van one-way ANOVA met repeated measures op de ordinatiescores van bodemvallen geplaatst in site WR (Smokkelpad, Westhoek)

Effect	As	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
Beheer	As 1	1	7296,200	8	383,200	19,040	0,002
	As 2	1	2,450	8	28,375	0,086	0,776
Jaar	As 1	1	1344,800	8	232,000	5,797	0,043
	As 2	1	11,250	8	47,775	0,235	0,641
Combinatie	As 1	1	304,200	8	232,000	1,311	0,285
	As 2	1	490,050	8	47,775	10,257	0,013

Tabel 7.8 - Samenvatting van de resultaten van one-way ANOVA met repeated measures op de ordinatiescores van bodemvallen geplaatst in site WS (Struweelsite aan Smokklepad, Westhoek)

Effect	As	df Effect	MS Effect	Df Error	MS Error	F	p-level
Beheer	As 1	1	800,333	4	86,333	9,270	0,038
	As 2	1	456,333	4	187,583	2,433	0,194
Jaar	As 1	1	33,333	4	158,333	0,211	0,670
	As 2	1	161,333	4	51,083	3,158	0,150
Combinatie	As 1	1	96,333	4	158,333	0,608	0,479
	As 2	1	16,333	4	51,083	0,320	0,602

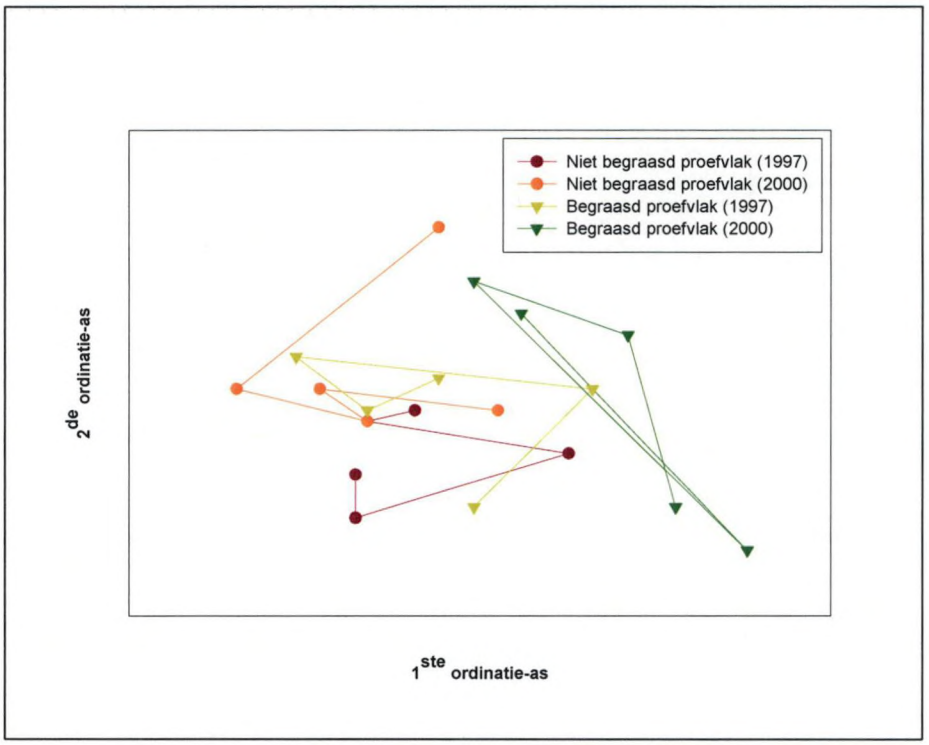
Tabel 7.9 - Samenvatting van de resultaten van one-way ANOVA met repeated measures op de ordinatiescores van bodemvallen geplaatst in site WW (Weide, Westhoek)

Effect	As	df Effect	MS Effect	Df Error	MS Error	F	p-level
Beheer	As 1	1	884,083	4	403,167	2,193	0,213
	As 2	1	1200,000	4	376,917	3,184	0,149
Jaar	As 1	1	7854,083	4	317,833	24,711	0,008
	As 2	1	385,333	4	50,417	7,643	0,051
Combinatie	As 1	1	310,083	4	317,833	0,976	0,379
	As 2	1	108,000	4	50,417	2,142	0,217

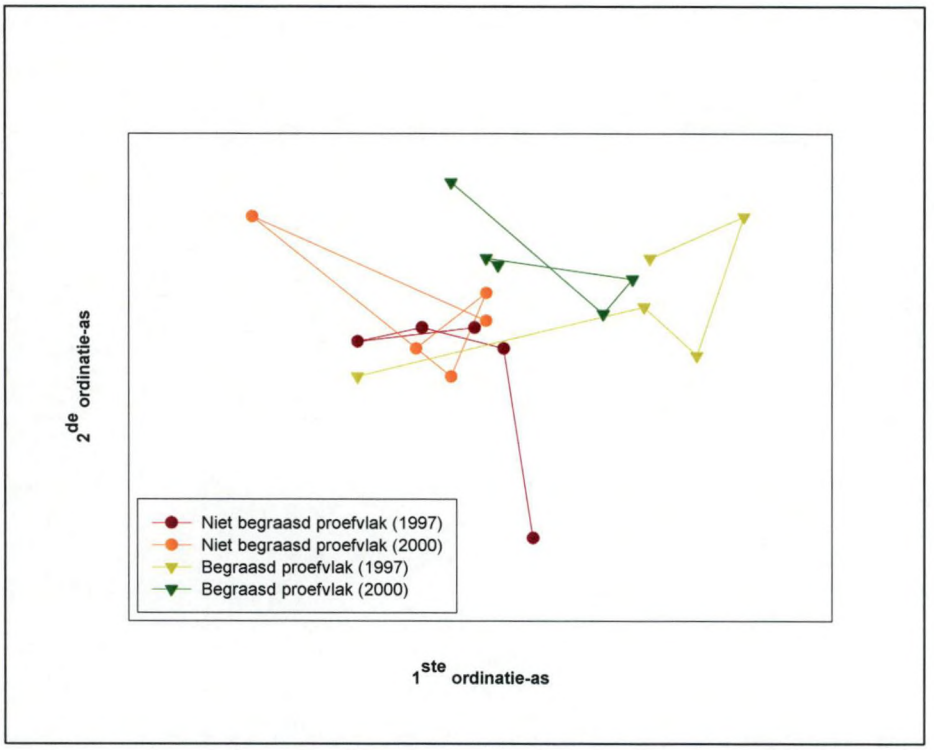
Tabel 7.10 - Samenvatting van de resultaten van one way ANOVA op de ordinatiescores van bodemvallen geplaatst in Le Dune fossile de Ghyvelde

Effect		As	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
Beheer	1998	As 1	1	11560,000	8	912,550	12,668	0,007
		As 2	1	176,400	8	267,400	0,660	0,440
	1999	As 1	1	0,667	4	281,667	0,002	0,964
		As 2	1	0,667	4	281,667	0,002	0,964
Jaar	Grasland	As 1	1	12020,009	6	44,978	267,243	0,000
		As 2	1	444,675	6	138,867	3,202	0,124
	Mosduin	As 1	1	1086,008	6	1314,311	0,826	0,398
		As 2	1	110,208	6	405,444	0,272	0,621

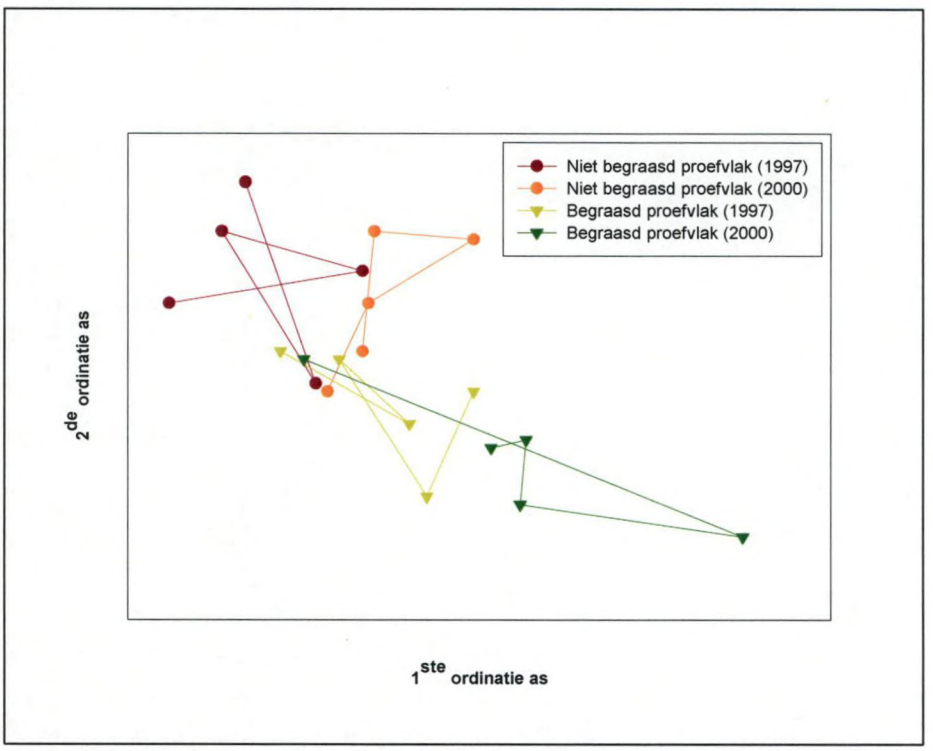
Figuur 7.6 - Detail van DCA-ordinatiediagram voor site HD (Greenpark, Houtsaegerduinen)



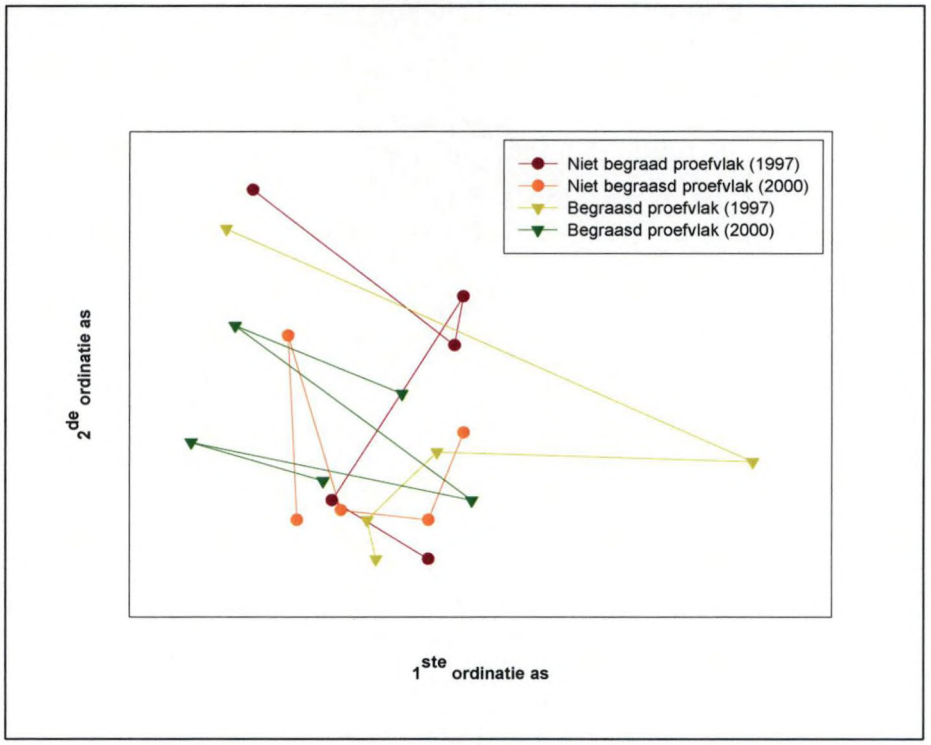
Figuur 7.7 - Detail DCA-ordinatiediagram voor site HR (Kerkepanne, Houtsaegerduinen)



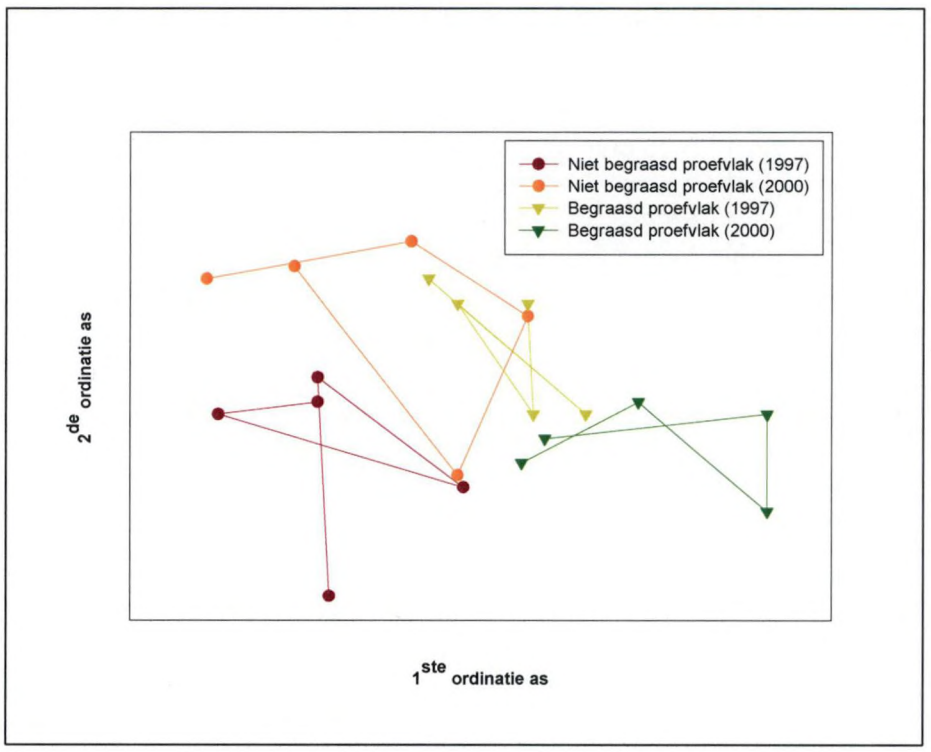
Figuur 7.8 - Detail DCA-ordinatiediagram voor site WD (Duindoornpad, Westhoek)



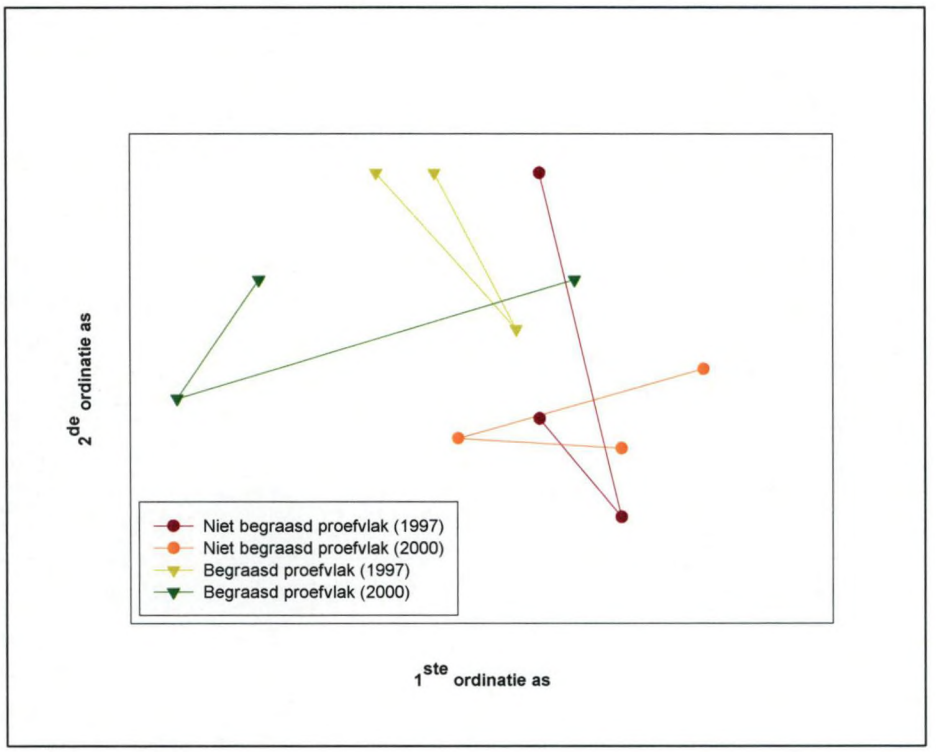
Figuur 7.9 - Detail DCA-ordinatiediagram voor site WP (Zeeruspanne, Westhoek)



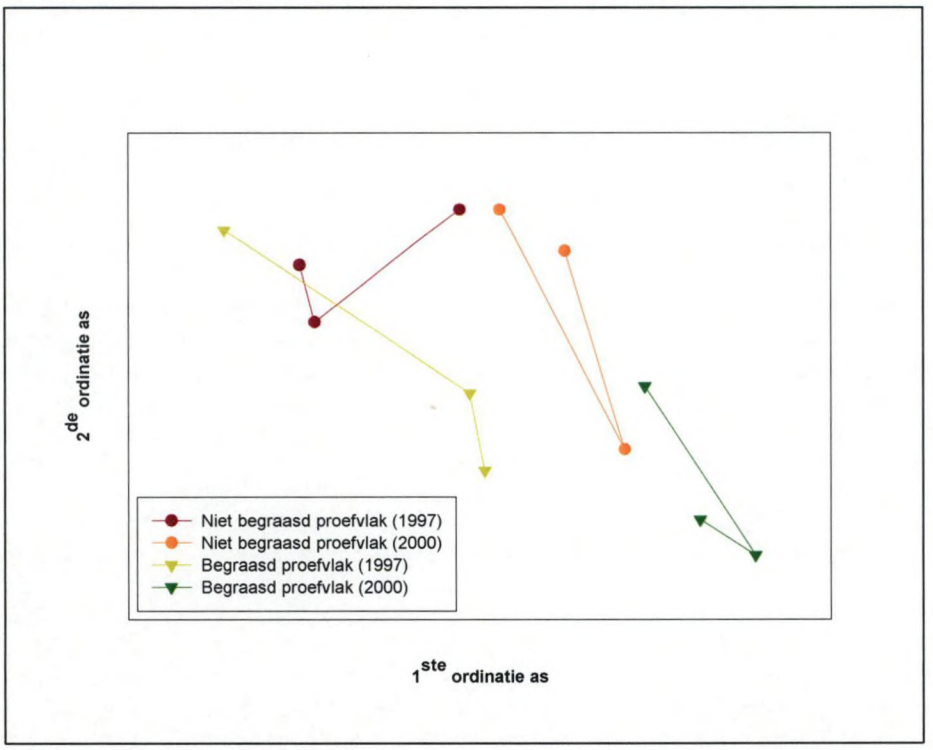
Figuur 7.10 - Detail van DCA-ordinatiediagram voor site WR (Smokkelpad, Westhoek)



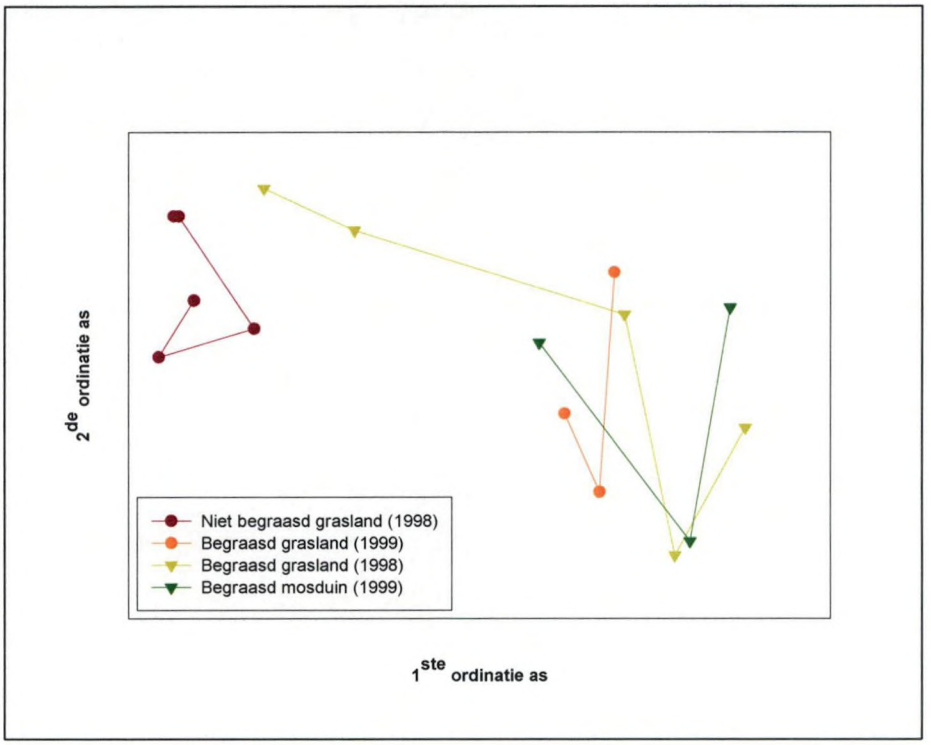
Figuur 7.11 - Detail DCA-ordinatiediagram voors site WS (Struweelsite aan Smokkelpad, Westhoek)



Figuur 7.12 - Detail DCA-ordinatiediagram voor site WW (Weide, Westhoek)



Figuur 7.13 - Detail DCA-ordinatiediagram voor de sites in Le Dune fossile de Ghyvelde



Binnen site HD (Greenpark in de Houtsaegerduinen) verschillen de spinnengemeenschappen ten opzichte van de eerste ordinatie as significant ($p = 0.037$) tussen het begraasd en niet begraasd proefvlak (tabel 7.3). Aangezien ANOVA ook melding maakt van een gecombineerd effect ($p = 0.029$) kan worden aangenomen dat dit verschil te danken is aan het begrazingsbeheer. Fig.7.6 toont dat de positie van het begraad proefvlak in het ordinatiediagram tussen 1997 en 2000 naar rechts is opgeschoven terwijl dit voor het niet-begraasd proefvlak niet het geval is.

Voor site HR (Kerkepanne in de Houtsaegerduinen) blijken de gemeenschappen van het begraasde en niet begraasde proefvlak t.o.v. de eerste ordinatie as significant ($p = 0.041$) van elkaar te verschillen (tabel 7.4). Fig. 7.7 toont echter dat dit reeds het geval was voor de staalnames in 1997. Het verschil is dus geen rechtsreeks vervolg van het beheer.

Voor site WD (Duindoornpad, zuidelijk begrazingsblok in de Westhoek) verschillen de spinnengemeenschappen van het begraasde en niet begraasde proefvlak significant van elkaar en dit t.o.v. beide assen ($p = 0.035$ en 0.001), terwijl voor de eerste as ook een significante verandering ($p = 0.009$) tussen 1997 en 2000 kan worden vastgesteld (tabel 7.5). Het ordinatiediagram in Fig. 7.8 toont dat beide veranderingen niet noodzakelijk een rechtsreeks gevolg zijn van het begrazingsbeheer: de bodemvallen van beide proefvlakken verschuiven in dezelfde mate naar rechts en de significante veranderingen zijn dus eerder veroorzaakt door een algemene, niet-begrazingsgebonden verandering.

Site WP (Zeeruspanne, noordelijk begrazingsblok in de Westhoek) kent geen significante ($p = 0.005$) veranderingen (tabel 7.6). Uit de fig. 7.9 blijkt dat er inderdaad geen patroon zit in de positionering van de verschillende groepen bodemvallen.

Voor site WR (Smokkelpad, zuidelijk begrazingsblok in de Westhoek) vinden we voor de eerste as niet alleen een significant verschil ($p = 0.002$) tussen het begraasde en niet begraasde proefvlak, maar ook zien we significante verschillen ($p = 0.043$) in de samenstelling van de gemeenschappen van 1997 en 2000 (tabel 7.7). Deze veranderingen zijn echter niet te danken aan het begrazingsbeheer. Voor de tweede as geeft ANOVA enkel een gecombineerd effect ($p = 0.013$) aan. Deze schijnbare tegenstelling wordt verklaard in Fig. 7.10: voor het niet begraasde proefvlak treedt in het ordinatiediagram een lichte verschuiving op naar boven, terwijl in het begraasde een lichte verschuiving naar onder optreedt. Op die manier kon voor de effecten op zich geen significant verschil worden waargenomen.

Voor site WS (Smokkelpad, zuidelijk begrazingsblok in de Westhoek) is er een significant verschil ($p = 0.038$) tussen het begraasd en niet begraasd proefvlak t.o.v. de eerste ordinatie as (tabel 7.8). Dit verschil was echter reeds in 1997 aanwezig (fig. 7.11).

Tabel 7.9 toont voor site WW (Weide, zuidelijk begrazingsblok in de Westhoek) een significante verandering van 1997 naar 2000 t.o.v. de eerste ordinatie-as. Beide proefvlakken verschoven echter in dezelfde richting (fig. 7.12) zodat deze verandering eerder aan een algemene verandering in de site toegeschreven kan worden.

Aangezien bij de bemonstering in Ghyvelde in de verschillende onderzoeksjaren de bodemvallen niet op exact dezelfde plaatsen werden ingegraven en niet hetzelfde aantal bodemvallen werd gebruikt, wordt voor deze analyse een one-way ANOVA gebruikt. De analyse werd vier maal herhaald: twee maal om het verschil tussen de proefvlakken voor beide onderzoeksjaren te evalueren en twee maal om de verandering tussen 1998 en 1999 in beide proefvlakken na te gaan.
Uit tabel 7.10 en Fig. 7.13 blijkt dat toen het gebied slechts gedeeltelijk werd begraasd er een significant verschil ($p = 0.007$) optrad tussen het begraasde en niet begraasde perceel t.o.v. de eerste as. Hierbij kan het begraasde perceel eerder rechts in het ordinatiediagram worden geplaatst. Door in 1999 het gebied volledig te gaan begrazen is het oorspronkelijk van begrazing afgesloten deel significant ($p < 0.001$) veranderd t.o.v. 1998 voor de eerste as. Hierdoor werd het significante verschil in spinnenfauna tussen beide percelen opgeheven.

Op basis van de hierboven besproken variantie-analyse van de positie van de bodemvalreeksen in het ordinatiediagram werden verschillen in de spinnengemeenschappen van de verschillende sites en hun proefvlakken opgespoord. Zo kan worden aangetoond waar de gemeenschappen van twee proefvlakken van elkaar verschillen en waar veranderingen zijn opgetreden tussen beide bemonsteringscampagnes. Ook kan gemakkelijk een onderscheid worden gemaakt tussen veranderingen als gevolg van het beheer en veranderingen door natuulijk voorkomende schommelingen en veranderingen. In tegenstelling tot de significante veranderingen in sites HR (Kerkepanne, Houtsaegerduinen), WD (Duindoornpanne, Westhoek), WS (struweel aan Smokkelpad) en WW (Weide), kunnen deze binnen de begraasde proefvlakken van sites HD (Greenpark, Houtsaegerduinen) en WR (Smokkelpad, Westhoek) worden toegeschreven aan het gevoerde begrazingsbeheer.
Door het in 1999 de Fossiele Duinen van Ghyvelde volledig te gaan begrazen is de spinnengemeenschap van het oorspronkelijk van begrazing geëxcludeerde deel veranderd; hierdoor werd het verschil dat in 1998 aanwezig was tussen de gemeenschappen van beide percelen opgeheven.

7.4.5 Soortendiversiteit

Op het eerste zicht lijkt diversiteit een vrij simpel en eenduidig begrip. Wanneer men echter dieper op de materie ingaat, wordt men overvallen door de veelheid aan methoden en indices die voor het bepalen van biodiversiteit worden aangereikt. Allen hebben hun voor- en nadelen en specifieke invalshoek tot deze problematiek.
De moeilijkheid bestaat erin dat *biodiversiteit* een multi-dimensionaal concept is: het kan onmogelijk worden gevat in één enkel cijfer (MARRUGAN, 1988 en PURVIS & HECTOR, 2000). En toch is dat hetgene wat vele diversiteitsindices proberen te doen. Twee belangrijke facetten van biodiversiteit zijn *soortenrijkdom*, d.i. het aantal soorten, en *evenness*, d.i. hoe gelijk abundant soorten zijn (MARRUGAN, 1988; LONGINO, 2000; PURVIS & HECTOR, 2000 en GOTELLI & COLWELL, 2001). Door de combinatie van beide facetten als één getal te kwantificeren gaat veel informatie verloren en kan het resultaat fout worden geïnterpreteerd. Vele ecologen geloven dan ook dat deze indices hebben gefaald ons iets bij te brengen op het gebied van gemeenschapsecologie (LONGINO, 2000).
Het lijkt dus aan te raden beide facetten van biodiversiteit, zijnde soortenrijkdom en evenness, afzonderlijk te gaan bestuderen: een eenduidig resultaat is immers belangrijk om een veelheid aan gegevens juist te interpreteren.
In het ideale geval weerspiegelt de relatieve abundantie van soorten in een staal de relatieve abundantie van deze soorten in de bemonsterde gemeenschap. Zoals reeds eerder vermeld is dit met bodemvallen allerminst het geval (zie 7.2.3). Daarom wensen we in deze studie de invloed van het gevoerde beheer op de biodiversitit te beperken tot de invloed ervan op de soortenrijkdom van de verschillende spinnengemeenschappen.
De eenvoudigste manier om dat te doen is door het aantal gevangen soorten tussen de proefvlakken te vergelijken. Aangezien niet overal evenveel individuen werden bemonsterd (table 7.11) en men kan aannemen dat er meer soorten zullen worden gevonden naarmate er meer individuen worden onderzocht, wordt deze methode hier niet gebruikt.
Een soortenaccumulatiecurve toont hoe het aantal gevonden soorten toeneemt naarmate staalname vordert; dit aantal neemt eerst snel toe en bereikt dan eventueel een asymptoot eens er geen soorten meer worden ontdekt. Daaruit volgt dat de ruwe gegevens (aantal soorten waargenomen) enkel kunnen worden gebruikt indien een duidelijke asymptoot wordt bereikt (GOTELLI & COLWELL, 2001).
Een interessante manier om het probleem van een ongelijke staalname te omzeilen is rarefactie (JAMES & RATHBUN, 1981; DESENDER *et al.*, 1999a en b). Bij deze methode worden de gegevens geïnterpoleerd naar kleinere stalen en wordt de soortenrijkdom geschat voor het stijgende deel van de soortenaccumulatiecurve. De relatieve evenness van de verschillende gemeenschappen kan worden vergeleken door de steilheid van derarefactiecurven te vergelijken. Wanneer de rarefactiecurven echter kruisen, wordt het wel moeilijk uitspraken te doen over de soortenrijkdom van de onderzochte gemeenschappen.
Anderzijds resulteerden verschillende statistische studies in een groot aantal schatters van de asymptotische soortenrijkdom. Het gaat hier dus om methoden die de gegevensset extrapoleren; de soortenrijkdom wordt geschat in het deel van de soortenaccumulatiecurve waar deze zijn asymptoot bereikt. Op die manier krijgen we een beeld van het totaal aantal soorten aanwezig in een gemeenschap.

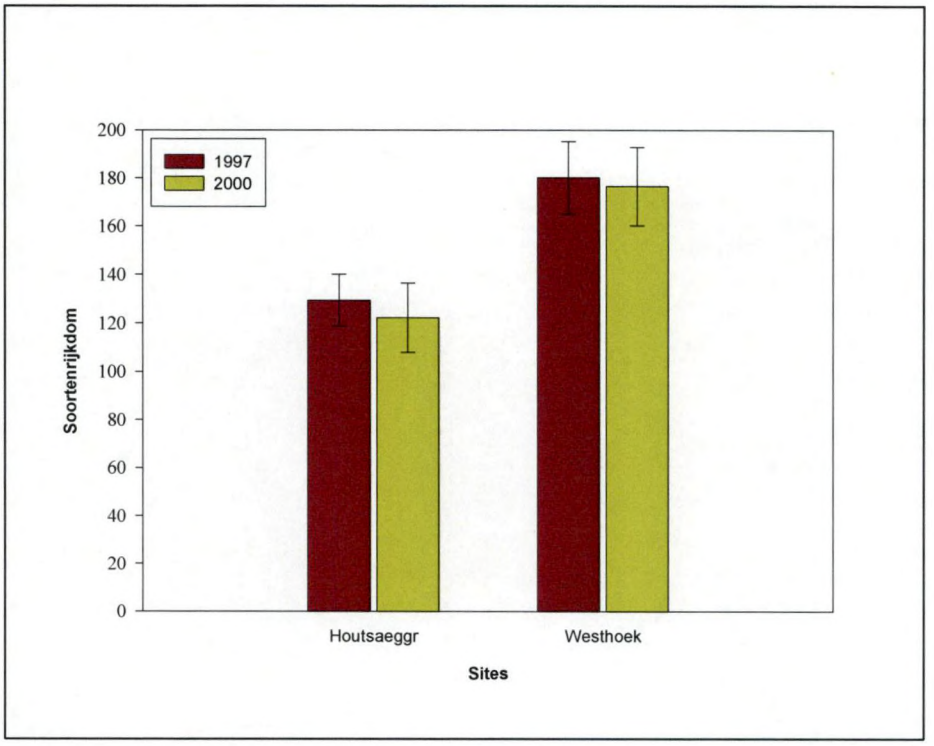
Asymptotische schatters van soortenrijkdom, zoals ze in GOTELLI & COLWELL (2001) worden genoemd, hebben dus niet de pretentie diversiteit te schatten. Ze willen enkel een idee geven van het totaal aantal soorten dat in een gemeenschap kan worden gevonden.
Veelbelovend zijn de niet-parametrische methoden gebaseerd op mark-recapture statistieken (COLWELL & CODDINGTON, 1994; LONGINO, 2000 en GOTELLI & COLWELL, 2001). Deze niet-parametrische schatters gebruiken informatie over de distributie van zeldzame soorten in de gegevensset. Hoe groter het aantal zeldzame soorten in de dataset, hoe waarschijnlijker dat nog andere aanwezige soorten niet werden bemonsterd. Op die manier wordt een idee verkregen over de volledigheid van de staalname: hoe meer soorten slechts een of twee maal worden gevangen hoe minder volledig de reeds bekomen soortenlijst.
CHAO en collega's ontwikkelden een set van niet-parametrische methoden om het aantal klassen te schatten in een sampling universe (CHAO, 1984; CHAO, 1987; CHAO & LEE, 1992; CHAO *et al.*, 1993 en LEE & CHAO, 1994). In COLWELL & CODDINGTON (1994) en CHAZDON *et al.* (1998) worden deze methoden geëvalueerd voor hun toepassing in het schatten van de soortenrijkdom met biologische datasets als basis.
Voor het vergelijken van de soortenrijkdom van de verschillende proefvlakken binnen een site, kiezen we voor de *Chao 2-schatter voor soortenrijkdom*. Het is een schatter gebaseerd op aan- en afwezigheidsgegevens. De berekeningen voor *Chao 2* en bijhorende standaard deviatie gebeurde met het statistisch programma EstimateS (COLWELL, 2000).

Tabel 7.11 - Aantal gevangen individuen en soorten en *Chao 2*-geschatte soortenaantallen voor de Westhoek en de Houtsaegerduinen; totale aantallen en aantallen voor het totaal van begraasde en niet begraasde proefvlakken, voor beide onderzoeksjaren

Gebied	**Beheer**	**Onderzoeksjaar**	**# gevangen ind.**	**# gevangen soorten**	***Chao 2*-estim. (std. dev.)**
Houtsaeger	N + G	1997	4153	109	129,34 (10,75)
		2000	6818	101	122,11 (14,34)
Westhoek	N + G	1997	16038	152	172,36 (11,6)
		2000	19265	152	173,11 (14,34)
Houtsaeger	N	1997	1771	85	110,14 (14,32)
		2000	2797	81	94,98 (10,04)
	G	1997	2186	88	117,07 (16,04)
		2000	4021	87	95,04 (6,00)
Westhoek	N	1997	7067	127	144,69 (10,22)
		2000	8631	138	159,04 (11,41)
	G	1997	6342	135	183,14 (26,65)
		2000	7705	131	140,07 (15,92)

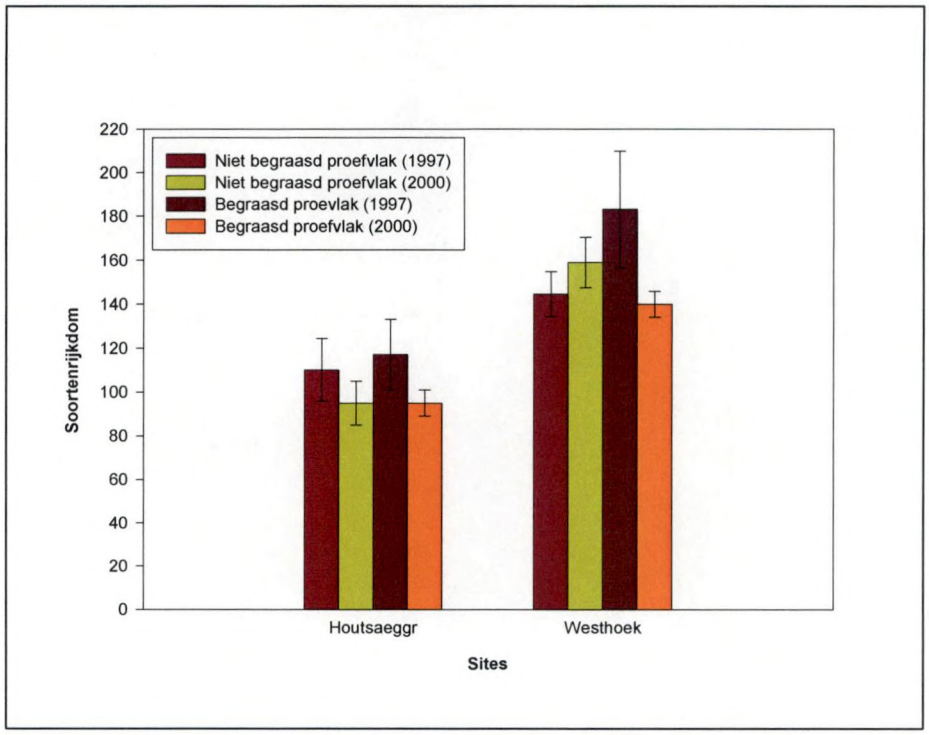
Tabel 7.11 geeft voor beide onderzoeksjaren een overzicht van het aantal gevangen individuen en soorten en de *Chao 2*-geschatte soortenaantallen (en standaard deviaties) voor de Westhoek en de Houtsaegerduinen enerzijds en voor het totaal van begraasde en niet begraasde proefvlakken van Westhoek en Houtsaegerduinen anderzijds. Wanneer het aantal gevangen soorten voor de in tabel 7.11 gegeven assemblages van proefvlakken worden vergeleken, stelt men vast dat op één uitzondering na, deze aantallen tussen 1997 en 2000 onveranderd zijn. Vergelijken we echter de *Chao 2*-geschatte waarden, zien we dat er toch wel opvallende verschillen in soortenrijkdom zijn waar te nemen tussen onderzoeksjaren 1997 en 2000. Dit voorbeeld toont nog maar eens dat wanneer tijdens een staalname geen rekenschap wordt gegeven van het aantal onderzochte individuen, vergelijkingen op basis van het totaal aantal gevangen soorten tot sterk vertekende resultaten kunnen leiden.

Figuur 7.14 - Chao 2-geschatte soortenrijkdom voor de Westhoek en de Houtsaegerduinen voor beide onderzoeksjaren



Uit Fig. 7.14 blijkt dat de *Chao 2*-geschatte waarden voor de soortenrijkdom voor de verschillende onderzochte duinterreinen na drie jaar extensieve begrazing niet zijn veranderd. Voor de Westhoek werd voor de opstelling van deze figuur geen rekening gehouden met de gegevens verzameld van midden november tot begin april aangezien deze voor het onderzoeksjaar 2000 niet volledig zijn.
Aanvullend op de vorige figuur laat Fig. 7.15 toe de veranderingen in soortenrijkdom voor beide Vlaamse Natuurreservaten te vergelijken voor het totaal van begraasde en niet begraasde proefvlakken. Hiervoor werden enerzijds de begraasde en anderzijds de niet begraasde terreinen als één proefvlak beschouwd. Gegevens voor site WO werden buiten beschouwing gelaten aangezien daar geen van begrazing geëxcludeerd proefvlak werd opgericht. Voor de Houtsaegerduinen kon in 1997 geen verschil worden waargenomen in soortenrijkdom tussen het begraasde en niet begraasde proefvlak. In 2000 blijkt voor beide beheersvormen een afnemende trend in het aantal soorten aanwezig. In 1997 was het totaal van begraasde percelen van de Westhoek opvallend soortenrijker dan de niet begraasde percelen. Dit verschil vinden we tijdens de staalname van 2000 niet meer terug: er is eerder een trend naar begraasde percelen waar minder soorten kunnen worden aangetroffen dan in de niet begraasde percelen.

Figuur 7.15 - Chao 2-geschatte soortenrijkdom voor totaal van begraasde en niet begraasde proefvlakken voor de Westhoek en de Houtsaegerduinen



Tabel 7.12 en 7.13 geeft voor beide onderzoeksjaren een overzicht van het aantal gevangen individuen en soorten voor de onderzochte sites en hun proefvlakken. In de laatste kolom van diezelfde tabel worden de *Chao 2*-geschatte soortenaantallen voor de verschillende proefvlakken samengevat; tussen haakjes wordt hun standaard deviatie vermeld.

Tabel 7.12 - Aantal gevangen individuen en soorten en *Chao 2*-geschatte soortenrijkdom voor de verschillende proefvlakken van de Houtsaegerduinen, voor beide onderzoeksjaren

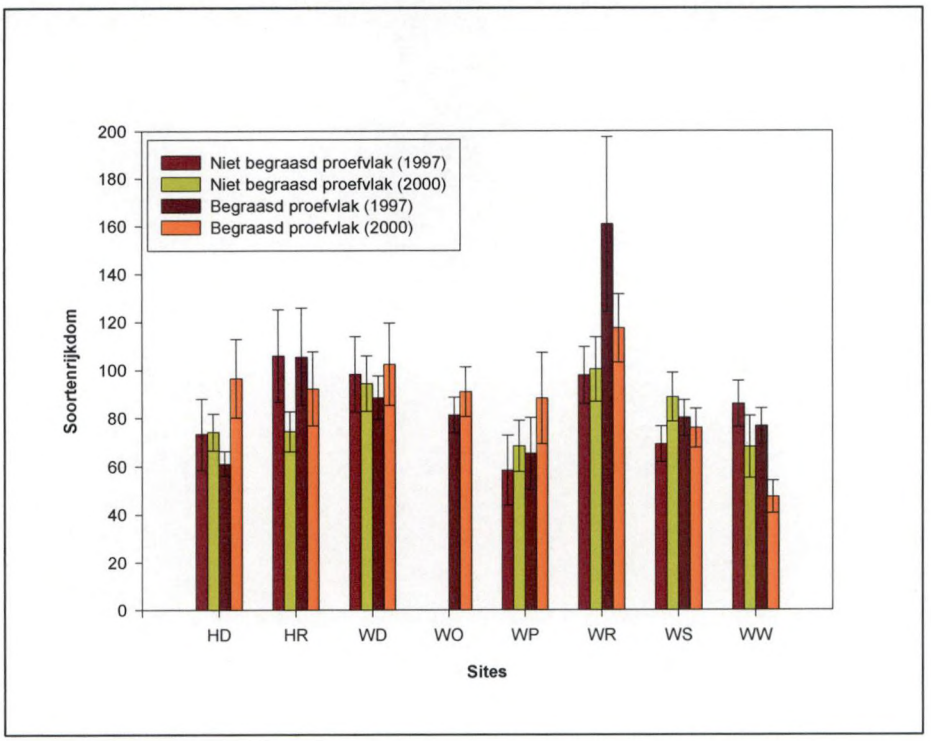
Site	Beheer	Onderzoeksjaar	# gevangen ind.	# gevangen soorten	*Chao 2*-estimator (std. dev.)
HD	N	1997	761	54	73.27 (14.79)
		2000	1276	64	74.06 (7.6)
	G	1997	840	55	61.04 (5.14)
		2000	1482	73	96.46 (16.35)
HR	N	1997	1010	72	105.93 (19.3)
		2000	1521	63	74.39 (8.33)
	G	1997	1542	71	105.48 (20.31)
		2000	2539	69	92.21 (15.45)

Tabel 7.13 - Aantal gevangen individuen en soorten en *Chao 2*-geschatte soortenrijkdom voor de verschillende proefvlakken van de Westhoek, voor beide onderzoeksjaren

Site	Beheer	Onderzoeksjaar	# gevangen ind.	# gevangen soorten	*Chao 2*-estimator (stand. dev.)
WD	N	1997	1488	73	98.19 (15.81)
		2000	1029	74	94.36 (11.6)
	G	1997	1462	74	88.48 (8.99)
		2000	1284	73	102.34 (17.19)
WO	G	1997	3036	69	81.19 (7,51)
		2000	3164	74	90.92 (10.32)
WP	N	1997	1799	41	58.31 (14.52)
		2000	2734	55	68.43 (10.58)
	G	1997	1679	46	65.27 (14.79)
		2000	2659	60	88.25 (18.97)
WR	N	1997	1736	78	97.78 (11.9)
		2000	1416	77	100.28 (13.49)
	G	1997	1661	94	160.79 (36.66)
		2000	1236	90	117.41 (14.24)
WS	N	1997	791	58	69.21 (7.32)
		2000	833	71	88.69 (10.22)
	G	1997	691	67	80.07 (7.46)
		2000	590	62	75.83 (8.1)
WW	N	1997	2781	70	85.86 (9.61)
		2000	2858	51	68.11 (12.75)
	G	1997	1949	65	76.7 (7.41)
		2000	2103	40	47.41 (6.79)

In Fig. 7.16. worden de gegevens m.b.t. soortenrijkdom, *Chao 2*-geschat, voor de verschillende proefvlakken en telkens voor beide onderzoeksjaren voorgesteld. De aangeduide foutenvlaggen werden, zoals in alle figuren van deze alinea, getekend op basis van de standaard deviaties berekend door EstimateS (COLWELL, 2000).
In site HD (Greenpark, Houtsaegerduinen) is het begraasd proefvlak in 2000 soortenrijker dan het geval was voor 1997, terwijl zo'n evolutie in het niet-begraasd proefvlak niet kan worden vastgesteld. Voor site HR (Kerkepanne, Houtsaegerduinen) is de daling in soortenrijkdom van het begraasde proefvlak minder uitgesproken dan deze van het niet begraasde proefvlak.
Het begraasde proefvlak van site WR (Smokkelpad, Westhoek) werd in 1997 gekenmerkt door een opvallend hoge soortenrijkdom en kon in vergelijking met het niet begraasde proefvlak een groter aantal soorten worden gevonden in het begraasde deel van site WR. Van dit verschil is in 2000 niet veel meer te merken.
Niettegenstaande door de hoge waterstand tijdens de wintermaanden deze slechts fragmentair konden worden bemonsterd, ligt de *Chao 2*-geschatte soortenrijkdom voor het niet begraasde proefvlak van WS (Struweel aan Smokkelpad, Westhoek) in 2000 hoger dan in 1997; voor het begraasde proefvlak vinden we dit niet terug.
In site WW (Weide, Westhoek) merken we een daling van het aantal soorten in 2000. Deze daling is meer uitgesproken in het begraasde proefvlak dan in het referentieproefvlak. Ongetwijfeld is die afname te wijten aan het feit dat gedurende 5 maanden geen gegevens konden worden verzameld door de hoge waterstanden.

Figuur 7.16 - Chao 2-geschatte soortenrijkdom voor de verschillende proefvlakken van de Houtsaegerduinen en de Westhoek

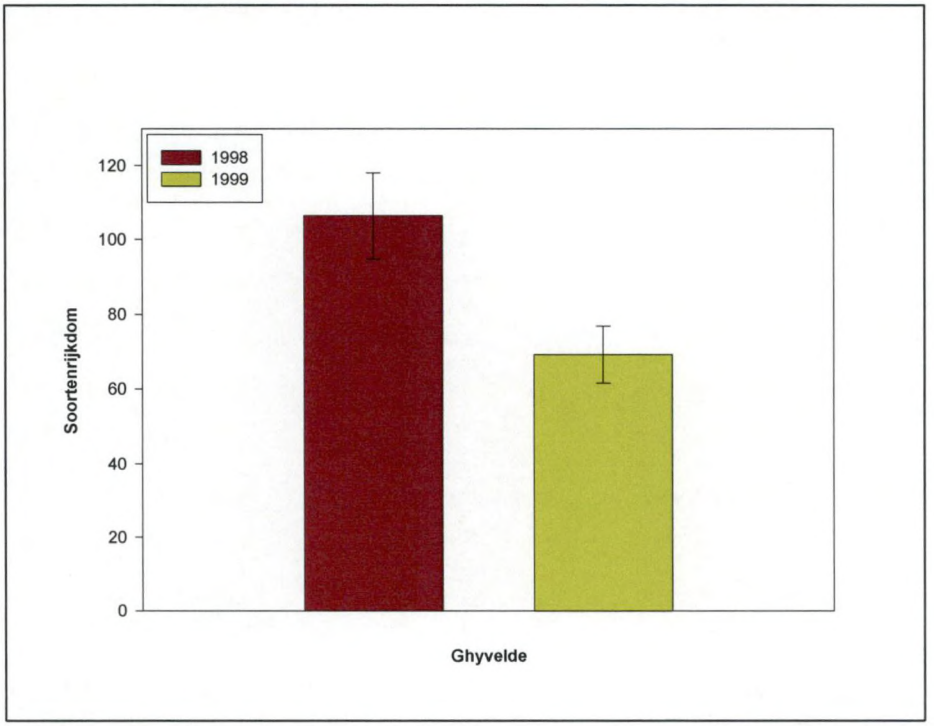


Tabel 7.14 - Aantal gevangen individuen en soorten en *Chao 2*-geschatte soortenrijkdom voor Le Dune fossile de Ghyvelde; totale aantallen en aantallen voor beide proefvlakken, voor beide onderzoeksjaren

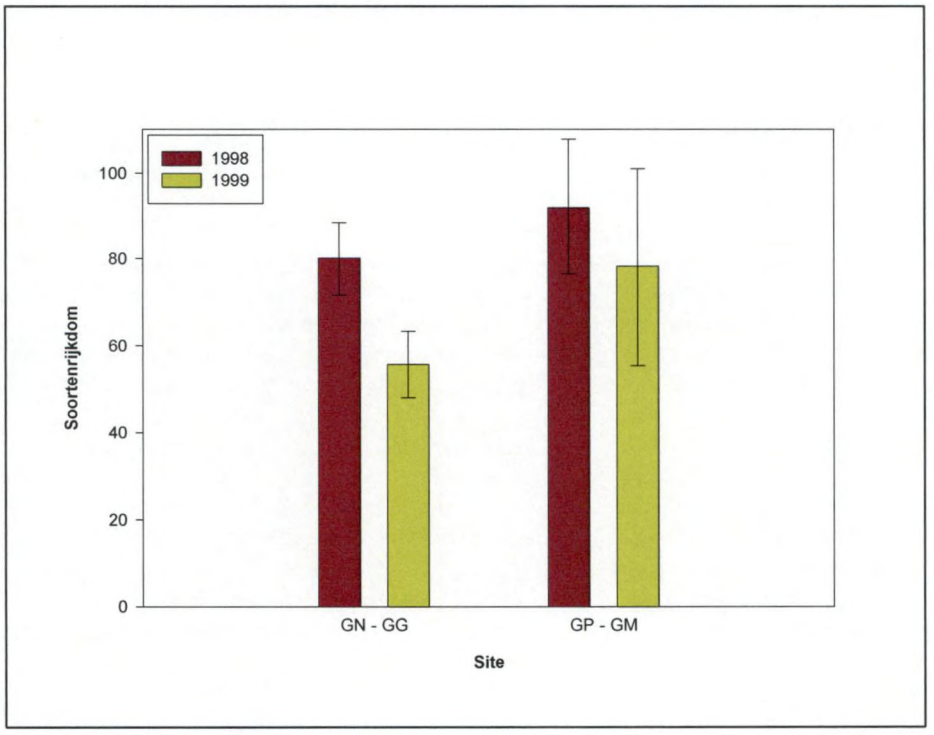
Gebied	**Proefvlak**	**Onderzoeksjaar**	**# gevangen ind.**	**# gevangen soorten**	***Chao 2*-estimator (std. dev.)**
Ghyvelde		1998	1466	86	106,36 (11,6)
		1999	2068	60	69,17 (7,61)
Ghyvelde	GN - GG	1998	633	66	80,09 (8,48)
		1999	1437	47	55,75 (7,67)
	GP - GM	1998	833	63	92,07 (15,61)
		1999	649	48	78,21 (22,78)

Tabel 7.14 geeft voor beide onderzoeksjaren een overzicht van het aantal gevangen individuen en soorten en de *Chao 2*-geschatte soortenaantallen (en standaard deviaties) voor het onderzochte gebied van Ghyvelde enerzijds en voor beide proefvlakken van Ghyvelde anderzijds. Voor deze analyses werden bij de eerste staalnameperiode voor elk onderzocht proefvlak de gegevens van 2 bodemvallen genegeerd. Dit was nodig omdat op sommige sites precies 2 bodemvallen over langere periode geïnundeerd werden door grond- of oppervlaktewater, waardoor hun resultaten niet vergelijkbaar zijn met de overige, niet volgestroomde bodemvallen. Aangezien daarom voor de tweede staalnameperiode slechts 3 bodemvallen per proefvlak gebruikt konden worden, waren wij genoodzaakt consequent en voor alle sites 2 bodemvallen te negeren omwille van onderlinge vergelijkbaarheid. Uit Fig. 7.17 blijkt dat de *Chao 2*-geschatte waarden voor de soortenrijkdom van Ghyvelde sterk zijn afgenomen van 1998 naar 1999. Dit kan waarschijnlijk verklaard worden door een uitbreiding van de begrazing naar het volledige gebied waardoor een belangrijke variatie van het gebied verloren ging. Fig. 7.18 toont de evolutie van de soortenrijkdom voor beide proefvlakken: hieruit blijkt dat de afname het sterkst is waar de verandering in het beheer het sterkst is nl. in het voormalig niet begraasd terrein.

Figuur 7.17 - Chao 2-geschatte soortenrijkdom voor Le Dune fossile de Ghyvelde voor beide onderzoeksjaren



Figuur 7.18 - Chao 2-geschatte soortenrijkdom voor Le Dune fossile de Ghyvelde voor beide proefvlakken, voor beide onderzoeksjaren



Na drie jaar extensieve begrazing blijken noch de arachnofauna van het VNR de Westhoek noch die van het VNR de Houtsaegerduinen rijker te zijn geworden. Wanneer echter het totaal van begraasde en het totaal van niet begraasde

proefvlakken wordt beschouwd blijkt de soortenrijkdom in beide afgenomen te zijn. Voor De Houtsaegerduinen en De Westhoek geldt dat waar in 1997 het begraasde proefvlak opvallend soortenrijker was dan het niet begraasde proefvlak, dit in 2000 eerder andersom is. Wanneer de verschillende sites van deze gebieden afzonderlijk worden bestudeerd, merken we dat het begraasde proefvlak van de Gewoon struisrietsite (HD) in de Houtsaegerduinen een positieve evolutie kent van 1997 naar 2000 op gebied van soortenrijkdom. De soortenrijkdom van het begraasde deel van de site in het Duinroosgrasland (HR) kent een minder negatieve evolutie dan deze van het niet begraasde proefvlak. Voor de sites van de Westhoek is dit niet het geval.
Voor Ghyvelde blijkt dat de *Chao 2*-geschatte waarden voor de soortenrijkdom sterk zijn afgenomen van 1998 naar 1999. Dit kan waarschijnlijk verklaard worden door een uitbreiding van de begrazing naar het volledige gebied waardoor een belangrijke variatie in vegetatiestructuur van het gebied verloren ging.

7.5 Invloed van het gevoerde begrazingsbeheer onderzocht aan de hand van indicatorsoorten

7.5.1 Veranderingen in het aantal Rode Lijstsoorten

Voor elke site van de reservaten van de Westhoek en de Houtsaegerduinen (met uitzondering van site WO) werd voor beide onderzoeksjaren a.h.v. een Mann Whitney *U*-significantie test nagegaan of in één van beide proefvlakken, zijnde het begraasde of het niet begraasde proefvlak, meer Rode Lijstsoorten of meer individuen van Rode Lijstsoorten werden gevonden. In 1997 werden significant meer Rode Lijstsoorten gevangen in het niet begraasde proefvlak van site WD (Duindoornpad, Westhoek) en significant meer individuen van Rode Lijstsoorten werden aangetroffen in het begraasde proefvlak van site WR (Smokkelpad, Westhoek), dit telkens in vergelijking met het bijhorende proefvlak. Voor het onderzoeksjaar 2000 werden echter geen significante verschillen aangetroffen. Een samenvatting van de resultaten van deze analyses werd opgenomen in bijlage 7.3a Deze analyse werd ook uitgevoerd voor het gebied van de fossiele duinen van Ghyvelde: toen het gebied nog maar gedeeltelijk werd begraasd werden in het begraasde deel significant meer individuen van RL-soorten gevangen dan in het niet begraasde deel. Door het gebied volledig te gaan begrazen is dit verschil te niet gedaan. Een samenvatting van deze resultaten is ook te vinden in bijlage 7.3b.

7.5.2 Veranderingen in indicatorsoorten

Om voor de verschillende proefvlakken van elke site indicatorsoorten te bepalen, werd gebruik gemaakt van de Indicator-value Methode (DUFRÊNE & LEGENDRE, 1997). Aangezien het hier gaat om een vrij recent ontwikkelde methode, wordt hier dieper ingegaan op de methodiek ervan.
De Indicator-value Methode kent twee grote vernieuwingen: ten eerste leidt deze indicatorsoorten af van om het even welke hiërarchische of niet-hiërarchische siteclassificatiemethode. Een tweede nieuwigheid vindt men in de manier waarop de associatie tussen soorten en siteclusters wordt gemeten. De indicatorwaarde van een soort is namelijk enkel gebaseerd op abundanties van die soort en vergelijkingen van voorkomen zonder met andere soorten te vergelijken, zodat deze methode niet tegenstrijdig is met de bevindingen van (zie 7.2.3). Het gaat hier dus duidelijk om een symmetrische indicator.
Deze nieuwe benadering bestaat eigenlijk uit drie delen. In de eerste stap worden de sampling units gegroepeerd, gebruik makend van één van de klassieke methoden (CA, DCA, ...) of een ander aangewezen methode. De tweede stap bestaat uit de identificatie van indicatorsoorten overeenkomstig de verschillende groepen van de sitetypologie. Een *indicatorsoort* wordt gedefinieerd als de meest karakteristieke soort van elke groep: meest abundant in een bepaalde groep en aanwezig in het grootste deel van de sites die tot die groep behoren. Er wordt dus niet alleen rekening gehouden met de relatieve abundantie van de soort, maar ook met de relatieve frequentie van voorkomen. Deze tweeledigheid stelt ons in staat onderscheid te maken tussen twee verschillende indicatoren. Asymmetrische indicatorsoorten beantwoorden alleen aan het eerste deel van de tweeledigheid. De definitie van symmetrische indicatorsoorten omvat beide. Om het tweede deel van de dualiteit in rekening te brengen werd een nieuwe index gedefinieerd.

De indicatorwaarde ($INDVAL_{ij}$) van soort i in sitecluster j wordt als volgt berekend:

$$INDVAL_{ij} = A_{ij} \times B_{ij} \times 100$$

waarin $A_{ij} = Nind_{ij}/Nind_i$ en $B_{ij} = Nsites_{ij}/Nsites_j$

A_{ij} is de gemiddelde abundantie van soort i in sites van groep j in vergelijking met alle groepen in de studie. $Nind_{ij}$ is het gemiddeld aantal individuen van soort i in sites van groep j, terwijl $Nind_i$ de som is van de gemiddelden van alle groepen. A_{ij} is maximaal wanneer soort i enkel aanwezig is in cluster j. B_{ij} is de relatieve frequentie van voorkomen van soort i in sites van groep j, hierin is $Nsites_{ij}$ het aantal sites in cluster j waar soort i aanwezig is. $Nsites_j$ is het totaal aantal sites in die cluster. B_{ij} is maximaal wanneer soort i aanwezig is in alle sites van cluster j. A en B worden vermenigvuldigd omdat ze onafhankelijk informatie geven over de soortendistributie. Vermenigvuldigen met honderd levert percentages. De indicatorwaarde voor soort i voor een typering is de grootste waarde van $INDVAL_{ij}$ over alle groepen van de typering:

$$INDVAL_i = \max [INDVAL_{ij}]$$

In een derde stap wordt dan de statistische significantie bepaald. Deze wordt getest aan de hand van random reallocaties van de sites over sitegroepen. Voor deze nieuwe combinaties worden voor de soorten opnieuw de indicatorwaarden berekend en bij significantie zijn deze waarden met een drempel van 5% kleiner dan de orginele waarde. In Pcord 4.0, waarmee deze analyse werd uitgevoerd, wordt deze significantie berekend a.h.v. een Monte-carlo test ($p < 0.05$).
Voor een uitgebreidere bespreking van deze methode verwijzen we naar DUFRÈNE & LEGENDRE (1997), waarin de hierboven vermelde voordelen en verdere mogelijkheden van de Indicator-value Methode verder worden uitgediept.
Voor het analyseren van de evolutie in indicatorsoorten werd voor elke site van De Westhoek en De Houtsaegerduinen afzonderlijk een analyse uitgevoerd. De indicatoren die op die manier werden bekomen gelden dus niet noodzakelijk als indicatoren voor deze percelen als de volledige dataset zou worden gebruikt, of als deze bemonsteringscampagnes in een breder kader worden gebruikt. Op die manier wordt wel een overzicht gekregen voor welke soorten een begraasd en niet begraasd proefvlak van elkaar verschillen. Door de ecologie van deze soorten te bestuderen kan een beeld worden geschetst van de veranderingen die de begrazing door grote herbivoren heeft teweeggebracht. Een overzicht voor de op die manier bekomen indicatoren voor de verschillen sites en proefvlakken is gegeven in tabellen 7.15. tot 7.19.
BONTE *et al.* (2002a) analyseerden een dataset van meer dan 170 jaarrond bodemvalbemonsteringen uit de meest uiteenlopende duinbiotopen en vonden significante indicatorsoorten voor zo goed als alle onderscheiden biotopen. In een eerste opdeling van de habitats worden enerzijds eutrofe en anderzijds meso- en oligotrofe vegetaties onderscheiden. Op het laagste niveau worden de eutrofe vegetaties onderverdeeld in duinbos, duinstruweel, dens grasland, grasland/struweelmozaiekvegetaties en natte, strooiselrijke ruigten. Bij de meso- en oligotrofe milieus maakt men een onderscheid tussen kort, door konijnen begraasd grasland, gemaaide mesotrofe duinpannen, mosduinen, helmduinen en antropogeen verstoorde, zandige bodems.

7.5.2.1 Evolutie in indicatorsoorten voor De Westhoek en De Houtsaegerduinen onderzocht per site

Tabel 7.15 - Overzicht van significante (Monte Carlo-permutatietest, $p < 0.05$) indicatorsoorten en hun indicatorwaarde voor site HD (Greenpark, Houtsaegerduinen)

Jaar	Proefvlak	Soort	Indicatorwaarde
1997	Niet begraasd	*Bathyphantes parvulus*	75,5
	Begraasd	*Monocephalus fuscipes*	75,7
		Trochosa terricola	77,3
2000	Niet begraasd	*Bathyphantes parvulus*	65,9
		Gonatium rubens	66,1
		Saaristoa abnormis	75,0
		Theridion bimaculata	67,6
	Begraasd	*Alopecosa pulverulenta*	88,7
		Euryopis flavomaculata	81,1
		Meioneta saxatilis	85,7
		Pachygnatha degeeri	86,0
		Trochosa terricola	74,8
		Walckenaeria acuminata	81,8
		Walckenaeria antica	68,8

Beide proefvlakken van de site HD (Greenpark, Houtsaegerduinen) worden zowel bij de uitgangssituatie als bij een eerste monitoringsevaluatie gekenmerkt door soorten die volgens BONTE *et al.* (2002a) in duingebieden typerend zijn voor eutrofe vegetaties (*Bathyphantes parvulus*, *Gonatium rubens*, *Theridion bimaculata*, *Trochosa terricola*, *Alopecosa pulverulenta*, *Euryopis flavomaculata*, *Meioneta saxatilis*, *Trochosa terricola* en *Walckenaeria acuminata*) en volgens BONTE *et al.* (2002a) geen specifieke eisen stellen aan hun biotoop. *Euryopis flavomaculata* staat in de Rode Lijst als kwetsbare soort en wordt geplaatst binnen de habitatcategorie 'droog, oligotroof grasland met ruige vegetatie' (MAELFAIT *et al.*, 1998). *Saaristoa abnormis* en *Monocephalus fuscipes* zijn eerder kenmerkend voor houtig struweel (BONTE *et al.*, 2002a). Terwijl in 1997 het begraasde perceel nog werd gekenmerkt door *Monocephalus fuscipes*, een soort van houtig struweel, vinden we in 2000, naast enkele eurytope soorten ook enkele soorten van dense graslanden (*Pachygnatha degeeri* en *Walckenaeria antica*) (BONTE et al., 2002a) en een soort van 'droge oligotrofe graslanden met ruige vegetatie' (*Euryopis flavomaculata*) terug.

Tabel 7.16 - Overzicht van significante (Monte Carlo-permutatietest, $p < 0.05$) indicatorsoorten en hun indicatorwaarde voor site HR (Kerkepanne, Houtsaegerduinen)

Jaar	Proefvlak	Soort	Indicatorwaarde
1997	Niet begraasd		
	Begraasd	*Alopecosa pulverulenta*	75,4
		Enoplognatha thoracica	100,0
		Erigone dentipalpis	80,0
		Ozyptila simplex	67,6
		Pachygnatha degeeri	95,7
2000	Niet begraasd	*Agroeca proxima*	76,1
		Argenna subnigra	100,0
		Pocadicnemis juncea	86,1
		Theridion bimaculatum	83,3
		Walckenaeria atrotibialis	81,7
	Begraasd	*Alopecosa pulverulenta*	76,1
		Bathyphantes gracilis	80,4
		Lepthyphantes tenuis	65,6
		Ozyptila simplex	67,6
		Pardosa pullata	93,7
		Pelecopsis parallela	80,0
		Pachygnatha degeeri	79,7
		Tapinocyba praecox	84,6

Voor het niet begraasd proefvlak van HR (Kerkepanne, Houtsaegerduinen) konden voor het onderzoeksjaar 1997 geen indicatorsoorten worden aangeduid. In 2000 wordt dit proefvlak voornamelijk gekenmerkt door soorten van eutrofe vegetaties (*Pocadicnemis juncea*, *Theridion bimaculatum* en *Walckenaeria atrotibialis*) (BONTE *et al.*, 2002a). *Agroeca proxima* is een wijdverbreide soort (ROBERTS, 1987; LOCKET & MILLIDGE, 1951) die zowel in extreem droge als extreem vochtige gebieden voorkomt (MAURRER & HÄNGGI, 1990). *Argenna subnigra* is een bedreigde soort van zandig grasland en heide (MAELFAIT *et al.*, 1998 en ROBERTS, 1998). Het begraasde proefvlak wordt in beide onderzoeksjaren gekenmerkt door soorten van dense graslanden (*Pachygnatha degeeri* en *Enoplognatha thoracica*) (BONTE *et al.*, 2002a). *Ozyptila simplex* en *Alopecosa pulverulenta* zijn wijdverbreide soorten van eutrofe vegetaties (BONTE *et al.*, 2002a). *Pardosa pullata* is een soort van zeer uiteenlopende, vaak vochtige, maar ook droge biotopen (ROBERTS, 1998) en wordt in duinen als typerend gevonden voor eutrofe, natte duinpannen (BONTE *et al.*, 2002a); *Pelecopsis parallela* is een soort van droog, mesotroof grasland (BONTE *et al.*, 2002a).

Tabel 7.17 - Overzicht van significante (Monte Carlo-permutatietest, $p < 0.05$) indicatorsoorten en hun indicatorwaarde voor site WD (Duindoornpad, Westhoek)

Jaar	Proefvlak	Soort	Indicatorwaarde
1997	Niet begraasd	*Drassodes cupreus*	88,9
		Meioneta saxatilis	78,3
	Begraasd	*Zora spinimana*	71,7
		Ceratinella brevis	90,9
		Dicymbium nigrum	93,7
		Gongylidiellum vivum	80
		Pirata latitans	89,7
2000	Niet begraasd	*Meioneta saxatilis*	87,9
		Zelotes electus	100
	Begraasd	*Walckenaeria atrotibialis*	78,7
		Bathyphantes gracilis	79,4
		Erigone atra	92,7
		Erigone dentipalpis	80
		Gongylidiellum vivum	85,7
		Pirata hygrophilus	87,5
		Pirata latitans	84,2

In 1997 wordt het niet begraasd deel van site WD (Duindoornpad, zuidelijk begrazingsblok Westhoek) gekenmerkt door *Drassodes cupreus* en *Meioneta saxatilis*, respectievelijk typisch voor helm- en mosduinen en eutrofe vegetatie (BONTE *et al.*, 2002a). *Meioneta saxatilis* en *Zelotes electus*, een kwetsbare soort van droge, oligotrofe graslanden met grazige pollen (MAELFAIT *et al.*, 1998), onderscheiden het niet begraasd deel van site WD in 2000. In 1997 werd het begraasd proefvlak gekenmerkt door soorten van eutrofe, natte duinpannen (*Dicymbium nigrum* en *Pirata latitans*), eutrofe vegetaties (*Walckenaeria atrotibialis*), mesotrofe duinpannen (*Gonglidiellum vivium*) en degraderend struweel (*Ceratinella brevis*) (BONTE *et al.*, 2002a). In 2000 valt onmiddellijk het voorkomen van storingssoorten *Erigone atra en E. dentipalpsis* als indicatorsoorten op, deze verstoring hoeft echter niet noodzakelijk veroorzaakt te zijn door de aanwezigheid van grote grazers: ook een hogere overstromingsfrequentie zou ook aan de basis kunnen liggen. *Pirata hygrophilus* en *P. latitans* worden gevonden op allerlei vochtige plekken en verkozen in 2000 blijkbaar het begraasde perceel boven het niet begraasde perceel. Dit is een aanwijzing dat de laatste hypothese zeer plausibel is.
In 1997 werd het niet begraasde proefvlak van site WP (Zeeruspanne, noordelijk begrazingsblok Westhoek) gekenmerkt door *Oedothorax apicatus*, een storingssoort van mesotrofe duinpannen (BONTE *et al.*, 2002a); het begraasd proefvlak had als kensoort *Pelecopsis nemoralis*, een bedreigde soort van thermofiele, oligotrofe graslanden (MAELFAIT *et al.*, 1998). In 2000 konden echter voor het begraasde perceel geen indicatorsoorten worden aangeduid. Het niet begraasde perceel daarentegen wordt gekenmerkt door enkele interessante soorten: *Arctosa perita* is een bedreigde soort die is gebonden aan zandige terreinen (MAELFAIT *et al.*, 1998); in de Belgische kustduinen bereikt de soort haar hoogste abundanties in helmduinen (BONTE, 2001). Alle *Erigone*-soorten (echte storingssoorten) die indicatief zijn voor dit perceel zijn volgens BONTE *et al.* (2002a) typisch voor mesotrofe vegetaties. *E. promiscua* is in onze streken ongetwijfeld de zeldzaamste vertegenwoordiger van dit genus. De soort wordt gevonden in helmduinen en jonge, vochtige pannen en is een kritische soort van zandige, oligotrofe graslanden (MAELFAIT *et al.*, 1998). De op het eerste zicht vreemde voorkeur van laatstgenoemde soorten voor het niet begraasde perceel kan misschien verklaard worden door een hogere verstoring in dit perceel door ingrijpendere overstromingen in dit deel van de Zeeruspanne en is dus misschien te wijten aan een structureel verschil tussen beide proefvlakken.

Tabel 7.18 - Overzicht van significante (Monte Carlo-permutatietest, $p < 0.05$) indicatorsoorten en hun indicatorwaarde voor site WP (Zeeruspanne, Westhoek)

Jaar	Proefvlak	Soort	Indicatorwaarde
1997	Niet begraasd	*Oedothorax apicatus*	70,5
	Begraasd	*Pelecopsis nemoralis*	80
2000	Niet begraasd	*Arctosa perita*	62,6
		Erigone arctica	71
		Erigone promiscua	61,7
		Erigone vagans	76,4
	Begraasd		

Bij het vastleggen van de uitgangssituatie (1997) werden beide proefvlakken van site WR (Smokkelpad, zuidelijk begrazingsblok Westhoek) gekenmerkt door soorten van eutrofe vegetaties (*Centromerus sylvaticus*, *Ero furcata* en *A. pulverulenta*) en van eutrofe, natte vegetaties (*P. pullata*) (BONTE *et al.*, 2002a). Dit is voor het niet begraasd perceel in 2000 nog steeds het geval: *Ozyptila simplex* en *Pocadicnemis juncea* zijn ook soorten van eutrofe vegetaties (BONTE *et al.*, 2002a). De indicatorsoorten van het begraasd perceel laten echter reeds een positieve invloed van het begrazingsbeheer vermoeden: *Centromerita concinna* is een soort van thermofiele graslanden en *Trichopterna cito* is een kwetsbare soort van zandige, droge oligotrofe graslanden. *E. atra* is een typische storingssoort.

Tabel 7.19 - Overzicht van significante (Monte Carlo-permutatietest, $p < 0.05$) indicatorsoorten en hun indicatorwaarde voor site WR (Smokkelpad, Westhoek)

Jaar	Proefvlak	Soort	Indicatorwaarde
1997	Niet begraasd	*Centromerus sylvaticus*	61,6
		Ero furcata	81,2
	Begraasd	*Alopecosa pulverulenta*	69
		Pardosa pullata	84,6
2000	Niet begraasd	*Micrargus herbigradus*	80
		Ozyptila simplex	72,4
		Pocadicnemis juncea	84,7
	Begraasd	*Centromerita concinna*	80
		Erigone atra	
		Trichopterna cito	100

Voor sites WS (Smokkelpad, Westhoek) en WW (Weide, Westhoek) konden voor geen van beide proefvlakken, voor geen van beide onderzoeksjaren indicatorsoorten worden aangeduid. Hieruit kunnen we afleiden dat beide proefvlakken van deze sites op zijn minst faunistisch zeer gelijkend zijn. Hierbij moet wel worden opgemerkt dat het niet begraasd proefvlak van WW in de nazomer wordt gemaaid, het begraasde proefvlak wordt niet gemaaid.

Om een beeld te krijgen van hoe de arachnofauna van de ontstruweelde site aan het Smokkelpad, site WO, evolueerde sinds het vastleggen van de uitgangssituatie werden abundantiegegevens van de verschillende gevangen soorten van beide onderzoeksjaren vergeleken. Deze dataset werd opnieuw onderzocht naar indicatorsoorten (Indicator-value Method, PCord), deze keer werd een onderscheid gemaakt tussen site 'WO 1997' en site 'WO 2000'. Soorten die in deze analyse indicatief blijken voor site 'WO 1997' zijn dus sinds het vastleggen van de uitgangssituatie significant minder gevangen en soorten die indicatief zijn voor 'WO 2000' zijn significant toegenomen.

Tabel 7.20 - Overzicht van significante (Monte Carlo-permutatietest, $p < 0.05$) indicatorsoorten en hun indicatorwaarde voor site WO (ontstruweelde site, Westhoek)

		Aantal in site WO		
Jaar	**Soort**	**1997**	**2000**	**Indicatorwaarde**
1997	*Lepthyphantes tenuis*	60	14	81,1
	Meioneta rurestris	11	2	84,6
	Oedothorax apicatus	75	0	100
	Oedothorax fuscus	22	1	95,7
	Oedothorax retusus	31	2	93,9
	Pirata latitans	14	4	77,8
	Tiso vagans	7	0	100
	Troxochrus scabriculus	12	1	92,3
2000	*Alopecosa pulverulenta*	11	27	71,1
	Arctosa perita	0	26	100
	Centromerita bicolor	1	15	93,7
	Centromerita concinna	2	15	88,2
	Cheiracanthium virescens	0	13	100
	Enoplognatha thoracica	0	7	80
	Haplodrassus dalmatensis	3	34	91,9
	Haplodrassus signifer	4	14	77,8
	Pachygnatha degeeri	21	96	82,1
	Pardosa monticola	0	58	100
	Pardosa palustris	25	65	72,2
	Pardosa pullata	11	32	74,4
	Pisaura mirabilis	2	10	83,3
	Xerolycosa miniata	6	37	86
	Xysticus kochi	12	39	76,5
	Xysticus sabulosus	4	17	81
	Zelotes electus	1	27	96,4

Soorten die significant indicatief zijn voor deze ontstruweelde site in 1997 zijn soorten die door BONTE *et al.* (2002a) gekarakteriseerd worden als soorten van meso-/oligotrofe vegetaties (*Meioneta rurestris*), mesotrofe duinpannen (*Oedothorax apicatus*, *O. fuscus* en *O. retusus*) en eutrofe, natte duinpannen (*Pirata latitans*, *Tiso vagans* en *Troxochrus scabriculus*). Bij het vastleggen van de uitgangssituatie vinden we hier een hoge abundantie van storingssoorten, een beperkte kolonisatie door thermofiele soorten en mobiele soorten van omliggende, grazige pannenvegetaties (BONTE, 2001). De soorten die het sterkst zijn afgenomen (*Oedothorax. apictus*, *O. fuscus*, *O. retusus en Lepthyphantes tenuis*) zijn uitgesproken storingssoorten. Van de verstoring die door de ontstruweling werd teweeggebracht, is blijkbaar niet veel meer te merken en het gebied evolueert verder naar een korte grasmat onder impuls van natuurlijke successie en het gevoerde begrazing. Dit wordt beaamd door de toename van soorten als *Arctosa perita*, *Centromerita concinna*, *Cheiracanthium virescens*, *Haplodrassus dalmatensis*, *Pardosa monticola*, *Xerolycosa miniata*, *Xysticus kochi*, *Xysticus sabulosus* en *Zelotes electus*. Dit zijn soorten van thermofiele graslanden en, op twee soorten na, alle Rode Lijstsoorten (MAELFAIT *et al.*, 1998); *A. perita*, *X. miniata* en *X. sabulosus* zijn soorten die heel specifiek kale plekken zand nodig hebben (MAELFAIT *et al.*, 1998). *Enoplognatha thoracica*, *Pisaura mirabilis* en *Pachgnatha degeeri*, die toch eerder typerend zijn voor graslanden met dichte kruidlaag (BONTE *et al.*, 2002a). Niettegenstaande *P. degeeri* hier in vrij grote aantallen voorkomt, zijn deze drie soorten waarschijnlijk afkomstig uit omliggende, meer mature vegetaties; de hoge aantallen van *P. degeeri* wijzen op het snel koloniserend vermogen van deze soort. *Centromerita bicolor*, *Pardosa pullata* en *P. palustris* zijn typerende soorten van eutrofe, natte duinpannen (BONTE *et al.*, 2002a).

7.5.2.2 Evolutie in indicatorsoorten voor Le Dune fossile de Ghyvelde

Tabel 7.21 - Overzicht van significante (Monte Carlo-permutatietest, $p < 0.05$) indicatorsoorten en hun indicatorwaarde voor site GN – GG en GP en GM (Ghyvelde)

Jaar	Proefvlak	Soort	Indicatorwaarde
1998	GN – GG	*Agroeca cuprea*	87,5
		Agroeca proxima	87,1
		Alopecosa pulverulenta	79,7
		Centromerita bicolor	89,7
		Centromerus sylvaticus	97,9
		Gnathonarium dentatum	100
		Lepthyphantes pallidus	95
		Meioneta saxatilis	97,7
		Pocadicnemis juncea	100
		Tapinocyba praecox	81
		Walckenaeria antica	87,5
		Walckenaeria atrotibialis	94,3
	GP – GM	*Alopecosa barbipes*	88,5
		Erigone atra	97,1
		Erigone dentipalpis	80
		Pelecopsis parallela	91,4
1999	GN – GG		
	GP – GM		

Uit de gegevens van 1998 blijkt dat beide proefvlakken van Ghyvelde toen sterk van elkaar verschilden: het niet begraasd proefvlak (GN – GG) werd voornaamlijk gekenmerkt door weinig specifieke soorten van eutrofe vegetaties (*Alopecosa pulverulenta*, *Centromerus sylvaticus*, *Lepthyphantes pallidus*, *Meioneta saxatilis*, *Pocadicnemis juncea* en *Walcknaeria atrotibialis*) en eutrofe, natte situaties (*Centromerita bicolor* en *Gnathonarium dentatum*) (BONTE *et al.*, 2002a). *Agroeca cuprea* is een bedreigde soort (MAELFAIT *et al.*, 1998) van helm- en mosduin (BONTE *et al.*, 2002a) en *Walckenaeria antica* is typisch in dense graslanden te vinden (BONTE *et al.*, 2002a). *Alopecosa barbipes* is indicatief voor het begraasd proefvlak (GP – GM) en is een kwetsbare soort van thermofiele graslanden (MAELFAIT *et al.*, 1998), de overige indicatorsoorten zijn storingssoorten. Van dit verschil is in de gegevens van 1999 niet veel meer te merken: er werd namelijk geen enkele indicatorsoort aangetroffen, m.a.w. er kan voor geen enkele soort een onderscheid worden gemaakt tussen beide proefvlakken. Door beide proefvlakken te laten begrazen ging in dit gebied een belangrijke variatie verloren.

7.5.3 Veranderingen in spinnenabundanties

Als aanvulling op het voorgaande analyseren we via Poisson-modellen in hoeverre abundanties van spinnensoorten veranderen in functie van het beheer en de tijd. Aan de hand van deze analysemethode kunnen we nagaan welke soorten in abundantie wijzigen als gevolg van temporele populatiedynamiek, maar vooral als gevolg van het gevoerde beheer. Vrij vertaald kan gesteld worden dat soorten die significante 'jaareffecten' vertonen gedurende deze monitoringsperiode (1997 – 2000) een globale verandering in abundantie kennen over zowel het referentievlak als het beheerde proefvlak. Soorten die een duidelijk 'beheerseffect' vertonen zijn in zowel 1997 als in 2000 beduidend abundanter in één van beide. Bij soorten waarvoor de 'jaar*beheer-interactie' significant is, verandert de verhouding in abundanties tussen beide proefvlakken van 1997 naar 2000. In dat geval heeft het gevoerde beheer voor deze soort een duidelijk effect tijdens het verloop van deze (korte) monitoringsperiode.

7.5.3.1 Veranderingen in spinnenabundanties in De Houtsaegerduinen

In tabellen 7.22 en 7.23 wordt een overzicht gegeven van de veranderingen in abundanties voor de sites van de Houtsaegerduinen.

Voor de site HD, blijken de wolfspin *Trochosa terricola* en de dwergspin *Bathyphantes parvulus* tijdens de 2 bemonsteringsperiodes in hogere abundanties voor te komen in resp. het begraasde proefvlak en de referentiesite. Beide soorten kunnen bestempeld worden als indicatoren voor voedselrijkere graslanden. Hun dominanties zijn dan ook waarschijnlijk het gevolg van initiële verschillen in de proefvlakken. Ook voor de site HR vinden we soorten van voedselrijker graslanden talrijk in één van beide proefvlakken: *Agroeca proxima, Alopecosa pulverulenta* in de begraasde delen, *Xysticus erraticus* en *Zelotes electus* in de referentiesite. Interessant is echter de dominaties van de pionier *Erigone dentipalpis* in de begraasde delen en van *Walckenaeria nudipalpis,* een soort van strooiselrijke vegetaties in de referentie. Voor beide soorten lijkt het begrazingsbeheer dus reeds van in het begin de abundanties en dus de lokale populatiegrootte te beïnvloeden.

Een analyse van de interacties is interessanter en heeft ons inzichten in veranderingen van lokale abundanties als gevolg van het gevoerde beheer. In site HD nemen soorten van voedselarmere en/of structuurrijke graslanden (*Alopecosa pulverulenta, Euryopis flavomaculata, Walckenaeria antica)* toe en soorten van dichte grasmatten en/of strooiselrijke situaties af (*Lepthyphantes tenuis, Monocephalys fuscipes, Walckenaeria atrotiabialis, Ozyptila simplex*) toe. In HR is het effect van het begrazingsbeheer nog opvallender: pioniersoorten (*Bathyphantes gracilis, Lepthyphantes tenuis)* en soorten van korte grasmatten (*Pelecopsis parallella, Pachygnatha degeeri)* worden talrijker. De abundanties van enkele soorten van voedselrijkere situaties nemen af.

In beide sites zijn enkele soorten van voedselarmere en/of structuurrijkere habitats dus na een korte begrazingsperiode reeds significant toegenomen, terwijl lokale abundanties van indicatoren voor eutrofe situaties dalen.

Tabel 7.22 - Overzicht van de soorten waarvoor de abundantieveranderingen als gevolg van jaar- en/of beheerseffecten significant zijn in site HD van De Houtaegerduinen, met vermelding van de waargenomen trend (G>/<N: abundanties in begraasd proefvlak zijn hoger/lager dan in referentiesite; 2000>/<1997: abundanties in 2000 zijn hoger/lager dan in 1997; Trend in interactie: trend(1997) - trend(2000))

Soort	Beheer	Jaar	Interactie
Agroeca proxima			
Alopecosa pulverulenta			G>N (1997) - G>>>N (2000)
Argenna subnigra			
Bathyphantes gracilis			
Barhyphantes parvulus	G << N	2000 > 1997	
Centromerus dilutus		2000 > 1997	
Centromerus prudens			
Centromerus sylvaticus		2000 < 1997	
Ceratinella brevis		2000 > 1997	
Ceratinopsis stativa			
Clubiona subtilis		2000 > 1997	
Drassodes cupreus			
Erigone dentipalpis			
Euryopis flavomaculata			G=N (1997) - G>>N (2000)
Goantium rubens			
Haplodrassus signifer			
Lepthyphantes pallidus			G>N (1997) - G=N (2000)
Lepthyphantes tenuis			
Maso gallicus		2000 >>> 1997	
Meioneta saxatilis			G=N=0 (1997) - G>>N (2000)
Monocephalus fuscipes			G>N (1997) - G=N (2000)
Ozyptila atomaria			
Ozyptila simplex			N>>G (1997) - G=N (2000)
Pachygnatha degeeri			G=N=0 (1997) - G>>N (2000)
Pardosa nigriceps			
Pelecopsis parallella			
Pocadicnemis juncea		2000 >>> 1997	
Robertus lividus		2000 << 1997	
Stemonyphantes lineatus			
Tapinocyba praecox		2000 >>> 1997	
Theridion bimaculatum		2000 >> 1997	
Trochosa terricola	G > N	2000 > 1997	
Walckenaeria antica			G=N (1997) - G>N (2000)
Walckenaeria atrotibialis			G=N (1997) - G<<N (2000)
Walckenaeria nudipalpis		2000 << 1997	
Xysticus erraticus			
Zelotes electus			
Zora spinimana		2000 >>> 1997	

Tabel 7.23 - Overzicht van de soorten waarvoor de abundantieveranderingen als gevolg van jaar- en/of beheerseffecten significant zijn in site HR van De Houtaegerduinen, met vermelding van de waargenomen trend (G>/<N: abundanties in begraasd proefvlak zijn hoger/lager dan in referentiesite; 2000>/<1997: abundanties in 2000 zijn hoger/lager dan in 1997; Trend in interactie: trend(1997) - trend(2000))

Soort	Beheer	Jaar	Interactie
Agroeca proxima	G < N	2000 < 1997	
Alopecosa pulverulenta	G > N	2000 > 1997	
Argenna subnigra			G=N (1997) - G<N (2000)
Bathyphantes gracilis			G=N (1997) - G>N (2000)
Barhyphantes parvulus			
Centromerus dilutus		2000 > 1997	
Centromerus prudens		2000 << 1997	
Centromerus sylvaticus		2000 <<< 1997	
Ceratinella brevis			
Ceratinopsis stativa		2000 > 1997	
Clubiona subtilis			
Drassodes cupreus		2000 >> 1997	
Erigone dentipalpis	G > N		
Euryopis flavomaculata			
Goantium rubens		1997 >>> 2000	
Haplodrassus signifer		1997 >> 2000	
Lepthyphantes pallidus			
Lepthyphantes tenuis			G=N (1997) - G>>>N (2000)
Maso gallicus			
Meioneta saxatilis			G>N (1997) - G<N (2000)
Monocephalus fuscipes			
Ozyptila atomaria		2000 > 1997	
Ozyptila simplex	G >>> N		
Pachygnatha degeeri			G>N (1997) - G>>>N (2000)
Pardosa nigriceps			G>N (1997) - G=N (2000)
Pelecopsis parallella			G>N (1997) - G>>>N (2000)
Pocadicnemis juncea			G=N (1997) - G<<<N (2000)
Robertus lividus		2000 <<< 1997	
Stemonyphantes lineatus		2000 > 1997	
Tapinocyba praecox		2000 > 1997	G=N (1997) - G>N (2000)
Theridion bimaculatum			
Trochosa terricola			
Walckenaeria antica		2000 >>> 1997	
Walckenaeria atrotibialis			G<N (1997) – G<<<N (2000)
Walckenaeria nudipalpis			
Xysticus erraticus	G < N	2000 << 1997	
Zelotes electus	G < N		
Zora spinimana	G < N		

7.5.3.2 Veranderingen in spinnenabundanties in De Westhoek-Zuid

In tabellen 7.24 en 7.25 wordt een overzicht gegeven van de veranderingen in abundanties voor de sites van de Westhoek-Zuid.

Voor beide sites vinden we soorten terug die over beide jaren een voorkeur hebben voor ofwel het begraasde ofwel het referentieproefvlak. Enkel voor WR kunnen deze verschillen mogelijks reeds verklaard worden door een effect op korte termijn van begrazing aangezien soorten van schralere duingraslanden beduidend algemener zijn in het begraasde proefvlak: *Haplodrassus signifer, Pachygnatha degeeri* en *Xysticus kochi.* Voor de andere soorten kunnen we momenteel geen uitspraken doen omtrent mogelijke begrazingseffecten vanaf 1997 aangezien het soorten betreft van voedselrijke en/of strooiselrijke duinhabitats. De initiële voorkeur van *Pirata*-soorten voor het begraasde proefvlak van WD kan verklaard worden door hun hygrofiel karakter en de nattere omstandigheden in deze site.

De trends, weerspiegeld in de 'jaar*beheer-interactie' zijn echter opnieuw duidelijk: pioniersoorten (*Erigone atra, E. dentipalpis, Lepthyphantes tenuis*) en *Pachygnatha degeeri* (kortere graslanden) nemen toe in het begraasd proefvlak van WD, terwijl de abundantie van soorten van strooiselrijke omstandigheden verlaagt (*Centromerus sylvaticus, Pocadicnemis juncea, Walckenaeria atrotibialis, Zora spinimana*). In WR is het effect spectaculairder door de significante toename van bedreigde soorten van thermofiele graslanden: *Agroeca cuprea* en *Trichopterna cito*. Ook in deze site worden enkele soorten van strooisel- en schaduwrijke omstandigheden minder algemeen.

Tabel 7.24 - Overzicht van de soorten waarvoor de abundantieveranderingen als gevolg van jaar- en/of beheerseffecten significant zijn in site WD van De Westhoek, met vermelding van de waargenomen trend (G>/<N: abundanties in begraasd proefvlak zijn hoger/lager dan in referentiesite; 2000>/<1997: abundanties in 2000 zijn hoger/lager dan in 1997; Trend in interactie: trend(1997) - trend(2000))

Soort	Beheer	Jaar	Interactie
Agroeca cuprea			
Agroeca proxima	G < N	2000 <<< 1997	
Alopecosa pulverulenta			G=N (1997) - G>>>N (2000)
Bathyphantes gracilis	G >>> N		
Bathyphantes parvulus	G > N		
Centromerus prudens		2000 << 1997	
Centromerus sylvaticus			G=N (1997) - G<N (2000)
Ceratinella brevis	G > N		
Clubiona comta			
Dicymbium nigrum	G >> N	2000 < 1997	
Erigone atra			G=N (1997) - G>>>N (2000)
Erigone dentipalpis			G=N (1997) - G>>>N (2000)
Ero furcata		2000 << 1997	
Euryopis flavomaculata		2000 >>> 1997	
Goantium rubens		2000 <<< 1997	
Gongylidiellum vivum	G >>> N		
Haplodrassus signifer			
Lepthyphantes pallidus		2000 <<< 1997	
Lepthyphantes tenuis			G=N (1997) - G>>N (2000)
Maso gallicus	G << N	2000 > 1997	
Maso sundevalli			
Meioneta saxatilis	G <<< N	2000 > 1997	
Monocephalus fuscipes	G <<< N	2000 <<< 1997	
Ozyptila atomaria			
Ozyptila simplex	G > N	2000 >>> 1997	
Pachygnatha degeeri			G=N (1997) - G>>N (2000)
Pardosa nigriceps			
Pirata hygrophilus	G >>> N	2000 << 1997	
Pirata latitans	G >>> N		
Pocadicnemis juncea			G=N (1997) - G<<<N (2000)
Robertus lividus		2000 <<< 1997	
Saaristoa abnormis			
Tapinocyba praecox	G << N	2000 <<< 1997	
Trichopterna cito			
Trochosa terricola	G <<< N	2000 <<< 1997	
Troxochrus scabriculus			
Walckenaeria accuminata		2000 <<< 1997	
Walckenaeria atrotibialis			G>N (1997) - G=N (2000)
Walckenaeria nudipalpis		2000 < 1997	
Xysticus cristatus	G > N	2000 > 1997	
Xysticus kochi			
Zelotes electus	G <<< N	2000 << 1997	
Zora spinimana			G=N (1997) - G<<N (2000)

Tabel 7.25 - Overzicht van de soorten waarvoor de abundantieveranderingen als gevolg van jaar- en/of beheerseffecten significant zijn in site WR van De Westhoek, met vermelding van de waargenomen trend (G>/<N: abundanties in begraasd proefvlak zijn hoger/lager dan in referentiesite; 2000>/<1997: abundanties in 2000 zijn hoger/lager dan in 1997; Trend in interactie: trend(1997) - trend(2000))

Soort	Beheer	Jaar	Interactie
Agroeca cuprea			G=N (1997) - G>N (2000)
Agroeca proxima	G <<< N	2000 <<< 1997	
Alopecosa pulverulenta			G=N (1997) - G<N (2000)
Bathyphantes gracilis			
Bathyphantes parvulus			
Centromerus prudens			
Centromerus sylvaticus	G << N	2000 <<< 1997	
Ceratinella brevis			
Clubiona comta	G > N		
Dicymbium nigrum		2000 > 1997	
Erigone atra			
Erigone dentipalpis			
Ero furcata			
Euryopis flavomaculata			
Goantium rubens	G < N	2000 <<< 1997	
Gongylidiellum vivum			
Haplodrassus signifer	G >> N		
Lepthyphantes pallidus	G < N	2000 < 1997	
Lepthyphantes tenuis			
Maso gallicus			
Maso sundevalli		2000 <<< 1997	
Meioneta saxatilis		2000 >>> 1997	
Monocephalus fuscipes			
Ozyptila atomaria		2000 << 1997	
Ozyptila simplex			G=N (1997) - G<N (2000)
Pachygnatha degeeri	G >>> N	2000 >>> 1997	
Pardosa nigriceps	G << N	2000 < 1997	
Pirata hygrophilus			G=N (1997) - G<N (2000)
Pirata latitans			
Pocadicnemis juncea			G<N (1997) - G<<<N (2000)
Robertus lividus		2000 < 1997	
Saaristoa abnormis		2000 < 1997	
Tapinocyba praecox		2000 >> 1997	
Trichopterna cito			G=N (1997) - G>N (2000)
Trochosa terricola	G << N	2000 < 1997	
Troxochrus scabriculus		2000 < 1997	
Walckenaeria accuminata			
Walckenaeria atrotibialis	G << N	2000 <<< 1997	
Walckenaeria nudipalpis			
Xysticus cristatus		2000 >> 1997	
Xysticus kochi	G > N		
Zelotes electus		2000 <<< 1997	
Zora spinimana	G < N		

7.5.3.3 Veranderingen in spinnenabundanties in De Westhoek-Zeeruspanne

In tabel 7.26 wordt een overzicht gegeven van de veranderingen in abundanties voor de Zeeruspanne WP.

Tabel 7.26 - Overzicht van de soorten waarvoor de abundantieveranderingen als gevolg van jaar- en/of beheerseffecten significant zijn in site WP van De Westhoek, met vermelding van de waargenomen trend (G>/<N: abundanties in begraasd proefvlak zijn hoger/lager dan in referentiesite; 2000>/<1997: abundanties in 2000 zijn hoger/lager dan in 1997; Trend in interactie: trend(1997) - trend(2000))

Soort	Beheer	Jaar	Interactie
Arctosa leopardus		2000 >> 1997	
Arctosa perita	G << N		
Bathyphantes gracilis		2000 >>> 1997	
Ceratinopsis romana		2000 << 1997	
Cheiracanthium virescens		2000 >>> 1997	
Diplocephalus graecus		2000 > 1997	
Erigone arctica		2000 <<< 1997	
Erigone atra		2000 <<< 1997	
Erigone dentipalpis		2000 >>> 1997	
Erigone promiscua		2000 >>> 1997	
Haplodrassus dalmatensis	G > N		
Lepthyphantes tenuis			G=N (1997) - G>>>N (2000)
Oedothorax apicatus	G <<< N	2000 >>> 1997	
Oedothorax fuscus		2000 >>> 1997	
Oedothorax retusus		2000 >>> 1997	
Ozyptila simplex		2000 >>> 1997	
Pachygnatha degeeri		2000 >>> 1997	
Pardosa monticola		2000 >>> 1997	
Pardosa palustris		2000 >> 1997	
Pelecopsis nemoralis		2000 <<< 1997	
Pirata latitans		2000 >> 1997	
Prinerigone vagans			G=N (1997) - G<N (2000)
Xerolycosa miniata			G=N (1997) - G>>N (2000)
Xysticus kochi		2000 > 1997	
Zelotes electus		2000 > 1997	

Voor de Zeeruspanne bemerken we voor vele soorten grote verschuivingen in abundantie tussen beide jaren van bemonstering door de toename van graslandsoorten en de afname van soorten gebonden aan kale bodems. Dit is uiteraard het gevolg van de natuurlijke successie van deze jonge duinvallei. De preferentie van enkele soorten voor ofwel begrazing ofwel de referentie is waarschijnlijk het gevolg van lokale, blijvende verschillen in de habitatstructuur en bijvoorbeeld ligging tegenover wandelduin en/of kruipwilgstruwelen. Twee soorten nemen duidelijk toe in abundantie: de wolfspin *Xerolycosa miniata* en de pionierdwergspin *Lepthyphantes tenuis.* De toename van de eerste kan het rechtstreeks gevolg zijn van een relatieve toename van vooral kaal-zandoppervlak als gevolg van vertrappeling terwijl *L. tenuis* een storingssoort is die onder begrazings- en vooral vertrappelingsdynamiek bevoordeligd wordt. Blijkbaar neemt de abundantie van de andere storingssoort, veelal gebonden aan graslanden af bij toenemende begrazingsdruk in deze jonge duinvalleien.

7.6 Conclusies

7.6.1 VNR De Houtsaegerduinen

In het VNR De Houtsaegerduinen werden in het kader van deze eerste evaluatie van het begrazingsbeheer van twee sites de spinnenfauna onderzocht, zijnde site HD (Gewoon struisrietsite, Greenpark) en site HR (Duinroossite, Kerkepanne). Hier werden 101 soorten gevonden, 18 hiervan behoren tot de zogenaamde Rode Lijstsoorten van Vlaanderen (MAELFAIT *et al.*, 1998). Bij een verkennende DCA-ordinatie en TWInsPAN werd duidelijk dat beide proefvlakken faunistisch gezien sterke gelijkenissen vertonen met vergelijkbare sites in het VNR De Westhoek (resp. WD en WR).

Door de ordinatiescores van beide proefvlakken voor beide onderzoeksjaren met elkaar te vergelijken konden we vaststellen dat in tegenstelling tot de significante veranderingen van de spinnengemeenschap in de site van de Kerkepanne (HR), deze binnen het begraasde proefvlak van de site van het Greenpark (HD) kan worden toegeschreven aan het gevoerde beheer. Ook is het begraasd proefvlak van site HD in 2000 soortenrijker dan het geval was voor 1997, terwijl zo'n evolutie in het niet begraasd proefvlak niet kan worden vastgesteld. Deze toename in soortenrijkdom is dus ook een bijdrage van de aanwezigheid van grote grazers in het gebied. Voor site HR (Kerkepanne) is de daling in soortenrijkdom van het begraasde proefvlak minder uitgesproken dan deze van het niet begraasde proefvlak.
Deze positieve invloed van het gevoerde beheer vinden we ook terug door indicatorsoorten te bestuderen: in het begraasde proefvlak van site HD verschijnt een soort van 'droge oligotrofe graslanden met ruige vegetatie' (*E. flavomaculata*) als indicatorsoort en nemen soorten van schrale graslanden beduidend toe in aantal. In het niet begraasd perceel is dit niet het geval. Voor site HR blijft een duidelijke evolutie in indicatorsoorten tussen beide studiejaren blijft echter uit. De populatiegrootte van enkele soorten van korte grasmatten stijgt echter significant. Er is hier dus geen duidelijke verandering in de aanwezige indicatorsoorten die kan gelinkt worden aan de aanwezigheid van grote grazers, maar wel een duidelijke trend in de populatiegroottes waarneembaar. Bij het vastleggen van de uitgangssituatie (BONTE, 2001) werd echter opgemerkt dat er voor site HR al een scheiding van de fauna opvalt in de lente, onmiddellijk na een eerste begrazingsperiode, de begrazingsdruk was er hoog aangezien veranderingen in de vegetatie toen reeds getuigden van de aanwezigheid van grote grazers (BONTE, 2001).

7.6.2 VNR De Westhoek

Ter monitoring van de effecten van grote grazers in het VNR De Westhoek werden hier zes sites bemonsterd, met één uitzondering (WO, ontstruweelde site; Smokkelpad) alle bestaande uit een begraasd en niet begraasd proefvlak. In de Westhoekduinen werden maar liefst 154 soorten, waaronder 39 Rode Lijstsoorten, aangetroffen. Dit hoge aantal kan verklaard worden door de grote variatie aan biotopen binnen het gebied. Dertien van deze Rode Lijstsoorten werden verder in geen van beide andere studiegebieden gevangen. Bij de verkennende gemeenschapsanalyse d.m.v. een DCA-analyse konden we ruwweg 4 grote groepen onderscheiden, dit zijn: graslandbiotopen (sites WD, WR en WS), een jonge panne- (site WP) en een oude panne-biotoop (site WW) en de ontstruweelde site in het zuidelijk begrazingsblok (site WO).
Uit de ordinatiescores van beide proefvlakken, voor beide onderzoeksjaren, van de verschillende onderzoekssites kan worden afgeleid dat in tegenstelling tot de significante veranderingen in de spinnengemeenschappen van sites HR (Kerkepanne, Houtsaegerduinen), WD (Duindoornpanne, Westhoek), WS (struweel aan Smokkelpad) en WW (Weide), deze binnen de begraasde proefvlakken van sites HD (Greenpark, Houtsaegerduinen) en WR (Smokkelpad, Westhoek) kan worden toegeschreven aan het gevoerde begrazingsbeheer. Na drie jaar extensieve begrazing blijkt de arachnofauna van het VNR de Westhoek niet rijker te zijn geworden. Wanneer het totaal van begraasde en het totaal van niet begraasde proefvlakken worden beschouwd geldt dat waar in 1997 het begraasde proefvlak opvallend soortenrijker was dan het niet begraasd proefvlak, dit in 2000 eerder andersom is. In de onderzoekssites van de Westhoekduinen ontbreekt de evolutie in soortenrijkdom zoals deze werd waargenomen in de sites van het VNR De Houtsaegerduinen.
Op basis van de studie van indicatorsoorten en lokale populatiegroottes konden de duidelijkste tendensen worden gesteld voor de Duinroosgraslandsite (site WR) en de ontstruweelde site (site WO) aan het Smokkelpad in het zuidelijk begrazingsblok. Waar in 1997 beide proefvlakken van het duinroosgrasland gekenmerkt werden door voornamelijk soorten van eutrofe vegetaties kon in 2000 worden vastgesteld dat het begraasde proefvlak gekenmerkt wordt door een toename van enkele interessante soorten: *Centromerita concinna* is een soort van thermofiele graslanden en *Trichopterna cito* is een kwetsbare soort van zandige en droge oligotrofe graslanden. *E. atra* is een typische storingssoort. Voor de ontstruweelde site viel vooral de afname van uitgesproken storingssoorten op. Van de verstoring die door de ontstruweling werd teweeggebracht, is blijkbaar niet veel meer te merken en het gebied evolueert verder naar een korte grasmat onder impuls van natuurlijke successie en het gevoerde begrazing. Dit wordt beaamd door de toename van soorten als *Arctosa perita*, *Centromerita concinna*, *Cheiracanthium virescens*, *Haplodrassus dalmatensis*, *Pardosa monticola*, *Xerolycosa miniata*, *Xysticus kochi*, *Xysticus sabulosus* en *Zelotes electus*. Dit zijn alle soorten van thermofiele graslanden, *A. perita*, *X. miniata* en *X. sabulosus* zijn soorten die heel specifiek kale plekken zand nodig hebben (MAELFAIT *et al.*, 1998). Voor de overige sites is een duidelijke trend moeilijk te onderkennen, en dit in het bijzonder voor de Struweelsite (WS, Smokkelpad) en de site in de Weide (WW), beiden in het zuidelijk begrazingsblok gelegen, hier konden immers geen indicatorsoorten worden aangeduid. Hieruit kunnen we afleiden dat de beheeersplots van beide sites faunistisch zeer gelijkend zijn. Voor site WD (Duindoornpad, zuidelijk begrazingsblok Westhoek) valt in 2000 onmiddellijk de toename op van het voorkomen van storingssoorten *Erigone atra* en *E. dentipalpis* en een soort van korte graslanden (*Pachygnatha degeeri*). De oorzaak van de verstoring is echter niet makkelijk te achterhalen aangezien deze ook kan te wijten zijn aan winterse overstromingen. Voor site WP (Zeeruspanne, noordelijk begrazingsblok) worden in 2000 de interessantste indicatorsoorten met de grootste populatiegrootte gevonden in de niet begraasde plot. De op het eerste zicht vreemde voorkeur van laatstgenoemde soorten voor dit perceel kan misschien verklaard worden door een hogere verstoring in dit perceel door ingrijpende overstromingen in dit deel van de Zeeruspanne en is dus misschien te wijten aan een structureel verschil tussen beide proefvlakken.

7.6.3 *Le Dune fossile de Ghyvelde*

De Fossiele Duinen van Ghyvelde werden ook gedurende een volledig jaar (van 1 april 1999 tot 9 maart 2000) bemonsterd. Een eerste evaluatie van de begrazing in dit duingebied gebeurde in het kader van een licentiaatsscriptie aan het labo voor Dierenecologie, Zoögeografie en Natuurbehoud, Universiteit Gent (BUYSE, 1999). Toen bestond het gebied uit een begraasd en niet begraasd proefvlak en werd bijgevolg eerder de nadruk gelegd op het verschil in soortensamenstelling tussen het begraasde en niet begraasde duingrasland. Tegenwoordig worden beide percelen begraasd. Het perceel dat al in 1998 werd begraasd neigt intussen meer naar een mosduin. In dit duingebied werden 77 verschillende spinnensoorten gevangen waaronder 30 Rode Lijstsoorten.
Door in 1999 de fossiele duinen van Ghyvelde volledig te gaan begrazen is de spinnengemeenschap van het oorspronkelijk voor begrazing afgesloten gedeelte veranderd. Hierdoor werd het verschil dat in 1998 aanwezig was tussen de gemeenschappen van beide percelen opgeheven. Dit werd bevestigd door de gemeenschapsanalyse waaruit bleek dat de gemeenschap die in 1999 werd bemonsterd homogener is dan ten tijde van gedeeltelijke begrazing van 1998 en dat de geschatte soortenrijkdom voor Ghyvelde sterk is afgenomen tussen 1998 en 1999.
Uit de gegevens van 1998 blijkt dat beide proefvlakken van Ghyvelde sterk van elkaar verschilden: waar het niet begraasd proefvlak voornamelijk wordt gekenmerkt door weinig specifieke soorten van eutrofe vegetaties en eutrofe, natte situaties, is *Alopecosa barbipes* indicatief voor het begraasd proefvlak en een kwetsbare soort van thermofiele graslanden (MAELFAIT *et al.*, 1998), de overige indicatorsoorten zijn storingssoorten. Van dit verschil is in de gegevens van 1999 niet veel meer te merken: er werd namelijk geen enkele indicatorsoort aangetroffen, m.a.w. er kan voor geen enkele soort een onderscheid worden gemaakt tussen beide proefvlakken. Door beide proefvlakken te laten begrazen ging in dit gebied een belangrijke variatie verloren.

Bijlage 7.1 - Overzicht van de ledegingsdata voor bodemvallen gebruikt in De Westhoek en De Houtsaegerduinen en Le Dune fossile de Ghyvelde

Westhoek en Houtsaeger 2000-2001	Ghyvelde 1999-2000
12-04-00	20-04-99
26-04-00	13-05-99
11-05-00	16-06-99
25-05-00	03-07-99
07-06-00	08-07-99
21-06-00	31-07-99
05-07-00	13-08-99
26-07-00	24-08-99
10-08-00	09-09-99
28-08-00	29-09-99
20-09-00	26-10-99
12-10-00	07-12-99
13-11-00	06-01-00
15-12-00	06-02-00
11-01-01	09-03-00
14-02-01	
12-03-01	
03-04-01	

Bijlage 7.2a. - Overzicht van de spinnensoorten gevonden tijdens monitoringscampagnes in 2000-2001 in het VNR De Westhoek en het VNR De Houtsaegerduinen en in 1999-2000 in Le Dune fossile de Ghyvelde; met eventueel Rode Lijstcategorie en aanduiding in welk gebied ze werden aangetroffen

		Bij laatste monitoringsonderzoek gevonden in		
Latijnse naam	**RL-categorie**	**Westhoek**	**Housaegerduinen**	**Fossiele duinen van Ghyvelde**
DICTYNIIDAE				
Argenna subnigra	EN	X	X	X
Dictyna arundinacea		X		
Mastigusa arietina	EN			
GNAPHOSIDAE				
Drassodes cupreus		X	X	X
Drassodes lapidosus		X		
Drassodes pubescens	EN		X	
Haplodrassus dalmatensis	EN	X		X
Haplodrassus signifer		X	X	X
Micaria dives	CR	X		
Micaria pulicaria		X		
Zelotes electus	VU	X	X	X
Zelotes longipes	VU	X		X
Zelotes pedestris	EN	X		
CLUBIONIDAE				
Cheiracanthium erraticum		X	X	
Cheiracanthium virescens	EN	X		X
Clubiona comta		X	X	
Clubiona diversa			X	
Clubiona frisia	VU	X		
Clubiona lutescens		X	X	
Clubiona neglecta				X
Clubiona pseudoneglecta	IN	X	X	
Clubiona reclusa		X	X	
Clubiona subtilis		X	X	X
Clubiona trivialis	VU	X		
LIOCRANIDAE				
Agroeca cuprea	EN	X	X	X
Agroeca lusatica	VU	X		X
Agroeca proxima		X	X	
Phrurolithus festivus		X	X	
ZORIDAE				
Zora spinimana		X	X	X
THOMISIDAE				
Ozyptila atomaria	EN	X	X	X
Ozyptila praticola		X	X	
Ozyptila sanctuaria	EN	X	X	
Ozyptila simplex		X	X	X
Xysticus cristatus		X	X	X
Xysticus erraticus	EN		X	X
Xysticus kochi		X	X	X
Xysticus ninni	EN			X
Xysticus sabulosus	EN	X		X
Xysticus ulmi		X	X	
PHILODROMIDAE				
Philodromus cespitum		X		
Philodromus dispar		X		
Thanatus striatus	VU	X	X	X
Tibellus maritimus	VU	X		

Bijlage 7.2b - Overzicht van de spinnensoorten gevonden tijdens monitoringscampagnes in 2000-2001 in het VNR De Westhoek en het VNR De Houtsaegerduinen en in 1999-2000 in Le Dune fossile de Ghyvelde; met eventueel Rode Lijstcategorie en aanduiding in welk gebied ze werden aangetroffen

		Bij laatste monitoringsonderzoek gevonden in		
Latijnse naam	**RL-categorie**	**Westhoek**	**Housaegerduinen**	**Fossiele duinen van Ghyvelde**
SALTICIDAE				
Euophrys frontalis		X	X	
Heliophanus cupreus		X		
Heliophanus flavipes		X	X	
Marpissa nivoyi	EN	X		
Phlegra fasciata	VU	X	X	X
Sitticus saltator	EN	X		X
Synageles venator		X		
LYCOSIDAE				
Alopecosa barbipes	VU	X	X	X
Alopecosa cuneata	VU	X	X	X
Alopecosa fabrilis	EN	X		X
Alopecosa pulverulenta		X	X	X
Arctosa leopardus	VU	X		
Arctosa perita	EN	X		X
Pardosa amentata		X		
Pardosa monticola	EN	X		X
Pardosa nigriceps		X	X	X
Pardosa palustris		X		X
Pardosa proxima	RG	X		
Pardosa pullata		X	X	X
Pardosa saltans	VU	X		
Pirata hygrophilus		X	X	
Pirata latitans		X		
Pirata piraticus		X		
Trochosa terricola		X	X	X
Xerolycosa miniata	EN	X		
PISAURIDAE				
Pisaura mirabilis		X	X	X
AGELENIDAE				
Agelena labyrinthica		X		
Tegenaria agrestis		X		X
Tegenaria atrica				
HAHNIIDAE				
Hahnia nava	EN	X	X	
MIMETIDAE				
Ero cambridgei		X	X	
Ero furcata		X	X	
THERIDIIDAE				
Anelosimus vittatus		X		
Enoplognatha ovata		X	X	
Enoplognatha thoracica		X	X	X
Episinus angulatus		X	X	
Euryopis flavomaculata	VU	X	X	X
Pholcomma gibbum	VU		X	X
Robertus lividus		X	X	X
Robertus neglectus	VU	X		
Steatoda phalerata	VU			X
Theridion bimaculatum		X	X	X

Bijlage 7.2c - Overzicht van de spinnensoorten gevonden tijdens monitoringscampagnes in 2000-2001 in het VNR De Westhoek en het VNR De Houtsaegerduinen en in 1999-2000 in Le Dune fossile de Ghyvelde; met eventueel Rode Lijstcategorie en aanduiding in welk gebied ze werden aangetroffen

		Bij laatste monitoringsonderzoek gevonden in		
Latijnse naam	**RL-categorie**	**Westhoek**	**Housaegerduinen**	**Fossiele duinen van Ghyvelde**
TETRAGNATHIDAE				
Pachygnatha clercki		X		X
Pachygnatha degeeri		X	X	X
METIDAE				
Meta mengei		X		
Zygiella x-notata				X
ARANEIDAE				
Araneus diadematus		X		
Hypsosinga albovittata	VU	X		X
ERIGONINAE				
Acartauchenius scurrilis	EN			
Ceratinella brevipes		X	X	
Ceratinella brevis		X	X	
Ceratinella scabrosa		X	X	
Ceratinopsis romana	EN	X		X
Ceratinopsis stativa	RG		X	
Cnephalocotes obscurus		X	X	X
Dicymbium nigrum		X	X	
Diplocephalus cristatus			X	
Diplocephalus graecus	**	X		X
Diplocephalus picinus		X		
Dismodicus bifrons		X	X	
Erigone arctica		X		
Erigone atra		X	X	X
Erigone dentipalpis		X	X	X
Erigone promiscua	CR	X		
Erigone vagans		X		X
Gonatium rubens		X	X	
Gongylidiellum latebricola		X		
Gongylidiellum vivum		X	X	
Gongylidium rufipes		X	X	
Lophomma punctatum			X	
Maso gallicus	EN	X	X	X
Maso sundevalli		X	X	
Metopobactrus prominulus	VU	X		
Micrargus herbigradus		X	X	
Milleriana inerrans		X		X
Mioxena blanda	RG	X		X
Monocephalus fuscipes		X	X	
Oedothorax apicatus		X	X	X
Oedothorax fuscus		X	X	X
Oedothorax retusus		X		X
Pelecopsis parallela		X	X	
Pelecopsis nemoralis	EN	X		X
Peponocrarium ludicrum		X		
Pocadicnemis juncea		X	X	X
Tapinocyba insecta		X	X	
Tapinocyba praecox		X	X	X
Tiso vagans		X	X	X

Bijlage 7.2d - Overzicht van de spinnensoorten gevonden tijdens monitoringscampagnes in 2000-2001 in het VNR De Westhoek en het VNR De Houtsaegerduinen en in 1999-2000 in Le Dune fossile de Ghyvelde; met eventueel Rode Lijstcategorie en aanduiding in welk gebied ze werden aangetroffen

		Bij laatste monitoringsonderzoek gevonden in		
Latijnse naam	**RL-categorie**	**Westhoek**	**Housaegerduinen**	**Fossiele duinen van Ghyvelde**
ERIGONINAE				
Trichopterna cito	VU	X	X	X
Trichopterna thorelli	EN			X
Troxochrus scabriculus		X	X	
Typhochrestus digitatus		X	X	X
Walckenaeria acuminata		X	X	
Walckenaeria antica		X	X	X
Walckenaeria atrotibialis		X	X	
Walckenaeria cucullata		X	X	X
Walckenaeria monoceros		X		X
Walcenaeria nudipalpis		X	X	
Walckenaeria stylifrons	EN	X		X
Walckenaeria unicornis		X	X	
LINYPHIINAE				
Agyneta conigera		X	X	
Agyneta decora				
Agyneta subtilis		X	X	
Bathyphantes gracilis		X	X	X
Bathyphantes parvulus		X	X	
Centromerita bicolor		X	X	X
Centromerita concinna		X	X	X
Centromerus dilutus		X	X	
Centromerus prudens		X	X	X
Centromerus sylvaticus		X	X	X
Diplostyla concolor		X		
Floronia bucculenta		X	X	
Kaestneria pullata		X	X	
Lepthyphantes ericaeus		X	X	
Lepthyphantes pallidus		X	X	X
Lepthyphantes tenuis		X	X	X
Lepthyphantes zimmermanni		X	X	
Linyphia triangularis		X	X	
Macragus rufus		X		
Meioneta rurestris		X		X
Meioneta saxatilis		X	X	
Microneta viaria		X		
Neriene clathrata		X	X	
Ostearius melanopygius		X		X
Poeciloneta globosa		X		
Porrhomma convexum		X		
Porrhomma microphthalmum		X		X
Saaristoa abnormis		X	X	
Stemonyphantes lineatus		X	X	
Tapinopa longidens		X		

Bijlage 7.3a - Samenvatting van resultaten Mann Whithney *U*-test ter vergelijking van het aantal Rode Lijstsoorten en het aantal individuen van RL-soorten tussen de verschillende proefvlakken van de sites in VNR De Westhoek en VNR De Houtsaegerduinen, voor beide onderzoeksjaren

Site	Onderzoeksjaar	Variabele	Valid N G	Valid N N	Rank Sum G	Rank Sum N	U	Z	p-level
HD	1997	# soorten	5	5	23	32	8	-0,940	0,347
		# individuen	5	5	25,5	29,5	10,5	-0,418	0,676
	2000	# soorten	5	5	35	20	5	-1,567	0,117
		# individuen	5	5	36	19	4	-1,776	0,076
HR	1997	# soorten	5	5	23	32	8	-0,940	0,347
		# individuen	5	5	20	35	5	-1,567	0,117
	2000	# soorten	5	5	20,5	34,5	5,5	-1,462	0,144
		# individuen	5	5	23	32	8	-0,940	0,347
WD	1997	# soorten	5	5	17	38	2	-2,193	0,028
		# individuen	5	5	22	33	7	-1,149	0,251
	2000	# soorten	5	5	20	35	5	-1,567	0,117
		# individuen	5	5	21	34	6	-1,358	0,175
WP	1997	# soorten	5	5	28,5	26,5	11,5	-0,209	0,835
		# individuen	5	5	26	29	11	-0,313	0,754
	2000	# soorten	5	5	30	25	10	-0,522	0,602
		# individuen	5	5	30,5	24,5	9,5	-0,627	0,531
WR	1997	# soorten	5	5	37,5	17,5	2,5	-2,089	0,037
		# individuen	5	5	28	27	12	-0,104	0,917
	2000	# soorten	5	5	36,5	18,5	3,5	-1,880	0,060
		# individuen	5	5	35,5	19,5	4,5	-1,671	0,095
WW	1997	# soorten	3	3	8	13	2	-1,091	0,275
		# individuen	3	3	8,5	12,5	2,5	-0,873	0,383
	2000	# soorten	3	3	10,5	10,5	4,5	0,000	1,000
		# individuen	3	3	11	10	4	-0,218	0,827
WS	1997	# soorten	3	3	12	9	3	-0,655	0,513
		# individuen	3	3	13	8	2	-1,091	0,275
	2000	# soorten	3	3	7,5	13,5	1,5	-1,309	0,190
		# individuen	3	3	11	10	4	-0,218	0,827

Bijlage 7.3b - Samenvatting van resultaten Mann Whithney *U*-test ter vergelijking van het aantal Rode Lijstsoorten en het aantal individuen van RL-soorten tussen de verschillende sites van Le Dunes Fosiles de Ghyvelde, voor beide onderzoeksjaren

Onderzoeksjaar	Variabele	Valid N GP - GM	Valid N GN - GG	Rank Sum GP - GM	Rank Sum GN - GG	U	Z	p-level
1998	# soorten	5	5	39	16	1	-2,402	0,016
	# individuen	5	5	32	23	8	-0,940	0,347
1999	# soorten	3	3	9	12	3	-0,655	0,513
	# individuen	3	3	12,5	8,5	2,5	-0,873	0,383

8 Heeft vier jaar begrazing in de kustduinen een effect op aantallen struweelbewonende zangvogels?

Dries BONTE[1], Thomas DEFOORT[2], Edward VERCRUYSSE[2] en Filiep T'JOLLYN[2]

[1] Onderzoeksgroep Terrestrische Ecologie, Vakgroep Biologie, Universiteit Gent,

K. L. Ledeganckstraat 35, B-9000 Gent

[2] Instituut voor Natuurbehoud, Kliniekstraat 25, B-1070 Brussel

8.1 Inleiding

Het Vlaamse duingebied is zowel voor broedende, doortrekkende als overwinterende vogels een belangrijk ecodistrict. De laatste decennia deden zich grote veranderingen voor in de soortensamenstelling van de drie bovengenoemde categorieën vogels. Helaas zijn die veranderingen slecht gedocumenteerd zodat een analyse van de avifauna nu en vroeger veelal gebeurt aan de hand van fragmentarische data. Zo blijken in de duinen uitgestorven soorten eveneens in heel Vlaanderen uitgestorven of sterk achteruit te zijn gegaan, terwijl andere soorten tegenwoordig voor hun voortbestaan in Vlaanderen aangewezen zijn op het Vlaamse duinlandschap.
Afhankelijk van de soortspecifieke habitateisen (noodzakelijke vegetatiestructuur, territoriumgrootte) wordt het duinlandschap anders ervaren. Bij de broedvogels speelt niet alleen de vegetatiestructuur een grote rol bij de habitatkeuze, ook andere factoren zoals voedselaanbod, interspecifieke competitie en menselijke (recreatie)druk kunnen determinerend zijn voor het voorkomen van de soort. Jaar-tot-jaar aantalschommelingen kunnen daarnaast beïnvloed worden door algemene klimaatspatronen, zowel hier als in de overwinteringsgebieden. Een wetenschappelijk onderbouwd monitoringsnetwerk is een eerst noodzakelijke stap om deze veranderingen te documenteren.
Dat broedvogelgemeenschappen in half-natuurlijke landschappen voornamelijk gestructureerd worden door de aanwezige successie-gradiënt en de structuurvariatie werd reeds door BONTE et al. (2001a) aangetoond. Ook LUST *& al.* (1995) verwezen naar de invloed van bosontwikkeling als determinerende factor voor zowel broedvogelsamenstelling, soortenaantal als de dichtheid.
Het huidig natuurbeheer in de Vlaamse duinen speelt direct in op deze successie- en structuurpatronen van de vegetatie. Zo wordt de natuurlijke successie door maaien en machinaal ontginnen van struwelen teruggeschroefd tot graslandsituaties. De invoering van begrazing door middel van grote grazers zou op termijn moeten leiden tot vegetatiepatronen waar lage, hoge struwelen, natuurlijke bosopslag, graslanden en stuifduinen elkaar afwisselen. Deze beheersvorm lijkt in het huidig duinlandschap de beste kansen te scheppen voor een optimale broedvogeldiversiteit. Dat begrazing waarschijnlijk een rem zal zetten op de spontane bosontwikkeling doordat jonge zaailingen worden opgegeten, betekent wel dat de broedvogeldichtheid nooit zo hoog zal zijn in een dergelijk mozaïeklandschap. Daarentegen biedt een open duinlandschap meer kansen voor soorten zoals Patrijs, Roodborsttapuit, Tapuit, Graspieper en Veldleeuwerik en eventueel voor de Geelgors en de Grauwe Klauwier, waardoor de interne gemeenschapsvariatie aanzienlijk zal verhogen. Aangezien dit de soorten zijn die zowel in Vlaanderen (DEVOS & ANSELIN in voorb.) als in Nederland (VERSTRAEL & VAN DIJK 1996) een duidelijke achteruitgang vertonen en op de Rode Lijst van de broedvogels genoteerd staan is het toepassen van een dergelijk natuurbeheer zeker voor wat de broedvogels betreft goed te verantwoorden. Bonte et al. (2001a) wezen eveneens op een duidelijk negatief effect van recreatie op het voorkomen van soorten van open duinlandschappen, waarbij voornamelijk de grondbroeders verdwijnen bij een te sterke recreatiedruk. Aldus vermoeden we dat een extensieve begrazing met grootvee in zones die ontoegankelijk zijn voor het publiek wellicht de beste maatregel is om soorten van open en mozaïeklandschappen te bevoordelen zonder daarbij de typische broedvogels van struwelen en duinbossen definitief de das om te doen.

8.2 Materiaal en Methode

In de periode 1997-1998 werd het duingebied aan de Westkust volledig geïnventariseerd op broedvogels. In 2000 werd de beheerde delen opnieuw onderzocht op de aanwezigheid van doelsoorten (uitgebreide territoriumkartering aan de

hand van de methode van Hustings et al (1985)). In tabel 8.1 wordt een overzicht gegeven van de onderzochte deelgebieden

Tabel 8.1 - Overzicht van de geïnventariseerde deel-gebieden, met indicatie van beheer sedert 1997-1998 en inventariseerder

Deelgebied	beheer	inventariseerder
Westhoek-Noord	Ontginning + begrazing	G. Spanoghe
Westhoek-Oost	Referenie, geen beheer	G. Spanoghe
Westhoek-Zuid	Begrazing	W. Vercruyse
Houtsaegerduinen	Begrazing	F. Tjollyn
Ter Yde	Begrazing	T. Defoort

Aangezien de broedvogelsamenstelling gekenmerkt wordt door sterke jaarschommelingen door o.a. wisselende klimatologische omstandigheden in de broed- en overwinteringsgebieden, werden veranderingen in de aantallen territoria getoetst tegenover de referentiesite in de Westhoek. Alleen de zeer goed te karteren soorten werden opgenomen in deze bijdrage.

Volgende indicatoren werden gekarteerd (naar Siersema et al., 2002):
Open landschappen: Graspieper, Tapuit
Lage grasland (mosduin-struweelmozaiëken): Roodborsttapuit
Lage struweelmozaiëken: Heggenmus, Grasmus, Fitis
Hoge struweelmozaiëken: Tuinfluiter, Braamsluiper
Lage struwelen: Sprinkhaanzanger
Hoge struwelen: Zwartkop, Winterkoning, Nachtegaal, Tjiftjaf

Afwijkingen in de aantalsveranderingen 1997-2000 werden aan de hand van een χ^2-test met één vrijheidsgraad getoetst tegenover de veranderingen in de referentiesite.

8.3 Resultaten

8.3.1 Algemene resultaten

Het inventarisatiejaar 2000 werd gekenmerkt door een globale toename van territoria in de onderzochte deelgebieden van de Westkust (467 territoria in 1997, 770 territoria in 2000). In de referentiesite bleef het aantal territoria gelijk (respectievelijk 183 en 191 territoria in 1997 en 2000), waardoor de toename kan toegeschreven worden aan andere dan algemene aantalfluctuaties (χ^2=17,23; P<0.001).
In tabel 8.2 wordt een overzicht gegeven van de totalen per deelgebied.

Tabel 8.2 - Overzicht van de aantallen territoria van de gekarteerde indicatorsoorten in de verschillende geïnventarisserde deelgebieden in 1997 en 2000. Legende: Whf: Westhoek; HS: Houtsaegerduinen, TY:Ter Yde; ?: nog geen gegevens ontvangen.

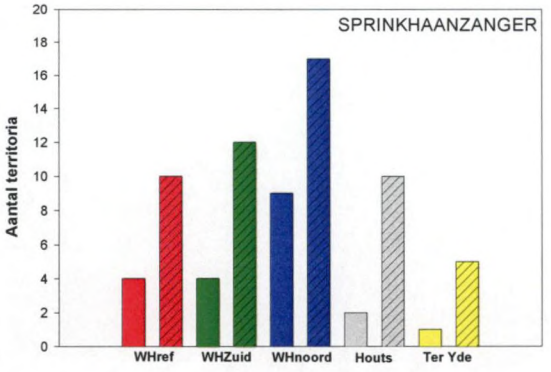
Site	Fitis	Grasmus	Nachtegaal	Sprinkhaanzanger	Tuinfluiter	Zwartkop	Tjiftj	Graspieper	Heggenmus	Winterkoning	Braamsluiper	Roodborsttapuit
WHref97	33	31	30	4	5	12	24	3	41	25	0	0
WHref00	33	40	30	10	6	13	30	3	32	23	?	0
WHzuid97	21	24	23	4	4	9	25	1	26	12	2	1
WHzuid00	51	42	24	12	9	14	35	0	35	?	?	0
WHnoord97	26	21	17	9	1	4	8	14	24	3	3	2
WHnoord00	43	74	13	17	2	7	9	12	31	10	?	0
HS97	16	16	12	2	4	9	23	0	27	12	1	1
HS00	26	46	13	10	10	39	46	0	45	45	8	0
TY97	22	21	7	1	2	7	8	2	27	7	0	3
TY00	21	24	4	5	2	8	12	2	27	9	5	5

8.3.2 *Specifieke trends*

8.3.2.1 Soorten die overal toenamen

Enkel de territoria van *Sprinkhaanzanger* namen in alle sites toe (Fig. 8.1). Deze toename kan mogelijks verklaard worden door de natte omstandigheden in 2000 met algemene overstromingen tot gevolg, waardoor de habitat op zich beter geschikt was

Figuur 8.1 - Aantalsverloop van de sprinkhaanzanger in de verschillende geïnventariseerde deelgebieden

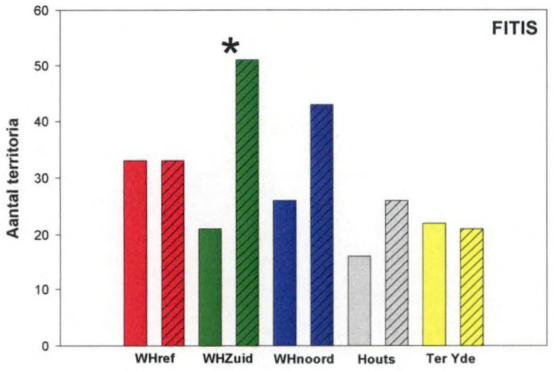


8.3.2.2 Veranderingen als gevolg van begrazings- en ontginningsbeheer

Indien het ingestelde begrazingsbeheer de structuur van de struwelen sterk zou diversifiëren, verwachten we een toename van soorten die gebonden zijn aan struweelmozaiëken. Ook het oppervlakte open duin vergootte, maar broedvogels van open graslanden namen niet toe. Opvallend is de sterke afname van de Roodborsttapuit die practisch volledig verdwenen is. Ook de aantallen Graspieper verminderden, mogelijks als gevolg van de overstromingen.
Soorten van struweelmozaiëken deden het opmerkelijk goed in 2000 en namen sterk toe in de beheerde deelgebieden, terwijl de aantallen in de referentiesite stabiliseerden.

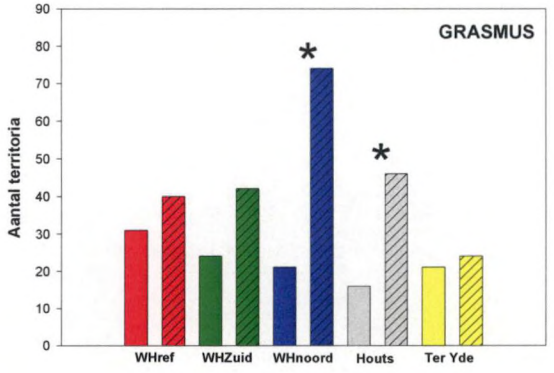
De aantallen van de Fitis (Fig. 8.2) bleven gelijk in de referentiesite van de Westhoek en in Ter Yde. In de andere deelgebieden namen de aantallen sterk toe en in het deelgebied Westhoek-zuid is de toename zelfs verdubbeld en significant (χ^2=6,58; P=0.011).

Figuur 8.2 - Aantalsverloop van de Fitis in de verschillende geïnventariseerde deelgebieden (:significante aantalswijziging)*

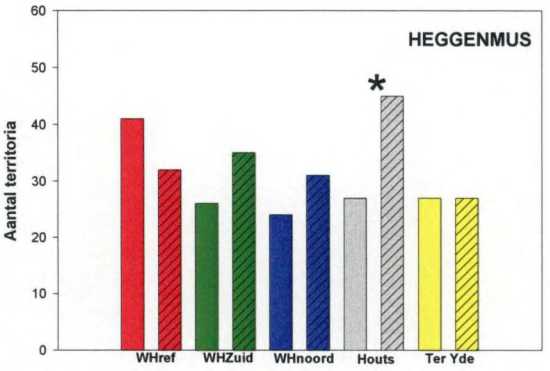


Ook voor de *Grasmus* (Fig 8.3) werd een analoge toename opgemerkt. In de referentiegebieden en Ter Yde was de toename eerder gering en waarschijnlijk het gevolg van een algemene toename. De toename is echter opvallend en significant in de Houtsaegerduinen (χ^2=4,62; P=0,032) en in het noordblok van de Westhoek (χ^2=8,78, P=0,003). Vooral de verdrievoudiging van de aantallen in het noorden van de Westhoek springen in het oog en zijn waarschijnlijk een gevolg van de combinatie ontginning (veel struweelranden) en begrazing. Ook de *Heggenmus* (Fig. 8.4) nam toe in de sterk begraasde deelgebieden. Enkel in de Houtsaegerduinen is deze toename echter significant (χ^2=5,07; P=0,025).
De *Tuinfluiter*, een soort van hogere struweelmozaiëken (Bonte et al., 2001b), nam toe in de begraasde struweelblokken van de Westhoek (zuid) en de Houtsaegerduinen (Fig. 8.5). *Braamsluiper* nam tevens toe in de Houtsaegerduinen. De toename van beide soorten is echter niet sterk genoeg om statistisch bevestigd te kunnen worden.

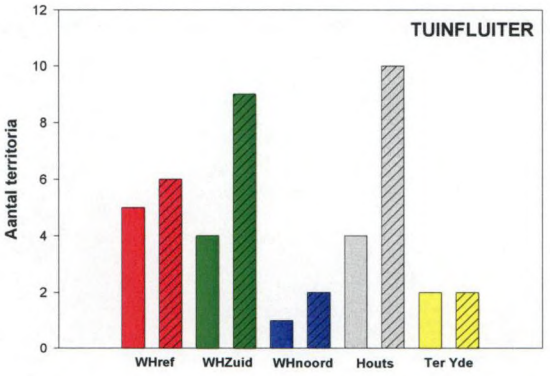
Figuur 8.3 - Aantalsverloop van de Grasmus in de verschillende geïnventariseerde deelgebieden (:significante aantalswijziging)*



Figuur 8.4 - Aantalsverloop van de Heggenmus in de verschillende geïnventariseerde deelgebieden (:significante aantalswijziging)*



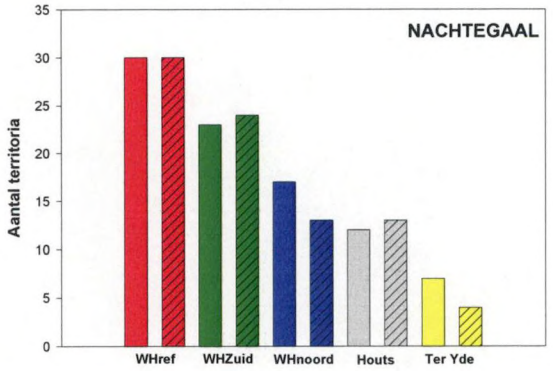
Figuur 8.5 - Aantalsverloop van de Tuinfluiter in de verschillende geïnventariseerde deelgebieden (:significante aantalswijziging)*



8.3.2.3 Veranderingen als gevolg van toenemende verbossing

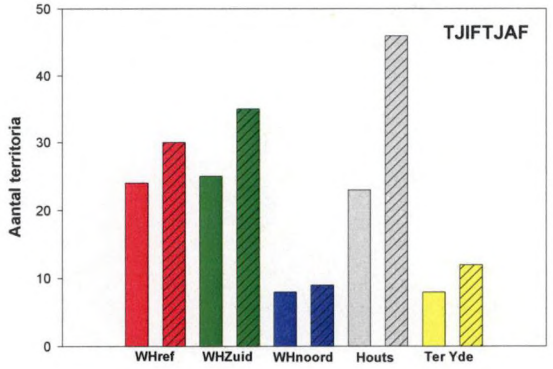
De aantallen van de Nachtegaal bleven stabiel (Fig. 8.6). Het ontginnings- en begrazings-beheer zorgde dus niet voor een afname van deze typische struweelsoort.

Figuur 8.6 - Aantalsverloop van de Nachtegaal in de verschillende geïnventariseerde deelgebieden

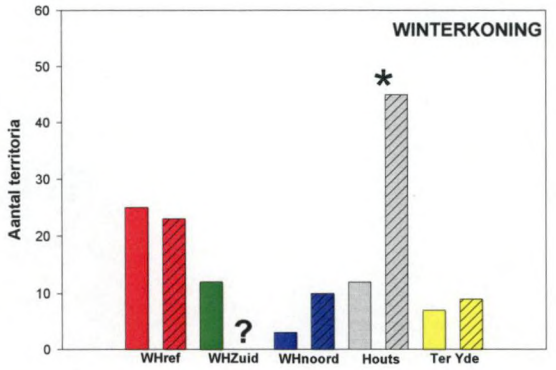


Andere soorten van verboste hoge struwelen namen niet opvallend toe- of af in de Westhoek en Ter Yde. In de Houtsaegerduinen namen zowel Tjiftjaf (Fig. 8.7), Winterkoning (Fig. 8.8) en Zwartkop (Fig. 8.9) toe. Voor beide laatste soorten zijn de toenames zelfs uitgesproken en statistisch zeer significant ($\chi^2_{Winterkoning}$=10,99; P<0.001;$\chi^2_{Zwartkop}$=6,86; P=0.008). Alhoewel in de Houtsaegerduinen inspanningen werden gedaan om de opslag van Balsempopulier en Grauwe Abeel te verwijderen, lijkt een algemen verbossing zich aldaar door te zetten, wat de toename van deze indicatoren kan verklaren.

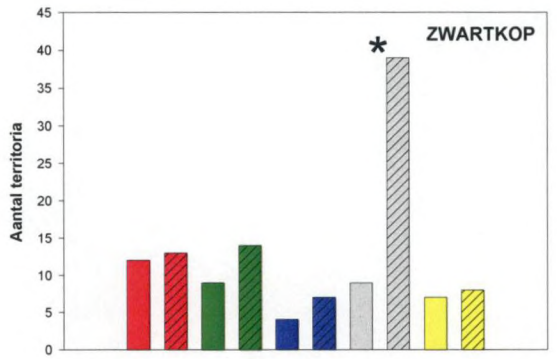
Figuur 8.7 - Aantalsverloop van de Tjiftjaf in de verschillende geïnventariseerde deelgebieden



Figuur 8.8 - Aantalsverloop van de Winterkoning in de verschillende geïnventariseerde deelgebieden (:significante aantalswijziging)*



Figuur 8.9 - Aantalsverloop van de Zwartkop in de verschillende geïnventariseerde deelgebieden (:significante aantalswijziging)*



8.4 Besluit

Door de experimentele opzet van deze monitoring, waarin één bepaald onderzoeksblok (Westhoek-Oost) niet werd beheerd, zijn we in staat om veranderingen in de broedvogelfauna los te koppelen van algemene verandering als gevolg van specifieke aantalsschommelingen. Aangezien momenteel ook dit blok begraasd wordt, zal een andere referentie gezocht moeten worden bij verdere monitoring (Perroquet-duinen).

In 2000 werden geen veranderingen opgemerkt voor de aantallen indicatoren van open landschappen, mogelijks als gevolg van de hoge waterstanden en overstromingen. De sterkste veranderingen worden genoteerd bij soorten van struweelmozaiëken. Deze namen sterk toe in de begraasde en deels-ontgonnen deelgebieden. Begrazing resulteerde in een diversificatie van de oorspronkelijke homogene struwelen, waardoor soorten van mozaïeken sterk in aantallen toenamen. Territoria van soorten van homogene struwelen, namen echter niet af.
Opvallend is tevens de verdere opgang van bossoorten in de Houtsaegerduinen.

9 Ungulate seed dispersal. Aspects of endozoochory in a semi-natural landscape

(Zaadverbreiding door hoefdieren: aspecten van endozoöchorie in een halfnatuurlijk landschap)

Eric COSYNS[1,2]

[1] Onderzoeksgroep Terrestrische Ecologie, Vakgroep Biologie, Universiteit Gent, K. L. Ledeganckstraat 35, B-9000 Gent

[2] Onderzoekscel Landschapsecologie en Natuurbeheer, Instituut voor Natuurbehoud, Kliniekstraat 25, B-1070 Brussel

Chapter 9 has been submitted as thesis in fulfilment of the requirements for the degree of Doctor (Ph.D.) in Sciences. It has been successfully defended publicly on the 3rd of March 2004.
Hoofdstuk 9 werd voorgedragen als proefschrift tot het bekomen van de graad van Doctor in de Wetenschappen. Het doctoraat werd succesvol openbaar verdedigd op 3 maart 2004.

9.1 General introduction

Eric COSYNS

9.1.1 Introduction

Seed[5] dispersal is an important component of the plant colonisation process (Harper 1977) which may influence many key aspects of plant ecology, including meta-population survival (Hanski 1998), migration of species both in a paleo-ecological, historical and future context, e.g. under changing climatic conditions (Cain *et al.* 1998; Clark *et al.* 1998; Higgins & Richardson 1999; Higgins *et al.* 2003; Watkinson & Gill 2002), plant recruitment and species diversity (Primack & Miao 1992, Nathan & Mueller-Landau 2000; Willson & Traveset 2000), plant invasions (Shigesada *et al.* 1995) and the success or failure of restoration and nature management (Bakker & Berendse 1999; Bullock *et al.* 2001).
Animals can play an important role in the seed dispersal cycle through the active or passive uptake of seeds and the subsequent external (epizoochory) or internal transport (endozoochory) of seeds (Wang & Smith 2002). Depending on the rate of seed passage (endozoochory) or adhesive capacities (epizoochory) and on patterns of animal behaviour, seeds could be distributed over a large area. Selective habitat use will dictate the specificity of sites where seeds could arrive (Stiles 2000). This potential for directed long-distance seed dispersal may be an important aspect of zoochory as compared to other dispersal mechanisms.

9.1.1.1 Endozoochory by ungulates in a semi-natural context

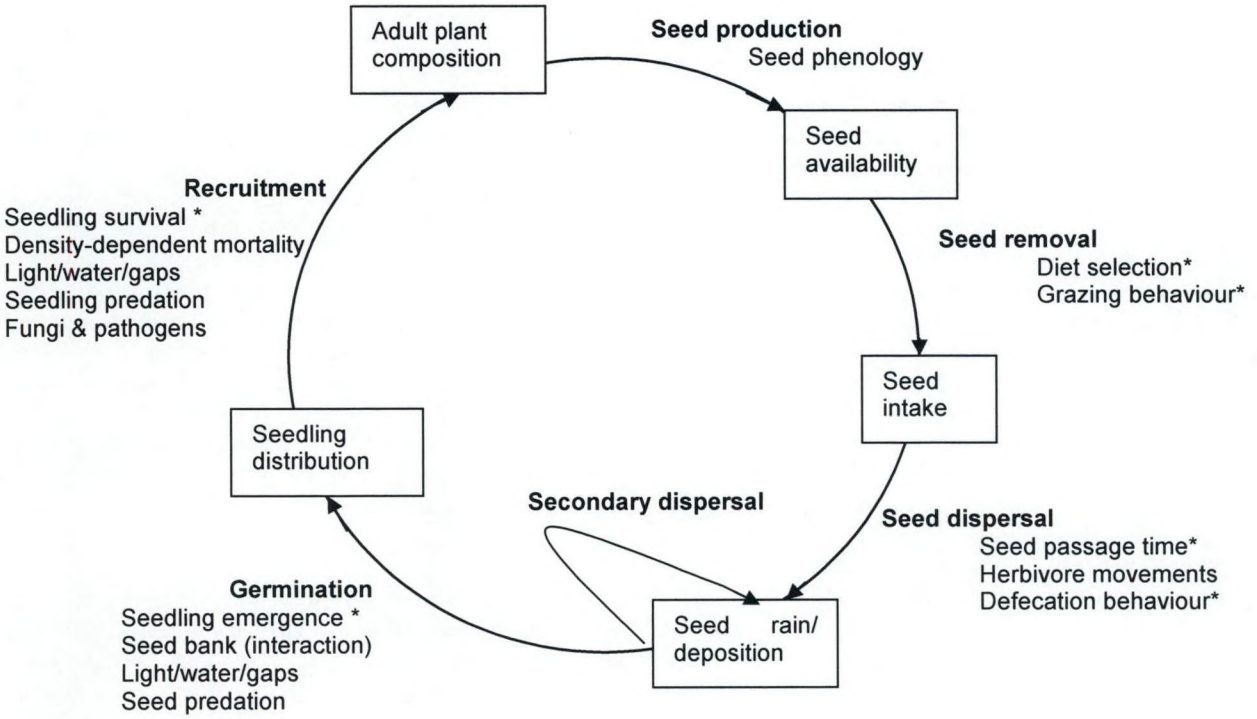
Hildebrand (1872) and Hildebrand (1873, cit. in Bonn & Poschlod, 1998) was one of the first authors who systematically derived plausible dispersal modes from seed morphology. Hildebrands' approach can still be found back in studies which document on the major means of seed dispersal (Ridley 1930; van der Pijl 1982; Grime *et al.* 1988; Bouman *et al.* 2000). In this context plant species bearing fruits or seeds with a fleshy coat or arillus are considered to be dispersed endozoochorically i.e. more specifically by means of birds (ornithochory) and frugivorous mammals (Herrera 1989; Willson 1993). Plant species bearing fruits or seeds which are barbed, hooked, spiny or viscous are thought to be dispersed epizoochorically. A lot of seeds are categorised as 'unassisted'. However, Janzen's (1984) 'the-foliage-is-the-fruit' theory suggests that for a number of plant species which have small seeds without obvious external, morphological adaptations to a certain dispersal mode, endozoochory may well be the normal dispersal mode for these unassisted seeds. Moreover plants and seeds are selected for this dispersal mode. At the time of seed set plants may promote herbivory by large ungulates to achieve seed dispersal. Quinn *et al.* (1994) could underpin this hypothesis in the case of Buffalo grass (*Buchloe dactyloides*) but Dinerstein (1989) failed to find evidence in plant species of South Asian flood-plains.
At the beginning of the 20th century some authors e.g. Kempski (1906), Adams (1907) (cit. in Bonn & Poschlod 1998) and Kerner von Marilaun 1916 (cit. in Lennartz 1957) were already aware of the potential of endozoochorous seed dispersal by domestic livestock. They ran some experiments with cattle and horses to get insight in the importance of the endozoochorous seed dispersal process within an agricultural context, i.e. to prevent the spread of undesirable 'weeds' into the arable fields and pastures, e.g. by grazing livestock or by spreading of the livestock manure
After the second world war, further attempts were made by Lennartz (1957) who investigated the survival capacity of gut-passed seeds of a selection of temperate grassland species and by Müller-Schneider (1954) and Müller (1955) who elaborated endozoochory by cattle and red deer in semi-natural grassland.

During the last two decades the scientific study of endozoochory in temperate floras gained momentum. The focus is now on a broad spectrum of aspects of endozoochory.
A major part of the studies emphasize the role of domesticated and wild ruminants and to a lesser extend rabbits as seed dispersing agents for a wide range of plant species, even those with obvious adaptations to other assumed dispersal modes (Welch 1985; Bakker 1989; Malo & Suárez 1995a; Pakeman *et al.* 1998). Pakeman *et al.* (2002) recently succeeded to identify ecological correlates of endozoochory by sheep and rabbits in a cool temperate flora. The necessity for such studies is related to the almost impossible task to identify all plant species which can take advantage of this dispersal mode.
To get more insight in the significance of endozoochory in the dispersal and regeneration of plant species experimental studies were conducted. Most of the more recent feeding experiments dealt with one or a few species of domesticated ruminants (cattle and sheep) and with plant species that are of importance in an agricultural context (Özer 1979; Russi *et*

[5] Seed is used throughout this chapter as a synonym of the entity of vascular plants, being or carrying the generative diaspore(s), that is dispersed (from Gr. diaspeiro: to disseminate). Hence it can mean either what is morphologically indicated as fruit (fructus: basically, what has developed from the ovary), seed (semen: resulting from the growth of the ovulum, which is situated in the ovary) or spore (in case of ferns).

al. 1992; Gardener *et al.* 1993; Ghassali *et al.* 1998). These studies showed considerable differences in germination success of gut-passed seeds of different plant species.
In addition these studies documented on passage time which is an important aspect of the potential long-distance seed dispersing capacity of the herbivore species (Pakeman 2001).
Another important step in the seed dispersal cycle is the establishment of plant individuals from endozoochorically dispersed seeds (Wang & Smith 2002). Only a few studies put attention to this phase. But Welch (1985), Malo & Suárez (1995b) and Pakeman *et al.* (1998) respectively demonstrated that ungulate and rabbit dung could be an important seed source for plant colonisation in grasslands. Dai (2000) and Pakeman *et al.* (1998) furthermore give evidence for an interaction between soil seed bank and dung seed content in relation to germination and establishment of grassland species in gaps.
The significance of endozoochory for vegetation dynamics and diversity is discussed in several studies (e.g. Welch 1985; Malo and Suárez 1995a; Malo and Suárez 1996; Pakeman *et al.* 1998; Bakker & Olff 2003). Bonn & Poschlod (1998) furthermore stressed the ability of domesticated ungulates to act as dynamic ecological corridors i.e. connecting isolated patches of similar habitats in a landscape. However few studies really showed the positive effect of endozoochorous seed dispersal on restoration management (Russi *et al.* 1992; Traba *et al.* 2003).
Semi-natural landscapes e.g. heathlands, coastal dunes and moorlands are of key interest in Northwest European nature conservation. It are in fact the only remaining sources offering a broad array of spontaneous, wild, native plant and animal species. They are established as a result of historical land use including the closely related dynamics which acted together with still occurring natural processes. These dynamics may have influenced the species diversity and composition of the semi-natural habitats through their effect on e.g. seed dispersal (Bonn & Poschlod 1998; Bruun & FritzbØger 2002). Adequate preservation and restoration of these semi-natural habitats need knowledge of former land use practice and the closely related dynamics in order to be able to re-establish the same practice or to find suitable surrogates. Most of the semi-natural landscapes exist of open habitats which could be managed by grazing, mowing and cutting. Since the 1970's the use of domesticated ungulates i.e. cattle, horses, sheep has become increasingly popular in nature management (e.g. Piek 1998; Eggermont et al. 1996). Grazing has received considerable attention from biologists who aimed to determine its impact on plant diversity. It is obvious and frequently proven that grazing influences plant diversity, but the reasons why its effect may differ considerably are less clear (Olff & Ritchie 1998). One possible component of the answer to this question is the aspect of zoochorous seed dispersal. However, the role of large herbivores in the dispersal and establishment of plant species is poorly understood (Van Wieren & Bakker 1998). Unravelling zoochorous dispersal mechanisms in a semi-natural environment may therefore offer both fundamental and necessary applicable ecological knowledge.
To understand the potential role of seed dispersal in a semi-natural context, we chose coastal dunes as general environment. The diversity of plant species and plant communities is very high (about 40% of the Flemish plant species occur in our study area) which, together with the recently established grazing management (horses and cattle), offered opportunities
to study different aspects of endozoochorous seed dispersal by horses and cattle within the semi-natural coastal landscape. This setting furthermore yields potential to contribute to the increasing demand for reliable autoecological information on dispersal-related topics of the temperate, native European flora (Grime *et al.* 1988; Knevel *et al.* 2003).

Figure 9.1 - The seed dispersal cycle as it happens in grazed temperate habitats, with indication of the main patterns (framed) and processes (bold) including several important aspects (after Wang & Smith 2002). Aspects which are studied in this Ph.D. are indicated with an asterisk (*).



9.1.2 Aims of the study

Studies on ungulate endozoochory mainly stress the potential importance of this seed dispersal mechanism for far more plant species than previously thought (Pakeman *et al.* 2002). But even for the rather small and well-studied Northwest European flora we lack reliable information on the kind of dispersal modi plant species really use. Very often the dispersal mode of a plant species is deduced from its morphological adaptations, but very little is known about the entire dispersal spectrum of every species and the relative importance of each of the dispersal modes involved. Above all, there is still a considerable gap in our understanding of the ecological significance of endozoochory as a seed dispersal mode in grazed landscapes. Therefore, there is a need to further elaborate the different constituent steps and processes inherent to this dispersal mode (Fig. 9.1), e.g.:

- quantification of seed production and availability of seeds in grazed environments;
- habitat use and diet selection of ungulates;
- germination success after gut passage;
- dung (seed) deposition patterns e.g. the distance that germinable seeds are deposited from the source plant and in what habitats seeds tend to arrive (are their indications of directed dispersal?);
- seedling emergence and plant establishment under natural conditions.

This study contributes on a selection of the mentioned aspects. The aims are:

- To provide further knowledge on which plant species could be dispersed endozoochorically by mammal species, differing in body size and gastero-intestinal system, i.e. free ranging cattle, different equid breeds, sheep and rabbit;
- To compare the dung germinable seed content to the diet composition of free ranging ungulates;
- To explore the possible ecological correlates of the dung germinable seed content;
- To determine experimentally the germination success and the mean retention time of gut-passed seeds of a selection of plant species;

- To determine plant establishment from the dung seed content under field conditions;
- To integrate this information in conclusions on the importance of endozoochory from a plant ecological point of view and to provide recommendations for nature conservation.

9.1.3 The Study areas

This Ph.D. study on ungulate endozoochory was conducted at four sites in the Belgian and North French coastal dunes (Fig. 9.2). The Westhoek (335 ha) and Doornpanne dunes (190ha) are both located at close distance from the Belgian coast (0-1 km). Both dune areas are part of a belt of recently established dunes (c. 500-1000 years B.P., De Ceunynck 1992). The sandy soil is calcareous, with a varying $CaCO_3$ content (8-4%, Ampe 1996). In this study the focus was on two sites in the Westhoek, which both are grazed by horses and cattle: Westhoek North (since 1998) and Westhoek South (since 1997). At the Doornpanne we studied endozoochory in an area which, since 1996, is grazed by Shetland pony's (Table 9.1).
The 'Dune fossile de Ghyvelde' (France) are situated 3 km from the coast. These dunes are among the oldest dunes of the Flemish coastal plain, which extends from Cap Blanc Nez to the Scheldt estuary. These dunes are considered as remnants of a Neolitical dune belt (c. 4500 years B.P., De Ceunynck 1992). The soil is decalcified down to 2-3 m, with a $CaCO_3$ content of less than 2 % (Ampe 1996). Since 1997, part of these dunes are grazed by Haflinger horses (Table 9.1)
The floristic richness and diversity of plant communities results from the complexity of the underlying, often small scaled, variety in abiotic patterns and processes, which can be summarised as follows:
the micro climatic conditions which vary along a gradient perpendicular to the coastline;
the variation in lime content;
the impact of groundwater fluctuations.
Biotic factors are superimposed on the abiotic conditions. Man, with his domestic grazing stock and rabbits are the most important among them. During the 19th and the beginning of the 20th century grazing by domesticated livestock was a common practice in the coastal dunes (De Smet 1961). For example in 1828 the dune area of the Western Belgian coast (c. 2500 ha) was grazed by 450 sheep, 240 cows, 112 donkeys and 51 horses. Scrub was regularly cut down and used as firewood. Locally, small fields were created in the dunes for the cultivation of potatoes, rye and vegetables. Dune vegetation then largely consisted of grey dunes, moist slack vegetation and dune grassland (Massart 1908). After this type of agricultural land use was abandoned the entire dune area showed a strong tendency towards scrub development since the 1970's (De Raeve 1989). Yet, the diversity of plant communities and species is still high. For our purposes, however, we will generalise to some degree, and in the studies of habitat use by the ungulates we have recognised ten major habitat types (Table 9.2).
Habitat types were distinguished according to vegetation structure and abiotic conditions, and therefore mainly exist from different plant communities. Vegetation data were compiled from different studies: Westhoek South (Goerlandt 1999), Westhoek North (Degezelle 2000, Cosyns unpubl.), Doornpanne (1999, Cosyns unpubl.; Waumans 2001), Ghyvelde (1999, Cosyns unpubl; Hendoux 1997). The vegetation was mapped using recent aerial photographs (1:2,500 or 1:5,000) and additional field measurements. The proportion habitat in each study area was derived from these vegetation maps using a GIS (Arcview) (Table 9.2). The species nomenclature in this Ph.D. thesis follows Lambinon *et al.* (1998).

Figure 9.2 - Location of the study sites in the Belgian and North French coastal dune area. The numbers on the map indicate the following nature reserves: (1) Doornpanne, (2) De Westhoek (2a Westhoek South, 2b Westhoek North), (3) Dune fossile de Ghyvelde (France). In each of these nature reserves we studied the process of endozoochory.

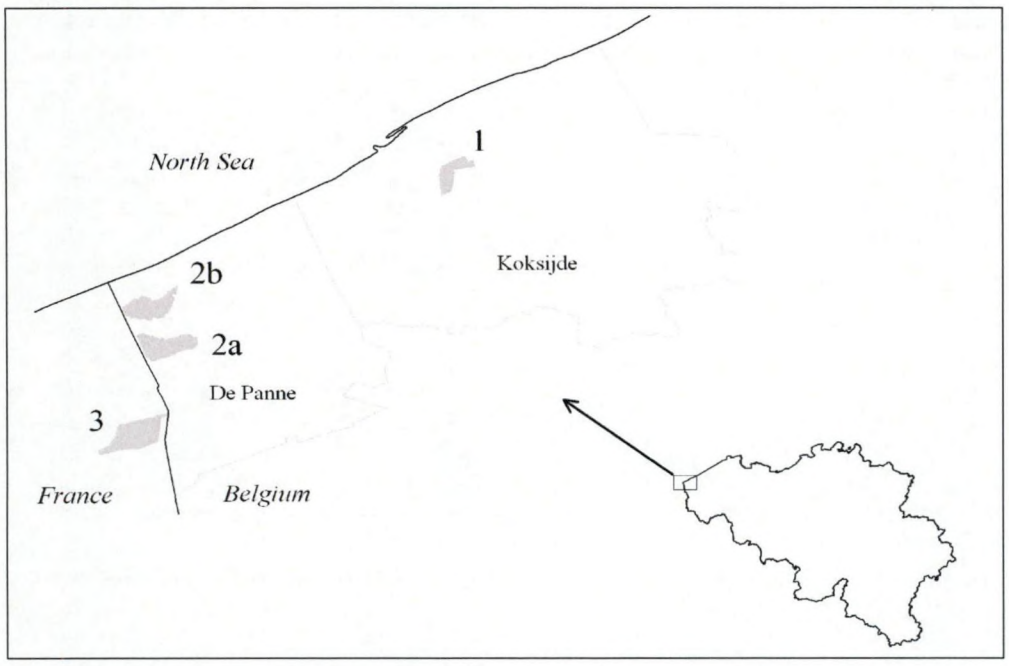


Table 9.1 - Site characteristics: geographical position, horse and cattle breeds and adult herbivore numbers (#) present during the sampling period (July - October 2000).

Site	Geographical position	Horse and cattle breed	Area grazed	# animals (2000)
Ghyvelde (France)	51° 02' 48" N 2° 33' 02" E	Haflinger horse	75	14
Westhoek North (Belgium)	51°05' 12" N 2° 35' 27" E	Konik pony Scottish Highland cattle	54	9 4
Westhoek South (Belgium)	51°04' 50" N 2° 34' 19" E	Shetland pony Scottish Highland cattle	61	19 4
Doornpanne (Belgium)	51° 07' 14" N 2° 39' 44" E	Shetland pony	30	7

9.1.3.1 Major habitat types

White and Grey dunes (A/T) are mainly found on dry, dune ridges. Due to wind dynamics which cause sand erosion and accumulation, these dunes suffer from a high degree of abiotic stress. White dunes (A; *Ammophilion* communities) are therefore scarcely covered with vegetation. It is poor in vascular species and mainly exist of *Ammophila arenaria*, *Festuca juncifolia* and *Carex arenaria*. As sand mobility decreases and relief is more or less fixed, grey dunes (T) develop. Grey dunes (*Tortulo-Koelerion* communities), on calcareous soils, are covered with a closed moss layer dominated by *Tortula ruralis* ssp. *ruraliformis*. On partly decalcified soils, *Hypnum cupressiforme* and *Cladonia* div. spp. dominate the moss layer. The sparsely covering herb layer exists of several winter annuals (e.g. *Erophila verna*, *Veronica arvensis*, *Arenaria serpyllifolia*, *Phleum arenarium*, *Crepis capillaris*) and some perennial species (e.g. *Carex arenaria*, *Hypochaeris radicata*, *Sedum acre*, *Festuca rubra* ssp. *arenaria*). Grey dunes appear to be a rather stable successional stage, further succession leads to open, low scrub of *Hippophae rhamnoides*.
Dune grassland on dry soil (Gd), is characterised by the dominance of graminoids and a variety of herb species. Frequent occurring graminoids are *Poa pratensis*, *Festuca rubra* and *Carex arenaria*. Frequently recorded herb species are e.g. *Achillea millefolium*, *Veronica chamaedrys*, *Galium verum*, *Plantago lanceolata* and *Lotus corniculatus*. The variant on lime rich sandy soils as it mainly occurs at the Westhoek North and at the Doornpanne is very rich in species, the concentration of 'chalk grassland' taxa being conspicuous e.g. *Helianthemum nummularium*, *Potentilla neumanniana*, *Asperula cynanchica*, *Thesium humifusum*, *Primula veris* (*Polygalo-Koelerion* communities). Locally, *Rosa*

pimpinellifolia invades these grasslands. At Ghyvelde a variant of decalcified sand, less rich in species compared to the former type, is distinguished. *Jasione montana*, *Carex arenaria*, *Anthoxanthum odoratum*, *Trifolium arvense*, *Ornithopus perpusillus* and *Aira praecox* are among the most abundant species (*Thero-Airion* and *Plantagini-Festucion* communities).

Dune slack vegetations (Gw) are only well developed in the Westhoek. These dune slacks are influenced by seasonally varying groundwater fluctuations close to the soil surface. This habitat type includes several successional phases, i.e. short pioneer vegetation (only Westhoek North) and late successional graminoids and herb dominated plagioclimax vegetation (see also Bossuyt et al. 2003a +b). Young phases (< 5 years) have a sparse vegetation, mainly dominated by graminoids: *Juncus articulatus*, *Carex arenaria*, *C. flacca*, *C. viridula*, *Agrostis stolonifera*. *Salix repens* is quite abundant from an early stage in succession onwards. Gradually more species establish in the next two phases (5-25 years): e.g. *Sagina nodosa*, *Epipactis palustris* and *Parnassia palustris*. *Salix repens* becomes the dominant species, unless mown or cutted. The older phases (25-50, +50 years: Westhoek North and South) are dominated by graminoids, such as *Calamagrostis epigejos*, *C. canescens*, *Holcus lanatus*, *Agrostis stolonifera* and/or *Juncus subnodulosus*. Several herb species contribute to a further enrichment of the vegetation: *Lysimachia vulgaris*, *Lythrum salicaria*, *Lycopus europaeus*, *Iris pseudacorus*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Galium uliginosum*. If not managed (e.g. mown or grazed), succession in dune slacks give rise to rapid scrub encroachment.

Tall scrub (S) essentially dominated by species like *Hippophae rhamnoides*, *Ligustrum vulgare* and *Salix repens* largely replaced the species rich grassland vegetation and now occupies 25-65 % of the study areas (Table 9.2). At the Westhoek South *Ligustrum*-scrub is locally replaced by a more open *Crataegus monogyna* dominated vegetation. In the gaps of aging and degrading scrub, *Calamagrostis epigejos* or *C. canescens* give rise to more or less monospecific grassland (C). When grazed or mown the dominance of both grass species rapidly declines and a less species poor grassland soon develops (see Chapter 9.6, Table 9.20).

Between 1996 and 1998, at the Westhoek South and North, several hectares of scrub were removed. After scrub removal a tall, herb-dominated vegetation (U) established. The tall herb vegetation on wet soils (Uw), influenced by a high mean groundwater level and periodically inundated, mainly exists of a closed grass layer, dominated by *Poa trivialis* and patches of *Lythrum salicaria*, *Lysimachia vulgaris*, *Lycopus europaeus* and *Eupatorium cannabinum*. Tall herb vegetation on drier soils (Ud), are characterized by an open grass layer of *Holcus lanatus,* sparsely accompanied by *Poa pratensis*, *P. trivialis* and *Calamagrostis epigejos*. In addition some tall herb species occur: *Cirsium arvense*, *Senecio sylvaticus, S. jacobaea* and *Eupatorium cannabinum*.

All forests (F) have once been planted, usually on abandoned arable fields. *Alnus glutinosa*, *Populus tremula*, *P. alba* and *Populus x canadensis* are the most frequent planted tree species; they dominate the present-day forest canopy. In general, the ground flora consists of ruderal annuals, such as *Claytonia perfoliata*, *Anthriscus caucalis* and *Stellaria media* and of perennial species, like *Urtica dioica*, *Glechoma hederacea*, *Galium aparine* and *Poa trivialis*.

Paths can be considered as a kind of 'artificial' habitat occupying a 2-3m wide strip of disturbed ground that is sometimes slightly raised above the surrounding area. It is frequently used by the ungulates, both for grazing and walking. The vegetation is dominated by *Poa trivialis*, *P. annua* and *Juncus bufonius.* Locally, in open patches, ruderal annuals may establish, such as *Claytonia perfoliata*, *Stellaria media* and *Arenaria serpyllifolia.*

9.1.4 Dung collection and treatment

Germination data, discussed in chapters 9.2, 9.3 and 9.4, were obtained from field samples which were all collected during the same sampling period, using the same dung collection and seed germination procedure.

Dung was collected during seven, more or less fortnightly sessions in a period of 3 months (18th July-11th October 2000) at four sites: Westhoek North, Westhoek South, Doornpanne and 'Dune fossile de Ghyvelde'. At each study site we observed the ungulates defecation behaviour. Freshly deposited dung was immediately collected after defecation occurred, leaving behind the lowermost part of the dung to avoid contamination of seeds on the soil surface. From each type of herbivore 2 times 2.5 L of freshly deposited excrements were collected during each session. Immediately after dung collection, samples were spread out in trays (40x40x10cm) and put in a greenhouse (< 35 °C) to dry.

After sun-drying in a greenhouse (2-3 weeks), the samples were kept at 4°C for at least two weeks. After grinding in a Retsch mill (type SK 100), the samples were spread out over a sterilised sand/peat substrate (40x40x2cm, 1:1 ratio) in a layer of about 0.75 cm. To detect possible germination from the potting soil substrate and contamination in the greenhouse, 15 trays with only the sterilised sand/peat substrate were also set up.

To maintain humidity, sample trays were watered twice a day during the whole germination period. Greenhouse conditions were kept at 20-25°C with a relative humidity of 50-60% during 16 hours of light (280-410 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$) and at 10-15°C and 80-90% relative humidity during 8 hours of darkness. Counting of seedlings was conducted as soon as identification was possible and was continued for six months. During the last two months very few seedlings emerged. Counted and identified seedlings were removed to avoid competition between seedlings and to prevent flowering.

Only in a few cases, seedlings could not be identified accurately. This was the case for *Erodium cicutarium* and *E. lebelii*, *Sagina apetala* and *S. procumbens* and *Veronica chamaedrys* and *V. arvensis,* respectively. They were lumped in

three "pseudospecies". We used the genus name for those seedlings that could only be identified at the genus level, e.g. *Epilobium* spp. *Poa* spp., *Rumex* spp. and considered them as 'species' in the data analysis.

Table 9.2 - Main habitats (and their abbreviation as used in this thesis) at the different study sites with a brief description of their vegetation characteristics and indication of their area proportion. The total number of plant species recorded during several inventories (1990-2000) at the different sites is also shown.

Study sites		Westhoek S.	Westhoek N.	Doornpanne	Ghyvelde
Habitat	Description	Area (%)	Area (%)	Area (%)	Area (%)
White dunes (A)	Open vegetation with *Ammophila arenaria, Carex arenaria, Festuca juncifolia*	1.70	4.11	9.08	
Grey dunes (T)	Mosses and lichens rich dunes with scattered *Carex arenaria* and annuals.	7.13	5.24	4.82	22.20
Vegetation dominated by tall herbs on dry soils (Ud)	Short herb layer (*Holcus lanatus, Poa trivialis*) with scattered patches of tall herbs (e.g. *Eupatorium cannabinum, Cirsium arvense, Senecio jacobaea*)	5.62	8.23	4.74	0.91
Vegetation dominated by tall herbs on wet soils (Uw)	Short herb layer (*H. lanatus, P. trivialis*) with scattered patches of tall herbs (e.g. *E. cannabinum, Lythrum salicaria, Lycopus europaeus*)	3.76	5.39	-	-
Dune grassland on dry soils (Gd)	Short grasslands with a high plant species diversity (e.g. dicotyledons) incl. dune grasslands dominated by *Rosa pimpinellifolia*	4.09	5.12	9.02	50.32
Wet dune slack vegetation (Gw)	Graminoid dominated vegetation type, including short pioneer vegetation with *Carex* spp., *Juncus* spp. ; young *Salix repens* and *Hippophae rhamnoides* scrubs and herb rich later succession phases.	8.30	3.64	-	0.74
Almost monospecific grassland (C)	Tall vegetation dominated by *Calamagrostis epigejos, C. canescens* and/ or *Arrhenaterum elatius*. Frequently under deteriorating scrub.	5.36	10.95	1.35	0.85
Scrub (S)	Scrub dominated either by *Ligustrum vulgare, Hippophae rhamnoides, Salix repens* or mixed with other shrubs.	48.60	56.21	64.05	24.99
Forest (F)	*Populus* spp. or *Alnus glutinosa* dominated wood patches	15.40	0.31	3.93	(incl. in S)
paths	Pioneer vegetation of dry or wet situations	0.50	1.45	2.87	-
	Area (ha)	61	54	30	75
	Total number of plant species	422	402	278	139

9.1.4 Outline of this chapter

The first part of this thesis (Ch. 9.2 – 9.4) focuses on the potential for grassland plants to be dispersed endozoochorically. The study sites offered opportunities to extend the knowledge on plant species that could be dispersed endozoochorically and to analyse the impact of different sites and herbivore species. In chapter 9.2 these aspects are investigated together with the animals' grazing and defecation behaviour which enabled us to get a first quantified view on seed deposition patterns across habitats during the main fruiting season. In chapter 9.3 a first attempt is made to compare the dung germinable seed content to the diet composition of the studied free ranging horses and cattle.
Horses are frequently used in nature management in Western Europe. Until now very few studies focussed on endozoochory by horses. Horse dung germinable seed content is analysed in detail in chapter 9.4. The analysis further adds to the knowledge on endozoochorically dispersed plant species. Seed characteristics of the species involved were used to elaborate on the ecological correlates of horse endozoochory.

The second part of this thesis (Ch. 9.5 – 9.6) focuses on the possible realization of endozoochory in the field, dealing with the critical phases in the seed dispersal cycle (fig. 9.1) and hence emphasizing the endozoochorous dispersal costs for the plant.
One of the most critical phases of an endozoochorically dispersed seed is its passage through the gastro-intestinal system of the herbivore. In chapter 9.5, this phase is investigated within an experimental set up. In most feeding experiments only ruminant species, mostly cattle, are involved and little attention is given to plant species of semi-natural, cool temperate grasslands. Therefore, seeds of 19 plant species that are important constituents of such grasslands were fed to five different species of herbivores, selected for differences in body size and gastro-intestinal system. The experiment provides information on germination success and mean retention time across animal and plant species.
The next important step in the process of successful endozoochorous seed dispersal by ungulates is the seedling emergence and plant establishment from seeds which were deposited as part of the ungulate dung. Chapter 9.6 provides information on an experiment in which these aspects of the seed dispersal cycle are addressed.
The synthesis in chapter 9.7 puts the findings from the entire study in a broader perspective and deals with the possible significance of endozoochory in a semi-natural context. The chapter is concluded with the possible implications for nature conservation and some perspectives for further research.

9.2 Potential endozoochorous seed dispersal by cattle and horse in a spatially heterogeneous dune landscape

Eric COSYNS , Sofie CLAERBOUT, Indra LAMOOT and Maurice HOFFMANN

published (with slight adaptations) in:
Plant Ecology 178 (2005): 149-162

9.2.1 Abstract

Seed dispersal has become an important issue in plant ecology and restoration management. In this chapter we examined dung seed content and seed deposition patterns of horses (Shetland and Konik breeds) and Scottish Highland cattle grazing two medium scaled coastal dune nature reserves.
2 times 2.5L of fresh dung from each type of herbivore was collected during 7 consecutive sessions in the main fruiting season. Dung samples were placed under greenhouse conditions after drying and cooling. Animal defecation patterns were derived from a study of herbivore activities during 6 hour sessions, 8 times a month.
117 plant species i.e. 27% of all species occurring in the study area, were recorded as seedlings emerging from the dung samples. In general, dung seed density is high (1158 seedlings/sample). Most plant species (62 %) were recorded from less than 20 samples (40%). A comparable amount of plant species (66 %) emerged with on average less than 1 seedling per sample, only 12% count more than 10 seedlings per sample. The most abundantly and frequently recorded plant species were *Urtica dioica*, *Juncus* spp. and different *Poaceae* and *Caryophyllaceae* species. Seed density and species richness were further analysed in order to detect possible animal and site related characteristics.
Dung deposition patterns reflect a disproportional use of habitats and hence a non random seed deposition among habitats. Calculated seed deposition per square meter ranged from a few (< 10) to more than 100 in the most frequently selected habitat types in relation to their surface.
From the herbivores' selective habitat use and their estimated mean retention time we can further assume their ability for inter-habitat endozoochorous seed dispersal. This characteristic of large herbivores is further discussed in the light of nature management and restoration.

Key-words: cattle, coastal dunes, defecation behaviour, endozoochory, grassland dynamics, horse

9.2.2 Introduction

Plant diversity is affected by herbivores through their impact on dominant plant species, plant regeneration opportunities and propagule transport (Olff & Ritchie 1998). The latter has become an important issue in plant ecology in general (Primack & Miao 1992) and restoration management in particular. The (re-)establishment of characteristic semi-natural plant communities sometimes fails, due to unsuitable abiotic conditions for the target species or because of biotic constraints (Bakker 1998; Bakker & Berendse 1999). Many plant species cannot rely on a long-term persistent seedbank for regeneration after their disappearance from the relict vegetation. Seed dispersal then becomes a serious bottle-neck in restoration management (Verhagen *et al.* 2001; Pywell *et al.* 2002). Therefore studies on possible seed dispersal mechanisms are of key interest in the understanding of the colonisation abilities of plants at the landscape scale. Despite the increasing demand for reliable autoecological information on dispersal related topics of the temperate, native European flora, most of this information is still anecdotal (Grime *et al.* 1988). It certainly can not be derived adequately just from assumed morphological adaptations to specific dispersal mechanisms.
In the framework of nature conservation and restoration, seed dispersal by livestock was examined by Welch (1985), Bakker (1989), Malo & Suárez (1995) and Stender *et al.* (1997), who show the potential of endozoochorous seed dispersal in semi-natural landscapes. Moreover those studies indicate that many more plant species are successfully dispersed through endozoochory than previously thought (Pakeman *et al.* 2002).
Seed dispersal patterns are not simply a function of distance from the parent plant. It can also be affected by animal behaviour (Nathan & Muller-Landau 2000). Although selective habitat use is a well known feature of mammalian herbivores (e.g. Gordon 1989; Duncan 1983; Putman 1986), there has been almost no attention so far for its potential importance for seed dispersal patterns in West European situations. Only Malo *et al.* (2000) demonstrate non random deposition of endozoochorously dispersed seeds among four different *dehesa* habitats. Malo *et al.* (1995) mentioned rabbits to act as directional seed dispersers in Mediterranean pastures.

From the establishment of a year round, low density grazing regime, plant ecologist and nature managers expect that through the process of selective grazing the herbivores will create a mosaic of different vegetation communities varying in structure and plant species composition. It is believed that such a mosaic in the end will guarantee the survival and

persistence of a high degree of biodiversity. However the role of herbivores in the dispersal and establishment of plant species is poorly understood (van Wieren & Bakker 1998). Particularly, field data on endozoochory in a North West European context are still rather scarce. The specific conditions i.e. high degree of plant species richness and plant communities due to a considerable variation in abiotic conditions, of the coastal dune landscape offered unique opportunities to extend the existing knowledge on plant species that can take advantage of endozoochory. Furthermore the heterogeneous distribution of plant communities and formations (further called habitats) across the landscape forced us to think about the possible impact of selective habitat use on seed deposition patterns. With this chapter we try to combine data on seed content and seed deposition patterns to get a first insight into the potential role of endozoochorous seed dispersal within a medium-scaled fragment of the semi-natural coastal landscape. Therefore our aim is to:

- qualify and quantify the dung seed content of herbivore dung during the main fruiting season;
- compare dung seed content characteristics between different animal species grazing the same site (animal effect) and the same animal species grazing different sites (site effect);
- determine seed deposition characteristics among different habitats.

9.2.3 Materials and methods

9.2.3.1 Study area and species

The data on dung germinable seed content, that are used in this chapter, are obtained from 7 dung collection sessions (18th July-11th October 2000) at Westhoek North and South (see chapter 9.1) The dune landscape is dominated by *Hippophae rhamnoides* and *Ligustrum vulgare* shrub. Grassland covers at least one third of the area. Part of the grassland area is scattered within the scrub as small and mostly species-poor remnants of dune grassland or as species-poor *Calamagrostis epigejos* dominated patches, which were recently established after scrub degradation. Flowering and fruiting of plant species is concentrated from April to October.
The selected dune nature reserves are stocked with small numbers of two species of domestic livestock (Table 9.3): Scottish Highland cattle and Konik pony (Westhoek North), Scottish Highland cattle and Shetland pony (Westhoek South).

Table 9.3 - Study sites with indication of the animal breed, total number of individuals present during the sampling period, adults' mean body weight (kg, ± SD) and estimated mean retention time (MRT) in hours (h). Body weights are mean maximum weights (October 2000) or (*) are visually scored estimates of body weight of adult individuals which were used both for dung sampling and to behavioural observations. Mean retention time is estimated according to Illius and Gordon (1992).

Site + Area grazed (ha)	Animals	Bodyweight Mean (± SD) (kg)	# Adults weighed	MRT (h)
Westhoek North (54 ha)	Konik pony (9)	330 (± 38)	7	41
	Scottish Highland (cattle) (4)	530 (± 73)	4	74
Westhoek South (61ha)	Shetland pony (19)	201 (± 24)	13	36
	Scottish Highland (cattle) (4)	+/-500*	4*	+/-74

9.2.3.2 Flora and Vegetation data

Presence of plant species was based on surveys, which resulted from a compilation of several inventories that took place between 1990-2000. Main vegetation units at each site were sampled in June and July 1998 and 1999 using visual estimates of plant species in plots (1x1, 2x2 or 3x3 m), usually 5 plots per vegetation structural unit. Plant species abundance was considered and noted as percentage cover (Londo decimal scale, Londo 1976). Overall abundance (cover %) was calculated for each species as the overall sum of mean cover c in vegetation unit i times the relative area a, occupied by vegetation unit i:

$$\sum_{i=1}^{n} \% c_i \times \% a_i$$ (n = number of vegetation units = 10, see table 1.2 - chapter 1)

The relationship between dung germinable seed densities and plant species abundance (cover %) was analysed using Spearman rank correlation.
For the evaluation of the importance of endozoochory for nature management we will focus on the presence of 'Red List' and 'Characteristic species' in dung samples and vegetation. Red List species are considered rare or threatened in Flanders (Biesbrouck *et al.* 2001, see Appendix 9.1). Characteristic species are species that are indicative for the main plant community (-ies) habitats exist of (see chapter 9.1) i.e. it are diagnostic species according to Schaminée et al. (1995-1998). The characteristic and 'Red List' species will further be mentioned as 'target species' (Appendix 9.1)

9.2.3.3 Dung collection and treatment

Dung collection and treatment was carried out as described in chapter 9.1. At both sites we collected 2 times fourteen dung samples of each animal species. However, during the germination experiment in the greenhouse five cattle-dung samples were lost due to stagnating water.
Differences in dung germinable seed density and plant species richness, between herbivore species and between sites, were tested using data of dung seed content of different herbivore species at the same site (animal effect) and of same herbivore species grazing both study sites (site effect). Because of non normality and lack of homogeneity of variance we used the non-parametric Mann-Whitney test for statistical analysis of these data (Siegel & Castellan 1988).

9.2.3.4 Animal defecation behaviour

Herbivore behaviour data (e.g. movements, grazing and defecating) were extracted from our nutritional ecology research programme (Cosyns *et al.* 2001). During 6 hour observation periods (6-12h, 12-18h, 18- 24h, 0-6h), 8 times a month, continuous time budget of herbivore activity was registered by one observer close to the focal animal (within a distance of less than 3m). This animal was randomly chosen before each session started. During the observations all bitten plant species and plant parts were recorded as well as the plant community, in which activities occurred. Each 15 minutes the individuals' position was recorded on a detailed aerial map (1/2000). These site locations allowed an estimation of possible seed dispersal distances by taking into account independent pairs of positions, which an animal occupied at the beginning and at the end of the mean retention time period.
To be able to estimate the total volume of dung produced during the sampling period and per site we counted defecation frequency per animal species during the behavioural studies and estimated the mean pile volume per animal species by carefully measuring the volume of 20 freshly deposited piles per animal species. Therefore, each individual dung sample was put in a water-filled measuring jug (5L, ±0.025L). By measuring the differences of the water level before and after adding the dung sample we obtained the dung volume. Differences in mean dung volume, between animals, were analysed using an independent samples T-test (Sokal & Rohlf 1997).
Summer defecation frequencies (1998, 1999 or 2001) were used to calculate the animals species' proportional defecation pattern over all habitats. A chi-square analysis, with Yates correction, was used to determine whether herbivores utilised all habitat types in proportion to their availability (Siegel & Castellan 1988). If chi-square analysis indicated a significant difference existed between habitat use for defecating and availability, significant disproportional use for individual habitat types was determined using the Bonferroni Z simultaneous confidence interval (CI) approach revised by Byers & Steinhorst (1984). Grazing and defecation activity data (%), observed in each of the different habitats were subjected to a Spearman rank correlation to indicate whether both activities were correlated. All statistical tests were carried out using Spss software 11.01 (Spss, 2001) except for the computation of the CI approach (Byers & Steinhorst 1984) which was conducted in excel (MS Office, 1997).

9.2.4 Results

9.2.4.1 Viable seed content of herbivore dung

From the remaining 51 dung samples a total of 59,049 seedlings emerged. The mean number of seedlings per sample was 1158 ± 722.2. These seedlings represent 117 different plant taxa or 27 % of all species ever recorded in both study areas (Fig. 9.3). The mean number of plant species per sample of 2.5 litres of excrements was 31 ± 5.6.
Urtica dioica, Juncus bufonius and J. articulatus were among the most abundant germinating species. Seedlings of Poa trivialis, Veronica chamaedrys /arvensis, Cerastium fontanum, Poa pratensis, Agrostis stolonifera and Sagina procumbens / apetala appeared very frequently and were reasonably abundant. Moreover, 65%-85% of the dung germinable seed content exist from these species (Fig. 9.4). Other plant species showed notable numbers of seedlings in

part of the samples e.g. Lycopus europaeus, Ranunculus repens and Agrostis capillaris in cattle dung at Westhoek North (Fig. 9.4). A considerable number of plant species was recorded regularly (> 40% of all samples) but showed on average low mean seedling densities (< 5) e.g. Cardamine hirsuta, Epilobium, Geranium molle, Phleum pratense, Potentilla reptans, Rubus caesius and Veronica officinalis (Appendix 9.1).
Seedling densities of species that are of nature conservation interest i.e. Target species represent 2-5% of the total number of seedlings recorded from each type of dung samples (Fig. 9.4). The number of Flemish Red List species occurring in dung samples was low (2-7) compared to the total number of Red List species presented at Westhoek south (63) and North (76) (Table 9.6). Out of the 112 (Westhoek N.) respectively 109 (Westhoek S.) Target species 33 and 26 occur in dung samples (Table 9.6).The number of target species, that are representative for a particular type of habitat, varied across the different types of habitat as did the relative proportion of Target species recorded from dung samples (Fig. 9.5)

9.2.4.2 Viable seed content and vegetation abundance

Species (co-) dominant in the vegetation (e.g. *Calamagrostis epigejos*, *Holcus lanatus*) as well as less frequent species (e.g. *Helianthemum nummularium*, *Ranunculus bulbosus*, *Trifolium arvense*) were dispersed endozoochorously. However, the rare species are less well represented in the dung samples than expected. Frequent and codominant species are better represented in the dung samples than expected (Table 9.5).
Seedling density in cattle and horse dung was positively correlated with species cover at Westhoek North but not at Westhoek South (Table 9.4)

Figure 9.3 - The proportional amount of plant species recorded from dung samples, which were collected at Westhoek North (WHN) and Westhoek South (WHS). At both sites a similar number of species (54 resp. 59) occurred in both types of dung. The other species were exclusively found in dung of either horse (WHN) or cattle (WHS)

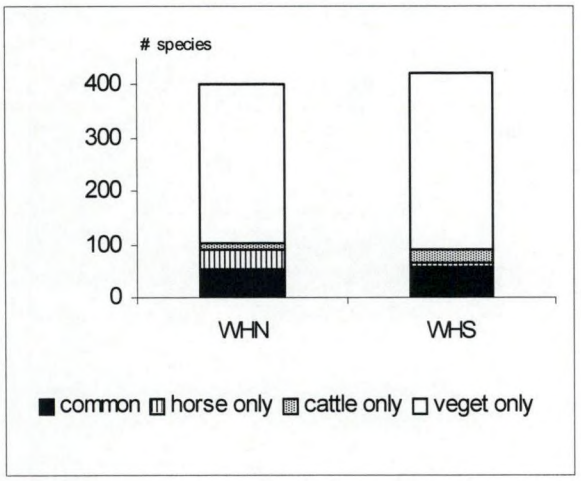


Table 9.4 - Spearman rank correlation (r_s) between dung germinable seed density and mean plant species cover in the vegetation of Westhoek South (WHS) and Westhoek North (WHN). Correlations were calculated only including the plant species present in dung samples.

Animal species			r_s	*P*	n
Konik (WHN)	*seedling density*	*vegetation cover*	0.569	0.002	85
Highland cattle (WHN)	"	"	0.565	0.011	63
Shetland (WHS)	"	"	0.493	ns	60
Highland cattle (WHS)	"	"	0.369	ns	75

Figure 9.4 - The relative abundance of seedlings of plant species in Highland cattle and horse dung samples, that were collected at Westhoek North (WHN) and Westhoek South (WHS)

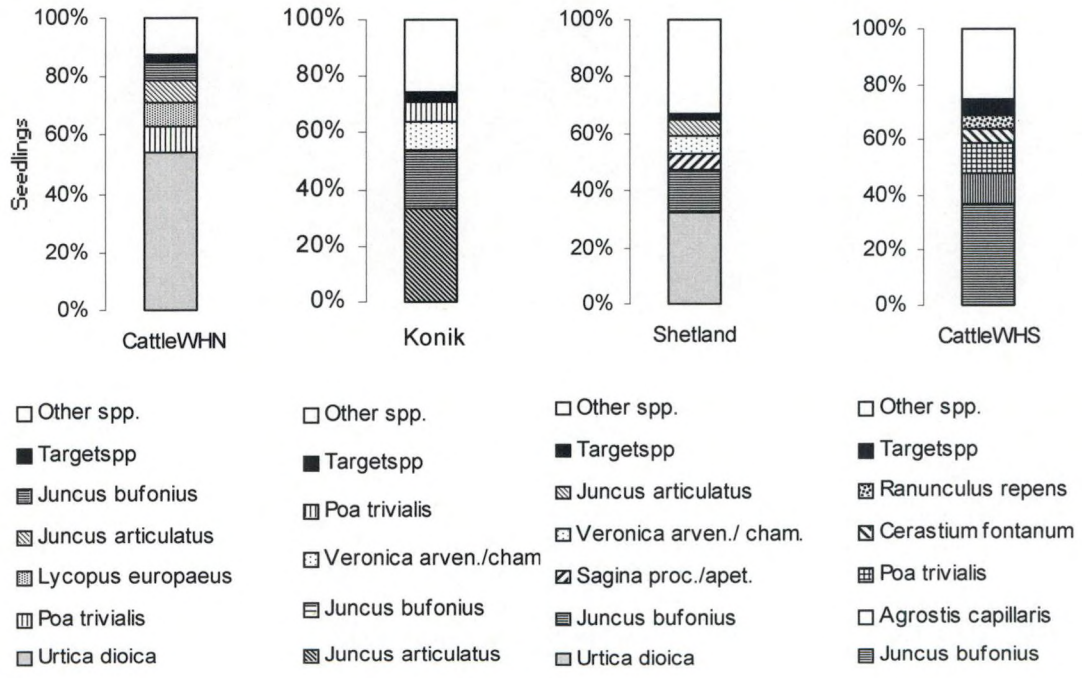
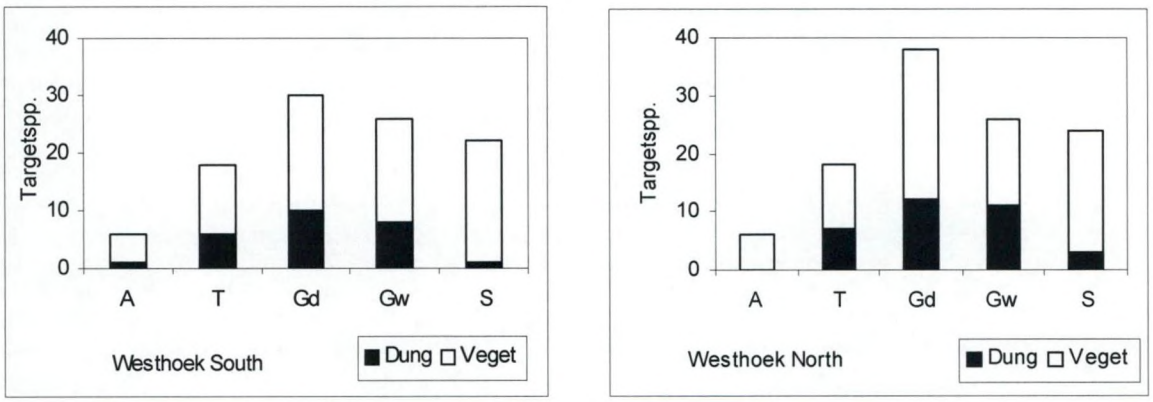


Table 9.5 - Observed (Obs) and expected (Exp) number of plant species in dung samples (Dung), the number of plant species that were only recorded from vegetation (Veg) and the total number of plant species (Tot) at both study sites across five classes of abundance in vegetation at Westhoek North and Westhoek South. Chi square values for 4 degrees of freedom and their probability (P) is also shown.

	Westhoek North				Westhoek South			
	Dung		Not in Dung		Dung		Not in Dung	
Abundance	Obs	Exp	Veg	Tot	Obs	Exp	Veg	Tot
present	8 *	31	112	120	9 *	28	123	132
occasional	25	36	116	141	24	32	125	149
frequent	53 *	29	61	114	42 *	24	72	114
codominant	15 *	6	7	22	15 *	5	7	22
dominant	2	1	3	5	0	1	5	5
Total	103		299	402	90		332	422
Chi square (4)	69.114				64.209			
P	<0.001				<0.001			

(*) indicate significant differences between observed and expected values (based on Bonferroni Z simultaneous confidence interval approach, P< 0.05) (Byers & Steinhorst 1984).

Figure 9.5 - Total number of target species across different types of habitat that are of nature conservation interest. The number of target species which were recorded from cattle or horse dung and the numbers of species that were only recorded from vegetation are also shown for each type of habitat. (A: white dunes, T: grey dunes; Gd, Gw: dune grassland on dry respectively wet soils and S: scrub) at Westhoek South and North respectively.



9.2.4.2 Herbivore and site related impact on dung seed content

Within both sites the highest seed densities are recorded from cattle dung (2.4). But seed density differs only significantly between Highland cattle and Konik at Westhoek North (Mann-Whitney U: 22.0, P<0.003).

Dung of all animal species in general contained considerable amounts of plant species, with maxima in Konik (43) and cattle dung (Westhoek South, 40). Mean plant species richness varies significantly between animal species at both sites. More plant species are counted from dung of Konik than of cattle at Westhoek North (Mann-Whitney U: 33.0, P<0.016) and from cattle than from Shetland pony at Westhoek South (Mann-Whitney U: 45.5, P 0.012) (Appendix 9.1). Jaccard similarity of dung seed composition from both animal species is 51.9 and 65.6 at Westhoek North and South respectively, suggesting a considerable amount of plant species common to both sets of dung samples in the latter case (Table 9.6). Seed density was significantly higher in cattle dung at Westhoek North than in cattle dung at Westhoek South (Mann-Whitney U: 12.0, P<0.001) but species richness of their dung did not differ significantly among sites (Mann-Whitney U: 37.0, P=0.073) (Table 9.6).

Table 9.6 - Total number (#) of seedlings and plant species (inclusive Red List and Target species) germinated from all dung samples, mean (± stdev) and maximum seed density and species richness in 2.5L dung samples of ponies and cattle. The Jaccard similarity index (%) is calculated for each set of samples between animal species at both sites. Dung samples resulted from random selected adult individuals of each animal species (9 konik and 19 Shetland ponies, 4 cattle at each site) during 7 sampling periods.

	Westhoek N		Westhoek S	
	Konik	Cattle	Shetland	Cattle
Total # germinated seeds	15098	23290	9814	10811
Mean seed density	1078 ±444.1	2118 ±862.3	701 ±243.1	901 ±354.8
Maximum seed density	1782	3622	1308	1507
Minimum seed density	465	665	351	313
Total # plant spp.	91	67	67	81
Total # Red List species	7	4	2	3
Total # Target species	28	24	18	24
Mean species richness	34 ±5.2	28 ±4.9	29 ±4.9	33 ±5.4
Maximum species richness	43	34	38	40
Minimum species richness	27	23	22	19
Jaccard similarity	51.9		65.6	
# samples (2.5L)	14	11	14	12

9.2.4.3 Defecation frequencies and seed numbers dispersed during the fruiting season

Within sites both herbivore species show very comparable defecation rates (Table 9.7a). Given the mean dung seed content, mean dung volume and the calculated number of defecations during the fruiting season the potential importance of endozoochory becomes obvious (Table 9.7a). Konik and Highland cattle at Westhoek North potentially disperse the highest amounts of seeds per animal during this period, hence contributing potentially to a considerable endozoochorous seed dispersal at this site. However the same cattle breed in both study areas shows a clear difference in the total amount of viable seeds which they potentially disperse, since significant differences appear in mean germination numbers from their dung (see supra). Taking into account defecation characteristics and dung seed density of Shetland ponies and Highland cattle, endozoochorous seed dispersal at Westhoek South in general will be much lower (Table 9.7a).

Table 9.7a - Using the mean volume (L, litres) of a dung pile and the mean number (#) of defecations per hour (h), the potential number (#) of germinable seeds, that is on average endozoochorously dispersed by individual Konik, Shetland pony and Scottish Highland cattle, during a whole summer (92 days), in a coastal dune area, was calculated. Means were calculated from the indicated number of samples (n), which were obtained from random selected adult individuals of each animal breed (9 konik, 19 Shetland ponies and 4 Scottish Highland cattle at each site). A considerable higher mean dung volume of Konik compared to cattle at Westhoek N was observed (Independent T-test). Shetland ponies and cattle at Westhoek South did not differ for this variable.

	Westhoek N		Westhoek S	
	Konik	Cattle	Shetland	Cattle
Mean dung volume (L) ±Stdev	1.6^{a} ±0.67	0.8^{b} ±0.19	0.8^{b} ±0.41	0.8^{b} ±0.24
(n)	(20)	(20)	(20)	(20)
Mean # defecations / h ±Stdev	0.8 ±0.26	0.8 ±0.51	0.6 ±0.23	0.6 ±0.22
(n)	(18)	(20)	(20)	(14)
Mean # germinable seeds dispersed/ h	552	542	135	173
Mean # germinable seeds/summer & individual	±1,200,000	±1,200,000	±291,000	±382,000

(Independent samples T-test: T= 4.768, df: 38, values followed by a different small letter significantly differ: $P<0.001$)

9.2.4.4 Defecation patterns and seed deposition among habitats

At both sites all herbivore species show a disproportional use of habitat types, for defecating, in relation to their area (Table 9.7b). In general, observed defecation frequencies of all herbivores were significantly higher than expected in tall herbs dominated habitats on dry and wet soils (Ud and Uw resp.), except Shetland pony for Uw (Table 9.7b). At Westhoek North, Highland cattle defecated more than expected in dune grasslands on dry soil (Gd) and in the small sized forest (F). At Westhoek South, cattle deposited more dung than expected in monospecific, *Calamagrostis epigejos* grassland (C1). In several habitats dung deposition was lower than expected e.g. in Scrub (S), white and grey dunes (AT), except for cattle at Westhoek South. Both horse breeds never defecated in forest (F) (Table 9.7b).

A very comparable selective use of habitats was noted for grazing. Each herbivore species shows highly comparable values of defecation frequency (%) and grazing time (%) in a given habitat i.e. the number of defecation is

high in those vegetation units which are grazed intensively and vice versa. Hence, a significant positive relationship between both activities could be derived (Fig. 9.7).

From Fig. 9.7 we can also expect a considerable chance for plant species growing and fruiting in frequently grazed vegetation types to be eaten and dispersed endozoochorically into the same type of habitat. On the other hand plants growing in much less frequently grazed habitats not only have a lower chance to be eaten and hence to be dispersed endozoochorically, but also have a minor chance to be dispersed in the same type of habitat.

Because of the disproportional dung deposition patterns among habitats, one can expect a non random endozoochorous seed dispersal in the study areas. From Fig. 9.6 a disproportional deposition of endozoochorically dispersed viable seeds can be derived for each of the herbivore species at both sites. Moreover, both herbivore species tend to intensify seed deposition in preferred habitats mainly vegetation types dominated by tall herbs on dry (Ud) and wet soils (Uw) , resulting in a calculated mean seed deposition of about 100-200 seeds per square meter at Westhoek North and a clearly lower amount (15-60) at Westhoek South. The relative high seed input in forest habitat (144 seeds/ m^2) at Westhoek North reflects in fact the extreme disproportional use of this very small sized habitat by ruminating and resting cattle, which also regularly defecate at this place.

Table 9.7b - Observed (obs.) and expected (exp.) defecation frequencies by different herbivore species in 9 habitats at both study sites and calculated chi-square values for 8 degrees of freedom with its probability (*P*).

	Westhoek North				Westhoek South			
			Cattle		Shetland			
Habitats	Konik obs	exp	obs	exp	obs	exp	Cattle obs	exp
AT	1*	4.0	2*	9.9	0*	5.5	7	6.6
Gd	7	2.2	16*	5.4	9	2.5	0*	3.1
Gw	2	1.6	2	3.9	12	5.1	7	6.2
C1	0*	4.7	9	11.6	7	3.3	14*	4.0
Ud	14*	3.5	25*	8.7	25*	3.5	18*	4.2
Uw	17*	2.3	31*	5.7	1	2.3	12*	2.8
S	1*	24.2	11*	59.6	4*	30.1	10*	36.5
F	0*	0.1	6*	0.3	0*	9.3	7	11.3
path	1	0.6	4	1.5	4	0.3	0*	0.4
Chi Square (8)		150.9		283.9		219.4		112.9
P		<0.001		<0.001		<0.001		<0.001

A significant difference between expected and observed defecation frequency in a certain habitat, based on Bonferroni Z simultaneous confidence interval approach (Byers & Steinhorst 1984) is indicated with (*). AT: white and grey dunes; Ud, Uw: vegetation dominated by tall herbs on dry respectively wet soils; Gd, Gw: dune grassland on dry respectively wet soils; C1 *Calamagrostis epigejos* dominated grassland, S: scrub; F: forest.

Figure 9.6 - Estimated number of seeds deposited per m^2 in each habitat, during summer, and the proportional contribution of all adult individuals of horse breed and Highland cattle respectively at Westhoek N and Westhoek S. Calculations are based on mean dung seed content and defecation frequency in each habitat during summer. AT: white and grey dunes; Ud, Uw: vegetation dominated by tall herbs on dry respectively wet soils; Gd, Gw: dune grassland on dry respectively wet soils; C1 Calamagrostis epigejos dominated grassland, S: scrub; F: forest.

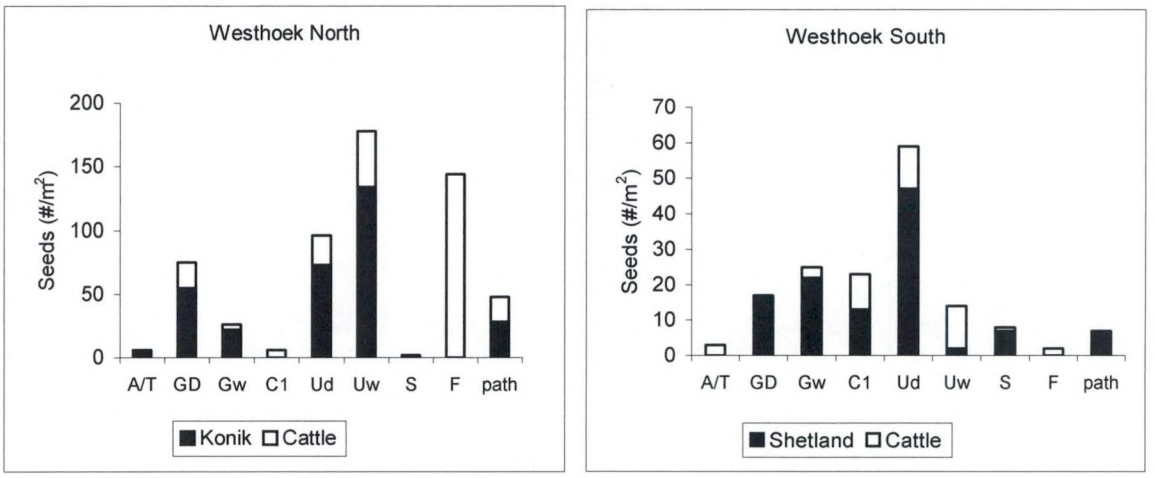
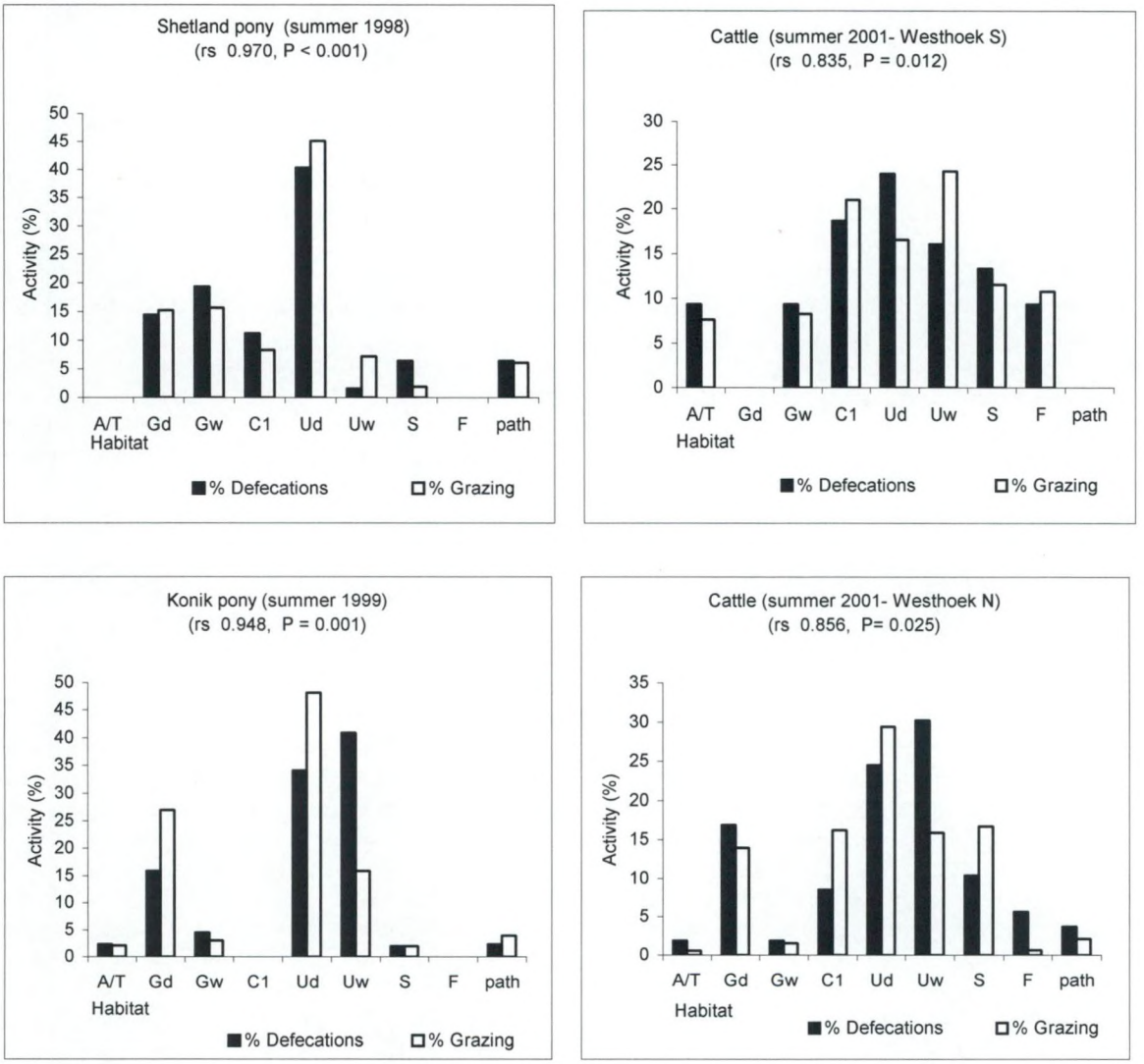


Figure 9.7 - The mean proportional distribution of grazing time and defecation frequency is shown for each herbivore species over the different habitats at each study site. These behavioural variables can be interpreted as a measure for the expected contribution of each habitat to dung plant seed composition and the chance that dung will be dropped in a specific habitat. Spearman Rank correlation (r_s)between grazing time (%) and defecation frequency (%) is also shown. AT: white and grey dunes; Ud, Uw: vegetation dominated by tall herbs on dry respectively wet soils; Gd, Gw: dune grassland on dry respectively wet soils; C1 Calamagrostis epigejos dominated grassland, S: scrub; F: forest.



9.2.5 Discussion

9.2.5.1 Estimating the viable seed content of herbivore dung

Estimations of the dung germinable seed content i.e. its density and composition, are always open to critical questions. Their accuracy depends on the way that dung was collected, processed and tested. Several aspects need to be considered here.

First, dung collection was carried out during summer and early autumn. Hence, seed densities of some early fruiting plant species may be underestimated (e.g. *Cerastium semidecandrum*, *Saxifraga tridactylites*, *Cardamine hirsuta*, *Claytonia perfoliata*) or some plant species, already recorded in other similar studies, may have been missed. However, compared to these studies (Müller-Schneider 1954; Welch 1985; Malo & Suárez 1995; Stender *et al.* 1997; Bonn & Poschlod 1998; Pakeman *et al.* 2002) it appeared that only one species, occurring in minor quantities in both our study areas, has probably been missed; *Cerastium glomeratum* (Malo *et al.* 1995).

Second, dung samples exist from freshly produced dung, which was collected from the soil. The plant species which were covered by dung and those surrounding the dung could have been a potential source of seed-contamination. To

avoid possible seed contamination freshly deposited dung was immediately collected, leaving the lowermost part of the dung untouched. Dung collecting bags, which could be a good alternative to the mentioned problem, were not used for practical reasons. More in particular, the need for frequent capturing and handling the free-ranging animals in this case, was considered not feasible.
Third, grinding the samples in order to be able to easily spread them out in a thin layer could have damaged larger sized seeds. This could be a reason why some plant species, although the fruits have been seen consumed, did not emerge from the dung samples e.g. *Rosa pimpinellifolia, R. canina, Ligustrum vulgare*. Further evidence for such damage came from a comparable greenhouse experiment without grinding dung samples in which several *Ligustrum vulgare* seedlings emerged from horse dung.
Fourth, some uncertainties are associated with the experimental set up under greenhouse conditions, which are assumed to be favourable for most of the plant species. But germination conditions can differ between plant species (Grime *et al.* 1988), hence comparison of frequency distribution of different plant species may be biased this way (Malo 2000). Furthermore,
the experiment was stopped after 6 months, because at that moment no significant further germination was detected. Nonetheless, the presence of still viable seeds could not be excluded. For instance, Müller (1955), extracted a further 30% of viable *Urtica dioica*-seeds from a cattle dung after a 9 months germination trial. Because of similar reasons, Malo (2000), recently argued for longer lasted germination experiments. It therefore is very plausible to assume that the data presented here represent to some degree an underestimate of the real amount of potentially germinable seeds in horse and cattle dung.
It should be kept in mind though that we aimed at detecting the *potential* contribution of endozoochory to seed dispersal. Therefore it was justified to follow germination in semi-optimal greenhouse conditions. However, germination should also be tested under field conditions to be able to estimate the true contribution of endozoochory to dispersal, taking into account the less favourable conditions in the field caused by factors such as competition, climate, physical conditions of the dung, herbivory, etc.

9.2.5.2 The viable seed content of herbivore dung

Most of the plant species, which showed high seed densities or appeared frequently in the dung samples, such as *Urtica dioica*, *Juncus* spp., *Poa* spp. and different species of *Caryophyllaceae,* were also regularly recorded by Pakeman *et al.* (2002), Welch (1985) Dai (2000) and Malo & Suárez (1995) emphasising their great ability to survive passage along the molar mills and through the gastro-intestinal tract. The large difference in numbers of *Lycopus europaeus* seedlings found in dung of Highland cattle (Westhoek N) versus Konik are mainly the result of important differences in diet selection i.e. the observed frequent consumption of *Lycopus* by cattle and avoidance of it by Konik (see Chapter 9.3). Because of its scarcity in the species pool of Westhoek south, *L. europaeus* was almost absent from cattle and pony dung at this site (Appendix 9.1). So *Lycopus* can be considered a very illustrative species to demonstrate both the possible effects of diet selection and seed availability on dung seed content. Moreover the observed significant differences in dung mean seed density between Konik and cattle is largely due to differences in viable seed density of *Urtica dioica* in their respective dung samples, which is consistent with the observed more frequent consumption of *Urtica dioica* by the latter (Chapter 9.3).
Besides the above mentioned frequently occurring species, we were able to detect a considerable amount of plant species occurring only in minor densities and frequencies of which several are to a certain level, stress tolerant grassland species e.g. *Galium verum, Veronica officinalis, Luzula campestris, Trifolium spp.* Their scarceness is at least partly due to their low availability in the species pool (Appendix 9.1) though seedlings of e.g. *Helianthemum nummularium* and *Galium mollugo* on dung were also mentioned by Müller-Schneider (1954) and *H. nummularium, G. verum, Plantago lanceolata* and *Trifolium campestre* by Dai (2000) , suggesting their ability to survive the gastro-intestinal tract.
The observed variations in species richness (mean, maxima/sample and total species richness, Table 9.6) between dung samples of different herbivore species mainly resulted from the accidental presence of in most cases rare plant species. Within herbivore species, dung samples in general consist of a core of 'commonly present' plant species (c. 15-20 species) complemented with a varying selection and number of infrequent plant species. Between herbivore species the size of this infrequent plant species pool tend to vary according to the observed total species richness.
All of the studies on large herbivore endozoochory suggest its potentiality as a seed dispersal mechanism with a large number of seeds of a considerable number of plant species dispersed during the fruiting season. The relevance of this mechanism is furthermore stressed in this study in a qualitative way by the fact that at least 27% of all plant species which were recorded from both sites in this study can potentially be dispersed endozoochorically, although only part of them in large amounts. When adding the knowledge on endozoochorically dispersed plant species from other studies (Müller-Schneider 1954; Welch 1985; Malo & Suárez 1995; Stender *et al.* 1997; Bonn & Poschlod 1998; Pakeman *et al.* 2002) a still larger fraction of plant species is candidate to be dispersed in this way (41%). This is in agreement with Pakeman *et al.* (2002), who found 37% of the species recorded in the vegetation to be capable of dispersal by endozoochory.
Quantitatively the potential of endozoochory becomes obvious when taking into account the animal species' defecation frequencies and mean dung volumes during the fruiting season. Horses and cattle both are capable, depending on site and animal related characteristics, to disperse large amounts of viable seeds. The simple calculation, shown in Table 9.7a,

gives an estimate of the potential amount of viable seeds (c. 1,200,000) that were dispersed by an individual Konik and Highland cow during the fruiting season.

9.2.5.3 Defecation patterns and its possible impact on grassland dynamics

In this study plant species growing preferably in dry grassland (habitats Gd and Ud) and to some extent also in wet (Uw) or monospecific grasslands (C1) generally have the best chance to be dispersed into the same habitat (Fig. 9.6), which is expected to be more suitable for germination and recruitment of the grassland specific plant species than other habitats. Plant species related to one of the other habitats (e.g. scrub and forest) have a minor chance ever to be dispersed endozoochorically in an identical habitat. On the other hand, whenever grazed they have far higher chance to be dispersed to grass dominated habitats. It is plausible to suggest that the most preferred habitats receive the largest proportion of viable seeds from plants that grow in other habitats. It can be hypothesised that these habitats therefore are more 'vulnerable' for invasion of new species. Although seed arrival is no guarantee of recruitment, the non-random dispersal to other habitats might induce succession, if late successional species are dispersed into earlier successive phases.

Of course within a potentially suitable habitat it is not a priori sure that deposited seeds will all meet the right germination conditions (Harper 1977; Grime *et al.* 1981). On the other hand not all plant species are exclusive for only one habitat. Species characteristics can differ and some species 'behave' rather opportunistic, while others depend on narrowly defined environmental conditions (e.g. Grime *et al.* 1988). For this reason, a species based approach can add further specific information about the significance of endozoochorous seed transport through the landscape, also in relation to other dispersal mechanisms. The hypothesis that non-random dispersal of late-successive species towards earlier successive phases could enhance succession, should be further investigated as well.

Because of the size and scattered distribution of the preferred habitats within the landscape we may assume that large herbivores have to move regularly through the landscape. From the animal behaviour data we found indications for potential movements - measured in a straight line from the origin to a given point after mean retention time (Table 9.3 and Chapter 9.5) of several hundreds of metres. Moreover such distances are regularly bridged within even relatively short periods of six hours. Taking into account the potential of all herbivore species to cover almost each point within the fenced area after mean retention time, inter-habitat endozoochorous dispersal therefore is perfectly possible.

Furthermore, the long retention period may favour seed dispersal over very long distances (kilometre scale). Bonn & Poschlod (1998) and Bruun & FritzbØger (2002) rely on strong historical evidence to derive and state a high degree of connectivity between the different units of the traditionally used man-made i.e. semi-natural landscape such as grassland, arable field, heathland, villages as a result of the presence of many dispersal vectors and processes of which several can be attributed to livestock grazing practices inclusive the regular movement of livestock between different parcels, habitats or landscapes as it may occur during shepherding transhumance (Ruiz & Ruiz, 1986, Fischer *et al.*1996).

9.2.5.4 Conclusions in relation to ecosystem management and rehabilitation

From this study it is clear that mammalian endozoochory may be a relevant dispersal mechanism for a significant part of the plant species, even for some of the Target species presented at the study sites (Fig. 9.5). Secondly, there is important evidence from this study that domesticated large herbivores can contribute significantly to the long-distance seed dispersal. The general tendency of the free ranging domesticated herbivores studied here to select preferentially grass dominated habitats to feed (e.g. Putman 1986; Duncan 1983; Gordon 1989), makes it reasonable that not only within the heterogeneous dune landscape but also in other parts of the degraded and highly fragmented semi natural NW European landscape large herbivores can play an important role as seed dispersal agents between isolated patches of comparable habitats by enhancing inter-site endozoochorous seed dispersal through their species-specific grazing and defecation preferences. In other words and as already suggested by Bonn & Poschlod (1998), they can act as important dynamic ecological corridors.

Several authors already mentioned or suggested to (re-)introduce livestock in 'nature reserves' in order to enhance species richness of highly impoverished habitats within a well defined landscape. A large number of examples is concerned with species-poor 'target units' that could be connected with species-rich 'source units' by means of zoochorous seed dispersal from the latter. Examples were found for calcareous grasslands (Hillegers 1993) and heathland (Bülow Olsen 1980; Bakker 1989). From this study we can derive furthermore important evidence for possible seed input of true grassland species into actually species-poor grassland habitats (C1, Ud and Uw). A simple calculation, using the data of Table 9.7a, b and seedling densities in dung (Appendix 9.1), shows that within one summer the amount of germinable seeds of Gd-Target species possibly deposited in e.g. C1 species poor habitat at Westhoek South could range between about 130 (*Lotus corniculatus*) and 4500 (*Carex arenaria*). Whether this would result in the establishment of species-rich grassland communities needs further study of germination under field conditions (see Chapter 9.6). A comparable use of livestock is related to the beneficial use of cattle and sheep as 'sowing machines' to improve grasslands (Lowry 1997; Ghassali *et al.* 1998). In the same context we would therefore argue to consider the opportunities which arise from necessary livestock movements between parcels, small-scaled nature reserves or from the transport of livestock between summer grazing areas and wintering grounds as part of the seasonal grazing system in Flanders (Couvreur *et al.* subm.). Knowing

their potential as seed dispersing agents one can try to outline a grazing management which can help to maintain or enhance plant species diversity through long-distance seed transport.

Bonn & Poschlod (1998) and Bruun & FritzbØger (2002) argue that the loss and decrease of dispersal processes and vectors in todays' man-made landscape are an important cause of local extinction of species in the remnants of the semi-natural landscape. Therefore, nature conservation and restoration management should regard this fact and include the restoration or a simulation of these dispersal processes (Fischer *et al.* 1996; Zobel *et al.* 1998).

9.3 The comparison of diet and dung germinable seed content of free ranging horses and cattle: which plant species are the most probable successful endozoochores in a coastal dune landscape?

Eric COSYNS and Maurice HOFFMANN

9.3.1 Abstract

A crucial first step to make endozoochorous seed dispersal by ungulates successful, is the active or passive consumption of seeds by these animals. In this chapter the foraging behaviour of free ranging cattle and horses in two nature reserves was examined in order to compare their diet composition to the germinable seed content of their dung and to determine the most probable successful endozoochores. It was tested, according to 'the foliage is the fruit' theory, whether successful endozoochores did differ from unsuccessful endozoochores in their seed characteristics and forage value of their foliage.
Fresh dung of cattle and horses (2 times 2.5 L) was collected during 7 sessions (July-October). Dung samples were placed in the greenhouse after sun drying and vernalisation. Diet composition of the ungulate species during different seasons, was obtained from a study of the ungulates grazing behaviour during 6 hour observation sessions, 8 times a month.
During May-October, cattle and horses mainly grazed in tall herb dominated habitats. They consumed a broad spectrum of plant species but graminoid species were by far the most important constituents of their diet. The cattle diet was supplemented with herbs and several woody species, the horse diet was mainly supplemented with herbs. Matching of diet composition and dung germinable seed content of cattle and horses was high at Westhoek North but very low at Westhoek South. Plant species differed in their ability to get endozoochorically dispersed. Eleven plant species were found more frequently dispersed via ungulate dung than could be expected from their contribution to the diet. Woody species with fleshy fruits seem not be able to profit from this type of endozoochory. The observed discrepancy between diet composition and dung viable seed content is further discussed in relation to the differential effect of endozoochory among plant species and the applied methods. This discrepancy suggests the need for further research.
We furthermore found that successful endozoochores had smaller seeds with a higher longevity index than the less successful endozoochores, as was predicted by Janzen (1984) from the 'Foliage is the Fruit' theory. We did not find support for a higher nutritive value of the foliage of the successful endozoochores as compared to not successful endozoochores.

Key-words: diet selection, endozoochory, foliage is the fruit, graminoids

9.3.2 Introduction

To understand about the role of large herbivores in the seed dispersal cycle as it could happen in grazed temperate habitats, it is necessary to examine the different intermediary steps and processes in which these animals are involved (Wang & Smith 2002). Two main phases are of importance. First, the seed intake phase and second, the seed (dung) deposition itself. The first phase deals with such aspects as diet selection and grazing behaviour. The second phase involving such aspects as herbivore movements and defecation behaviour. In the latter case the amount of seeds that are still germinable after gut passage is of key importance. Without germinable seeds the seed dispersal cycle will get interrupted (see Chapter 9.1).

Animals may acquire seeds either actively, through the process of selecting different seeds or fruits or passively, as hitchhikers attached to fur or consumed incidentally with other food items (Stiles 2000). Large herbivores may passively consume considerable amounts of seeds of small seeded herbaceous plant species while they are eating the foliage of the parent plants, which Janzen (1984) proposed to serve as the attractant for large herbivore dispersal of seeds.
Therefore, the plants are assumed to be edible at the time of seed set and the foliage of sufficiently high nutrient value to be attractive to the herbivores. Herbivores will select their food non-randomly and show varying degrees of preference and avoidance (Danell & Bergström 2002). Knowledge on the foraging behaviour and diet composition of the large herbivores will contribute to a better understanding of the potentiality of endozoochorous seed dispersal.
The amount of germinable seeds in herbivore dung will not only depend on the amount of consumed seeds but also will depend as well on seed traits favouring survival of the gastero-intestinal tract after seed ingestion. Janzen (1984)

hypothesised that successful endozoochores most probably would have sufficiently small, tough, hard and inconspicuous seeds to escape the molar mill and spitting response of a large mammal. Seed coats have the ability to resist digestion during a transit period of days to months; this trait is also of evident value in, and selecting for, seed dormancy in the soil and litter.
Most papers dealing with ungulate endozoochory in temperate habitats almost exclusively focus on the characteristics of the dung germinable seed content. In contrast to most studies on tropical frugivory (e.g. Motta-Junior & Martins 2002; Wehncke *et al.* 2003) and as far as we know, no one study on large herbivore endozoochory exist, that considers both diet composition and dung germinable seed content. This paper focusses on the foraging behaviour of free ranging cattle and horses in a structurally heterogeneous coastal dune landscape and their dung germinable seed content. The study had the following objectives: (1) to determine the diet composition of horses and cattle at the plant part and plant species level during the main fruiting season (May-October); (2) to determine their habitat use for grazing; (3) to study the matching between dung germinable seed content and diet composition (4) to determine which of the consumed plant species are most probable successfully dispersed via dung and (5) to determine whether these successful endozoochores differ from less successful endozoochores in their seed characteristics and forage value of the foliage.

9.3.3 Materials and methods

9.3.3.1 Study area, management and animals

The Westhoek (335 ha) is located in the most South-western point of Belgium, in the coastal dunes (Fig. 9.2). Two areas were fenced. In the northern part (54 ha) nine Konik horses and four Scottish Highland cattle and in the southern fenced part (61ha) 19 Shetland ponies and four Scottish Highland cattle graze year round without additional feeding (Table 9.1). Water was available during the whole period at different sites in the study area.
Hippophae rhamnoides, *Ligustrum vulgare* and to some lesser extent *Salix repens* occupy the largest part of the grazed areas. Before the start of the grazing project about 10% of the original shrub cover was cut down and removed, resulting in an area of tall herbs-vegetation composed of a low, grass-dominated layer and patches of tall herbs (*Eupatorium cannabinum*, *Lythrum salicaria* and *Cirsium arvense)*. Old, deteriorating *Hippophae*-scrubs are generally replaced by *Calamagrostis epigejos* or *C. canescens*. Species rich dune grasslands, moss-rich grey dunes, open sand dune and young dune slacks all together occupy another substantial part of both dune areas (Table 9.2 - Chapter 9.1).

9.3.3.2 Feeding observations

Feeding observations were conducted using a method similar to the bite-count method (Vulink & Drost, 1991; Hobbs *et al.* 1983). Each month we observed herbivore activities during 48 hours, distributed more or less evenly over 6-hourly morning (6-12 h), afternoon (12-18 h) and evening (18-24 h) sessions. Before starting a session, 1 animal was randomly chosen and followed for the next 6 hours. Observations were conducted within a 3-m range; animal behaviour was not visually affected by the presence of the observer. Grazing activities were recorded by one observer in both areas. All plant species and plant parts seen bitten were recorded.
Data used for the different animal species were obtained from the 1999 (Konik, Shetland pony) and the 2001 fruiting season (Konik, Highland cattle and Shetland pony).

9.3.3.3 Dung germinable seed content

Freshly deposited dung (2 times 2.5L) from the free ranging horses and cattle (randomly chosen individual animals) were collected during 7 sessions in a period of 3 months (18th July-11th October 2000). Dung samples were than treated as described in chapter 9.1. The list of plant species that emerged from these dung samples and numbers can be found in chapter 9.2 (Appendix 9.1).

9.3.3.4 Habitat use, diet composition and dung germinable seed content

To investigate habitat use for grazing and diet composition we amalgamated the information from all observation sessions. The proportion of a certain plant form (graminoid, herb, woody, mix i.e. mixture of two or more plant forms), plant part (leave, stem, flower +fruit, root) or plant species to the total number of bites was calculated as the amount of bites consumed of the food item divided by the total number of bites. Habitat use for grazing was also based on the proportion of bites taken from that habitat.
Similarity between dung germinable seed content (July-October 2000) and diet species composition during the fruiting season (May-October 1999 / 2001) was calculated using the Jaccard similarity index. In addition Spearman's rank

coefficient was used to further quantify the variation between diet composition (% bites) and dung germinable seed content (% seedlings).
To determine among the common species of the diet (i.e. those species contributing at least 0.1% of the bites taken from May-October) those species that were preferentially dispersed by endozoochory and those which were not we calculated a dispersal preference index (D) based on Jacobs' modification (1974) of Ivlev's Electivity Index:

$$D = (r_i - p_i) / (r_i + p_i - 2\, r_i\, p_i)$$

where r_i is the proportion of species *i* in the dung germinable seed content and p_i the proportion of species *i* in the diet. D varied from -1 to 0 for species which proportionally disperse less well compared to their contribution into the diet. D varied from 0 to +1 for species which disperse better than expected from their contribution to the diet.

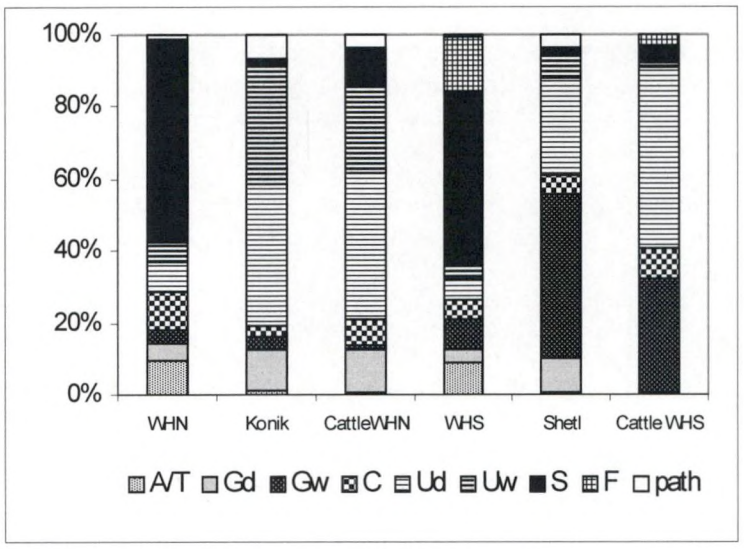
To confirm statistically differences in seed characteristics and nutritive value of the foliage between successful (0, +1) and not successful endozoochorically dispersed plant species (0, -1); we applied a two way ANOVA with fixed factors ENDOZOOCHORES (successful, not successful) and PLANT FORM (graminoid or herb). We tested for possible differences of the following seed traits: seed length and width, shape, seed mass, seed longevity index (see Janzen's hypothesis, 1984) and parameters of forage value i.e. content (%) of crude protein, NDF and ADF in plant tissue (Coleman *et al.* 1999). To match normality and homogeneity of variance assumptions of ANOVA, before analysis, seed length, width, shape and mass were $\log_{10}$ transformed.
Seed shape was calculated as the seed length / width ratio. Seed longevity, was based on Thompson *et al.* (1997) and calculated according to Thompson *et al.* (1998). Information on seed length, seed width and seed mass was collected from Zwaenepoel (1993) and Grime *et al.* (1988). Biochemical analysis of the forage plants was conducted on plant samples that were collected immediately after observation sessions during the fruiting season and subsequently oven-dried for 48 hours at 60°C and ground (1mm sieve). For the analysis we used 'Near-infrared reflectance analysis (NIRS) (Coleman *et al.* 1999 and references herein). The necessary calibration was carried out before, on similar plant samples, of which five subsamples were biochemical analysed according to standard procedures. Crude protein content was determined using the micro Kjeldahl method. Cell wall constituents (NDF, ADF, ADL) were determined according to Van Soest (1967) and Goering & Van Soest (1970).

9.3.4 Results

9.3.4.1 Habitat grazing

With total bites as a criterion a disproportional habitat grazing was observed. During the fruiting season cattle and Konik both grazed most in the tall herb dominated habitat on wet (Uw) and dry soils (Ud) (Fig. 9.8). At Westhoek South, cattle and Shetland pony grazed most in the tall herb dominated vegetation on dry soil and in dune grasslands on wet soils (Gw) (Fig 9.8). All animal species grazed only in minor quantities in white and grey dunes (A/T), scrub (S) and forest (F).

Figure 9.8 - Proportional habitat use (%) for grazing by free ranging horses (Konik and Shetland pony) and Scottish Highland cattle at the Westhoek North (WHN) and South (WHS). The proportion area of each habitat type at both study sites is also shown. The different habitats are white and grey dunes (A/T), dune grassland on dry (Gd) and wet (Gw) soil, tall herb dominated habitats (roughage) on dry (Ud) and wet soils (Uw), monospecifi grassland (C), Scrub (S), Forest (F) and paths (see Chapter 9.1).



9.3.4.2 Diet composition

Westhoek North

Plant group

During May-October, graminoids were by far the main component of both Highland cattle and Konik diet. The cattle diet was mainly supplemented by herbs and some woody species. Koniks in addition select mainly herbs (Fig 9.9).

Plant species

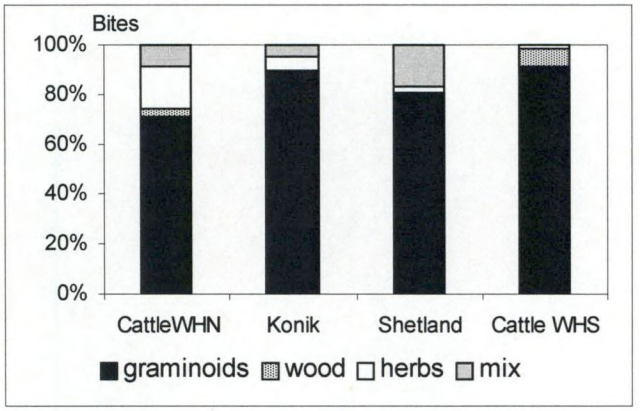
Both ungulates, however, consumed a wide variety of plant species. During the fruiting season, cattle ate from at least 103 plant species: 23 graminoid species, 62 herb species and 18 woody species. Koniks ate from at least 114 plant species: 33 graminoid species, 74 herb species and 7 woody species. In both cases about one third of all plant species known in the study area were bitten.

Holcus lanatus, *Poa trivialis* and *Calamagrostis epigejos* formed the bulk of the plant species recorded as eaten by cattle and Konik (together c. 50% of all bites). Cattle in addition selected on some tall herb species: *Lycopus europaeus*, *Urtica dioica*, *Lythrum salicaria* and the ruderal annual *Claytonia perfoliata*. Two woody species i.e. *Salix cinerea* and *Ligustrum vulgare* furthermore contributed to the varied cattle diet (Appendix 9.2). Konik additionally mainly selected on some other graminoid species: *Calamagrostis canescens*, *Juncus subnodulosus*, *J. bufonius*, and *Agrostis stolonifera*. The tall herbs *Eupatorium cannabinum*, *Cirsium arvense* and two annuals i.e. *Arenaria serpyllifolia* and *Claytonia perfoliata* were the most frequently selected herbs. *Rubus caesius* was the only woody species that occurred regularly, but in minor quantities in the May-October diet of Koniks (Appendix 9.2). *vulgare* and Konik ate the inflorescence of *Cirsium arvense* and *Eupatorium cannabinum* and the fruits of *Rosa pimpinellifolia* and *Rubus caesius*.

Plant parts

Leaves were by far the most frequently eaten plant parts by both Ungulates (Fig. 9.9). This was certainly true for all graminoids, but not always the case for herbaceous or woody plant species. For example cattle selected specifically on the fruits of *Rosa canina* and *Ligustrum vulgare*.

Figure 9.9 - Proportion (%) of plant groups, based on total number of bites, contributing to the diet of Highland cattle and horses (Konik and Shetland pony) during May-October in the Westhoek North (WHN) and South (WHS). Graminoids are by far the most grazed plant group. The composition of a bite was indicated 'mix' when it existed from different plant species belonging to at least two different plant groups



Westhoek South

Plant group

Graminoids were on average the main component of both Highland cattle and Shetland pony diets (Fig. 9.9). During the fruiting season, the cattle diet was mainly supplemented by woody species, which were browsed frequently (Fig. 9.9). Shetland ponies additionally mainly select herbs, which were consumed most frequently in combination with graminoids (i.e. mixed bites) (Fig. 9.9).

Plant species (May-October)

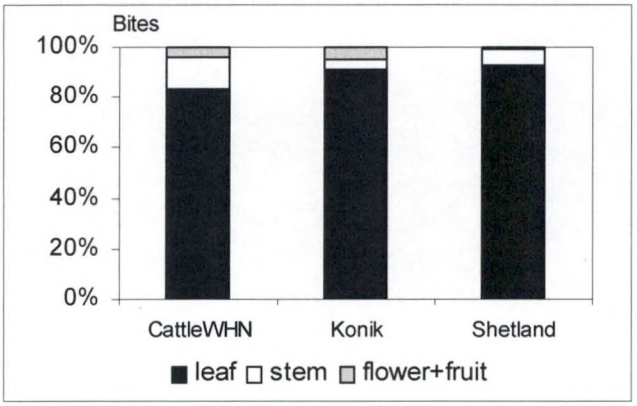
Holcus lanatus and *Calamagrostis epigejos* were the most important constituents of both cattle and Shetland pony diet. Cattle in addition selected on two other graminoid species: *Poa trivialis* and *Juncus subnodulosus*. Cattle furthermore mainly browsed woody species such as *Rosa pimpinellifolia* (especially the fruits), *Prunus spinosa*, *Clematis vitalba*, *Salix repens*, *Rubus caesius* and *Crataegus monogyna* (Appendix 9.2). Shetland pony in addition selected on several graminoid species: *Agrostis stolonifera*, *Poa trivialis*, *Juncus subnodulosus* and *Carex arenaria*. *Cirsium arvense* and *Claytonia perfoliata* were the most frequently selected herbs. *Rubus caesius* was the only woody species that was eaten occasionally by the Shetland pony during the fruiting season (Appendix 9.2)

Both herbivores consumed a wide variety of plant species during the fruiting season. Shetland ponies ate 74 plant species: 29 graminoid species, 43 herb species and 2 woody species. Because of too few observations we could only notice 35 plant species eaten by the cattle: 8 graminoid species, 13 herb species and 14 woody species.

Plant parts

Leaves are by far the most bitten plant parts by Shetland pony (Fig. 9.10). Flowers and or fruits were consumed from e.g. *Rosa pimpinellifolia*, *Rubus caesius, Cirsium arvense*, *Urtica dioica* and *Epilobium hirsutum.* Consumption of plant parts was not recorded for Highland cattle.

Figure 9.10 - Proportion (%) of plant parts, based on total number of bites, contributing to the diet of cattle and horses during May-October in the Westhoek North and South.



9.3.4.3 Diet composition and dung germinable seed content

Both ungulate species at Westhoek North showed a high degree of similarity between diet composition and dung germinable seed content (Table 9.8). At Westhoek South, Highland cattle and Shetland pony the composition of the whole diet differed considerably from the dung germinable seed content. However, Shetland pony diet showed some qualitative overlap with dung germinable seed content (Table 9.8). When considering the plant species of which the flowering or fruiting parts were seen bitten, a positive relationship between the proportional number of bites and the proportion germinable seeds in the dung, was only noticed for cattle at Westhoek North (Spearman r_s: 0.556, N =53, P = 0.024). For Konik the significance level was not completely convincing (Spearman r_s: 0.699, N =16, P = 0.055).

Table 9.8 - Plant species numbers in diet and of consumed and of the dung germinable seed content of cattle and horses at Westhoek North and South. Matching between the species composition of diet and dung germinable seed content is expressed by Jaccard similarity and Spearman coefficient. Plant species numbers in the diet are obtained from visual observations of grazing activities. Plant species numbers in dung are derived from germination experiments of dung sampled from July-October.

Plant species in	Westhoek N.		Westhoek S.	
	Konik	Cattle	Shetland	Cattle
Diet	114	103	74	35
Dung seed content	90	67	67	82
Both diet and dung	58	36	36	16
Diet+Dung	145	132	105	99
Jaccard similarity (%)	40	27	34	16
Spearman r_s	0.675	0.645	0.187	-0.212
N	114	103	74	35
P (r_s)	<0.001	<0.001	ns	ns

Plant species from which was regularly eaten (i.e. at least 0.1% of all bites consumed during the study period) from May until October differed in their ability to get endozoochorically dispersed. Eleven plant species showed a positive D-value, indicating that they were more frequently dispersed via ungulate dung than could be expected from their contribution to the diet (Table 9.9). We consider these plants as successful endozoochores. Among them no woody species were observed. Proportionally, 38 plant species were better represented in the diet than in the dung germinable seed content. These plants are considered as unsuccessful endozoochores. Except *Rubus caesius*, none of the ten woody species did at all show seedling emergence from the dung samples (Table 9.9). On the other hand, some well represented plant species in the dung germinable seed content were never recorded as part of the diet (Table 9.10), indicating that they were consumed passively and/or were missed during observations.

9.3.4.4 Differences in seed characteristics and forage value of successful and unsuccessful endozoochores

Seeds of successful endozoochores on average have a higher seed longevity index, have lower mass and are smaller than seeds of unsuccessful endozoochores (Fig.9.11a-c). Seed shape and width did not show any significant differences between successful and unsuccessful endozoochores (shape: $F_{18,1}$: 2.14, ns; width: $F_{18,1}$: 3.25, ns).

Crude protein, NDF and ADF content of the foliage did not show any significant differences between successful and unsuccessful endozoochores (Crude protein: $F_{15,1}$: 0.005, ns; NDF: $F_{14,1}$: 0.615, ns; ADF: $F_{14,1}$: 0.133, ns; ADL: $F_{14,1}$: 1.23, ns - see also Appendix 9.3).

Fig. 9.11 a-c Mean seed longevity index, seed mass and seed length of successful (S) and unsuccessful (ns) endozoochorous graminoids and herbs (see Table 3.2). In all three cases seed characteristics were significantly different between both groups of success. (Seed longevity index: $F_{26,1}$: 15.2, P=0.001; Seed mass: $F_{19,1}$: 7.9, P=0.011; Seed length $F_{26,1}$: 5.9, P=0.022).

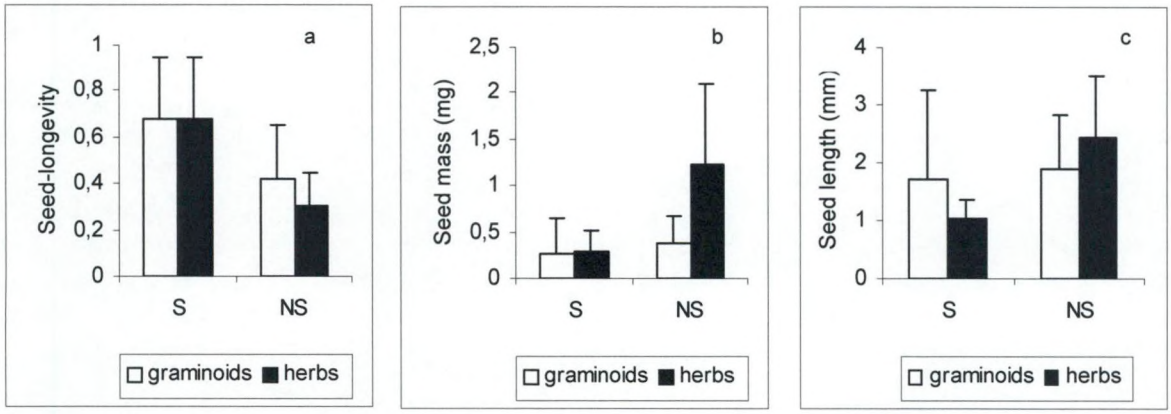


Table 9.9 – Alphabetically ordered plant species list, with indication of the preference index (D). D varied from -1 to 0 for species which proportionally disperse less well compared to their contribution into the diet i.e. it are less successful endozoochorically dispersed plant species. D varied from 0 to +1 for species which disperse better than expected from their contribution to the diet; it are successful Endozoochores. For each plant species D is also shown for each of the studied ungulate species. The plant group the plant species belongs to is also indicated (g: graminoid, h: herb, w: woody)

Plant species	Plant group	Konik	Cattle Westhoek N	Shetland	Cattle Westhoek S	Mean D
Aegopodium podagraria	h				-1	-1
Agrostis stolonifera	g	0,22	0,22	-0,56	1	0,22
Arenaria serpyllifolia	h	0,33				0,33
Calamagrostis canescens	g	-0,99	-1			-0,99
Calamagrostis epigejos	g	-0,99	-1	-0,99	-1	-0,99
Carex arenaria	g	-0,32	0,76	-0,66	1	0,53
Carex disticha	g			-1		-1
Carex flacca	g	-0,54	-0,38			-0,46
Carex riparia	g	-1		-1	-1	-1
Carex trinervis	g	-0,51				-0,51
Cirsium arvense	h	-0,97	-0,90	-1	-0,93	-0,95
Claytonia perfoliata	h	-0,96	-1	-1		-0,99
Clematis vitalba	w		-1		-1	-1
Crataegus monogyna	w				-1	-1
Dryopteris filix-mas	h		-1			-1
Elymus sp.	g			-1		-1
Eupatorium cannabinum	h	-0,50	-1			-0,75
Festuca juncifolia	g	-1			-1	-1
Galium aparine	h	0,04	-0,93			-0,45
Hippophae rhamnoides	w				-1	-1
Holcus lanatus	g	-0,93	-0,92	0.18	0,19	-0,37
Juncus articulatus	g	0,99	0,94			0,96
Juncus bufonius	g	0,92	0,85	0,99		0,92
Juncus inflexus	g			-0,94		-0,94
Juncus subnodulosus	g	-1	-0,99	-1	-1	-0,99
Ligustrum vulgare	w		-1		-1	-1
Lolium perenne	g		-1			-1
Lycopus europaeus	h		0,18			0,18
Lysimachia vulgaris	k		-1			-1
Lythrum salicaria	h		-0,62			-0,62
Mentha aquatica	h	-1	0,32			-0,34
Phragmites australis	g	-1		-1		-1
Poa annua	g	0,74	-0,28			0,23
Poa pratensis	g	0,57	0,88			0,72
Poa trivialis	g	-0,22	-0,30	-0,17	0,02	-0,17
Prunus spinosa	w				-1	-1
Ranunculus repens	h		-0,53			-0,53
Rosa pimpinellifolia	w			-1	-1	-1
Rubus caesius	h	-0,69	-0,84	-0,35	-1	-0,72
Salix cinerea	w		-1		-1	-1
Salix repens	w		-1		-1	-1
Sambucus nigra	w		-1			-1
Stellaria media	h	0,42	0,56			0,49
Trifolium campestre	h			-0,96		-0,96
Trifolium repens	h	0,12				0,12
Urtica dioica	h	0,92	0,92	0,39		0,74
Vicia cracca	h			-1		-1

Table 9.10 - List of plant species which were well represented in the dung germinable seed content but which were never recorded as part of the diet. The percentage a plant species contributes to the dung germinable seed content is shown in the columns. The total number of seedlings recorded are indicated for each ungulate species

Plant species	Konik	Cattle Westhoek N	Shetland	Cattle Westhoek S
Achillea millefolium		0,06		
Agrostis capillaris		0,88		
Arenaria serpyllifolia		0,16	0,14	1,62
Cardamine hirsuta	0,12			
Epilobium roseum	0,11	0,32		0,48
Galium verum		0,11		0,51
Gnaphalium uliginosum	0,33			0,12
Hydrocotyle vulgaris	0,11			
Mentha aquatica	0,23			0,25
Phleum pratense	0,15			0,11
Plantago coronopus	0,17			
Plantago lanceolata		0,18		
Plantago major	1,48		0,10	0,46
Rumex acetosella		0,09		0,32
Sagina procumbens/apetala	1,49	0,08	0,62	3,19
Senecio sylvaticus	0,11			
Veronica officinalis	0,44			0,14
Total number seedlings	15098	18302	9814	9267

9.3.5 Discussion

Although the bulk of the diet consisted of a limited set of graminoids, the diet spectrum of the observed free ranging cattle and horses was remarkably large. The diversity of the ungulate diet may be explained by the fact that the studies were carried out in two species rich areas. The availability of palatable plant species had a great influence on the diet selection. The ungulates seem to select first those graminoid species that are common and widespread (see Appendix 9.1) and which, in contrast with herbaceous and woody species, presumably have less or no unfavourable secondary compounds (Putman *et al.* 1987; Gordon 1989; Duncan 1992; Groot Bruinderink *et al.*1997; Vulink 2001). Several herbaceous species (e.g. Table 9.10) must have become part of the diet as a result of associational palatability i.e. they presumably were grazed together with other species the grazers select on, hence contributing to mixed bites (Fig. 9.9). Yet, selective feeding e.g. on the inflorescences and fruits of different herbaceous and woody species also occurred. But still, many common herbs were almost never eaten, presumably because of secondary compounds or structural defences (e.g. *Iris pseudacorus*, *Senecio jacobaea, Lysimachia vulgaris*).

In contrast to Shetland pony and Highland cattle at Westhoek South, Both ungulate species at Westhoek North showed a high degree of similarity between diet composition and dung germinable seed content. The incomplete matching of the diet composition and dung viable seed content may be partly the result of the differential effect of endozoochory among plant species. The effect of gut passage on plant species varies considerably. The seeds of some species are able to survive ingestion and digestion by herbivores, others do not survive consumption at all (Lennartz 1957; Özer 1978; Gardener et al. 1993; Chapter 9.5). Secondly, data may be biased by the methods used: (i)Grinding the dung samples in order to be able to easily spread them out in a thin layer could have damaged large sized seeds. This could be the reason why some plant species, although the fruits have been seen bitten, did not emerge from the dung samples e.g. *Crataegus monogyna, Ligustrum vulgare*. The latter species emerged from intact dung samples under similar greenhouse conditions. (ii) Greenhouse conditions may have affected the germination success of plant species differently (Grime, Hodgson & Hunt 1988 and Chapter 9.2). (iii) Perhaps, a more prolonged dung sampling period could have resulted in more plant species recorded. For some species the dung sampling period may have started too late (*Salix* spp. and annuals such as *Myosotis* spp, *Cerastium* spp) or stopped to early (*Clematis vitalba*, *Hippophae rhamnoides).*

On the other hand several plant species, rather common in the area, were recorded frequently from dung samples but not from the diet. For example *Aira praecox, Sagina procumbens, Arenaria serpyllifolia, Plantago coronopus* and *Samolus valerandi* were presumably not observed to be bitten because of their small stature (Table 9.10). Other species may have been missed because they mainly occur in (very) species rich vegetation with a low sward (e.g. Gw and Gd). In such situation it was impossible to determine adequately the detailed bite composition. Such bites were indicated as 'mixed' (Fig.9.9). This category of food class forms an important part of the diet of the free ranging ungulates and might expectably be composed of such species as *Helianthemum nummularium, Galium verum, Plantago major, Veronica officinalis* which form part of the relatively low sward and were all recorded from dung samples. This at least implies the previous consumption of their seeds during grazing, although possibly in a passive way as seeds deposited in the

vegetation and not attached to the mother plant anymore. Above that, the bad matching of the cattle diet with the dung germinable seed content at Westhoek South may be the result of an insufficient number of observations (Appendix 9.2)
When comparing the frequently and quantitatively dominant diet species with the dung viable seed content, eleven species could be identified that were more frequently found in the dung as germinating seed than in the diet (D>0). The low 'dispersability index' found for some grass species may be due to failing seed production as a consequence of high grazing pressure. *Calamagrostis epigejos*, *Holcus lanatus*, *Poa trivialis* and *Phragmites australis* all show low inflorescence production in both study areas and in grazed situation in general. The observed inability for successful endozoochorous seed dispersal of most woody species may be due to methodological problems (see supra). On this point further research is needed.
The results of this study support two of the expected traits (7 and 8) of successful endozoochorously dispersed plants predicted by Janzen (1984) as part of the 'Foliage is the Fruit' theory. Trait 7, which states that seeds of successful endozoochores are small, tough, hard and inconspicuous to escape the molar mills, is supported by the fact that in this study successful endozoochores, compared to the less successful endozoochores, have a shorter seed length and lower seed mass (Fig 9.11b-c). The fact that successful endozoochores have a higher seed longevity index than the unsuccessful endozoochores (Fig 9.11a) supports trait 8: seed coats have the ability to resist digestion during a transit period of days to months. This trait is also of evident value in, and selecting for, seed dormancy in the soil and litter (Janzen 1984).
The analysis of the nutritive value of the foliage of successful and unsuccessful endozoochores did not show a significant differences between both categories of plant species. But the results of this analysis showed that the consumed plant species all were valuable food items. Hence these plant species are to some degree all attractive for large herbivores (trait 3 of Janzen's theory). It should however be kept in mind that the nutritive value of plant species is not only determined by the factors mentioned in this study, but also by other possibly important factors such as minerals or the amount of anti-quality factors (e.g. tannins, alkaloids).
The observed discrepancy between diet consumption and dung viable seed content holds arguments for further study of both processes in order to better understand the potential impact of large ungulates on vegetation dynamics i.e. extended sampling periods, studying favourable germination conditions of some species (e.g. several woody species), using additional methods for the determination of the diet composition (indirect observations e.g. Zeevalking & Fresco 1977).
The general lack of information on endozoochory of morphologically not specifically adapted plant species (but see Janzen 1984) in general seed dispersal literature (e.g. van der Pijl 1969; Harper 1977; Bouman et al. 2000; Herrera 2002; Baskin & Baskin 1998) and the findings in this study and other studies (e.g. Pakeman et al. 2002) justify the hypothesis that endozoochory might well be underestimated as compared to other dispersal mechanisms.

9.4 Horse dung germinable seed content in relation to plant species abundance, diet composition and seed characteristics

Eric COSYNS and Maurice HOFFMANN

published (with slight adaptations) in:
Basic and Applied Ecology 6 (2005): 11-24

9.4.1 Abstract

The abundance and species richness of the germinable seed content of dung of free ranging horses was quantified and related to eight variables: plant species abundance in the field (cover) and in the horse diet, seed sizes (length, width and mass), seed longevity index, seed shape which was expressed as variance in seed dimensions and assumed dispersal strategy.
From 56 dung samples (2.5L) 53 493 seedlings emerged, representing 106 different plant species, i.e. 21.4% of all species recorded in the established vegetation of the study sites. A majority of plant species (50%) was only found in less than 10% of the dung samples while 68% of the germinating species emerged with on average less than 1 seedling per dung sample. Overall dung seed density ranged on average between 280.4 - 525.2 seedlings per litre. Mean species richness of dung samples varied between 19 and 34 plant species. *Urtica dioica*, *Veronica* spp. and several graminoid species were among the most abundant and frequently out of dung emerging plant taxa. Dung seed content was positively correlated with plant species abundance in the field and in the diet. There was no clear impact from the morphological seed characteristics to an assumed dispersal strategy on species presence/absence in dung samples. Relative dung seed density (i.e. per unit cover) was positively correlated with seed longevity index and negatively correlated with all three seed size variables. There was no significant relationship with seed shape. As far as the possible role of endozoochory for conservation of plant diversity in grassland is concerned, the results emphasizes on the importance of large herbivores as potentially strong seed dispersal vectors.

Key-words: coastal dunes, endozoochory, grassland management, seed longevity, seed dispersal.

9.4.2 Introduction

Seed dispersal has become an important issue in plant ecology and in nature management in particular (Primack & Miao 1992; Bakker 1998; Bakker & Berendse 1999), especially in the fragmented landscape of Western Europe. Despite the increasing demand for reliable autoecological information on dispersal-related topics of the temperate, native European flora, most of this information is still anecdotal (Grime *et al.* 1988; Pakeman *et al.* 2002; Knevel *et al.* 2003). Knowledge on this particular issue has so far mainly been based on the assumed morphological or biochemical adaptations (e.g. van der Pijl 1982; Grime *et al.* 1988; Bouman *et al.* 2000). rather than on the knowledge of the mechanism itself. It certainly can not be derived adequately just from assumed morphological seed adaptations to specific dispersal mechanisms, such as seeds with elaiosomes that would be adapted to myrmecochory or fleshy fruit that would be an adaptation to ornithochory or other types of endozoochory. There is no a priori reason to assume that these seeds could not be dispersed in alternative ways.
Welch (1985), Malo & Suárez (1995) and Pakeman *et al.* (2002) all mention large and medium sized herbivores as potentially important seed dispersing agents in a variety of graminoid rich habitats. Germination experiments indicate that many more plant species may be successfully dispersed through endozoochory than only those with obvious morphological adaptations to this dispersal mechanism (Pakeman *et al.* 2002). These results may indicate that many grassland species that were assumed to show no specific dispersal adaptations, may well be adapted one way or the other to endozoochory (Janzen 1984). That way, grazers would be indispensable vectors for seed dispersal and establishment of many plant species in temperate grass-dominated habitats. The latter generally show a rather closed canopy and can be considered as rather hostile to seed invasion and germination. Dung deposition may help to create gaps for the seeds present in the dung. If endozoochory proves to be important as a dispersal mechanism, this would be very important for nature management. Since grazers are frequently used now in nature reserve management, their introduction could be helpful in recolonization. However, extensive surveys on endozoochory by large herbivores, in which a broad spectrum of plant species is involved, are scarce, certainly in the temperate region of Western Europe (Welch 1985; Stender *et al* 1997; Dai 2000; Pakeman *et al.* 2002).

In order to be able to extend the existing knowledge on plant species that can take advantage of endozoochory this chapter focusses on the diversity and abundance of germinable seed content of dung of free ranging horses (*Equus cabbalus* L.).
In their study, Pakeman *et al.* (2002) found that germination from dung of rabbits and sheep was best predicted by seed mass and seed longevity index i.e. species that did germinate from dung were characterised by small seed size and a high capability of forming a persistent seedbank. These characters formed an additional set to seed hardness that was previously identified in other studies as a good predictor of survival (Simao Neto & Jones 1987; Russi *et al.* 1992; Gardener *et al.* 1993). Pakeman *et al.* (2002) relied on a rather small number of plant species. In this chapter we will use a more extensive set of plant species, from a heterogeneous landscape, and we will compare the quantitative and qualitative aspects of the dung germinable seed content with: (i) the abundance of plant species in vegetation and their seed production; (ii) the diet composition of the horses; (iii) the presence of external morphological adaptations of the seeds to assumed dispersal mechanisms (iv) seed characteristics that may affect the ability to be endozoochorically dispersed e.g. seed size and shape, seed mass and seed longevity.
We hypothesise that the density of germinable seeds in the dung will be positively related to the abundance of these plant species at the study sites and in the diet respectively (see Pakeman *et al* 2002; Chapter 9.2 & 9.3). We furthermore assume a negative relationship between dung seed density and seed 'sizes' (seed mass and shape variables) (see Pakeman *et al.* 2002) and a positive relationship with the ability to form a persistent seed bank (seed longevity index) (see Pakeman *et al.* 2002).

9.4.3 Materials and Methods

9.4.3.1 Study area

Dung was collected during seven sessions in a period of three months (18th July - 11th October 2000) at four sites along the Northern French and Belgian coast: Ghyvelde (France), Westhoek North, Westhoek South and Doornpanne (see Chapter 9.1, Table 9.1). The dune landscape is dominated by scrub of *Hippophae rhamnoides* and *Ligustrum vulgare*. At all sites though, grassland covers at least one third of the area (see Chapter 9.1, Table 9.2). Flowering and fruiting is concentrated from April to October. The selected dune nature reserves are all grazed by small numbers of one or two species of domestic livestock (see Chapter 9.1, Table 9.1).

9.4.3.2 Dung collection and treatment

Dung collection and treatment was carried out as described in chapter 9.1. At all sites we collected a total of 14 horse dung samples.

9.4.3.3 Flora and vegetation data

Presence of plant species was based on surveys, which resulted from a compilation of several inventories that took place between 1990-2000. Main vegetation units at each site were sampled in June and July 1998 and 1999 using visual estimates of plant species in plots (1x1, 2x2 or 3x3 m), usually 5 plots per vegetation structural unit. Plant species abundance was considered and noted as percentage cover (Londo decimal scale, Londo 1976).

Overall abundance (%) was calculated for each species as the overall sum of mean cover c in vegetation unit i times the relative area a, occupied by vegetation unit i :

$$\sum_{i=1}^{n} \% c_i \times \% a_i$$ (n = number of vegetation units = 10, see table 9.2 - chapter 9.1)

9.4.3.4 Diet composition

Data on summer diet composition of Shetland pony (Westhoek S, 1998 & 1999) and Konik diet (Westhoek N, 1999) were obtained from 6 hourly observation sessions, which were conducted 8 times a month during which one observer within close distance from the animal (< 3m) recorded all bitten plant species and plant parts as well as the plant community, in which grazing occurred (see also Cosyns *et al.* 2001). The diet composition data were used to calculate the proportion bites (%) that were consumed from each plant species compared to the total number of bites in summer.

9.4.3.5 Dispersal and seed characteristics

Information on seed mass, seed length, seed width and dispersal modi of plant species known to be present at the different study sites, were collected from Zwaenepoel (1993) and Grime *et al.* (1988). Additional information on seed bank biology was obtained from Thompson *et al.* (1997) and on seed production from Salisbury (1942) and Eriksson & Jakobsson (1998). Seed longevity, was based on Thompson *et al.* (1997) and calculated according to Thompson *et al.* (1998). Seed shape was expressed as variance in seed dimensions and taken from Thompson *et al.* (1993).

9.4.3.6 Data analysis

Dung seed densities were Pearson correlated with plant species cover (abundance) respectively % bites (diet composition) ,for each site, after $\log_{10}$- $\log_{10}$ transformation. To test for possible differences in mean seed densities and number of species in horse dung between study sites, we used One-way ANOVA, after $\log_{10}$ transformation. When differences were significant a post hoc Tukey test was run.
A chi-square goodness-of-fit test was used to compare the categorical data on dispersal mode and seed bank (persistent or not) of plant species in the dung and of the other species present in the vegetation. Following Grime *et al.* (1988), we distinguished between 6 dispersal modi: epizoochory, endozoochory, unspecified, hydrochory, anemochory and myrmecochory. To enhance reliability only plant species which were at least represented in 2 dung samples (on a total of 56 dung samples) were considered 'as dispersed endozoochorically'.
Dung germinable seed content was divided by plant species mean cover to give a relative measure of dung seed density per site. This procedure allowed to compare data between sites, and rules out seed production at the plant scale. An overall dung relative seed density variable was than created by summation of the dung relative seed densities of each horse breed divided by the times the plant species was present at the four study sites. Dung relative seed density was used as the dependent variable in the linear regression analysis with all continuous seed characteristics (seed length, width, mass, seed longevity index and variance in seed dimensions). Relative seed density and seed size and mass were $\log_{10}$ transformed.
All analyses were carried out using SPSS 10.0 for Windows (SPSS, Chicago, IL, USA).

9.4.4 Results

9.4.4.1 Dung seed content, vegetation composition and diet selection

Dung germinable seed content of horses that graze at different sites is affected by site characteristics. The highest plant species richness is recorded from Konik dung (Westhoek North). Dung of Shetland pony (Westhoek South) count significantly more plant species than dung of Shetland ponies at 'Doornpanne' or of Haflingers at Ghyvelde (Table 9.11). This is concordant with the global pattern in plant species richness among sites. Dung germinable seed density differs significantly between Haflinger and Shetland pony (Table 9.11).

A total of 53 493 seedlings emerged from 56 dung samples (on average 382.1 seedlings per L dung) representing 106 different plant species or 21.4 % of all species recently (1990-2000) recorded in the study areas (Table 9.1). 50% of all

germinating plant species is represented in only a few dung samples (< 10%). On the other hand a minority of the germinating plant species (18%) occurs in more then 50% of all dung samples. Compared with the distribution pattern of herbs, a much larger part of the graminoid species (50%) occur frequently in dung samples of horses (Fig. 9.12).
A similar pattern is observed for seedling densities, with 68% of the plant species emerging with on average less than 1 seedling per dung sample. Only 15% is present with on average more than 10 seedlings per sample. Compared with the frequency distribution pattern of herb species, a much larger part of graminoids (50%) emerged with on average 10 or more seedlings (Fig. 9.13). *Urtica dioica* was by far the most abundant species. Seedlings of *Juncus articulatus, J. bufonius, Veronica chamaedrys + arvensis, Poa pratensis, P. trivialis, P. annua, Agrostis capillaris* and *Aira praecox* appeared very frequently and were reasonably abundant. Other plant species showed notable numbers of seedlings in part of the samples e.g. *Carex arenaria, Rumex acetosella, Sagina procumbens + apetala, Galium uliginosum* and *G. verum*. A considerable number of plant species was recorded regularly (> 30% of all samples) but showed on average low seedling densities e.g. *Veronica officinalis, Potentilla reptans, Phleum pratense, Geranium molle, Trifolium dubium, Senecio jacobaea, Rubus caesius, Luzula campestris, Eupatorium cannabinum* and *Cardamine hirsuta* (Appendix 9.4).

The linear regression revealed a positive relationship between the dung germinable seed content of most horse breeds (except Shetland pony) and plant species cover (Table 9.12). The abundance of the plant species in the dung is also positively related to the portion of the species in the diet of Konik and Shetland pony (Table 9.12). The relative germinable seed density was not significantly correlated with the estimated seed production per capita plant.

Figure 9.12 - Distribution of plant species over six classes according to their frequency of emerging from dung samples (n =56). The only woody species of which seedlings emerged from dung samples (Rubus caesius) is included in the herb-group

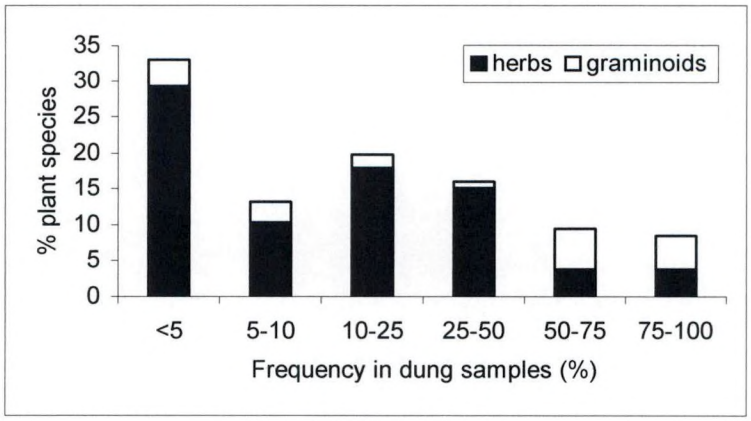


Figure 9.13 - Distribution of plant species over five classes according to their seedling density in horse dung samples (n =56). The only woody species of which seedlings emerged from dung samples (Rubus caesius) is included in the herb-group.

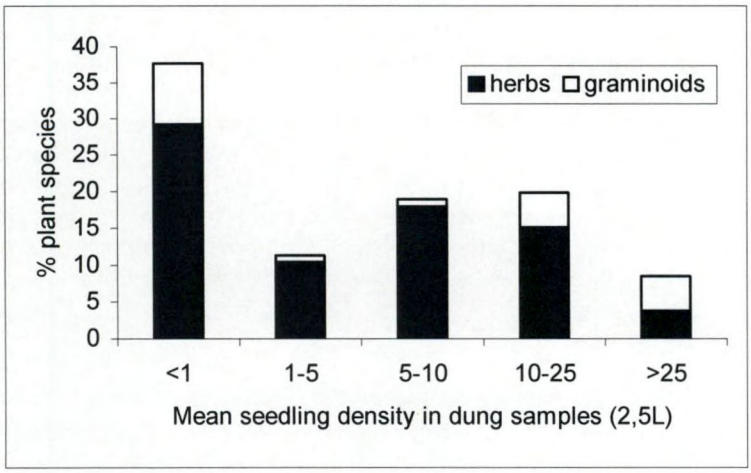


Table 9.11 - Main characteristics of the viable seed content of horse dung which was sampled at different sites. Total number of seeds and species germinated from all dung samples, mean (± stdev), median and maximum seed density and plant species richness. Means of seed density and number of species that are not followed by the same letter differ at $P > 0.05$ (Tukey test).

Horse breed + site	Haflinger Ghyvelde	Konik Westhoek N	Shetland Westhoek S	Shetland Doornpanne
Number of samples	14	14	14	14
Mean seed density (± stdev)	1313 (± 886.1) a	1078 (± 444.1) ab	701 (±243.1) b	728 (±420.2) b
Median seed density	1319	1265	708	728
Maximum seed density	2325	1566	1039	1179
Mean number of species (±stdev)	19 (±3.1) a	34 (±5.2) b	29 (±4.9) c	23 (±6.1) a
Median number of species	20.5	32.0	27.0	25.0
Max number of species	22.0	43.0	34.5	30.0
Recorded plant species from dung	45	91	67	52

Table 9.12 - Dung seed density and vegetation cover degree (%) (both $\log_{10}$ transformed), are positively correlated except at Westhoek South. Dung seed density and the portion of each plant species in the diet of Konik and Shetland pony, both $\log_{10}$ transformed, show also a positive correlation (Pearson correlation coefficient).

Horse breed			*r*	*P*	*n*
Haflinger Ghyvelde	*seed density*	*vegetation cover*	0.517	<0.001	42
Konik Westhoek N	"	"	0.266	0.013	85
Shetland Westhoek S	"	"	0.173	ns	60
Shetland Doornpanne	"	"	0.505	<0.001	51
Konik Westhoek N	*seed density*	*portion in diet*	0.370	0.007	51
Shetland Westhoek S	"	"	0.344	0.042	34

9.4.4.2 Seed attributes and seed density in dung

A crosstable comparing the dispersal modi of the plant species recorded from the dung samples to those of the other species present in the different dune areas shows no significant differences between the two species groups (Table 9.13a) i.e. there is no clear impact from the observed external morphological seed characteristics on species presence/absence in horse dung samples. Both in the study areas and in dung samples plant species showing adaptations to anemochory, epizoochory or lacking any obvious adaptation to a specific dispersal modus were well represented (Table 9.13a).

The same analysis for plant species with and without a persistent seed bank (type 2 and 3 according to Thompson *et al.* (1997) showed a high significant difference ($P < 0.001$); species with a persistent seed bank tend to have a greater chance to be present in germinable form in dung than those lacking this feature (Table 9.13b). Moreover, the linear regression analyses revealed a positive relationship between horse dung relative seed density and seed longevity index according to Thompson *et al.* (1998) (Fig. 9.13a). Seed length, width and mass are significantly negative correlated with relative seed density in dung (Fig. 9.14b-d) whereas variance in seed dimension (seed shape) did not show a significant linear relationship (Fig. 9.13e).

Table 9.13a - Observed and expected number of plant species distributed among six categories of dispersal modi (based on Grime *et al.* 1988) and either present (n=78) or absent (n=190) from horse dung samples. Pearson Chi Square statistics shows no significant difference in dispersal modus between species which are present (in at least two samples) or absent from dung samples (Chi-Square: 6.94, df: 5, $P = 0.225$). Expected numbers assume an equal chance of being present in the samples.

	Number of species present in dung samples		Number of species absent from dung samples	
	observed	expected	observed	expected
Anemochory	22	25	64	61
Endozoochory	4	7	21	18
Epizoochory	17	13	28	32
Hydrochory	5	4	9	10
Myrmecochory	1	3	9	7
Unspecialised	29	26	59	62
Total number	78	78	190	190

Table 9.13b - Observed and expected number of plant species according to the ability of their seeds to form a persistent seed bank or not (Thompson *et al.* 1997) and either present (n=78) or absent (n=190) from horse dung samples. Pearson Chi Square statistics shows that seeds of plant species emerging from dung samples have a greater chance than expected to be found as part of a persistent soil seed bank compared to plant species which did not emerge from the dung samples (Chi-Square: 19.62, df: 1, $P < 0.001$).

	Number of species present in dung samples		Number of species absent from dung samples	
Seed bank	observed	expected	observed	expected
Persistent	46	30	57	73
Not persistent	32	48	133	117
Total number	78	78	190	190

9.4.5 Discussion

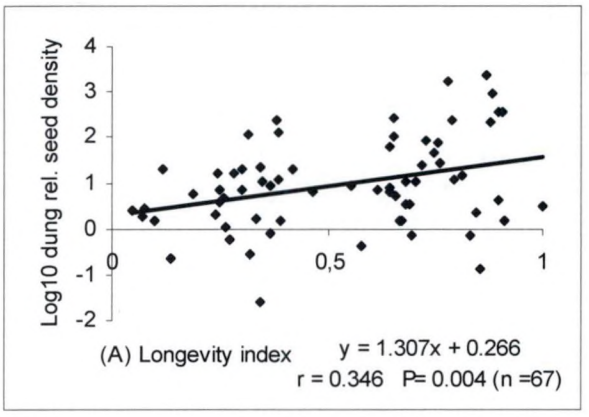
9.4.5.1 Dung seed content

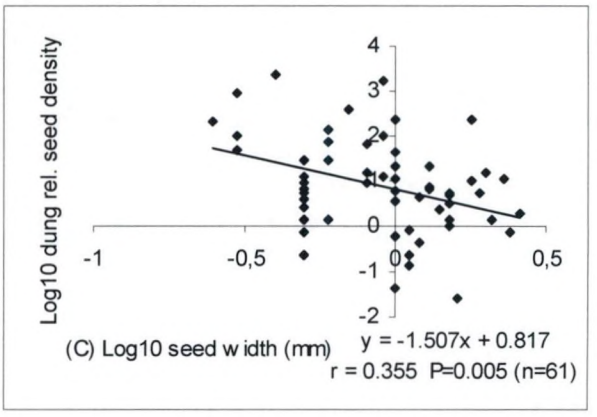
Graminoids were well represented in the dung samples which is at least partly related to the selective habitat and food selection of the horses i.e. graminoid dominated habitats are preferred grazing sites and several graminoid species are important constituents of the horse diet e.g. *Poa trivialis*, *Holcus lanatus*, *Carex arenaria* (Cosyns *et al.* 2001, Chapter 9.3). *Urtica dioica* was the most common plant species in the dung samples, however, it was not at all common in the vegetation. The consumption of withered fruiting stems of *Urtica dioica* by Koniks and Shetland pony (Westhoek) was observed several times (Cosyns unpubl.) but the removal of the seeds with foliage can not be excluded either. Most of the plant species which showed high seed densities or appeared frequently in the dung samples such as *Urtica dioica*, *Juncus* spp., *Poa* spp. and different species of *Caryophyllaceae,* were also regularly recorded by Welch (1985), Malo & Suárez (1995), Pakeman *et al.* (1998), Dai (2000) and Pakeman *et al.*(2002), emphasising their great ability to survive passage along the molar mills and through the gastro-intestinal tract.

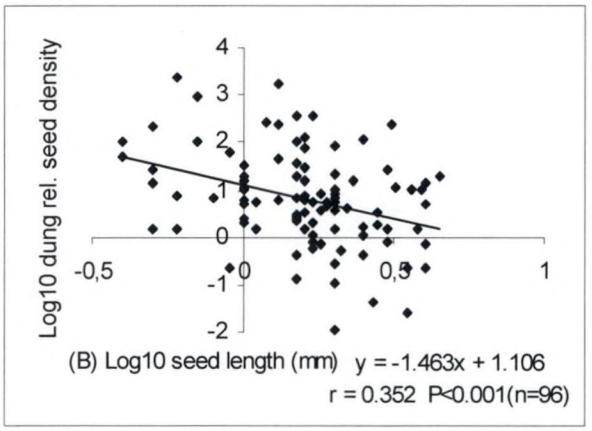
With the applied sampling technique using large volumes of dung, it was possible to detect a considerable amount of plant species occurring only in minor quantities and frequencies. Their scarceness is at least partly due to their low availability in the species pool at the moment of sampling. Some plant species may show a relatively low seed density

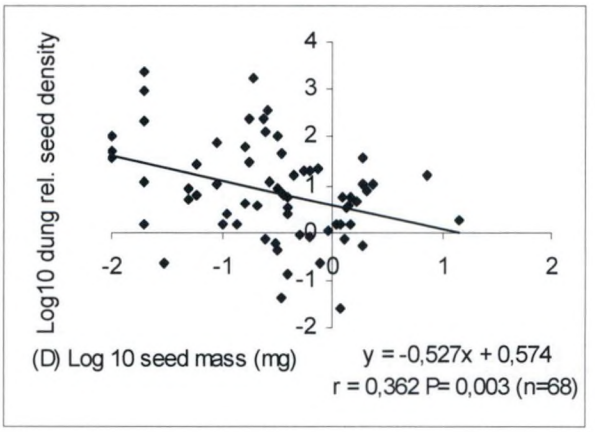
because their main fruiting period had passed already when dung samples were taken, e.g. *Cardamine hirsuta, Cardamine pratensis* and *Claytonia perfoliata*. Other species have clearly the potential to be dispersed endozoochorically but the pattern shown in this study reflects site related characteristics, i.e. cover degree and hence site-seed production. *Aira praecox* and *Rumex acetosella* are very abundant in the acid grasslands of Ghyvelde but are scarce at the other sites, both species are very well represented in dung sampled from Ghyvelde. On the other hand plant species from wet habitats e.g. *Juncus articulatus, Agrostis stolonifera, Ranunculus repens,* are only recorded in considerable amounts from horse dung of Westhoek North and South. Only at these sites wet dune slack communities are well represented. Some plant species, rare at all sites, and only occurring in minor quantities from dung e.g. *Helianthemum nummularium* and *Trifolium campestre* were also mentioned by Müller (1954) and Dai (2000), suggesting their ability to survive the gastro-intestinal tract. It should also be stressed that the applied greenhouse conditions could have hampered seed germination of several plant species (Grime *et al.* 1988). Therefore the results of this study underestimate the real quantity of germinable seeds in dung. Hence, there is strong evidence that endozoochory is a widespread seed dispersal mechanism within the grazed system under consideration.

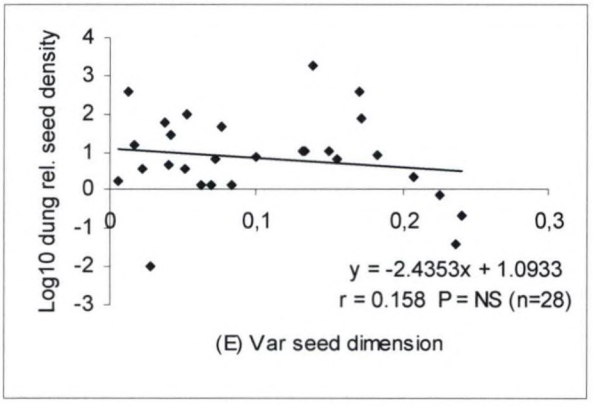
Figure 9.14(a-e) - Results of linear regression analyses showing the relationship respectively between seed sizes (length, width and mass), longevity index, variance in seed dimensions and horse dung relative seed density (calculated across all study areas). Seed size correlates negatively with relative seed density in dung whereas seed longevity index shows a significantly positive relationship with this variable.











9.4.5.2 Seed characteristics and dung seed density

The ability to be dispersed endozoochorically certainly could not be derived adequately just from (assumed) morphological seed adaptations to specific dispersal mechanisms (Table 9.12a).
The lack of a difference in dispersal modi of species that emerged from dung to those who did not, suggests that there is no reason to use morphological attributes or so called 'adaptations' to predict the way seeds will be dispersed. It's even more likely that seeds can be dispersed by more than one dispersal mechanism (e.g. Johansson *et al.*1996; Honnay *et al.*2001; Bruun & Fritzbøger 2002;). Adaptations to a particular dispersal modus does not exclude other mechanisms to occur, e.g. seeds of plant species adapted to epizoochory such as those with a mucilaginous coat, also tend to be found more in dung of large herbivores than those who lack this adaptation, e.g. *Juncus* spp. However, the relative significance of each of these modi i.e. amount of seeds that are dispersed by each of them, the frequency of occurrence and their effectiveness needs further investigation.
One of the most obvious shared characteristics of the seeds represented in dung samples of this survey is their capacity to form a persistent seedbank. Moreover, there is a positive linear relationship between seed longevity index and relative seed density (Fig. 9.14a), which is broadly in accordance with Pakeman *et al.* (2002). This relationship may have important ecological consequences because of the spatial and temporal component associated with it (see further).
The seed longevity index in general is negatively correlated with seed size and seed mass (Thompson *et al.* 1998; Hodkinson *et al.* 1998). In this study a convincing negative linear relationship between those seed characteristics and relative seed density was shown, which is concordant with the results obtained by Bruun & Fritzbøger (2002) and Pakeman *et al.* (2002). Thus seed size seems to influence both the capacity to be successfully dispersed by means of endozoochory and to form a persistent seed bank. Seed shape, expressed as variance in seed dimensions, had no impact on dung seed density (Fig. 9.14e). This indicates that within the already selected group of rather small seeds surviving horse gut passage (incl. molar mills), seed shape is of no additional importance.

9.4.5.3 Implications for conservation of grassland plant diversity

Grazing by livestock has become an important nature management tool for conservation and restoration of many habitats in northern temperate regions. Hence, the impact of large herbivores on plant communities has become a critical issue in conservation and restoration ecology (van Wieren 1991; Wallis De Vries 1995; Bakker & Londo 1998). Until now much attention was drawn on the contribution of livestock to plant diversity patterns, both at the local and landscape scale, through their activities of selective grazing, trampling and defecating, which influence processes that enhance local extinction rates. But herbivores may also influence plant diversity through processes that affect colonisation rates (Olff & Ritchie 1998).
From this survey it can be revealed that large herbivores are also useful management tools (or in case of wild herbivores an important management goal) because of their potential long-distance seed dispersal capacity for a broad range of plant species both via endo- and epizoochory (Fisher *et al.* 1996). Moreover, due to their habitat preferences (cf. Chapter 9.2 and 9.3) herbivores may connect suitable habitats across different spatial scales. However, this does *a priori* not guarantee successful establishment of a population (Primack & Miao 1992). An important part of the viable seeds in horse dung are from less common or even rare plant species that can contribute significantly to the diversity of the local species pool. Examples from this study are *Galium verum, Luzula campestris, Veronica officinalis, Centaurium erythraea, Helianthemum nummularium, Scirpus setaceus.*
It further became clear that seeds of a considerable number of plant species represented in dung are able to form a persistent seed bank (Table 9.13b, Fig. 9.14a), which can be seen as a trait promoting colonisation success by adjusting seeds to their environment (Ehrlén & van Groenendael 1998). Such a mechanism seems plausible because there is evidence that seeds in dung mainly contribute in a quantitative and qualitative way to seed bank build up (Malo *et al.* 1995; Pakeman *et al.* 1999; Dai 2000). Moreover, activation of the seed bank generally depends on disturbance of the local situation for instance by herbivore activities such as trampling, digging, rooting up etc. Hence, the interaction of the dung seed content with the soil seed bank may be important in determining the final chance of establishment, but this needs further attention (van Wieren & Bakker 1998).
The growing evidence of the role large herbivores could play in the seed dispersal process urge for a well-considered nature management policy that not only focusses on amelioration of habitat conditions, but also considers the spatial arrangement of suitable but still unoccupied patches for critical plant species in order to enable plants to bridge gaps in space and time, which may favour a sustainable conservation of critical plant populations.

Acknowledgements

We thank the Ministry of the Flemish Community (AMINAL, Department of Nature), the 'Conseil Générale, Dept. Nord-Pas-de Calais' and the IWVA for permitting this research project in their nature reserves. The Flemish Institute for the Sea (VLIZ) provided the greenhouse accommodation, technically supervised by Dr. A. Cattrijsse. Indispensable

practical help came from Ward Vercruysse, Patrick Geers (Institute of Nature Conservation) and Frank Broucke (AWZ-WWK). Drs. W. Ozinga kindly provided us with additional information on seed numbers.

9.5 Germination success of temperate grassland species after passage through ungulate and rabbit guts

Eric COSYNS, Adeline DELPORTE, Luc LENS and Maurice HOFFMANN

published (with slight adaptations) in:
Journal of Ecology 93 (2005): 353-361

9.5.1 Abstract

One of the critical life phases of an endozoochorically dispersed plant seed is its uptake by the herbivore and its exposure to several digestive fluids during passage through the gastero-intestinal track. To assess adequately the ecological significance of endozoochory as compared to other dispersal mechanisms, it is therefore necessary to examine the survival rate of seeds during this phase.
A seed feeding experiment was conducted to determine the impact of passage through the digestive system on germination success of seeds of 19 potentially endozoochorically dispersed plant species. They are important constituents of temperate semi-natural grasslands most of which do not show obvious morphological adaptations to other dispersal mechanisms. Germination success of gut-passed seeds may depend on the kind of digestive strategy involved. Therefore two foregut fermenters i.e. ruminants (cattle, sheep), two colon fermenters (horse, donkey) and a caecum fermenter (rabbit) were included. Mean retention time of germinable seeds was also determined and possible predictors of germination success amongst different seed characteristics were searched for.
Gut-passed seeds had a much lower germination success (0-26%) than non gut-passed seeds sown directly on dung (2-79%).
Relative germination success also differed considerably between plant species. It also varied individually between animal species. This may result from herbivore specific, complex interactions of animal (chewing, digestion) and seed characteristics. However, the combination of plant species with sheep tend to result in a lower germination success at least compared to the equid species and rabbits.
Regression analysis showed seed width correlated negatively and unit variance in seed dimensions positively with germination success within this experiment. Retention time of germinable seeds varied between c. 12h (rabbit)- 72h (ungulates), allowing long-distance seed dispersal.
Herbivore seed intake and passage through the herbivore gut seem to represent a very high cost for the endozoochorically dispersing plant seed, since large amounts of viable seeds are lost during this process. At least some grassland species show high survival rates, such as *Helianthemum nummularium*, *Trifolium arvense*, *Agrostis capillaris*, and can be assumed to be dispersed efficiently through endozoochory.

Key-words: endozoochory, grassland ecology, retention time, seed ecology

9.5.2 Introduction

Several studies show the potential of endozoochorous seed dispersal by ungulates and rabbits in the temperate and Mediterranean regions of Europe (e.g. Welch 1985; Malo & Suárez 1995a; Dai 2000; Pakeman *et al.* 2002). However, interpretation of the results from those studies remains difficult. First, it is almost impossible to get an adequate estimate of the available amount of viable seeds in the respective study areas. Second, the amount of seeds consumed by the potential dispersers and the effects of their digestive system on germination success of seeds remains largely unclear. Hence, the ecological significance of the viable seeds from dung is difficult to assess. To fully understand the significance of endozoochory in the dispersal and regeneration of plant species, Pakeman *et al.* (2002) have already suggested that a more experimental approach is needed. One of the most critical phases of an endozoochorically dispersed plant seed is its passage through the digestive system of the herbivore. It is therefore necessary to conduct experiments to determine the survival rate of excreted seeds.
Such seed feeding experiments have already been conducted in the context of rangeland management to select appropriate tools and methods for reseeding of rangeland with preferred plant species (Russi *et al.*1992; Lowry 1996; Ghassali *et al.* 1998; Gökbulak 1998). So far, the germination success of gut-passed seeds of temperate grassland species has only been investigated in a historic agricultural context (Kempski 1906; Kerner von Marilaun 1916 cit. in; and Lennartz 1957) but an adequate replication of animal individuals is lacking. More recently, Özer (1978) used ten young

sheep in a feeding experiment with seeds of a selection of grassland species of East Anatolia to determine their retention time and germination capacity. A few temperate grassland species were also used by Russi *et al.* (1992) and Ghassali *et al.* (1998) and by Gardener *et al.* (1993a) in their experiments with sheep and cattle respectively. However, most seed feeding experiments do not allow discrimination between different herbivore species or include only domestic ruminant species (Simao Neto *et al.*1987).
Comparing different herbivore species with a different digestive physiology and morphology, kept under similar conditions, will allow us to study the effects of their specific gastro-intestinal system and will offer a first insight in the relative importance of those effects compared to diet selection and seed availability. Such experiments are vital to determine what seed characteristics affect survival after gut passage and hence also determine colonisation and dispersal capacities. Ultimately it should be possible to make a cost-benefit analysis for individual plant species as far as their successful dispersal is concerned.
This paper focusses on the seed germination success of plant species that occur regularly in semi-natural grassland communities in Western Europe and which have been shown to germinate from herbivore dung samples. The aims of the experiment were to determine: (1) the combined impact of seed intake and passage through the guts on germination success of seeds of a selection of grassland species fed to herbivores with different gastero-intestinal systems and that are important in grassland management. Germination success of gut-passed seeds was compared to uningested seeds of the same plant species which were sown either on bare soil or dung+soil substrate (control); (2) the impact of different functional digestive systems: foregut fermenters i.e. ruminants (sheep and cattle) and hindgut fermenters i.e. colon fermenters (donkey and horse) and caecum fermenters (rabbits), on the germination success of the fed seeds; (3) in addition, because of its importance for possible long-distance seed dispersal, the mean retention time of germinable seeds within each of the studied animal species; (4) the possible relationship between seed characteristics (e.g. seed size, seed weight, seed shape expressed as unit variance in seed dimensions and seed longevity index) and observed patterns in germination success.

9.5.3 Materials and methods

9.5.3.1 Plant species, seed collection and treatment, seed sizes and weight

Our choice of study species was based on four criteria:

- Their importance in temperate West European grassland communities being a substantial part of those communities (e.g. *Poaceae*, *Juncaceae*, *Cyperaceae*) or their importance for nature management, e.g. contributing to the specific floristic diversity: *Helianthemum nummularium* (L.) Mill., *Thymus pulegioides* L., *Trifolium arvense* L.;
- Results of previous field studies (Dai 2000; Claerbout 2001; Pakeman *et al.* 2002) were taken into account to include a broad range of possible germination responses. These results also indicate plant species which may have a realistic chance to be consumed which is a crucial first step in endozoochory e.g. *Poa pratensis* L. (high frequency and abundance); *T. pulegioides* (very rare);
- Morphological seed characteristics, possibly related to germination success i.e. differentiation in seed size, shape and mass e.g. *Plantago lanceolata* L. (large seed + epizoochory adaptation), *Centaurium erythraea* Rafn (very small seed);
- Practical aspects (e.g. availability of large enough amounts of seeds, its costs (financially) or workload to collect them). The seeds of the 19 plant species used in this study were either bought from a seed commercial (Ecoflora, Halle-Belgium) or were collected from the wild from a large number of individuals during the summer of 2001 (Table 9.14). 'Seed' is used in this paper either to indicate what is morphological a seed or a fruit i.e. the main dispersule unit.

Mean seed mass was determined by weighing five replicates of 250 air dried seeds each (accuracy ± 0.1 mg). Seed width and length were derived from Grime *et al.* (1988) and seed shape, expressed as unit variance in seed dimensions, from Thompson *et al.* (1993). Seed longevity index was calculated according to Thompson *et al.* (1998) and the necessary data were obtained from Thompson *et al.* (1997). Previous to the seed feeding experiment seeds were kept dry and in darkness at room temperature.

9.5.3.2 Animal species and housing

Seeds were fed to five different animal species which belong to three different groups according to their gastero-intestinal system: domesticated rabbits (*Oryctolagus cuniculus* L.) as caecum fermenters and a selection of domesticated ungulates that are regularly used in grassland management i.e. cattle (*Bos taurus* L., breed; Blonde d'Acquitaine), sheep (*Ovis aries* L., Texel breed), both ruminants, donkey (*Equus asinus* L.) and horse (*Equus cabbalus* L., Shetland pony),

both colon fermenters. The animal species were assumed to have a different mean retention time according to their variation in body mass and digestive system (Illius and Gordon, 1992) (Appendix 9.5). Five individuals of each animal species were kept under similar indoor conditions. Rabbits were housed in individual cages (0.8m x 0.8m x 0.5m) , sheep were housed in individual pens (c. 3 x 3m) while the other animal species were kept in stables. Cages, pens and stables had a flat, concrete floor that allowed accurate dung collection. During the entire experiment the basal diet of all animal species was a highly nutritious and digestible commercial pellet food with additional barley straw, except for cattle, which received additional ensiled maize (Appendix 9.6). This food regime was applicated from ten days before seeds were fed, until six days after the seed feeding event. All animals were fed twice a day (9.00 and 19.00 h) with equal proportions of the experimental diet: 1 kg of pellets/day/animal and 0.7 kg of straw/day/animal (sheep, horse and donkey), 0.1 kg of pellets/day/rabbit and 5 kg of pellets/day/cow + ensiled maize ad libitum. All animals had free access to fresh water.

9.5.3.3 Feeding experiment

In the morning of day 11, a known amount of seeds of 19 plant species was mixed with the commercial food and offered to the animals in a bucket (Table 9.14). Each individual animal was observed carefully to ensure that all seeds were consumed. If necessary the remaining seeds were mixed in the bucket with a small piece of bread which was then offered to the animal. In all cases less than 0.1% of the total amount of seeds was not consumed by the animals.
Immediately before seed feeding, all faeces in cages, pens and stables was removed and of each individual animal a sample was taken as a control for possible 'external' seed contamination (sample at t = 0).

Table 9.14 - List of 19 plant species which were used in the feeding experiment ordered within families (ordered alphabetically), with indication of the mean mass (Mean, ± Stdev), mean seed size (length x width) origin of seed collection and the amount of seeds of each plant species fed to the indicated animal species. The mean seed mass is based on 5 weightings of 250 air dried seeds each. * indicates which animal species seeds were fed to.

Plant family and species	Seed mass (mg)	Length x width (mm)	Origin of seed collection	Sheep	Cattle	Rabbit	Horse	Donkey
Asteraceae								
Crepis capillaris	0.29 ± 0.004	2.0 x 0.5	Commercial	*	*	*	*	*
Cystaceae								
Helianthemum nummularium	1.1± 0.105	1.8 x 1.0	Commercial	*		*	*	*
Cyperaceae								
Carex arenaria	1.0± 0.075	4.7 x 1.8	2001 (De Panne, Belgium)	*	*	*	*	*
Fabaceae								
Trifolium arvense	0.36± 0.008		Commercial (NW Germany)	*	*	*	*	*
Trifolium campestre	1.86± 0.057		Commercial	*		*	*	
Trifolium pratense	2.76± 0.08	2.1 x 1.5	Commercial	*		*	*	*
Trifolium repens	0.75± 0.01	1.0 x 1.0	Commercial	*	*	*	*	*
Gentianaceae								
Centaurium erythraea	0.01± 0.001	0.4 x 0.3	Commercial	*	*	*	*	*
Juncaceae								
Luzula campestris	0.7± 0.026	1.7 x 1.1	Commercial	*		*	*	*
Lamiaceae								
Prunella vulgaris	0.96± 0.029	2.0 x 1.0	Commercial (Belgium)	*	*	*	*	*
Thymus pulegioides	0.14± 0.008		Commercial (NW Germany)	*	*	*	*	*
Poaceae								
Agrostis capillaris	0.12± 0.003	1.0 x 0.5	Commercial (NW Germany)	*	*	*	*	*
Anthoxanthum odoratum	0.67± 0.025	2.1 x 1.0	Commercial (NW Germany)	*	*	*	*	*
Poa pratensis	0.35± 0.008	1.6 x 0.6	Commercial (NW Germany)	*	*	*	*	*
Plantaginaceae								
Plantago lanceolata	1.36± 0.09	3.6 x 1.8	Commercial (Belgium)	*	*	*	*	*
Rubiaceae								
Galium mollugo	0.53± 0.039	1.3 x 1.2	Commercial (Belgium)	*	*		*	*
Galium verum	0.272± 0.025	1.5 x 1.4	Commercial	*	*	*	*	*
Scrophulariaceae								
Veronica arvensis	0.11± 0.011	1.1 x 0.8	2001 (De Panne, Belgium)	*	*	*	*	*
Veronica chamaedrys	0.27± 0.013	1.3 x 1.0	Commercial (NW Germany)	*	*	*	*	*
Number of seeds fed of each plant species				1500	5000	250	2500	2500

9.5.3.4 Dung collection and treatment

From the seed feeding event onwards all dung from each individual animal was collected regularly and put together in trays according to an *a priori* fixed time schedule. After air-drying in a greenhouse (2-3 weeks, < 35°C), the samples were kept at 2-4°C for two weeks. Air dried faeces was weighed, slightly crumbled and homogenised. From each dung sample a 150 g subsample was taken (not always possible for rabbits and sheep), and spread out over a sand/commercial potting soil substrate (40x40x2cm) in a layer of about 0.75 cm. To determine the effect of gut passage, five replicates of 100 seeds of each plant species were sown on a 0.75 cm seed-free layer of crumbled cattle dung (taken from t = 0) which was spread out over the sand/commercial potting soil. These were considered 'control' pots.
Additionally, five replicates of 100 seeds of each plant species were sown on bare soil substrate (from the same sand /commercial potting soil mix) which enabled us to discriminate between effects of dung and gut passage. All seeds were kept together with the dung samples at 2-4°C, for two weeks and were sown in separate pots in the same greenhouse. To detect possible germination from the potting soil substrate and contamination in the greenhouse, twelve trays without dung or seed addition were also set up.
All samples were watered twice a day during the whole germination period. Greenhouse conditions were kept at 20-25°C with a relative humidity of 50-60% during 16 hours of light (range: 280-410 µmol m^{-2} s^{-1}) and at 10-15°C and 80-90% relative humidity during 8 hours of darkness. Seedlings were counted as soon as identification was possible (within two months) after which they were removed to avoid competition and to prevent flowering. Seed emergence was monitored over a period of six months. During the last two months very few seedlings emerged.

9.5.3.5 Data analysis

Absolute germination success was calculated as:

$$({}_{i=t6}\Sigma^{t96}\, n_i * W_{Di} * (W_{ssi})^{-1}) * N^{-1}.$$

n_i is the number of seedlings in the subsample (ss) from time period i (+6h, +12h...96h). W_{Di} is the weight of all dung (D) produced during the mentioned time period and W_{ssi} is the weight of the dung subsample for that time period (usually 150 g). N is the total number of seeds fed of a particular plant species. When comparing gut-passed seeds with non ingested seeds absolute germination success was used. When comparing the effect of gut passage between plant species, germination success of the gut-passed seeds was corrected for the germination success of the uningested seeds (sown on dung+soil substrate). These estimates will further be referred to as 'relative germination success'. When comparing germination success of the same plant species between animal species, the cumulative germination percentage after 96 hours was used. Prior to statistical analysis, data on germination success were arc-sin square root transformed to approach normality of the proportions.

Mean retention time of germinable seeds (MRT) was calculated by adding the times for passage of 5%, 15%, 25%, ..,95% of the germinable seed and dividing by 10 (Gardener *et al.* 1993b based on Castle 1956). In this procedure only those plant species were included which had an absolute germination success of at least 1%. Therefore only 9 plant species allowed a between animal species comparison.

9.5.3.6 Statistical analysis

Estimates of absolute germination success were analysed using a two-way ANOVA with SEED TREATMENT (ingested versus uningested seeds) and PLANT SPECIES as fixed factors. Possible significant differences in germination success between ingested and uningested seeds on dung+soil (control) and of the latter with the uningested seeds sown on bare soil were analysed with LSD-test (SPSS 11.0, Chicago, IL, USA). Differences in relative germination success were analysed with a mixed model ANOVA with repeated structure with plant species and animal species as fixed factors and plant x animal as the interaction factor. Individual animal was the random factor repeated within each plant species. Number of degrees of freedom was estimated by the Satterthwaite method (PROC mixed, SAS system V8). All possible pairwise differences in relative germination success between animal and plant species were analysed with Tukey' s honestly significant difference test SPSS 11.0 (SPSS, Chicago, IL, USA). The same analysis was used with mean retention time as dependent variable. To test for a possible significant impact of individual animals on germination success the mixed model was run with and without this random factor.

To study the effect of seed characteristics i.e. seed mass, unit variance in seed dimensions (according to Thompson *et al.*, 1993) seed longevity index (according to Thompson *et al.*, 1998), seed length and width on germination success and mean retention time, regression analyses were used (SPSS 11.0, Chicago, IL, USA).

9.5.4 Results

No seedlings of the fed plant species were found in any of the trays set up to detect possible contamination from the soil or greenhouse environment or from the t_0 - dung samples which were collected just before seeds were fed. In both cases only a few seedlings of *Juncus bufonius*, *J. effusus*, *Epilobium* sp. and *Oxalis corniculata.* were recorded.

9.5.4.1 Absolute germination success of uningested and ingested seeds

Uningested seeds of ten plant species had a substantially higher germination success when sown on a bare soil substrate compared with the control treatment (Table 9.15). Uningested seeds of most other plant species did not differ significantly in germination success when sown on the dung+soil or bare soil substrate. *Trifolium campestre* and *Veronica chamaedrys* both had a significant lower germination success when sown on bare soil.
In almost all cases (except *H. nummularium*) gut-passed seeds showed a significant lower germination success than seeds which were not ingested and sown on a dung+soil substrate (LSD-test, $P<0.05$; Table 9.15). However, absolute germination success varied according to treatment and plant species (Table 9.16), which was mainly related to the different germination response of uningested seeds sown either on the bare soil or dung+soil substrate.

Table 9.15 - Mean (± Stdev) absolute germination success under greenhouse conditions of seeds from pots either sown on bare soil or soil +dung layer (control) that did not pass through a gastro-intestinal tract and seeds from dung (after passage through the gastro-intestinal tract of different herbivore species). Means that are not followed by the same small letter in a row differ at $P < 0.05$ (LSD-test). Animal species are ordered in relation to their overall mean effect on germination percentage with sheep having the most profound negative effect. 'NA' indicates that seeds were not fed to that animal species. Plant species were ordered alphabetically.

Plant species	Bare soil	Dung+soil	Sheep	Cattle	Rabbit	Horse	Donkey
	Avg (%) ±Stdv						
replicates	5	5	5	5	5	5	5
number of seeds/plantsp.	100	100	1000	5000	250	2500	2500
Agrostis capillaris	87.6 ±8.26b	73.6±2.7a	3.3 ±2.61c	11.6 ±1.9c	14.8 ±4.43c	16.3 ±9.01c	18.0 ±6.79c
Anthoxanthum odoratum	51.2 ±6.69a	53.2±9.73a	1.0 ±1.02c	1.9 ±0.94c	3.8 ±1.56c	0.8 ±0.61c	1.6 ±0.97c
Carex arenaria	78.0 ±6.04b	61.6±13.43a	2.0 ±1.16c	8.2 ±1.64c	4.0 ±1.74c	7.2 ±1.53c	26.3 ±6.04c
Centaurium erythraea	83.2 ±5.72b	37.6±21.27a	0.2 ±0.33c	0.7 ±0.28c	1.4 ±1.54c	0.8 ±0.57c	0.5 ±0.24c
Galium mollugo	13.0 ±7.71a	16.2±4.66a	0 ± 0c	0.0 ±0.02c	NA	0.1 ±0.08c	0.1 ±0.09c
Galium verum	6.8 ±3.56a	2.8±1.48a	0.0 ±0.07c	0 ±0.00c	0.1 ±0.18c	0.1 ±0.08c	0.0 ±0.04c
Crepis capillaris	85.8 ±2.59b	62.2±25.11a	0 ± 0c	0 ±0.00c	0.7 ±0.82c	0.2 ±0.16c	0.0 ±0.00c
Helianthemum nummularium	24.0 ±2.55b	12.6±3.29a	6.1 ±1.58a	NA	3.8 ±1.82c	3.0 ±1.55c	5.5 ±1.73a
Luzula campestris	45.2 ±20.79b	32.8±15.29a	0.7 ±0.46c	NA	5.0 ±2.89c	5.3 ±2.80c	4.5 ±1.52c
Plantago lanceolata	26.0 ±6.67a	26.8±3.93a	0.1 ±0.08c	1.1 ±0.68c	1.4 ±0.92c	1.0 ±0.85c	1.0 ±0.81c
Poa pratensis	89.4 ±8.38b	79.4±5.03a	1.5 ±0.53c	7.5 ±1.91c	10.6 ±4.38c	12.4 ±6.01c	12.5 ±3.48c
Prunella vulgaris	11.6 ±6.11a	8.8±5.07a	0.1 ±0.16c	0.0 ±0.03c	1.2 ±0.85c	0.3 ±0.13c	0.3 ±0.28c
Thymus pulegioides	40.0 ±17.48b	2.2±1.924a	0.0 ±0.00c	0.0 ±0.04c	0 ±0c	0.1 ±0.10c	0.0 ±0.04c
Trifolium arvense	13.2 ±4.44a	13.2 ±6.54a	3.0 ±1.66c	1.9 ±0.22c	4.4 ±2.33c	5.2 ±3.41c	2.9 ±1.62c
Trifolium campestre	36.0 ±6.04b	57.8 ±4.55a	5.0 ±3.16c	NA	9.0 ±8.99c	4.6 ±2.81c	NA
Trifolium pratense	66.2 ±12.03b	27.4±14.64a	0.1 ±0.15c	NA	0.4 ±0.40c	0.5 ±0.32c	0.2 ±0.27c
Trifolium repens	78.0 ±8.22b	64.6±7.37a	0.7 ±0.51c	0.8 ±0.28c	1.5 ±1.48c	0.3 ±0.24c	1.1 ±0.34c
Veronica arvensis	72.4 ±37.83a	77.4±9.92a	0.1 ±0.08c	NA	3.8 ±2.17c	1.6 ±1.36c	NA
Veronica chamaedrys	15.6 ±10.26b	42.4±6.54a	0.2 ±0.25c	0.2 ±0.06c	2.3 ±1.95c	1.2 ±0.77c	0.7 ±0.47c

9.5.4.2 Relative germination success of gut-passed seeds

Relative germination success differed between plant species. Above that, their germination success varied individually between animal species which is reflected in the significant plant x animal species interaction (Table 9.16). However half the number of plant species - in general those with low or very low germination success- did not show significantly different germination success between animal species. Germination success of each of the other nine plant species varied significantly between animal species but no clear pattern across animal species was observed (Table 9.17). Despite this, seeds of some plant species, which were ingested by sheep showed a significantly lower germination success compared with at least one of the Equid species or rabbit, e.g. *Agrostis capillaris, Poa pratensis, Luzula campestris and Prunella vulgaris* ((Tukey HSD Test, $P > 0.05$) Table 9.17).

Table 9.16 - The effect of seed treatment, plant species and animal species on absolute and relative germination success and on mean retention time of germinable seeds, as revealed by the univariate analyses of variance for these variables.

Absolute germination success	df	F	P
Seed treatment	6	976.26	<0.001
Plant species	18	89.77	<0.001
Treatment x plant	100	16.36	<0.001
Error	500		
Relative germination success	**df**	**F**	**P**
Plant species	18	100.63	<0.001
Animal species	4	5.45	0.004
Animal x plant	64	5.04	<0.001
	df	**χ^2**	**P**
Individual animal (R)	1	53.78	0.001
Error	328		
Mean retention time	**df**	**F**	**P**
Plant species	8	5.382	<0.001
Animal species	4	133.03	<0.001
Animal x plant	27	1.781	0.016
Error	139		

Although relative germination success varied considerably between plant species for each of the herbivore species under study, some general patterns emerged. Seeds of *H. nummularium* and *T. arvense* had a significantly higher germination success than seeds of most other plant species, except *T. campestre* and several graminoids i.e. *Agrostis capillaris*, *P. pratensis*, *L. campestris* and *Carex arenaria* L. Gut-passed seeds of those species differ significantly from *Galium verum* L., *Galium mollugo* L., *C. capillaris*, *Trifolium pratense* L. and *T. pulegioides* which had among the lowest germination success ((Tukey HSD Test, $P > 0.05$) Table 9.17).

Sheep.
H. nummularium clearly had the highest relative germination success of all plant species fed. Furthermore *T. arvense* showed a significantly higher germination success than all other species, except *T. campestre*, which in its turn differed significantly from *Veronica arvensis* L., *C. capillaris*, *T. pulegioides* and *G. mollugo*, which all showed among the lowest germination percentages (Table 9.17).

Cattle.
Seeds of *A. capillaris, T. arvense, C. arenaria* showed a significantly higher germination success than seeds of most other plant species fed, except *P. pratensis*, *P. lanceolata* and *Anthoxanthum odoratum* L. which all showed a moderate germination success. Nevertheless, germination success of *P. pratensis* was still considerably higher than of *C. capillaris*, *G. verum, G. mollugo* and *P. vulgaris*, which had among the lowest germination success (Table 9.17).

Rabbit.
The germination success of *T. arvense*, *H. nummularium*, *A. capillaris*, *L. campestris*, *T. campestre* and *P. pratensis* was significantly higher than of *V. arvensis*, *T. pratense*, *G. verum*, *T. pulegioides* and *C. capillaris* which all showed a strongly reduced germination success. Furthermore germination success of *C. erythraea* and *Trifolium repens* L. seeds was significantly lower than of *A. capillaris*, *T. arvense* and *H. nummularium* seeds. In addition seeds of the latter both species had a significantly higher germination success than seeds of *V. arvensis*, *V. chamaedrys*, *P. lanceolata*, *C. arenaria* and *A. odoratum*. *T. arvense* seeds furthermore had a significant higher germination success than *P. vulgaris*. The latter species, *A. odoratum* and *C. arenaria* still showed a substantially higher germination success than *G. verum*, *T. pulegioides* and *C. capillaris* (Table 9.17).

Horse.
Seeds of *T. arvense*, *H. nummularium* and *A. capillaris* which passed through horse guts again showed a significantly higher germination success than seeds of all other plant species except *L. campestris*, *P. pratensis* and *C. arenaria*. These three species still had a significant higher germination success than *G. mollugo*, *T. repens* and *C. capillaris*. In addition *P. pratensis* and *L. campestris* had a substantially higher germination success than *C. erythraea*, *G. verum*, *V. arvensis*, *A. odoratum*, *T. pulegioides* and *T. pratense* (Table 9.17).

Donkey.
H. nummularium, *C. arenaria*, *A. capillaris*, *T. arvensis*, *P. pratensis* and *L. campestris* had a high germination success that substantially differed from: *V. chamaedrys*, *C. erythraea*, *G. mollugo*, *T. pratense*, *G. verum*, *T. pulegioides* and *C. capillaris* which all had among the lowest germination success. In addition the first four mentioned plant species had a significant higher germination success than *P. lanceolata*, *A. odoratum*, *P. vulgaris* and *T. repens* which all had a moderate low germination success (Table 9.17).

Figure 9.15 - The cumulative absolute germination success (expressed as the percentage of the total number of germinable seeds initially fed) based on 19 plant species which were fed to each animal species. The different animal species are indicated by: (-◆-) sheep, (- - o - -) Donkey, (—✱—) Cattle, (-.- ✱-.-) Horse and (- -☼- -) Rabbit. Error bar lines indicate standard deviation. Seeds that passed through sheep guts tend to have a lower absolute germination success.

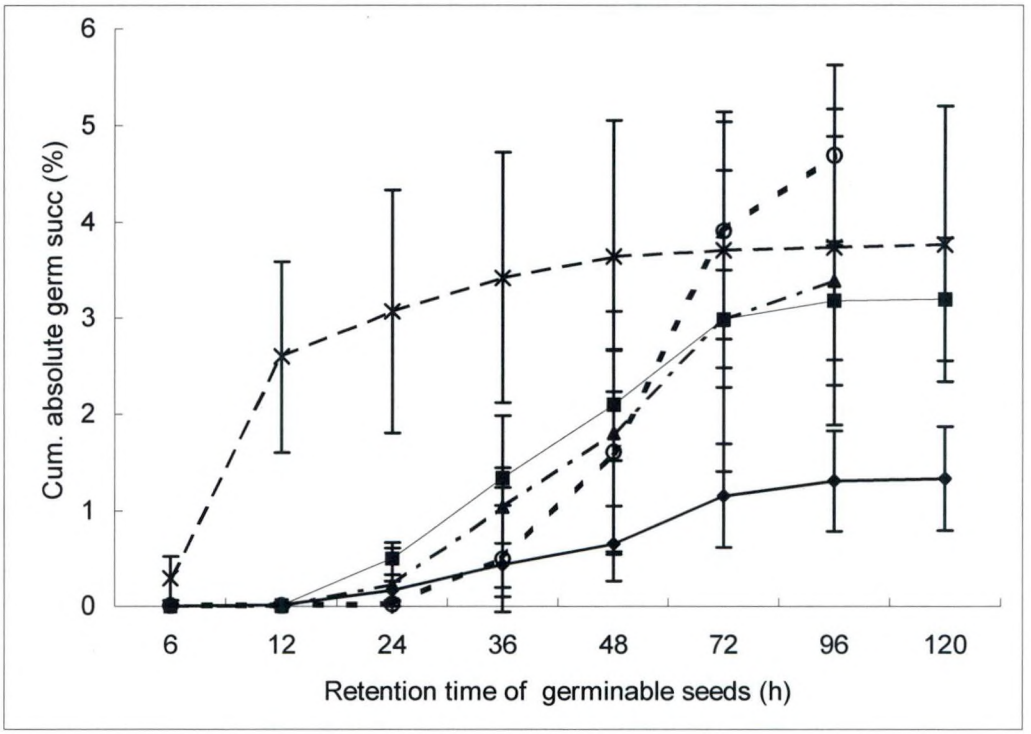


Table 9.17 - Relative germination success of gut-passed seeds of different plant species within and between animal species. Frames are homogeneous subsets of plant species which do not differ significantly in relative germination success within each animal species. Subsets differ at the 5% level (Tukey HSD). The upper row always represents the homogeneous subsets with the highest germination success. Germination success of the subsequent ones decrease successively. Letters represent comparisons of the relative germination success of each plant species between animal species (column). Values followed by the same letter do not differ significantly at $P = 0.05$ (Tukey HSD test). Columns without capitals indicate no differences at all, NA means that seeds of the indicated plant species were not fed to that specific animal species. Plant species were ordered descending from left to right according to their overall mean relative germination success.

Plant species	Heli num	Trif arv	Agro cap	Trif cam	Luzu cam	Poa pra	Care are	Prun vul	Plan lan	Anth odo	Vero arv	Ver cham	Cent ery	Gali ver	Thym pu	Trif rep	Trif pra	Crep cap	Gali mol
Sheep																			
Avg	48,2	22,7	4,4	8,6	2,2	1,9	3,3	0,8	0,2	1,9	0,5	0,1	0,6	1,1	0,0	1,1	0,4	0,0	0,0
Stdev	12,6	12,6	3,5	5,5	1,4	0,7	1,9	1,8	0,3	1,9	0,1	0,6	0,9	2,5	0,0	0,8	0,6	0,0	0,0
	a	a	b		a	a	a	a											
Cattle																			
Avg	NA	14,5	15,7	NA	NA	9,4	13,2	0,3	4,1	3,6	NA	0,4	1,7	0,0	1,6	1,3	NA	0,0	0,1
Stdev		1,7	3,7			2,4	2,7	0,3	2,5	1,8		0,1	0,7	0,0	1,6	0,4		0,0	0,1
		b	ab			ab	a	a											
Rabbit																			
Avg	30,5	33,3	20,1	15,5	15,4	13,3	6,5	13,6	5,4	7,2	4,9	5,5	3,8	2,9	0,0	2,4	1,5	1,2	NA
Stdev	14,5	17,7	6,0	15,5	8,8	5,5	2,8	9,6	3,4	2,9	2,8	4,6	4,1	6,4	0,0	2,3	1,5	1,3	
	ab	a	a		ab	ab	a	b											
Horse																			
Avg	23,6	39,3	22,1	7,8	16,3	15,6	11,7	3,4	3,8	1,6	2,1	2,9	2,2	3,0	3,3	0,5	1,7	0,4	0,6
Stdev	12,3	25,8	12,2	5,1	8,5	7,6	2,5	1,5	3,2	1,15	1,8	1,8	1,5	2,8	4,6	0,37	1,2	0,3	0,5
	b	a	a		b	b	a	ab											
Donkey																			
Avg	43,9	22,0	24,4	NA	13,7	15,8	42,7	3,1	3,6	3,1	NA	1,6	1,4	1,1	0,8	1,6	0,8	0,0	0,8
Stdev	13,8	12,3	9,2		4,6	4,4	9,8	3,2	3,0	1,8		1,1	0,6	1,5	1,7	0,5	1,0	0,0	0,5
	ab	ab	a		ab	b	b	ab											

9.5.4.3 Mean retention time of germinable seeds

Table 9.18 shows the estimates of MRT of plant species with an absolute germination success greater than 1%. MRT of these plant species differed individually between animal species (significant animal x plant species interaction, Table 9.16). Rabbits defecated germinable seeds significantly faster than any of the other animal species (Fig.9.15). However deviations from this general pattern were observed for *A. capillaris*, *P. pratensis*, *P. lanceolata* and *T. arvense* (Table 9.18).
Within each of the animal species, except cattle, MRT did not differ significantly between plant species. Within cattle germinable seeds of *P. lanceolata* were defecated significantly faster than the seeds of *C. arenaria* (Table 9.18).

Table 9.18 - Mean Retention Times, in hours, of germinated seeds (MRT, ± Stdev) are shown if their absolute germination success >1% from faecal samples of the indicated animal species. Values followed by the same letter do not differ significantly at $P = 0.05$ (Tukey HSD test). Capitals represent comparisons of MRT within animal species (column) and small letters between animal species (row).

Plant species	Sheep	Cattle	Rabbit	Horse	Donkey
	MRT	MRT	MRT	MRT	MRT
replicates	5	5	5	5	5
number of seeds/plantsp.	1000	5000	250	2500	2500
Agrostis capillaris	46.8 ±7.25ab	41.4 ±14.03 ABbc	18.3 ±3.433c	55 ±10.65ab	69 ±9.06a
Anthoxanthum odoratum	45.8 ±18.89a	50.7 ±19.8 ABa	16.8 ±5.48b		64.8 ±19.3a
Carex arenaria	66.2 ±10.41a	63 9 ±3.45 Ba	20.4 ±10.06b	55.7 ±11.43a	68.7 ±9.16a
Centaurium erythraea			26.1 ±14.64		
Helianthemum nummularium	63.8 ±7.56a		16.4 ±5.14b	71.1 ±13.77a	80.4 ±4.6a
Luzula campestris			18.2 ±5.86b	57.1 ±14.26a	67.2 ±5.09a
Plantago lanceolata		34.8±5.63 Aab	13 ±3.03b	47.3 ±13.43ac	64.2 ±6.61c
Poa pratensis	55.9 ±10.45a	45.9 ±7.98 ABab	21.6 ±5.07b	56.2 ±9.35a	66 ±8.2a
Prunella vulgaris			27.2 ±6.92		
Trifolium arvense	52.1 ±7.13ab	57.9 ±4.08 ABa	26.7 ±12.43b	64.8 ±19.3a	71.7 ±4.42a
Trifolium campestre	60. 2 ±14.03a		19.4 ±9.97b	50.4 ±6.24a	
Trifolium repens			17 ±5.41		79.5 ±10.57
Veronica arvensis			13.1 ±4.17	41.5 ±9.28	
Veronica chamaedrys			27.8 ±13.09	47.5 ±15.38	
Calculated MRT (Illius & Gordon 1992)	39.2-46.7	71.6		31.2-36.8	32.8-29.6

9.5.4.4 Predictors of germination success

For each animal species, seed width (mm) was inversely correlated with germination success. Unit variance in seed dimensions was positively correlated with germination success except for sheep i.e. slightly elongated seeds (unit variance about 0.15) tend to result in a higher germination success than almost spherical seeds (unit variance about zero). None of the other seed characteristics did significantly explain variation in germination success (Table 9.19).

Table 9.19 - Significant predictors (in bold) from linear regression analysis of germination success of seeds of different plant species fed to the indicated animal species.

Animal species	Variable
Rabbit	Seed length (mm)
	Seed width (mm)
	Longevity index
	Seed mass (mg)
	Seed variance
Sheep	Seed length (mm)
	Seed width (mm)
	Longevity index
	Seed mass (mg)
	Seed variance
Horse	Seed length (mm)
	Seed width (mm)
	Longevity index
	Seed mass (mg)
	Seed variance
Donkey	Seed length (mm)
	Seed width (mm)
	Longevity index
	Seed mass (mg)
	Seed variance
Cattle	Seed length (mm)
	Seed width (mm)
	Longevity index
	Seed mass (g)
	Seed variance

9.5.5 Discussion

9.5.5.1 Methodological considerations

This study aimed to determine the effect of gut passage on seed germinability. Based on Quinn *et al.* (1994) and Malo & Suárez (1995b) we decided to compare germination success of gut-passed seeds with non gut-passed seeds sown on cattle dung + soil substrate (control). However, these pots are not really control pots for non-cattle species but this treatment controlled for possible 'crumbled dung effects' and hence to obtain the best possible estimate of gut passage effects under the given conditions. Using this approach we were at least able to control for physical effects which could have occurred in each dung sample i.e. crust forming and separation of this crust from the soil causing a fast mortality of not well established seedlings due to desiccation.

We decided to use five individual animals from each animal species which is within the range of individuals used in previous studies i.e. two (Gardener *et al.*, 1993b); four (Simao Neto *et al.*, 1987); five (Russi *et al.*, 1992), seven (Staniforth & Cavers, 1977) and ten by Ghassali *et al.* (1998). In none of these studies the effect of individual variation on germination results was evaluated. In our study a small but significant part of the variability in germination success was caused by the effect of individual animals (4 %).

It should be stressed that germination success of control seeds varied considerably between the different plant species which may have resulted from initial differences in seed viability as well as from a different response to the established greenhouse conditions. This urges to interpret germination results without reference germination tests cautiously e.g. as is usually the case with dung samples obtained from free ranging or wild animals (see also Figuerola &Green, 2002).

9.5.5.2 Germination success after gut passage

Passage through the gastero-intestinal track significantly reduced germination success of all studied plant species (Table 9.15), which is in agreement with results from most other feeding experiments (e.g. Lennartz 1957; Özer 1979; Gardener *et al.* 1993; but see Ghassali *et al.* (1998) and Russi *et al.* (1992) for opposing conclusions). Yet, in contrast to other feeding experiments, five animal species with different gastero-intestinal systems were involved in this study to test for possible differences in impact on germination success. Based on Illius and Gordon (1992) an inverse relationship between germination success of plant species and the estimates of mean retention time of digesta was expected. This was

calculated to be lowest in rabbit, moderate in equid species and sheep, and highest in cattle (Table 9.18). Such a relationship between germination success and mean retention time of germinable seeds was not evident, nor was the predicted pattern in mean retention time. Moreover the observed variation in germination success amongst the animal species in relation to plant species does not indicate any simple relations between animal species digestive strategy, body weight and germination success of gut-passed seeds. This may be the result of a complex interplay of several animal and plant species characteristics e.g. chewing intensity and effectiveness of digestion which both vary independently between animal species (Simao Neto *et al.* 1987, Staniforth & Cavers 1977) and seed characteristics (e.g. seed size, shape, hardness).

Nevertheless, seeds passing through sheep guts tend to have a lower germination success compared with the other animal species (Table 9.15 and 9.17). Similar results were found by Shayo & Uden (1998) and Simao Neto *et al.* (1987) who both recovered lower amounts of seeds of tropical plant species from sheep and goats compared with cattle in their feeding experiments. Simao Neto *et al.* (1987) in addition mentioned similar seed passage rates with sheep, goats and cattle and hence attributed the observed large differences in seed recovery to initial mastication and rumination differences between the animal species. In our experiment mean retention time in sheep also did not differ significantly from the much larger animal species cattle, horse and donkey (Table 9.18). Compared with the equid species it seems therefore very plausible to relate the differences in germination success to initial mastication and rumination effects. Mueller *et al.* (1998) found lower chewing rates and a faster consumption rate of fibre for donkeys than has been reported for equal or greater-sized ruminants. Moreover mean retention time of germinable seeds tend to be longer in donkey (66h) than in any other animal species. Germination success on average is relatively high in rabbits certainly if compared with sheep which is in clear contrast with the results reported by Lehrer and Tisdale (1956) who found a consistently ten fold lower germination percentage in rabbit (0-0.64%) than in sheep (1.07-2.47%) for seeds of four forb and three grass species. The in general low germination success obtained in their study, could partly be related to the large seed sizes of the fed species e.g. *Bromus tectorum* (5-8mm), *Salsola kali* (1-2mm). Whether this means that some 'threshold of seed size' was exceeded above which rabbit mastication causes much more damage than sheep is difficult to assess. Pakeman *et al.* (2002) showed that smaller seeds (<1mm) were more likely to germinate from rabbit dung then larger ones whereas other seed related variables i.e. 'dispersed as seed' and a small seed mass (< 0.8mg) were found as good predictors of germination from sheep dung. Although an intense initial chewing behaviour of rabbits could be expected, we assume that both the ruminating process in combination with the significant longer retention time of sheep could have caused more seed damage than, the initial thorough chewing of the fed material.

Within each animal species there was a rather similar basic pattern of differences in relative germination success between plant species (Table 9.17). This parallelism suggests an underlying overall effect of certain seed characteristics. However within this experiment it was not possible to determine those effects. From the regression analysis it appeared that small sized and slightly elongated seeds were likely to have among the highest relative germination success within all animal species. The unexpected positive relationship (e.g. Janzen 1984; Pakeman et al., 2002) of seed variance with germination success must be interpreted within the context of this experiment i.e. a limited set of plant species of which seed sizes were within a limited range of small measures. The results reflect the high relative germination success of most graminoids which all had small, slightly elongated seeds (seed variance: 0.15-0.18). Pakeman *et al.* (2002) concluded from their regression analysis, based on relative seed density data of 21 and 35 temperate plant species respectively in dung of free ranging sheep and wild rabbit that only the seed longevity index was positively correlated with this variable.

9.5.6 Consequences for seed dispersal and nature management

Comparing the results of this feeding experiment with those of several field studies conducted in temperate grassland ecosystems gives rise to further considerations about the significance of endozoochory in the dispersal and regeneration of plant species. The potential for endozoochorous long-distance dispersal depends on the amount of viable seeds consumed by the possible dispersers and the effects of their digestive system on germination success and mean retention time of germinable seeds. Most field studies report on the germination of many seedlings of a wide variety of grassland species from ungulate and rabbit dung (Malo & Suárez 1995 a; Pakeman *et al.* 2002; Dai 2000; Claerbout 2001). This implies the preceding consumption of a large number of seeds to compensate the generally low germination success after gut passage. However, taking into account the overall low absolute germination success of gut-passed seeds one may question about the efficiency of endozoochory for most temperate grassland species. The process of mastication and gut passage appears to cause a high cost for the plant species. On the other hand the trade-off of other dispersal mechanisms might be high as well but little is known about the cost-benefit effects of different dispersal mechanisms. A first insight is offered by Pakeman *et al.* (1998) who calculated the relative contribution of different seed sources to the developing vascular plant cover in a cool temperate, acidic grassland. It appeared that rabbit endozoochory contributed for 15%, other means of dispersal for 40% and regeneration from the seed bank for 45%.

On the other hand the observed mean retention times of germinable seeds are favourable for long-distance seed dispersal. Observations on movements of cattle, horses and donkey in medium-sized coastal dune landscapes(60-120ha) revealed that after mean retention time of germinable seeds each of those animal species could cover the whole area. On average, they are several of hundreds meters (150-500m) away from where seed consumption may have occurred (Cosyns, unpubl.). Within more extended nature reserves or the natural home ranges of wild herbivores those distances may even be larger. Rabbits have a smaller home range but still may be important seed dispersers at the medium scale (<150m),

certainly if taken into account the observed germination success (this experiment) and their sometimes high population density. Because grasslands are amongst the most preferred grazing habitats and because of the strong positive relationship between grazing and defecating (Cosyns *et al.* unpublished data) one can additionally expect some direction in endozoochorous seed dispersal.

To understand, from a plant's-eye-view, the role and relative importance of endozoochory, compared to other dispersal modes occurring in West European semi-natural landscapes further studies are needed which are able to quantify the relative contribution to later generations of the plants from endozoochorously dispersed seeds as compared to the contribution of the plants from seed dispersed by other dispersal modes. This will require an integrating approach combining information from field observations on the frequency of occurrence of the different dispersal modes, on the places where seeds are deposited and information with some specific aspects related to endozoochory e.g. its assumed directed nature (between favoured grazing sites) and the specific conditions of seed deposition i.e. arriving as part of a dung pat (see Gökbulak 1998) opposed to seeds arriving directly by other dispersal modes should get our attention when designing such studies.

Acknowledgements

We thank AMINAL, (Department of Nature), Mr & Mrs Delporte and Mr Festjens for accommodation and animals to carry out the feeding experiment. The Flemish Institute for the Sea (VLIZ) provided the greenhouse accommodation. Indispensable practical help came from Frank Broucke (AWZ-WWK). We are also grateful to Dr Robin Pakeman (Macaulay Land Use Research Institute, UK) for valuable comments and improving the nglish of an earlier version of this chapter.

9.6 Plant establishment after dung deposition: does endozoochory contribute to plant species enrichment?

Eric COSYNS, Hadewich VERVAET, Luc LENS and Maurice HOFFMANN

Submitted (with adaptations)
Basic and Applied Ecology

9.6.1 Abstract

An important step in the process of successful endozoochorous seed dispersal is the establishment of seedlings from the dung viable seed content. To determine the importance of dung deposition for plant establishment, an experiment was carried out in a grassland. The effect of dung deposition, i.e. the combined effect of being a potential seed source, a regeneration site and a fertiliser, was estimated by comparing seedling emergence and (juvenile) plant appearance in plots with cattle or horse dung deposition and plots without. The possible interacting effect of soil disturbance and dung deposition on plant establishment was evaluated by comparing sod-cut (disturbed) and vegetated plots. To control for small vertebrate granivory and herbivory caged and uncaged plots were used.
Compared to controlled greenhouse germination, field germination success of herbs on dung was higher than that of graminoids and field germination success did not depend on the kind of dung. More seedlings emerged on dung that was deposited on vegetated plots compared with sod-cut plots. From plots protected against granivory/herbivory by small mammals more seedlings emerged than from uncaged plots
After one year, on average more species (2-3spp) were recorded from plots with dung deposition. Generalist plant species were well represented in the dung germinable seed content, and established significantly better in plots with dung deposition (more individuals, higher cover degree) e.g. *Juncus bufonius*, *Cerastium fontanum*, *Trifolium repens*, *Veronica arvensis+chamaedrys*. These results stress the role of dung deposition by large herbivores as a seed supplying mechanism. The problematic establishment in vegetated plots compared to the enhanced establishment of some plant species (e.g. *Juncus bufonius, Arenaria serpyllifolia*) in sod-cut plots further suggests that dung pats of large herbivores are less powerful in creating regeneration sites ('gaps') than other mechanisms which are able to cause more profound soil disturbance in grasslands.

Key-words: cattle, disturbance, horse, seedling herbivory, seed bank.

9.6.2 Introduction

Large numbers of plant seeds are potentially dispersed via animal dung (e.g. Welch 1985; Malo & Suárez 1995a; Pakeman *et al.* 2002; Cosyns *et al.* Chapter 9.2). However, very little is known about the relative importance of endozoochory in plant establishment. Pakeman *et al.* (1998) estimated that rabbit-dispersed seeds accounted for 15% of the developing vascular plant cover in a temperate acidic grassland. Dung deposition by cattle influences plant dynamics through the combined effect of seed input and gap formation i.e. dung itself as a potential regeneration site or as a precursor of gaps by suppressing vegetation. Welch (1985) and Malo & Suárez (1995b) demonstrated that several plant species had a greater cover on cattle dung than in the surrounding vegetation as a result of germination from seeds in the dung. Malo & Suárez (1995b) and Dai (2000) showed that seeds in cattle dung were the main seed source for colonisation of the gaps that remained after dung decomposition. Pakeman *et al.* (1998) and Dai (2000) furthermore put forward evidence of an interaction between soil seed bank and dung seed content in relation to germination and establishment of grassland species in gaps. From these studies, it remains unclear though whether dung deposition in a perennial-grass-dominated, closed canopy is able to considerably contribute to the establishment of new plant individuals. It is also not clear whether the establishment of plants is affected by the initial conditions of the microsite where dung is deposited e.g. a closed canopy, hostile to seed invasion and germination versus bare soil, which offers an initially competition free regeneration site. Furthermore little is known about the effects of the kind of dung from which seeds are germinating, e.g. does it make any difference whether seeds are part of a flat, initially undivided, cattle dung pat or from a pelleted horse dung pile.
From a previous study it appeared that seed intake and passage through herbivore guts represent a high cost for the endozoochorically dispersing plant species, since large amounts of viable seeds are lost during the process (Cosyns *et al.*, Chapter 9.5). Another important step in the plant dispersal process is the establishment of plant individuals after seed dispersal (Wang & Smith 2002). To examine the relative importance of cattle and horse dung deposition in the plant establishment process, an experiment was conducted in a species poor, perennial-grass-dominated vegetation. Three

questions were addressed. (1), does the input of dung of large herbivores result in an increase of individuals of plant species already present in the vegetation and of new species in a seedling hostile environment of grassland, dominated by perennial grasses that form a closed canopy?
(2), if so, do microsite conditions (closed grassland vegetation versus gaps created by sod-cutting) influence the relative success of dung-induced plant establishment? (3), is seedling emergence from dung affected by the kind of dung (i.e. cattle or horse dung)?

9.6.3 Materials and Methods

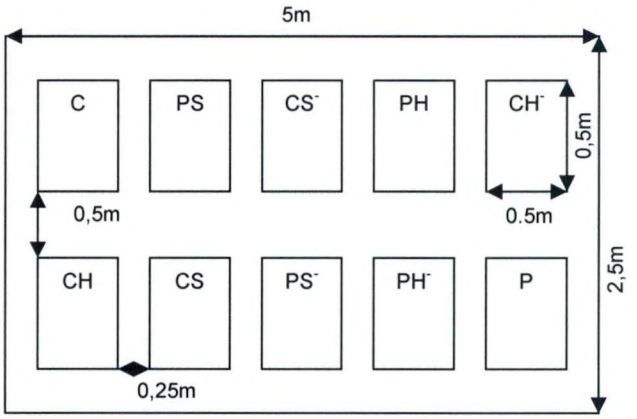
9.6.3.1 Study area

The experiment ran from August 2001 until July 2002 in a dune slack in the southern part of the Westhoek (340 ha), a nature reserve along the Belgian coast (51°04'50" N - 2°34'19" E). Since 1997 this area (61 ha) is grazed year round by on average four Scottish Highland cattle and 19 Shetland ponies. The experiment itself was carried out in a perennial-grass-dominated site. From the start of the experiment onwards part of this site was exclosed (10 x 50m) from large herbivore grazing. Before the start of the experiment it was assured that no dung of large herbivores was present.

9.6.3.2 Experimental design and treatments

The experiment had a randomised complete block design (sensu Neter *et al.* 1996) with three fixed factors: disturbance ('vegetated' versus 'sod-cut') and dung deposition ('no dung' versus 'dung added'). Since granivory and herbivory by small mammals (see e.g. Edwards & Crawley (1999a, b)) can be important limiting factors for seedling establishment, we controlled for small vertebrate mammal (i.e. rabbit and mice) interaction within the experimental design by placement of cages. The third factor is therefore called cage ('protected' against small mammal granivory/herbivory versus 'not protected') (Fig. 9.16).
Twelve blocks, were laid out along a possible ground water gradient. (Mean maximum ground water levels ranged from 120-100 cm in the east to 80-60 cm below surface in the west of the site). Disturbance is either intact vegetation cover (C) or sod-cut (P). Sod-cutting implied the removal of vegetation and the upper 5 cm of soil before the start of the experiment. To prevent the plots to be contaminated by clonal growth from the surrounding vegetation sod-cutting was carried out over 0.7x0.7m. Dung deposition consisted of the input of 2.5 L of fresh dung of Shetland pony (S) or Scottish Highland cattle (H) making it also possible to discriminate for 'kind of dung'. To avoid a possible confusing impact of seedling regeneration from the nearby, actual seed rain we prevented seed input by monthly clipping of all vegetation within the blocks at less than 10 cm vegetation height from May to October and by mowing twice between blocks during summer 2001 and 2002.

Figure 9.16 - Example of a block unit from the experimental randomised block design with indication of sizes and the randomly allocated treatments to each of the 10 plots. Plots either had a closed vegetation (C) or were sod-cut (P). Dung deposition consisted from the input of 2.5 L of fresh Shetland pony (S) or Highland cattle (H) dung or no dung input as control. To control for possible effects of small vertebrate granivory or herbivory half of the dung plots were randomly caged 0.5x0.5x0.25m wire mesh 0.01m (CH- PH- CS- or PS-). In total 12 such blocks were constructed.



Freshly deposited dung from the free ranging Shetland ponies and Scottish Highland cattle (randomly chosen individual animals) was collected on several days in August 2001. At that time dung counts the highest seed densities and a broad spectrum of plant species which was favourable for this experiment (Claerbout 2001; Cosyns *et al.* Chapter 9.2). The

collected dung was aggregated and homogenised per herbivore species. Four 2.5L subsample were than spread out in the experimental 'dung' plots of one single block. One 2.5L subsample of the same homogenised dung sample was taken to the greenhouse (see below).

9.6.3.3 Vegetation survey

Vegetation surveys were made of 60 plots before treatment in July 2001 and of all 120 plots, one year after treatment. The percentage cover of the total vegetation, the grass, the moss, the litter layer, bare soil and of all plant species was estimated, using a decimal scale (Londo 1976).
Before treatments were applied, the vegetation of the experimental site was dominated by perennial grasses. *Holcus lanatus* was the most abundant species. *Calamagrostis epigejos*, *Poa pratensis* and *Poa trivialis* were also abundant or at least frequent. *Senecio jacobaea*, *Galium mollugo* and to some lesser extent *Cerastium fontanum* made up the majority of the herb cover (each species > 1%). The cover of the moss layer was low (on average 6.4%) and bare ground took an average of 12 % of the plot surface. In total 34 vascular plant species were recorded but only six species were recorded from more than 50% of the plots. The mean number of vascular plants per plot was 9.2 (Table 9.20).

Table 9.20 - Mean cover percentage (± standard deviation) and relative frequency (Freq %) of the plant species present in the vegetation plots and mean species richness per plot before treatment (July 2001 N_{max}= 60). Only species present in at least 10% of the plots are shown.

Plant species	Cover (%)		
	Avg.	± Stdev	Freq%
Holcus lanatus	63.2	5.49	100
Calamagrostis epigejos	6	1.40	96.7
Senecio jacobaea	3.7	0.67	96.7
Cerastium fontanum	1.7	0.40	73.3
Poa trivialis	3.4	2.21	58.3
Galium mollugo	2.8	0.77	56.7
Juncus bufonius	1.4	0.77	48.3
Poa pratensis	10.3	3.71	48.3
Veronica arvensis	0.5	0.22	43.3
Rubus spp.	0.4	0.07	31.7
Cardamine hirsuta	1.4	1.29	30
Sagina procumbens	0.5	0.29	25
Arenaria serpyllifolia	0.3	0.11	23.3
Poa annua	1.5	1.22	20
Carex arenaria	1	0.78	18.3
Prunella vulgaris	0.3	0.18	13.3
Trifolium repens	0.3	0.35	11.7
Centaurium erythraea	0.1	0.10	10
Cirsium arvense	0.4	0.41	10
Ranunculus repens	0.3	0.26	10
Total	87.7	1.45	
Herblayer	87.1	1.36	
Mosslayer	6.4	1.20	
Bare soil	12.0	1.61	
species richness (vascular plants)	9.2	0.55	

9.6.3.4 Seedlings and recruits in the field

Seedlings were counted in October 2001, when their density on dung was at its maximum. In March 2002 most dung was decomposed and seedlings could not be distinguished anymore from juvenile plants. Therefore, individuals of a selection of 12 plant species were counted in the experimental plots (March and July 2002). The species were selected according to the following criteria: they germinated in > 75 % of the samples and generally in considerable amounts from dung samples kept under greenhouse conditions and in the field they were recognisable and countable as individual plants. The following species or species aggregates were counted: *Arenaria serpyllifolia, Centaurium erythraea, Cerastium fontanum, Epilobium spp., Galium spp., Juncus articulatus, Juncus bufonius, Poa annua, Sagina apetala+ S. procumbens, Trifolium repens, Urtica dioica* and *Veronica arvensis + V. chamaedrys*.

9.6.3.5 Potential species from the soil seed bank and dung seed content under greenhouse conditions

The initial persistent seed bank composition was estimated from soil samples taken in July 2001. A soil core (8 cm deep, 5.8 cm in diameter) was taken at two diagonally opposing corners of each plot. The upper 0.5 cm of each soil core was removed to ensure measurement of the persistent seed bank. Soil cores of each plot were aggregated, based on the treatment 'disturbance', forming two mixed samples of 2 L per block. The soil samples were sieved (4 mm) to remove living plant material and stones and stored at 4°C for three weeks.
Dung and soil samples were than treated as described in chapter 9.1. The following species and numbers were recorded from the ten control trays with only the sand/commercial potting ground substrate: *Epilobium* sp. (1), *E. hirsutum* (1) and *Juncus bufonius* (12). Because of the negligible numbers compared to those found in soil and dung samples we did not take them into consideration and assumed no contamination to appear. Seedlings in the greenhouse were identified, counted and removed at regular intervals during one year.
The results of this analysis were used to determine the potentiality of the dung and soil seed content to act as a seed source. Calculation of the relative germination success of seedlings on dung was also based on the greenhouse germination experimental results. Therefore, we treated these 'results' here.
A total of 6776 seedlings of 51 plant species was found in the soil samples. *Urtica dioica* and *Centaurium erythraea* made up the largest part of the total number of seedlings i.e. 45.2% and 20.3% respectively. Eight other species together added another 28% each making up between 1.4 and 6.5%. Among the frequently emerging plant species several annuals were present (*Juncus bufonius*, *Poa annua*, *Veronica arvensis*, *Stellaria media*, *Cardamine hirsuta* and *Centaurium erythraea*), but in all, perennial species made up the largest group (Table 9.21).
A total of 18974 seedlings of 50 plant species emerged from cattle dung, while 10808 seedlings of 49 plant species germinated from horse dung. Eight plant species emerged from every dung sample (Table 9.21). The most abundant species was by far *Juncus bufonius* that made up 78.2% and 69.5% of all seedlings emerging from cattle and horse dung respectively. A relatively small number of other species each made up more than 1% of all seedlings: *Sagina* spp., *Poa annua*, *Juncus articulatus*, *Trifolium repens*, *Cerastium fontanum* and *Urtica dioica*. Mean species richness and germinating seed density both were significantly higher in cattle dung than in horse dung (T-test, $t_{spprich} = -3.135$, df=22, P= 0.005; $t_{density} = -3.586$, df=22, P= 0.002 ; Table 9.21).
Almost all plant species (31) that were present in the vegetation at the experimental site were also recorded from the dung samples. However, 30 plant species were only recorded from the dung samples. Compared to the soil seed bank, 38 species were in common, 23 species emerged only from dung samples and 13 plant species only germinated from the soil seed bank.

9.6.3.6 Statistical analysis

Differences in seedling densities on dung (October 2001) were analysed using a mixed model ANOVA with fixed factors PLANT GROUP (herbs or graminoids), DUNG (horse or cattle), CAGE (with or without exclusion of small vertebrate herbivores) and DISTURBANCE (vegetated or sod-cut) and as a random factor BLOCK. A similar mixed model ANOVA was used to analyse possible differences in the plant establishment and cover degree data that were recorded in July 2002. PLANT GROUP was then omitted from the model because the analysis was carried out for each of the selected plant species separately. Plant cover degree (%), the number of established plants to the total number of plants ratio, and the seedling density to dung germinable seed content ratio were Arcsin(Sqrt) transformed to approach normality and homogeneity of variance.
All statistical analyses were carried out in SPSS 11.1 for Windows (SPSS 2001).

Table 9.21 - Mean germinable seed density (Avg. $2.5L^{-1}$) and frequency of emergence (Freq. %) of plant species in soil (0.5-8 cm depth n = 24) horse and cattle dung samples (august 2001 n = 12 each) in the greenhouse. Only species present in at least 25 % of soil or all dung samples are shown.

Seed content of	Soil		Horse dung		Cattle dung	
Plant species	Avg # $2.5L^{-1}$	Freq %	Avg	Freq	Avg	Freq
Juncus bufonius	2.4	88	625.9	100	1237.2	100
Poa annua	7.5	71	84.4	100	25.7	100
Juncus articulatus	1.4	63	24.7	100	28.6	100
Cerastium fontanum	1.7	46	12	100	44.3	100
Epilobium spp.	0.3	42	12.1	100	30.2	100
Holcus lanatus	4.8	38	8.5	100	41.9	100
Sagina procumbens+apetala	0.9	21	46.6	100	12.0	100
Poa trivialis	0.05	4	8.7	100	36.8	100
Veronica chamaedrys+arvensis	2.19	92	3.8	92	17.1	100
Arenaria serpyllifolia	8.5	71	2.8	100	3.8	92
Urtica dioica	152.1	100	28.5	100	1.6	83
Agrostis stolonifera	0.05	4	4.3	83	23.3	100
Trifolium repens			5.6	83	24.3	100
Poa pratensis	0.3	25	5.4	83	5	92
Potentilla reptans	0.2	21	1.3	67	6.3	100
Plantago major		0	3.6	83	2.3	83
Stellaria media	11.4	92	0.7	42	4	92
Calamagrostis epigejos	1.9	42	2.7	50	1.9	67
Senecio jacobaea	0.7	38	0.7	42	1.1	75
Galium uliginosum			1.5	42	0.8	58
Ranunculus repens			0.5	33	0.8	67
Rumex conglomeratus			0.3	8	3.0	92
Agrostis capillaris			0.8	42	1.2	50
Galium aparine	0.04	4	0.6	33	2.8	58
Veronica serpyllifolia	0.04	4	0.7	50	1.5	33
Scirpus setaceus	0.04	4	0.8	42	0.6	33
Centaurium erythraea	68.3	96	0.4	42		
Cardamine hirsuta	7.2	92	0.3	25	0.2	17
Carex arenaria	1.0	50	1.0	17	0.3	25
Juncus effusus	1.1	58				
Geranium molle	0.8	42	0.1	8		
Claytonia perfoliata	13.5	38			0.6	33
Carex flacca	0.5	33				
Senecio sylvatica	0.5	33			0.1	8
Mean seed density (± stdev)	282 (±167.7)		900 (±389.2)		1581 (±529.7)	
Mean species number (± stdev)	16 (±2.8)		24 (±3.2)		28 (±3.4)	
Species richness (all)	51		49		50	
Number of samples	24		12		12	

9.6.4 Results

9.6.4.1 Effect of treatments on seedling emergence on dung

Seedling emergence was measured three months after the experiment started. Compared to the initial dung germinable seed content, which was determined in the greenhouse and which can be considered as an estimate of the potential dung seed bank, germination success of herbs was significantly higher than that of graminoids and germination success of plants did not depend on the kind of dung (Table 9.22). Significantly more seedlings emerged on dung that was

deposited on vegetated compared to sod-cut plots. From plots protected against small mammal granivory/herbivory significantly more seedlings emerged than from uncaged plots (Table 9.22 and Fig. 9.17).

Figure 9.17 - Mean percentages of the initial germinable seed content that gave rise to seedlings on cattle and horse dung in the experiment (October 2001). Relative germination success of herb seeds was significantly higher than graminoid seeds. Germination success of both plant classes was significantly better on dung which was deposited on vegetated plots compared to dung on bare soil. Protection from small mammal herbivory (cage) generally lead to significantly higher numbers of seedlings.

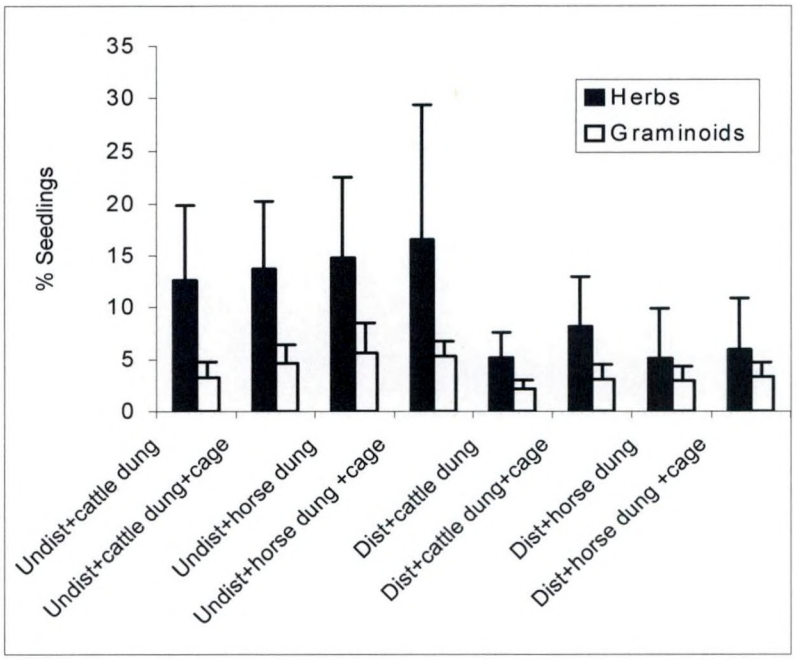


Table 9.22 - Results of the mixed model ANOVA-analysis (F: fixed, R: random factor). The mean number of emerging seedlings was significantly higher on dung which was deposited on vegetated plots (DISTURBANCE) and when it was protected from small mammal herbivory (CAGE). In relation to the greenhouse germination numbers (modelling the *potential* dung seed bank) herb seedling numbers on dung in the field were significantly higher than that of graminoids (PLANT GROUP). There was no differences between cattle or horse dung type of dung (DUNG).

Factor	df	F	Sig.
Cage (F)	1	5.8	0.017
Disturbance (F)	1	82.4	<0.001
Dung (F)	1	0.7	0413
Plant group (F)	1	134.6	<0.001
Block (R)	11	3.8	<0.001
Error	169		

9.6.4.2 Effect of treatments on establishment of a selection of plant species

Each of the twelve examined plant species responded differently to the applied treatments. After one year all plant species established better in the sod-cut plots, except *Trifolium repens,* which did not differentiate in establishment for the treatment 'disturbance' (Table 9.23). Dung deposition led to a significant increase of the number of establishing individuals, e.g. *Cerastium fontanum*, *Trifolium repens*, *V. arvensis+chamaedrys* and *Juncus bufonius.* Yet, the latter species only showed a significant increase of individuals in the sod-cut plots with dung deposition compared to the control sod-cut plots and not in the vegetated plots (significant disturbance*dung interaction, Table 9.23). Establishment for the remaining species was not significantly influenced by dung deposition (Table 9.23). Granivory/herbivory protection increased the number of individuals of *Urtica dioica* significantly but surprisingly decreased numbers of *Cerastium fontanum*, *Juncus bufonius* and *Sagina procumbens*.

9.6.4.3 Effect of treatments on plant cover and vegetation composition

Disturbance.
After one year total vegetation cover was significantly lower and the amount of bare ground was significantly higher in sod-cut plots compared to the non-disturbed plots. This was due to the lower cover of grasses and herbs whereas cover of mosses was higher in the sod-cut plots. Mean species richness, with and without mosses was significantly higher (+ 4 spp) in the sod-cut plots than in the undisturbed plots. Cover degree of the most abundant species decreased significantly in the sod-cut plots e.g. *Calamagrostis epigejos* and *Holcus lanatus*. On the other hand, *Cerastium fontanum*, *Sagina* spp., *Juncus bufonius* and *Epilobium* spp had a significantly higher cover degree and frequency in sod-cut plots than in undisturbed plots (Table 9.20). *Poa annua* and *Centaurium erythraea* both showed a significantly higher cover degree in sod-cut plots and occurred also significantly more frequent in disturbed plots than in undisturbed plots ($n = 60$, $X_{Poa.}$= 15.2, df=1, $P<0.001$; $X_{Cent.} = 16.7$, df=1, $P<0.001$).

Dung deposition.
Dung deposition led to a higher mean species richness (+2-3spp) in plots irrespective the other treatments applied. Dung deposition did not affect total vegetation cover nor did it affect the cover of the grass or moss layer. Some plant species, including *Ranunculus repens*, *Rubus* spp., *Trifolium repens*, *Cerastium fontanum*, *Juncus bufonius* and *Veronica arvensis* + *V. chamaedrys*, showed a significantly higher cover degree in plots with dung deposition. For the last four taxa this appears to be attributable to regeneration from dung seed content. *Juncus bufonius* and *Urtica dioica* showed a pronounced cover increase in sod-cut plots with dung deposition whereas cover in undisturbed plots was hardly affected (significant dung x disturbance interaction. Cover degree of *Senecio jacobaea* showed a contrasting response to dung deposition: it was significantly higher in the sod-cut plots as compared to undisturbed plots and decreased in the undisturbed plots compared to the control plots (significant dung*disturbance and dung effect. *Rubus* spp. was recorded more frequently from plots in 2002 than in 2001 ($n=60$, $X_{Rubus.}$= 5.1, df=1, $P=0.023$) However, it was only recorded in very small amounts from soil and dung samples under greenhouse conditions and no extensive *Rubus* vegetation is present in the neighbouring vegetation, that could have served as a potential external seed source.

Granivory/herbivory protection.
Caging of the plots lead to a higher total vegetation cover and higher cover degree of the grass layer compared to unprotected plots. This is mainly attributable to a higher cover degree of *Holcus lanatus*. A similar trend was observed for *Calamagrostis epigejos* cover although the differences were not significant. On the other hand a significantly lower cover degree was recorded under protection for *Senecio jacobaea, Juncus bufonius*, *Sagina procumbens* and *Cerastium fontanum* For the latter three species this is concordant to the already mentioned lower numbers in established individuals.

9.6.5 Discussion

9.6.5.1 Seedling emergence on dung

In contrast to later observations on juvenile and adult plants, significantly more seedlings emerged on dung which was deposited in undisturbed grassland (Fig. 9.17). May be, this was due to a higher relative humidity in the grassland canopy compared to an unvegetated situation. Alternatively more proneness to herbivory in sod-cut plots appeared not to have been the case, since the number of seedlings that survived under cages in sod-cut plots was not significantly higher than in the intact grassland plots. From this part of the experiment it appears that dung of large herbivores could be a seed source and could represent a safe site for germination. However its role as safe site in itself seems limited in time and appears not very efficient for successful establishment.

9.6.5.2 Establishment from dung seed content

Dung deposition clearly resulted in an increased number of species per plot, more individuals and a higher cover degree of several plant species as compared to plots without dung deposition. Effects of dung deposition were most pronounced in the sod-cut plots.
Dung deposition may have contributed to this result in three possible ways, which can mutually interact.
Firstly, dung as a seed source could lead to the establishment of new plant species and new cohorts of individuals of species already present in the vegetation. Unfortunately, it was not always possible to attribute the establishment of new species or individuals to a specific seed source. More individuals of *Cerastium fontanum* and *Juncus bufonius*

established in plots with dung deposition (Table 9.23). Because of their low seed density in the soil seed bank and the contrasting (very) high density in dung samples, regeneration from the dung seed content is very plausible (Table 9.21). Germination from the dung seed content was also very likely in the case of *Ranunculus repens* and *Trifolium repens* since both species were not recorded from the soil seed bank (Table 9.21), but nonetheless established in significantly more plots with dung deposition than without.
Secondly, after one year, most pronounced plant establishment occurred in initially disturbed (i.e. sod-cut) grassland. This suggests that the presence of gaps remains an important seed establishment factor. Since the addition of a complete dung cover on the vegetated plots did not create noticeable gaps, we conclude that the gap-forming ability of large herbivore dung in the quantities applied in the experiment, is rather limited as compared to other biological events, such as disturbances through mole or ant activities or biotic disturbance as uprooting and rolling activities of ungulates or burrowing rabbits (Bakker & Olff 2003). For instance, *Juncus bufonius* that germinated far more frequently from dung than from the soil seed bank, established significantly better in sod-cut (frequent establishment) than in intact grassland plots with dung deposition (almost no establishment) (Table 9.23). Some other early successional species such as *Arenaria serpyllifolia* and *Poa annua* showed a comparable behaviour. Moreover, plant species which were important constituents of the soil seed bank e.g. *Centaurium erythraea* and *Urtica dioica* did not show frequent establishment in intact grassland plots with dung deposition compared to the control plots but, in contrast, established very well in sod-cut plots.
Thirdly, dung deposition may have influenced vegetation composition also indirectly through its fertilisation effect (Bonis *et al.* 1997; Dai 2000). Yet, in our study area Ampe *et al.* (2002) only found significantly more exchangeable K^+ and K^+-saturation in the upper 5 cm soil layer under medium aged and old horse and cattle dung. Nonetheless, within the experiment we can not exclude the possible relation between the observed higher cover of several plant species in 'dung treated plots' and some fertilisation effect.
Placement of cages resulted in a significant increase of seedlings on dung (Fig.9.17). This suggests the presence of a certain degree of small mammal herbivory on these seedlings at the experimental site. At the stage of plant maturity a cage effect was sometimes observed (Table 9.23). Inferior competitors such as *Cerastium fontanum*, *Juncus bufonius* and *Sagina procumbens* counted significantly less individuals and had a lower cover under cages. This striking result appeared indicative for other interacting mechanisms i.e. competition between some dominant grasses and the mentioned small herbs. The overall increase of *Calamagrostis epigejos* could result from reduced large herbivore grazing i.e. the insufficient simulation of grazing activity through clipping. The increase in cover of *Holcus lanatus* and *Calamagrostis epigejos* under the cages may well have resulted from small herbivore exclusion. As a consequence it is very probable that these two grass species negatively influenced the establishment of the inferior competitors.

9.6.5.3 Implications for vegetation dynamics

The establishment of plant species is of key importance in maintaining and restoring species richness in temperate, semi-natural grasslands. Several studies (Collins 1987; Burke & Grime 1996; Carson & Pickett 1999) already emphasized the role of disturbance in enhancing plant establishment. Our results are in concordance with these general findings. However, our results furthermore highlight on the interaction between disturbance and endozoochorous seed dispersal which clearly may affect species abundance and distribution patterns in grazed grassland. It appears that the grassland under study had a limited seed source, even for several generalist plant species, although they are present in small numbers in the soil seed bank and the above ground vegetation. The additional seed input through cattle or horse dung deposition led to higher establishment of e.g. *Trifolium repens* and *Cerastium fontanum*, both in sod-cut and intact grassland plots, stressing the role of dung deposition by large herbivores as a seed supplying mechanism (Bakker & Olff 2003). The pronounced establishment only in sod-cut plots of some plant species (e.g. *Juncus bufonius*) furthermore underpins the idea that dung pats of large herbivores are less powerful in creating regeneration sites than other biologically induced mechanisms which cause more profound soil disturbance in grassland communities. It also indicates that suitable regeneration sites for some plant species were limited in the closed canopy of this grassland.
Our findings have practical implications for the conservation and restoration of species richness in temperate, semi-natural grasslands. We already found indications that large herbivores are able to disperse seeds by the process of endozoochory (Cosyns *et al.* Chapter 9.2). The results of this study suggest that plant establishment from the dung germinable seed content could affect the actual species composition whereas the remaining viable seeds (estimated at c. 90 %) might serve to replenish the soil seed bank, yielding a potential for future regeneration (Willems & Huijsmans 1994; Malo *et al.* 1998; Pakeman *et al.* 1998; Dai 2000).
In this study only common grassland species were involved, but succession towards more species-rich dune grassland will need the input and germination of seeds of more critical (specialist) species of which at least some can be dispersed endozoochorously, e.g. *Galium verum* and *Helianthemum nummularium* (Dai 2000; Cosyns *et al.* Chapter 9.2). From a nature management point of view, this holds an argument to connect species-rich with species-poor sites by means of grazing ungulates, that can move freely from one site to the other. Several other techniques could be thought of, essentially all consisting of the collection of dung of free grazing large herbivores in species-rich areas and the input of the collected dung in species-poor areas (Traba *et al.* 2003).

Acknowledgements

We thank the Ministry of the Flemish Community, AMINAL, Department of Nature for permitting this research project in the 'Westhoek'. The Flemish Institute for the Sea (VLIZ) provided the greenhouse accommodation, technically supervised by Dr. andré Cattrijsse. Indispensable practical help came from Ward Vercruysse (Institute for Nature Conservation) and Frank Broucke (AWZ-WWK).

9.7 Synthesis and conclusions

Eric COSYNS

9.7.1 Introduction

In this thesis several aspects of the first phases of endozoochorous seed dispersal were examined. In this concluding chapter a synthesis is given of the information that might contribute to our knowledge of the significance of endozoochory as a seed dispersal mode i.e. aspects of its cost for the disperser and its effectiveness for the reproduction of plant species. Furthermore, the importance of endozoochory in relation to nature management and restoration is discussed. Possible avenues for future research are indicated.
Two major components are inherent to the (cost-)effectiveness of a seed dispersal agent, the quantity and quality of seed dispersal. The quantity is the number of seeds dispersed and its quality is the probability that a dispersed seed will produce a new reproducing adult (Schupp 1993). Some aspects involved in these two major components of disperser effectiveness were treated in this work (Table 9.24).

Table 9.24 - A hierarchical outline of the major components which determine the effectiveness of endozoochorous seed dispersal by ungulates (after Schupp, 1993). Aspects treated in this work are indicated by the Chapter number (C.).

I. Quantity of seed dispersal
- A. Number of seeds transported
  1. abundance of the disperser
  2. diet (C.9.2, C.9.3, C.9.4)

II Quality of seed dispersal
- A. Quality of seed treatment
  1. destroy or pass seeds intact (C.9.5)
  2. alter percentage or rate of germination
- B. Quality of deposition
  1. movement patterns
     - a. habitat and patch selection (C.9.2)
     - b. rate and directionality of movement
  2. deposition patterns
     - a. rate and pattern of deposition (C.9.2)
     - b. seed (diet) mixing

9.7.2 The dung germinable seed content

9.7.2.1 Seed consumption in relation to diet selection

To make endozoochory happen, ungulates first need to consume seeds. This may occur as the result of selective feeding on fruits and inflorescences. It was shown in chapter 9.3 that the consumption of these plant parts contributed only to a minor extent to the diet composition of the free ranging horses and cattle. Yet, for some plant species this active seed acquisition through selective feeding may well be relevant as a first important step towards successful seed dispersal e.g. fleshy fruit bearing woody species (e.g. *Rosa* spp., *Crataegus* spp., *Ligustrum vulgare*, *Rubus* spp.). However, interpreting the large discrepancy between true germination from dung and observed inflorescence consumption, allows to assume passive seed consumption to be the rule. Most seeds are ingested as an incidental part of some other food the ungulates are eating (Janzen 1984). Horses and cattle are mainly graminoid-feeders although some differentiation in diet composition was observed between both animal species by Putman *et al.* (1987), Gordon (1989), Vulink (2001), Menard *et al.* (2002) and in chapter 9.3 of this study. When compared to the overall number of plant species, graminoids were well represented in the dung germinable seed content. Some dicotyledonous species were also an important part of the dung germinable seed content e.g. *Urtica dioica* (chapter 9.2 and 9.4). Most of the plant species that showed high seed densities and appeared frequently in the dung samples were also regularly mentioned from other studies i.e. different species of *Caryophyllaceae*, *Poaceae* and *Juncaceae* (Appendix 9.7) This may be related to their commonness within several types of habitats across Europe, their regular consumption and their survival capacity after gut passage e.g. several graminoid species (chapter 9.5).

9.7.2.2 Plant species richness and seed densities

During the fruiting season, large ungulates are able to transport considerable amounts of germinable seeds of a wide variety of plant species (chapter 9.2, 9.3 and 9.4). At least 23 % of all plant species which were recorded from the study sites were dispersed endozoochorically, although only part of them in large amounts (chapter 9.2 and 9.4). From our own data on endozoochory by sheep, donkey and rabbits (Claerbout, 2001) we could add a further 4 %. When taking into account the information from other European studies, 50 % of the plant species (i.e. 271), which were recorded from the coastal dune area are potentially dispersed via internal transport by ungulates or rabbits (Appendix 9.24).
The potential importance of endozoochory is furthermore stressed quantitatively by taking into account the defecation frequencies and mean dung volumes of the herbivores. In this dissertation (chapter 9.2) and by Malo & Suárez (1995) it was shown that domestic livestock is capable, depending on site and animal related characteristics, to disperse large amounts of viable seeds during the fruiting season i.e. about 300.000 - 1.200.000 seeds per individual animal.

9.7.3 The qualitative aspect of endozoochory

9.7.3.1 Passage through the gastero-intestinal system

Passage through the gastero-intestinal system is a critical phase in the endozoochorous seed dispersal process. In chapter 9.5 it was shown that the germinability of gut-passed seeds was drastically reduced for a considerable number of plant species. A comparable reduction in germination success was also reported by Lennartz (1957), Özer (1979) and Gardener *et al.* (1993). However, Russi *et al.* (1992) and Ghassali *et al.* (1998) reported a higher germination success for some legume species which passed through sheep guts as compared to untreated seeds. However, for a considerable number of plant species internal seed transport represents a high cost i.e. loss of germinable seeds. This aspect represents an important difference with all other dispersal modes and a possible negative aspect as compared to the effectiveness of seed dispersal.
Our feeding experiments furthermore stressed the complex interaction between animal and seed characteristics and the considerable differences in germination success that exist between plant species. Because variation in germination success seems to be the rule, and the still large gap in our knowledge on relative germination success of most plant species justifies the execution of more feeding experiments. To advance our knowledge on the different parameters which may affect germination success of gut-passed seeds, further experimental research separating possible interacting animal characteristics is needed e.g. separation of chewing and digestion effect. the incorporation of more measurements of seed characteristics e.g. seed coat characteristics (thickness, hardness, physical structure, chemical composition) and the use of different sets of plant species each sharing similar seed characteristics may further help to unravel the determinants of the dung germinable seed content.

9.7.3.2 Directed seed dispersal and plant establishment

Directed dispersal is defined as non-random seed dispersal into particular habitats on the expectation of local success. There are two aspects to this definition; first, seeds must be deposited disproportionately in a subset of habitats and secondly, in order to have 'adaptive' directed dispersal these habitat types must be a favourable subset (Venable & Brown 1993; Wenney 2001). In chapter 9.2 it was argued that directed endozoochorous seed dispersal might well be possible as a consequence of selective habitat use both for grazing and dunging. If both do not differ, plant species growing in grassland generally have the best chance to be dispersed into the same habitat, which is expected to be more suitable for germination and recruitment of the grassland specific plant species then other habitats. Plant species related to one of the other habitats (e.g. scrub and forest) have a minor chance ever to be dispersed endozoochorically in an identical habitat. On the other hand, whenever grazed they have far higher chance to be dispersed to grass dominated habitats. It is plausible to suggest that the most preferred habitats receive the largest proportion of viable seeds from plants that grow in other habitats. It can be hypothesised that these habitats therefore are more 'vulnerable' for invasion of new species. Although seed arrival is no guarantee of recruitment, the non-random dispersal to other habitats might induce directional succession, if late successional species are dispersed into earlier successive phases. However, several of these plausible assumptions need further and ample investigation.
Of course within a potentially suitable habitat it is not a priori sure that deposited seeds will all meet the right germination conditions. In chapter 9.6 it was shown that some generalist species could establish from the germinable seed content of horse and cattle dung. Dung deposition furthermore contributed to the increase of plant diversity of the studied grassland. Taking into account the observed defecation pattern that showed the likely deposition of dung in the studied habitat (C-grassland, chapter 9.2) the importance of endozoochory as a possible (long-distance) seed dispersal mode for a selection of plant species is indirectly shown.

9.7.3.3 (Directed) long-distance seed dispersal

Because of the size and scattered distribution of the preferred habitats within the landscape we may assume that large herbivores regularly move throughout the whole landscape. The potentiality of long-distance seed transport which revealed from several observations of animal movements in relation to calculated passage rates was mentioned in chapter 9.2. Distances of several hundreds of metres were regularly bridged within the studied sites. The mean retention times measured during the feeding trials (chapter 9.5) furthermore underpin this potentiality.
However, until now, to our knowledge, there exists no study that empirically has determined dispersal distances between parental plants and deposited seeds in cool temperate landscapes (but see e.g. Fragoso (1997) and Wehncke *et al.* (2003) for tropical situations). The lack of such studies may be mainly due to the difficulties associated with these attempts i.e. the need for intensive observations on animal movement and behaviour and the high costs associated with attempts that will use highly sophisticated equipment (e.g. GPS-collar and equipment to record at least grazing and defecating activity).
The combination of long mean retention time (and hence the possible long-distance seed dispersal i.e. in fact seed dispersal within the whole home range or nature reserve area) and some directness in seed dispersal may be one of the important differences with other less directed seed dispersal modes i.e. resulting in different seed shadows. The ecological significance of such differences remains to be elucidated. Through such directed long-distance seed dispersal, plant species may move within and between habitats even in structurally highly heterogeneous semi-natural landscapes such as coastal dunes, semi-open forests (e.g. the New forest, Borkener Paradies, ...). An other aspect associated with the disproportional use of highly heterogeneous landscapes for grazing and defecating is the alteration of nutrient dynamics which in the end may affect vegetation dynamics. Bokdam (2003) noted the removal of nitrogen, phosphorus and potassium from grass patches preferred for grazing by free ranging cattle and of an expected input of these nutrients in forest that was used as shelter for resting. Nutrients play an important role in the resource-mediated successional grazing cycles: nutrient accumulation may induce gaps and favour the establishment of lawn grasses (note: which can be part of the dung germinable seed content - this thesis). Nutrient depletion may limit the longevity of lawn grasses by inducing wood encroachment.

9.7.4 Nature conservation implications

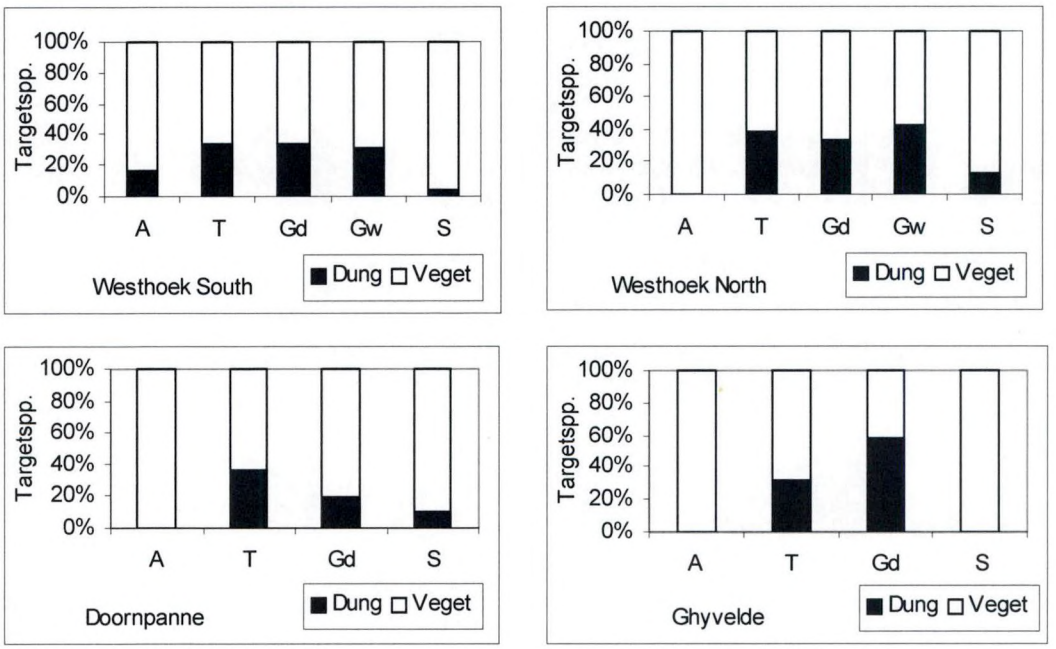
Since the legal protection of all remaining coastal dunes in Flanders (Decree of 14.07.1993[6]), nature management of this semi-natural landscape has gained momentum. Following the development of an ecosystem approach for the entire coastal dune area (Provoost & Hoffmann 1996) grazing of domestic livestock (horses, cattle, donkeys, sheep) has become a commonly used nature management tool (Cosyns et al. 2001). It was expected that these herbivores would positively affect the diversity of vegetation structure and plant and animal diversity through a variety of mechanisms: direct damage by biomass removal, and ability of plants to avoid or tolerate this; damage by trampling and excretion; nutrient pulses in excreta; creation of vegetation gaps; and alteration of competitive interactions (Bullock & Marriot 2000). But herbivores will also influence plant diversity through processes that affect colonisation rates (Olff & Ritchie 1998). Until now, less attention was given to the latter. However, the importance of seed availability was already stressed by Bonn & Poschlod (1998) and Poschlod *et al.* (1998) who stressed the role and value of domestic livestock and other dispersal vectors and processes in the historic semi natural landscape as a source of plant species richness in different habitats.
The results of this study furthermore emphasise the potential role of cattle and horses as highly relevant dispersal agents for a wide variety of plant species actually present in the coastal dunes, inclusive germinable seeds of plant species that are of conservation interest (Appendix 9.1 and 9.4). However, in relation to their low abundance in vegetation, the amount of germinable seeds of these species, recorded from dung was low (Fig. 9.5). Out of the 107 Flemish Red List species, that were found in all four study sites, only 11 plant species occurred from dung samples. A higher proportion i.e. 36 out of the 143 target species (Red List and characteristic species, Chapter 9.2) which were recorded from all four study sites, were recorded from horse or cattle dung. The proportion species of which seedlings emerged from dung samples varied between habitat types. The proportion was lowest for the target species of white dunes (A) and scrub (S). From a much higher percentage of dry and wet dune grassland (Gd, Gw) and grey dunes (T) target species, seedlings emerged from horse and cattle dung, suggesting their greater ability to get endozoochorically dispersed (Fig. 9.18).
Although only few seedlings of target species were recorded from horse and cattle dung, the total amount of germinable seeds which got endozoochorically dispersed in the area, during summer, may be considerably high due to the number of grazers and their defecation frequency (Table 9.7). It is also very plausible to assume that the amount of germinable seeds in dung was underestimated (see discussion Chapter 9.2). On the other hand the establishment rate under natural conditions may be fairly low. The proportion of established plants in the field experiment at Westhoek South (Chapter 9.6) ranged between 8% (*Cerastium fontanum*) and 0.003% (*Urtica dioica*). But part of the remaining seeds may have become part of the soil seed bank, waiting for suitable germination conditions.

---

[6] Vlaamse Regering (1993) Decreet houdende maatregelen n van 14.07.1993. Belgisch Staatsblad, 30.08.1993. tot bescherming van de kustduinen van 14.07.1993. Belgisch Staatsblad, 30.08.1993.

Seed dispersal is necessary, both for the preservation of existing habitats and the development of new ones. The combination of on average long mean retention time (Table 9.18) and of selective habitat use for grazing and defecating (Fig. 9.7, Table 9.7) may result in perhaps the most characteristic pattern of endozoochorous seed dispersal, as compared to other seed dispersal modes such as anemochory or hydrochory, i.e. the disproportional dispersal of seeds throughout the grazed area, with concentrations towards habitats which the herbivores most use for grazing and defecating (Fig. 9.6).

Figure 9.18 - The proportional (%) amount of target species of five different coastal dune habitats of which germinable seeds were recorded from horse and cattle dung samples at the four mentioned study sites (A: white dunes, T: grey dunes, Gd, Gw: dune grassland on dry respectively wet soils and S: scrub - see also Chapter 1, Table 9.2).



The preservation or restoration of semi natural habitats is of key interest for nature conservationists and nature managers. Both, suitable environmental conditions and the availability of germinable seeds, are of major importance for successful nature management (Bakker & Berendse 1999). Within the strongly fragmented semi-natural landscapes of Western-Europe it is important to realise the potential role of grazing ungulates as dynamic ecological corridors at different spatial scales. Knowledge of the potential seed dispersal capacities of e.g. target species is one important aspect that should be considered when setting realistic targets for nature management. It will also add evidence to nature management policy when deciding on the appropriate spatial arrangement of nature reserves and their management when aiming for a large scaled ecological network, that will maintain and restore biodiversity.

To illustrate the potential importance of having insight in aspects of the seed dispersal cycle we will rely on an example from the Westhoek. It was aimed by the nature managers to use domestic livestock to control for among others the dominance of coarse graminoids such as *Calamagrostis epigejos* which dominated species poor vegetations that established after scrub degradation (C1-habitat). Four year of grazing did rapidly decline the dominance of *C. epigejos* and a less species poor grassland developed (Vervaet 2002, Table 9.20). From hydrological data and soil conditions it can be expected that, under the current grazing regime, C1 habitat would most probably result in Gd habitat (Provoost *et al.* 2002). However, the establishment of target species of dune grassland on dry soils (Gd) may take a long time, even under assumed, suitable abiotic conditions. Six Gd-target species were found in permanent plots in C1 habitat in 1998 and seven in 2001, after four years of horse and cattle grazing. A low number of seedlings of four Gd-target species, that were already established in the 2001-vegetation plots, were recorded nearby from the 2001-soil seed bank (Table 9.21). Thus, the number of target species is still far away from the expected number of 30 species, that possibly ever could establish in the C1 area, from the local species pool (Fig. 9.5, Westhoek S.). The still lacking target species can possibly been dispersed from the surrounding area (Westhoek South) or from elsewhere e.g. through connection of Westhoek South and Westhoek North by grazing horses and cattle (Table 9.25).

We will now evaluate the potential contribution of endozoochory to further vegetation succession in C1-habitat for both cases. Considering the number of grazing animals, their defecation frequency and habitat use (chapter 9.2) and the amount of germinable seeds of target species found in dung, an estimate can be given of the amount of seed of target species which possibly could become deposited in the C1-habitat (Table 9.25). Within Westhoek south endozoochory could contribute to potential seed dispersal of 9 out of the 30 target species (Table 9.25). Interspecific differences in dung germinable seed densities will influence the time needed for establishment, and its impact increases with a decreasing proportion of successful establishment.

In case of one large grazed nature reserve, 2 more endozoochorically dispersed plant species may become deposited in the C1 habitat (*Helianthemum nummularium* and *Ononis repens*, Table 9.25).Whether the remaining target species will ever arrive within the target area and by which means remains highly speculative. Wind, could be very well a plausible dispersal agent for e.g. *Hypochaeris radicata*, *Erigeron acer* or *Orobanche* spp. but it may not been overestimated as a potential long-distance seed dispersal modus which can bridge gaps between source and target areas (Soons 2003).

An important part of the dung germinable seed content exist from only a few species which on general are of low conservation interest (Fig. 9.4. Moreover, these species such as *Urtica dioica*, *Agrostis capillaris* or *Poa trivialis* may determine vegetation succession and hamper other species to get established in the vegetation. But the results of the field experiment, obtained after one year (Table 9.23) did not held strong evidence for such scenario after dung deposition.

However grazing animals can play an important role in seed dispersal of a large variety of plant species (Appendix 9.7) for several other plant species they may not. Therefore, one should not only consider zoochory as the only one dispersal mechanism when trying to enhance the connectivity between sites for a spectrum of target species. Enhancing the impact of other seed dispersal processes e.g. flooding, or using alternative techniques e.g. transport of hay from one site to another and spreading it, or input of ungulate dung on a regular basis (see Traba, 2003). Many aspects on seed availability such as dispersal modes, dispersal distances and longevity of seeds, still need further research. Reliable knowledge of dispersal mechanisms and their impact will contribute to evidence based nature management which will be characterised among others by realistic formulated targets for vegetation development and by designing the appropriate set of measures to enhance seed dispersal of target species.

Table 9.25 - Hypothetical estimate of the time needed before successful establishment of endozoochorically dispersed target species of dry calcareous dune grassland, will occur in a species poor C1-habitat at Westhoek South (WHS). The estimate is based on seed numbers deposited by both grazer species in the C1-habitat (Fig. 9.6) and the number of individuals that will establish under three possible establishment rates (derived from chapter 9.6). Besides the 9 species recorded from summer 2000 dung samples (Chapter 9.2), several other plant species potentially could rely on endozoochory (Endo) (Appendix 9.7).

Plant species	Actual presence			Endozoochory				Seed deposition			Proportion established		Time expect Establ.
	WHS	WHN	WHS	WHN	Endo	C1-habitat		10%	1%	0,1%	10%	1%	0,1%
	Veg	Veg	Dung	Dung		Horse	Cattle	Both			Years		
Aira praecox	*	*	*	*	*	255	36	29,09	2,91	0,29	1	1	3
Anthyllis vulneraria		*			*								
Arabis hirsuta	*	*											
Asperula cynanchica		*											
Avenula pubescens	*	*			*								
Briza media	*	*			*								
Bromus thominei	*	*			?								
Calamagrostis epigejos	*	*	*	*	*	38	18	5,63	0,56	0,06	1	2	18
Carex arenaria	*	*	*	*	*	159	285	44,37	4,44	0,44	1	1	2
Carlina vulgaris	*	*											
Cerastium arvense	*	*											
Cerastium semidecandrum	*	*			*								
Cirsium acaule		*											
Corynephorus canescens	*	*											
Erigeron acer	*	*											
Euphrasia stricta	*	*			?								
Festuca ovina		*			*								
Galium mollugo	*	*	*	*	*	108	31	13,93	1,39	0,14	1	1	7
Galium verum	*	*	*	*	*	13	13	2,57	0,26	0,03	1	4	39
Helianthemum nummulariun		*		*	*	0	0	0,00	0,00	0,00			
Hypochoeris radicata	*	*			*								
Koeleria albescens	*	*			*								
Lotus corniculatus	*	*	*	*	*	0	10	1,03	0,10	0,01	1	10	97
Luzula campestris	*	*	*	*	*	32	5	3,70	0,37	0,04	1	3	27
Myosotis ramosissima	*	*			*								
Ononis repens		*		*	*								
Orobanche caryophyllacea		*											
Phleum arenarium	*	*			*								
Polygala vulgaris	*	*											
Potentilla neumanniana		*			*								
Primula veris	*	*											
Ranunculus bulbosus	*		*		*	0	3	0,26	0,03	0,00	4	39	387
Rosa pimpinellifolia	*	*			?								
Rubus caesius	*	*	*	*	*	89	44	13,31	1,33	0,13	1	1	8
Rumex acetosella	*	*			*								
Sherardia arvensis		*			*								
Silene nutans		*			*								
Thalictrum minus	*	*											
Thesium humifusum		*											
Thymus pulegioides	*	*			*								
Vicia lathyroides	*				?								
Total # of plant species	30	39	9	10	29								

Table 9.26 - Mean absolute number of individuals of a selection of 12 plant species that were established after one year (July 2002) in sod-cut and intact vegetation plots. with our without cattle or horse dung addition.

Some of the plots were protected with a cage against small mammal herbivory. The significance of the differences between the means of each factor is shown at the right; $P \leq 0.001$ (***). $0.001 < P \leq 0.01$ (**). $0.01 < P \leq 0.05$. $P > 0.05$ (ns) (Dist. = disturbance i.e. sod-cut or not. Dung = with or without dung deposition. Cage: with or without cage).

	Mean number of individuals										Anova (*P*)				
	Intact vegetation					Sod cut									
		Cattle		Horse			Cattle dung		Horse dung						
Plant species			Cage		Cage			Cage		Cage	Dist.	Dung	Cage	Block	Dist.* Dung
Arenaria serpyllifolia	0.58	0.25	0.00	0.25	0.00	2.17	4.25	1.75	5.50	2.92	***	ns	ns	***	ns
Centaurium erythraea	0.58	0.08	0.33	0.42	0.33	5.42	7.67	8.75	5.67	3.50	***	ns	ns	***	ns
Cerastium fontanum	1.58	3.75	1.92	2.58	2.42	3.42	7.50	6.75	7.08	4.42	***	***	*	ns	ns
Epilobium spp.	0.08	0.25	1.08	0.75	0.33	1.25	1.75	2.50	1.83	1.67	***	ns	ns	ns	ns
Galium spp.	0.00	0.50	0.17	0.75	2.25	0.00	0.67	2.25	1.50	3.17					
Juncus articulatus	0.08	0.08	0.08	0.00	0.08	0.17	0.08	0.08	0.25	0.08					
Juncus bufonius	0.25	0.92	0.17	0.33	0	1.42	12.75	7.17	8.42	6.67	***	***	**	**	***
Poa annua	/	/	/	/	/	1.83	1.67	1.42	2.17	3.67					
Sagina procumbens+apetala	1.83	0.58	1.58	1.58	0.33	2.33	4.00	1.50	4.92	3.17	***	ns	*	*	ns
Trifolium repens	0.17	0.92	0.83	1.00	0.17	0.42	0.67	1.17	0.42	1.00	ns	**	ns	ns	ns
Urtica dioica	0.00	0.00	0.25	0.08	0.58	3.75	9.17	18.83	6.92	14.17	***	ns	**	***	ns
Veronica chamaedrys+arvensis	0.33	1.33	1.00	1.00	0.58	0.67	1.17	2.50	2.50	1.17	*	**	ns	***	ns
Number of plots	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12					

Table 9.27 - Mean percentage cover, mean species richness and frequency of occurrence (Freq %) of the plant species present in the non-disturbed, intact (N_{max}=60) and sod-cut vegetation plots (N_{max}=60).
Species were ranked according to their overall frequency in the plots. Only species present in at least 10% of the plots are shown. The significance of the differences between the means of each factor is shown at the right; $P \leq 0.001$ (***), $0.001 < P \leq 0.01$ (**), $0.01 < P \leq 0.05$, $P > 0.05$ (ns) (Dist. = disturbance i.e. sod-cut or not, Dung = with or without dung deposition, Cage: with or without cage).

	2002 Plant cover (%)					Freq%	2002 Plant cover (%)					Freq%	Anova (*P*)				
	Intact vegetation						Sod cut										
		Cattle dung		Horse dung				Cattle dung		Horse dung							
Plant species		Cage		Cage				Cage		Cage			Dist.	Dung	Cage	Block	Dist. *Dung
Holcus lanatus	58.3	59.6	69.6	58.3	72.5	100	32.7	35.9	44.6	35.7	50.5	100	***	ns	***	***	ns
Calamagrostis epigejos	26.8	22.3	28.3	28.5	26.3	95	16.5	14.8	19.8	15.2	16.1	100	***	ns	ns	***	ns
Senecio jacobaea	4.0	2.3	3.1	2.7	2.3	92	2.9	5.4	3.7	8.6	4.3	97	*	*	**	***	***
Cerastium fontanum	0.9	1.5	1.1	1.4	1.3	85	3.0	3.8	2.4	4.5	1.6	97	***	*	***	ns	ns
Poa trivialis	0.4	1.8	2.1	1.9	1.2	38	0.5	1.5	1.1	0.1	0.8	28	ns	ns	ns	ns	ns
Galium mollugo	0.0	0.3	0.2	0.3	0.6	23	0.0	0.3	0.8	0.5	1.0	37					
Juncus bufonius	0.2	0.6	0.2	0.3	0.0	15	3.1	9.3	7.8	9.3	4.4	90	***	***	*	**	*
Poa pratensis	19.3	13.6	5.8	9.6	7.3	43	0.4	0.6	1.5	1.0	0.6	30					
Veronica arvensis	0.2	0.3	0.1	0.3	0.3	25	0.2	0.3	0.4	0.6	0.3	30					
Rubus spp.	0.8	1.0	0.8	1.9	1.7	78	0.8	0.9	0.8	1.5	1.3	73	ns	***	ns	ns	ns
Cardamine hirsuta	0.1	0.2	0.1	0.4	0.0	12	0.8	0.5	0.3	0.3	0.2	13					
Sagina procumbens	0.9	0.3	0.5	1.7	0.2	23	1.6	1.1	0.7	1.8	1.3	60	***	ns	*	*	ns
Arenaria serpyllifolia	0.3	0.1	0.0	0.2	0.0	8	0.4	1.3	0.4	1.3	0.9	35					
Poa annua	0.3	0.0	0.0	1.4	0.6	12	2.2	2.0	1.0	2.5	3.1	52					
Carex arenaria	0.5	0.2	0.7	0.6	0.3	17	1.7	1.1	3.0	2.9	0.4	30					
Prunella vulgaris	0.3	5.4	0.4	0.9	1.3	28	0.8	0.6	0.1	0.2	0.0	12					
Trifolium repens	0.3	0.9	0.9	0.7	0.3	47	0.3	0.7	1.1	0.7	1.0	57	ns	***	ns	ns	ns
Centaurium erythraea	0.3	0.1	0.3	0.3	0.3	20	3.1	1.9	3.2	1.8	1.3	70	***	ns	ns	***	ns
Cirsium arvensis	0.5	0.3	0.5	0.2	0.4	20	0.4	0.4	0.5	0.4	0.4	20					
Ranunculus repens	1.5	1.2	1.7	0.8	0.5	53	0.3	2.1	1.9	0.9	1.1	52	ns	***	ns	*	ns
Veronica chamaedrys	0.2	0.5	0.3	0.4	0.1	27	0.1	0.4	0.8	0.1	0.3	32					
Urtica dioica	0.0	0.0	0.2	0.1	0.4	13	1.0	2.0	3.3	1.6	2.1	80	***	ns	**	**	*
Epilobium spp	0.1	0.2	0.7	0.7	0.4	37	0.8	1.2	1.3	1.2	1.3	75	***	ns	ns	ns	ns
Geranium molle	0.7	0.6	0.8	0.5	0.3	45	0.2	0.3	0.3	0.3	0.6	28					
Total	94.9	92.3	95.0	92.9	96.0		66.0	68.3	78.8	72.1	81.1		***	ns	***	***	ns
Herb layer	93.9	92.1	94.6	92.1	96.0		58.9	64.0	73.1	68.2	75.3		***	ns	***	***	ns
Moss layer	9.1	1.5	2.1	2.6	1.8		12.1	14.6	16.4	9.6	8.3		***	ns	ns	***	**
Bare soil	8.9	16.0	11.9	15.0	9.8		39.2	37.5	27.1	32.5	24.2		***	ns	***	***	ns
species richness (all)	10.5	12.3	11.7	12.6	12.0		13.9	16.9	17.6	16.5	16.2		***	***	ns	***	ns
species richness (vasc.)	8.8	11.2	10.6	11.0	10.5		12.2	15.2	16.0	14.8	14.8		***	***	ns	***	ns
Number of plots	12	12	12	12	12		12	12	12	12	12						

9.7.5 *Perspectives for further research*

Endozoochory by large ungulates is a common, but probably underestimated mode of seed dispersal in European semi-natural habitats. The potential for endozoochorous seed dispersal can not be derived adequately just from assumed morphological seed adaptation to specific dispersal mechanisms (chapter 9.4). It is even more likely that seeds can be dispersed by more than one dispersal mechanism ((Bruun & Fritzbøger 2002, Johansson et al.1996). Documentation on all kinds of seed dispersal modes is still needed and holds a basic step towards a further understanding of the possible consequences of seed dispersal limitations and to understand the relative importance of specific dispersal agencies (e.g. the presence or absence of certain animal species or specific processes such as flooding). However, the relative significance of each of these mechanisms i.e. the amount of seeds that are successfully dispersed by each of them, the frequency of occurrence and their effectiveness certainly needs further investigation.

9.8 Samenvatting

9.8.1 Achtergrond en doelstellingen

Begrazing met hoefdieren in casu paard en rund wordt steeds vaker toegepast als natuurbeheermiddel, zo ook in de Vlaamse en Noordfranse kustduin-natuurreservaten (Fig. 9.2 en Tabel 9.1). Van grote herbivoren kan worden verwacht dat ze naargelang de milieuomstandigheden en de samenstelling van de herbivorengemeenschap, de plantendiversiteit significant zullen beïnvloeden. Minstens drie belangrijke factoren spelen hierbij een rol: (1) de invloed die door begrazing op de biomassa en reproductie van de dominante plantensoorten wordt uitgeoefend, (2) de regeneratieplekken die door de activiteiten van de dieren kunnen gecreëerd worden en tenslotte (3) de verbreiding van diasporen van planten door het uitwendig (epi-) of inwendig (endo-) transport ervan door de herbivoren (zoöchorie).
In dit doctoraatsproefschrift worden verschillende deelprocessen onderzocht van de verbreidingscyclus van plantenzaden[7] en dan met name endozoöchoor verbreide zaden (zie Fig. 9.1)
Ondanks de vroege belangstelling voor endozoöchorie zijn uitgebreide studies over deze manier van zaadverbreiding in het ondertussen sterk versnipperde, Noordwest-Europese, halfnatuurlijke landschap eerder schaars (hoofdstuk 1). De resultaten van deze studies tonen nochtans aan dat veel méér plantensoorten, dan verwacht kan worden op basis van de morfologische aanpassing die hun zaden vertonen aan veronderstelde verbreidings-mechanismen, via inwendig transport door grote herbivoren kunnen verbreid worden. Om de ecologische betekenis van endozoöchorie te kunnen begrijpen is kennis nodig van de verschillende aspecten van de zaadverbreidingscyclus. Onderzoek hiernaar vereist een experimentele aanpak bvb. het bepalen van het relatieve kiemsucces van zaden na de doorgang door het spijsverteringskanaal of het onderzoek naar het kiem- en vestigingssucces van de in de mest aanwezige zaden onder veldomstandigheden en de mogelijke interactie tussen bodem- en mestzaadvoorraad. Onderzoek naar elk van deze aspecten is eerder schaars zeker voor wat betreft de Noordwest-Europese flora. In de weinige tot nu toe uitgevoerde zaadvoederexperimenten waarin Noordwest-Europese soorten zijn gebruikt werd vaak slechts één diersoort gebruikt (rund of schaap) wat vergelijking van interspecifieke diereffecten quasi onmogelijk maakt.
Het doel van dit doctoraatsonderzoek is om het mogelijk belang van endozoöchorie door vrij grazende hoefdieren in een halfnatuurlijke context te bestuderen. Daartoe is er nood aan onderzoek dat focusseert op de verschillende stappen en deelprocessen die inherent verbonden zijn met deze manier van zaadverbreiding (Fig. 9.1). Met dit proefschrift werd beoogd om:

- bij te dragen tot de kennis van, voornamelijk door vrijlevende paardachtigen en runderen, endozoöchoor verbreide plantensoorten;
- de kiemkrachtige zaadvoorraad in de mest van vrijlevende paardachtigen en runderen te vergelijken met hun dieetsamenstelling, ondermeer om het belang van passieve versus actieve zaadopname vast te stellen;
- te onderzoeken welke zaadkenmerken aan het zaad de meeste kansen biedt op succesvolle endozoöchore verbreiding;
- experimenteel het kiemsucces en de gemiddelde retentietijd van zaden van verschillende plantensoorten te bepalen na doorgang door het spijsverteringskanaal van verschillende diersoorten;
- het experimenteel onderzoeken van het kiem- en vestigingssucces van in de mest aanwezige kiemkrachtige zaden onder veldomstandigheden om een eerste inschatting te maken van het belang van endozoöchorie voor plantverbreiding in de reële wereld.

9.8.2 Kwantitatieve en kwalitatieve aspecten van de kiemkrachtige mestzaadvoorraad

Het onderzoek is uitgevoerd in enkele natuurreservaten in de Belgische en Noordfranse kustduinen (Fig. 9.1). De door paard en rund (Westhoek Noord en Zuid) of door paard alleen (Dune fossile de Ghyvelde en Doornpanne) jaarrond begraasde, omheinde reservaatgedeelten zijn 30-75 ha groot en zeer soortenrijk (c. 500 spp zijn in deze gebieden waargenomen, dit is bijna de helft van de Vlaamse flora). Deze omstandigheden boden daarom interessante perspectieven om te onderzoeken in welke mate zaden van de verschillende plantensoorten in dit gevarieerde halfnatuurlijke landschap door de vrij grazende hoefdieren endozoöchoor kunnen verbreid worden. In hoofdstuk 2 en hoofdstuk 4 zijn de voornaamste resultaten van dit beschrijvend onderzoeksluik weergegeven (Appendix 9.1 en 9.4). In hoofdstuk 9.7 is door compilatie van onze gegevens met vergelijkbare, voornamelijk Noordwest-Europese onderzoeksgegevens een voorlopig overzicht gegeven van plantensoorten die endozoöchoor verbreid kunnen worden door gedomesticeerde en wilde hoefdieren, konijn en haas. Deze hoofdstukken bevestigen dat endozoöchorie een mogelijk onderschatte verbreidingsmodus is, waarvan meer plantensoorten zouden kunnen gebruik maken dan te verwachten op basis van de uitwendige zaadkenmerken .

[7] Zaad wordt in deze samenvatting gebruikt om de generatieve verbreidingseenheid van de plant aan te duiden. De term wordt dus zowel gebruikt voor vruchten of schijnvruchten als voor zaden.

De kiemkrachtige mestzaadvoorraad bestaat over het algemeen uit zaden van een groot aantal soorten (Tabel 9.6 en 9.13). Van een beperkt aantal soorten komen de zaden zeer frequent en in hoge dichtheden voor. In vergelijking tot de dicotyle soorten komen er onder de 'graminoiden' (een verzamelterm voor Cyperaceae, Juncaceae en Poaceae) meer soorten voor die vaker en meer in de mest gevonden werden (Fig. 9.12 en 9.13). Dit zou verband kunnen houden met de graasvoorkeur van paardachtigen en runderen die in de zomer hoofdzakelijk 'graminoiden' consumeren (Tabel 9.9 en Appendix 9.2). In hoofdstuk 3 werd vastgesteld dat de dieetsamenstelling en de respectievelijke kiemkrachtige zaadvoorraad in de mest van paard en rund (Westhoek Noord) een zekere mate van overeenkomst vertonen, enerzijds kwalitatief (Sörensen index resp. 40% en 27%) anderzijds beide kwantitatief en kwalitatief (Spearman Rank coëfficiënt). De verschillen die tussen de dieetsamenstelling en de respectievelijke kiemkrachtige zaadvoorraad bestaan, zijn mogelijk te wijten aan een samenspel van verschillende factoren in het bijzonder de intrinsieke verschillen tussen plantensoorten om hun zaden endozoöchoor te laten verbreiden en onderzoektechnische aspecten bvb. de accuraatheid waarmee de dieetsamenstelling kan bepaald worden, de gehanteerde behandelingsmethoden van de mest en de toegepaste kiemingsomstandigheden die waarschijnlijk niet voor alle plantensoorten even ideaal zijn (zie hoofdstuk 9.3). Anderzijds maakt deze scheve verhouding tussen waargenomen dieet en waargenomen zaadkieming uit mest het meer dan waarschijnlijk dat veel zaden passief (ongewild) geconsumeerd worden als onderdeel van vegetatieve delen van de voedselplanten. Door voor elke plantensoort de verhouding te bepalen tussen het aandeel in de kiemkrachtige zaadvoorraad in de mest (op basis van het aantal kiemplanten) en in de dieetsamenstelling (op basis van het aantal happen) kon een lijst opgesteld worden van plantensoorten die meer dan waarschijnlijk via endozoöchorie succesvol kunnen verbreid worden. Binnen de onderzochte set van gegevens konden elf soorten alsdusdanig gecatalogeerd worden o.a. Zomprus (*Juncus articulatus*), Greppelrus (*Juncus bufonius*), Grote brandnetel (*Urtica dioica*) en Veldbeemdgras (*Poa pratensis*). Op basis van zijn 'Foliage is the Fruit' hypothese voorziet Janzen (1984) voor planten die endozoöchoor succesvol verbreid worden, tien mogelijke kenmerken, waarvan een aantal betrekking hebben op de voedingswaarde en eetbaarheid van de adulte, vruchtdragende planten en andere op de zaden. Voor de elf endozoöchoor goed verbreidende plantensoorten werd vastgesteld dat zij duidelijk langer kunnen (over-)leven in de bodemzaadvoorraad (hoge 'seed-longevity index') en gemiddeld genomen kleiner zijn dan de minder succesvolle endozoöchoren. Er werd geen verschil vastgesteld tussen beide groepen voor wat de voedingswaarde van de bladeren betreft (uitgedrukt in functie van de gehaltes (%) celwandbestanddelen (NDF,ADF, ADL) en Ruw eiwit gehalte). De andere zeven kenmerken konden niet getest worden.
In hoofdstuk 9.4 is onderzocht welke factoren de samenstelling van de kiemkrachtige zaadvoorraad in ponymest kunnen helpen verklaren. Naast een duidelijk positief verband met de abundantie van de betrokken plantensoorten in de vegetatie en in het dieet blijkt er tevens een verband met een aantal zaadkenmerken. De relatieve densiteit aan kiemkrachtige zaden in de mest (i.e. rekening houdend met de abundantie in de vegetatie) is negatief gecorreleerd met het zaadgewicht, -lengte en -breedte en positief met de 'longevity index' (mate waarin een plantensoort in staat is een persistente bodemzaadvoorraad op te bouwen). Er werd geen significant verband gevonden met de zaadvorm (uitgedrukt als variantie in zaadafmetingen) (Fig. 9.14a-e) . De aan- of afwezigheid van een soort in de mest wordt niet beïnvloed door de aanwezigheid van bepaalde morfologische aanpassingen van het zaad aan veronderstelde verbreidingsmechanismen. De zaden van plantensoorten met een hoge 'seed longevity' index hebben meer kans dan verwacht kan worden volgens het toeval, om in de mestzaadvoorraad aangetroffen te worden.

9.8.3 Gerichte zaadverbreiding over lange afstand?

In hoofdstuk 9.2 werd geargumenteerd dat via endozoöchorie door grote hoefdieren zaden gericht en over lange afstand kunnen verbreid worden. De gerichtheid houdt in dat de zaden niet willekeurig in een gebied verbreid worden. In de bestudeerde duingebieden blijkt meer mest (en dus endozoöchoor verbreide zaden), dan volgens het toeval kan verwacht worden, in ruigten en in grasland gedeponeerd te worden. Het omgekeerde is waar voor struweel, bos en mosduin waar precies veel minder gedefeceerd wordt (Tabel 9.7 en Fig. 9.5).
Uit het terreingebruik van de dieren gedurende de retentieperiode van de zaden kan afgeleid worden dat de dieren in staat zijn om zaden over het gehele natuurreservaat te verbreiden (verschillende honderden meters). Dit houdt in dat de hoefdieren als potentiële lange-afstands-verbreiders kunnen beschouwd worden. Verder empirisch onderzoek is vereist om deze potentialiteit te bevestigen en om een preciezer beeld te krijgen van de zaadschaduwen. Ook de mate van gerichtheid en de betekenis ervan verdient verder onderzocht te worden.

9.8.4 Een hoge kost om endozoöchoor verbreid te worden?

Wellicht één van de meest kritische fasen voor een endozoöchoor verbreidend zaad is de doorgang door het spijsverteringskanaal van de herbivoor. In hoofdstuk 9.5 is het kiemsucces voor de zaden van 19 plantensoorten na voedering aan en passage doorheen het maag-darmstelsel van vijf diersoorten (paard, ezel, rund, schaap en konijn)

onderzocht door middel van een voederexperiment met gekende hoeveelheden zaad (Tabel 9.14). Het aantal zaden[8] van de 19 plantensoorten dat na doorgang door het spijsverteringskanaal nog kiemkrachtig bleek was veel geringer (0-26 %) dan in het geval van niet geconsumeerde zaden van dezelfde soorten (2-79 %) (Tabel 9.15). Het kiemsucces van de zaden is specifiek voor elke unieke combinatie van plant- en diersoort (significante plant x diersoort interactie, Tabel 9.16). Dit resultaat kan verklaard worden wanneer aangenomen wordt dat verschillende plantensoort en diersoort gerelateerde factoren samen een rol spelen o.a. kauwgedrag (manier, duur...), fysiologie van de vertering (tijdsduur, biochemische samenstelling spijsverteringssappen,...) en zaadkenmerken b.v. dikte en structuur van de zaadhuid, afmetingen van de zaden. Een covariantie-analyse met zaadgewicht, zaadvorm (uitgedrukt als lengte/breedte ratio) en de 'seed longevity-index' als covariablen, wees in dit experiment op een duidelijke invloed van zaadvorm en 'seed longevity-index' op het kiemsucces van de zaden na doorgang door het spijsverteringskanaal. Er werd evenwel geen interactie tussen diersoort en één van deze covariabelen vastgesteld wat er op wijst dat deze zaadkenmerken in alle gevallen een vergelijkbare invloed hadden op het kiemsucces van de zaden (en overlevingskansen na passage van het spijsverteringsstelsel).
Lang-levende zaden of zaden met een ovale of lancetvorm (vooral grasachtigen)hadden in dit experiment een beter kiemsucces dan kort-levende (lage seed longevity index) zaden of zaden met een eerder ronde vorm. De zwak positieve, doch significante relatie tussen zaadvorm en kiemsucces was niet verwacht. Deze is waarschijnlijk inherent aan het experiment (plantensoortensamenstelling).

9.8.5 *Vesting van planten vanuit de mestzaadvoorraad onder veldomstandigheden*

Een volgende belangrijke stap in de endozoöchore zaadverbreidingscyclus is de vestiging van planten vanuit de mestzaadvoorraad. In hoofdstuk 6 is het gecombineerd effect onderzocht van in een grasland gedeponeerde uitwerpselen als een mogelijke zaadbron, als regeneratieplek en als bron van plantenvoeding (bemesting). Daartoe is in een experiment met een factoriële opstelling, pony- en rundermest uitgespreid in geplagde en niet geplagde proefvlakjes. Een deel van de proefvlakjes werd daarenboven afgeschermd van eventuele zaadpredatie en herbivorie door knaagdieren (Fig. 9.16). Kieming op de mest gebeurde onder alle omstandigheden het best in de niet geplagde proefvlakjes (Fig. 9.17). Afscherming van granivorie en herbivorie resulteerde eveneens in een beduidend hoger aantal kiemplanten. De vestiging van planten werd geëvalueerd na één jaar. In vergelijking tot de proefvlakjes zonder mest, werden gemiddeld 2 tot 3 meer plantensoorten waargenomen in de met mest behandelde proefvlakken, ongeacht de andere toegepaste behandelingen. Generalisten o.a. ruderale éénjarigen, waren sterk vertegenwoordigd in de kiemkrachtige mestzaadvoorraad en bleken ook met meer individuen en met een hogere bedekking voor te komen in de met mest behandelde proefvlakjes. De vestiging verliep voor een aantal soorten, ondermeer Greppelrus (*Juncus bufonius*) en Zandmuur (*Arenaria serpyllifolia*) beduidend beter in de geplagde proefvlakjes wat een aanwijzing is dat mest op zich een minder geschikte regeneratieplek kan zijn dan naakte bodem (Tabel 9.23). Het belang van de mestdepositie in halfnatuurlijke Noordwest-Europese graslanden lijkt daarom eerder gelegen te zijn in de aanvoer van zaden dan in een positieve invloed op het kiemingsmilieu via aanvoer van plantenvoeding of creatie van open ruimte.

9.8.6 *Conclusies*

In hoofdstuk 9.7 is gepoogd om de ecologische betekenis van endozoöchorie te evalueren op basis van de resultaten van de eraan voorafgaande hoofdstukken en door vergelijking met reeds eerder uitgevoerd onderzoek. Een cruciale eerste stap in het endozoöchorieproces is de opname van zaden in het spijsverteringskanaal. Daartoe werd aangetoond dat tijdens het grazen, gewild of ongewild, van een aanzienlijk aantal plantensoorten grote hoeveelheden zaden geconsumeerd worden. De resultaten bevestigen verder dat endozoöchorie voor een groter aantal plantensoorten dan verwacht kan worden op basis van de morfologische zaadkenmerken, een valabel zaadverbreidingsmechanisme kan zijn. Toch gaat met endozoöchorie blijkbaar een grote kost gepaard, het totale aantal kiemende zaden wordt door maag-darmpassage immers sterk gereduceerd.
Tegenover deze hoge kost staan vermoedelijk een aantal voordelen ondermeer de gerichtheid waarmee zaden worden verbreid als gevolg van het selectieve habitatgebruik voor grazen en defeceren van de grote grazers. Dit doet veronderstellen dat met name aan grasland gebonden plantensoorten van deze gerichtheid kunnen profiteren nl. ze maken meer dan elders kans om hun zaden door de hoefdieren te laten opnemen en in een vergelijkbaar habitat opnieuw te laten uitscheiden. Daarenboven is er veel kans dat de zaden op een aanzienlijke afstand van de moederplant terecht komen wat doorgaans gunstig is voor de verdere ontwikkeling tot een zich voortplantend individu. Met name rond deze aspecten van endozoöchorie door hoefdieren is nog extra en gericht empirisch en modelmatig onderzoek noodzakelijk. De plantensoorten waarvan de zaden aldus met mest in grasland gedeponeerd worden hebben wel degelijk kans om minstens

[8] Dit werd getest door de kieming uit meststalen na te gaan, waardoor geen onderscheid mogelijk is tussen zaden die geheel of gedeeltelijk verteerden tijdens de maag-darmpassage en het deel van de gepasseerde zaden dat nog kiemkrachtig is.

een aantal individuen zich te laten vestigen vanuit de mestzaadvoorraad. Hiermee wordt de effectiviteit van het verbreidingsmiddel benadrukt.
De ecologische betekenis van endozoöchorie is verder af te leiden uit de hoeveelheid zaden die effectief door de hoefdieren kunnen verbreid worden. Globaliserende berekeningen wijzen uit dat in de bestudeerde natuurgebieden al gauw enkele honderdduizenden, na maag-darmpassage nog steeds kiemkrachtige zaden per zomer door één enkel individu van paard of rund worden getransporteerd. In het kader van natuurherstel en het behoud van lokale en regionale plantensoortendiversiteit mag het fenomeen van endozoöchorie bijgevolg niet onderschat worden. In Tabel 9.25 is een overzicht gegeven van de verschillende situaties waarin endozoöchorie (en vermoedelijk ook epizoöchorie) een meer of mindere rol van betekenis kan spelen.
Tenslotte is uit voorgaande hoofdstukken duidelijk geworden dat endozoöchorie door hoefdieren een mogelijk onderschatte manier van zaadverbreiding is temeer daar het optreden ervan niet uit de aan- of afwezigheid van morfologische zaadkenmerken adequaat kan afgeleid worden. De relatieve betekenis ervan ten opzichte van andere verbreidingsmechanismen moet echter nog verder onderzocht worden en dit bij voorkeur onder verschillende ruimtelijke omstandigheden in meer of minder gefragmenteerde halfnatuurlijke landschappen.

Appendix 9.1 - Mean number of seedlings in dung samples (2.5 L) of different horse breeds and Highland cattle at Westhoek North and South.

The plant species overall mean number of seedlings (Mean #) and its frequency (Freq) of occurrence across all dung samples (maximum = 51). The Nature conservation status in Flanders (Red List) and the target habitat a species is characteristic for is indicated. The estimated total cover (%) of the plant species in the whole area is also shown. The total cover is obtained by taking into account the average cover from at least 5 relevés in each of the habitats and the relative surface of each habitat. Plant species with a total frequency < 3 are not shown.

Species			Westhoek N			Westhoek S			Mean #	Freq.
	Red List	Target Habitat	Cover %	Konik	Cattle	Cover %	Shetland	Cattle	2,5L	max = 51
Agrostis capillaris		T/Gd	0.03	*0.2*	18.7	0.53	6.0	99.0	29.0	26
Agrostis stolonifera			0.89	*24.0*	39.5	2.90	28.4	18.9	27.4	47
Aira praecox			0.02	*0.4*	1.2	0.72	2.9	1.2	1.4	14
Anthriscus caucalis		S	0.01	*0.1*	0.0	0.03	0.1	0.4	0.2	3
Arenaria serpyllifolia			0.40	*17.2*	3.5	0.72	9.6	14.6	11.5	44
Calamagrostis epigejos		Gd	1.20	*0.1*	0.0	13.54	0.4	0.6	0.3	10
Cardamine hirsuta			0.14	*1.3*	0.5	0.02	0.5	0.4	0.7	21
Carex arenaria		T/Gd	3.62	*3.3*	20.0	3.70	1.8	9.2	7.9	39
Carex flacca		Gw	0.27	*1.8*	1.0	0.90	0.0	0.0	0.7	8
Centaurium erythraea			0.05	*5.6*	0.0	0.29	0.9	1.3	2.1	15
Centaurium littorale	R	Gw	0.01	*0.5*	0.1	0.01	0.1	0.3	0.3	9
Cerastium fontanum			0.48	*28.9*	32.0	0.45	29.1	48.3	34.2	51
Cirsium arvense			5.53	*0.1*	0.5	2.16	0.0	0.1	0.2	6
Conyza canadensis			0.18	*0.9*	0.0	0.20	0.1	0.2	0.3	9
Crepis capillaris			1.61	*0.3*	0.0	0.27	1.1	4.6	1.5	10
Dicotyl spp			NA	*0.0*	0.9	NA	0.0	0.4	0.3	8
Epilobium ciliatum			0.13	*0.9*	0.0	0.06	0.0	0.5	0.4	10
Epilobium hirsutum			0.06	*0.3*	0.3	0.06	0.4	1.1	0.5	9
Epilobium parviflorum			0.01	*0.1*	0.0	0.01	0.0	0.1	0.1	3
Epilobium roseum			0.97	*1.2*	6.7	0.09	0.3	4.3	2.9	32
Epilobium sp.			NA	*2.1*	0.2	NA	2.7	1.0	1.6	31
Erodium cicutarium/lebelii		T	1.59	*0.1*	0.2	0.55	0.1	0.0	0.1	5
Eupatorium cannabinum			7.44	*3.8*	0.0	1.57	0.4	0.3	1.2	19
Festuca rubra			3.58	*0.2*	0.7	3.62	0.0	1.3	0.5	8
Galium aparine			0.41	*1.9*	0.5	0.28	0.1	0.8	0.9	13
Galium mollugo		Gd	0.04	*0.0*	0.2	0.66	1.2	1.0	0.6	6
Galium palustre		Gw	0.01	*0.6*	0.2	0.07	0.1	0.3	0.3	11
Galium uliginosum			0.37	*14.6*	0.5	1.30	0.5	0.6	4.4	14
Galium verum		Gd	4.67	*5.0*	2.4	2.41	0.1	0.4	2.0	15
Geranium molle			0.03	*0.1*	1.2	0.13	1.6	1.8	1.2	27
Gnaphalium uliginosum			0.01	*3.6*	0.0	0.00	0.0	0.0	1.0	10
Helianthemum nummularium	R	Gd	0.97	*0.0*	0.6	0.00	0.0	0.0	0.2	5
Holcus lanatus			2.07	*6.6*	18.9	7.85	19.9	25.9	17.5	47
Hydrocotyle vulgaris		Gw	1.12	*1.1*	0.1	1.15	0.1	0.3	0.5	14
Hypericum tetrapterum			0.01	*0.0*	0.3	0.01	0.0	0.0	0.1	3
Juncus articulatus		Gw	0.32	*356.6*	148.5	0.03	40.8	28.8	147.9	50
Juncus bufonius			0.08	*228.4*	139.0	0.03	102.1	334.0	199.3	51
Juncus subnodulosus	R	Gw	0.09	*0.0*	0.1	0.55	0.0	0.2	0.1	3
Lotus corniculatus		Gd	0.03	*0.1*	0.8	0.07	0.0	0.3	0.3	3
Luzula campestris		Gd	0.27	*0.4*	1.5	0.56	0.4	0.2	0.6	17
Lychnis flos cuculi			*0.00*	*0.0*	0.0	0.01	0.0	0.6	0.1	3
Lycopus europaeus			0.28	*4.6*	180.8	0.01	0.5	1.2	40.7	18
Lysimachia vulgaris			1.71	*0.9*	0.0	6.24	0.1	0.1	0.3	4
Lythrum salicaria		Gw	4.66	*10.6*	7.2	1.06	1.6	2.7	5.5	28
Mentha aquatica		Gw	1.16	*2.4*	7.3	1.00	0.7	2.3	3.0	18
Oenothera glazioviana			0.20	*0.2*	0.1	0.09	0.5	2.3	0.7	10
Phleum pratense			0.50	*1.6*	0.5	0.50	0.6	1.0	0.9	23
Plantago coronopus	R	Gw	0.04	*1.9*	0.0	0.01	0.1	0.0	0.5	4
Plantago lanceolata			0.05	*0.9*	3.7	1.58	0.1	0.2	1.1	14
Plantago major			0.04	*15.9*	1.8	0.00	7.3	4.2	7.7	37
Plant species (continuation)	Red List	Target Habitat	Cover %	Konik	Cattle	Cover %	Shetland	Cattle	2.5L	max = 51
Poa annua			0.06	*20.4*	4.9	0.02	22.8	6.9	14.5	46
Poa pratensis			0.75	*28.7*	64.3	1.58	22.1	17.8	32.0	49
Poa trivialis			1.21	*81.5*	188.5	2.00	32.4	93.4	93.9	50
Potentilla reptans			0.02	*1.0*	1.5	0.62	1.3	4.4	2.0	26
Prunella vulgaris			0.06	*1.1*	0.7	0.06	1.6	7.4	2.6	22

Ranunculus repens			0.06	*1.5*	1.5	1.36	6.9	46.8	13.6	39
Ranunculus sceleratus			0.05	*0.2*	0.0	0.01	0.0	0.2	0.1	5
Rubus caesius		Gd	7.58	*1.5*	0.9	3.91	1.0	1.4	1.2	22
Rumex acetosella			0.05	*0.1*	1.8	0.05	0.0	2.9	1.1	5
Rumex conglomeratus			0.10	*0.3*	0.2	0.10	0.9	2.7	1.0	14
Rumex crispus			0.10	*0.1*	0.5	0.10	0.5	0.2	0.3	8
Rumex sp.			NA	*0.1*	0.0	NA	0.0	0.6	0.2	4
Sagina procumbens/apet.			0.20	*16.1*	1.6	0.07	43.1	28.8	23.4	44
Samolus valerandi	R	Gw	0.03	*1.1*	0.0	0.01	0.0	0.0	0.3	6
Scirpus setaceus			0.01	*0.1*	0.0	0.01	1.9	1.4	0.9	16
Sedum acre			2.62	*0.1*	0.0	0.80	0.0	0.1	0.1	3
Senecio jacobaea			0.33	*1.6*	0.6	0.73	7.9	3.4	3.5	26
Silene latifolia			0.01	*0.0*	0.1	0.01	0.0	0.8	0.2	4
Solanum dulcamara		S	0.14	*0.5*	0.0	0.05	0.0	0.0	0.1	4
Solanum nigrum			0.01	*0.9*	0.0	0.00	0.0	0.1	0.3	5
Sonchus asper			*0.01*	*0.0*	0.0	0.18	0.1	0.3	0.1	4
Sonchus oleraceus			0.09	*0.7*	0.6	0.00	0.0	0.0	0.3	12
Stellaria media			0.10	*11.5*	19.4	0.10	0.9	5.3	8.8	39
Taraxacum sp.			0.03	*0.6*	0.0	0.01	0.0	0.3	0.2	4
Trifolium campestre			0.00	*0.0*	0.0	0.10	0.1	1.6	0.4	6
Trifolium dubium			0.02	*0.2*	0.4	0.06	4.5	1.0	1.6	22
Trifolium repens			0.06	*3.3*	2.4	1.66	19.2	19.2	11.2	39
Urtica dioica			0.62	*42.3*	1144.8	0.14	226.6	16.7	324.7	51
Veronica arvensis/ cham.			0.16	*102.6*	35.1	0.76	41.1	18.6	51.4	51
Veronica officinalis			0.00	*4.8*	4.6	0.10	1.5	1.3	3.0	34
Veronica serpyllifolia			0.01	*0.2*	0.1	0.05	0.2	0.1	0.2	6
Total number of all species				91	67		67	81		117

Appendix 9.2 - The 15 most frequent bitten plant species (May-October) in different habitat types by horses (i.e. Shetland pony and Konik) and Scottish Highland cattle at the Westhoek Nature Reserve.

The total amount of bites consumed, during the observation sessions (N), from each plant species in each type of habitat is shown. The habitat types were white and grey dunes (A/T), dune grassland on dry (Gd) and wet (Gw) soil, tall herb dominated habitats (roughage) on dry (Ud) and wet soils (Uw), mono- specific grassland (C), Scrub (S), Forest (F) and paths. The proportion of all bites (Total) taken from a plant species to the total amount of all bites is shown in the right most column (% bites).

Shetland, Westhoek south (n=33)											
Vegetation type	A/T	C	F	Gd	Gw	Path	S	Ud	Uw	Total	% bites
Holcus lanatus	31	2519	175	0	5777	785	1344	20403	2915	33949	17.09
Calamagrostis epigejos	56	3066	266	0	1716	1709	429	7396	3207	17846	8.98
Cirsium arvense	0	172	0	6	283	46	166	496	2186	3355	1.69
Poa spp.	0	0	0	0	1871	74	0	706	38	2689	1.35
Poa trivialis	41	272	42	0	366	243	163	1316	237	2680	1.35
Agrostis stolonifera	0	0	0	0	2154	0	1	6	83	2243	1.13
Juncus subnodulosus	0	136	0	0	1065	70	96	273	583	2225	1.12
Claytonia perfoliata	40	476	8	0	38	34	357	990	0	1943	0.98
Carex arenaHria	722	201	3	22	29	7	4	295	5	1288	0.65
Rubus caesius	0	151	6	5	419	4	73	277	24	958	0.48
Carex disticha	0	0	0	0	783	0	0	0	0	783	0.39
Festuca rubra	0	60	0	0	226	0	0	445	18	748	0.38
Juncus bufonius	0	0	0	8	406	0	0	8	0	421	0.21
Phragmites australis	0	0	0	0	283	0	0	26	0	309	0.16
Juncus inflexus	0	2	9	0	48	0	5	53	192	309	0.16
Urtica dioica	155	45	0	0	0	0	0	0	80	280	0.14
Elymus spp.	1	60	7	0	74	0	20	7	69	237	0.12
Carex riparia	0	26	0	0	166	0	32	0	0	224	0.11
Vicia cracca	0	5	0	0	45	1	1	43	125	219	0.11
Trifolium campestre	0	0	0	218	0	0	0	0	0	218	0.11
Rosa pimpinellifolia	0	0	0	0	0	35	9	152	2	198	0.10
Total of all bites	2019	1338	71494	13894	76032	18988	5597	874	8388	198624	

Konik, Westhoek north (n = 38)											
Vegetation type	A/T	C	F	Gd	Gw	path	S	Ud	Uw	Total	%bites
Calamagrostis epigejos	209	2993	68	10954	1895	2471	4334	27821	24927	75671	20.64
Holcus lanatus	359	758	155	8407	646	2765	801	43418	9032	66341	18.1
Poa trivialis	525	178	68	672	7	2654	19	22751	16844	43718	11.93
Calamagrostis canescens	0	4832	0	0	23	634	0	1761	3165	10415	2.841
Juncus subnodulosus	0	303	0	0	1	443	0	271	6722	7740	2.112
Agrostis stolonifera	0	25	0	1455	77	194	0	727	2780	5258	1.434
Eupatorium cannabinum	0	306	22	228	45	386	135	2021	732	3875	1.057
Claytonia perfoliata	0	0	114	0	2	23	20	1705	1506	3370	0.919
Juncus bufonius	0	0	0	0	0	527	0	415	2404	3346	0.913
Arenaria serpyllifolia	0	0	0	122	0	137	0	2244	477	2980	0.813
Rubus caesius	0	548	28	529	36	134	27	1124	370	2796	0.763
Cirsium arvense	5	96	2	4	50	273	62	1303	944	2739	0.747
Poa pratensis	0	0	0	0	0	764	0	1804	50	2618	0.714
Carex arenaria	378	0	0	700	269	121	95	569	28	2161	0.589
Carex flacca	0	0	0	0	1857	0	5	21	177	2060	0.562
Stellaria med	0	0	32	0	0	452	0	582	527	1593	0,43
Festuca juncifolia	433	0	0	0	105	8	771	0	0	1317	0,36
Phragmites australis	0	202	0	20	44	14	1	634	109	1024	0,28
Poa annua	0	0	0	0	2	808	0	182	0	992	0,27
Trifolium repens	0	0	0	0	446	33	0	328	78	885	0,24
Caexr riparia	0	0	0	0	408	0	0	300	163	871	0,24
Juncus articulatus	0	25	0	0	33	0	0	59	637	754	0,21
Vicia cracca	3	9	0	37	95	6	5	356	233	744	0,2
Galium aparine	0	14	1	0	0	0	296	292	6	609	0,17
Urtica dioica	0	0	117	23	0	5	0	154	304	603	0,16
Carex trinervis	0	0	0	0	446	0	0	0	0	446	0,12
Total of all bites	3307	11073	807	43156	11798	23172	7756	146250	119221	3666540	

Highland cattle Westhoek north (n = 38)											
Vegetation type	A/T	C	F	Gd	Gw	path	S	Ud	Uw	Totaal	%bites
Holcus lanatus	0	1062	33	2599	304	1841	3830	27684	4244	41597	20.99
Poa trivialis	0	2001	104	1602	36,5	789,5	2138	22291	3719	32680	16.49
Calamagrostis epigejos	0	1314	28	1460	622	777	1993	8992	3190	18374	9.27
Lycopus europaeus	0	191	0	0	0	66	245	1220	9945	11667	5.89
Claytonia perfoliata	12	3573	192	407	0	114	4272	1221	206	9997	5.05
Urtica dioica	0	696	255	0	0	12	920	1868	471	4222	2.13
Lythrum salicaria	0	29	0	0	12	2	443	230	2142	2858	1.44
Calamagrostis canescens	0	1357	0	0	0	0	203	394	707	2661	1.34
Agrostis stolonifera	0	41	48	0	18	108	0	292	1877	2384	1.20
Salix cinerea	0	896	0	0	0	74	178	708	292	2148	1.08
Ligustrum vulgare	128	734	0	283	0	372	326	101	2	1946	0.98
Galium aparine	0	521	14	1	0	8	743	80	0	1367	0.69
Juncus subnodulosus	0	0	0	0	0	0	0	3	1050	1053	0.53
Juncus bufonius	0	0	0	0	51	45	40	119	765	1020	0.51
Rubus caesius	0	326	13	17	1	8	217	113	305	1000	0.50
Cirsium arvense	0	27	2	0	1	3	212	367	340	952	0.48
Lysimachia vulgaris	0	92	0	5	0	0	230	60	533	920	0.46
Salix repens	46	8	0	47	15	0	46	68	635	865	0.44
Poa annua	0	0	15	106	165	3	131	0	388	808	0.41
Lolium perenne	0	255	0	0	0	11	0	413	0	679	0.34
Dryopteris filix-mas	0	241	0	209	0	0	81	48	0	579	0.29
Stellaria media	0	165	41	0	0	0	29	223	54	512	0.26
Ranunculus repens	0	0	0	0	0	0	0	30	444	474	0.24
Juncus articulatus	0	0	0	0	11	0	0	0	427	438	0.22
Eupatorium cannabinum	0	31	0	0	0	0	144	247	8	430	0.22
Poa pratensis	0	10	0	40	0	0	16	331	0	397	0.20
Mentha aquatica	0	23	0	0	0	3	0	1	320	347	0.18
Carex arenaria	0	14	0	24	0	0	162	60	0	260	0.13
Sambucus nigra	2	27	9	23	0	2	106	51	0	220	0.11
Carex flacca	0	0	0	119	0	14	29	0	46	208	0.10
Glechoma hederacea	0	0	0	0	0	0	0	174	27	201	0.10
Clematis vitalba	0	0	0	0	0	94	101	0	0	195	0.10
Total of all bites	624	14853	904	24522	3222	7333	21457	83053	47798	198129	

Highland Cattle, Westhoek south(n =15)											
Vegetation type	A/T	C	F	Gd	Gw	path	S	Ud	Uw	Total	%bites
grasmix	90	0	515	0	7667	0	736	14472	197	23677	39.3
Holcus lanatus	0	1100	400	0	2566	0	390	9964	162	14582	24.2
Poa trivialis	0	890	265	0	5111	0	406	4824	131	11627	19.3
Juncus subnodulosus	0	0	0	0	2488	0	0	0	0	2488	4.1
Calamagrostis epigejos	0	1990	0	0	4	0	0	35	0	2029	3.4
Rosa pimpinellifolia	0	32	69	0	9	0	471	376	0	957	1.6
Prunus spinosa	0	38	0	0	231	0	203	281	15	768	1.3
Clematis vitalba	0	332	209	0	0	0	135	0	0	676	1.1
Salix repens	0	0	0	0	611	0	40	12	0	663	1.1
Rubus caesius	50	298	107	0	36	0	48	114	7	660	1.1
Crataegus monogyna	0	241	12	0	7	0	177	19	3	459	0.76
Carex riparia	0	0	0	0	326	0	0	19	0	345	0.57
Salix cinerea	0	0	0	0	0	0	224	0	0	224	0.37
Ligustrum vulgare	13	78	0	0	40	0	16	32	0	179	0.30
Betula pendula	0	13	142	0	0	0	0	0	0	155	0.26
Aegopodium podagraria	0	0	134	0	0	0	0	0	0	134	0.22
Carex arenaria	130	0	0	0	0	0	0	0	0	130	0.22
Cirsium arvense	0	45	0	0	6	0	0	77	1	129	0.21
Festuca juncifolia	100	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0.17
Hippophae rhamnoides	0	17	0	0	17	34	0	9	0	77	0.13
Total of all bites	303	5125	1936	0	19195	2899	0	30274	517	60249	

Appendix 9.3 - Alphabetically ordered plant species list, with indication of their preference index D (table 9.9), their seed characteristics and nutritive value of the foliage expressed as % crude protein (CP), % neutral detergent fibre (NDF), % acid detergent fibre (ADF) and % acid detergent lignin (ADL); all were used in the ANOVA to detect possible differences between successful (D>=0) or unsuccessful (D<0) endozoochores.

Plantspecies	D-index	Seed characteristics					Nutritive value (% content)			
		length	width	mass	shape	longevity	CP	NDF	ADF	ADL
Aegopodium podagraria	-1	4,00				0,33				
Agrostis stolonifera	0,22	1,00	0,50	0,02	2,00	0,38	10,72	61,06	31,16	4,33
Arenaria serpyllifolia	0,33	0,50	0,50	0,06	1,00	0,76				
Calamagrostis canescens	-0,99	1,50				0,30	11,60	67,36	35,75	5,08
Calamagrostis epigejos	-0,99	2,90	0,50		5,80	0,43	10,80	71,09	38,33	5,80
Carex arenaria	0,53	4,70	1,70	1,00	2,76		8,72	65,97	32,63	6,55
Carex disticha	-1					0,22				
Carex flacca	-0,46	1,60	1,30	0,37	1,23	0,46				
Carex riparia	-1									
Carex trinervis	-0,51									
Cirsium arvense	-0,95	3,50	1,60	1,17	2,19	0,34	18,51	41,93	27,84	7,72
Claytonia perfoliata	-0,99	1,50					18,05	30,69	18,13	5,78
Clematis vitalba	-1									
Crataegus monogyna	-1					0,00				
Dryopteris filix-mas	-1									
Elymus sp.	-1									
Eupatorium cannabinum	-0,75	3,00	0,50		6,00	0,33	9,51	46,51	32,49	8,88
Festuca juncifolia	-1						5,51	71,65	39,00	6,24
Festuca rubra	-1	3,50	1,10	0,79	3,18	0,14				
Galium aparine	-0,59	2,30	2,00	7,25	1,15	0,24	11,86	42,42	28,75	6,38
Glechoma hederacea	-1			0,69		0,17				
Hippophae rhamnoides	-1									
Holcus lanatus	-0,37	1,80	0,80	0,32	2,25	0,55	17,39	58,90	24,24	6,08
Juncus articulatus	0,96	0,70	0,30	0,02	2,33	0,88	13,36	56,95	28,28	5,75
Juncus bufonius	0,86	0,60	0,40	0,02	1,50	0,86	15,14	47,78	24,10	4,40
Juncus inflexus	-0,94	0,50				0,81	14,27	51,89	24,20	2,30
Juncus subnodulosus	-0,99						7,22	73,62	36,50	3,11
Ligustrum vulgare	-1						7,50	40,98	28,21	12,55
Lolium perenne	-1					0,20				
Luzula campestris	-0,36	1,70	1,10	0,64	1,55	0,37				
Lycopus europaeus	0,18	1,00					9,63	40,86	21,32	9,88
Lysimachia vulgaris	-1	2,00				0,32				
Lythrum salicaria	-0,62	1,00				0,24	12,05	31,94	18,46	5,40
Mentha aquatica	-0,34	1,10	0,60	0,14	1,83	0,39				
Phragmites australis	-1			0,12						
Poa annua	0,23	1,70	0,70	0,26	2,43	0,89				
Poa pratensis	0,72	1,60	0,60	0,25	2,67	0,38	16,29			
Poa trivialis	-0,17	1,60	0,60	0,09	2,67	0,75	15,28	46,52	18,73	2,59
Prunus spinosa	-1					0,00				
Ranunculus repens	-0,53	3,90	2,30	2,32	1,70	0,64				
Rosa pimpinellifolia	-1						6,47	46,33	35,42	15,03
Rubus caesius	-0,72	3,60	3,10				10,85	42,66	26,04	7,22
Salix cinerea	-1									
Salix repens	-1					0,00	7,67	56,27	42,27	15,72
Sambucus nigra	-1			3,40			20,06	28,65	15,89	6,01
Stellaria media	0,49	1,30	1,00	0,35	1,30	0,75				
Trifolium campestre	-0,83	1,50		1,85		0,28				
Trifolium repens	0,12	1,00	1,00	0,56	1,00	0,42				
Urtica dioica	0,74	1,30	0,90	0,19	1,44	0,78	15,58	32,15	20,02	5,98
Vicia cracca	-1	2,80	2,60	14,29	1,08	0,07				

Appendix 9.4 - Mean seed density of plant species in dung of different breeds of free ranging horses (Shetland pony: Westhoek S and Doornpanne; Konik: Westhoek N; Haflinger: Ghyvelde). Total number of occurrence across all horse dung samples (Freq. Tot. per 2.5L, n max = 56) and estimated overall cover (%) of the plant species at the different sites are also shown. The total cover is obtained by taking into account the average cover from usually 5 relevés in each of the habitats and the relative surface of each habitat. Only species which were present in at least 3 dung samples (5%) are shown (total number of species = 106).

Plant species	Westhoek S		Westhoek N		Doornpanne		Ghyvelde		Overall	Freq
	cover	density	cover	density	cover	density	cover	density	Avgdens	Tot
	%	n/L	%	n/L	%	n/L	%	n/L	n/L	n
Agrostis capillaris	0.53	2.40	0.03	0.09	6.98	2.97	20.45	48.14	13.40	37
Agrostis stolonifera	2.90	11.37	0.89	9.60	2.57	0.71	1.00	3.83	6.38	46
Aira praecox	0.72	1.14	0.02	0.14	0.43	8.86	3.32	45.86	14.00	36
Anthriscus caucalis	0.03	0.06	0.00	0.03	0.20	0.37	0.00	0.00	0.11	8
Arenaria serpyllifolia	0.72	3.83	0.40	6.89	0.52	9.83	0.50	1.29	5.46	49
Calamagrostis epigejos	0.05	0.00	0.13	0.20	0.01	0.03	0.00	0.00	0.06	5
Cardamine hirsuta	0.02	0.20	0.14	0.51	0.14	0.06	0.10	0.06	0.21	18
Carex arenaria	3.70	0.71	3.62	1.31	5.15	3.11	12.34	24.80	7.49	48
Carex flacca	0.90	0.00	0.27	0.71	0.43	0.00	0.00	0.00	0.18	4
Centaurium erythraea	0.29	0.34	0.05	2.23	0.02	0.63	0.01	0.03	0.81	14
Centaurium littorale	13.54	0.17	1.20	0.09	1.26	0.00	0.11	0.00	0.06	6
Cerastium fontanum	0.45	11.63	0.48	11.54	0.13	1.37	0.01	0.40	6.24	45
Conyza canadensis	0.20	0.06	0.18	0.34	0.10	0.06	0.00	0.00	0.11	9
Crepis capillaris	0.27	0.43	1.61	0.11	2.35	0.14	0.11	0.46	0.29	16
Epilobium ciliatum	0.06	0.00	0.13	0.34	0.00	0.00	0.00	0.00	0.09	5
Epilobium hirsutum	0.00	0.06	0.00	0.20	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	5
Epilobium roseum	0.09	0.11	0.97	0.49	0.10	0.09	0.00	0.00	0.17	14
Epilobium spp.	NA	1.08	NA	0.84	NA	0.00	NA	0.00	0.47	34
Erodium cicutarium+ lebelii	0.55	0.06	1.59	0.03	0.96	0.09	0.03	0.03	0.05	7
Eupatorium cannabinum	1.57	0.14	7.44	1.51	0.00	0.00	0.10	0.17	0.46	21
Festuca filiformis	0.00	0.00	0.16	0.00	6.94	0.11	2.89	0.00	0.03	3
Festuca rubra	3.62	0.00	3.58	0.09	10.57	1.06	1.61	0.23	0.34	13
Galium aparine	0.28	0.03	0.41	0.77	0.02	0.40	0.03	0.03	0.31	10
Galium mollugo	0.50	0.23	0.50	0.66	0.05	0.29	0.02	0.34	0.38	9
Galium palustre	0.06	0.14	0.06	0.11	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	7
Galium uliginosum	1.30	0.20	0.37	5.86	0.00	0.00	0.00	0.00	1.51	10
Galium verum	2.41	0.06	4.67	2.00	8.96	3.37	1.63	4.91	2.59	22
Geranium molle	0.13	0.66	0.03	0.06	0.76	0.71	0.32	0.29	0.43	26
Gnaphalium uliginosum	0.00	0.00	0.01	1.43	0.00	0.00	0.00	0.00	0.36	10
Holcus lanatus	7.85	7.97	2.07	2.66	1.00	8.89	0.10	0.26	4.94	38
Hydrocotyle vulgaris	1.15	0.06	1.12	0.46	0.00	0.00	0.00	0.00	0.13	11
Juncus articulatus	0.03	16.31	0.32	142.66	0.00	0.03	0.00	0.09	39.77	32
Juncus bufonius	0.03	40.83	0.08	91.34	0.00	0.06	0.00	1.06	33.32	37
Luzula campestris	0.56	0.14	0.27	0.14	2.04	0.77	6.32	0.91	0.49	28
Lycopus europaeus	0.01	0.20	0.28	1.86	0.00	0.00	0.00	0.00	0.51	7
Lysimachia vulgaris	5.72	0.03	1.66	0.37	0.00	0.00	0.00	0.00	0.10	3
Lythrum salicaria	1.06	0.66	4.66	4.26	0.00	0.00	0.00	0.00	1.23	15
Medicago lupulina	0.10	0.03	0.10	0.00	0.01	0.09	0.10	0.03	0.04	5
Mentha aquatica	1.00	0.29	1.16	0.97	0.13	0.00	0.00	0.00	0.31	10
Oenothera glazioviana	0.09	0.20	0.20	0.09	0.53	1.03	0.00	0.00	0.33	13
Phleum pratense	0.66	0.49	0.04	0.00	0.70	1.03	0.10	0.00	0.38	26
Plantago coronopus	0.01	0.03	0.04	0.74	0.19	0.97	0.00	0.00	0.44	12
Plantago lanceolata	1.58	0.06	0.05	0.34	1.28	0.71	0.01	0.09	0.30	17
Plantago major	0.00	2.91	0.04	6.37	0.00	0.00	0.00	0.03	2.33	25
Poa annua	0.02	9.11	0.06	8.17	1.00	5.63	0.02	0.46	5.84	50
Poa pratensis	1.58	8.86	0.75	11.49	4.43	33.94	0.16	28.46	20.69	54
Plant species	Westhoek S		Westhoek N		Doornpanne		Ghyvelde		Overall	Freq
(Continuation)	cover	density	cover	density	cover	density	cover	density	Avgdens	Tot
	%	n/L	%	n/L	%	n/L	%	n/L	n/L	n

Poa trivialis	2.00	12.97	1.21	32.60	1.00	5.89	0.03	2.14	13.40	50
Potentilla reptans	0.62	0.51	0.02	0.40	0.02	2.09	0.00	0.00	0.75	22
Prunella vulgaris	0.06	0.63	0.06	0.43	0.15	0.00	0.00	0.00	0.26	13
Ranunculus repens	1.36	2.74	0.06	0.60	0.17	0.09	0.00	0.00	0.86	23
Ranunculus sceleratus	0.05	0.00	0.05	0.00	0.07	0.09	0.00	0.00	0.02	3
Rubus caesius	3.91	0.40	7.58	0.60	0.19	1.14	0.07	0.00	0.54	19
Rumex acetosella	0.05	0.00	0.05	0.03	0.83	0.00	11.74	24.91	6.24	15
Rumex conglomeratus	0.10	0.34	0.10	0.11	0.01	0.00	0.00	0.00	0.11	7
Rumex crispus	0.10	0.03	0.10	0.23	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	4
Sagina procumbens + apetal	0.07	17.26	0.20	6.43	0.02	0.91	0.01	0.14	6.19	37
Samolus valerandi	0.01	0.00	0.03	0.43	0.00	0.00	0.00	0.00	0.11	6
Scirpus setaceus	0.01	0.77	0.01	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.20	10
Sedum acre	0.80	0.00	2.62	0.06	0.89	0.14	0.55	0.00	0.05	4
Senecio jacobaea	0.73	3.17	0.33	0.63	1.37	2.03	0.66	3.94	2.44	29
Senecio sylvaticus	0.59	0.00	0.65	0.46	0.01	0.00	0.53	0.09	0.14	5
Solanum dulcamara	0.10	0.20	0.10	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	5
Solanum nigrum	0.00	0.00	0.01	0.34	0.00	0.00	0.10	0.00	0.09	4
Sonchus oleraceus	0.00	0.00	0.09	0.29	0.01	0.06	0.01	0.06	0.10	10
Stellaria media	0.10	0.37	0.10	4.60	0.07	1.51	0.05	0.09	1.64	27
Trifolium campestre	0.10	0.06	0.00	0.00	0.02	0.11	0.01	0.37	0.14	7
Trifolium dubium	0.06	1.80	0.02	0.09	0.02	0.46	0.02	2.00	1.09	32
Trifolium repens	1.66	7.69	0.06	1.31	0.57	0.40	0.01	0.06	2.36	25
Urtica dioica	0.14	90.66	0.62	16.91	0.19	168.71	0.26	315.11	147.85	56
Veronica chamaedrys + arvensis	0.76	16.43	0.16	41.06	0.22	19.37	0.63	12.49	22.34	56
Veronica officinalis	0.10	0.60	0.00	1.91	0.02	0.14	0.10	1.09	0.94	32
Veronica serpyllifolia	0.05	0.09	0.01	0.09	0.00	0.00	0.01	0.11	0.07	5

Appendix 9.5 - List of animal species (+ breed) used in the seed feeding experiment with a typology of their digestive strategy, indication of age (+number of individuals), gender (number of males (M) and females (F)) and body weight (average for each age category).

Animal species	Digestive strategy	Age	Gender	Weight (kg)
Sheep (Texel)	Foregut fermenter	3 years (2) + 6 months (3)	1 M + 4F	c.85 (3y) c.40 (6 m)
Cattle (Blonde d'Aquitaine)	Foregut fermenter	1.5 year (5)	5 F	c. 425
Rabbit (breed ?)	Caecum fermenter	4 months (5)	3 M + 2 F	3.5
Donkey	Colon fermenter	2 years (2) + 1 year (3)	5 M	135 90
Horse (Shetland pony)	Colon fermenter	5 years (1) + 1 year (4)	5 M	190 110

Appendix 9.6 - Main characteristics of the commercial pellets which were fed to the mentioned animal species.
Minerals and vitamins are not shown. Values are based on information provided by the producer of the pellet feed.

Component (commercial pellets)	Rabbit	Sheep + Cattle	Horse+Donkey
Crude protein	15 %	17 %	13.5 %
Crude lipids	4 %	3 %	3 %
Crude ash	10 %	8 %	8 %
Crude fibre	15 %	13 %	12.5%
Total carbohydrates and starch			28.5%

Appendix 9.7 - Alphabetically ordered list of plant species of which germinable seeds were recorded from fresh dung of different Ungulate and Lagomorph species.

The on average proportion seeds (%) to the total amount of germinable seeds (= 100) recorded from the indicated amount of dung is shown for each of the mentioned animal species. The on average proportion is also calculated across all animal species (= Total), P indicates presence without indication of seed density. Plant species that were mentioned in this Ph.D. study and by Claerbout (2001) i.e. data on rabbit, sheep and donkey dung in the Belgian and North French coastal dunes are shown in bold. Plant species that were only mentioned from these studies are followed by an asterisk (*) i.e. 59 species. The data are furthermore compiled from: Müller-Schneider (1954); Müller (1955); Welch (1985); Malo & Suárez (1995); Stender *et al.* (1997); Bonn & Poschlod (1998); Dai (2000); Digneffe (2000). "0.00" means < 0.005 but > 0.

	Animal species	Cattle	Deer	Donkey	Goat	Hare	Horse	Rabbit	Sheep	Total
	N (dung samples)	277	258	14	3	50	68	195	112	977
	Total weight dung (g)	30947	1301	2940	1245	150	14280	5206	6890	62959
	Proportion germinable seeds	%	%	%	%	%	%	%	%	%
N°	Plant species									
1	***Achillea millefolium***	0.09	0	0.09	0	0	0	0	0.00	0.05
2	*Achillea ptarmica*	0.00	0	0	0	0	0	0	0.03	0.00
3	*Agrostis canina*	0.00	0	0	0	0	0	0.20	0	0.02
4	***Agrostis capillaris***	13.38	4.34	0.66	0	2.04	2.56	4.91	0.53	7.78
5	*Agrostis gigantea*	0	0	0	0	0	0	0	0	P
6	***Agrostis stolonifera***	1.30	0.04	0.94	0	0	1.58	2.99	7.45	2.08
7	*Agrostis vinealis*	0.14	0	0	0	0	0	0	0	0.07
8	***Aira praecox***	0.11	0	0.07	0	0	3.66	10.28	0.74	1.82
9	*Alchemilla vulgaris*	0	0	0	0	0	0	0	0	P
10	*Alopecurus geniculatus*	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0.00
11	*Alopecurus pratensis*	0	0	0	0	0	0	0	0	P
12	***Anagallis arvensis***	0	0	0	0	0	0.00	0.00	0.01	0.00
13	***Anchusa officinalis****	0	0	0	0	0	0.00	0	0	0.00
14	***Anthoxanthum odoratum***	0.01	0	0	0	0	0.01	0.04	1.45	0.16
15	***Anthriscus caucalis***	0.01	0.04	0.02	0	0	0.07	0.17	0.04	0.04
16	*Anthyllis vulneraria*	0	0	0	0.13	0	0	0	0	0.00
17	*Apera interupta*	0.00	0.12	0	0	0	0	0.02	0	0.00
18	*Aphanes arvensis*	0	0	0	0	0	0	0.00	0	0.00
19	***Aphanes inexpectata***	0.08	0	0	0	0	0.00	0.02	0.24	0.07
20	***Arabidopsis thaliana***	0.00	0.07	0	0	0	0.00	0.03	0	0.01
21	***Arenaria serpyllifolia***	0.62	0	0.30	0	0	2.69	8.35	6.37	2.30
22	*Arrhenaterum elatius*	0	0	0	0	0	0	0	0.03	0.00
23	***Artemisia vulgaris****	0	0	1.56	0	0	0	0	0.05	0.08
24	*Atriplex patula*	0	0	0	2.01	0	0	0	0.47	0.09
25	*Avenula pratensis*	0.00	0	0	0	0	0	0	0	0.00
26	*Avenula pubescens*	0	0	0	0	0	0	0	0.14	0.01
27	*Bellis perennis*	0.08	0	0	0	0	0	0	0	0.04
28	*Berberis vulgaris*	0	0	0	0.19	0	0	0	0	0.00
29	*Betula pendula*	0	0	0	0	0	0	0.00	0	0.00
30	*Betula pubescens*	0.00	0	0	0	0	0	0	0	0.00
31	*Briza media*	0.04	0	0	0	0	0	0	0	0.02
32	*Bromus hordeaceus*	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0.00
33	***Calamagrostis epigejos****	0.02	0	0.60	0	0	0.08	0.01	0.00	0.06
34	***Calamagrostris canescens****	0	0	0	0	0	0.00	0	0	0.00
35	*Calluna vulgaris*	0.81	8.68	0	0	61.22	0	0.10	0	0.73
36	*Campanula rotundifolia*	0.08	0	0	0	0	0	0	0.06	0.05
37	**Capsella bursa-pastoris**	0.11	0.45	0.02	0	0	0.00	0.08	0.21	0.10
38	***Cardamine hirsuta***	0.01	0.13	0	0	0	0.06	0.06	0.01	0.03
39	*Cardamine pratensis*	0.08	0	0	0	0	0	0	0	0.04
40	***Carex arenaria****	0.38	0	4.29	0	0	1.03	0.11	4.28	1.08
41	***Carex flacca****	0.01	0	0	0	0	0.03	0	0.01	0.01
42	*Carex flava*	0	0	0	0	0	0	0	0	P

	Animal species	Cattle	Deer	Donkey	Goat	Hare	Horse	Rabbit	Sheep	Total
	N (dung samples)	277	258	14	3	50	68	195	112	977
	Total weight dung (g)	30947	1301	2940	1245	150	14280	5206	6890	62959
	Proportion germinable seeds	%	%	%	%	%	%	%	%	%
N°	Plant species									
43	*Carex fusca (?)*	0.00	0	0	0	0	0	0	0	0.00
44	*Carex nigra*	0.08	0	0	0	0	0	0	0	0.04
45	*Carex panicea*	0.08	0	0	0	0	0	0	0	0.04
46	*Carex pilulifera*	0.81	0.43	0	0	2.04	0	0	0	0.41
47	***Carex trinervis****	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0.00
48	*Carex verna*	1.08	0	0	0	0	0	0	0	0.53
49	***Carex viridula****	0	0	0	0	0	0.00	0	0	0.00
50	*Carum carvi*	0.12	0	0	0	0	0	0	0	0.06
51	*centaurea jacea*	0	0	0	0	0	0	0	0	P
52	*centaurea scabiosa*	0	0	0	0	0	0	0	0	P
53	***Centaurium erythraea****	0.02	0	0	0	0	0.16	0	0.12	0.06
54	***Centaurium littorale****	0.00	0	0	0	0	0.01	0	0.03	0.01
55	***Cerastium fontanum***	2.07	0.43	0.07	0	10.20	2.41	4.48	0.84	2.07
56	*Cerastium glomeratum*	0.20	4.42	0	0	0	0	0.10	0	0.20
57	***Cerastium semidecandrum***	0.05	2.34	0	0	0	0.03	0.54	0	0.12
58	*Chamerion angustifolium*	0	0	0	0	0	0	0.24	0	0.02
59	***Chelidonium majus ****	0	0	0.05	0	0	0	0	0	0.00
60	***Chenopodium album***	0.00	0	0.02	75.82	0	0.00	0.02	0.02	1.51
61	*Chenopodium bonus henricus*	0.00	0	0	1.11	0	0	0	0	0.02
62	**Chenopodium murale***	0	0	0	0	0	0.00	0	0.09	0.01
63	***Chenopodium rubrum***	0	0	0	0	0	0.00	0.00	0.02	0.00
64	*Chrysanthemum leucanthemum*	0	0	0	0	0	0	0	0	P
65	***Cirsium arvense***	0.01	0	0	0	0	0.00	0	0.01	0.00
66	*Cirsium palustre*	0	0	0	0	0	0	0	0	P
67	***Claytonia perfoliata****	0.01	0	0	0	0	0.01	0.01	0	0.00
68	**Cochlearia danica***	0	0	0	0	0	0.00	0.05	0.00	0.01
69	Colchicum autumnale	0	0	0	0	0	0	0	0	P
70	***Conyza canadensis****	0.00	0	0.05	0	0	0.03	0.01	0.24	0.04
71	*Cornus sanguinea*	0	0	0	0.11	0	0	0	0	0.00
72	*Cotoneaster integerrima*	0	0	0	0.19	0	0	0	0	0.00
73	*Crataegus monogyna*	0	0	0	0.11	0	0	0	0	0.00
74	***Crepis capillaris***	0.05	0	0.05	0	0	0.09	0.39	0.29	0.11
75	**Cynoglossum officinale***	0.00	0	0	0	0	0.00	0.00	0	0.00
76	Cynosurus cristatus	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0.01
77	Dactylis glomerata	0.00	0	0	0	0	0	0	0	0.00
78	Deschampsia cespitosa	0	0.43	0	0	0	0	0	0	0.01
79	Deschampsia flexuosa	0.08	0	0	0	0	0	0.04	0	0.04
80	***Diplotaxis tenuifolia****	0	0	0	0	0	0	0.02	1.26	0.13
81	Eleusine indica	0	0	0	0	0	0	0.00	0	0.00
82	Elymus repens	0.00	0	0	0	0	0	0	0	0.00
83	***Epilobium ciliatum****	0.01	0	0.02	0	0	0.02	0	0	0.01
84	***Epilobium hirsutum***	0.03	0	0.05	0	0	0.02	0	0	0.02
85	***Epilobium obscurum***	0.08	0.43	0	0	0	0	0.09	0	0.06
86	***Epilobium parviflorum****	0.00	0	0	0	0	0.01	0.00	0.03	0.01
87	***Epilobium roseum****	0.15	0	0	0	0	0.13	0.01	0.07	0.11
88	***Epilobium sp.***	0.15	0.01	0.02	0	0	0.29	0.02	0.13	0.15
89	*Erica cinerea*	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0.00
90	***Erodium cicutarium/lebelii***	0.00	0.06	0	0	0	0.03	0.17	0.55	0.08
91	***Erophila verna***	0.00	0.04	0	0	0	0	0.29	0.29	0.05
92	***Eupatorium cannabinum***	0.00	0	0.09	0	0	0.09	0.01	0.45	0.07
93	*Euphorbia cyparissias*	0	0	0	0	0	0	0	0	P
94	*Euphrasia sp*	0	0.43	0	0	0	0	0	0	0.01

	Animal species	Cattle	Deer	Donkey	Goat	Hare	Horse	Rabbit	Sheep	Total
	N (dung samples)	277	258	14	3	50	68	195	112	977
	Total weight dung (g)	30947	1301	2940	1245	150	14280	5206	6890	62959
	Proportion germinable seeds	%	%	%	%	%	%	%	%	%
N°	Plant species									
95	***Fallopia convolvulus****	0	0	0	0	0	0.00	0	0.02	0.00
96	***Festuca arundinacea****	0.00	0	0	0	0	0	0	0	0.00
97	**Festuca filiformis***	0	0	0	0	0	0.01	0	0.00	0.00
98	Festuca ovina	0.68	0	0	0	0	0	0.01	0	0.33
99	Festuca pratensis	0.00	0	0	0	0	0	0	0	0.00
100	***Festuca rubra***	0.14	0	0.05	0	0	0.06	0.12	0.31	0.13
101	*Filipendula ulmaria*	0	0	0	0	0	0	0.09	0	0.01
102	***Galium aparine****	0.04	0	1.37	0	0	0.07	0.02	0	0.10
103	***Galium mollugo***	0.02	0	1.24	0.33	0	0.17	0.05	0.01	0.12
104	***Galium palustre***	0.00	0	0	0	0	0.01	0	0	0.01
105	*Galium saxatile*	0.08	0.43	0	0	2.04	0	0	0	0.05
106	***Galium uliginosum****	0.02	0	0	0	0	0.33	0	0	0.08
107	***Galium verum***	0.07	0	1.37	0	0	0.41	0.14	2.10	0.43
108	*Genista sagittalis*	0	0	0	0	0	0	0	0	P
109	*Gentiana campestris*	0	16.02	0	0	0	0	0	0	0.33
110	*Gentiana cruciata*	0	1.34	0	0	0	0	0	0.03	0.03
111	***Geranium molle***	0.06	0.20	0.11	0	0	0.16	0.43	0.17	0.13
112	***Geranium robertianum****	0.00	0	0	0	0	0	0	0	0.00
113	*Glyceria fluitans*	0.00	0	0	0	0	0	0	0	0.00
114	***Gnaphalium uliginosum***	0.08	0	0	0	0	0.07	0	0.01	0.06
115	***Helianthemum nummularium***	0.10	0	0	4.90	0	0.01	0	0.25	0.18
116	*Heracleum sphondilium*	0	0	0	0	0	0	0	0	P
117	*Herniaria hirsuta*	0.01	0.04	0	0	0	0	1.81	0.03	0.16
118	***Hieracium umbellatum****	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0.00
119	***Holcus lanatus***	1.22	0.43	2.04	0	2.04	2.64	5.28	0.29	1.78
120	***Hydrocotyle vulgaris****	0.01	0	0	0	0	0.03	0	0	0.01
121	***Hypericum perforatum****	0.00	0	0	0	0	0	0	0.09	0.01
122	***Hypericum tetrapterum****	0.00	0	0	0	0	0	0	1.23	0.13
123	***Hypochaeris radicata****	0	0	0.05	0	0	0	0.00	0	0.00
124	*Juncus acutiflorus*	7.28	0.38	0	0	2.04	0	0.09	0	3.62
125	***Juncus articulatus***	1.42	2.17	0.39	0	2.04	8.19	0.52	0.56	2.74
126	***Juncus bufonius***	21.83	9.21	0.37	0	0	19.84	0.41	0.08	15.55
127	*Juncus effusus*	1.62	2.17	0	0	10.20	0	0.27	0	0.89
128	*Juncus gerardii*	0	0	0	0	0	0	0	0	P
129	***Juncus inflexus***	0.11	4.85	0	0	0	0.01	0.25	0	0.18
130	*Juncus squarosus*	0.08	2.17	0	0	2.04	0	0.06	0	0.09
131	***Juncus subnodulosus****	0.00	0	0	0	0	0	0	0.01	0.00
132	**Koeleria albescens***	0	0	0.07	0	0	0.00	0.03	0	0.01
133	Lathyrus pratensis	0.00	0	0	0	0	0	0	0	0.00
134	*Leontodon autumnalis*	0.00	0	0	0	0	0	0	0	0.00
135	*Leontodon hispidus*	0	0	0	0	0	0	0	0.03	0.00
136	***Leontodon saxatilis****	0	0	0.02	0	0	0.00	0.14	0.13	0.03
137	*Ligustrum vulgare*	0	0	0	0.22	0	0	0	0	0.00
138	*Linum catharcticum*	0.17	0	0	0	0	0	0	0	0.08
139	*Lithospermum officinale*	0	0	0	0.11	0	0	0	0	0.00
140	*Lolium perenne*	0.51	0	0	0	0	0	0.00	0.78	0.33
141	***Lotus corniculatus***	0.01	0	0	0.67	0	0.00	0	0.39	0.06
142	***Lotus pedunculatus***	0.00	0	0	0	0	0.01	0	0	0.00
143	***Luzula campestris***	0.01	0	0	0	0	0.08	0.01	0.03	0.03
144	*Luzula multiflora*	0.40	0.43	0	0	2.04	0	0.09	0	0.22
145	*Luzula sylvatica*	0	0.43	0	0	0	0	0	0	0.01
146	***Lychnis flos cuculi****	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0.00

	Animal species	Cattle	Deer	Donkey	Goat	Hare	Horse	Rabbit	Sheep	Total
	N (dung samples)	277	258	14	3	50	68	195	112	977
	Total weight dung (g)	30947	1301	2940	1245	150	14280	5206	6890	62959
	Proportion germinable seeds	%	%	%	%	%	%	%	%	%
N°	Plant species									
147	***Lycopus europaeus***	1.02	0	0	0	0	0.10	0	0.35	0.56
148	***Lysimachia vulgaris****	0.00	0	0	0	0	0.02	0	0	0.01
149	***Lythrum salicaria****	0.17	0	0.57	0	0	0.25	0	0.08	0.18
150	*Matricaria discoidea*	0.00	0	0	0	0	0	0	0	0.00
151	***Matricaria matricarioides***	0.08	0	0	0	0	0	0.00	0	0.04
152	***Medicago arabica****	0	0	0	0	0	0.00	0	0.02	0.00
153	***Medicago lupulina***	0.00	0	0.34	0.11	0	0.01	0	0.33	0.06
154	***Medicago minima***	0.00	0.01	0	0	0	0	0	0.01	0.00
155	*Melampyrum pratense*	0.00	0	0	0	0	0	0	0	0.00
156	***Mentha aquatica****	0.07	0	0	0	0	0.07	0	0.01	0.05
157	*Mentha arvensis*	0.00	0	0	0	0	0	0	0.02	0.00
158	*Mentha pulegium*	0	0.15	0	0	0	0	0	0	0.00
159	*Mentha suaveolens*	0	0.48	0	0	0	0	0	0	0.01
160	***Mercurialis annua***	0	0	0	0	0	0	0	1.80	0.19
161	*Moenchia erecta*	0.00	0	0	0	0	0	0	0	0.00
162	*Molinia caerulea*	0.08	0	0	0	0	0	0	0	0.04
163	*Montia fontana*	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0.00
164	**Myosotis arvensis**	0	0	0	0	0	0.00	0.02	0	0.00
165	Myosotis discolor	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0.00
166	**Myosotis ramosissima***	0.00	0	0	0	0	0.00	0.01	0.61	0.07
167	Myosotis scorpioides	0	0	0	0	0	0	0.09	0	0.01
168	Myosotis stricta	0	0.12	0	0	0	0	0.12	0	0.01
169	Nardus stricta	0.08	0	0	0	0	0	0	0	0.04
170	***Oenothera glazioviana****	0.03	0	0.44	0	0	0.06	0.00	0.22	0.07
171	***Ononis repens****	0.00	0	0	0	0	0.00	0	0.10	0.01
172	***Ornithopus perpusillus***	0.00	0	0	0	0	0	0	0.17	0.02
173	*Orobanche caryophyllacea*	0	0	0	0	0	0	0	0	P
174	*Papaver rhoeas*	0	0.01	0	0	0	0	0	0	0.00
175	***Phleum arenaria***	0	0	0	0	0	0	0.00	0.24	0.03
176	***Phleum pratense****	0.02	0	1.44	0	0	0.15	14.47	7.57	2.11
177	*Pimpinella major*	0	0	0	0	0	0	0	0	P
178	***Plantago coronopus***	0.01	0.01	0.02	0	0	0.15	2.01	0.59	0.27
179	***Plantago lanceolata***	0.51	0	0.37	0	0	0.06	0.17	1.32	0.43
180	***Plantago major***	1.94	0	0.99	1.13	0	0.54	0.02	0.01	1.15
181	*Poa angustifolia*	0.04	0	0	0	0	0	0	0	0.02
182	***Poa annua***	0.74	4.59	0.55	0	0	3.83	2.40	0.24	1.58
183	***Poa pratensis***	9.11	0	3.41	0	0	3.73	0.52	5.52	6.13
184	***Poa trivialis***	3.86	0.07	3.85	0	0	3.11	0.25	0.35	2.85
185	***Poaceae spp***	0.01	0	0	0	0	0.00	0	0	0.00
186	***Polygonum aviculare***	0.08	0	0	0.33	0	0.00	0	1.45	0.20
187	*Polygonum convolvulus*	0	0	0	0.99	0	0	0	0	0.02
188	*Polygonum hydropiper*	0	0.09	0	0	0	0	0	0	0.00
189	*Polygonum lapathifolium*	0	0	0	0.63	0	0	0	0	0.01
190	*Polygonum persicaria*	0.00	0	0	0	0	0	0	0	0.00
191	***Potentilla anserina****	0.00	0	0	0	0	0.00	0	0	0.00
192	*Potentilla erecta*	0.08	0	0	0	0	0	0	0	0.04
193	***Potentilla reptans****	0.09	0	0	0	0	0.16	0.03	0.01	0.09
194	*Potentilla tabernaemontani*	0.00	0	0	0	0	0	0	0	0.00
195	*Prunella grandiflora*	0.00	0	0	0	0	0	0	0	0.00
196	***Prunella vulgaris***	0.26	0.43	0	0	0	0.07	0	0	0.15
197	*Pyrus communis*	0	0	0	0.11	0	0	0	0	0.00
198	*Ranunculus acris*	0.08	0	0	0	0	0	0	0	0.04

	Animal species	Cattle	Deer	Donkey	Goat	Hare	Horse	Rabbit	Sheep	Total
	N (dung samples)	277	258	14	3	50	68	195	112	977
	Total weight dung (g)	30947	1301	2940	1245	150	14280	5206	6890	62959
	Proportion germinable seeds	%	%	%	%	%	%	%	%	%
N°	Plant species									
199	***Ranunculus bulbosus****	0.00	0	0	0	0	0	0	0	0.00
200	*Ranunculus flammula*	0.08	0	0	0	0	0	0	0	0.04
201	*Ranunculus parviflorus*	0.05	0.12	0	0	0	0	0	0	0.03
202	***Ranunculus repens***	0.98	0	0.02	0	0	0.24	0	0.00	0.54
203	***Ranunculus sceleratus****	0.00	0	0	0	0	0.00	0	0	0.00
204	***Ranunculus trichophyllus****	0	0	0	0	0	0.00	0	0.03	0.00
205	*Rhinanthus minor*	0.08	0	0	0	0	0	0	0	0.04
206	*Rosa spp.*	0	0	0	1.26	0	0	0	0	0.03
207	***Rubus caesius***	0.03	0	0.07	0.78	0	0.14	0.37	0.79	0.18
208	*Rubus idaeus*	0	0	0	0.86	0	0	0	0	0.02
209	*Rumex acetosa*	0.00	0	0	0	0	0	0	0	0.00
210	***Rumex acetosella***	0.16	0	0	0	0	2.37	9.90	0.05	1.45
211	***Rumex conglomeratus****	0.06	0	0	0	0	0.04	0.02	0.01	0.04
212	***Rumex crispus****	0.00	0	0.02	0	0	0.02	0	0.04	0.01
213	***Rumex obtusifolius***	1.25	0	0	0	0	0.00	0.01	0.01	0.62
214	***Rumex sp.***	0.01	0	0	0	0	0.01	0	0.07	0.01
215	***Sagina nodosa****	0.00	0	0	0	0	0	0	0	0.00
216	***Sagina procumbens / apetala***	7.86	5.14	0.02	0	2.04	3.39	9.03	0.22	5.54
217	*Salix repens*	0.08	0	0	0	0	0	0	0	0.04
218	*Salix sp.*	0	0	0	0	0	0	0.00	0	0.00
219	***Samolus valerandi****	0	0	0	0	0	0.02	0	0.13	0.02
220	*Sarothamnus scoparius*	0	0	0	0	0	0	0	0	P
221	***Saxifraga tridactylites***	0	0	0	0	0	0	0.01	0.01	0.00
222	*Scirpus holoschoenus*	0.01	0.07	0	0	0	0	0	0	0.00
223	***Scirpus setaceus***	0.10	0	0	0	0	0.06	0	0	0.06
224	***Sedum acre***	0.02	0	0	0	0	0.07	0.43	0.27	0.09
225	***Senecio jacobaea***	0.06	0	0.21	0	0	0.60	0.76	0.51	0.29
226	***Senecio sylvaticus****	0.00	0	0	0	0	0.06	0.10	0	0.02
227	***Senecio vulgaris***	0.00	0	0	0	0	0.03	0.18	0.01	0.02
228	*Sherardia arvensis*	0.00	0.01	0	0	0	0	0	0	0.00
229	*Sieglingia decumbens*	0.45	0	0	0	0	0	0	0	0.22
230	*Silene dioica*	0	0	0	0	0	0	0	0	P
231	***Silene latifolia****	0.01	0	0.07	0	0	0.01	0.01	0.10	0.02
232	*Silene nutans*	0.08	0	0	0	0	0	0	0	0.04
233	***Solanum dulcamara****	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0.00
234	***Solanum nigrum****	0.00	0	0.02	0	0	0.03	0.10	0.14	0.03
235	***Sonchus asper***	0.00	0	0	0	0	0.00	0.02	0.50	0.06
236	***Sonchus oleraceus***	0.00	0	0.21	0	0	0.02	0.02	0.06	0.02
237	*Sorbus aucuparia*	0	0	0	0.22	0	0	0	0	0.00
238	*Sparganium erectum*	0	0	0	0	0	0	0.00	0	0.00
239	*Spergularia rubra*	0	0	0	0	0	0	0	0	P
240	*Spergularia salina*	0	0	0	0	0	0	0	0	P
241	*Stellaria alsine*	0	0	0	0	0	0	0.00	0	0.00
242	***Stellaria graminea***	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0.00
243	***Stellaria media***	0.40	14.31	0.16	0.13	0	0.66	2.15	0.09	0.84
244	*Stellaria nemorum*	0	0	0	0	0	0	0	0	P
245	*Stellaria uliginosa*	0.00	0	0	0	0	0	0	0	0.00
246	***Taraxacum sp.***	0.01	0	0	0	0	0.01	0	0.01	0.01
247	*Teucrium chamaedrys*	0	0	0	6.13	0	0	0	0	0.12
248	*Thymus pulegioides*	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0.00
249	***Trifolium arvense***	0.00	0	0	0	0	0.00	0	0.25	0.03
250	***Trifolium campestre***	0.07	0.05	0	0	0	0.02	0.01	0.22	0.06

	Animal species	Cattle	Deer	Donkey	Goat	Hare	Horse	Rabbit	Sheep	Total
	N (dung samples)	277	258	14	3	50	68	195	112	977
	Total weight dung (g)	30947	1301	2940	1245	150	14280	5206	6890	62959
	Proportion germinable seeds	%	%	%	%	%	%	%	%	%
N°	Plant species									
251	***Trifolium dubium****	0.02	0	0.25	0	0	0.23	0.06	0.63	0.15
252	*Trifolium pratense*	0.23	0	0	0	0	0	0	0	0.11
253	***Trifolium repens***	2.30	8.46	0.46	0.11	0	0.79	0.09	0.68	1.59
254	***Trifolium scabrum***	0	0.04	0	0	0	0	0	0.04	0.01
255	*Trifolium striatum*	0.00	0	0	0	0	0	0	0	0.00
256	*Trifolium subterraneum*	0.00	0	0	0	0	0	0	0	0.00
257	***Urtica dioica***	7.20	0	68.97	0	0	25.71	4.53	39.23	17.16
258	*Urtica urens*	0.02	0.62	0	0	0	0	0.03	0	0.02
259	*Vaccinium myrtillus*	0	0	0	0	0	0	0	0	P
260	*Vaccinium vitis-idaea*	0	0	0	0	0	0	0	0	P
261	*Verbascum thapsus*	0	1.56	0	0	0	0	0	0	0.03
262	*Verbena officinalis*	0.08	0.50	0	0	0	0	0.09	0	0.06
263	*Veronica arvensis*	0.00	0	0	0	0	0	0.54	0	0.05
264	*Veronica beccabunga*	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0.00
265	***Veronica chamaedrys+arvensis***	0.79	0	1.47	1.31	0	5.71	7.48	1.73	2.59
266	***Veronica officinalis***	0.08	0	0	0	0	0.18	0.00	0	0.08
267	***Veronica serpyllifolia***	0.42	0	0	0	0	0.02	0.15	0.02	0.23
268	*Vicia angustifolia*	0.00	0	0	0	0	0	0	0	0.00
269	**Vicia cracca***	0	0	0.02	0	0	0.00	0	0.01	0.00
270	Vicia lathyroides	0	0	0	0	0	0	0.00	0	0.00
271	*Viola arvensis*	0.08	0	0	0	0	0	0.00	0	0.04
272	***Viola curtisii****	0	0	0	0	0	0.00	0	0	0.00
		100	100	100	100	100	100	100	100	100

9.10 Complementarity of epi-and endozoochory of plant seeds by free ranging donkeys

(Complementariteit van epi- en endozoöchorie van plantenzaden bij vrijlevende ezels [in het VNR de Houtsaegerduinen])

Martine COUVREUR[1], Er ic COSYNS[2], Martin HERMY[1] and Maurice HOFFMANN[2,3]

[1] Laboratorium voor Bos, Natuur en Landschap, Katholieke Universiteit Leuven, Vital Decosterstraat 102, B-3000 Leuven

[2] Onderzoeksgroep Terrestrische Ecologie, Vakgroep Biologie, Universiteit Gent, K. L. Ledeganckstraat 35, B-9000 Gent

[3] Onderzoekscel Landschapsecologie en Natuurbeheer, Instituut voor Natuurbehoud, Kliniekstraat 25, B-1070 Brussel

Published in
Ecography 27 (2005): 37-48

9.10.1 Samenvatting

Epizoöchorie en endozoöchorie zijn algemeen erkende lange afstand dispersiemechanismen, maar hun relatief belang werd tot nu toe weinig bestudeerd. Hier worden epi- en endozoöchorie door ezels, die foerageren in een ca. 80 ha groot kustduinecosysteem (VNR De Houtsaegerduinen), met elkaar vergeleken door in vitro kieming van zoöchoor materiaal, verkregen door het borstelen van de vacht en het verzamelen van mest. Er werden 6675 kiemplanten geïdentificeerd van in totaal 66 plantensoorten, wat overeenkomt met 20% van de in het gebied aanwezige flora. Van de 66 soorten, verschenen er slechts 16 in zowel epi- als endozoöchore stalen, wat duidelijk wijst op de complementariteit van beide mechanismen.. De soortensamenstelling in de zoöchoriemonsters reflecteert in belangrijke mate de seizoenale beschikbaarheid van de zaden en was zwak maar significant gecorreleerd met de soortabundatie in het studiegebied. De niet zoöchoor verbreidende plantensoorten uit het studiegebied verschillen van de wel zoöchoor verbreide zaden in zaadgrootte en –gewicht, planthoogte, levensduur, dispersiestrategie en zaadbankpersistentie. Verbreidingsrelevante plantkenmerken werden gebruikt om alle soorten uit het studiegebied in dispersiefunctionele planttypes in te delen. Epizoöchorie vertoonde een hogere specificteit voor dat mechanisme dan endozoöchorie en was geassocieerd met een smallere range van dispersiefunctionele planttypes.

De tekst van het volledige artikel is toegevoegd in bijlage.

10 Globale evaluatie en aanbevelingen

Maurice HOFFMANN[1,2] (red.)

[1] Onderzoeksgroep Terrestrische Ecologie, Vakgroep Biologie, Universiteit Gent, K. L. Ledeganckstraat 35, B-9000 Gent

[2] Onderzoekscel Landschapsecologie en Natuurbeheer, Instituut voor Natuurbehoud, Kliniekstraat 25, B-1070 Brussel

De doelstellingen voor het begrazingsbeheer[9] in de Vlaamse kustreservaten zijn globaal terug te voeren tot twee hoofdthema's:

1. In stand houden en bevorderen van de biodiversiteit, bij voorkeur van relatief duinspecifieke flora en fauna.
2. Bevorderen van de landschappelijke structuurheterogeniteit, die op zich ook verondersteld wordt bij te dragen tot het eerste hoofdthema en die door de verregaande verstruweling de laatste decennia sterk achteruit gegaan was.

Er wordt verwacht dat de geïntroduceerde grote grazers hiertoe bijdragen door hun selectieve graasactiviteiten en gedifferentieerd gedrag in functie van de landschapsstructuur. Van hun graasactiviteiten wordt verwacht dat competitieve graminoïde plantensoorten worden onderdrukt door preferentiële begrazing ten voordele van beter tegen begrazing beschermde, specifieke duinsoorten, die veelal gecatalogeerd worden als stresstolerante plantensoorten (Cosyns & Hoffmann, 2004).

Voor de duinen kunnen de grazerdoelstellingen als volgt geconcretiseerd worden (zie ook de specifieke begrazingsdoelstellingen voor de Vlaamse natuurreservaten Westhoek, Houtsaegerduinen en IJzermonding in hoofdstuk 1.3.1 t.e.m. 1.3.3 bij wijze van voorbeeld; Hoys et al. 1996a, b; Hoffmann et al., 1996):

1. Terugdringen van de dominantie van competitieve, ruige grassen (i.e. grassoorten die een sterke strooiselaccumulatie vertonen, b.v. *Calamagrostis epigejos, Arrhenatherum elatius, Holcus lanatus*), waardoor open ruimte gecreëerd wordt, waarin nieuwe, duinspecifieke flora-elementen zich kunnen vestigen. Van de herbivoren wordt verder verwacht dat zij positief en eventueel zelfs "gericht" (daarom niet "gewild") bijdragen tot de introductie van zaden van duingraslandsoort door epi- of endozoöchorie.
2. Verhogen van de structuurdiversiteit in graslanden door al dan niet door de ruimtelijke context ingegeven, selectieve graasdruk en het mechanisme van associatieve resistentie (i.e. bescherming van smakelijke plantensoorten door omgevende onsmakelijke plantensoorten; De Fré, 2001; Bossuyt & al., in druk) ten voordele van entomofauna van graslanden en ter bevordering van de landschappelijke differentiatie.
3. Onderhouden van duingraslanden met behoud van de specifieke flora en fauna ervan en verrijking ervan met fauna-elementen gebonden aan een hogere landschappelijke structuurdiversiteit of gebonden aan de herbivoren zelf (coprofage fauna en fungi (de laatste werd hier niet onderzocht)).
4. Stoppen en eventueel terugdringen van de struweeluitbreiding door selectieve graasdruk of andere struweel(vormers) beïnvloedende gedragsvromen.
5. Het vrijwaren van ontstruweelde gebieden van herverstruweling en ruderalisering door ruderalen en competitieve plantensoorten en ontwikkeling ter plaatse van meer duinspecifieke graslanden (*Polygalo-Koelerion, Plantagini-Festucion*).
6. Een natuurlijker spontane verbossing, niet alleen gestuurd door primaire successiemechanismen maar tevens beïnvloed door grazeractiviteiten (zaadverbreiding, kiemplant- en juveniel consumptie).

Werden deze doelstellingen bereikt na acht jaar jaarrond begrazingsbeheer in de onderzochte natuurreservaten?

Om dit na te gaan, werd enerzijds studie gemaakt van de herbivoren zelf, om na te gaan of hun gedrag beantwoordde aan het vooropgestelde verwachtingspatroon en of zij via hun activiteiten mogen verwacht worden bij te dragen tot de verbreiding van plantenzaden van duingraslandsoorten. De resultaten hiervan zijn terug te vinden in de doctoraten van Lamoot (2004), Cosyns (2004) (hoofdstuk 2 en 9 van dit rapport) en Couvreur (2005). We vatten hierna samen wat de bevindingen zijn en evalueren aan de hand van de conclusies geformuleerd in voormelde doctoraten (zie ook Hoffmann et al., 2005; Couvreur et al., 2005). Aan de hand van de herbivoorbevindingen komen we tot enkele aanbevelingen betreffende de continuering van de veelheid aan ingezette herbivoorsoorten, dit primair vanuit het perspectief van de

[9] Het duinbeheer heeft uiteraard nog andere streefdoelen, zoals het stimuleren van hoogdynamische geomorfologische processen, waaronder de verstuiving van duinen, de vorming van efemere en embryonale duinen, het behoud of herstel van een natuurlijke grondwaterhuishouding, het herstel van ecologische gradiënten ter hoogte van zout-zoet contactmilieus, maar deze zijn niet rechtstreeks gekoppeld aan begrazing als beheersmaatregel.

herbivoor (geschiktheid van het duinlandschap voor de verschillende grazers) en niet zozeer vanuit de beheersdoelstellingen.
Gedrag en zaadverbreiding zijn echter slechts middelen om de werkelijke doelstellingen te bereiken. Daarom werden anderzijds ook de meest relevant of indicatief geachte responsvariabelen opgevolgd, waarover gerapporteerd werd in hoofdstuk 4 t.e.m. 8 van dit rapport. We vatten hierna de bevindingen hierover samen en evalueren in welke mate de biologische doelstellingen van het begrazingsbeheer bereikt werden. Beide benaderingen gecombineerd leiden uiteindelijk tot een aantal aanbevelingen voor de verdere inzet van grote grazers als hoofdbeheerder van de Vlaamse kustreservaten.

10.1 Habitatgebruik, foerageergedrag en dieet van grote herbivoren

Aangezien de in de Vlaamse kustreservaten ingezette herbivoren meestal in verschillende gebieden grazen, elk met hun eigen gebiedsspecifieke ruimtelijke context en soortensamenstelling, kunnen we hun habitatgebruik en foerageergedrag in een absolute zin niet zomaar met elkaar vergelijken. Om toch een zekere betrouwbare vergelijking te kunnen maken, dienen we dit te doen op een laag resolutieniveau. Hoewel gedragswaarnemingen initieel op een zeer hoog resolutieniveau van plantensoort en vegetatietype weren gedaan (onderscheid tussen verschillende struweel- en graslandtypes bijvoorbeeld), brengen we daarom vegetatietypes samen tot hoofdzakelijk structureel gedefinieerde eenheden, met name grazige vegetaties, struweel en bos. Zelfs dan blijft een doorgedreven vergelijking soms af te raden, aangezien er blijvende floristische en structurele contextverschillen (ruimtelijke verdeling van de structuurelementen) optreden tussen de gebieden. Veiliger zijn de vergelijkingen van herbivoren die in hetzelfde gebied grazen (Shetland pony en Schots hooglandrund in Westhoek-zuid enerzijds en Konik pony en Schots hooglandrund in Westhoek-noord anderzijds). Toch zijn we ervan overtuigd dat algemene conclusies kunnen geformuleerd worden op het voormelde lage resolutieniveau. Uit tabel 10.1 blijkt direct dat rund, verschillende paardachtigen (Shetland, Konik en Haflinger pony) en ezels behoorlijk grote verschillen vertonen in graastijdinvestering. Terwijl de enige herkauwer slechts 38 % aan grazen besteed (exclusief herkauwtijd wel te verstaan), ezels spenderen meer dan de helft van hun tijd aan grazen, terwijl de paardachtigen daarvoor tot 75% van hun tijd nodig hebben. Alle grazers vertonen uitgesproken voorkeur voor grazige vegetaties en graminoïde plantensoorten. Geen van de bestudeerde herbivoren vertoont veel interesse voor struwelen of houtige gewassen, maar er treden wel interspecifieke verschillen op. Runderen grazen vaker in een "verhoute omgeving" dan paardachtigen; ezels vertonen een intermediaire positie. Binnen de houtige omgeving, focust bovendien geen van de diersoorten focust op de houtige planten als voedselobject, ze behouden hun graminoïde voorkeur. Voor zover uitgedrukt in aantal happen, vertoont de consumptie van kruiden nauwelijks verschil met houtige planten, ze worden veel minder geconsumeerd dan graminoïden door alle bestudeerde herbivoren (tabel 10.1).

Tabel 10.1 – (aangepaste samenvatting van tabel 2.36) Gemiddelde waarden van verschillende graasvariabelen.
Gebaseerd op continue observaties tijdens zesurige sessies (Lamoot et al., 2004), gemiddelde over 1 jaar voor Schots hooglandrund (R) , Shetland pony (S) en Haflinger pony (H) en over 3 jaar voor ezels (E); De onderscheiden globale vegetatietypes zijn grazige vegetatie, struweel en (open) bos. Onderscheiden voedselklassen zijn graminoïden (in feite alle monocotylen), kruiden (niet-houtige dicotylen) en houtige planten. GT(%): percentage van de totale tijd, die gespendeerd wordt aan grazen; hapsnelheid: aantal happen per minuut grazen; n.b.: gegevens niet beschikbaar. Gemiddeld lichaamsgewicht: Schots hooglandrund koeien: 481 ± 21 kg; Hooglandstier: 520 ± 43 kg; Shetland merrie: 205 ± 8 kg; ezelmerries: 175 ± 7 kg (geen gegevens beschikbaar voor Haflinger). Hooglandrund en Shetland pony's grazen in het VNR De Westhoek (zuidelijk begrazingsblok, ca. 60 ha groot), ezels grazen in het VNR Houtsaegerduinen (ca. 79 ha), Haflinger grazen in de Dune fossile de Ghyvelde (begraasd oppervlak ca. 60 ha). Aangepast van Lamoot (2004).

Afhankelijke variabele	Verklarende variabele	R	S	E	H
Algemene graasvariabelen					
GT (%)		38	71	56	68
# happen per uur		703	1339	444	n.a.
Hapsnelheid		29.2	31.5	14.3	n.a.
GT (%) per habitat					
	Grazig	59	77	70	95
	Struweel	24	13	23	3
	(Open) bos	17	10	10	2
% happen per habitat					
	Grazig	75	81	74	n.a.
	Struweel	14	9	17	n.a.
	(Open) bos	11	10	9	n.a.
% van happen per voedselklasse					
	Graminoiden	87	91	80	n.a.
	Niet-houtige dicotylen	8	9	11	n.a.
	Houtige dicotylen	5	0	9	n.a.
% van happen per habitat en per voedselklasse					
	Grazig				
	Graminoiden	65	74	59	n.a.
	Niet-houtige dicotylen	6	7	8	n.a.
	Houtige dicotylen	4	0	7	n.a.
	Struweel				
	Graminoiden	12	8	14	n.a.
	Niet-houtige dicotylen	1	1	2	n.a.
	Houtige dicotylen	1	0	1	n.a.
	(Open) bos				
	Graminoiden	10	9	7	n.a.
	Niet-houtige dicotylen	1	1	1	n.a.
	Houtige dicotylen	0	0	1	n.a.

Op een hoger resolutieniveau naar indicaties voor habitatpreferentie voor grazen kijkend (tabel 2.37), waarbij de relatieve oppervlakte van elk van de habitats in rekening wordt gebracht, zien we dat graslanden, indien beschikbaar, sterk geprefereerd worden, gevolgd door ruig grasland, indien geen kortgrazig grasland aanwezig is (geval in Ghyvelde). Ezels vermijden struweel sterk, terwijl alle grazige habitats sterk geprefereerd worden. De enige herbivoorsoort die enige voorkeur vertoont voor (open) bos zijn de runderen. We moeten echter herinneren aan het feit dat de verschillen tussen de gebieden qua ruimtelijke rangschikking van de habitats niet in deze beschouwing kunnen verrekend worden.
Gemiddelde graastijd en gemiddelde graastijd per ha van een welbepaald vegetatietype geven een goed algemeen beeld van de consumptie binnen die vegetatietypes, en daarmee over de potentiële impact van begrazing hierop (tabel 10.2). Met de verschillen in ruimtelijke context tussen de duingebieden, valt toch meteen op dat ezels meer tijd spenderen in spaarzaam begroeide open duinhabitats dan runderen en Shetland pony's, hoewel ze dit niet de hele observatietijd van drie jaar doen. De data worden sterk beïnvloed door het feit dat runderen veel minder tijd spenderen aan grazen dan de paardachtigen en ezels. Hoewel de runderen preferentie vertonen voor grasland en grasland met struikinvasie, spenderen ze beduidend minder graastijd in die vegetatietypes dan de Shetland pony's, die in hetzelfde gebied grazen.

Tabel 10.2 - (aangepaste samenvatting van tabel 2.37). Gemiddelde graastijd per uur, geregistreerd gedurende aaneensluitende sessies van zes uur, uitgedrukt in minuten per uur en gemiddelde dagelijkse graastijd per ha (min/ha) van een welbepaald vegetatietype bij Schots hooglandrund (R), Shetland pony (S), beide in Westhoek-zuid grazend (data van 2001) en ezels (E), grazend in de Houtsaegerduinen (data van 1998 en 2000). GT: graastijd in minuten per uur, exclusief herkauwtijd (runderen).

Vegetatietype	Westhoek-zuid				Houtsaegerduinen			
	2001				1998		2000	
	R	R	S	S	E	E	E	E
	$min.h^{-1}$	$min.ha^{-1}$	$min.h^{-1}$	$min.ha^{-1}$	$min.h^{-1}$	$min.ha^{-1}$	$min.h^{-1}$	$min.ha^{-1}$
Grasland	6.5	7	13.0	14	6.3	10	3.3	5
Mosduin en open vegetatie	0.3	0.4	2.3	2	11.0	10	5.3	5
Ruig grasland	1.5	2	7.3	10	5.2	9	3.7	7
Grasland met struikinvasie	3.3	5	5.7	8	1.2	4	1.3	5
Ruigte	2.0	2	4.5	5	1.7	5	8.2	13
Struweel	5.5	1.3	5.3	1.3	0.6	0.7	8.3	1
(open) bos	3.8	3	4.2	3	7.3	5	0.7	0.5
GT in $min.h^{-1}$	22.9		42.3		33.3		30.8	

De bestudeerde herbivoren vertonen een zeer breed spectrum aan plantensoorten en –delen in hun dieet. Observaties bij de Konik pony's in het VNR Westhoek-noord tonen aan dat zij minstens 114 plantensoorten behapten, ezels in het VNR Houtsaegerduinen behapten minstens 138 verschillende plantensoorten (Hoffmann et al., 21001; Cosyns et al., 2001; Cosyns & Hoffmann, 2004; Cosyns, ongepubliceerde data), runderen in de Westhoek-noord smaakten minstens 104 soorten (Cosyns & Hoffmann, 2004), terwijl Shetland pony's in Westhoek-zuid minstens 81 plantensoorten behapten (Goerlandt, 1999). Tabel 10.3 vermeldt de 15 meest behapte soorten tijdens de zaadzettingsperiode (mei tot oktober) en dit per herbivoorsoort, die graast in de Westhoek en Houtsaegerduinen. Deze getallen hangen niet alleen van dieetpreferentie van de herbivoren, maar ook van de beschikbaarheid van de respectievelijke plantensoorten. Ze zijn evenmin eenduidig qua aanduiding van de absolute impact op de betreffende plantensoorten. Zeldzame soorten die slechts nu en dan behapt worden kunnen veel meer te lijden hebben (b.v. *Clematis vitalba* in tabel 10.3 of kiemplanten en juvenielen van *Quercus robur* of *Fraxinus excelsior*) dan algemenere soorten (bv. de meeste graminoïden en houtige planten in tabel 10.3). Zoals reeds eerder opgemerkt, blijken opnieuw alle herbivoren graminoïden het meest frequent te behappen, met *Calamagrostis epigejos, Holcus lanatus, Festuca juncifolia* en *Poa trivialis* als belangrijkste "slachtoffers".

Tabel 10.3 – De 15 meest frequent behapte plantensoorten per herbivoorsoort in verschillende natuurreservaten tijdens de periode van zaadzetting (mei-oktober).
Data grotendeels gebaseerd op Cosyns (2004 en Cosyns (ongepubliceerde data). Wz: Westhoek-zuid; Wn: Westhoek-noord; H: Houtsaegerduinen; herbivoren: R: Schots hooglandrund; S: Shetland pony; K: Konik pony; E: Ezel. Getallen vertegenwoordigen het percentage happen van het totale aantal geregistreerde happen; het kan gaan over happen van de volledige plant, van stengels, bladeren, wortelstokken, bloemgestellen, vruchten of zelfs strooisel.

Site	Wn	Wz	Wz	Wn	H
Herbivoor	R	R	S	K	E
Aegopodium podagraria		0,22			
Agrostis stolonifera	1,20		1,43	1,43	
Ammophila arenaria					2,08
Arenaria serpyllifolia				0,81	
Arrhenatherum elatius					4,62
Avenula pubescens					1,83
Betula pendula		0,26			
Bromus sterilis					7,42
Calamagrostis canescens	1,34			2,84	
Calamagrostis epigejos	9,27	3,40	8,52	**20,64**	9,67
Carex arenaria			0,75	0,59	**18,11**
Carex disticha			0,40		
Carex flacca				0,56	
Carex riparia		0,57			
Cerastium semidecandrum					2,54
Cirsium arvense			1,85	0,75	
Claytonia perfoliata	5,05		0,98	0,92	
Clematis vitalba		1,10			
Crataegus monogyna		0,76			
Elymus repens					2,60
Eupatorium cannabinum				1,06	
Festuca juncifolia					15,46
Festuca rubra			0,33		
Galium aparine	0,69				
Holcus lanatus	**20,99**	**24,20**	**17,91**	18,10	
Juncus bufonius	0,51		0,16	0,91	
Juncus inflexus			0,14		
Juncus subnodulosus	0,53	4,10	1,13	2,11	
Koeleria albescens					1,94
Ligustrum vulgare	0,98	0,30			
Lycopus europaeus	5,89				
Lythrum salicaria	1,44				
Phleum arenarium					2,31
Phragmites australis			0,16		
Poa pratensis			1,36	0,71	1,38
Poa trivialis	16,49	19,30	1,26	11,93	1,52
Populus alba					1,95
Prunus spinosa		1,30			
Rosa pimpinellifolia		1,60			7,05
Rubus caesius	0,50	1,10	0,48	0,76	
Salix cinerea	1,08	0,37			
Salix repens		1,10			
Urtica dioica	2,13				

10.2 Herbivoorbijdrage tot endozoöchore zaadverbreiding

In serreomstandigheden kiemden niet minder dan 138 planttaxa uit de in de kustreservaten verzamelde mest van Schots hooglandrund, Galloway, Haflinger, Konik of Shetland pony, Mergellandschaap, ezel en konijn (tabel 10.4). Dit geeft een belangrijke indicatie van de potentiële bijdrage van endozoöchorie tot zaadverbreiding. Het totale aantal soorten dat ooit in de literatuur en in het onderzoek van Cosyns (2004) vermeld wordt van de gematigde streken als potentieel endozoöchoor door hoefdieren verbreide planten bedraagt zelfs 272 soorten (Cosyns, 2004). Data over epizoöchorie wijzen in een vergelijkbaar grote potentiële bijdrage tot de zaadverbreiding (Couvreur et al., 2005). Binnen de Vlaamse westkustdata merken we op dat runderen, Konik pony's en schapen de betere verbreiders lijken te zijn, aangezien een beduidend grotere aantal zaden uit hun mest kiemt. Ezels en konijnen lijken daarbij iets minder goed te 'presteren'. Deze observaties zijn echter afhankelijk van het aantal zaden en plantensoorten dat beschikbaar is in de begraasde terreinen, en deze zullen onderling grote verschillen vertonen. Het is goed mogelijk dat dit aantal in de Houtsaegerduinen (ezels) lager is dan in bv. Westhoek-noord (Schot hooglandrund en Konik).

Tabel 10.4 – Plantensoorten waarvan zaden kiemen uit vers in het veld verzamelde mest van verscheidene ungulate en lagomorfe herbivoorsoorten uit verschillende sites in de Vlaamse kustduinen.
Monsters werden verzameld gedurende 7 veertiendaagse bemonsteringsperiodes in de periode 17 juli – 10 oktober 2000 (Claerbout, 2001), aangevuld met waarnemingen van Cosyns (2004). Bemonsteringsplaatsen: Wz: VNR Westhoek, zuidelijk begrazingsblok; Wn: VNR Westhoek, noordelijk begrazingsblok; H: VNR Houtsaegerduinen; Y: VNR Ter Yde; IJ: VNR IJzermonding; He: VNR D'Heye; D: NR De Doornpanne; G: NR Dune fossile de Ghyvelde. Herbivoorsoorten: Rund: Schots hooglandrund (Wz en Wn) en Galloway (He); Paardachtige: Haflinger pony (G), Shetland pony (Wz, D), Konik pony (Wn), Ezel (H); Schaap: Mergellandschaap (IJ, Y); Konijn (G, D, Y, IJ). Met een * worden die soorten aangeduid die alleen gemeld worden van mest van de Vlaamse kustreservaten (Cosyns, 2004). Data uit Claerbout (2001) en Cosyns (2004).

	Diersoort	Rund	Ezel	Paard	Konijn	Schaap
	Sites	Wz,Wn, He	H	G,Wn,Wz,D	G,D,IJ,Y	Y,IJ
	# meststalen	34	14	58	22	20
	totale mestvolume	85 L	35 L	145 L	55 L	50 L
N°	plantensoort					
1	*Achillea millefolium*	X	X	-	-	X
2	*Agrostis capillaris*	X	X	X	X	X
3	*Agrostis stolonifera*	X	X	X	X	X
4	*Aira praecox*	X	X	X	X	X
5	*Anagallis arvensis*	-	-	X	X	X
6	*Anchusa officinalis* *	-	-	X	-	-
7	*Anthoxanthum odoratum*	X	-	X	X	X
8	*Anthriscus caucalis*	X	X	X	X	X
9	*Aphanes inexpectata*	X	-	X	X	X
10	*Arabidopsis thaliana*	X	-	X	X	-
11	*Arenaria serpyllifolia*	X	X	X	X	X
12	*Artemisia vulgaris**	-	X	-	-	X
13	*Calamagrostis epigejos* *	X	X	X	X	X
14	*Calamagrostris canescens**	-	-	X	-	-
15	*Capsella bursa-pastoris*	X	X	X	X	X
16	*Cardamine hirsuta*	X	-	X	X	X
17	*Carex arenaria**	X	X	X	X	X
18	*Carex flacca**	X	-	X	-	X
19	*Carex trinervis**	-	-	X	-	-
20	*Carex viridula**	-	-	X	-	-
21	*Centaurium erythraea**	X	-	X	-	X
22	*Centaurium littorale**	X	-	X	-	X
23	*Cerastium fontanum*	X	X	X	X	X
24	*Cerastium semidecandrum*	X	-	X	X	-
25	*Chelidonium majus* *	-	X	-	-	-
26	*Chenopodium album*	X	X	X	X	X
27	*Chenopodium murale**	-	-	X	-	X
28	*Chenopodium rubrum*	-	-	X	X	X
29	*Cirsium arvense*	X	-	X	-	X

	Diersoort	Rund	Ezel	Paard	Konijn	Schaap
	Sites	Wz,Wn, He	H	G,Wn,Wz,D	G,D,IJ,Y	Y,IJ
	# meststalen	34	14	58	22	20
	totale mestvolume	85 L	35 L	145 L	55 L	50 L
N°	plantensoort					
30	*Claytonia perfoliata**	X	-	X	X	-
31	*Cochlearia danica**	-	-	X	X	X
32	*Conyza canadensis**	X	X	X	X	X
33	*Crepis capillaris*	X	X	-	X	X
34	*Cynoglossum officinale**	X	-	X	X	-
35	*Diplotaxis tenuifolia**	-	-	-	X	X
36	*Epilobium ciliatum**	X	X	X	-	-
37	*Epilobium hirsutum*	X	X	X	-	-
38	*Epilobium obscurum*	X	-	-	X	-
39	*Epilobium parviflorum**	X	-	X	X	X
40	*Epilobium roseum**	X	-	X	X	X
41	*Epilobium sp.*	X	X	X	X	X
42	*Erodium cicutarium/lebelii*	X	-	X	X	X
43	*Erophila verna*	X	-	-	X	X
44	*Eupatorium cannabinum*	X	X	X	X	X
45	*Fallopia convolvulus**	-	-	X	-	X
46	*Festuca arundinacea**	X	-	-	-	-
47	*Festuca filiformis**	-	-	X	-	X
48	*Festuca rubra*	X	X	X	X	X
49	*Galium aparine**	X	X	X	X	-
50	*Galium mollugo*	X	X	X	X	X
51	*Galium palustre*	X	-	X	-	-
52	*Galium uliginosum**	X	-	X	-	-
53	*Galium verum*	X	X	X	X	X
54	*Geranium molle*	X	X	X	X	X
55	*Geranium robertianum**	X	-	-	-	-
56	*Gnaphalium uliginosum*	X	-	X	-	X
57	*Helianthemum nummularium*	X	-	X	-	X
58	*Hieracium umbellatum**	-	-	-	-	X
59	*Holcus lanatus*	X	X	X	X	X
60	*Hydrocotyle vulgaris**	X	-	X	-	-
61	*Hypericum perforatum**	X	-	-	-	X
62	*Hypericum tetrapterum**	X	-	-	-	X
63	*Hypochaeris radicata**	-	X	-	X	-
64	*Juncus articulatus*	X	X	X	X	X
65	*Juncus bufonius*	X	X	X	X	X
66	*Juncus inflexus*	X	-	X	X	-
67	*Juncus subnodulosus**	X	-	-	-	X
68	*Koeleria albescens**	-	X	X	X	-
69	*Leontodon saxatilis**	-	X	X	X	X
70	*Lotus corniculatus*	X	-	X	-	X
71	*Lotus pedunculatus*	X	-	X	-	-
72	*Luzula campestris*	X	-	X	X	X
73	*Lychnis flos-cuculi**	X	-	-	-	-
74	*Lycopus europaeus*	X	-	X	-	X
75	*Lysimachia vulgaris**	X	-	X	-	-
76	*Lythrum salicaria**	X	X	X	-	X
77	*Matricaria matricarioides*	X	-	-	X	-
78	*Medicago arabica**	-	-	X	-	X
79	*Medicago lupulina*	X	X	X	-	X
80	*Medicago minima*	X	-	-	-	X
81	*Mentha aquatica**	X	-	X	-	X
82	*Mercurialis annua*	-	-	-	-	X

	Diersoort	Rund	Ezel	Paard	Konijn	Schaap
	Sites	Wz,Wn, He	H	G,Wn,Wz,D	G,D,IJ,Y	Y,IJ
	# meststalen	34	14	58	22	20
	totale mestvolume	85 L	35 L	145 L	55 L	50 L
N°	plantensoort					
83	*Myosotis arvensis*	-	-	X	X	-
84	*Myosotis ramosissima**	X	-	X	X	X
85	*Oenothera glazioviana**	X	X	X	X	X
86	*Ononis repens**	X	-	X	-	X
87	*Ornithopus perpusillus*	.X	-	-	-	X
88	*Phleum arenarium*	-	-	-	X	X
89	*Phleum pratense**	X	X	X	X	X
90	*Plantago coronopus*	X	X	X	X	X
91	*Plantago lanceolata*	X	X	X	X	X
92	*Plantago major*	X	X	X	X	X
93	*Poa annua*	X	X	X	X	X
94	*Poa pratensis*	X	X	X	X	X
95	*Poa trivialis*	X	X	X	X	X
96	*Poa sp*	X	-	X	-	-
97	*Polygonum aviculare*	X	-	X	-	X
98	*Potentilla anserina**	X	-	X	-	-
99	*Potentilla reptans**	X	-	X	X	X
100	*Prunella vulgaris*	X	-	X	-	-
101	*Ranunculus bulbosus**	X	-	-	-	-
102	*Ranunculus repens*	X	X	X	-	X
103	*Ranunculus sceleratus**	X	-	X	-	-
104	*Ranunculus trichophyllus**	-	-	X	-	X
105	*Rubus caesius*	X	X	X	X	X
106	*Rumex acetosella*	X	-	X	X	X
107	*Rumex conglomeratus**	X	-	X	X	X
108	*Rumex crispus**	X	X	X	-	X
109	*Rumex obtusifolius*	X	-	X	X	X
110	*Rumex sp.*	X	-	X	-	X
111	*Sagina nodosa**	X	-	-	-	-
112	*Sagina procumbens / apetala*	X	X	X	X	X
113	*Samolus valerandi**	-	-	X	-	X
114	*Saxifraga tridactylites*	-	-	-	X	X
115	*Scirpus setaceus*	X	-	X	-	-
116	*Sedum acre*	X	-	X	X	X
117	*Senecio jacobaea*	X	X	X	X	X
118	*Senecio sylvaticus**	X	-	X	X	-
119	*Senecio vulgaris*	X	-	X	X	X
120	*Silene latifolia**	X	X	X	X	X
121	*Solanum dulcamara**	-	-	X	-	-
122	*Solanum nigrum**	X	X	X	X	X
123	*Sonchus asper*	X	-	X	X	X
124	*Sonchus oleraceus*	.X	X	X	X	X
125	*Stellaria graminea*	X	-	-	-	-
126	*Stellaria media*	X	X	X	X	X
127	*Taraxacum sp.*	X	-	X	-	X
128	*Trifolium arvense*	X	-	X	-	X
129	*Trifolium campestre*	X	-	X	X	X
130	*Trifolium dubium**	X	X	X	X	X
131	*Trifolium repens*	X	X	X	X	X
132	*Trifolium scabrum*	-	-	-	-	X
133	*Urtica dioica*	X	X	X	X	X
134	*Veronica chamaedrys+arven*	X	X	X	X	X
135	*Veronica officinalis*	X	-	X	X	-

	Diersoort	Rund	Ezel	Paard	Konijn	Schaap
	Sites	Wz,Wn, He	H	G,Wn,Wz,D	G,D,IJ,Y	Y,IJ
	# meststalen	34	14	58	22	20
	totale mestvolume	85 L	35 L	145 L	55 L	50 L
N°	plantensoort					
136	*Veronica serpyllifolia*	X	-	X	X	X
137	*Vicia cracca**	-	X	X	-	X
138	*Viola curtisii**	-	-	X	-	-
	Totale aantal taxa	110	54	113	77	100

10.3 Deden de grazers wat van hen verwacht werd?

10.3.1 Habitatgebruik, foerageergedrag en dieet van geïntroduceerde herbivoren

10.3.1.1 Werden de voor betreding gevoelige vegetaties gespaard?

Gelet op de sterke correlatie tussen de tijdsverdeling van de respectievelijke gedragsvormen van de dieren per vegetatietype (de belangrijkste zijn grazen, lopen, stappen, rusten, (herkauwen), defeceren, urineren, sociaal gedrag), kunnen we de impact van alle gedragsvormen samen samenvattend omschrijven aan de hand van de belangrijkste activiteit, het grazen. We gaan daarbij wel voorbij aan het feit dat de absolute impact van de gedragsvormen niet noodzakelijk gelijk is per tijdseenheid. De impact wordt verondersteld grootst te zijn in die vegetatietypes waar de graasactiviteit het hoogst (langst) is, waarbij echter niet vergeten mag worden dat sommige vegetaties gevoeliger zijn voor herbivooractiviteiten (grazen, betreding en defecatie, mogelijk leidend tot nutriëntaanrijking) dan andere. Een goed voorbeeld zijn de gemeenschappen behorend tot het *Tortulo-Koelerion* (mosduinen) in vergelijking met de minder gevoelige gemeenschappen van het *Polygalo-Koelerion* (duingraslanden). In Westhoek-zuid werden de mosduinen, die geconcentreerd liggen in de hoge binnenduinrand, niet intensief gebruikt door rund en pony. Runderen foerageerden alleen in mosduinen tijdens de winter, terwijl pony's daar ook foerageerden in de lente. Ezels in de Houtsaegerduinen anderzijds, foerageren beduidend frequenter in mosduinen en open duinvegetaties, beide erg gevoelig voor structuurverstoring en daaropvolgende verstuiving. Toch kunnen we stellen dat de foerageeractiviteit geen bedreiging vormt voor de mosduinen. Wanneer de herbivoren niet foerageren maar doorheen mosduinen stappen, dan gebruiken ze vaste paden, waar slechts plaatselijke verstuiving teweeg gebracht kan worden. Houdt men rekening met een van de globale beheersdoelstelling in de Vlaamse kustreservaten, met name de herdynamisering van gefixeerde duinen en verstuiving, dan is lokaal door betredeing geïnduceerde verstuiving positief te evalueren. In functie van de doelstelling "behoud van botanisch en faunistisch waardevolle mosduinen" of "herdynamisering door verstuiving", lijkt het toch aan te raden dat bepaalde delen worden uitgesloten van herbivorie door grote grazers. Uit het invertebratenonderzoek bleek in ieder geval dat plaatselijk mosduinen in begraasde gebieden een achteruitgang kenden qua mosduinspecifieke arachnofauna.

10.3.1.2 Hebben de herbivoren sterke impact op struweelvegetaties?

De studie van het habitatgebruik toont een uitgesproken voorkeur van alle herbivoren voor grazige vegetaties en daarbinnen voor de graminoïde plantensoorten; deze plantvoorkeur blijft bestaan bij foerageren in struweel en bos. Alle grote herbivoren grazen veel minder tot niet in struweel, waardoor hun impact op dit vegetatietype aanzienlijk minder zal zijn. Er moet daarbij bovendien nog rekening gehouden worden met het relatieve oppervlak van elk van de vegetatietypes. De graasimpact op grazige vegetaties neemt daarmee in relatieve zin (per oppervlakte-eenheid) nog toe, aangezien in alle duingebieden (behalve Ghyvelde) grazige vegetaties veel minder oppervlak innemen dan struwelen. Hoewel runderen en ezels nog een redelijk deel van hun tijd spenderen in struweel, is de graasdruk hierop toch relatief gering, gelet op het grote oppervlak struweel in beide duingebieden (Westhoek en Houtsaegerduinen). Runderen graasden bijna even lang in struweel als in grasland (5,55 min/h versus 6,55 min/h), maar de graasdruk per ha struweel (0,22 min/h) is veel lager dan de graasdruk per ha grasland (1,17 min/h). Hetzelfde patroon wordt vastgesteld voor de ezels in de Houtsaegerduinen. Aangezien de ezels, zeker in het begin, niet geneigd waren het struweel echt in te trekken, bleef hun foerageeractiviteit in struweel grotendeels beperkt tot struweelranden langs paden en graslandvlekken.
Andere activiteiten dan grazen kunnen echter evenzeer invloed hebben op het struweel. Na langere tijd penetreerden de ezels in de Houtsaegerduinen wel degelijk de initieel aaneengesloten struwelen, vermoedelijk op zoek naar nieuwe foerageergebieden. Dit is nog veel meer uitgesproken voor de Schotse hooglandrunderen in Westhoek-zuid, die regelmatig het struweel binnendringen en daardoor openingen creëren in het aaneengesloten struweel. Daarmee verlenden ze toegang voor de pony's, die zelf nooit geneigd bleken het aaneengesloten struweel binnen te dringen.

Runderen blijken daarmee veruit de belangrijkste struweel beïnvloedende herbivoren te zijn, wat een aanleiding kan zijn om ook in de Houtsaegerduinen runderen in te zetten.

10.3.1.3 Hebben de herbivoren grote impact door hun dieetselectie?

Belangrijk bij het voorspellen van grazerimpact is niet alleen te weten waar ze grazen maar ook wat ze grazen. Vandaar dat zo gedetailleerd mogelijk werd geregistreerd welke plantensoorten en plantendelen er werden behapt. Dit bleek een moeilijke opgave, zeker in de kort gegraasde graslanden, die grote delen van het graslandareaal van de begrazingsblokken in de Westhoek innemen. Hier moest zeer vaak 'mix' of 'grasmix' genoteerd worden als dieet.
Runderen en ezels waren de enige herbivoren die browseractiviteit vertoonden. Als pony's foerageerden in struweel of bos, dan consumeerden ze daar vrijwel alleen graminoïden en soms enkele dicotyle kruiden. In de winter spenderden Hooglandrund en ezel tot de helft van hun graastijd in struweel (respectievelijk 11,7 min/h en 15,8 min/h). Deze relatief lange graastijden in combinatie met de browseractiviteiten en andere activiteiten in het struweel impliceert dat rund en ezel een significante impact hebben op struweelontwikkeling. Struweeluitbreiding door *Ligustrum vulgare* en *Salix repens* wordt althans lokaal hoogst waarschijnlijk beperkt door de browseractiviteiten van ezel en rund. *Hippophae rhamnoides*, die wordt aanzien als een invasieve probleemsoort wegens zijn agressieve groei in jongdynamische omstandigheden, wordt weliswaar behapt door runderen en af en toe door ezels (vrijwel uitsluitend de bessen), maar de impact zal zeer beperkt zijn via graasactiviteit. Dit betekent dat ezelintroductie in de Houtsaegerduinen weinig impact zal hebben op de duindoornontwikkeling (zie ook van Breukelen et al., 2002).
Calamagrostis epigejos wordt ook beschouwd als een probleemsoort voor het beheer, aangezien de soort veel strooisel accumuleert en leidt tot monospecifieke, vervilte vegetaties. Dieetdata illustreren dat Gewoon struisriet tot de meest behapte grassoorten behoort (tabel 10.3) en vaak een hoofdbestanddeel vormt van het dieet. Uit een selectieve vergelijking van door de soort in 1998 gedomineerde permanente kwadraten, die enerzijds onder begrazing werden gebracht en anderzijds uitgesloten werden van begrazing, blijkt het foerageergedrag van de dieren heel duidelijk. In de begraasde, initieel door Gewoon struisriet gedomineerde plots nam de strooiselbedekking en de *Calamagrostis*-bedekking significant af en nam het soortenaantal significant toe. In de niet begraasde controleplots trad daarentegen een significante bedekkingstoename van *Calamagrostis* op zonder significante verandering in soortenaantal (Vervaet, 2002). De herbivoren blijken daarmee in staat om verdere dominantie van *Calamagrostis epigejos* te voorkomen en de soort zelfs terug te dringen. Een afname in *Calamagrostis*-bedekking werd ook gevonden in Meijendel, een duingebied in Nederland, dat begraasd wordt door pony's en runderen (de Bonte et al., 1999). De lagere bedekking van Gewoon struisriet creëert de mogelijkheid voor andere plantensoorten om te kiemen en zich te vestigen (zie verder).

10.3.1.4 Creëert het habitatgebuik en de dieetselectie ruimtelijke heterogeniteit?

Gelet op de aangetoonde sterke habitatdifferentiatie qua tijdsverdeling voor alle gedragsvormen van alle herbivoren, ondervinden verschillende landschapsstructuren verschillende grazerdruk en worden op die manier meer 'beheerd' dan de minder bezochte 'structuren'. In de Westhoek-zuid is het foerageergedrag van de Schotse hooglandrunderen sterker over het terrein gespreid dan dat van de Shetland pony's, die het foerageren grotendeels beperken tot de centraal gelegen, grazige Weide en omgevende ontgonnen gebiedsdelen met ruderalere vegetaties. In deze site werden 27,8% van de runderlocaties genoteerd, terwijl niet minder dan 54,3 % van de ponylocaties daar genoteerd werden (fig. 2.6 en 2.7). Dientengevolge is de graasinvloed van de runderen meer gespreid over het gebied, terwijl deze van de pony's sterk geaggregeerd zijn. Vulink (2001) vond een gelijkaardig patroon bij Konik pony's in de Oostvaardersplassen, waar de dieren hun graasactiviteit concentreerden in kortgrazig grasland gedurende quasi het hele jaar, terwijl de runderen meer verspreid over de volledige beschikbare ruimte foerageerden. Indien de pony's de enige herbivoren zouden zijn in Westhoek-zuid, dan zouden de door struweel omsloten graslandvlekken vermoedelijk nooit begraasd worden, en zouden deze noch de struwelen zelf 'beheerd' worden. In dat geval zou invasie van competitieve grassen in deze graslandeilanden en struwelen niet geremd worden. Hoewel het terreingebruik van de ezels in de Houtsaegerduinen niet geconcentreerd is op een welbepaalde site, worden sommige delen van het duingebied toch minder begraasd dan andere. Gesloten struweel bedekt grote delen van het gebied, en, zoals de Shetland pony's, penetreerden de ezels de struwelen in het begin nauwelijks. Na enkele jaren begonnen de dieren echter ook de struweelgebieden te exploreren, waarbij paden werden gecreëerd, wat hen in staat stelde de kleinere graslandfragmenten te bereiken en te begrazen. De ezels hebben echter een veel geringere voedselkwantiteitsbehoefte dan de paardachtigen en runderen, waardoor hun impact op de omgeving zich veel trager manifesteert.
Dit brengt ons tot de conclusie dat het graasgedrag van de pony's veeleer leidt tot bevestiging van de bestaande structuurvariatie, waarbij open grasland in stand wordt gehouden en struweel ongemoeid gelaten, terwijl op lange termijn ezels wel degelijk impact hebben op de struweelstructuur. Deze impact treedt veel sneller op en is groter bij runderbegrazing. Wil men snel resultaat inzake struweeloppervlak, dan blijft echter ontginning aangewezen. Na acht jaar begrazing door ezels trad nog zeer weinig structuurwijziging op in de Houtsaegerduinen. Hier kunnen dan ook twee, elkaar eventueel aanvullende maatregelen genomen worden: 1. introductie van runderen, bij voorkeur Schots hooglandrund omwille van hun breed uitstaande horens, die van belang zijn bij het openen van de struwelen en 2. gedeeltelijke ontginning van de grootste aaneengesloten struweelcomplexen, gevolgd door begrazing. De combinatie van 'nabegrazing' met rund en pony lijkt daarbij de beste grazerkeuze, enerzijds door de impact van de runderen op de struweelstructuur, anderzijds door de veel grotere voedselkwantiteitsbehoefte per kg bij Shetland pony in vergelijking

met de ezels, waardoor zij snellere impact hebben op de ongewenste monospecifieke graslanden gedomineerd door *Calamagrostis epigejos* of *Arrhenatherum elatius*. Het grotendeels zeer droge karakter van de Houtsaegerduinen noopt wel tot opvolging van voldoende drinkgelegenheid voor beide diersoorten. Daarbij is het aangewezen dat drinkgelegenheid niet gelijkmatig verdeeld wordt over het duingebied, maar veeleer geconcentreerd in de omgeving van de normale verzamelplaats(en) van de dieren, zodat op die manier begrazingsgradiënten extra benadrukt worden. Heeft men voldoende tijd dan kan begrazing door ezels, eventueel met een hogere dichtheid, gecontinueerd worden, eventueel in combinatie met plaatselijke struweelontginning. De waterhuishouding van deze dieren is perfect verzoenbaar met de huidige toestand van drinkwatervoorziening in de Houtsaegerduinen.
Er wordt van herbivoren ook verwacht dat zij bijdragen tot de ruimtelijke heterogeniteit door hervedeling van nutriënten via hun per habitat verschillend defecatie- en urineergedrag. De resultaten van de studie van het habitatgebruik van Shetland pony's, Haflingers, Koniks en ezels in de relatief grote, ruimtelijk heterogene duingebieden dragen hiervoor echter geen aanwijzingen aan. De paardachtigen, die vrij foerageren in de grote, heterogene gebieden, vertoonden geen latrinegedrag, zoals paarden gestationeerd in kleinere weides dat vertonen. Haflinger pony's in Ghyvelde, Shetland pony's in Westhoek-zuid, Koniks in Westhoek-noord en ezels in de Houtsaegerduinen defeceren en urineren simpelweg daar waar ze grazen. Dit leiden we af uit de vaststelling dat de ruimtelijke spreiding van de eliminatie door paarden zeer sterk gecorreleerd is met de ruimtelijke spreiding van het graasgedrag. Mogelijk speelt het aantal dieren per oppervlakte-eenheid een rol in de verklaring van dit verschil met paarden in weides. De heterogeniteit en de primaire productiviteit van de omgeving, alsook parasitaire status van de dieren kunnen eveneens van belang zijn. De beheerder van de duingebieden zou nochtans latrinegedrag hebben vastgesteld in het VNR Ter Yde, maar dit kon niet bevestigd worden door concrete onderzoeksresultaten. De vaststelling dat in verscheidene duingebieden wel degelijk concentraties van mest - vooral langs paden - optreedt, heeft te maken met sociaal gedrag tussen de dieren onderling en heeft niets te maken met het latrinegedrag, dat gedefinieerd wordt als een mechanisme om parasitaire infecties te voorkomen,. Er kan dus wel degelijk mestconcentratie optreden, maar er treedt geen systematisch transport op van nutriënten van de ene habitat naar de andere door gericht defecatie- of urineergedrag.

10.3.2 Endozoöchore zaadverbreiding en zijn natuurbehoudswaarde

Runderen, paardachtigen, ezels, schapen en konijnen blijken alle potentieel zeer relevante verbreidingsagenten te zijn voor een breed spectrum aan plantensoorten, en dit zowel voor soorten zonder duidelijke morfologische adaptaties aan welbepaalde dispersiemechanismen als voor soorten die dat wel vertonen, b.v. voor windverbreiding (pappus, lange haren, ...), epizoöchorie (haakjes), endozoöchorie (vlezige vrucht) of myrmecochorie (mierenbroodje). Er werd aangetoond dat grote aantallen zaden de passage door het maag-darmstelsel overleven en kiemkrachtig blijven. Hieronder zijn ook heel wat soorten met natuurbehoudsrelevantie, en dit zowel in positieve zin (b.v. rode lijstsoorten, doelsoorten) als in negatieve zin (b.v. verstorings- en competitieve soorten). Bij wijze van voorbeeld kunnen we het aantalaspect illustreren aan de waarnemingen bij de Konik pony's. Het gemiddelde aantal defecaties per uur, het gemiddelde volume van elke defecatie en het gemiddelde aantal kiemende zaden per liter konikmest (292,1 zaden/l mest) kennende, kan berekend worden dat de mest van één Konik in één vruchtzettingseizoen (mei-oktober) niet minder dan 807.208 kiemkrachtige zaden bevatte. Vermenigvuldigd men getallen van die grootteorde met het aantal geïntroduceerde herbivoren dan komt men al snel tot miljoenen kiemkrachtige zaden in de mest.
De natuurbehoudsrelevantie kan worden afgewogen in negatieve en positieve zin. Feit is dat van heel wat ongewenste soorten grote aantallen zaden in de mest aanwezig zijn. Zo is *Urtica dioica* een van de dominant aanwezige soorten in de mestzaadbank (zie ondermeer Appendix 9.1). Anderzijds zijn van de in totaal 107 Vlaamse rodelijstsoorten, die op alle sites waar mest verzameld werd samen voorkomen, 11 soorten teruggevonden als kiemkrachtig zaad in de mest (voor paardachtigen en runderen in Westhoek-zuid en –noord, zie Appendix 9.1). Van het totale aantal van 143 doelsoorten (rode lijst- en karakteristieke soorten, zoals gedefinieerd in de ecosysteemvisie; Provoost & Hoffmann (red.), 1996) dat in de verschillende sites aanwezig is, werden 36 soorten in de mestzaadbank gevonden.
Binnen het structureel heterogene kustduinlandschap, waar geschikte kiem- en vestigingshabitats voor habitatspecifieke doelsoorten zich vaak manifesteren als geïsoleerde eilanden (Bossuyt et al., 2003a) omgeven door kiemings- en vestigingsvijandige omgeving, wordt de lange-afstandsverbreidingscapaciteit via hoefdieren en dan vooral de gerichtheid ervan een belangrijk kenmerk, dat de intra- en interhabitat zaaddispersie, b.v. tussen soortenarm *Calamagrostis*-grasland en soortenrijk duingrasland kan bevorderen. Het aantal herbivoren, hun defecatiefrequentie en habitatgebruik en het aantal kiemkrachtige zaden van habitatdoelsoorten in de mestzaadbank in ogenschouw nemend, kan een schatting gemaakt worden van het aantal habitatdoelsoorten dat mogelijk geïntroduceerd kan worden in soortenarm *Calamagrostis*-grasland via de aanwezige hoefdieren. Binnen Westhoek-zuid zou endozoöchorie kunnen bijdragen tot de verbreiding van 10 van de in totaal 30 duingraslanddoelsoorten. Vanwege de geobserveerde interspecifieke verschillen aan zaailingdensiteiten en de grote mate van stochasticiteit van het dispersiemechanisme, kan de aankomst en daaropvolgende vestiging in de tijd echter wel sterk verschillen per soort. Indien het hele VNR De Westhoek één begrazingsblok zou worden, dan kunnen aan de lijst nog eens 2 endozoöchoor verbreidende duingraslanddoelsoorten worden toegevoegd die op deze manier verbreid kunnen worden naar doelgebieden, zoals *Calamagrostis*-gedomineerde graslanden en struweelontginningszones met ruderale vegetatie. Er werd al aangetoond dat de graasactiviteit helpt bij het openen van de dichte grasmat, waardoor nieuwe soorten makkelijker kunnen kiemen en zich vestigen. Of andere doelsoorten ooit zullen aankomen in doelgebieden en met welke middelen blijft een open vraag. Wind zou een van de

meest waarschijnlijke modi kunnen zijn, maar anemochorie wordt meestal overschat als het gaat over de afstand waarover zaden verbreid kunnen worden (zie ondermeer Soons, 2003).
Aangezien grote herbivoren altijd deel hebben uitgemaakt van natuurlijke ecosystemen in de gematigde streken, is hun rol als epi- en endozoöchore zaadverbreiders waarschijnlijk altijd reëel geweest en relevant voor het behoud van soortenrijkdom. Begrazing is inmiddels een belangrijk natuurbeheersmiddel geworden voor het behoud en herstel van vele habitats in de noordelijke gematigde streken. Deze bheersvorm krijgt hiermee een belangrijk argument bij. Tot nu toe, werd veel aandacht besteed aan de bijdrage van vee tot de diversiteit van de vegetatiestructuur en de plant- en dierdiversiteitspatronen, zowel op het lokale als landschappelijke niveau, via hun activiteit van selectief grazen, betreding en defecatie (voor een recent overzicht, zie Cosyns & Hoffmann, 2004). Maar herbivoren zullen ook een invloed hebben op de plantdiversiteit via de processen die de kolonisatiesnelheid beïnvloeden (Olff & Ritchie, 1998). Onze resultaten tonen aan dat het belang van grote herbivoren voor de (lange afstand)verbreiding van zaden zeer belangrijk kan zijn, en dit voor veel meer plantensoorten, dan kon worden verondersteld op basis van morfologische dispersieaanpassingen. Het groeiend bewijs van de rol die grote grazers kunnen spelen in het dispersieproces noopt tot een weloverwogen natuurbeheerpolitiek, die niet alleen focust op de verbetering van de habitatcondities, maar ook rekening houdt met de ruimtelijke context van geschikte, maar nog niet ingenomen habitatfragmenten door kritische plantensoorten. Hier werd aangetoond dat het gebruik van grote herbivoren als beheerders kunnen bijdragen tot het bereiken van deze doelstelling door hun epi- en endozoöchore, lange afstands- en gerichte verbreiding (zie ook Couvreur et al., 2004; hoofdstuk 9.8). Dit is des te belangrijker in een van nautre sterk gefragmenteerd en ruimtelijk heterogeen landschap als dat van de kustduinen.

10.4 Algemene conclusies en aanbevelingen op basis van herbivoorgedrag

De meeste studieresultaten betreffende de herbivoren tonen aan dat de geïntroduceerde hoefdieren substantieel en in positieve zin bijdragen, tot de initiële doelstellingen van het begrazingsbeheer. Ze zullen zeker de dominantie van ruige, strooisel accumulerende graminoïden, zoals *Calamagrostis epigejos, Holcus lanatus, Arrhenatherum elatius, Carex arenaria* en andere helpen onderdrukken, en daarmee doelsoorten van duingraslanden (*Polygalo-Koelerion*) in staat stellen om openingen in de grasmat te koloniseren. Endozoöchore en epizoöchore verbreiding zullen daarenboven een versnellend effect hebben op de aankomst van doelsoorten in doelgebieden, b.v. de opening in de grasmat van ruig gras gedomineerde vegetaties en struweelontginningszones. Grasmatopeningen worden bovendien geïnduceerd door de dieren zelf door betreding, oppervlakkige graaf- en rolactiviteiten.

De impact van de grazers op struweeluitbreiding, laat staan struweelinkrimping, zal veel minder zijn, hoewel Schots hooglandrund wel degelijk een significante impact heeft op de struweelstructuur en uiteindelijk op de struweeloppervlakte. De paardachtigen acteren daarbij slechts als volgers, nadat runderen openingen gecreëerd hebben in het struweel. Ezels ageren intermediair tussen rund en paardachtigen. Samen met runderen, vertonen ezels beperkte browseractiviteit. Beide behappen de spaarzaam aanwezige kiemplanten en juvenielen van boomsoorten (vooral *Fraxinus excelsior*), waardoor ze zeker een impact zullen hebben op verbossing(ssnelheid). Een belangrijke vaststelling was dat de ezels in de Houtsaegerduinen uitblonken in het browsen van exoten, zoals *Syringa vulgaris, Fallopia aubertii* (beide zeer frequent aangevreten en sinds de ezelintroductie significant achteruit gegaan in de Houtsaegerduinen), *Rosa rugosa* (af en toe aangevreten) en *Robinia pseudoacacia* (zeldzaam aantal happen) (Deconinck, 1998; Hoffmann et al., 2001), wat door de beheerder zeker toegejuicht zal worden. Of runderen of paardachtigen dit ook zouden doen, kon niet nagegaan worden omdat die soorten ontbreken in de duingebieden waar beide herbivoren worden ingezet.
In ieder geval is te verwachten dat de rechtstreekse reactie van vegetatie en planten op begrazing door ezels bij gelijke dichtheid trager zal zijn dan in het geval van rund en paardachtigen. Dit vindt zijn oorzaak in het feit dat de ezel een geringere voedselbehoefte vertoont, waardoor aanzienlijk minder materiaal geconsumeerd wordt dan in het geval van runderen en zeker van paardachtigen en dit ondanks de algemene lagere voedselkwaliteit van de kwantitatieve soortengarnituur van de Houtsaegerduinen in vergelijking met b.v. Westhoek-zuid. Met name de Shetland pony's, grazend in Westhoek-zuid, vertonen per kg lichaamsgewicht een zeer grote voedselbehoefte (per dier ongeveer even groot als bij de veel zwaardere Koniks bijvoorbeeld) en hebben dientengevolge op de behapte vegetatie en planten de grootste (snelste) impact per kg lichaamsgewicht. Men kan hieruit besluiten dat van ezels gewoonweg meer dieren zouden moeten worden ingezet, maar dit zou de betredingsfrequentie verder verhogen, wat in combinatie met de ezelvoorkeur voor droge, open duinvegetaties en mosduinen tot negatieve gevolgen zou kunnen leiden voor deze betredingsgevoelige habitats. Ook bij inzet van runderen in de sterkst verstruweelde gebieden is het aangewezen om in de door struweel gedomineerde gebieden, zoals de Houtsaegerduinen, delen van het struweel te ontginnen. Inzet van runderen (en eventueel paardachtigen) in de Houtsaegerduinen dient ook nauwgezet opgevolgd te worden, aangezien dit gebied qua habitataanbod sterk verschilt van de beide begrazingsblokken in de Westhoek (drogere omgeving, minder voedzame vegetatie, zeer sterke verstruweling en dientengevolge sterke versnippering van graslandvlekken).
Het blijft voorlopig een open vraag wat de impact zal zijn van de begrazing met mergellandschapen op de schorvegetaties langs de linkeroever van de IJzer. Uit het onderzoek van de permanente kwadraten in het aangrenzende duingebied blijkt in ieder geval dat de strooiselbedekking de totale vegetatiebedekking en de bedekking van de ruige grassen alle afnemen, terwijl het soortenaantal in twee jaar tijd toenam onder schapenbegrazing (Hoffmann et al., 2004).

De eerste waarnemingen van het habitatgebruik van de schapen na ontsluiting van de schorren, toont aan dat er een sterke voorkeur bestaat voor die schorvegetaties in vergelijking met de aangrenzende, droge duingebieden: na de ontsluiting van het intertidaal gebied, werden de schapen nog nauwelijks waargenomen in het duingebied, waarbij het aangerijkte grasland in de omgeving van de Oesterputten en de strandkweek- en lamsoorvegetatie zeer vaak werd gefrequenteerd door de schaapskudde. Er werd daarbij in de winter en het vroege voorjaar selectieve begrazing van *Limonium vulgare* vastgesteld, wat in tegenstelling is met de literatuurvermeldingen. Ook de strooiselaccumulatie in strandkweekvegetaties is er in een winterseizoen grotendeels verdwenen, terwijl de strandkweekdichtheid aanzienlijk afnam. In de IJzermonding lijkt het aangewezen om het begraasde oppervlak te vergroten (b.v. met het aangrenzende militaire domein en het aaneensluiten van het noordelijk en zuidelijk begrazingsblok).

Voor het geheel van de Vlaamse kustduinen kan gesteld worden dat de veelheid aan ingezette herbivoren zeker een meerwaarde heeft voor de beheersresultaten, maar dat de inzet van *verschillende* paardachtigen niet nodig is, aangezien ze onderling geen al te grote verschillen vertonen qua habitatgebruik en dieetselectie[10]. Daarom kan best gekozen worden voor één van de paardachtigen, waarbij de voorkeur uitgaat naar Shetlanders. Voor een overzicht van de belangrijkste verschillen tussen de grote grazers in het algemeen verwijzen we naar Cosyns & Hoffmann (2004). De specifieke ervaringen in de kustduinreservaten leren volgende, voor het beheer rechtstreeks belangrijke kenmerken van de ingezette herbivoren:

- <u>Schotse hooglandrunderen</u>
  - zijn goed in staat om jaarrond te overleven en zich voort te planten in de laagproductieve duingebieden van Westhoek-noord en -zuid;
  - hebben meer dan welke andere ingezette herbivoor impact op de struwelen en bosaanplanten;
  - gebruiken het beschikbare terrein vrij integraal;
  - hebben een rustig karakter waardoor ze combineerbaar zijn met openstelling voor publiek (zoals bijvoorbeeld het geval in de duinen aan de voet van Mont St.-Frieux bij Dannes in NW-Frankrijk).

- <u>Koniks</u>
  - zijn ternauwernood in staat om jaarrond te overleven in Westhoek-noord; er zijn indicaties dat de dieren in slechte winters aan de bovengrens van hun mogelijkheden leven (Cosyns et al., (2001) stellen vast dat de Koniks van alle ingezette diersoorten de langste graastijden (tot > 75 %) vertonen, die ze in het laagproductieve winterseizoen blijkbaar niet meer kunnen verhogen; de slechte conditie van een van de lacterende merries in de winter 1999-2000 kan geïnterpreteerd worden als een vorm van nutritieve stress en de onmogelijkheid om de voedselinname verder te verhogen. We veronderstellen dan ook dat Koniks, meer nog dan de andere herbivoren, een voedingsstrategie toepassen die gebaseerd is op maximale inname van voedsel van hoge kwaliteit en wanneer meest beschikbaar (late voorjaar, zomer, vroege herfst) en dat ze in de resterende tijd van ontoereikende voedselbeschikbaarheid moeten vertrouwen op hun lichaamsreserves;
  - maken nauwelijks gebruik van en hebben daardoor weinig impact op struweel;
  - zijn door hun gestalte en nervositeit minder geschikt voor regelmatige confrontatie met vrij toegankelijk publiek.

- Haflinger
  - blijken in de Dune fossile de Ghyvelde beter in staat jaarrond te overleven dan de Koniks in Westhoek-noord, hoewel over deze dieren minder detailinformatie voorhanden is dan voor de Konik en andere paardachtigen;
  - maken quasi geen gebruik van de beperkt aanwezige struwelen en gebruiken de bosaanplanten slechts sporadische als rustplaats, ze hebben daardoor bijzonder weinig impact op de houtige vegetaties en geen impact op de uitbreidende Gewone esdoorn in het gebied;
  - zorgden daarentegen in een periode van ca. 10 jaar voor een volledige onderdrukking van *Carex arenaria* (rompgemeenschap van *Carex arenaria* binnen de *Koelerio-Corynephoretea*, en lokaal ook *Arrhenatherum elatius* en *Calamagrostis epigejos*) als absolute graslanddominanten ten voordele van een soortenrijker grasland met veel *Anthoxanthum odoratum* (*Plantagini-Festucion*), zonder daarbij veel negatieve impact te hebben op de duinkopjes dominerende zure mosduinvegetaties, en dit ondanks het grote gewicht van de dieren en het grote hoefoppervlak;
  - zijn door hun gestalte wellicht ook iets minder geschikt voor regelmatige confrontatie met vrij toegankelijk publiek, de dieren zijn wel rustiger van aard dan de Koniks in Westhoek-noord; hiermee is binnen de kustduinreservaten echter geen ervaring opgedaan.

- Shetlander
  - zijn goed in staat om jaarrond te overleven en zich voort te planten in Westhoek-zuid;

[10] voor zover dit na te gaan was, gegeven het feit dat elk van de rassen steeds in verschillende duingebieden grazen.

- hebben geen of nauwelijks impact op struweel en bos, tenzij op de grazige ondergroei (in oude struwelen veelal dominantie van *Calamagrostis epigejos*), nadat runderen het struweel hebben opengemaakt;
- hebben door hun grote behoefte aan voedsel(volume) per kg lichaamsgewicht relatief grote impact op ruige grassen en houden de grasmat kort; invaserende of na kap terug uitgroeiende struiksoorten als Kruipwilg, Duindoorn of Liguster worden nauwelijks behapt en ondervinden dus weinig invloed van de Shetlanders;
- zijn zeer geschikt voor openstelling van het begraasde duingebied voor publiek, althans wat de publieksveiligheid betreft; vermoedelijk zullen ze echter zeer snel aangetrokken worden door de niet te vermijden neiging van de gemiddelde bezoeker om de dieren bij te voederen, een volggedrag bij bijvoederen is bijzonder waarschijnlijk;

➢ Ezels
- zijn perfect in staat om zelfs in de relatief droge, voedselarme en voedselvolume beperkte Houtsaegerduinen jaarrond te overleven en zich voort te planten; vermoedelijk zijn ze van alle ingezette herbivoorsoorten het best aangepast aan de periodiek sterk uitdrogende kustduinen, het is echter niet in te schatten of ze ook zo goed zijn aangepast aan de vochtige omstandigheden van b.v. Westhoek-zuid of -noord (werd niet getest). Ezels verhogen hun voedselinname in de winter aanzienlijk (door langere graastijden) en behouden daardoor een goede conditie zonder veel gewichtsverlies. Ze zijn in staat om zeer vezelig voedsel aan hoge snelheid in te nemen dankzij hun efficiënt bijt- en maalapparaat en hebben de capaciteit om grote voedselpartikels in te slikken (Mueller et al., 1998). Van ezels werd bovendien aangetoond dat ze in staat zijn om laagkwalitatief voedsel te verteren. Vergeleken met paardachtigen, hebben ezels een lagere energiebehoefte (Izraely et al., 1989a, b). Wij vermoeden dat de combinatie van deze kenmerken het voor de ezels aantrekkelijk maakt om hun graastijd in de winter op te drijven, aangezien ze voldoende energie kunnen winnen uit het laagkwalitatieve winterse voedselaanbod. Ezels gaan dus anders om met een verminderde voedselkwaliteit dan de Koniks, zolang voldoende kwantiteit aanwezig is (Cosyns et al., 2001);
- hebben na langere tijd wel degelijk invloed op struweel waar ze smalle paden door maken op zoek naar nieuwe grazige terreinen; in de Houtsaegerduinen duurde dit wel enkele jaren; belangrijk kenmerk is het begrazen van heel wat ongewenste houtige exoten en het vrij frequent behappen van Wilde liguster, hoewel de soort daardoor niet achteruit is gegaan;
- hebben door hun geringere voedselbehoefte pas na langere tijd belangrijke impact op de door ruige grassen gedomineerde vegetaties en hebben door hun voorkeur voor drogere habitats relatief veel impact op mosduinen en open duinhabitats;
- zijn, zoals Shetland pony's, zeer geschikt voor openstelling van het begraasde duingebied voor publiek, althans wat de publieksveiligheid betreft; ze zullen echter evenzeer snel aangetrokken worden door de niet te vermijden neiging van de gemiddelde bezoeker om de dieren bij te voederen, een volggedrag bij bijvoederen is bijzonder waarschijnlijk;

➢ (Mergelland)schapen
- zijn bij gebrek aan voldoende onderzoeksresultaten betreffende het habitatgebruik en dieet moeilijker te evalueren als duinbeheerders; de resultaten in de IJzermonding zijn alleszins positief, gelet op de vastgestelde achteruitgang van strooisel en ruig grasbedekking en de toename van het globale soortenaantal in de begraasde duingraslanden; in andere, zure duingebieden in Noord-Holland (Amsterdamse Waterleidingduinen) werden alleszins ook positieve resultaten geboekt met schapenbegrazing in duinheidevegetaties, waarbij de grasbedekking achteruit ging en kruiden en dwergstruiken vooruit gingen;
- blijken slechts beperkte invloed te hebben op de zich lokaal in de IJzermonding uitbreidende Duindoorn (nog lopend onderzoek Somers, ongepubl. gegevens);
- lijken qua zaadverbreiders ook minder kwaltieiten te hebben dan paardachtigen en runderen, gelet op het lagere kiemtal in hun mest en vooral gelet op de meststructuur, die in de droge duingebieden zeer snel verhardt en uitdroogt;
- zouden bij verdere inzet van schapen in het duinbeheer best als eigen kudde ingezet worden, zodat de inzet van de dieren beter stuurbaar wordt, en zouden best ook eens uitgetest worden als jaarrondbegrazers en niet enkel als seizoensgrazers in herfst, winter en voorjaar;
- hebben als groot voordeel ten opzichte van de overige herbivoren dat ze handelbaarder (terugvangbaar) zijn waardoor sneller kan ingegrepen in het aantalsbeheer, (tijdelijke) verplaatsing van de dieren naar andere terreinen, enz.;
- zijn vermoedelijk geschikt voor inzet in publiek toegankelijke duingebieden, hoewel hiermee lokaal geen ervaring bestaat, blijkt uit ervaringen in binnenlandse gebieden dat dit goed mogelijk is; ook hier kan volggedrag door bijvoederen echter een probleem vormen.

Verder onderzoek is nodig naar de draagkracht van de verschillende duingebieden (lopend doctoraatsonderzoek Ebrahimi in Westhoek-zuid). Alle duingebieden worden gekenmerkt door een relatief lage productiviteit en lage voedselkwaliteit (zeker in vergelijking met landbouwsystemen, zie tabel 2.1). De jaarrondbegrazing zorgt, zeker in de laagproductieve seizoenen, voor een grote graasdruk op grazige habitats, maar vooral ook op struweel en bos (hoewel dit laatste beperkt blijft). Sommige gebieden zouden bij de huidige grazerdensiteit makkelijk overbegraasd kunnen geraken, wanneer bijvoorbeeld een kuddedruk van 75 – 95 kg/ha wordt toegepast, zoals nu het geval voor Westhoek-zuid. Uit zeer ruwe, maar evengoed indicatieve berekeningen van totale jaarlijkse voedselbehoefte per dier en jaarlijkse bovengrondse primaire productie van begraasbare vegetatie (uitsluiting van de struwelen) in Westhoek-zuid blijkt dat de dieren, zich deels moeten voeden met het dode plantenmateriaal dat zich in het gebied in de loop der tijd accumuleerde. De totale massa aan strooisel neemt daardoor af, waardoor op termijn onvoldoende voedsel zou aanwezig kunnen zijn om de huidige bezetting van ca. 20 Shetland pony's en 4 Schotse hooglandrunderen in stand te houden.

10.5 Globale evaluatie en aanbevelingen gebaseerd op de respons van flora, vegetatie en fauna

10.5.1 Evaluatie en aanbevelingen op basis van flora en vegetatie

Voor een vollediger overzicht van de algemene conclusies betreffende de responsvariabelen flora en vegetatie verwijzen we naar hoofdstuk 4.5 en 5.3 van dit rapport. Hieruit blijkt globaal dat, in tegenstelling tot de verwachtingen die gecreëerd werden door de waarnemingen van de herbivoren, dat de reactie van de vegetatie traag is en zeker niet altijd eenduidig[11]. Alleen de ontgonnen sites, die aansluitend begraasd werden, vertonen duidelijke reacties op de begrazing. Vaak blijken abiotische factoren, waaronder niet in het minst de waterhuishouding, vaak veel bepalender te zijn voor de vegetatieontwikkeling dan het verschil in beheer. Dit manifesteert zich vooral in de vochtige, grondwaterafhankelijke onderzoekssites (Parnassiapanne, Smokkelpad en Weide; zie fig. 1.3), waar door langdurige inundatie in de lente en zomer van 2002, sterke wijzigingen optraden in de vegetatie, die de eventuele voorafgaande beheersinvloeden grotendeels ongedaan maakten en de erop volgende veranderingen onder invloed van beheer nog niet tot uiting deed komen. Vanuit vegetatieoogpunt is een langere waarnemingsperiode noodzakelijk om trends te kunnen toeschrijven aan beheer en te onderscheiden van andere successieinvloeden. Wellicht kan een alternatieve monitoringsmethode met gepaarde vegetatieplots hier soelaas bieden. Er werd ervaring opgedaan met de techniek van gepaarde opnamen tijdens studentenstages in juni 2000 en 2005 rondom de Weide-exclosure in Westhoek-zuid. De techniek bestaat erin opnamen te maken in twee beheersvormen die ruimtelijk zo dicht mogelijk bij elkaar liggen. Dit gebeurt door gepaarde opnamen (beheersvorm x versus beheersvorm y) te maken beiderzijds en op korte (0,5m) afstand van de afrastering. Hierdoor wordt zo goed mogelijk vermeden dat de koppels abiotische verschillen vertonen en enkel verschillen in beheersvorm. In het geval van de Weide-exclosure is zo vergelijking van graas-, hooi- en niets-doenbeheer mogelijk. De resultaten van deze benadering werden hier niet verder besproken, tenzij het feit dat begraasde plots versus niets-doenplots significant soortenrijker waren (24,4 versus 11,1 soorten, $p=0,018$) en dat begraasde plots significant soortenarmer waren dan gehooide plots (18,2 versus 22,1 soorten, $p=0,004$). Onderlinge verschillen in gemiddelden onder begrazing zijn te wijten aan ecologische verschillen tussen beide randen van de Weide-exclosure. Verder stellen we vast dat onder hooibeheer competitoren samen een hogere bedekking vertonen dan onder graasbeheer ($p<0,01$; Krusal-Wallistest), en dat onder graasbeheer en hooibeheer ruderalen samen een hogere bedekking vertonen dan onder niets-doenbeheer ($p< 0,05$, Kruskal-Wallistest).

Wegens de (nog) niet eenduidig aan beheer toe te schrijven veranderingen in flora en vegetatie, worden vanuit dit oogpunt nog geen aanbevelingen naar eventuele aanpassingen van het graasbeheer gedaan. Indien men het effect van begrazing op beide responsvariabelen terdege wil nagaan, dan is een langere waarnemingsperiode van minstens 15 jaar aangewezen. Daarom wordt vanuit vegetatieoogpunt geadviseerd om de huidige begrazingsvormen te blijven toepassen zonder wijziging in grazersamenstelling of -dichtheid. Dit neemt niet weg dat nu reeds terdege rekening kan gehouden worden met de aanbevelingen die gedaan werden op basis van de studie van habitatgebruik en dieetselectie (hoofdstuk 10.1-10.4).

10.5.2 Evaluatie en aanbevelingen op basis van de coprofiele fauna

Ondanks het feit dat zowel de Houtsaegerduinen als De Westhoek lange tijd onbegraasd bleven, had er zich in 2001 reeds een diverse, maar nog verarmde coprofiele fauna ontwikkeld. De drie terreinen (Westhoek-noord en –zuid en Houtsaegerduinen) vertonen onderling nauwelijks verschillen in soortensamenstelling. De verschillen worden voornamelijk bepaald door de ouderdom van de mest en van het type grazer. De meeste coprofielen blijken aan jongere mest gebonden te zijn. Op plaatsen waar de mest snel uitdroogt (bv. in volle zon of op droge duinflanken) kan voor vele

[11] De reactietraagheid van de vegetatie werd voorafgaand aan de monitoringsprojecten ook verwacht en was één van de redenen waarom rechtstreekse studie gemaakt werd van habitatgebruik en dieetselectie van de herbivoren, dit om een inschatting te kunnen maken van de *toekomstige* impact van de dieren op de vegetatiesamenstelling en –structuur.

soorten het volbrengen van de levenscyclus dan ook problematisch worden. Snel uitdrogende mest wordt ook snel onaantrekkelijk voor insecten. De integrale afwezigheid van regenwormen op de droogste duinen draagt samen met de minder ontwikkelde coprofiele fauna eveneens bij tot een sterk vertraagde afbraak van de aanwezige mest op droge plaatsen.
Indien specialistensoorten de duingebieden aan onze kust vinden, kunnen we vrij optimistisch zijn dat deze erin zullen slagen een nieuwe populatie op te bouwen in deze gebieden. De mogelijkheden en de snelheid waarmee dit zal gebeuren zijn echter moeilijk in te schatten, aangezien er weinig geweten is over de aanwezigheid van deze soorten in de directe nabijheid van de duingebieden. Of de armere copofiele fauna ook gerelateerd is aan het toepassen van ontwormingsmiddelen, kon uit het onderzoek niet worden afgeleid.

Uit het preliminair experimenteel onderzoek met mest van dieren (vrouwelijke pony) behandeld met 2,5 cc Ivomec©, verzameld na drie en negen dagen en vergeleken met mest van onbehandelde dieren uit dezelfde kudde, bleek dat de mest van het behandelde dier een grotere aantrekkingskracht heeft op proefdieren van de coprofiele mestkeversoort *Aphodius prodomus* dan de mest van onbehandelde dieren (Struyve,2002).
Onderzoek blijft noodzakelijk om de relatie tussen coprofiele fauna en ontwormingsmiddelen verder te ontrafelen, maar uit het literatuuroverzicht in hoofdstuk 6.3 blijkt dat ontwormingsmiddelen een ontegensprekelijk negatief effect hebben op de coprofiele fauna en dus ook op de (snelheid van) afbraak van mest. Dit geldt het meest duidelijk voor chemicaliën met breed spectrum werking (avermectines).
Een veterinaire opvolging van de besmettingsgraad van de verschillende grazers, waaraan geen ontwormings middelen worden toegediend, zou kunnen toelaten veel gerichter en natuurvriendelijker tegen eventueel optredende besmetting van de grazers op te treden. Gelet op de geringe dichtheid van de dieren en het niet intensieve karakter van de begrazing is een hoge besmettingsgraad niet direct te verwachten en lijkt preventief handelen minder opportuun. Toch besmette dieren zouden best een curatieve ontsmettingskuur ondergaan op een parkeerweide buiten de waardevolle natuurgebieden of op stal, waarna ze, na de tijd nodig voor het uitscheiden van de residuen van de gebruikte middelen, terug naar het reservaat kunnen gebracht worden[12].
Er kan gesteld worden dat het besmettingsgevaar geringer is dan in landbouwsystemen wegens de lagere bezettingsgraad van de verschillende duingebieden in vergelijking met de meeste landbouwsystemen en wegens het vaak gemengde karakter van de kuddes, waardoor gastheerspecifieke parasieten minder kans hebben. Anderzijds wordt een jaarrondbegrazing toegepast waardoor eventuele parasieten ook jaarrond de gelegenheid hebben zich te ontwikkelen. Van de beschikbare middelen zijn de avermectines vermoedelijk het meest schadelijk voor de coprofiele invertebraten; deze zouden dus liefst vermeden worden. Ook toedieningsvormen die het middel over langere tijd vrijstellen (bolus) dient vermeden te worden. Aangezien bij orale toediening van bv. ivermectine het residu sneller uitgescheiden wordt dan na subcutane toediening, heeft orale toediening de voorkeur. De quarantaineperiode voor de curatief behandelde dieren beslaat zeker enkele weken. De met residu belaste mest wordt uiteraard buiten het natuurgebied verwerkt.

10.5.3 Evaluatie en aanbevelingen op basis van de arachnofauna

De begrazing wordt globaal positief geëvalueerd voor zover het de arachnofauna betreft. Deze responsvariabele vertoont, evenals de coprofiele fauna, een duidelijk hogere reactiesnelheid dan de vegetatie. Vergelijking op het siteniveau leert dat in de site Greenpark (initieel door Gewoon struisriet gedomineerde vegetatie; locatie van de sites, zie fig. 1.3) in de Houtsaegerduinen, de begraasde plot een rijkere spinnenfauna vertoont dan de onbegraasde plot. De site Kerkepanne (vegetatie met een zekere dominantie van Duinroos) vertoonde tussen 1997 en 2000 een globale verarming, maar in de begraasde plot is de verarming minder uitgesproken dan in de niet-begraasde plot. Deze positieve invloed van het gevoerde graasbeheer vinden we ook terug door indicatorsoorten te bestuderen: in het begraasde proefvlak van site Greenpark verschijnt een soort van 'droge oligotrofe graslanden met ruige vegetatie' (*E. flavomaculata*) als indicatorsoort en nemen soorten van schrale graslanden beduidend toe in aantal. In het niet begraasde perceel is dit niet het geval. Voor site Kerkepanne blijft een duidelijke evolutie in indicatorsoorten tussen beide studiejaren echter uit. De populatiegrootte van enkele soorten van korte grasmatten stijgt echter significant. Er is hier dus geen duidelijke verandering in de aanwezige indicatorsoorten die kan gelinkt worden aan de aanwezigheid van grote grazers, maar wel een duidelijke trend in de populatiegroottes waarneembaar. Bij het vastleggen van de uitgangssituatie (Bonte et al., 2001) werd echter opgemerkt dat er voor site Kerkepanne al een scheiding van de fauna opvalt in de lente, onmiddellijk na een eerste begrazingsperiode, de begrazingsdruk was er hoog aangezien veranderingen in de vegetatie toen reeds getuigden van de aanwezigheid van grote grazers (Bonte et al, 2001).
Globaal blijkt de spinnenfauna in het VNR De Westhoek tussen de twee waarnemingsperiodes 1997 en 2000 niet significant rijker geworden te zijn. Voor de Westhoek wordt met name op de Smokkelpad-site een significant positieve invloed van begrazing op de spinnenfauna vastgesteld. De overige onderzoekssites vertonen geen rechtstreeks aan het

[12] We wijzen er op dat binnen de projectgroep geen veterinaire expertise aanwezig is en dat ook geen systematisch onderzoek gedaan werd naar de gezondheidstoestand van de ingezette dieren noch een vergelijkend veterinair onderzoek van wel en niet behandelde dieren in de toch zeer specifieke en van landbouwkundige systemen sterk afwijkende omstandigheden; de hier gegeven aanbevelingen zijn dan ook vooral gebaseerd op de negatieve effecten van residuen in de mest op de coprofiele fauna en de daardoor vertraagde afbraak van de mest.

beheer te relateren soortenveranderingen. Op basis van de studie van indicatorsoorten en lokale populatiegroottes konden de duidelijkste tendensen worden vastgesteld voor de Duinroosgraslandsite (WR) en de ontstruweelde site (WO) aan het Smokkelpad in het zuidelijke begrazingsblok. Waar in 1997 beide proefvlakken van het duinroosgrasland gekenmerkt werden door voornamelijk soorten van eutrofe vegetaties, kon in 2000 worden vastgesteld dat het begraasde proefvlak gekenmerkt wordt door een toename van enkele interessante soorten: *Centromerita concinna* is een soort van thermofiele graslanden en *Trichopterna cito* is een kwetsbare soort van zandige en droge oligotrofe graslanden. *E. atra* is een typische storingssoort. Voor de ontstruweelde site viel vooral de afname van uitgesproken storingssoorten op. Van de verstoring die door de ontstruweling werd teweeggebracht, is blijkbaar niet veel meer te merken en het gebied evolueert verder naar een korte grasmat onder impuls van het gevoerde graasbeheer. Dit wordt beaamd door de toename van soorten als *Arctosa perita*, *Centromerita concinna*, *Cheiracanthium virescens*, *Haplodrassus dalmatensis*, *Pardosa monticola*, *Xerolycosa miniata*, *Xysticus kochi*, *Xysticus sabulosus* en *Zelotes electus*. Dit zijn alle soorten van thermofiele graslanden, *A. perita*, *X. miniata* en *X. sabulosus* zijn soorten die heel specifiek kale plekken zand nodig hebben (Maelfait *et al.*, 1998). Voor de overige sites is een duidelijke trend moeilijk te onderkennen, en dit in het bijzonder voor de Struweelsite (WS, Smokkelpad) en de site in de Weide (WW), beide in het zuidelijke begrazingsblok gelegen. Hier konden immers geen indicatorsoorten worden aangeduid. Hieruit kunnen we afleiden dat beiden proefvlakken van beide sites faunistisch zeer gelijkend zijn. Voor site WD (Duindoornpad, zuidelijk begrazingsblok Westhoek) valt in 2000 onmiddellijk de toename in het voorkomen van storingssoorten *Erigone atra* en *E. dentipalpis* en een soort van kortgrazige graslanden (*Pachygnatha degeeri*) op. De oorzaak van de verstoring is echter niet makkelijk te achterhalen aangezien deze ook te wijten kan zijn aan winterse overstromingen. Voor site WP (Zeeruspanne, noordelijk begrazingsblok) worden in 2000 de interessantste indicatorsoorten met de grootste populatiegrootte gevonden in het niet begraasde proefvlak. De op het eerste zicht vreemde voorkeur van laatstgenoemde soorten voor dit perceel kan misschien verklaard worden door een hogere verstoring in dit perceel door ingrijpende overstromingen in dit deel van de Zeeruspanne en is dus misschien te wijten aan een structureel verschil tussen beide proefvlakken.

Uit deze resultaten blijkt ons inziens dat er niet veel indicaties zijn dat de genomen begrazingsbeheeropties dienen te wijzigen. Spijtig genoeg omvatten de monitoringsites geen goed ontwikkelde droge duingrasland- en mosduinsituaties. Uit parallel onderzoek, los van de opvolging van de monitoringsites, blijkt namelijk toch een aantal aanbevelingen betreffende beheersaanpassing nodig te zijn. Bonte et al. (2000a, b) toonden reeds het belang van begrazingsdruk voor de spinnenfauna van droge duingraslanden en mosduinen en van de structuurvariatie van die habitats en hun directe omgeving. Een van de belangrijkste bevindingen is echter dat de relatie tussen oppervlakte en diversiteit aan spinnen in mosduinen en korte, droge graslanden er op wijst dat het totale aantal spinnen niet afhankelijk is van de grootte van de habitatvlek maar wel dat het aantal specifieke soorten stijgt bij grotere aaneengesloten oppervlaktes van de habitat (Bonte, 2004; Bonte et al., 2004). Dit wijst op grotere randeffecten in kleine habitatvlekken en het belang van microhabitatvariatie of op minimale populatiegroottes voor het duurzame voorkomen van karakteristieke soorten. Dit pleit indirect voor extra aandacht voor deze habitats, die momenteel meestal erg gefragmenteerd voorkomen in het Vlaamse kustduinlandschap, waarbij gedacht kan worden aan bescherming van grote aaneengesloten mosduinen, die wellicht beter uitgesloten worden van grote grazers, waarbij de belangrijke opmerking dat de evolutie van deze mosduinen nauwgezet dient opgevolgd te worden. Begrazing kan, behalve tot verstoring via betreding en vergraving, enerzijds leiden tot afname van grassen door selectieve graasdruk, maar ook tot grastoename dankzij de beter bescherming van veel grassen tegen begrazing; anderzijds kan vergrassing het gevolg zijn van toegenomen atmosferische N-depositie.

10.6 Algemene aanbevelingen

We gaven hiervoor en in de verschillende hoofdstukken al verscheidene vaststellingen en aanbevelingen over het verder te voeren begrazingsbeheer. We willen deze hierna nog eens kort samenvatten.

1. Het begrazingsbeheer wordt positief geëvalueerd, zowel vanuit de optiek van de hoefdieren en hun gedrag en dieetselectie als vanuit de responsvariabelen.
2. Vooral de ruige grassen worden door de ingezette dieren in Westhoek en Houtsaegerduinen (en andere duingebieden) sterk gepredateerd, waardoor op termijn een verdere achteruitgang kan verwacht worden van deze soorten, en vestigingsmogelijkheden voor duingraslandspecifieke soorten gecreëerd worden; strooiselaccumulatie door dergelijke soorten wordt door de begrazing onderdrukt omdat de herbivoren tijdens het minder productieve winterseizoen deels hierop foerageren.
3. Globaal dienen op korte termijn geen wijzigingen te worden doorgevoerd in de beheersopties. Indien de finale beheersdoelstellingen nog niet gehaald werden, dan blijft geduld de beste beheersoptie. Met name inzake struweel'bestrijding' geven wij er de voorkeur aan de natuurlijke successie zoveel mogelijk zijn gang te laten gaan, waarbij geleidelijk afsterven van duindoorn- of ligusterstruweel door veroudering de voorkeur geniet boven ontginning. Het laatste leidt tot een revitalisering van de struweelvormers en geeft vaak aanleiding tot nieuw en vitaler struweel; dit verjongde struweel zal door begrazing niet gebiedsdekkend wordt onderdrukt of tegengehouden.

Openvallend, verouderend struweel gaat normaliter over in een sterk door Gewoon struisriet gedomineerde fase, die wel en accuraat door begrazers in toom wordt gehouden en die aanleiding geeft tot soortenrijkere duingraslanden. Desalniettemin geven hier toch een aantal aanbevelingen, die impact hebben op de ingezette diersoorten, de begraasde oppervlaktes en de grazerdichtheden.

4. Er moet overwogen worden om het aantal paardachtigen terug te brengen tot een ras, omdat ze onderling niet voldoende verschillend bijdragen tot de beheersdoelstellingen, die de extra inspanning voor het beheren van verschillende rassen rechtvaardigen; daarbij gaat de voorkeur uit naar Shetland pony. De overige diersoorten blijven in de onderzochte duingebieden best gehandhaafd (Schots hooglandrund, ezel, mergellandschaap), aangezien zij onderling voldoende verschillende bijdragen leveren tot de beheersdoelstellingen. De meer- of minwaarde van Gallowayrunderen ten opzichte van Schotse hooglandrunderen werd weliswaar niet geëvalueerd in deze studie, maar lijkt ons eerder gering te zijn (zie echter onder 5).
5. Geen van de dieren heeft snel effect op de struwelen, tenzij de Schotse hooglandrunderen. De elders in de duinen ingezette Gallowayrunderen werden niet betrokken in deze monitoringstudie, omdat ze momenteel niet in sterk verstruweelde duingebieden worden ingezet, enkel in structureel veel homogenere, of door grasland gedomineerde open duingebieden (bv. Belvédère en D'Heye). De dieren missen de brede horens van de Schotse hooglandrunderen, waardoor ze allicht minder impact zouden hebben op de struwelen; de voorkeur gaat daarom uit naar Schots hooglandrund.
6. Daar waar mogelijk wordt aanbevolen om grote, aaneengesloten mosduinen in mozaïek met open duin eventueel uit te rasteren om overbetreding (verstoring) te voorkomen; vaak wordt een zekere vorm van vergrassing vastgesteld, die kan toegeschreven worden aan de begrazing (weliswaar kan ook atmosferische N-depositie een deel van deze trend verklaren, maar het blijft toch opvallend dat precies na de introductie van de mergellandschapen (en Shetland pony's in Ter Yde) een zekere vergrassing werd vastgesteld in de mosduinvegetaties; de eerst hierop reagerende biota zijn de aan open duin en mosduin gebonden bodembewonende arthropoden (loopkevers en spinnen). Mogelijkheden tot het lokaal uitsluiten van grotere aaneengesloten mosduinvegetaties zijn er ondermeer in de binnenduinrand van het VNR De Westhoek, de niet geëgaliseerde duinen in het noordoosten van het VNR De IJzermonding en de mosduinen in het VNR Ter Yde. Het discrimineren tussen grazerinvloed en atmosferische N-depositie dient werder onderzocht te worden.
7. In sommige gebieden is de begrazingsdruk te hoog. Uit preliminair onderzoek naar de jaarlijkse bovengrondse primaire productie en de consumptie, blijkt dat de dieren in Westhoek-zuid met de huidige dichtheden slechts konden overleven dankzij een surplus aan dood materiaal, dat het dieet van de dieren aanvulde. De hoeveelheid dood materiaal neemt echter standvastig af en de jaarlijkse primaire productie volstaat niet om de kudde van ca. 20 Shetlanders en 4 Hooglandrunderen jaarrond te voeden. Om een uitspraak te doen over het precieze aantal dieren dat gehandhaafd kan blijven, dienen we de resultaten van de studie over de draagkracht af te wachten; deze resultaten worden eind 2006 vewacht.
8. Daar waar mogelijk wordt aanbevolen om begrazingsblokken uit te breiden; we stellen met name voor om het VNR De Westhoek integraal te laten begrazen door een gemengde bezetting van Schotse hooglandrunderen en Shetland pony's. Eenzelfde uitbreiding is mogelijk in de IJzermonding, door het noordelijke en zuidelijke begrazingsblok aaneen te sluiten. Aangezien er voor dat gebied echter geopteerd werd om fietsend en wandelend publiek vrij toe te laten op de wegen doorheen het gebied en de afrasteringen rond de duin- en schorgebieden voorkomen dat publiek een te sterke storingsfactor zou worden, is deze aaneensluiting niet mogelijk. Op termijn kan echter wel schaalvergroting gerealiseerd worden door combinatie met het voorziene begrazingsbeheer van het aangrenzende militaire domein van Lombardsijde (Degezelle & Hoffmann, 2002), weliswaar bij voorkeur met uitsluiting van een deel van het door mosduin gedomineerde noordoostelijke deel.
9. We stellen voor om de behandeling van herbivoren tegen parasieten niet preventief maar curatief toe te passen, dit om overgebruik van ontwormingsmiddelen te voorkomen en de negatieve impact op de coprofiele fauna en mestafbraak zoveel mogelijk te beperken; we stellen verder voor deze curatieve behandeling zoveel mogelijk buiten het feitelijke natuurgebied uit te voeren om met residu belaste mest uit te sluiten van het natuurgebied; dit zal de coprofiele fauna positief beïnvloeden en zal met name de vertraagde afbraak van de mest in het natuurgebied voorkomen. Dit voorstel is ingegeven door overwegingen betreffende coprofiele fauna en mestafbraak, maar moet door veterinaire experten beoordeeld worden op zijn haalbaarheid voor de gezondheidstoestand van de dieren; best zou hiervoor een pilootstudie worden uitgevoerd, die de specifieke omstandigheden (jaarrondbegrazing met relatief lage dichtheden en gemengde kuddes) toetsen aan de ervaring die bestaat met behandeling in landbouwsystemen.

11 Referenties

1. Adams, J., 1907. Vitability of seeds swallowed by Animals. Irish Naturalist, 16, 367.
2. Adis J., 1979. Problems of interpreting arthropod sampling with pitfall traps. Zoologischer Anzeiger Jena 202, 177-184.
3. Aganga, A.A., Tsopito, C.M., 1998. A note on the feeding behaviour of domestic donkeys: a Botswana case study. Applied Animal Behaviour Science 60, 235-239.
4. Alderweireldt, M. & J.-P. Maelfait, 1990. Catalogus van de spinnen van België. Deel VII: Lycosidae. Studiedocumenten van het Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen nr. 61.
5. Altmann, J., 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. Behaviour 49, 227-267.
6. Ampe, C., 1996. Pedologie. In: Ecosysteemvisie voor de Vlaamse kust , deel 1: Ecosysteembeschrijving. [Eds. S. Provoost & M. Hoffmann]: pp.113-139. Report, Universiteit Gent & Instituut voor Natuurbehoud i.o. Aminal Afdeling Natuur, Gent-Brussel.
7. Ampe, C., Ngugi, N.M. & Langohr, R. [2002] Impact of recently introduced large herbivores on soil properties of coastal dune soils of the 'Westhoek' nature reserve Belgium. In: Littoral 2002, the Changing Coast. [ed. EUROCAST] pp 433-438. Eurocast, EUCC, Porto.
8. Archer, M., 1972. Pasture management. The British racehorse .December, 609-611.
9. Archer, M., 1973. The species preferences of grazing horses. Journal of British Grassland Society 28, 123-128.
10. Archer, M., 1973. Variations in potash levels in pastures grazed by horses: a preliminary communication. Equine Veterinary Journal 5, 45-46.
11. Archer, M., 1978. Studies on producing and maintaining balanced pastures for studs. Equine Veterinary Journal 10, 54-59.
12. Archer, S., Smeins, F.E., 1991. Ecosystem-level processes. In: Heitschmidt, R.K., Stuth, J.W. (Eds.), Grazing Management. An ecological perspective. Timber Press, Inc., Portland, Oregon, pp. 109-139.
13. Arnold, G.W., 1984. Comparison of the budgets and circadian patterns of maintenance activities in sheep, cattle and horses grouped together. Applied Animal Behaviour Science 13, 19-30.
14. Arnold, G. W., Dudzinski, M. L., 1978. Ethology of free ranging domestic animals. Elsevier, New York, pp. 198.
15. Baars M.A., 1979. Catches in pitfall traps in realtion to mean densities of Carabid beetles. Oecologia 41: 25-46.
16. Baert, L., 1996. Catalogus van de spinnen van België. Deel XIV: Linyphiidae (Erigoninae). Studiedocumenten van het Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen nr. 82.
17. Bailey, D.W., Gross, J.E., Laca, E.A., Rittenhouse, L.R., Coughenour, M.B., Swift, D.M., Sims, P.L., 1996. Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. Journal of Range Management 49, 386-400.
18. Bailey, D.W., Howery, L.D., Boss, D.L., 2000. Effects of social facilitation for locating feeding sites by cattle in an eight-arm radial maze. Applied Animal Behaviour Science 68, 93-105.
19. Bailey, D.W., Sims, P.L., 1998. Association of food quality and locations by cattle. Journal of Range Management 51, 2-8.
20. Bairden, K., & Armour, J.L., 1995. A 4-year study on the effectiveness of alternate grazing of cattle and sheep in the control of bovine parasitic gastro-enteritis. Veterinary Parasitology 60: 119-132.
21. Bakert, R.L., Audho, J.O., Aduda, E.O., & Thorpe, W., 2001. Genetic resistance to gastro-intestinal nematode parasites in Galla and Small East African goats in the sub-humid tropics. Anim. Sci., 73: 61-70.
22. Bakker, J.P., 1989. Nature Management by Grazing and Cutting. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
23. Bakker, J.P., 1998. The impact of grazing on plant communities. In: WallisDeVries, M.F., Bakker, J.P., van Wieren, S.E. (Eds.), Grazing and Conservation Management. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 137-184.
24. Bakker, J.P. , 1998. Grazing for conservation management in historical perspective. In: Grazing and Conservation Management. , eds M.F. Wallis De Vries, J.P. Bakker & S.E. van Wieren. pp. 23-54.. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
25. Bakker, J.P. & Berendse, F., 1999. Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. Trends in Ecology and Evolution, 14, 63-68.

26. Bakker, J.P., De Bie, S., Dallinga, J.H., Tjaden, P., De Vries, Y., 1983. Sheep-grazing as a management tool for heathland conservation and regeneration in The Netherlands. Journal of Applied Ecology 20, 541-560.

27. Bakker, E.S. & Olff, H. [2003] The impact of different-sized herbivores on recruitment opportunities for subordinate herbs in grass lands. Journal of Vegetation Science, 14, 465-474.

28. Barber, H.S., 1931. Traps for cave-inhabiting insects. Journ. Elisha Mitchell Sci. Soc. 46: 259-266.

29. Barger, I.A., 1997. Control by management. Veterinary Parasitology 72: 493-506.

30. Barger, I.A., Siale, K., Banks, D.J.D., Le Jambre, L.F., 1994. Rotational grazing for control of gastrointestinal nematodes of goats in a wet tropical environment. Veterinary Parasitology 53: 109-116.

31. Bart, J., Fligner, M. A., Notz, W. I., 1998. Sampling and statistical methods for behavioral ecologists. Cambridge University press, Cambridge, pp. xii, 330.

32. Baskin, C. C. & Baskin, J. M., 1998. Seeds. Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination. London, Academic Press, London.

33. Bauer, I.E., McMorrow, J., Yalden, D.W., 1994. The historic range of three equid species in north-east Africa: a quantitative comparison of environmental tolerances. Journal of Biogeography 21, 169-182.

34. Begon, M., Harper, J. L., Townsend, C. R., 1996. Ecology: Individuals, Populations and Communities. Blackwell Science, Oxford, UK, pp. 1068.

35. Bhadresa, R., 1977. Food preferences of rabbits Oryctolagus cuniculus L. at Holkam sand dunes, Norfolk. J. Appl. Ecol. 14: 287-291.

36. Biesbrouck, B., Es, K., Van Landuyt, W., Vanhecke, L., Hermy, M. & Van den Bremt, P., 2001. Een ecologisch register voor hogere planten als instrument voor het natuurbehoud in Vlaanderen. Rapport VLINA 00/01. Flo.Wer vzw, Instituut voor Natuurbehoud, Nationale Plantentuin van België en KULeuven i.o.v. de Vlaamse Gemeenschap, Brussel, 50 + 79 p. + CD.

37. Bell, R.H.V., 1971. A grazing system in the Serengeti. Science of America 225, 86-93.

38. Belovsky, G.E., 1978. Diet optimization in a generalist herbivore: the moose. Theoretical Population Biology 14, 105-134.

39. Belovsky, G.E., 1990. How important are nutrient constraints in optimal foraging models or are spatial/temporal factors more important? In: Hughes, R.N. (Ed.), Behavioural Mechanisms of Food Selection. Springer Verlag, Berlin, pp. 255-280.

40. Berger, A., Scheibe, K.-M., Eichhorn, K., Scheibe, A., Streich, J., 1999. Diurnal and ultradian rhythms of behaviour in a mare group of Przewalski horse (Equus ferus przewalskii), measured through one year under semi-reserve conditions. Applied Animal Behaviour Science 64, 1-17.

41. Berger, J., 1986. Wild horses at the Great Basin. Social Competition and Population Size. Wildlife Behavior and Ecology Series, The University of Chicago Press, pp. 326.

42. Bergman, C.M., Fryxell, J.M., Gates, C.G., 2000. The effect of tissue complexity and sward height on the functional response of Wood Bison. Functional Ecology 14, 61-69.

43. Berry, N.R., Jewell, P.L., Sutter, F., Edwards, P.J., Kreuzer, M., 2003. Selection, intake and excretion of nutrients by Scottish highland suckler beef cows and calves, and brown Swiss dairy cows in contrasting Alpine grazing systems. Journal of Agricultural Science, Cambridge 139, 437-453.

44. Biotope, 1996. Bilan topographique, géologique et écologique de la dune Dewulf et de la dune fossile de Ghyvelde (Nord). Plan de gestion des deux dunes et réalisation d'un schéma global de valorisation du littoral nord - Conseil General du Nord - Conservatoire du Littoral.

45. Blume R.R., Younger, R.L., Aga, L., & Meyers, C.J., 1976. Effects of residues of certain anthelmintics in bovine manure on Onthophagus gazella, a non-target organism. SW. Entomologist 2: 100-103.

46. Bokdam, J., 2003. Nature conservation and grazing management. Free-ranging cattle as a driving force for cyclic vegetation succession. PhD thesis. Wageningen University, Wageningen, pp. 224.

47. Bokdam, J., Cornelius, R., Krüsi, B.O., 2001. A conceptual model for nutrient-mediated successional grazing mosaics. Nature- und Kulturlandschaft 4, 14-23.

48. Bokdam, J., Gleichman, J.M., 2000. Effects of grazing by free-ranging cattle on vegetation dynamics in a continental north-west European heathland. Journal of Applied Ecology 37, 415-431.

49. Bokdam, J., WallisDeVries, M.F., 1992. Forage quality as a limiting factor for cattle grazing in isolated Dutch nature reserves. Conservation Biology 6, 399-408.

50. Bonis, A., Grubb, P.J. & Coomes, D.A., 1997. Requirements of gap-demanding species in chalk grassland: reduction of root competition versus nutrient enrichment by animals. Journal of Ecology, 85, 625-633.

51. Bonn, S. & Poschlod, P., 1998. Ausbreitungsbiologie der Pflanzen Mitteleuropas. Quelle &Meyer Verlag, Wiesbaden.

52. Bonte, D., 2001. Monitoring van invertebraten en meer in het bijzonder de arachnofauna, pp. 60-109. In: Bonte, D., E. Cosyns, K. De Maeyer, S. Provoost & M. Hoffmann, Monitoring van de effecten van begrazingsbeheer op vegetatie, flora en fauna van de Vlaamse natuurreservaten langs de Vlaamse kust. DEEL I: Vastleggen van de uitgangssituatie en eerste monitoringsresultaten. Onderzoeksverslag Instituut voor Natuurbehoud, IN.O.2001.01.

53. Bonte, D., 2004a. Distribution of spiders in coastal grey dunes. Spatial patterns and evolutionary-ecological importance of dispersal. PhD Ghent University. Brussels, Institute of Nature Conservation, 260 pp.

54. Bonte, D., 2004b. Spinnen in grasland- en mosfragmenten in de Vlaamse kustduinen: het belang van oppervlakte en interne structuurvariatie. In Hermy, M., De Blust, G. & Slootmaekers, M., Natuurbeheer, 2e editie: 373-374.

55. Bonte, D., L. Baert & J.-P. Maelfait, 2002a. Spider assemblage structure and stability in a heterogenous coastal dune system (Belgium). J. Arachnol., 30 (2): 331-343.

56. Bonte, D., Baert, L. & Maelfait, J.-P., 2004. Spinnen. In Provoost, S. & Bonte, D. (red.). Levende duinen: een overzicht van de biodiversiteit aan de Vlaamse kust. Mededelingen van het Instituut voor Natuurbehoud 22, Brussel, 420 p.

57. Bonte, D., Cosyns, E. De Maeyer, K., Provoost, S. & Hoffmann, M., 2001. Monitoring van de effecten van begrazingsbeheer op vegetatie, flora en fauna van de Vlaamse natuurreservaten langs de Vlaamse kust. Deel 1. Vastleggen van de uitgangssituatie en eerste monitoringresultaten. 120pp. Gent, Universiteit Gent i.s.m. Instituut voor Natuurbehoud i.o.v. Aminal, Afd. Natuur.

58. Bonte, D., P. Criel, L. Baert & D. De Bakker, 2002b. The invasive occurence of the Mediterranean dwarfspider Diplocephalus graecus (O.-P. Cambridge, 1872) in Belgium (Araneae: Linyphiidae). Belg. J. Zool. 132 (2): 171-173.

59. Bonte, D., Hoffmann, M., Anselin, A., Beyen, B., Billiau, R., Desaever, R., Wackenier, W. & Warreyn, G. (2001a). Broedvogels van de jonge en middeloude kustduinen tussen Bray-Dunes (F) en Lombardsijde (B) : soortensamenstelling, ruimtelijke spreiding en implicaties voor het natuurbeheer. Oriolus 67(1): 3-18

60. Bonte, D., M. Hoffmann & J.-P. Maelfait, 1999. Monitoring van het begrazingsbeheer in de Belgische kustduinen aan de hand van spinnen. Nwsbr. Belg. Arachnol. Ver., 14 (1): 24-29.

61. Bonte, D., Hoffmann, M. & Maelfait, J.-P., 2000a. Seasonal and diurnal migration patterns of the spider fauna of coastal grey dunes. Ekologia (Bratislava) 19/4: 5-16.

62. Bonte, D., Maelfait, J.-P. & Hoffmann, M., 2000b. The impact of intensive cattle grazing on the spider comunities in a mesophytic calcareous dune grassland; J. Coastal conservation 6: 155-170.

63. Bonte, D., Provoost, S. & M. Hoffmann (2001b). Habitat and territory segregation within Sylviine warblers of the Flemish coastal dunes. Belgian Journal of zoology, 131 (Supplement 2): 49-59

64. Bossuyt, B., De Fré, B. & Hoffmann, M. (accepted for publication). Abundance and flowering success patterns in a short term grazed grassland: early evidence of facilitation. J. Ecol.

65. Bossuyt, B., Honnay, O. & Hermy, M., 2003a.. An island biogeographical view of the successional pathway in wet dune slacks. Journal of Vegetation Science, 14, 781-788.

66. Bossuyt, B. & Hermy, M., 2003b. Vegetatiesuccessie in kalkrijke duinvalleien: een wisselwerking van tijd en landschap. Natuur.focus, 2, 96-101.

67. Boyd, L., Bandi, N., 2002. Reintroduction of takhi, Equus ferus przewalskii, to Hustai National Park, Mongolia: time budget and synchrony of activity pre- and post-release. Applied Animal Behaviour Science 78, 87-102.

68. Boyd, L.E., 1998. The 24-h time budget of a takhi harem stallion (Equus ferus przewalskii) pre- and post-reintroduction. Applied Animal Behaviour Science 60, 291-299.

69. Bouman, F.D., Boesewinkel, R., Bregman, R., Devente, N., & Oostermeijer, J.G.B., 2000. Verspreiding van zaden. KNNV Uitgeverij, Utrecht.

70. Briske, D.D., 1991. Developmental morphology and physiology of grasses. In: Heitschmidt, R.K., Stuth, J.W. (Eds.), Grazing Management. An ecological perspective. Timber Press, Inc., Portland, Oregon, pp. 85-108.

71. Bruun, H.H. & FritzbØger, B., 2002. The past impact of livestock husbandry on dispersal of plant seeds in the landscape of Denmark. Ambio, 31, 425-431.

72. Bullock, J.M. & Marriott, C.A., 2000.. Plant responses to grazing, and opportunities for manipulation. In: Grazing Management , eds. A.J. Rook & P.D. Penning. pp. 17-26. British Grassland Society, Occasional Symposium N° 34

73. Bullock, J.M., Moy, I.B., Pywell, F.P., Coulson, S.J., Nolan A.M. & Caswell, H., 2001. Plant dispersal and colonization processes at local and landscape scales. In: Dispersal Ecology , eds. J.M. Bullock, R.E. kenward & R.S. Hails. pp. 279-302. Blackwell, Oxford,UK.

74. Bülow-Olsen, A., 1980. Changes in the species composition in an area dominated by Deschampsia flexuosa , L.. Trin. as a result of cattle grazing. Biological Conservation, 18, 257-270.

75. Burke, M.J.W. and Grime, J.P., 1996. An experimental study of plant community invasibility. Ecology ,77, 776-790.

76. Buyse, T., 1999. Arachnofauna van begraasde duingraslanden: soortensamenstelling en populatiegenetische aspecten van Pardosa monticola (Clerck, 1757) (Araneae, Lycosidae). Onuitgegeven Licentiaatsscriptie, Universiteit Gent.

77. Byers,C.R. & Steinhorst R.K., 1984. Clarification of a technique for analysis of utilization-availability data. Journal of Wildlife management, 48, 1050-1053.

78. Cain, M.L., Damman, H. & Muir, A., 1998. Seed dispersal and the Holocene migration of woodland herbs. Ecological Monographs, 68, 3., 325-347.

79. Campbell, W.C., Fisher, M.H., Stapley, E.O., Albers-Schönberg, G. & Jacob, T.A., 1983. Ivermectin: a potent new antiparasitic agent. Science 221: 823-828.

80. Canacoo, E.A., Avornyo, F.K., 1998. Daytime activities of donkeys at range in the coastal savanna of Ghana. Applied Animal Behaviour Science 60, 229-234.

81. Carson, K.D., Wood-Gush, G.M.D., 1983. Equine behaviour: II. A review of the literature on feeding, eliminative and resting behaviour. Applied Animal Ethology 10, 179-190.

82. Carson, W.P. and Pickett, S.T.A., 1990. Role of resources and disturbance in the organization of an old-field plant community. Ecology, 71, 226-238.

83. Castle, E.J., 1956. The rate of passage of food stuffs through the alimentary tract of the goat. 1. Studies on adult animals fed on hay and concentrates. British Journal of Nutrition, 10, 15-23.

84. Chandrawathani, P., Omar, J. & Waller, P.J., 1998. The control of the free-living stages of Strongyloides papillosus by the nematophagous fungus, Arthrobotrys oligospora. Veterinary Parasitology 76: 321-325.

85. Chao, A., 1984. Non-parametric estimation of the number of classes in a population. Scandanavian Journal of Statistics, 11: 265-270.

86. Chao, A., 1987. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. Biometrics, 43: 783-791.

87. Chao, A. & S.M. Lee, 1992. Estimating the number of classes via sample coverage. Journal of the American Statistical Association, 87: 210-217.

88. Chao, A., M.C. MA & M.C.K. Yang, 1993. Stopping rules and estimation for recapture debugging with unequal failure rates. Biometrika, 80: 193-201.

89. Chazdon, R.L., R.K. Colwell, J.S. Denslow & M.R. Guarigaguta, 1998. Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration on primary and secondary rain forests of northeastern Costa Rica, pp. 285-309. In: F. DALLMEIER & J.A. COMISKEY (eds.), Forest Diodiversity Research, Monitoring and Modeling: Conceptual Background and old World Case Studies. Parthenon, Paris.

90. Chiu, S.H.L., Green, M.L., Bayliss, F.P., Eline, D., Rosegay, A., Meriwether, H. & Jacob, T.A., 1990. Absorption, tissue distribution and excretion of tritium-labelled ivermectin in cattle, sheep and rat. J. Agric. Food Chem. 38: 2072-2078.

91. Cid, M.S., Brizuela, M.A., Aello, M.S., Ferri, C., 1997. Pasture heterogeneity created by grazing of cattle biotypes with different body size. In: Proceedings of the XVIIth International Grassland Congress, Winnipeg, Canada. 29.51-29.52.

92. Claerbout, S., 2001. Potentiële endozoöchore zaadverbreiding door enkele herbivore zoogdieren. MSc thesis, Ghent University, Gent.

93. Clark, J.S, Fastie, C., Hurtt,G., Jackson, S.T., Johnson C., King, G.A., Lewis, M., Lynch, J., Pacala, S., Prentice, C., Schupp, E.W., Webb, T.III & Wyckoff, P., 1998. Reid's Paradox of Rapid Plant Migration: Dispersal theory and interpretation of paleoecological records. Bioscience, 48, 13-24.

94. Clarke, J.L., Welch, D., Gordon, I.J., 1995. The influence of vegetation pattern on the grazing of heather moorland by red deer and sheep. I. The location of animals on grass/heather mosaics. Journal of Applied Ecology 32, 166-176.

95. Clarke, J.L., Welch, D., Gordon, I.J., 1995. The influence of vegetation pattern on the grazing of heather moorland by red deer and sheep. II. The impact on heather. Journal of Applied Ecology 32, 177-186.

96. Clauss, M., Frey, R., Kiefer, B., Lechner-Doll, M., Loehlein, W., Polster, C., Rössner, G.E., Streich, W.J., 2003. The maximum attainable body size of herbivorous mammals: morphophysiological constraints on foregut, and adaptations of hindgut fermenters. Oecologia 136, 14-27.

97. Clauss, M., Lechner-Doll, M., Streich, W.J., 2003. Ruminant diversification as an adaptation to the physicomechanical characteristics of forage. A reevaluation of an old debate and a new hypothesis. OIKOS 102, 253-262.

98. Coleman, S.W., Lippke, H. & Gill, M., 1999.. Estimating the nutritive potential of forages. In: Nutritional Ecology of Herbivores., eds. H.-J. Jung & G.C. Fahey jr.. pp. 647-695. Proceedings of the Vth International Symposium on the Nutrition of Herbivores, American Society of Animal Science, Savoy, Illinois, USA.

99. Collins, S.L., 1987. Interaction of disturbances in tall-grass prairie: a field experiment. Ecology, 68,1243-1250.

100. Colwell R.K., 2000. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples (Software and user's Guide), Version 6. User's Guide and application published at: http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates.

101. Colwell, R.K. & J.A. Coddington, 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. Phil. Trans. Royal Soc. London B, 345: 101-118.

102. Conseil Général du Dept. du Nord, 2005. Dunes Flamandes. Joyau naturel du Nord, 30 ans d'histoire pour un pari gagné... 34 pp.

103. Cook, C.W., 1972. Comparative Nutritive Values of Forbs, Grasses and Shrubs. USDA, For. Serv. Gen. Tech. Rep. INT-1, 303-310.

104. Cook, D.F., 1991. Ovarian development in females of the Australian sheep blowfly Lucilia cuprina (Diptera: Calliphoridae) fed on sheep faeces and the effect of ivermectin residues. Bulletin of Entomological Research 81: 249-256.

105. Cooper, S.M., Owen-Smith, N., 1986. Effects of plant spinescence on large mammalian herbivores. Oecologia 68, 446-455.

106. Corwin, R. M., 1997. Economics of gastrointestinal parasitism of cattle. Veterinary Parasitology 72: 451-460.

107. Cosyns, E., 2004. Ungulate Seed dispersal: aspects of endozoochory in a semi-natural landscape. Ghent Universtity, Ghent, pp. 127.

108. Cosyns, E., Claerbout, S., Lamoot, I. & Hoffmann, M., 2004. Potential endozoochorous seed dispersal by large ungulate herbivores in a spatially heterogeneous landscape. In: Cosyns, E., Ungulate Seed Dispersal. Aspects of endozoochory in a semi-natural landscape. Institute of Nature Conservation, Brussels.

109. Cosyns, E., Claerbout, S., Lamoot, I. & Hoffmann, M., 2005. Endozoochorous seed dispersal by cattle and horse in a spatially heterogeneous landscape. Plant Ecology 178: 149-162.

110. Cosyns, E., Degezelle, T., Demeulenaere, E., Hoffmann, M., 2001. Feeding ecology of Konik horses and donkeys in Belgian coastal dunes and its implications for nature management. Belgian Journal of Zoology 131, 111-118.

111. Cosyns, E. Delporte, A., Lens, L. & Hoffmann, M., 2005. Germination success of temperate grassland species after passage through ungulate and rabbit guts. J. Ecology 93: 353-361.

112. Cosyns, E., Hoffmann, M., 2004. Extensieve begrazing: Mogelijkheden en beperkingen. In: Hermy, M., De Blust, G., Slootmaekers, M. (Eds.), Natuurbeheer II. Davidsfonds, Leuven, pp. 363-406.

113. Cosyns, E., Hoffmann, M., 2005. Horse dung germinable seed content in relation to plant species abundance, diet composition and seed characteristics. Basic and Applied Ecology 6: 11-24.

114. Cosyns, E. Lamoot I., Deconinck, M., Goerlandt, A. Van Braeckel A., Callebaut, J., Laquiere, J. & Hoffmann, M., 2001. Monitoring van de effecten van begrazingsbeheer op vegetatie, flora en fauna van de Vlaamse natuurreservaten langs de Vlaamse kust. Deel 2. Habitat- en dieetpreferenties van de geintroduceerde herbivoren: terreingebruik, voedselkeuze en dieetsamenstelling van ezel en Shetland pony. 47pp. Gent, Universiteit Gent i.s.m. Instituut voor Natuurbehoud i.o.v. Aminal, Afd. Natuur.

115. Cosyns, E., Van Braeckel, A., Goerlandt, A., Lacquière, J., Callebaut, J., 2001. Habitat- en dieetpreferenties van de geïntroduceerde herbivoren: terreingebruik, voedselkeuze en dieetsamenstelling van ezel en Shetland pony. In. Monitoring van fauna, flora en vegetatie van de Vlaamse kustduinen , ed. M.Hoffmann.. Report, Gent University, Ghent & Institute of Nature Conservation , Brussel.. Part II: p. 1- 44.

116. Cousins, S.A.O., Lavorel, S., Davies, I., 2003. Modelling the effects of landscape pattern and grazing regimes on the persistence of plant species with high conservation value in grasslands in south-eastern Sweden. Landscape Ecology 18, 315-332.

117. Couvreur, M., 2005. Epizoochorous seed dispersal by large herbivores. Ghent University, PhD.

118. Couvreur, M., Christiaen, B., Verheyen, K. & Hermy M., subm.. Epizoochorous seed dispersal by large herbivores within and between isolated nature reserves.

119. Couvreur, M., Cosyns, E., Hermy, M., Hoffmann, M., 2004. Complementarity of epi- and endozoochory by free ranging donkeys. Ecography 27, 1-12.

120. Crowell-Davis, S.L., Houpt, K.A., Carnevale, J., 1985. Feeding and drinking behaviour of mares and foals with free access to pasture and water. Journal of Animal Science 60, 883-889.

121. Cuddeford, D., Pearson, R.A., Archibald, R.F., Muirhead, R.H., 1995. Digestibility and gastro-intestinal transit time of diets containing different proportions of alfalfa and oat straw given to Thoroughbreds, Shetland ponies, Highland ponies and donkeys. Animal Science 61, 407-417.

122. Curtis, D., 1980. Pitfalls in spider community studies (Arachnida, Araneae). J. Arachnol. 8, 271-280.

123. Dadour, I.R., Cook, D.F. & Neesam, C., 1999. Dispersal of dung containing ivermectin in the field by Onthophagus taurus (Coleoptera: Scarabaeidae) Bulletin of Entomological Research 89: 119-123.

124. Dai, X., 2000. Impact of cattle dung deposition on the distribution pattern of plant species in an alvar limestone grassland. Journal of Vegetation Science, 11, 715-724.

125. Dallaire, A., Ruckebusch, Y., 1974. Sleep and wakefulness in the housed pony under different dietary conditions. Can. J. Comp. Med. 38, 65-71.

126. Danell, K. & Bergström, R., 2002. Mammalian herbivory in terrestrial environments. In: Plant-Animal Interactions. An Evolutionaryapproach., eds. C.M. Herrera & O. Pellmyr. pp.107-131. Blackwell Publishing, Oxford.

127. De Blauwe, R. & L. Baert, 1981. Catalogue des Araignées de Belgique. Partie I: Agelenidae. Bull. Kon. Belg. Inst. Nat. 53: 1-37.

128. Decleer, K., 1989. Kansen voor ongewervelden in het huidige natuurbeheer, Verhandelingen van het symposium 'Invertebraten van België', 447-453.

129. De Ceunynck, R., 1992. Het duinlandschap: ontstaan en evolutie. In: Tussen Land en Zee, het duingebied van Nieuwpoort tot de Panne., eds. H. Berquin & J. Termote. pp. 16-45 . Lannoo, Tielt, Belgium.

130. Deconinck, M., 1998. Soortspecifieke begrazing door ezels in het Vlaams natuurreservaat de Houtsaegerduinen (De Panne, West-Vlaanderen). 194 pp.

131. De Fré, B., 2001. Het effect van onsmakelijke en/of giftige plantensoorten op hun buursoorten in door grote herbivoren begraasde kustduinvegetaties. 101pp..+bijl.

132. Degezelle T., 2000. Dieetsamenstelling en voedselpreferentie van Konikpaarden in het Vlaams natuurreservaat 'De Westhoek' en vergelijking met andere Equidae in gelijkaardige duingebieden langs de Westkust. Msc thesis, Ghent University, Ghent.

133. Degezelle, T. & Hoffmann, M., 2002. Natuurtechnisch beheersplan van het Militair Domein Kwartier Lombardsijde te Nieuwpoort. 102pp. Gent, Universiteit Gent i.s.m. Instituut voor Natuurbehoud i.o.v. Aminal, Afd. Natuur.

134. De Maeyer, K., Provoost, S., Cosyns, E. & Hoffmann, M., 2001. Monitoring van de effecten van begrazingsbeheer op vegetatie, flora en fauna van de Vlaamse natuurreservaten langs de Vlaamse kust. Deel 3. Globale vegetatieanlayse van duinen en schorren op basis van historisch opnamemateriaal. 73pp. Gent, Universiteit Gent i.s.m. Instituut voor Natuurbehoud i.o.v. Aminal, Afd. Natuur.

135. De Raeve, F., 1989. Sand dune vegetation and management dynamics. In: Perspectives in coastal dune management., eds. F. van der Meulen, P.D. Jungerius & J.H. Visser. pp. 99-109. SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands.

136. Desender, K., A. Ervynck & G. Tack, 1999a. Beetle diversity and historical ecology of woodlands in Flanders. Belg. J. Zool., 129 (1): 139-156.

137. Desender, K., L. Baert, J.-P. Maelfait & P. Verdyck, 1999b. Conservation on Volcàn Alcedo (Galápagos): terrestrial invertebrates and the impact of introduced feral goats. Biological Conservation, 87: 303-310.

138. De Smet, J., 1961. Onze duinen in 1828. De Biekorf , Westvlaams Archief voor geschiedenis, oudheidkunde en folklore., 62, 257-266.

139. D'Hour, P., Petit, M., Garel, J.P., Mante, A., 1998. Possible adjustments of suckler herd management to extensive situations. Annales de Zootechnie 47, 453-463.

140. de Bonte, A.J., Boosten, A., van der Hagen, H.G.J.M., Sykora, K.V., 1999. Vegetation development influenced by grazing in the coastal dunes near The Hague, The Netherlands. Journal of Coastal Conservation 5, 59-68.

141. Demment, M.W., Van Soest, P.J., 1985. A nutritional explanation for body-size patterns of ruminant and non-ruminant herbivores. American Naturalist 125, 641-675.

142. Denzau G. & Denzau H. (1999). Wildesel. Jan Thorbecka Verlag, GmbH & Co., Stuttgart.

143. Devos, K. & Anselin, A. in voorb.. Een gedocumenteerde Rode Lijst van de broedvogels van Vlaanderen. Instituut voor Natuurbehoud, Brussel.

144. Digneffe G., 2000.. Endozoochorous dispersal by rabbits and sheep: Viability of seeds in dung. Eindwerk, Katholieke Hogeschool Kempen, Geel., i.s.m. Macaulay Land Use Research Institute.

145. Dinerstein, E., 1989. The foliage-as-fruit hypothesis and the feeding behaviour of South Asian ungulates. Biotropica, 21, 214-218.

146. Dinter, A., 1995. Estimation of epigeic spider population densities using an intensive D-vac sampling technique and comparison with pitfall trap catches in winter wheat. Arthropod Natural Enemies in Arable Lands (eds S. TOFT & W. RIEDEL), Acta Jutlandica 70: 23-33.

147. Dobson, R.J., Besier, R.B., Barnes, E.H., Love, S.C.J., Vizard, A., Bell, K. & Le Jambre, L.F., 2001. Principles for the use of macrocyclic lactones to minimise selection for resistance. Australian Veterinary Journal 79: 756-761.

148. Doreau, M., Boulot, S., 1989. Recent knowledge on Mare Milk Production: A Review. Livestock Production Science 22, 213-235.

149. Dorit, R. L., Walker, W. F., Barnes, R. D., 1991. Zoology. Saunders College Publishing , Orlando, pp. 1009.

150. Drees, M., 1989. Konijnen als grazers. Duin 4: 156-158.

151. Droesen, W., 1998. Spatial modelling and monitoring of natural landscapes with cases in the Amsterdam Waterwork Dunes. Ponsen & Looijen, Wageningen, 161 p.

152. Dufrène, M. & P. Legendre, 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. Ecological Monographs 67(3): 345-366.

153. Du Toit, P.C.V., 1998. A comparison of the diets selected by Merino and Dorper sheep on three range types of the Karoo, South Africa. Archivos de Zootechnica 47, 21-32.

154. Du Toit, P.C.V., Blom, C.D., 1995. Diet selection by sheep and goats in the Noorsveld. African Journal of Range and Forage Science 12, 27-37.

155. Duncan, P., 1980. Time-budgets of Camargue horses. II. Time budgets of adult horses and weaned sub-adults. Behaviour 72, 26-49.

156. Duncan, P., 1983. Determinants of the use of habitat by horses in a Mediterranean wetland. Journal of Animal Ecology 52, 93-109.

157. Duncan, P., 1985. Time budgets of Camargue horses. III. Environmental influences. Behaviour 92, 188-208.

158. Duncan, P., 1992. Horses and grasses: The nutritional ecology of equids and their impact on the Camargue. Ecological Studies 87. Springer Verlag, New York, pp. 287.

159. Duncan, P., Foose, T.J., Gordon, I.J., Gakahu, C.G., Lloyd, M., 1990. Comparative nutrient extraction from forages by grazing bovids and equids: a test of the nutritional model of equid/bovid competition and coexistence. Oecologia 84, 411-418.

160. Dwyer, C.M., Lawrence, A.B., 2000. Effects of maternal genotype and behaviour on the behavioural development of their offspring in sheep. Behaviour 137, 1629-1654.

161. Dziba, L.E., Scogings, P.F., Gordon, I.J., Raats, J.G., 2003. Effects of season and breed on browse species intake rates and diet selection by goats in the False Thornveld of the Eastern Cape, South Africa . Small Ruminant Research 47, 17-30.

162. Edwards, G.R. & Crawley, M.J., 1999a. Rodent seed predation and seedling recruitment in mesic grassland. Oecologia, 118, 288-296.

163. Edwards, G.R. & Crawley, M.J., 1999b. Herbivores, seed banks and seedling recruitment in mesic grassland. Journal of Ecology, 87, 423-435.

164. Edwards P.J., Hollis S., 1982. The distribution of excreta on New Forest grasslands used by cattle, ponies and deer. Journal of Applied Ecology 19, 953-964.

165. Eggermont, K., Hermy, M. & De Blust, G., 1996. Begrazing van natuurgebieden in Vlaanderen. Report. KULeuven i.o.v. Instituut voor Natuurbehoud, Brussel.

166. Ehrlén, J., van Groenendael, J.M., 1998. The trade-off between dispersability and longevity-an important aspect of plant species - diversity. Applied Vegetation Science, 1, 29-36.

167. Eriksson, E., Jakobsson, A., 1998. Abundance, distribution and life histories of grassland plants: a comparative study of 81 species. Journal of Ecology, 86, 922-933.

168. Faedo, M., Larsen, M. & Thamsborg, S., 2000. Effect of different times of administration of the nematophagous fungus Duddingtonia flagrans on the transmission of ovine parasitic nematodes on pasture: A plot study. Veterinary Parasitology 94: 55-65.

169. Fernandez, A. S., Larsen, M., Nansen, P., Henriksen, S.A., Bjorn, H. & Wolstrup, J., 1999. The efficacy of two isolates of the nematode-trapping fungus Duddingtonia flagrans against Dictyocaulus viviparus larvae in faeces. Veterinary Parasitology 85: 289-304.

170. Figuerola, J. & Green, A.J., 2002. Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: a review of post research and priorities for future studies. Freshwater Biology, 47, 483-494.

171. Fincher, G.T., 1992. Injectable ivermectin for cattle: Effects on some dung-inhabiting insects. Environmental entomology 21: 871-876.

172. Fincher, G.T., 1996. Ivermectin pour-on for cattle: effects on some dung-inhabiting insects. Southwestern Entomologist 21: 445-450.

173. Finnegan, P.M., Flanagan, D.P. & Gormally, M.J., 1997. Preliminary investigations of Aphodius species activity in cattle treated with ivermectin. Medical and Veterinary Entomology 11: 139-142.

174. Fischer, S.F., Poschlod, P. & Beinlich, B., 1996. Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. Journal of Applied Ecology , 33, 1206-1222.

175. Fleurance, G., Duncan, P., Mallevaud, B., 2001. Daily intake and the selection of feeding sites by horses in heterogeneous wet grasslands. Animal Research 50, 149-156.

176. Floate, K.D., 1998. Does a repellent effect contribute to reduced levels of insect activity in dung from cattle treated with ivermectin. Bulletin of entomological research 88: 291-297.

177. Foose, T. M., 1982. Trophic strategies of ruminant versus non-ruminant ungulates. University of Chicago,

178. Forbes, T.D.A., Hodgson, J., 1985. The reaction of grazing sheep and cattle to the presence of dung from the same or the other species. Grass and Forage Science 40, 177-182.

179. Fortin, D., Fryxell, J.M., O'Brodovitch, L., Frandsen, D., 2003. Foraging ecology of bison at the landscape and plant community levels: the applicability of energy maximization principles. Oecologia 134, 219-227.

180. Fragoso, J.M., 1997. Tapir-generated seed shadows: scale dependent patchiness in the Amazon rain forest. Journal of Ecology, 85, 519-529.

181. France, J., Theodorou, M.K., Lowman, R.S., Beever, D.E., 1999. Feed evaluation for animal production. In: Theodorou, M.K., France, J. (Eds.), Feeding systems and feed evaluation models. CABI Publishing, Wallingford, pp. 1-10.

182. Francis-Smith, K., 1977. Behaviour patterns of horses grazing in paddocks. Applied Animal Ethology 3, 292-293.

183. Fraser, A. F., 1992. The Behaviour of the Horse. CAB International, Wallingford, UK, pp. 79-81.

184. Fredrickson, E.L., Estell, R.E., Havstad, K.M., Ksiksi, T., Van Tol, J. & Remmenga, M.D., 1997. Effects of ruminant digestion on germination of Lehmann love-grass seed. Journal of Range Management, 50, 20-26.

185. Freeland, W.J., Janzen, D.H., 1974. Strategies in herbivory by mammals: the role of plant secondary compounds. American Naturalist 108, 269-289.

186. Freude, H., Harde, K.W. & Lohse, G. A., 1965. Die Käfer mitteleuropas band 1: Einführung in die käferkunde. 214 pp.

187. Gardener, C.J., McIvor, J.G. & Jansen, A., 1993a. Survival of seeds of tropical grassland species subjected to bovine digestion. Journal of Applied Ecology, 30, 75-85.

188. Gardener, C.J., McIvor, J.G. & Jansen, A., 1993b. Passage of legume and grass seeds through the digestive tract of cattle and their survival in faeces. Journal of Applied Ecology, 30, 63-74.

189. Gary, L.A., Sherritt, G.W., Hale, E.B., 1970. Behaviour of Charolais cattle on pasture. Journal of Animal Science 30, 203-206.

190. Geerts, S. & Gryseels, B., 2001. Anthelmintic resistance in human helminths: a review. Trop. Med. Int. Health. 6: 915-921.

191. Gerwert, S., Failing, K. & Bauer, C., 2002. Prevalence of levamisole and benzimidazole resistance in Oesophagostomum populations of pig-breeding farms in North Rhine-Westphalia, Germany. Parasitol. Res. 88: 63-68.

192. Ghassali, F., Osman, A.E. & Cocks, P.S., 1998. Rehabilitation of degraded grasslands in North Syria: The use of Awassi sheep to disperse the seeds of annual pasture legumes. Exploring Agriculture, 34, 391-405.

193. Gibb, M.J., Huckle, C.A., Nuthall, R., Rook, A.J., 1999. The effect of physiological state (Lactating or dry) and sward surface height on grazing behaviour and intake by dairy cows. Applied Animal Behaviour Science 63, 269-287.

194. Ginane, C., Petit, M., D'Hour, P., 2003. How do grazing heifers choose between maturing reproductive and tall or short vegetative swards? Applied Animal Behaviour Science 83, 15-27.

195. Gittings, T & Giller, P., 1998. Resource quality and the colonisation and succession of coprophagous dung beetles. Ecography 21: 581-592.

196. Goering, H.K. & Van Soest, P.J., 1970. Forage fiber analysis: Apparatus reagent procedures and some application. Agriculture Handbook: ARS US Department of Agriculture.

197. Goerlandt, A., 1999. Dieetsamenstelling en voedselpreferenties van Shetlandpony's in het Vlaams natuurreservaat 'De Westhoek'. Msc. thesis Ghent University, Ghent.

198. Gökbulak, F., 1998. Seed dispersal by livestock: a revegetation application for improving degraded rangelands. PhD thesis, Utah State University, Logan.

199. Gordon, I.J., 1989. Vegetation Community Selection by ungulates on the Isle of Rhum. I. Food Supply. Journal of Applied Ecology 26, 35-51.

200. Gordon, I.J., 1989. Vegetation Community Selection by ungulates on the Isle of Rhum. II. Vegetation community selection. Journal of Applied Ecology 26, 53-64.

201. Gordon, I.J., 1989. Vegetation Community Selection by ungulates on the Isle of Rhum. III. Determinants of Vegetation community selection. Journal of Applied Ecology 26, 65-79.

202. Gordon, I.J., Illius, A.W., 1988. Incisor arcade structure and diet selection in ruminants. Functional Ecology 2, 15-22.

203. Gordon, I.J., Illius, A.W., 1989. Resource partitioning by ungulates on the Isle of Rhum. Oecologia 79, 383-389.

204. Gotelli, N.J. & R.K. Colwell, 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. Ecological Letters, 4: 379-391.

205. Gray, G.D., 1997. The use of genetically resistant sheep to control nematode parasitism. Veterinary Parasitology 72: 345-366.

206. Greenslade, P.J.M., 1964. Pitfall trapping as a method for studyung populations of carabidae (Coleoptera). J. Anim. Ecol. 33, 301-310.

207. Grime, J.P.,Mason, G., Curtis, A.V., Rodman, J., Band, S.R., Mowforth, M.A.G., Neal, A.M. & Shaw, S., 1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora. Journal of Ecology, 69, 1017-1059.

208. Grime, J.P., Hodgson, J.G. & Hunt, R., 1988. Comparative Plant Ecology. A Functional Approach to Common British Species. Uncirn Hyman, London.

209. Groot Bruinderink, G.W.T.A., van Wieren, S.E., Hazebroeck, E., den Boer, M.H., Maaskamp, F.I.M., Lamers, W., Slim, P.A. & de Jong, C.B., 1997. De ecologie van hoefdieren. In: Hoefdieren in het boslandschap., eds. S.E.van Wieren, G.W.T.A. Groot Bruinderink., I.T.M. Jorritsma & A.T. Kuiters. pp. 31-69. Backhuys Publishers, Leiden.

210. Hagemoen, R.I.M., Reimers, E., 2002. Reindeer summer activity pattern in relation to weather and insect harassment. Journal of Animal Ecology 71, 883-892.

211. Hanley, T.A., Hanley, K.A., 1982. Food resource partitioning by sympatric ungulates on Great Basin rangeland. Journal of Range Management 35, 152-158.

212. Hanski, I., 1998. Metapopulation dynamics. Nature, 396, 41- 49.

213. Hanski, I. & Cambefort, Y., 1991. Dung beetle ecology. Princeton University Press, New Jersey. 481pp.

214. Harper, J.L., 1977. Population Biology of Plants. Academic Press, London.

215. Harper, J.L., 1977. The role of the grazing animal. In: Harper, J.L. (Ed.), Population Biology of Plants. Academic Press, London, pp. 435-456.

216. Hassoun, P., 2002. Cattle feeding behaviour at pasture: a methodology related to on farm measurements. Animal Research 51, 35-41.

217. Hein, W.R., Shoemaker, C.B. & Heath, A.C.G., 2001. Future technologies for control of nematodes of sheep. New Zealand Veterinary Journal 49: 247-251.

218. Hendoux, F., 1997. Analyse sociologique et dynamique des peuplements de deux espèces remarquables , Rosa pimpinellifolia L. et Helianthemum nummularium , L.. Mill. subsp. obscurum , Celak.. Holub. du littoral du Département du Nord en vue de propositions de gestion conservatoire pour leurs habitats. Report. Centre Régional de Phytosociologie, Bailleul.

219. Hendrickx, M.O., Anderson, L., Boulard, C., Smith, D.G. & Weatherey, A.J., 1993. Efficacy of doramectin against warble fly larvae (Hypoderma bovis). Veterinary Parasitology 49: 75-84.

220. Hendriksen, N.B., 1991. Consumption and utilization of dung by detritivorous and geophagous earthworms in a Danish pasture. Pedobiologia 35: 65-70.

221. Herd, R., 1995. Endectocidan Drugs: Ecological risks an dcounter-measured. Int. J. for Parasitology 25: 875-885.

222. Herrera, C.M., 1989. Frugivory and seed dispersal by carnivorous mammals, and associated fruit characteristics, in undisturbed Mediterranean habitats. Oikos, 55, 250-262.

223. Herrera, C. M., , 2002. Seed dispersal by vertebrates. In: Plant-Animal Interactions. An Evolutionary approach., eds. C.M. Herrera & O. Pellmyr. pp.185-210. Blackwell Publishing, Oxford.

224. Higgins, S.I. & Richardson, D.M., 1999. Prediciting Plant Migration Rates in a Changing World: The role of Long-Distance Dispersal. The American Naturalist, 153, 464-475

225. Higgins, S.I., Lavorel, S. & Revilla, E., 2003. Estimating plant migration rates under habitat loss and fragmentation. Oikos, 101, 354-366.

226. Hildebrand, F., 1872. Ueber die Verbreitungsmittel der Gramineen-Früchte. Botanische Zeitung, 49, 1-16.

227. Hildebrand, F., 1873. Die Verbreitungsmittel der Pflanzen. Engelmann, Leipzig.

228. Hill, 1979. TWInsPAN: a fortran program for arranging multivariate datda in an ordered two-way by classification of the individuals and attributes. Cornell University, New York, USA.

229. Hillegers, H.P.M., 1993. Heerdgang in Zuidelijk Limburg. Publicaties Natuurhistorisch Genootschap Limburg, 40, 1-160 , with English summary..

230. Hobbs, N.T., Bakker, D.L. & Gill, R.B., 1983. Comparative nutritional ecology of montane ungulates during winter. Journal of Wildlife Management, 47, 1-16.

231. Hodkinson, D.J., Askew, A.P., Thompson, K., Hodgson, J.G., Bakker, J.P., Bekker, R.M., 1998. Ecological correlates of seed size in the British flora. Functional Ecology, 12, 762-766.

232. Hoffmann, M., C. Ampe, H. Baeté, D. Bonte, M. Leten & S. Provoost, 1999. Ontwerpbeheersplan voor het Vlaams natuurreservaat Hannecartbos gekaderd in een gebiedsvisie voor het duinencomplex Ter Yde te Oostduinkerke (Koksijde, West-Vlaanderen). Universitet Gent en Instituut voor Natuurbehoud i.o.v. Aminal, Afd. Natuur, 2delen, 210 pp. + figuren en bijlagen.

233. Hoffmann, M., Cosyns, E., Deconinck, M., Lamoot, I., Zwaenepoel, A., 2001. Donkey diet in a Flemish coastal dune area in the first year after introduction. In: Houston, J.A., Edmondson, S.E., Roony, P.J. (Eds.), Coastal Dune Management. Proceedings of the European Symposium Coastal Dunes of the Atlantic Biogeographical Region, Southport, NW England, September 1998. Liverpool University Press, Liverpool, pp. 95-107.

234. Hoffmann, M., De Belder, W., De Fré, B., Engledow, H., Hardies, N., Leliaert, F., Provoost, S., Stichelmans, E., Van Nieuwenhuyse, H. & Vercruysse, E, 2005. Wierflora, zaadbank en vegetatie. In Anonymus, MONAIJ-ontwerprapport. Evaluatie van de impact van recente natuurontwikkelingsmaatregelen aan de IJzermonding: 27-114.

235. Hofmann, R.R., 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. Oecologia 443-457.

236. Holter, P., 2000. Particle feeding in Aphodius dung beetles (Scarabaeidae): old hypotheses and new experimental evidence. Functional ecology 14: 631-642.

237. Holter, P., Sommer, C., Grønvold, J. & Madsen, M., 1993. Effects of ivermectin treatment on the attraction of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae and Hydrophilidae) to cow pats. Bulletin of Entomological Research 83: 53-58.

238. Hongo, A., Akimoto, M., 2003. The role of incisors in selective grazing by cattle and horses. Journal of Agricultural Science 140, 469-477.

239. Honnay, O., Verhaeghe, W. & Hermy, M., 2001.. Plant community assembly along dendritic networks of small forest streams. Ecology, 82, 1691-1702.

240. Hoys, M., Leten, M. & Hoffmann, M., 1996a. Ontwerpbeheersplan voor het staatsnatuurreservaat "De Houtsaegerduinen" te De Panne (West-Vlaanderen). Gent, Universiteit Gent i.sM;M Instituut voor Natuurbehoud.

241. Hoys, M., Leten, M. & Hoffmann, M., 1996b. Ontwerpbeheersplan voor het staatsnatuurreservaat "De Westhoek" te De Panne (West-Vlaanderen). 267pp. + 66 fig. + 2 bijl. Gent, Universiteit Gent.

242. Hustings, M.F.H., Kwak, R.G.M., Opdam, P.F.M. & ReIJnen, M.J.S.M. (red) (1985). Natuurbeheer in Nederland Deel 3, Vogelinventarisatie, Achtergronden, richtlijnen en verslaggeving. Pudoc Wageningen.

243. Hutchings, M.R., Gordon, I.J., Kyriazakis, I., Jackson, F., 2001. Sheep avoidance of faeces-contaminated patches leads to a trade-off between intake rate of forage and parasitism in subsequent foraging decisions. Animal Behaviour 62, 955-964.

244. Hutchings, M.R., Gordon, I.J., Kyriazakis, I., Robertson, E., Jackson, F., 2002. Grazing in heterogeneous environments: infra- and supra-parasite distributions determine herbivore grazing decisions. Oecologia 132, 453-460.

245. Hutchings, M.R., Kyriazakis, I., Anderson, D.H., Gordon, I.J., Coop, R.L., 1998. Behavioural strategies used by parasitized and non-parasitized sheep to avoid ingestion of gastro-intestinal nematodes associated with faeces. Animal Science 67, 97-106.

246. Hutchings, M.R., Kyriazakis, I., Gordon, I.J., 2001. Herbivore physiological state affects foraging trade-off decisions between nutrient intake and parasite avoidance. Ecology 82, 1138-1150.

247. Illius, A.W., Gordon, I.J., 1987. The allometry of food intake in grazing ruminants. Journal of Animal Ecology 56, 989-999.

248. Illius, A.W., Gordon, I.J., 1990. Constraints on diet selection and foraging behaviour in mammalian herbivores. In: Hughes, R.N. (Ed.), Behavioural Mechanisms of Food Selection. Springer Verlag, Berlin, pp. 369-393.

249. Illius, A.W., Gordon, I.J., 1992. Modelling the nutritional ecology of ungulate herbivores: evolution of body size and competitive interactions. Oecologia 89, 428-434 .

250. 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 , pp. 157-181.

251. IWVA, 1994. Beheersplan Doornpanne. 38 pp., 9 bijl.

252. Izraely, H., Choshniak, I., Shkolnik, A., 1994. Dehydration and rehydration in donkeys: the role of the hind gut as a water reservoir. Journal of basic and clinical physiology and pharmacology 5, 89-100.

253. Izraely, H., Choshniak, I., Stevens, C.E., Demment, M.W., Shkolnik, A., 1989a. Factors determining the digestive efficiency of the domesticated donkey (Equus asinus asinus). Quaterly Journal of Experimental Physiology 74, 1-6.

254. Izraely, H., I. Chosniak, C.E. Stevens & A. Shkolnik, 1989b. Energy digestion and nitrogen economy of the domesticated donkey (Equus asinus asinus) in relation to food quality. Jour. Arid Envir., 17: 97-101.

255. Jacobs, J., 1974. Quantitative Measurement of Food Selection. A modification of the Forage Ratio and Ivlev's Electivity Index. Oecologia 14, 413-417.

256. Jacobs, J., 1993. Catalogus van de spinnen van België. Deel XI: Metidae. Studiedocumenten van het Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen nr. 71.

257. James, F.C. & S. Rathbun, 1981. Rarefaction, relative abundance, and diversity of avian communities. The Auk, 98: 785-800.

258. Janis, C., 1976. The evolutionary strategy of Equidae and the origin of rumen and cecal digestion. Evolution 30, 757-774.

259. Janssens, A., 1960. Faune de Belgique. Insectes: Coléoptères lamellicornes. 411pp.

260. Janssen, M., 1993. Catalogus van de spinnen van België. Deel XIII: Thomisidae. Studiedocumenten van het Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen nr. 71.

261. Janssen, M. & L. Baert, 1987. Catalogus van de spinnen van België. Deel IV: Salticidae. Studiedocumenten van het Koninklijk Belgisch instituut voor Natuurwetenschappen nr. 43.

262. Janzen, D.H., 1984. Dispersal of small seeds by big herbivores: foliage is the fruit. American Naturalists, 123, 338-353.

263. Jarrige, R., Martin-Rosset, W., 1987. Le Cheval: reproduction, selection alimentation, exploitation. INRA, Paris, pp.

264. Jefferies, R.L., Klein, D.R., Shaver, G.R., 1994. Vertebrate herbivores and northern plant communities: reciprocal influences and responses. OIKOS 71, 193-206.

265. Joenje, W., 1987. Planten, herbivorie en begrazing. In: de Bie, S., Joenje, W., van Wieren, S.E. (Eds.), Begrazing in de natuur. Pudoc, Wageningen, pp. 15-34.

266. Johansson, M.E., Nilsson C. & Nilsson, E., 1996. Do rivers function as corrdior for plant dispersal? Journal of Vegetation Science, 7, 593-598.

267. Kempski, E., 1906. Über endozoische Samenverbreitung und speziell die Verbreitung von Unkräutern durch Tiere auf dem Wege des Darmkanals. Diss. Rostock.

268. Kerner von Marilaun, A., 1916. Pflanzenleben. Bd. 3, Leipzig und Wien.

269. Kimura, R., 1998. Mutual grooming and preferred associate relationships in a band of free-ranging horses. Applied Animal Behaviour Science 59, 265-276.

270. Kimura, R., 2001. Volatile substances in feces, urine and urine-marked feces of feral horses. Canadian Journal of Animal Science 81, 411-420.

271. King, S.R.B., 2002. Home range and habitat use of free-ranging Przewalski horses at Hustai National Park, Mongolia. Applied Animal Behaviour Science 78, 103-113.

272. Klei, T.R., 1997. Immunological control of gastrointestinal nematode infections. Veterinary Parasitology 72: 507-523.

273. Kleiber, M., 1961. The fire of life: an introduction to animal energetics. John Wiley & Sons. Inc., New York, pp. 431.

274. Klingel, H., 1998. Observations on social organization and behaviour of African and Asiatic Wild Asses (Equus africanus and Equus hemionus). Applied Animal Behaviour Science 60, 103-113.

275. Knevel, I.C., Bekker, R.M., Bakker, J.P. & Kleyer, M., 2003.. Life-history traits of the Northwest European flora: The LEDA database. Journal of Vegetation Science, 14, 611-614.

276. Koskela, H., & Hanski, I., 1977. Structure and succession in a beetle community inhabiting cow dung. Ann. Zool. Fennici 14: 204-223.

277. Krüger, H. & Scholtz, C.H., 1997. Lethal and sublethal effects of ivermectin on the dung-breeding beetles Euoniticellus intermedius (Reiche) and Onitis alexis (Klug) (Coleoptera, Scarabaeidae). Agriculture, Ecosystems and Environment 61: 123-131.

278. Krysl, L.J., Hubbert, M.E., Sowell, B.F., Plumb, G.E., Jewett, T.K., Smith, M.A., Waggoner, J.W., 1984. Horses and cattle grazing in the Wyoming Red dessert, I. Food habits and dietary overlap. Journal of Range Management 37, 72-76.

279. Laca, E.A., 1998. Spatial memory and food searching mechanisms of cattle. Journal of Range Management 51, 370-378.

280. Lambinon, J., De Langhe, J.E., Delvosalle, L. & Duvigneaud, J., 1998. Flora van België. het Groothertogdom Luxemburg. Noord-Frankrijk en de aangrenzende gebieden , Pteridofyten en Spermatofyten.. Nationale Plantentuin van België, Meise.

281. Lamoot, I., Callebaut, J., Degezelle, T., Demeulenaere, E., Laquičre, J., Vandenberghe, C., Hoffmann, M., 2004. Eliminative behaviour of free-ranging horses: do they show latrine behaviour or do they defecate where they graze? Applied Animal Behaviour Science 86, 105-121.

282. Lamoot, I., Callebaut, J., Demeulenaere, E., Vandenberghe, C., Hoffmann, M., 2005. Foraging behaviour of donkeys grazing in a coastal dune area in temperate climate conditions. Applied Animal Behaviour Science 92: 93-112.

283. Lamoot, I., Hoffmann, M., 2004. Do season and habitat influence the behaviour of Haflinger mares in a coastal dune area? Belgian Journal of Zoology 134, 97-103.

284. Lamoot, I., Meert, C., Hoffmann, M., 2005. Habitat use of ponies and cattle foraging together in a coastal dune area. Biological Conservation 122: 523-536.

285. Lamoot, I., Vandenberghe, C., Bauwens, D., Hoffmann, M., 2005. Grazing behaviour of free-ranging donkeys and Shetland ponies in different reproductive states. J. Ethology 23: 19-27.

286. Larsen, M., Nansen, P., Grønvold, J., Wolstrup, J. & Henriksen, S. A., 1997. Biological control of gastro-intestinal nematodes – facts, future, or fiction? Veterinary Parasitology 72: 479-492.

287. Larsen, M., Faedo, M., Waller, P.J. & Hennessy, D.R., 1998. The potential of nematophagous fungi to control the free-living stages of nematode parasites of sheep: Studies with Duddingtonia flagrans. Veterinary Parasitology 76: 121-128.

288. Lee S.M. & Chao A., 1994. Estimating population size via sample coverage for closed capture-recapture models. Biometrics, 50: 88-97.

289. Lehrer, W.P. & Tisdale, W., 1956. Effect of sheep and rabbit digestion on the viability of some range plant seeds. Journal of Range Management, 9, 118-112.

290. Lennartz, H., 1957. Über die Beeinflussung der Keimfähigkeit der Samen von Grünlandpflanzen beim Durchgang durch den Verdauungstraktus des Rindes. Zeitsshrift Acker-Pflanzenbau, 103, 427-453.

291. Locket, G. H. & A. F. Millidge, 1951. British Spiders. Volume I. Ray Society, London. 310pp.

292. Londo, G., 1975. De decimale schaal voor vegetatiekundige opnamen van permanente kwadraten. Gorteria 7: 101-106.

293. Londo, G., 1976. The decimal scale for relevés of permanent quadrats. Vegetatio, 33, 61-64.

294. Longino, J.T., 2000. What to Do with the Data, pp. 168-203. In: Agosti D., J.D. Majer, L.E. Alonso & T.R. Schultz (eds.), Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity, Biological Diversity Handbook Series. The Smithsonian Institution, Princeton, New Jersey.

295. Loucougaray, G., Bonis, A., Bouzillé, J.-B., 2004. Effects of grazing by horses and/or cattle on the diversity of coastal grasslands in western France. Biological Conservation 116, 59-71.

296. Love, S.C.J. & Coles, G.C., 2002. Anthelmintic resistance in sheep worms in New South Wales, Austria. Veterinary rec. 150: 87-87.

297. Lowry, A.A., 1996. Influence of ruminant digestive processes on germination of ingested seeds. MSc. thesis, Oregon State University, Oregon.

298. Luff, M.L., 1975. Some features influencing the efficiency of pitfall traps. Oecologia 19: 345-357.

299. Lumaret, J.-P., 1986. Toxicity of certain anthelmintics to coprophagous insects and the consequences of this on the disappearance of dung from the soil surface. Acta Oecologica/Oecologia Applicata 4: 313-324.

300. Lumaret, J.-P., Galante, E., Lumbreras, C., Mena, J., Bertrand, M., Bernac, J.L., Cooper, J.F., Kadiri, N. & Crowe, D., 1993. Field effects of ivermectin residues on dung beetles. Journal of applied ecology 30: 428-436.

301. Lust, P., De Scheemaeker, F & Gilis, L. 1995. Broedvogelinventarisatie van enkele duingebieden aan de Vlaamse Oostkust (Zwinbosjes te Knokke tot de Vosseslag te De Haan) in 1993. Deel 1: tekst en tabellen. Mergus 9(3): 149-451.

302. Mabelis A.A., 1977. Inventarisatie en onderzoek van ongewervelde dieren ten behoeve van het natuurbeheer. De Levende Natuur, 78(?): 204-210.

303. Madsen M., Grønvold, J. & Nansen, P., 1988. Effects of treatments of cattle with some anthelmintics on the subsequent degradation of their dung. Acta Vet. Scand. 29: 515-517.

304. Madsen, M., Nielsen, B.O., Holter, P., Pedersen, O.C., Jespersen, J.B., Jensen, K.M.V., Nansen, P. & Gronvold, J., 1990. Treating cattle with ivermectin: effects on the fauna and decomposition of dung pats. Journal of Applied Ecology 27: 1-15.

305. Maelfait, J.-P. & L. Baert,1975. Contribution to the knowledge of the arachno- and entomofauna of different woodhabitats. Part I Sampled habitats, Theoretical study of the pitfall-method, survey of the captured taxa. Biol. Jb. Dodonaea 45, 179-169.

306. Maelfait, J.-P. & L. Baert, 1987. Het gebruik van spinnen bij ecologische indicatie. Nieuwsbr. Belg. Arachnol. Ver. 6: 24-27.

307. Maelfait, J.-P. & L. Baert, 1988. Les araignées sont-elles de bons indicateurs ecologiques? Comptes rendus Xéme Coll. europ. Arachnol., Bull. Soc. Sci. Bretagne, 59, n° h.s. I: 155-160.

308. Maelfait, J.-P. & L. Baert, 1997. Spinnen als bio-indicatoren ten behoeve van het natuurbehoud in Vlaanderen. De Levende Natuur, 98(5): 174-179.

309. Maelfait, J.-P., K. Desender & L. Baert, 1989. Some examples of the practical use of spiders and carabid beetles as ecological indicators. Verhandelingen van het symposium 'Invertebraten van België', 137-442.

310. Maelfait, J.-P., L. Baert, M. Janssen & M. Alderweireldt, 1998. A red list for the spiders of Flanders. Bull. Kon. Belg. Inst. Nat. 68: 131-142.

311. Maelfait, J.-P., L. Baert, D. Bonte & F. Hendrickx, 2000. The richness and paucity of the spider fauna of the Belgian coast. Bull. Kon. Belg. Inst. Nat. 70: 97-107.

312. Mahon, R.J. & Wardhaugh, K.G., 1991. Impact of dung from ivermectin-treated sheep on oogenesis and survival of adult Lucilia cuprina. Australian Veterinary Journal 68: 173-177.

313. Mahon, R.J. & Wardhaugh, K.G., van Gerwen, A.C.M. & Whitby, W.A., 1993. Reproductive development and survival of Lucilia cuprina Wiedemann when fed sheep dung containing ivermectin. Veterinary parasitology 48: 193-204.

314. Malo, J.E., 2000. Hardseededness and the accuracy of seed bank estimates obtained through germination. Web Ecology, 1, 70-75.

315. Malo, J.E., Betsabé, J., Suárez, F., 1995. Seed bank build-up in small disturbances in a Mediterranean pasture: the contribution of endozoochorous dispersal by rabbits. Ecography, 18, 73-82.

316. Malo, J.E. & Suárez, F., 1995a. Herbivorous mammals as seed dispersers in a Mediterranean dehesa.Oecologia, 104, 246-255.

317. Malo, J.E. & Suárez, F., 1995b. Establishment of pasture species on cattle dung: the role of endozoochorous seeds. Journal of Vegetation Science, 6, 169-174.

318. Malo, J.E. & Suárez, F., 1996. New insights into pasture diversity: the consequences of seed dispersal in herbivore dung. BiodiversityLetters, 3, 54-57.

319. Malo, J.E., Jiménez, B.& Suárez, F., 2000. Herbivore dunging and endozoochorous seed deposition in a Mediterranean dehesa. Journal of Rangeland Management, 53, 322-328.

320. Maloiy, G.M.O., Boarer, C.D.H., 1971. Response of the Somali donkey to dehydration: hematological changes . American Journal of Physiology 221, 37-41.

321. Manueli, P.R., Waller, P.J., Faedo, M. & Mahommed, F., 1999. Biological control of nematode parasites of livestock in Fiji: Screening of fresh dung of small ruminants for the presence of nematophagous fungi. Veterinary Parasitology 81: 39-45.

322. Marriner, S.E. & Bogan, J.A., 1980. Pharmacokinetics of albendazole in sheep. Am. J. Vet. Res. 41: 483-491.

323. Marriner, S.E. & Bogan, J.A., 1981a. Pharmacokinetics of oxfendazole in sheep. Am. J. Vet. Res. 42: 1143-1145.

324. Marriner, S.E. & Bogan, J.A. 1981b. Pharmacokinetics of fenbendazole in sheep. Am. J. Vet. Res. 42: 1146-1148.

325. Marrugan A.E., 1988. Ecological Diversity and Its Measurements. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

326. Marsh, R., Campling, R.C., 1970. Fouling of pastures by dung. Herbage Abstracts 40, 123-130.

327. Marten, G.C., Donker, J.D., 1964. Selective grazing induced by animal excreta. I. Evidence of occurrence and superficial remedy. Journal of Dairy Science 47, 773-776.

328. Martin-Rosset, W., Doreau, M., Cloix, J., 1978. Etude des activités d'un troupeau de poulinières de trait et de leurs poulains au pâturage. Annales de Zootechnie 27, 33-45.

329. Massart. J., 1908. Les districts littoraux et alluviaux de la Belgique. In: Les aspects de la végétation de la Belgique , eds. CH. Bommer & J. Massart . Jardin botanique de l'Etat, Bruxelles, Belgique.

330. Maurrer, R. & A. Hänggi, 1990. Katalog der schweizerischen Spinnen. Documenta Faunistica Helvetiae. Schweizerischer Bund für Naturschutz.

331. Mayes, E., Duncan, P., 1986. Temporal patterns of feeding behaviour in free-ranging horses. Behaviour 96, 105-129.

332. McCarthy, G., 1998. Practical horse and pony nutrition. J.A.Allen & Co Ltd., London, pp. 263.

333. McFerran, D.M., W.I. Montgomery & J.H. McAdam, 1994. The impact of grazing on communities of ground-dwelling spiders (Araneae) in upland vegetation types. Biology and Environment: proceedings of the royal Irish Academy 94B(2), 119-126.

334. McNaughton, S.J., 1968. Grasses and grazers, science and management. Ecological Applications 3, 17-20.

335. McNaughton, S.J., 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. Oikos 40 (3): 329-336.

336. McNaughton, S.J., 1984. Grazing lawns: animals in herds, plant form and co-evolution. American Naturalist 124, 863-886.

337. McKellar, Q.A. 1997. Ecotoxicology and residues of anthelmintic compounds. Veterinary Parasitology 72: 413-435.

338. Mckellar, Q.A., Scott, E.W., Baxter, P., Anderson, L.A. & Bairden, K., 1993. Pharmacodynamics, pharmacokinetics and faecal persistence of morantel in cattle and goats. J. Vet. Pharmacol. Ther. 16: 87-92.

339. Menard, C., Duncan, P., Fleurance, G., Georges, J.-Y., Lila, M., 2002. Comparative foraging and nutrition of horses and cattle in European wetlands. Journal of Applied Ecology 39, 120-133.

340. Meydam, R., 1996. Begrazing in Meijendel. Bepaling van de kwantitatieve en kwalitatieve draagkracht van twee door paarden en runderen begraasde gebieden in het duingebied Meijendel. Wetenschapswinkel Biologie, Utrecht, pp. 70.

341. Milchunas, D.G., Lauenroth, W.K., 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. Ecological Monographs 63, 327-366.

342. Moehlman, P. D., 1974. Behavior and ecology of feral asses (Equus asinus). University of Wisconsin, Madison, pp. 251.

343. Moehlman, P.D., 1998. Behavioral patterns and communication in feral asses (Equus africanus). Applied Animal Behaviour Science 60, 125-169.

344. Moehlman, P.D., 1998. Feral asses (Equus africanus): intraspecific variation in social organization in arid and mesic habitats. Applied Animal Behaviour Science 171-195.

345. Moehlman, P.D., Fowler, L.E., Roe, J.H., 1998. Feral asses (Equus africanus) of Volcano Alcédo, Galapagos: behavioral ecology, spatial distribution and social organization. Applied Animal Behaviour Science 60, 197-210.

346. Montforts, M. 1997. Ontwormingsmiddelen en natuurbeheer. Wetenschapswinkel Biologie, Universiteit Utrecht. 56pp.

347. Morrison, J., Jackson, M. V., Sparrow, P. E. , 1980. The response of perennial Ryegrass in fertilizer Nitrogen in relation to climate and soil. Grassland Research Institute Technical Report 27. Grassland Research Institute, Hurley, pp. 27.

348. Motta-Junior, J.C., & Martins, K., 2002. The frugivorous Diet of the Maned Wolf, Chrysocyon brachyurus, in Brazil: Ecology and Conservation. In: Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation., eds. D.J. Levey, W.R. Silva, M. Galetti. pp.291-304. CABI publishing,Wallingford, UK.

349. Moya-Borja, G.E., Muniz, R.A., Sanavria, A., Goncalves, L.C.B. & Rew, R.S., 1993. Therapeutic and persistent efficacy of doramectin against Dermatobia hominis in cattle. Veterinary Parasitology 49: 85-93.

350. Mueller, P.J., Protos P., Houpt K.A. & Van Soest, P.J., 1998. Chewing behaviour in the domestic donkey , Equus asinus. fed fibrous forage. Applied Animal Behaviour Science, 60, 241-251.

351. Müller, P., 1955. Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen. Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes Rübel in Zürich. Hans Huber Verlag, Bern.

352. Müller-Schneider, P., 1954. Über endozoochore Samenverbreitung durch weidende Haustiere. Vegetatio, 5, 23-28.

353. Mysterud, A., 1998. The relative roles of body size and feeding style on activity time of temperate ruminants. Oecologia 113, 442-446.

354. Nansen, P., Larsen, M., Roepstorff, A., Grønvold, J., Wolstrup, J. & Henriksen, S. A, 1995. Control of Oesophagostomum dentatum and Hyostrongylus rubidus in outdoor-reared pigs through daily feeding with the microfungus Duddingtonia flagrans. Parasitology Resources 82: 580-584.

355. Nathan, R. & Muller-Landau, H.C., 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. Trends in Ecology and Evolution, 15, 278-285.

356. Nathan, R., Perry, G., Cronin, J.T., Strand, A.E. & Cain M.L., 2003. Methods for estimating long-distance dispersal. Oikos, 103, 261-273

357. National Research Council, 1989. Nutrient requirements of horses. Fifth Revised Edition. National Academy Press, Washington, D.C., pp. 101.

358. National Research Council, 2001. Nutrient Requirements of Dairy Cattle. Seventh Revised Edition. National Academy Press, Washington, D.C., pp. 381.

359. Neter, J., Kutner, M. H., Nachtsheim, C. J., Wasserman, W., 1996. Applied Linear Statistical Models. The McGraw-Hill Companies, Boston, pp. 1408.

360. Newborn, J.A., Penning, P.D., Parsons, A.J., Harvey, A., Orr, R.J., 1994. Fasting affects intake behaviour and diet preference of grazing sheep. Animal Behaviour 47, 185-193.

361. Ödberg, F.O., Francis-Smith, K.F., 1976. A study on eliminative and grazing behaviour - The use of the field by captive horses. Equine Veterinary Journal 8, 147-149.

362. Ödberg, F.O., Francis-Smith, K.F., 1977. Studies on the formation of ungrazed eliminative areas in fields used by horses. Applied Animal Ethology 3, 27-34.

363. Olff, H., Ritchie, M.E., 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. TREE 13, 261-265.

364. Olsen, F.W., Hansen, R.M., 1977. Food relations of wild free-roaming horses to livestock and big game, Red Desert, Wyoming. Journal of Range Management 30, 17-20.

365. Oosting, H. F., 1956. The study of plant communities. Freeman, San Franciscon CA, pp.

366. Owen-Smith, N., 1982. Factors influencing the consumption of plant products by large herbivores. In: Huntley, B.I., Walker, B.H. (Eds.), Ecology of tropical savannas. Ecological Studies, Vol. 42. Springer Verlag, Berlin, pp. 359-404.

367. Owen-Smith, N., 1994. Foraging responses of kudus to seasonal changes in food resources: elasticity in constraints. Ecology 75, 1050-1062.

368. Owen-Smith, N., Novellie, P., 1982. What should a clever ungulate eat? American Naturalist 119, 151-178.

369. Özer, Z., 1979. Über die Beeinflussung der Keimfähigkeit der Samen mancher Grünlandpflanzen beim Durchgang durch den Verdauungstrakt des Schafes und nach Mistgärung. Weed Research, 19, 247-254.

370. Pakeman, R.J., Attwood, J.P. & Engelen, J., 1998. Sources of plants colonizing experimentally disturbed patches in an acidic grassland in eastern England. Journal of Ecology, 86, 1032-1041.

371. Pakeman, R.J., Engelen J. & Attwood, J.P., 1999. Rabbit endozoochory and seed bank build-up in an acidic grassland. Plant Ecology, 145, 83-90.

372. Pakeman, R.J., Digneffe, G. & Small, J.L., 2002. Ecological correlates of endozoochory by herbivores. Functional Ecology, 16, 296-304.

373. Parsons, A.J., Newman, J.A., Penning, A.D., Harvey, A., Orr, R.J., 1994. Diet preference of sheep: effects of recent diet, physiological state and species abundance. Journal of Animal Ecology 63, 465-478.

374. Pearson, R.A., Archibald, R.F., Muirhead, R.H., 2001. The effect of forage quality and level of feeding on digestibility and gastrointestinal transit time of oat straw and alfalfa given to ponies and donkeys. British Journal of Nutrition 85, 599-606.

375. Penning, P.D., Parsons, A.J., Orr, R.J., Harvey, A., Champion, R.A., 1995. Intake and behaviour responses by sheep, in different physiological states, when grazing monocultures of grass or white clover. Applied Animal Behaviour Science 45, 63-78.

376. Permin, A. & Ranvig,, H., 2001. Genetic resistance to Ascaridia galli infections in chickens. Vet. Parasitol. 102: 101-111.

377. Petit, M., 1969. Méthode d'observation de l'emploi du temps des troupeaux de vaches allaitantes au pâturage. Annales de Zootechnie 18, 221-226.

378. Piek, H., 1998. The practical use of grazing in nature reserves in The Netherlands. In: WallisDeVries, M.F., Bakker, J.P., van Wieren, S.E. (Eds.), Grazing and conservation management. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 253-272.

379. Pilliner, S., 1999. Horse nutrition and feeding. Blackwell Science, Oxford, pp. 224.

380. Poschlod, P., Kiefer, S., Tränkle, U., Fischer, S. & Bonn, S., 1998. Plant species richness in calcareous grasslands as affected by dispersability in space and time. Applied Vegetation Science, 1, 75-90.

381. Pratt, R.M., Putman, R.J., Ekins, J.R., Edwards, P.J., 1986. Use of habitat by free-ranging cattle and ponies in the New Forest, Southern England. Journal of Applied Ecology 23, 539-557.

382. Primack, R.B., Miao, S.L., 1992. Dispersal can limit local plant distribution. Conservation Biology , 6, 513-519.

383. Prins, R.A., 1987. Spijsvertering van herbivoren. In: de Bie, S., Joenje, W., van Wieren, S.E. (Eds.), Begrazing in de natuur. Pudoc, Wageningen, pp. 68-88.

384. Provenza, F.D., 1995. Postingestive feedback as an elementary determinant of food preference and intake in ruminants. Journal of Range Management 48, 2-17.

385. Provenza, F.D., Balph, D.F., 1987. Diet learning by domestic ruminants: theory, evidence and practical implications. Applied Animal Behaviour Science 18, 211-232.

386. Provenza, F.D., Balph, D.F., 1988. The development of dietary choice in livestock on rangelands and its implications for management. Journal of Animal Science 66, 2356-2368.

387. Provenza, F.D., Balph, D.F., 1990. Applicability of five diet-selection models to various foraging challenges ruminants encounter. In: Hughes, R.N. (Ed.), Behavioural mechnanisms of food selection. NATO ASI Series G. Vol. 20. Springer, Berlin, pp. pp.423-459.

388. Provenza, F.D., Burritt, E.A., Clausen, T.P., Bryant, J.P., Reichardt, P.B., Distel, R.A., 1990. Conditioned flavor aversion: a mechanism for goats to avoid condensed tannins in Blackbrush. American Naturalist 136, 810-828.

389. Provoost, S., Ampe, C., Bonte, D., Cosyns, E., Hoffmann, M., 2002. Ecology, management and monitoring of dune grassland in Flanders, Belgium. In: Veloso-Gomes, F., Taveira-Pinto, F., das Neves, I. (Eds.), The changing coast. Proceedings of the 6th International Symposium Litoral. 2002., Porto, Portugal, pp. 11-20.

390. Provoost, S. & Hoffmann, M. red., 1996. Ecosysteemvisie voor de Vlaamse kust. Deel 1. Ecosysteembeschrijving. 375pp. + bijl. Gent, Universiteit Gent & Instituut voor Natuurbehoud, i.o.v. Aminal, Afd. Natuur.

391. Purvis, A. & A. Hector, 2000. Getting the measure of biodiversity. Nature, 405: 212-219.

392. Putman, R. J., 1986. Grazing in temperate ecosystems. Large Herbivores and the Ecology of the New Forest. Croom Helm, London, pp. 210.

393. Putman, R.J., 1990. Patterns of habitat use: an analysis of the available methods. In: Groot Bruinderink, G.W.T.A., van Wieren , S.E. (Eds.), Methods for the study of large mammals in forest ecosystems. Proceedings. Research Institute for Nature Management, Arnhem, pp. 22-31.

394. Putman, R. J., 1996. Competition and resource partitioning in temperate ungulate assemblies. Chapman & Hall, London, pp. 131.

395. Putman, R. J., Edwards, P. J., Ekins, J. R., Pratt, R. M., 1981. Food and feeding behaviour of cattle and ponies in the New Forest: a study of the inter-relationship between the large herbivores of the Forest and their vegetational environment. Report HF3/03/127 to Nature Conservancy Council, Huntingdon, pp.

396. Putman, R.J., Pratt, R.M., Ekins, J.R., Edwards, P.J., 1987. Food and feeding behaviour of cattle and ponies in the New Forest, Hampshire. Journal of Applied Ecology 24, 369-380.

397. Pérez-Barberia, F.J., Gordon, I.J., 1999. The functional relationship between feeding type and jaw and cranial morphology in ungulates. Oecologia 118, 157-165.

398. Pérez-Barberia, F.J., Gordon, I.J., 1999. The relative roles of phylogeny, body size and feeding style on the activity time of temperate ruminants: a reanalysis. Oecologia 120, 193-197.

399. Pywell, R.F., Bullock, J.M., Hopkins, A., Walker, K.J., Sparks, T.H., Burke, M.J.W., & Peel, S., 2002. Restoration of species-rich grassland on arable land: assessing the limiting processes using a multi-site experiment. Journal of Applied Ecology, 39, 294-309.

400. Quinn, J.A., Mowrey, D.P., Emanuele, S.M. & Whalley, R.D.B., 1994. The 'Foliage is the fruit' hypothesis: Buchloe dactyloides , Poaceae. and the shortgrass prairie of North America. American Journal of Botany, 81, 1545-1554.

401. Radcliffe, J.E., Baars, J.A., 1987. The productivity of temperate grasslands. In: Snaydo, R.W. (Ed.), Ecosystems of the world. 17B. Managed Grassland. Analytical Studies. Elsevier, Amsterdam, pp. 7-17.

402. Ralls, K., 1971. Mammalian scent marking. Mammals mark when dominant to and intolerant of others, not just when they possess a territory. Science 117, 443-449.

403. Ralston, S.L., 1984. Controls of feeding in horses. Journal of Animal Science 59, 1354-1361.

404. Ransy, M. & L. Baert, 1985. Catalogus van de spinnen van België. Deel II: Cribellatae. Studiedocumenten van het Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen nr. 25.

405. Ransy, M. & L. Baert, 1987a. Catalogue des araignées de Belgique. Partie III: Araneidae. Documents de travail de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique nr. 36.

406. Ransy, M. & L. Baert, 1987b. Catalogue des araignées de Belgique. Partie V. Documents de travail de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique nr. 46.

407. Ransy, M. & L. Baert, 1989a. Catalogue des Araignées de Belgique. Partie VIII: Gnaphosidae. Documents de travail de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique nr. 64.

408. Ransy, M. & L. Baert, 1989b. Catalogue des Araignées de Belgique. Partie X: Tetragnatidae. Documents de travail de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique nr. 64.

409. Ransy, M., J. Kekenbosch & L. Baert, 1990. Catalogue des Araignées de Belgique. Partie VI: Clubionidae et Liocranidae. Documents de travail de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique nr. 57.

410. Rappé, G., M. Leten, S. Provoost, M. Hoys & M. Hoffmann, 1996. Hoofdstuk 7. Biologie. In: Provoost, S. & M. Hoffmann , Ecosysteemvisie voor de Vlaamse kust. Deel I. Ecosysteembeschrijving. Ministerie van de Vlaamse Gemeenschap, AMINAL Afdeling Natuur, Universiteit Gent, Instituut voor Natuurbehoud: 167-372.

411. Reynolds, E.F., 1989. Martindale, the extra pharmacopoeia. The Pharmaceutical Press, London.

412. Ridley, H.N., 1930. The dispersal of plants throughout the world. Ashford, Reeve.

413. Ridsdill-Smith T.J., 1988. Survival and reproduction of Musca vetustissima Walker (Diptera: Muscidae) and a scarabaeine dung beetle in dung of cattle treated with avermectin b1. Journal Australian Entomological Society 27: 175-178.

414. Rittenhouse, L.R., 1986. The relative efficiency of rangeland use by ruminants and non-ruminant herbivores. In: Gudmundsson, O. (Ed.), Grazing Research at Northern Latitudes. Plenum Press, New York, pp. 179-191.

415. Roberts, M. J., 1987. The Spiders of Great Britain and Ireland. Volume I: Atypidae to Theridiosomatidae. Harley Books, .

416. Roberts, M. J., 1998. Spinnengids. B.V. Uitgeversmaatschappij Tirion, Baarn. 397pp.

417. Rook, A.J., Dumont, B., Isselstein, J., Osoro, K., WallisDeVries, M.F., Parente, G., Mills, J., 2004. Matching type of livestock to desired biodiversity outcomes in pastures - a review. Biological Conservation 119, 137-150.

418. Rook, A.J., Tallowin, J.R.B., 2003. Grazing and pasture management for biodiversity benefit. Animal Research 52, 181-189.

419. Roslin, T., 2000. Dung beetle movements at two spatial scales. Oikos 91: 323-335.

420. Roslin, T., 2001. Spatial population structure in a patchily distributed beetle. Molecular ecology 10: 823-837.

421. Roslin, T. & Koivunen, A., 2001. Distribution and abundance of dung beetles in fragmentated landscapes. Oecologia, 127: 69-77.

422. Ruckstuhl, K.E., Neuhaus, P., 2002. Sexual segregation in ungulates: a comparative test of three hypotheses. Biological Reviews 77, 77-96.

423. Ruiz, M & Ruiz, J.P., 1986. Ecological History of Transhumance in Spain. Biological Conservation, 37, 73-86.

424. Russi, L., Cocks, P.S. & Roberts, E.H., 1992. The fate of legume seeds eaten by sheep from a Mediterranean grassland. Journal of Applied Ecology, 29, 772-778.

425. Salisbury, E.J., 1942. The Reproductive Capacity of Plants. Bell. London.

426. Salter, R.E., Hudson, R.J., 1979. Feeding Ecology of Feral Horses in Western Alberta. Journal of Range Management 32, 221-225.

427. Sargison, N., Scott, P. & Jackson, F., 2001. Multiple anthelmintic resistence in sheep. Vet. Rec. 149: 778-779.

428. Saumell, C.A., Padilha, T., Santos, S. & Rogue, M.V.C., 1999. Nematophagous fungi in fresh feces of cattle in the Mata region of Minas Gerais state, Brazil. Veterinary Parasitology 82: 217-220.

429. Schaminée, J.H.J., Weeda, E.J. & Westhoff, V., 1995-1998. De vegetatie van Nederland, deel 1-5. Opulus Press, Uppsala, Leiden.

430. Segers, H. & L. Baert, 1989. Catalogus van de spinnen van België. Deel IX: Philodromidae. Studiedocumenten van het Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen nr. 64.

431. Senft, R.L., Coughenour, M.B., Bailey, D.W., Rittenhouse, L.R., Sala, O.E., Swift, D.M., 1987. Large herbivore foraging and ecological hierarchies. Bioscience 37, 789-799.

432. Sereni, J.-L., 1977. Récherches sur l'évolution de la structure sociale et de comportement alimentaire d'un groupe de chevaux Camarguais. l' Université d'Aix et de Marseille, Aix, pp. 85.

433. Sierdsema, H. & Bonte, D. (2002). Duinstruwelen en samenstelling broedvogelbevolking: meer vogels, minder kwaliteit. De Levende Natuur 103(3): 88-93

434. Shayo, C.M. & Udén, P., 1998. Recovery of seed of four African browse shrubs ingested by cattle, sheep and goats and the effect of ingestion, hot water and acid treatment on the viability of the seeds. Tropical Grasslands, 32, 195-200.

435. Shigesada, N., Kawasaki, K. & Takeda, Y., 1995. Modelling stratified diffusion in biological invasions. American Naturalist, 146, 229-251.

436. Short, C.R., Barker, S.A., Hsieh, L.C., Ou, S.p., McDowell, T., Davis, L.E., Neffdavis, C.A., Koritz, G., Bevill, R.F. & Munsiff, I.J., 1987. Disposition of fenbendazole in cattle. Am. J. Vet. Res. 6: 42-45.

437. Siegel, S. & Castellan, N.J., 1988. Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences. McGraw-Hill Book Co, Singapore.

438. Simao Neto, M., Jones, R.M. & Ratcliff, D., 1987. Recovery of pasture seed ingested by ruminants. Seed of six tropical pasture species fed to cattle, sheep and goats. Australian Journal of Experimental Agriculture, 27, 239-246.

439. Smith, R.J., 1984. Allometric scaling in comparative biology: problems of concept and method. American Journal of Physiology 246, 152-160.

440. Sokal,R.R. & Rohlf, F.J., 1997. Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. W.H. Freeman, New York, 3rd ed., 887 p.

441. Somers, N., 2002. Begrazing door het konijn (Oryctolagus cuniculus L.) in enkele kustduingebieden: dieetsamenstelling en impact op de vegetatie. Ongepubl.licentiaatsverhandeling, Universiteit Gent: 181 pp.

442. Sommer, C. & Nielsen, B.O., 1992. Larvae of the dung beetle Onthophagus gazella F. (Col., Scarabaeidae) exposed to lethal and sublethal ivermectin concentrations. Journal of applied entomology 114: 502-509.

443. Sommer, C. & Steffansen, B., 1993. Changes with time after treatment in the concentrations of ivermectin in fresh cow dung and in cow pats aged in the field. Veterinary Parasitology 48: 67-73.

444. Sommer, C., Steffansen, B., Nielsen, B.O., Gronvold, J., Jensen K.M.V., Jespersen, J.B., Springborg, J. & Nansen, P., 1992. Ivermectin excreted in cattle dung after subcutaneous injection or pour-on treatment: concentrations and impact on dung fauna. Bulletin of Entomological Research 82: 257-264.

445. Sommer, C., Grønvold, J., Nansen, P., Madsen, M. & Holter, P., 1993. Dung burial activity and development of ivermectin exposed Diastellopalpus quinquedens in a field experiment. Entomologia experimentalis et applicata 66: 83-89.

446. Sonstegard, T.S. & Gasbarre, L.C., 2001. Genomic tools to improve parasite resistance Vet Parasitol 101: 387-403.

447. Soons, M.B., Nathan, R. & Katul, G.G., 2003. Human effects on long-distance wind dispersal and colonization by grassland plants Habitat Fragmentation and Connectivity: Spatial and Temporal Characteristics of the Colonization Process in Plants. pp. 67-85. Ph.D. thesis , M. Soons., Utrecht University, Utrecht.

448. Southwood, T.R.E. & P.A. Henderson, 2000. Ecological Methods. Blackwell Sciences ltd., Oxford.

449. Spalinger, D.E., Robbins, C.T., Hanley, T.A. , 1986. The assessment of handling time in ruminants: the effect of plant chemical and physical structure on the rate of physical breakdown of plant particles in the rumen of mule deer and elk. Canadian Journal of Zoology 64, 312-321.

450. Spallinger, D.E., Hobbs, N.T., 1992. Mechanisms of foraging in mammalian herbivores: New models of functional response. American Naturalist 140, 325-348.

451. SPSS , 2000. SPSS version 10.0. SPSS Inc., Chicago, Illinois.

452. SPSS, , 2001. SPSS version 11.01. SPSS Inc., Chicago, Illinois.

453. Standen, V., 2000. The adequacy of collecting techniques for estimating species richness of grassland invertebrates. Journal of Applied Ecology 37, 884-893.

454. Staniforth , R.J. & Cavers, P.B., 1977. The importance of cottontail rabbits in the dispersal of Polygonum spp. Journal of Applied Ecology, 14, 261-267.

455. Stender, S., Poschlod, P., Vauk-Henzelt, E. & Denedde,T., 1997. Die Ausbreitung von Pflanzen durch Galloway-Rinder. Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, 27, 173-180.

456. Steinauer, E.M., Collins, S.L., 1995. Effects of urine deposition on small-scale patch structure in prairie vegetation. Ecology 76, 1195-1205.

457. Stephens, D. W., Krebs, J. R., 1986. Foraging theory. Princeton University Press, Princeton, pp. 248.

458. Sterckx, G. & Paelinckx, D., 2003. Beschrijving van de habitattypes van bijlage I van de Europese Haitatrichtlijn in Vlaanderen. Rapport IN.A.2003.23, pp. 103

459. Stiles, E.W., 2000.. Animals as Seed dispersers. In: The Ecology of Regeneration in Plant Communities , ed. M. Fenner. pp. 111 - 124. CABI Publishing, Wallingford - New York.

460. Strong, L., 1992. Avermectins: a review of their impact on insects of cattle dung. Bulletin of Entomological Research 82: 265-274.

461. Strong, L & Wall, R., 1994. Effects of Ivermectin and moxidectin on the insects of cattle dung. Bulletin of Entomological Research 84: 403-409.

462. Strong, L. & James, S., 1993. Some effects of ivermectin on the yellow dung fly, Scatophaga stercoraria. Veterinary Parasitology 48: 181-191.

463. Strong, L., Wall, R., Woolford, A. & Djeddour, D., 1996. The effect of faecally excreted ivermectin and fenbendazole on the insect colonisation of cattle dung following the oral administration of sustained-release boluses. Veterinary Parasitology 62: 253-266.

464. Struyve, T., 2002. De coprofiele keverfauna (Insecta: Coleoptera) van enkele duingebieden aan de Westkust en de mogelijke invloed van ontwormingsmiddelen op deze fauna. Scriptie voorgelegd tot het behalen van de graad van Licentiaat in de Biologie. Faculteit Wetenschappen, Universiteit Gent. 84pp.

465. Stuth, J.W., 1991. Foraging Behaviour. In: Heitschmidt, R.K., Stuth, J.W. (Eds.), Grazing management: an ecological approach. Timber Press, Inc., Portland, Oregon, pp. 65-83.

466. Sweeting, M.P., Houpt, C.E., Houpt, K.A., 1985. Social facilitation of feeding and time budgets in stabled ponies. Journal of Animal Science 60, 369-374.

467. Tack, G., P. van den Bremt & M. Hermy, 1993. Bossen van Vlaanderen. Een historische ecologie. Uitgeverij Davidsfonds, Leuven: 320 pp., ill.

468. Tackenberg, O., Poschlod, P. & Bonn, S., 2003. Assessment of wind dispersal potential in plant species. Ecological Monographs, 73, 191-205.

469. Taylor, E.L., 1954. Grazing behaviour and helminthic disease. British Journal of Animal Behaviour 2, 61-62.

470. Taylor, R.H. & R.M. Williams, 1956. The use of pellet counts for estimating the density of populations of the wild rabbit (Oryctolagus cuniculus L.). New Zealand Journal of Science and Technology, section B 38 (3): 236-256.

471. Termote, J., 1992. Wonen op het duin. De bewoningsgeschiedenis van het duingebied tot aan de Franse revolutie. In: Termote, J. (red.), Tussen land en zee. Het duingebied van Nieuwpoort tot De Panne. Lannoo, Tielt: 46-87.

472. Ternier, K., Bronchart, F., Reheul, D., Mahieu, J., Nevens, F., 2001. Beheersgrasland. Opbrengst, rantsoenen & bedrijfseconomie. Drukkerij Pattyn nv, Veurne, pp. 40 .

473. Thompson, K., Band, S.R.& Hodgson, J.H., 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. Functional Ecology, 7, 236-241.

474. Thompson, K., Bakker, J.P. & Bekker, R.M., 1997. Soil seed banks of NW Europe: methodology, density and longevity. Cambridge University Press, Cambridge.

475. Thompson, K., Bakker, J.P., Bekker, R.M. & Hodgson, J.H., 1998. Ecological correlates of seed persistence in soil in the north-west European flora. Journal of Ecology, 86, 163-169.

476. Topping, C.J. & K.D. Sunderland, 1992. Limitations to the use of pitfall traps in ecological studies exemplified by a study of spiders in a field of winter wheat. Journal of Applied Ecology 29, 485-491.

477. Traba, J., Levassor, C. & Peco, B., 2003. Restoration of species richness in abandoned Mediterranean grasslands: Seeds in cattle dung. Restoration Ecology, 11, 378-384.

478. Tyler, S.J., 1972. The behaviour and social organisation of the New Forest ponies. Animal Behaviour Monographs 5, 87-196.

479. Uetz, G.W. & J.D. Unzicker, 1976. Pitfall trapping in ecological studies of wandering spiders. J. Arachnol. 3: 101-111.

480. Vallentine, J. F., 1990. Grazing management. Academic Press, San Diego, pp. 533.

481. van Breukelen, L., Cosyns, E., van Wieren, S.E., 2002. Wat weten we van terugdringing van duinstruwelen door herbivore zoogdieren? De Levende Natuur 103, 101-105.

482. van der Pijl, L., 1982. Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag, Berlin/Heidelberg.

483. van Dierendonck, M.C., Bandi, N., Batdorj, D., Dügerlham, S., Munkhtsog, B., 1996. Behavioural observations of reintroduced Takhi or Przewalski horses (Equus ferus Przewalskii) in Mongolia. Applied Animal Behaviour Science 50, 95-114.

484. Van Dyne, G.M., Brockington, N.R., Szocs, Z., Duek, J., Ribic, C.A., 1980. Large herbivore subsystem. In: Breymeyer, A.I., Van Dyne, G.M. (Eds.), Grasslands, systems analysis and man. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 269-537.

485. Van Isterdael, J., Robijns, L., De Blust, G., 1990. De schaapskudde op de Kalmthoutse heide. Onderzoek naar de achtergronden van het beheer, de voeding van de dieren, de rendabiliteit van de kudde en de effectiviteit vab het beheer. Katholieke Universiteit Leuven,

486. Van Keer, J. & H. Vanuytven, 1993. Catalogus van de spinnen van België. Deel XI: Theridiidae, Anapidae en Theridiosomatidae. Studiedocumenten van het Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen nr. 71.

487. Van Nieuwenhuyse, H., 2003. Beheersplan voor het Vlaams natuurreservaat Ter Yde te koksijde (Oostdunkerke). Aminal, Afd. Natuur, Cel Kustzonebeheer, 43pp. + 13 fig. + 9 bijl.

488. Van Soest, P.J., 1967. Development of a comprehensive system of feed analyses and its application to forages. Journal of Animal Science, 26, 119-127.

489. van Soest, P. J., 1982. Nutritional Ecology of the Ruminant. O&B Books, Oregon, pp. 373.

490. van Soest, P. J., 1994. Nutritional ecology of the Ruminan. 2nd Edition. O & B Books, Oregon, pp. 476.

491. van Soest, P.J., Foose, T., Robertson, J.B., 1983. Comparative digestive capacities of herbivorous animals. In: Proceedings of the Cornell Nutrition Conference. 51-59.

492. van Wieren, S.E., 1987. Het grazende dier. In: de Bie, S., Joenje, W., van Wieren, S.E. (Eds.), Begrazing in de natuur. Pudoc, Wageningen, pp. 34-53.

493. van Wieren, S.E., 1991. The management of populations of large animals. In: The scientific Management of Temperate Communities for Conservation., eds. I.F. Spellenberg, F.B. Goldsmith & M.G. Morris. pp. 103-127. 31st British Ecological Society Symposium, Blackwell, Oxford.

494. van Wieren, S.E., 1996. Factors limiting food intake in ruminants and non ruminants in the temperate zone. In: van Wieren, S.E. (Ed.), Digestive strategies in ruminants and non ruminants. Wageningen Agricultural University, Wageningen, The Netherlands, pp. 49-56.

495. van Wieren, S.E. & Bakker, J.P., 1998. Grazing for conservation in the twenty-first century. In: Grazing and Conservation Management., eds. M.F. Wallis De Vries, J.P. Bakker & S.E. van Wieren. pp. 349-359. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

496. Venable, D.L. & Brown, S.J., 1993. The population-dynamic functions of seed dispersal. Vegetatio, 107/108, 31-55.

497. Vercruysse, J. & Claerebout E., 1997. Immunity development against Ostertagia ostertagi and other gastrointestinal nematodes in cattle. Veterinary Parasitology 72: 309-326.

498. Verhagen, R., Klooker, J., Bakker, J.P. & van Diggelen, R., 2001. Restoration success of low-production plant communities on former agricultural soils after top-soil removal. Applied Vegetation Science, 4, 75-82.

499. Verstrael, T. J. & Van Dijk, A. J. 1996. Trends in breeding birds in dutch dune areas. In: Salma, A. H. P. M.; Langeveld, M. J., & Bonazountas, M., (red). 1996. Coastal Management and Habitat Conservation. Leiden: EUCC : 403-416.

500. Vervaet, H., 2002. Ontwikkeling van soortenrijk duingrasland uit door Duinriet gedomineerde vegetatie: de rol van beheer, endozoöchorie en bodemzaadvoorraad. Universiteit Gent, Gent, pp. 103.

501. Vlijm, L., & A.M. Kessler-Geschiere, 1967. The phenology and habitat of Pardosa monticola, P. nigriceps and P. pullata (Araneae, Lycosidae). J. Anim.Ecol. 36: 31-59.

502. Vulink, T., 2001. Hungry herds. Management of Temperate Lowland Wetlands by Grazing. Ph.D. thesis, Groningen University. Ministerie van Verkeer en Waterstaat. Directie Ijselmeergebied, Leleystad.

503. Vulink, T., 2001. Optimal diet choice of free-ranging horses in vegetation of Phragmites australis and tall herbs: a causal analysis. In: Vulink, T. (Ed.), Hungry Herds. Management of temperate lowland wetlands by grazing. Van Zee tot Land 66, Lelystad, pp. 65-85.

504. Vulink, T. & Drost, H., 1991.. A causal analysis of diet composition in free-ranging cattle in reed dominated vegetation. Oecologia, 88, 167-172.

505. Wall, R. & Strong, L., 1987. Environmental consequences of treating cattle with the antiparasitic drug ivermectin. Nature 327: 418-421.

506. Wallage-Drees, J.M., 1988. Rabbits in coastal sand dunes; weighed and counted. PhD, Rijksuniversiteit Leiden: 151 pp., ill.

507. Waller, P.J., 1993. Towards sustainable nematode parasite control of livestock. Veterinary Parasitology 48: 295-309.

508. WallisDeVries, M.F., 1993. Do breed differences in cattle have implications for conservation management? De Levende Natuur 94, 142-149.

509. WallisDeVries, M. F., 1994. Foraging in a Landscape Mosaic: Diet Selection and Performance of Free-ranging Cattle in Heathland and Riverine Grassland. Den Haag, pp. 161.

510. WallisDeVries, M.F., 1995. Large herbivores and the design of large-scale nature reserves in Western Europe. Conservation Biology 9, 25-33.

511. WallisDeVries, M.F., 1998. Habitat quality and the performance of large herbivores. In: WallisDeVries, M.F., Bakker, J.P., van Wieren, S.E. (Eds.) , Grazing and Conservation Management. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 275-320.

512. WallisDeVries, M. F., Bakker, J. P., van Wieren, S. E., 1998. Grazing and conservation management. Kluwer Academic publishers, Dordrecht, pp. 374.

513. WallisDeVries, M.F., Daleboudt, C., 1994. Foraging strategies of cattle in patchy grassland. Oecologia 100, 98-106.

514. WallisDeVries, M.F., Van de Koppel, J., 1998. The role of scientific models. In: WallisDeVries, M.F., Bakker, J.P., van Wieren, S.E. (Eds.), Grazing and conservation management. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 321-347.

515. Wang, B.C. & Smith, T.B., 2002. Closing the seed dispersal loop. Trends in Ecology and Evolution, 17, 379-385.

516. Wardhaugh, K.G. & Rodrguez- Menedez, H., 1988. The effects of the antiparasitic drug, ivermectin, on the development and survival of the dung breeding fly, Orthelia cornicina (F.) and the scarabaeine dung beetles, Copris hispanus L., Bubas bubulas (Oliver) and Onitis belial (F.). Journal of Applied Entomology 106: 381-389.

517. Wardhaugh, K.G. & Mahon, R.J., 1991. Avermectin residues in sheep and cattle dung and their effects on dung-beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) colonization and dung burial. Bulletin of Entomological Research 91: 333-339.

518. Wardhaugh, K.G., Mahon, R.J., Axelsen, A., Rowland, M.W. & Manjura, W., 1993. Effects of ivermectin residues in sheep dung on the development and survival of the bushfly Musca vetustissima Walker and a scarabaeine dung beetle Euoniticellus fulvus Goeze. Veterinary Parasitology 48: 139-157.

519. Wardhaugh, K.G., Holter, P., Whitby, W.A. & Shelley, K., 1996. Effects of drug residues in the faeces of cattle treated with injectable formulations of ivermectin and moxidectin on larvae of the bush fly, Musca vetustissima and the house fly, Musca domestica. Australian Veterinary Journal 74: 370-374.

520. Wardhaugh, K.G., Holter, P. & Longstaff, B., 2001. The development and survival of three species of coprophagous insect after feeding on the faeces of scheep treated with controlled-release formulations of ivermectin or albendazole. Australian Veterinary Journal 79: 125-132.

521. Waring, G. H., 2003. Horse Behavior. Noyes publications/William Andrew Publishing, New York, pp. 442.

522. Watkinson A.R. & Gill, J.A., 2002. Climate change and dispersal. In: Dispersal Ecology , eds. J.M. Bullock, R.E. kenward & R.S. Hails. pp. 279-302. Blackwell, Oxford, UK.

523. Waumans, F., 2001. Vegetatie-ecologie van droge duingraslanden aan de Westkust. Msc thesis, Ghent University, Ghent.

524. Webster, A.J.F., 1985. Differences in the energetic efficiency of animal growth . Journal of Animal Science 61, Suppl. 2, 92-103.

525. Wehncke, E.V., Hubbell, S.P., Foster, R.B. & Dalling, J.W., 2003. Seed dispersal patterns produced by white-faced monkeys: implications for the dispersal limitation of neotropical tree species. Journal of Ecology, 91, 677-685.

526. Weir, A.J. & Bogan, J.A., 1985. Thiabendazole and 5-hydroxythiabendazole in the plasma of sheep. J. Vet. Pharmacol. Ther. 8: 413-414.

527. Welch, D., 1985. Studies in the grazing of heather moorland in North-East Scotland. IV Seed dispersal and plant establishment in dung. Journal of Applied Ecology, 22, 461-472.

528. Wenny, D.G., 2001. Advantages of seed dispersal: A re-evaluation of directed dispersal. Evolutionary Ecology Research, 3, 51-74.

529. Wilkins, R.J., Garwood, E.A., 1986. Effects of Treading, Poaching and Fouling on Grassland Production and Utilization. In: Frame, J. (Ed.), Grazing. British Grassland Society, Hurley, Berks, pp. 19-31.

530. Williams, O.B., T.C.E. Wells & D.A. Wells, 1974. Grazing management of Woodwalton fen: seasonal changes in the diet of cattle and rabbits. J. Appl. Ecol. 11: 499-516.

531. Willems, J.H. and Huijsmans, K.G.A., 1994. Vertical seed dispersal by earthworms: a quantitative approach. Ecography, 17, 124-130.

532. Willson, M.F., 1993. Mammals as seed-dispersal mutualists in North America. Oikos, 67, 159-176.

533. Willson, M.F. & Traveset, A., 2000. The ecology of seed dispersal. In: Seeds: the Ecology of Regeneration in Plant Communities , ed. M. Fenner. pp.85-107. CABI, Wallingford, UK.

534. Winchester, C.F., 1943. Energy cost of standing in horses. Science 97, 24.

535. Wratten, S.D., Meadbriggs, M., Gettinby, G., Ericsson, G. & Baggott, D.G., 1993. An evaluation of the potential effects of ivermectin on the decomposition of cattle dung pats. Vet. Rec. 133: 365-371.

536. Wooster, M.J., Woodgate, R.G. & Chick, B.F., 2001. Reduced efficacy of ivermectin, abamectin and moxidectin against field isolates of Haemonchus contortus. Aust. Vet. J. 79: 840-842.

537. Young, A., Boyle, T. & Brown, T., 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. Trends in Ecology and Evolution, 11, 413-418

538. Zeevalking, H.J. & Fresco, L.F.M., 1977. Rabbit grazing and species diversity in a dune area. Vegetatio, 35, 193-196.

539. Zobel, M., van der Maarel ,E. & Dupré, C., 1998. Species pool: the concept, its determination and significance for community restoration. Applied Vegetation Science, 1, 55-66.

540. Zwaenepoel, A., 1993. Beheer en typologie van wegbermvegetaties in Vlaanderen. PhD Thesis, Ghent University.

Publicaties, scripties en doctoraatsverhandelingen, opgemaakt aan de hand van gegevens, die (deels) verzameld werden in het kader van monitoring

Publicaties in internationale tijdschriften met leescomité

1. Bonte, D., Baert, L., Lens, L. & Maelfait, J.P., 2004. Effects of aerial dispersal, habitat specialisation, and landscape structure on spider distribution across fragmented grey dunes. *Ecography* 27: 343-349.

2. Bonte, D., Baert, L. & Maelfait, J.-P., 2002. Spider assemblage structure and stability in a heterogeneous coastal dune system (Belgium). *Journal of Arachnology* 30: 331-343.

3. Bonte, D., Criel, P., Baert, L. & De Bakker, D., 2002. The invasive occurrence of the Mediteranean dwarfspider *Diplocepahlus graecus* (O.-P. Cambridge, 1872) in Belgium (Araneae: Linyphiidae): another southern invertebrate expanding to the north? *Belgian Journal of Zoology* 132 (2): 131-133.

4. Bonte, D., Criel, P., Vanhoutte, L., Van Thournout, I. & Maelfait, J.-P., 2004. The importance of habitat productivity, stability and heterogeneity for spider species richness in coastal grey dunes along the North Sea and its implications for conservation. *Biodiversity and Conservation* 13 (11): 2119-2134.

5. Bonte, D., Criel, P., Van Thournout, I. & Maelfait, J.-P., 2003. Regional and local variation of spider assemblages (Araneae) from coastal grey dunes along the North Sea. *Journal of Biogeography* 30: 901-911.

6. Bonte, D., De Blauwe, I. & Maelfait, J.-P., 2003. Environmental and genetic background of tiptoe-initiating behaviour in the dwarfspider *Erigone atra*. *Animal Behaviour* 66: 169-174 (I.F. 2.423)

7. Bonte, D., Dekoninck, W. & Grootaert, P., 2002. A contribution to the distribution and ecology of Asilid flies in the sandy regions of Flanders (Diptera Asilidae) with a focus on the paucity in the Flemish coastal dunes. *Bulletin van de Koninklijke Belgische Entomologische Vereniging* 138: 20-28

8. Bonte, D., Dekoninck, W., Provoost, S., Cosyns E. & Hoffmann, M., 2003. Microgeographical distribution of ants (Hymenoptera: Formicidae) in a coastal dune grassland and their relation to the soil structure and vegetation. *Animal Biology* 53: 367-377.

9. Bonte, D., Hoffmann, M & Maelfait, J.-P., 2000. Seasonal and diurnal migration patterns of the spider fauna of coastal grey dunes. *Ekologia Bratislava* 19 (4) suppl.: 5-16.

10. Bonte, D., Lens, L. & Maelfait, J.P., 2004. Lack of homeward orientation and increased mobility result in high emigration rates from low-quality fragments in a dune wolf spider. *Journal of Animal Ecology* 73: 643-650.

11. Bonte, D., Lens, L., Maelfait, J.-P., Hoffmann, M. & Kuijken, E., 2003. Patch quality and connectivity influence spatial dynamics in a dune wolfspider. *Oecologia* 135, 227-233.

12. Bonte, D., & Maelfait, J.-P., 2001. Life history, habitat use and dispersal of a dune wolf spider (*Pardosa monticola* (Clerck, 1757), Lycosidae, Araneae) in the Flemish coastal dunes (Belgium). *Belgian Journal of Zoology* 131(2): 141-153 (I.F. 0.394)

13. Bonte, D. & Maelfait, J.-P., 2004. Colour variation and crypsis in relation to habitat selection in males of the crab spider *Xysticus sabulosus* (Hahn, 1832) (Araneae: Thomisidae). *Belgian Journal of Zoology* 134, 2/1): 3-7.

14. Bonte, D., Maelfait, J.-P. & Hoffmann, M., 2000. The impact of intensive cattle grazing on the spider communities Araneae in a mesophytic dune grassland. *Journal of Coastal Conservation* 6 (2): 135-144.

15. Bonte, D. & Mertens, J., 2003. The temporal and spatial relation between stenotopic dwarf spiders (Erigoninae: Araneae) and their prey (Isotomidae: Collembola) in coastal grey dunes: a numerical aggregative response or common microhabitat preference? *Netherlands Journal of Zoology* 52: 243-253.

16. Bonte, D., Provoost, S. & Hoffmann,M., 2001. Habitat and territory segregation within Sylviine warblers of the Flemish coastal dunes. *Belgian Journal of Zoology* 131 (2): 49-59.

17. Bonte, D. & Slosse, W., 2000. A record of the ant-lion *Euroleon nostras* (Foucr.) (Neuroptera, Myrmeleontidae) in the Flemish coastal dunes (Koksijde): a distant vagrant or an indication for overlooked populations? *Bulletin van de Koninklijke Belgische Entomologische Vereniging* 136: 40-43.

18. Bonte, D., Vandenbroecke, N., Lens, L. & Maelfait, J.-P., 2003. Low propensity for aerial dispersal in specialist spiders from fragmented landscapes. *Proceedings of the Royal Society London,* Series B. 270: 1601-1607.

19. Bonte, D., Van Heuverswyn, F. & Mertens, J., 2002. Temporal and spatial distribution of epigeic *Arthropleona* springtails (Collembola : Hexapoda) in coastal grey dunes. *Belgian Journal of Entomology* 4 (1): 17-26.

20. Bossuyt, B., De Fré, B. & Hoffmann, M. (2005n). Abundance and flowering success patterns in a short-term grazed grassland: early evidence of facilitation. *J. Ecol.* 93: 1104-1114.

21. Cosyns, E., Claerbout, S., Lamoot, I. & Hoffmann, M., 2005. Endozoochorous seed dispersal by cattle and horse in a spatially heterogeneous landscape. *Plant Ecology* 178: 149-162

22. Cosyns, E., Degezelle, T., Demeulenaere, E. & Hoffmann, M., 2001. Feeding ecology of Konik horses and donkeys in Belgian coastal dunes and its implications for nature management. *Belgian Journal of Zoology* 131(2), 109-116.

23. Cosyns, E., Delporte, A., Lens, L. & Hoffmann, M., accepted. Germination success of temperate grassland species after passage through ungulate and rabbit guts. *J. Ecology* 93: 353-361.

24. Cosyns, E. & Hoffmann, M., 2005. Horse dung germinable seed content in relation to plant species abundance and seed characteristics. *Basic & Applied Ecology*. 6: 11-24.

25. Cosyns, E. & Hoffmann, M., in prep. The comparison of diet and dung germinable seed content of free ranging horses and cattle: which plant species are the most probable successful endozoochores?

26. Cosyns, E., Bossuyt, B., Hoffmann, M., Vervaet, H. & Lens, L., submitted. Seedling establishment after endozoochorous seed dispersal in a closed canopy grassland. *Basic & Applied Ecology*.

27. Couvreur, M., Cosyns, E., Hermy M. & Hoffmann, M., 2005. Complementarity of epi- and endozoochory of plant seeds by free ranging donkeys. *Ecography* 28: 37-48.

28. Couvreur, M., Verheyen, K., Vellend, M., Lamoot, I., Cosyns, E., Hoffmann, M. & Hermy, M., submitted. Modelling epizoochorous seed dispersal based on field data. *Ecography*.

29. Lamoot, I., Callebaut, J., Demeulenaere, E. & Hoffmann, M., accepted. Different aspects of the grazing behaviour of donkeys foraging in a coastal dune area. *Applied Animal Behaviour Science*.

30. Lamoot, I. & Hoffmann, M., 2004. Do season and habitat influence the behaviour of Haflinger horses in a coastal dune area? *Belgian Journal of Zoology* 134 (2/1): 97-103.

31. Lamoot, I., Meert, C. & Hoffmann, M., 2005. Habitat use by ponies and cattle foraging together on a coastal dune. *Biological Conservation* **122**: 523-536.

32. Lamoot, I., Vandenberghe, C., Bauwens, D. & Hoffmann, M, accepted.. Grazing behaviour of free-ranging Donkeys and Shetland ponies in different reproductive states. *J. Ethology* **23**: 19-27

33. Lamoot, I., Callebaut, J., Degezelle, T., Demeulenaere, E., Laquiere J. Vandenberghe C. & Hoffmann M., 2004. Eliminative behaviour of free-ranging horses: do they show latrine behaviour or do they defecate where they graze? *Applied Animal Behaviour Science* **86**: 105-121.

34. Lehouck V., Bonte D., Dekoninck W. & Maelfait J.-P., 2004. Trophobiotic relationships between ants (Hymenoptera: Formicidae) and Tettigometridae (Hemiptera: Fulgoromorpha) in the grey dunes of Belgium. *European Journal of Entomology* 101: 547-553.

35. Lehouck, V., Bonte, D., Dekoninck, W. & Maelfait, J.P., 2004. Habitat preference of ants in dune grassland and their relation to myrmecochorous plants. *Belgian Journal of Zoology* 134 (2/1): 89-96.

36. Maelfait, J.-P, Baert, L., Bonte, D. & Hendrickx, F., 2000. The richness and paucity of the spider fauna of the Belgian coast. *Bulletin van het Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen, Entomologie* 70: 97-107.

37. Provoost, S., Ampe, C., Bonte, D., Cosyns, E. & Hoffmann, M., 2004. Ecology, management and monitoring of dune grasslands in Flanders, Belgium. *Journal of Coastal Conservation* **10**: 33-42.

Publicaties in proceedings van congressen, symposia of workshops

1. Bonte, D., Ampe, C.,Hoffmann, M., Langohr, R., Provoost, S. & Herrier, J.-L , 1998. Scientific research in the Flemish dunes: from a descriptive to an integrated approach. Proceeding of the 5th EUCC-seminar Skagen: 39-49

2. Bonte, D. & De Knijf, G., 1997. Occurrence and habitat preference of grasshoppers (Saltatoria) in the Flemish coastal dunes. Biologisch Jaarboek Dodonaea 65: 109-110.

3. Bonte, D., Maelfait, J.-P & Hoffmann, M., 1997. Dynamics and overwintering characteristics of spiders (Araneae) in the managed coastal dunes. Biologisch Jaarb. Dodonaea 65: 110-111.

4. Cosyns, E, Lamoot, I, Deconinck, M, De Maeyer, K & Hoffmann, M., 1999. Habitat and diet selection of large herbivores in a small-scaled coastal dune system. Proceedings of the 5th International Symposium on The Nutrition of Herbivores , CD-Rom. USA, Texas, San Antonio.

5. Hoffmann, M., 2001. Onderzoek van schorren en duinen langs de Vlaamse kust . In Mees, J. & Seys, J. Beheer van kust en zee: beleidsondersteunend onderzoek in Vlaanderen , 61-68. Oostende, VLIZ.

6. Hoffmann, M., 2002. Experience with grazing in Flemish nature reserves (Northern Belgium). In Bokdam, J., Van Braeckel, A. Werpachowski, C. & Znaniecka, M. Grazing as a conservation management tool in peatland, 49-53. Poland, Goniadz.

7. Hoffmann, M., Callebaut, J., Cosyns, E., Goerlandt, A., Lamoot, I., Lacquiere, J. & Van Braeckel, A., 1999. Habitat and diet selection of large domesticated equine herbivores in Flemish coastal dune areas.Duitsland, Göttingen, Deutsche Gesellschaft für Ethologie, Naturschutz und Verhalten.

8. Provoost, S., Ampe, C., Bonte, D., Cosyns, E. & Hoffmann, M., 2002. Ecology, management and monitoring of dune grassland in Flanders, Belgium. In Veloso-Gomes, F., Taveira-Pinto, F., and das Neves, I. The changing coast. Proceedings of the 6th international sympsoium Littoral Vol.2 , 11-20. 2001. Portugal, Porto, EUROCOAST/EUCC.

Publicaties in nationale tijdschriften met leescomité

1. Bonte, D., 1996. Een eerste broedgeval van de Bijeneter *Merops apiaster* in Vlaanderen te Adinkerke (De Panne, West Vlaanderen. *Mergus* 10 (1): 199-202.

2. Bonte, D., 1996. Habitatspreferentie van *Stenobothrus stigmaticus* (Schavertje) in de Oostvoorduinen te Oostduinkerke (Koksijde, West-Vlaanderen). *Saltabel* 16: 28-30.

3. Bonte, D., 1997. Toch niet uitgestorven! De Kleine parelmoervlinder in Vlaanderen. *Vlinders* 12 (1): 23-24.

4. Bonte, D., 1997. Het voorkomen van *Hyles euphorbiae, Aricia agestis, Hipparchia semele* en *Issoria lathonia* in het duingebied van de Vlaamse Westkust in 1996 (Lepidoptera). *Phegia* 25 (1): 1-5.

5. Bonte, D., 1998. Ontdekking van een grote populatie Bruine Winterjuffers (*Sympecma fusca*) in Le Dunes du Perroquet, Bray-Dunes (Fr.). Een mogelijke verklaring voor de waarnemingen van solitaire exemplaren langs de Vlaamse Westkust. *Gomphus* 1998 (1-4): 32-34.

6. Bonte, D. & Anselin, A., 1998. De broedvogels van enkele duingebieden aan de Vlaamse Westkust: huidige situatie en te verwachten veranderingen in het kader van het gevoerde natuurbeheer. *Mergus* 12 (1-2): 69-79.

7. Bonte, D., Dekoninck, W. & Pollet, M., 2002. Duinstruwelen als habitat voor insecten en spinnen. *De Levende Natuur* 103 (3): 95-97

8. Bonte, D. & Hendrickx, F., 1997. Aanvullende gegevens omtrent de spinnenfauna van enkele duingebieden aan de Belgische Westkust. *Nieuwsbrief van de Belgische Arachnologische Vereniging* 12 (2): 33-43.

9. Bonte, D., Hoffmann, M., Anselin, A., Beyen, B., Billiau, R., Desaever, R., Wackenier, W. & Warreyn, G., 2001. Broedvogels van de jonge en middeloude kustduinen tussen Bray-Dunes (F) en Lombardsijde (B): soortensamenstelling, ruimtelijke spreiding en implicaties voor het natuurbeheer. *Oriolus* 67 (1): 3-18.

10. Bonte, D., Hoffmann, M. & Maelfait, J.-P., 1999. Monitoring van het begrazingsbeheer in de Belgische kustduinen aan de hand van spinnen. *Nieuwsbrief van de Belgische Arachnologische Vereniging* 14 (1): 24-36.

11. Bonte, D. & Maelfait, J.-P., 1998. Levenscycli van enkele duinspinnen. *Nieuwsbrief van de Belgische Arachnologische Vereniging* 13 (1): 1-15.

12. Bonte, D., Maelfait, J.-P. & Hoffmann, M., 1998. Aeronautisch actieve spinnen in een duingebied te Oostduinkerke. *Nieuwsbrief van de Belgische Arachnologische Vereniging* 13(3): 77-85.

13. Cosyns, E. & Hoffmann, M., 2004. Grazers 3. *Bionieuws* [2], 14

14. Dekoninck, W. & Bonte, D., 2002. Beïnvloeden mierennesten de verspreiding van planten in matig voedselrijke duinen? Resultaten uit Oostduinkerke. *Natuur.focus* 1 (2): 61-64

15. Janssen, M. & Bonte D., 1998. Enkele nieuwe en zeldzame spinnen voor Vlaanderen (België). *Nieuwsbrief van de Belgische Arachnologische Vereniging* 13(2): 44-50.

16. Hoffmann, M., 2004. De monding van de IJzer in ere hersteld. *De Levende Natuur* 105 (5): 188-190.

17. Maes, D., Bonte , D. & Broidoi, J., 2000. Vlinders, parels voor de Vlaamse duinen. *Vlinders* 3: 22-26.

18. Sierdsema, H. & Bonte, D., 2002. Duinstruwelen en samenstelling broedvogelbevolking: meer vogels, minder kwaliteit. *De Levende Natuur* 103(3): 88-93.

19. van Breukelen, L., Cosyns, E. & van Wieren, S.E., 2002. Wat weten we van terugdringen van struwelen door herbivore zoogdieren? *De Levende Natuur* 103 (3): 101-105.

20. van Til, M., Ketner, P. & Provoost, S., 2002. Duinstruwelen in opmars. *De Levende Natuur* 103 (3): 74-77.

(Bijdragen in) Wetenschappelijke boeken

1. Bonte, D., 2004. Distribution of spiders in coastal grey dunes: spatial patterns and evolutionary-ecological importance of dispersal. *Mededelingen van het Instituut voor Natuurbehoud*, Brussel, 262 pp.

2. Cosyns, E., 2004. Ungulate seed dispersal. Aspects of endozoochory in a semi-natural landscape. *Mededelingen van het Instituut voor Natuurbehoud*, Brussel, 178 pp.

3. Provoost, S. & Bonte D. (red.), 2004. Levende duinen. Een overzicht van de biodiversiteit in de Vlaamse kuststreek. *Mededelingen van het Instituut voor Natuurbehoud*, Brussel, 420 pp.

4. Bonte, D., 2004. Spinnen in grasland en –mosduinfragmenten in de Vlaamse kustduinen: het belang van oppervlakte en interne structuurvariatie. In: Hermy, M., De Blust, G. & Slootmakers, M (red.. Natuurbeheer. Davidsfonds i.s.m. Argus, Natuurpunt en Instituut voor Natuurbehoud, Leuven: 373-374.

5. Bonte, D., 2004. Broedvogels in de Vlaamse kustduinen en schorren: een overzicht. In: Provoost, S. & Bonte, D. (red.. Levende duinen. Een overzicht van de biodiversiteit in de Vlaamse kuststreek. Mededelingen van het Instituut voor Natuurbehoud, Brussel: 158-175.

6. Bonte, D., Baert, L. & Maelfait, J.-P., 2004. Spinnen (Araneae) van de Vlaamse kustduinen: grote diversiteit in soorten en vormen. In: Provoost, S. & Bonte, D. (red.. Levende duinen. Een overzicht van de biodiversiteit in de Vlaamse kuststreek. Mededelingen van het Instituut voor Natuurbehoud, Brussel: 320-343.

7. Bonte, D. & Dekoninck, W., 2004. Mieren: een onmisbare schakel in duingraslanden? In: Hermy, M., De Blust, G. & Slootmakers, M (red.. Natuurbeheer. Davidsfonds i.s.m. Argus, Natuurpunt en Instituut voor Natuurbehoud, Leuven 272-272.

8. Bonte, D. & Hoffmann, M., 2001. A GIS study of breeding bird habitats in the Flemish coastal dunes and its implication for nature management. In: Houston, J.A., Edmondson, S.E. & Rooney, P.J. (eds. *Coastal dune management. Shared experience of European Conservation Practice*, Liverpool University Press: 128-140

9. Bonte, D., Maelfait, J.-P. & Baert, L., 2004. Determining spider species richness in fragmented coastal dune habitats by extrapolation and estimation (Araneae). In: Samu, F. & Szinetar, Cs. (eds.). *European Arachnology 2002*: 189-197.

10. Bonte D., Van Heuverswyn, F. & Mertens, J., 2004. Springstaarten (Collembola) in de Vlaamse kustduinen: onbekend maar misschien wel een onmisbare schakel in het duinecosysteem. In: Provoost, S. & Bonte, D. (red.). *Levende duinen. Een overzicht van de biodiversiteit in de Vlaamse kuststreek.* Mededelingen van het Instituut voor Natuurbehoud, Brussel: 312-319

11. Cosyns, E. & Hoffmann, M., 2004. Extensieve begrazing: mogelijkheden en beperkingen. Hermy, M., De Blust, G. & Slootmaekers, M. *(red.). Natuurbeheer:* 363-405. Leuven, Davidsfonds i.s.m. Argus, Natuurpunt en Instituut voor Natuurbehoud, 451 pp.

12. Couvreur, M. & Cosyns, E., 2004. Grote grazers als verbreiders van plantenzaden. In: Hermy, M., De Blust, G. & Slootmakers, M (red.. Natuurbeheer. Davidsfonds i.s.m. Argus, Natuurpunt en Instituut voor Natuurbehoud, Leuven: 367-369.

13. De Knijf, G., Bonte D. & Decleer, K., 2004. Sprinkhanen in de Vlaamse kustduinen (Orthoptera: Saltatoria. In: Provoost, S. & Bonte, D. (red.). *Levende duinen. Een overzicht van de biodiversiteit in de Vlaamse kuststreek.* Mededelingen van het Instituut voor Natuurbehoud, Brussel: 286-297.

14. Dekoninck, W. & Bonte, D., 2004. Mieren in de Vlaamse kustduinen: een overzicht van de waargenomen soorten en hun belang voor het duinsysteem. In: Provoost, S. & Bonte, D. (red.). *Levende duinen. Een overzicht van de biodiversiteit in de Vlaamse kuststreek.* Mededelingen van het Instituut voor Natuurbehoud, Brussel: 194-207.

15. De Maeyer, K., 2004. Kleine vertebraten en duinvegetatie. In Hermy, M., De Blust, G. & Slootmakers, M (red.. Natuurbeheer. Davidsfonds i.s.m. Argus, Natuurpunt en Instituut voor Natuurbehoud, Leuven: 285-286.

16. Hoffmann, M., Cosyns, E., Deconinck, M. & Zwaenepoel, A., 2001. Donkey diet in a Flemish coastal dune area in the first year after introduction. Houston, J. A., Edmondson, S. E. & Rooney, P. J. *Coastal Dune Management, Shared Experience of European Conservation Practice* : 95-107. Liverpool, Liverpool University Press.

17. Maelfait, J.-P., Baert, L., Bonte, D., De Bakker, D., Gurdebeke, S. & Hendrickx, F., 2004. The use of spiders as indicators of habitat quality and anthropogenic disturbance in Flanders, Belgium. In: Samu, F. & Szinetar, Cs. (eds.). *European Arachnology 2002*: 129-141.

18. Maes, D., Bonte, D. & Broidioi, J., 2004. Dagvlinders aan de Vlaamse kust: parels voor de duinen? In: Provoost, S. & Bonte, D. (red.). *Levende duinen. Een overzicht van de biodiversiteit in de Vlaamse kuststreek.* Mededelingen van het Instituut voor Natuurbehoud, Brussel: 272-285.

19. Provoost, S. & Bonte, D., 2004. Specificiteit van soorten en hun gebruik als bio-indicatoren voor schor en duin. In: Provoost, S. & Bonte, D. (red.). *Levende duinen. Een overzicht van de biodiversiteit in de Vlaamse kuststreek.* Mededelingen van het Instituut voor Natuurbehoud, Brussel: 366-415.

20. Provoost, S., Hoffmann, M., Bonte, D. & Leten, M., 2004. Landschap en beheer van kustduinen. In: Hermy, M., De Blust, G. & Slootmakers, M.(red.). *Natuurbeheer:* 265-306. Leuven, Davidsfonds i.s.m. Argus, Natuurpunt en Instituut voor Natuurbehoud, 451 pp.

Projectrapporten

1. Bonte, D., 1999. Inventaire préliminaire des oiseaux nicheurs aux dunes Perroquet et des araignées aux dunes Marchand et Ghyvelde. Universiteit Gent in opdracht van Conservatoire littorale, Rap. TE1999-1, 15 pp.

2. Bonte, D., Cosyns, E., De Maeyer, K., Provoost, S. & Hoffmann, M., 2001. Monitoring van de effecten van begrazingsbeheer op vegetatie, flora en fauna van de Vlaamse natuurreservaten langs de Vlaamse kust. Deel I. Vastleggen van de uitgangssituatie en eerste monitoringsresultaten. Universiteit Gent en Instituut voor Natuurbehoud, onderzoeksverslag IN.O.2001.01, 120p.

3. Bonte, D., Criel, P. & Vandenbroucke, N., 2001. Contribution à la connaissance des peuplements aranéologiques des pelouses thermophiles du littoral boulonnais (pelouses dunaires et pelouses calcicoles. Rapport TE2001/1, Universiteit Gent, Laboratorium voor dierenecologie, Zoögeografie en Natuurbehoud, 46 pp.

4. Cosyns, E. Muylaert W. & Hoffmann, M., 1999. Ontwerp-beheersplannen voor het Vlaams natuurreservaat 'de Baai van Heist' en het Vlaams natuurreservaat 'de Kleiputten van Heist' in het kader van een gebiedsvisie voor het strand-, duin- en poldercomplex van Heist-West en Ramskapelle. 118pp. Gent, Universiteit Gent i.o.v. Aminal, Afd. Natuur.

5. Cosyns, E. Lamoot I., Deconinck, M., Goerlandt, A. Van Braeckel A., Callebaut, J., Laquiere, J. & Hoffmann, M., 2001. Monitoring van de effecten van begrazingsbeheer op vegetatie, flora en fauna van de Vlaamse natuurreservaten langs de Vlaamse kust. Deel 2. Habitat- en dieetpreferenties van de geintroduceerde herbivoren: terreingebruik, voedselkeuze en dieetsamenstelling van ezel en Shetland pony. 47pp. Gent, Universiteit Gent i.s.m. Instituut voor Natuurbehoud i.o.v. Aminal, Afd. Natuur.

6. De Maeyer, K., Provoost, S., Cosyns, E. & Hoffmann, M., 2001. Monitoring van de effecten van begrazingsbeheer op vegetatie, flora en fauna van de Vlaamse natuurreservaten langs de Vlaamse kust. Deel 3. Globale vegetatieanalyse van duinen en schorren op basis van historisch opnamemateriaal. 73pp. Gent, Universiteit Gent i.s.m. Instituut voor Natuurbehoud i.o.v. Aminal, Afd. Natuur.

7. Degezelle, T. & Hoffmann, M., 2002. Natuurtechnisch beheersplan van het Militair Domein Kwartier Lombardsijde te Nieuwpoort. 102pp. Gent, Universiteit Gent i.s.m. Instituut voor Natuurbehoud i.o.v. Aminal, Afd. Natuur.

8. Degezelle, T., Martens, K., Van Camp, M., Van Verre, M., Walraevens, K. & Hoffmann, M., 2003. Naar een Geïntegreerd Watervoorzienings- en Natuurontwikkelingsplan (GWEN) voor de Westkust: gaan waterwinning en natuurontwikkeling hand in hand in overdekt waddenlandschap of Lenspolder? 234pp. + bijl. Gent, Universiteit Gent i.s.m. Instituut voor Natuurbehoud i.o.v. Aminal, Afd. Natuur.

9. Hoffmann, M., Ampe, C., Baeté, H., Bonte, D., Leten, M. & Provoost, S., 1999. Ontwerpbeheersplan voor het Vlaams natuurreservaat Hannecartbos gekaderd in een gebiedsvisie voor het duinencomplex Ter Yde. 210pp. + fig. + bijl. Gent & Brussel, Universiteit Gent + Instituut voor Natuurbehoud i.o.v. Aminal, Afd. Natuur.

10. Hoffmann, M., Hoys, M., Monbaliu, J. & Sas, M., 1996. Ecologisch streefbeeld en natuurherstelplan voor het integraal kustreservaat "De IJzermonding" te Nieuwpoort-Lombardsijde met civieltechnische realisatiemogelijkheden. Gent, Universiteit Gent, i.o.v. Aminal, Afd. Natuur.

11. Hoffmann, M. & Walraevens, K., 2003. Naar een Geïntegreerd Watervoorzienings- en Natuurontwikkelingsplan (GWEN) voor de Westkust: gaan waterwinning en natuurontwikkeling hand in hand in overdekt waddenlandschap of Lenspolder? Synthese. 31 pp. Gent, Universiteit Gent i.s.m. Instituut voor Natuurbehoud i.o.v. Aminal, Afd. Natuur.

12. Hoys, M., Leten, M. & Hoffmann, M., 1996. Ontwerpbeheersplan voor het staatsnatuurreservaat "De Houtsaegerduinen" te De Panne (West-Vlaanderen). Gent, Universiteit Gent i.sM;M Instituut voor Natuurbehoud.

13. Hoys, M., Leten, M. & Hoffmann, M., 1996. Ontwerpbeheersplan voor het staatsnatuurreservaat "De Westhoek" te De Panne (West-Vlaanderen). 267pp. + 66 fig. + 2 bijl. Gent, Universiteit Gent.

14. Provoost, S. & Hoffmann, M. red., 1996. Ecosysteemvisie voor de Vlaamse kust. Deel 1. Ecosysteembeschrijving. 375pp. + bijl. Gent, Universiteit Gent & Instituut voor Natuurbehoud, i.o.v. Aminal, Afd. Natuur.

15. Provoost, S., Rappé, G., Ampe, C., Leten, M., Hoys, M. & Hoffmann, M., 1996. Ecosysteemvisie voor de Vlaamse kust. Deel 2. Natuurontwikkeling. 130pp. + bijl. Gent, Universiteit Gent & Instituut voor Natuurbehoud i.o.v. Aminal, Afd. Natuur.

Scripties Universiteit Gent, Vakgroep Biologie, Onderzoeksgroep Terrestrische Ecologie in de kustreservaten, 1996-2004

1. Buyse, T., 1999. Onderzoek naar de populatie-genetische structuur van de wolfspin *Pardosa monticola* in enkele gefragmenteerde duingraslanden.

2. Callebaut, J., 1999 Terreingebruik van ezels in het Vlaams natuurreservaat de Houtsaegerduinen (De Panne). 96pp.+bijl.

3. Claerbout, S., 2001. Potentiële endozoöchore zaadverbreiding door enkele herbivore zoogdieren. 81pp.+bijl.

4. De Bleser, S., 2005. Populatiedynamiek en kleurpolymorfisme bij de zandkrabspin *Xysticus sabulosus*.

5. De Fré, B., 2001. Het effect van onsmakelijke en/of giftige plantensoorten op hun buursoorten in door grote herbivoren begraasde kustduinvegetaties. 101pp..+bijl.

6. De Graeve, T., 2000. Evolutie in terreingebruik, dieetsamenstelling en voedselpreferentie van shetlandpony's in het natuurreservaat " De Westhoek" (de Panne) gedurende 2 jaar. 69pp.

7. Deconinck, M., 1998. Soortspecifieke begrazing door ezels in het Vlaams natuurreservaat de Houtsaegerduinen (De Panne, West-Vlaanderen). 194 pp.

8. Degezelle, T., 2000. Dieetsamenstelling en voedselpreferentie van Konikpaarden in het Vlaams natuurreservaat 'De Westhoek' en vergelijking met andere Equidae in gelijkaardige duingebieden langs de westkust. 98 pp. + bijl.

9. Delporte, A., 2003. Endozoöchore zaadverbreiding: de invloed van herbivoorsoort en zaadkenmerken op de kiemkracht van enkele plantensoorten.

10. Demeulenaere, E., 2000. De evolutie in terreingebruik, dieetsamenstelling en voedselpreferentie van ezels in het vlaamse natuurreservaat 'DeHoutsaegerduinen' in een periode van 3 jaar. 76 pp.+bijl..

11. Devoldere, L., 2000. Voedselkeuze van paardachtigen in een kustduinsysteem in relatie tot voedselbeschikbaarheid en -kwaliteit. 72 pp.+bijl.+fig.

12. Dewaele, G., 2004. Bodemzaadvoorraad onder soortenrijke duingraslanden (*Polygalo-Koelerion*) en de mogelijke aanrijking ervan met zaden vanuit mest van hoefdieren. 103 pp. + bijl.

13. Fauconnier, L., 2001. Onderzoek naar de mogelijke oorzaken van seizoenale en diurnale variatie in het graasgedrag van enkele paardachtigen in duingebieden.

14. Ghesquiere, A., 2002. Onderzoek naar mobiliteit, habitatgebruik en crypsis bij de Blauwvleugelsprinkhaan (*Oedipoda caerulescens*) in de duinen van de Westhoek.
15. Goerlandt, A., 1999. Dieetsamenstelling en voedselpreferenties van Shetlandpony's in het Vlaams natuurreservaat "De Westhoek". 106 pp. + bijl.
16. Hardies, N., 2004. Vegetatieontwikkeling na grootschalige natuurontwikkelingsingrepen in het Vlaams Natuurreservaat de IJzermonding. 91pp. + bijl.
17. Janssens, B., 2000. Verspreiding en auto-ecologie van enkele zeldzame en duinspecifieke plantensoorten aan de Vlaamse Westkust. 120 pp. + bijl.
18. Lamoot, I., 1998. Ezels als beheerders van het Vlaams natuurreservaat. De Houtsaegerduinen (de Panne) : staat hun gedrag in functie van de vegetatiesamenstelling in -structuur. 130 pp.
19. Laquiere, J., 1999. Terreingebruik door Shetlandpony's in het Vlaamse natuurreservaat "De Westhoek" (De Panne). 108 pp. + bijl.
20. Lehouck, V., 2002. Spatio-temporele distributie van mieren (Hymenoptera, Formicidae) in duingraslanden, met speciale aandacht voor plant-mier interacties.
21. Logie, M., 2002. Onderzoek naar mobiliteit, habitatgebruik en crypsis bij de Heivlinder (*Hipparchia semele*) in de duinen van de Westhoek.
22. Meert, C., 2002. Graasgedrag en terreingebruik van Schotse Hooglandrunderen en Shetlandpony's in het Vlaams natuurreservaat "De Westrhoek" (De Panne): een vergelijkende studie. 138 pp. + bijl.
23. Neels, T., 2002. Vergelijking van het graasgedrag, dieetsamenstelling en -preferentie van Schotse Hooglandrunderen en Konikpaarden in het Vlaams natuurreservaat 'De Westrhoek' (De Panne). 93 pp. + bijl.
24. Smeers, A., 2001. Onderzoek naar soortensamenstelling en voorkeur voor vegetatietypes van muizen in enkele gebieden in de Vlaamse kustduinen. 101 pp. + bijl.
25. Somers, N., 2002. Begrazing door het konijn (*Oryctolagus cuniculus* L.) in enkele kustduingebieden: dieetsamenstelling en impact op de vegetatie. 181 pp. + bijl.
26. Stichelmans, E., 2002. Zaadbankanalyse in functie van natuurontwikkeling: de case-studie IJzermonding.
27. Struyve, T., 2002. De coprofiele keverfauna (Insecta: Coleoptera) van enkele duingebieden aan de Westkust en de mogelijke invloed van ontwormingsmiddelen op deze fauna.
28. Van Braeckel, A., 1999. Dieetsamenstelling van de Ezels in het Vlaams natuurreservaat "De Houtsaegerduinen". 96 pp. + bijl.
29. Van Nieuwenhuyse, H., 2002. Vegetatiedynamiek in het Vlaams natuurreservaat De Westhoek. 165 pp. + bijl.
30. Van Belle, S., 2005. Variatie in natale dispersie bij juveniele duinwolfspinnen: was ik maar bij moeder gebeleven?
31. Vandenberghe, C., 2001. Vergelijkende studie van de invloed van lactatie op het graasgedrag van ezels en Shetland pony's.
32. Vandenbroucke, N., 2000. Een directe en indirecte analyse van dispersie bij spinnen van thermofiele graslanden.
33. Van Euverswijn, F., 2000. Onderzoek naar de ruimtelijke en temporele verspreiding van Collembola in enkele duingraslanden.
34. Vanthornout, I., 2002. Spinnen (Araneae) in thermofiele duingraslanden van N-Frankrijk tot N-Nederland: gemeenschappen, diversiteit en kensoorten.
35. Vervaet, H., 2002. Ontwikkeling van soortenrijk duingrasland uit door Gewoon struisriet gedomineerde vegetatie: de rol van beheer, endozoöchorie en bodemzaadvoorraad. 103 pp. + bijl.
36. Waumans, F., 2001. Vegetatie-ecologie van droge duingraslanden aan de Westkust.

Doctoraten waarvoor de data grotendeels verzameld werden in de Vlaamse kustreservaten

1. Bonte, D., 2004. Dispersal of spiders in coastal grey dunes. Spatial patterns and evolutionary-ecological importance of dispersal. Ghent, PhD Ghent University, 260 pp.
2. Cosyns, E., 2004. Ungulate seed dispersal. Aspects of endozoochory in a semi-natural landscape. Ghent, PhD Ghent University, 178 pp.
3. Lamoot, I., 2004. Foraging behaviour and habitat use of large herbivores in a coastal dune landscape, Ghent, PhD Ghent University, 174 pp.

Lijst van figuren

Figuur 1.1 – Ligging van de beheerde duingebieden langs de Vlaamse Westkust (toestand op 31 december 2004; informatiebron Min. Vlaamse Gemeenschap, Afd. Natuur) en ligging van het door Haflinger pony's begraasde deel van de Dune fossile de Ghyvelde. De belangrijkste toponiemen van natuurgebieden zijn aangegeven.Op Vlaams grondgebied betreft het zowel Vlaamse natuurreservaten, erkende natuurreservaten, natuurdomeinen, openbare bossen, domeinbossen als militaire domeinen..... 10
Figuur 1.2 – Begrazingseenheden in de gebieden waar waarnemingen werden gedaan in het kader van deze studieopdracht. Grazertype en combinatie kan sindsdien gewijzigd zijn (bv. in Ter Yde). 12
Figuur 1.3 – Monitoringsites in het VNR De Westhoek en Houtsaegerduinen, waar reeds sinds 1996 monitoringsactiviteiten worden uitgevoerd, ondermeer inzake flora en vegetatie en arachnofauna (zie hoofdstuk 4 en 7); tussen haakjes wordt de afgekortingscodes weergegeven, die gebruikt werd in het arachnofauna-onderzoek 13
Figuur 1.4 – Deelgebieden in de door de Cel Kustzonebeheer van de Afdeling Natuur van Aminal van het Ministerie van de Vlaamse Gemeenschap met begrazing beheerde deelgebieden, zoals vermeld in tabel 1.1..... 21
Figure 2.1 - Geographical location of the different study sites. 1: Houtsaegerduinen, 2: Westhoek-North, 3: Westhoek-South, 4: Ghyvelde 34
Figure 2.2 - General vegetation map of Ghyvelde, based on FCIR aerial photo interpretation..... 44
Figure 2.7 - Locations of the Highland cattle in Westhoek-South, based on periodical field observation during 6 hour sessions..... 49
Figure 2.8 - Locations of the donkeys in Houtsaegerduinen, based on periodical field observation during 6 hour sessions 50
Figure 2.9 - Time-budget of the Haflinger horses over the entire year, and in summer, autumn, winter and spring. Percentages are based on mean time spent per day. 58
Figure 2.10 - Habitat use of the Haflinger horses over the entire year and in summer, autumn, winter and spring, taking into account the availability of the habitat types. Percentages are based on mean time grazing per day per ha. 58
Figure 2.11 - Habitat use of cattle and ponies in the different seasons: the proportion of grazing time spent in the three habitat types..... 70
Figure 2.12 - The proportion of grazing time spent in the five vegetation units within the habitat type 'grassy habitat', averaged over the four seasons..... 71
Figure 2.13 - Proportion of the grazing time, when foraging in grasslands, spent in the different sward heights..... 71
Figure 2.14 - Relation between the percentage browse in the cattle's diet and the bite rate when foraging in the different habitat types. G: grasslands; rG: rough grasslands; R: rough vegetation; G/S: grasslands with scrub invasion; W: woodland; O: open vegetation and moss dunes; S: scrub..... 72
Figure 2.15 - The proportion of grazing time spent in the five vegetation units within the habitat type 'grassy habitat', in all four seasons. 73
Figure 2.16 - Habitat use of the donkeys, wih its seasonal variation, in the hree consecutive years. Black repreents the proportion of time spent grazing in the grassy habitat. Light grey: proportion of time spent grazing in scrub. Dark grey: proportion of time spent grazing in woodland. White: proportion of time spent to non-grazing activities. Su: summer, Au: autumn, Wi: winter, Sp: spring..... 86
Figure 2.17 - The use of the grassy habitat in 1998 and 2000. Mean grazing time ± SE per 6 hrs (min.) in the five vegetation types distinguished within the grassy habitat. Grass: grassland; Open: open vegetation and moss dunes; RoughGrass: rough grassland; GrassScrub: grassland with scrub invasion; RoughVeg: rough vegetation 87
Figure 2.18 - The donkeys' diet composition, with its seasonal variation, in 1999 and 2001. Grey: proportion of bites taken of graminoids; White: proportion of bites taken of forbs; Black: proportion of bites taken of woody plants. Su: summer, Au: autumn, Wi: winter, Sp: spring..... 88
Figure 2.19 - Mean (± 1 SE) grazing time by lactating (open symbols) and dry animals (solid symbols) in distinct vegetation units for donkeys (a) and ponies (b). Vegetation units: Grassy vegetation (Grass), Grass/Shrub (Gr/S), Rough vegetation (Rough), Scrub, Woodland (Wood). Note that the Y-axes of the two panels have different scales. 97
Figure 2.20 - Mean (± 1 SE) number of bites (per 3 hrs) taken by lactating (open symbols) and dry animals (solid symbols) in distinct vegetation units for donkeys (a) and ponies (b). Vegetation units: Grassy (Grass), Grass/Shrub (Gr/S), Rough vegetation (Rough), Scrub, Woodland (Wood). Note that the Y-axes of the two panels have different scales. 97
Figure 2.21 - Mean (± 1 SE) number of bites (per 3 hrs) taken by lactating (open symbols) and dry animals (solid symbols) of distinct forage classes for donkeys (a) and ponies (b). Note that the Y-axes of the two panels have different scales. 98
Figure 2.22 - Correlation at the vegetation type level for the four mare groups. The total number of defecations in relation to the total grazing time (min.). Every dot represents a vegetation type. See Table 2.30 for the values of r, p and N..... 111
Figure 2.23 - Correlation at the vegetation type level for the four mare groups. The total number of urinations in relation to the total grazing time (min.). Every dot represents a vegetation type. See Table 2.30 for the values of r, p and N... 112

Figure 2.24 - Precision and accuracy of the tested methods.Mean (± SD) difference in % walking (a) and % Lying (b) for each of the five methods compared to the reference method in the case of the donkeys (N=36 observation days). M5, M10, M15, M20, M30: method with sampling every 5, 10, 15, 20, 30 min, respectively 122
Figuur 3.1 - Opbouw van de exclosures. De behandeling -G-K sluit zowel grote grazers als konijnen uit. De behandeling -G+K sluit enkel de grote grazers uit. De behandeling +G+K is toegankelijk voor alle grazers (geen omheining aanwezig). Elke exclosure is steeds tegen het struweel aan gelegen. 146
Figuur 3.2 - Overzichtsgrafiek: aantal konijnen per hectare in de IJzermonding, de Doornpanne en Ghyvelde. De waarden werden berekend met de formule van TAYLOR & WILLIAMS (1956). Er werden geen waarnemingen gedaan van november 2000 tot juli 2001 152
Figuur 3.3 - De dieetsamenstelling van het konijn in Dune fossile de Ghyvelde. Er zijn geen gegevens beschikbaar voor juni 2000 en november 2000. 154
Figuur 4.1 - Grondwaterstanden in peilbuis WESP102X (Smokkelpad – blok 'ontstruweling + begrazing'). 157
Figuur 4.12 - Situering van de soorten op DCA-assen 2 en 3. 170
Figuur 4.13 - DCA scores van de opnames in droge pioniermilieus (pq's van sites Smokkelpad, Kerkepanne en Zeeruspanne) 172
Figuur 4.14 - DCA scores van de opnames binnen de Smokkelpadsite (maaien en ontstruweling+ begrazing)(Westhoek-zuid). 172
Figuur 4.15 - DCA scores van de opnames binnen de Smokkelpadsite (maaien en ontstruweling+ begrazing)(Westhoek-zuid). 173
Figuur 4.16 - DCA scores van de opnames binnen de site Weide (Westhoek-zuid) 174
Figuur 4.17 - DCA scores van de opnames binnen de site Duindoornpad (Westhoek-zuid). 175
Figuur 4.18 - DCA scores van de opnames binnen de site Kerkepanne (Houtsaegerduinen). 175
Figuur 4.19 - DCA scores van de opnames binnen de site Green park (Houtsaegerduinen) 177
Figuur 4.20 - DCA scores van de opnames binnen de Parnassiapanne (Westhoek-noord). 178
Figuur 4.21 - DCA scores van de opnames binnen de Zeeruspanne (Westhoek-noord). 179
Figuur 4.22 - Univariate significantietest voor DCA-as 1 (zie tabel 4.5). 183
Figuur 4.23 - Univariate significantietest voor DCA-as 2 (zie tabel 4.6). 184
Figuur 4.24 - Univariate significantietest voor DCA-as 2 (zie tabel 4.7). 185
Figuur 4.25 - Univariate significantietest voor DCA-as 1 (zie tabel 4.8). 186
Figuur 4.26 - Univariate significantietest voor DCA-as 2 (zie tabel 4.9). 187
Figuur 4.27 - Univariate significantietest voor DCA-as 3 (zie tabel 4.10). 188
Figuur 4.28 - Evolutie van de gemiddelde bedekking van de struiklaag in de site Smokkelpad.(links). 189
Figuur 4.29 - Evolutie van de gemiddelde bedekking van de struiklaag in de site Duindoornpad (rechts) 189
Figuur 4.30 - Evolutie van de gemiddelde bedekking van de struiklaag in de site Greenpark (links) 189
Figuur 4.31 - Evolutie van de gemiddelde bedekking van de struiklaag in de Parnassiapanne (rechts) 189
Figuur 4.32 - Evolutie van de gemiddelde bedekking van de kruidlaag in de site Smokkelpad (links). 189
Figuur 4.33 - Evolutie van de gemiddelde bedekking van de kruidlaag in de site Duindoornpad (rechts). 189
Figuur 4.34 - Evolutie van de gemiddelde bedekking van de kruidlaag in de site Greenpark (links). 189
Figuur 4.35 - Evolutie van de gemiddelde bedekking van de kruidlaag in de Parnassiapanne (rechts). 190
Figuur 4.36 - Evolutie van de gemiddelde bedekking van de kruidlaag in de site Smokkelpad (links). 190
Figuur 4.37 - Evolutie van de gemiddelde bedekking van de kruidlaag in de Parnassiapanne (rechts). 190
Figuur 4.38 - Evolutie van de gemiddelde hoogte van de kruidlaag in de site Smokkelpad (links). 191
Figuur 4.39 - Evolutie van de gemiddelde hoogte van de kruidlaag in de Weide (rechts) 191
Figuur 4.40 - Evolutie van de gemiddelde hoogte van de kruidlaag in de site Duindoornpad (links) 191
Figuur 4.41 - Evolutie van de gemiddelde hoogte van de kruidlaag in de site Kerkepanne (rechts). 191
Figuur 4.42 - Evolutie van de gemiddelde hoogte van de kruidlaag in de site Greenpark (links). 191
Figuur 4.43 - Evolutie van de gemiddelde hoogte van de kruidlaag in de Parnassiapanne (rechts). 191
Figuur 4.44 - Evolutie van de gemiddelde hoogte van de kruidlaag in de Zeeruspanne. 191
Figuur 4.45 - Evolutie van de gemiddelde hoogte van de kruidlaag in de site Smokkelpad (links). 192
Figuur 4.46 - Evolutie van de gemiddelde hoogte van de kruidlaag in de Parnassiapanne (rechts). 192
Figuur 4.47 - Evolutie van de gemiddelde bedekking van strooisel in de site Smokkelpad (links) 192
Figuur 4.48 - Evolutie van de gemiddelde bedekking van strooisel in de Weide (rechts) 192
Figuur 4.49 - Evolutie van de gemiddelde bedekking van strooisel in de site Duindoornpad (links). 193
Figuur 4.50 - Evolutie van de gemiddelde bedekking van strooisel in de site Kerkepanne (rechts). 193
Figuur 4.51 - Evolutie van de gemiddelde bedekking van strooisel in de site Greenpark (links) 193
Figuur 4.52 - Evolutie van de gemiddelde bedekking van strooisel in de Parnassia (rechts). 193
Figuur 4.53 - Gemiddelde trend van de belangrijkste grassen in de droge tot vochtige blokken. 195
Figuur 4.54 - Gemiddelde trend van de belangrijkste grasachtigen in de natte blokken. 196
Figuur 4.55 - Evolutie van de aantal Rode lijst-soorten van de categorieën 'zeer zeldzaam' t.e.m. 'Met uitsterven bedreigd' in de onderzoeksblokken. 200
Figuur 4.56 - Aantallen plantensoorten binnen verschillende ecotooptypen in de onderzoeksblokken. 202
Figuur 5.1 - Vlaams natuurreservaat De IJzermonding, ligging van de genummerde onderzoekstransecten voor de vegetatiekundige monitoring. 213

Figuur 5.2 - Deel van het Vlaams Natuurreservaat De IJzermonding, locatie van de terreinen die in de periode 1999-2003 zeker een deel van de tijd begraasd werden door mergellandschapen met aanduiding van in die gebieden gelegen permanente kwadraten (groene stippen). Deze pq's werden betrokken in de algemene analyse van de vegetatieveranderingen onder invloed van begrazing tijdens de periode 2001-2003; op deze plaatsen werden geen grootschalige natuurherstelwerken uitgevoerd. Het noordelijk begrazingsblok is gelegen tussen de Vierboeteweg en de verbindingsweg tussen het militair domein en het noordelijk havenhoofd van het voormalig tijdok, het zuidelijk begrazingsblok is ten zuiden van deze o-w verlopende weg gelegen en is qua oppervlak variabel in de tijd (beperkt tot de duinen tot 2004, inclusief de IJzerschorren in de loop van 2004) 214
Figuur 6.1 - Ordinatie van de staaleenheden na DCA; met: rood: ezels, groen: pony's, blauw: runderen. 221
Figuur 6.2 - Verdeling van het aantal individuen per mesthoop voor de drie onderzochte gebieden (H: Houtsaegerduinen, WN: noordelijk begrazingsgebied van De Westhoek, WZ: zuidelijk begrazingsgebied van De Westhoek) en volgens aantal per staal. 223
Figuur 7.1 - Verdeling van het aantal Rode Lijstsoorten over de verschillende door MAELFAIT et al. (1998) onderscheiden habitattypes. 238
Figuur 7.2 - DCA-ordinatiediagram van de bemonsteringssites uit het gebieden van de Westhoek, de Houtsaegerduinen en Le Dune fossile de Ghyvelde 241
Figuur 7.3 - TWInsPAN-classificatie van de bemonsterde sites van het gebied van Le Dune fossile de Ghyvelde 242
Figuur 7.4 - TWInsPAN-classificatie van de bemonsterde sites van De Westhoek en De Houtsaegerduinen in het onderzoeksjaar 1997 243
Figuur 7.5 - TWInsPAN-classificatie van bemonsterde sites van De Westhoek en De Houtsaegerduinen in het onderzoeksjaar 2000 244
Figuur 7.6 - Detail van DCA-ordinatiediagram voor site HD (Greenpark, Houtsaegerduinen) 248
Figuur 7.7 - Detail DCA-ordinatiediagram voor site HR (Kerkepanne, Houtsaegerduinen) 249
Figuur 7.8 - Detail DCA-ordinatiediagram voor site WD (Duindoornpad, Westhoek) 249
Figuur 7.9 - Detail DCA-ordinatiediagram voor site WP (Zeeruspanne, Westhoek) 249
Figuur 7.10 - Detail van DCA-ordinatiediagram voor site WR (Smokkelpad, Westhoek) 250
Figuur 7.11 - Detail DCA-ordinatiediagram voors site WS (Struweelsite aan Smokkelpad, Westhoek) 251
Figuur 7.12 - Detail DCA-ordinatiediagram voor site WW (Weide, Westhoek) 251
Figuur 7.13 - Detail DCA-ordinatiediagram voor de sites in Le Dune fossile de Ghyvelde 252
Figuur 7.14 - Chao 2-geschatte soortenrijkdom voor de Westhoek en de Houtsaegerduinen voor beide onderzoeksjaren 255
Figuur 7.15 - Chao 2-geschatte soortenrijkdom voor totaal van begraasde en niet begraasde proefvlakken voor de Westhoek en de Houtsaegerduinen 256
Figuur 7.16 - Chao 2-geschatte soortenrijkdom voor de verschillende proefvlakken van de Houtsaegerduinen en de Westhoek 258
Figuur 7.17 - Chao 2-geschatte soortenrijkdom voor Le Dune fossile de Ghyvelde voor beide onderzoeksjaren 259
Figuur 7.18 - Chao 2-geschatte soortenrijkdom voor Le Dune fossile de Ghyvelde voor beide proefvlakken, voor beide onderzoeksjaren 259
Figuur 8.1 - Aantalsverloop van de sprinkhaanzanger in de verschillende geïnventariseerde deelgebieden 285
Figuur 8.2 - Aantalsverloop van de Fitis in de verschillende geïnventariseerde deelgebieden (*:significante aantalswijziging) 286
Figuur 8.3 - Aantalsverloop van de Grasmus in de verschillende geïnventariseerde deelgebieden (*:significante aantalswijziging) 286
Figuur 8.4 - Aantalsverloop van de Heggenmus in de verschillende geïnventariseerde deelgebieden (*:significante aantalswijziging) 287
Figuur 8.5 - Aantalsverloop van de Tuinfluiter in de verschillende geïnventariseerde deelgebieden (*:significante aantalswijziging) 287
Figuur 8.6 - Aantalsverloop van de Nachtegaal in de verschillende geïnventariseerde deelgebieden 288
Figuur 8.7 - Aantalsverloop van de Tjiftjaf in de verschillende geïnventariseerde deelgebieden 288
Figuur 8.8 - Aantalsverloop van de Winterkoning in de verschillende geïnventariseerde deelgebieden (*:significante aantalswijziging) 289
Figuur 8.9 - Aantalsverloop van de Zwartkop in de verschillende geïnventariseerde deelgebieden (*:significante aantalswijziging) 289
Figure 9.1 - The seed dispersal cycle as it happens in grazed temperate habitats, with indication of the main patterns (framed) and processes (bold) including several important aspects (after Wang & Smith 2002). Aspects which are studied in this Ph.D. are indicated with an asterisk (*) 295
Figure 9.2 - Location of the study sites in the Belgian and North French coastal dune area. The numbers on the map indicate the following nature reserves: (1) Doornpanne, (2) De Westhoek (2a Westhoek South, 2b Westhoek North), (3) Dune fossile de Ghyvelde (France). In each of these nature reserves we studied the process of endozoochory. 297
Figure 9.3 - The proportional amount of plant species recorded from dung samples, which were collected at Westhoek North (WHN) and Westhoek South (WHS). At both sites a similar number of species (54 resp. 59) occurred in both types of dung. The other species were exclusively found in dung of either horse (WHN) or cattle (WHS) 305

Figure 9.4 - The relative abundance of seedlings of plant species in Highland cattle and horse dung samples, that were collected at Westhoek North (WHN) and Westhoek South (WHS) 306
Figure 9.5 - Total number of target species across different types of habitat that are of nature conservation interest. The number of target species which were recorded from cattle or horse dung and the numbers of species that were only recorded from vegetation are also shown for each type of habitat. (A: white dunes, T: grey dunes; Gd, Gw: dune grassland on dry respectively wet soils and S: scrub) at Westhoek South and North respectively. 307
Figure 9.6 - Estimated number of seeds deposited per m^2 in each habitat, during summer, and the proportional contribution of all adult individuals of horse breed and Highland cattle respectively at Westhoek N and Westhoek S. Calculations are based on mean dung seed content and defecation frequency in each habitat during summer. AT: white and grey dunes; Ud, Uw: vegetation dominated by tall herbs on dry respectively wet soils; Gd, Gw: dune grassland on dry respectively wet soils; C1 Calamagrostis epigejos dominated grassland, S: scrub; F: forest. 310
Figure 9.7 - The mean proportional distribution of grazing time and defecation frequency is shown for each herbivore species over the different habitats at each study site. These behavioural variables can be interpreted as a measure for the expected contribution of each habitat to dung plant seed composition and the chance that dung will be dropped in a specific habitat. Spearman Rank correlation (r_s)between grazing time (%) and defecation frequency (%) is also shown. AT: white and grey dunes; Ud, Uw: vegetation dominated by tall herbs on dry respectively wet soils; Gd, Gw: dune grassland on dry respectively wet soils; C1 Calamagrostis epigejos dominated grassland, S: scrub; F: forest. 311
Figure 9.8 - Proportional habitat use (%) for grazing by free ranging horses (Konik and Shetland pony) and Scottish Highland cattle at the Westhoek North (WHN) and South (WHS). The proportion area of each habitat type at both study sites is also shown. The different habitats are white and grey dunes (A/T), dune grassland on dry (Gd) and wet (Gw) soil, tall herb dominated habitats (roughage) on dry (Ud) and wet soils (Uw), monospecifi grassland (C), Scrub (S), Forest (F) and paths (see Chapter 9.1). 318
Figure 9.9 - Proportion (%) of plant groups, based on total number of bites, contributing to the diet of Highland cattle and horses (Konik and Shetland pony) during May-October in the Westhoek North (WHN) and South (WHS). Graminoids are by far the most grazed plant group. The composition of a bite was indicated 'mix' when it existed from different plant species belonging to at least two different plant groups 319
Figure 9.10 - Proportion (%) of plant parts, based on total number of bites, contributing to the diet of cattle and horses during May-October in the Westhoek North and South. 320
Fig. 9.11 a-c Mean seed longevity index, seed mass and seed length of successful (S) and unsuccessful (ns) endozoochorous graminoids and herbs (see Table 3.2). In all three cases seed characteristics were significantly different between both groups of success. (Seed longevity index: $F_{26,1}$: 15.2, P=0.001; Seed mass: $F_{19,1}$: 7.9, P=0.011; Seed length $F_{26,1}$: 5.9, P=0.022). 321
Figure 9.12 - Distribution of plant species over six classes according to their frequency of emerging from dung samples (n =56). The only woody species of which seedlings emerged from dung samples (Rubus caesius) is included in the herb-group 328
Figure 9.13 - Distribution of plant species over five classes according to their seedling density in horse dung samples (n =56). The only woody species of which seedlings emerged from dung samples (Rubus caesius) is included in the herb-group. 329
Figure 9.14(a-e) - Results of linear regression analyses showing the relationship respectively between seed sizes (length, width and mass), longevity index, variance in seed dimensions and horse dung relative seed density (calculated across all study areas). Seed size correlates negatively with relative seed density in dung whereas seed longevity index shows a significantly positive relationship with this variable. 332
Figure 9.15 - The cumulative absolute germination success (expressed as the percentage of the total number of germinable seeds initially fed) based on 19 plant species which were fed to each animal species. The different animal species are indicated by: (-♦-) sheep, (- - o - -) Donkey, (—*—) Cattle, (-.- *-.-) Horse and (- -☼- -) Rabbit. Error bar lines indicate standard deviation. Seeds that passed through sheep guts tend to have a lower absolute germination success. 342
Figure 9.16 - Example of a block unit from the experimental randomised block design with indication of sizes and the randomly allocated treatments to each of the 10 plots. Plots either had a closed vegetation (C) or were sod-cut (P). Dung deposition consisted from the input of 2.5 L of fresh Shetland pony (S) or Highland cattle (H) dung or no dung input as control. To control for possible effects of small vertebrate granivory or herbivory half of the dung plots were randomly caged 0.5x0.5x0.25m wire mesh 0.01m (CH^- PH^- CS^- or PS^-). In total 12 such blocks were constructed. 350
Figure 9.17 - Mean percentages of the initial germinable seed content that gave rise to seedlings on cattle and horse dung in the experiment (October 2001). Relative germination success of herb seeds was significantly higher than graminoid seeds. Germination success of both plant classes was significantly better on dung which was deposited on vegetated plots compared to dung on bare soil. Protection from small mammal herbivory (cage) generally lead to significantly higher numbers of seedlings. 354
Figure 9.18 - The proportional (%) amount of target species of five different coastal dune habitats of which germinable seeds were recorded from horse and cattle dung samples at the four mentioned study sites (A: white dunes, T: grey dunes, Gd, Gw: dune grassland on dry respectively wet soils and S: scrub - see also Chapter 1, Table 9.2) 362

Lijst van tabellen

Tabel 1.1 – Globaal overzicht van de natuurreservaten en belangrijkste natuurdomeinen tussen Duinkerke en Lombardsijde met aanduiding van de gebieden waar in de periode 1996-2004 begrazing werd toegepast als beheersmaatregel. Bron: GIS-bestanden van de Afd. Natuur, cel Kustzonebeheer. (toestand 31 december 2004). *nr.*: verwijst naar gebiedsnummering in fig. 1.4; *statuut*: RN: reserve naturelle; SC: site classée; VNR: Vlaams Natuurreservaat; ND: natuurdomein; *ha*: oppervlaktes in ha; *begraasd ha*: oppervlak dat begraasd wordt; *grazers*: alleen de door de beheerder gewild geïntroduceerde grazers worden vermeld: xP: paard; bP: boerenpaard; KP: Konik pony; HP: Haflinger pony, SP: shetland pony; FP: fjordenpony; xE: ezel; xR: rund; SHR: Schots hooglandrund; GR: gallowayrund, xS: schaap; MS: mergellandschaap; *type:* type van begrazing: wis: wisselende samenstelling; jr: jaarrondbegrazing; win: winter; zom: zomer; her: herfst; *periode*: periode met begrazing (in jaren uitgedrukt en voor zover bekend); 8
Tabel 1.2 – Locaties tussen Duinkerke en Lombardsijde waar monitorings- en onderzoeksactiviteiten tussen 1996 en 2004 plaatsvonden in het kader van de evaluatie van de begrazing. 11
Tabel 1.3 – De (al dan niet door de beheerder gewild) geïntroduceerde grote grazers in de studiegebieden waar monitorings- en/of onderpoeksactiviteiten plaatsvonden langs de NW-Franse en Vlaamse Westkust. 11
Tabel 1.4 – Relatie tussen de in dit rapport vermelde habitatdoeltypes van de Ecosysteemvisie en de habitatrichtlijnomschrijving en –code van overeenstemmende habitats..... 13
Table 2.1 - Seasonal standing crop of grasslands in the dune system compared with production figures of some managed grasslands in temperate climate.conditions. 35
Table 2.2 - Range and average values of crude protein and NDF of some graminoids, herbs and woody plants in the dune systems Houtsaegerduinen and Westhoek in the different seasons, compared to those of graminoids and herbs in agricultural grasslands. Crude protein contents (CP) and Neutral Detergent Fibre (NDF), expressed as proportion of dry matter..... 36
Table 2.3 - Area, description and dominant plant species of the vegetation units distinguished in the study sites Westhoek-South, Houtsaegerduinen and Ghyvelde 37
Table 2.4 (unpublished data of Cosyns) - Standing crop of several vegetation units in two grazed dune areas..... 38
Table 2.5 (Meydam, 1996) - Standing crop of exclosures in several vegetation units in Meijendel, a dune area in the Netherlands..... 39
Table 2.6 (Putman, 1986) - Total annual production of several grazed vegetation units in the New Forest, Great Britain. 39
Table 2.7 (Ternier et al. 2001) - Total annual production and crude protein values of several grassland types in the province West-Vlaanderen, Belgium. Crude protein (CP) values expressed as proportion of dry matter..... 40
Table 2.8 - Nutritive value of several plant species..... 41
Table 2.9 - Composition of the herds of equids and the group of cattle in the three Flemish nature reserves. The data cover the different study periods used in this work. The situation at the beginning of the year is given. 43
Table 2.10 - Time (minutes) per 6 hours day and number of bouts per 6 hours of each behaviour: mean, minimum (min.), maximum (max.) and Standard Error (SE). Sample size: 3 individuals, 31 observation days..... 57
Table 2.11 - Results of the mixed-models ANOVA examining the effects of the fixed factor 'Habitat type', 'Season', the interaction, and the random factor 'Individual' on the variable Grazing Time. a: without taking into account the availability of the habitat types. b: with taking into account the availability of the habitat types 57
Table 2.12 - Grazing behaviour of cattle and ponies throughout the year and in the different seasons. Mean values per six hour period ± SE. % of time: proportion of time spent on grazing. 67
Table 2.13 - Results of the ANOVA-model examining the effects of the factors Habitat, Species and Season on the variables 'proportion of grazing time', 'proportion of bites' and 'bite rate'. Non-significant 3-way and 2-way interactions were eliminated from the final model. 67
Table 2.14 - Jacobs' index of selection for cattle (C) and ponies (P). 67
No selection (0): -0.08 < Index < 0.08. Avoidance (-): -0.4 < index < -0.08. Strong avoidance (--): index < -0.4. Preference (+): 0.08 < index < 0.4. Strong preference (++): index > 0.4. Open + Moss: open vegetation & moss dunes; Grassland/Scrub: grassland with scrub invasion 67
Table 2.15 - Results of the ANOVA-model examining the effects of the factors Height, Species and Season on the variables 'proportion of grazing time', 'proportion of bites' and 'bite rate', when the grazers were foraging in grasslands. Non-significant 3-way and 2-way interactions were eliminated from the final model. 68
Table 2.16 - Plant species from which more than 500 bites were taken during the 30 sessions of six hour periods for both cattle and ponies. Class: G: graminoids; F: forbs; W: woody plants. 'mix of graminoids' and 'mix of forbs' was used to register a bite which contained several graminoid or herb species, difficult to identify on the species level, for example when the herbivores were grazing in short sward heights..... 68
Table 2.17 - Diet composition of the cattle and ponies when foraging in the total area (level 1), the three habitat types (level 2) and the five vegetation units (level 3), averaged over the four seasons. %G: proportion of bites taken from graminoids. %F: proportion of bites taken from forbs. %W: proportion of bites taken from woody plants. 69
Table 2.18 - Habitat use and Forage use overlap between cattle and ponies (Kulczinski's index). 69

Table 2.19 - Characteristics of the four observation periods. In the text we refer to the codes, instead of the observation periods. 82
Table 2.20 - Diurnal time budget of the donkeys, averaged over the three years. Mean and Standard error as percentages of a six hour period. 83
Table 2.21 - Jacobs' index of selection (1974). 84
Table 2.22 - Plant species from which more than 500 bites were taken during 132 hours in 1999 and during 219 hours in 2001. Class: G: graminoids; F: Forbs; W: Woody plants. 'mix of graminoids' was used to register a bite which contained several graminoids species, difficult to identify on the species level. This overview represents 93% and 92% of the total number of bites taken during observations in 1999 and 2001 respectively. 84
Table 2.23 - Diet composition of the donkeys when foraging in grassy habitat, scrub and woodland, in the various seasons and throughout the year in 1999 and 2001. Bites per 6 (or 3) hrs: mean number of bites taken during a 6 (or 3) hour observation session in each of the three habitat types. %G: proportion of bites taken from graminoids. %F: proportion of bites taken from forbs. %W: proportion of bites taken from woody plants. 85
Table 2.24 - Results of the ANOVA-model examining the effects of the factors 'lactation state', 'vegetation unit' and 'season' on the variables 'grazing time', 'number of bites' and 'bite rate' for donkeys and ponies. Shown are the final models after elimination of non-significant 3-way and 2-way interactions. 95
Table 2.25 - Grazing behaviour of dry and lactating donkeys and ponies. Null values are included for the calculation of mean grazing time and mean number of bites (per 3 hours) 95
Table 2.26 - Results of ANOVA-model examining the effects of the factors 'lactation state', 'food class' and 'season' on the variable 'number of bites' taken by donkeys and ponies. Shown are the final models after elimination of non-significant 3-way and 2-way interactions. 96
Table 2.27 - Results of the ANOVA-model examining the effects of the factors 'lactation state', 'sward height' and 'season' on the variables 'grazing time', 'number of bites' and 'bite rate' for donkeys and ponies, grazing in grassy vegetation and rough vegetation. Shown are the final models after elimination of non-significant 3-way and 2-way interactions. 96
Table 2.28. - Animal density in the different areas. 107
Table 2.29 - Features of the eliminative behaviour of the equids. 108
Table 2.30 - Spatial relation between grazing and eliminative behaviour at the vegetation type level. 109
Table 2.31 - Spatial relation between grazing and eliminative behaviour at the patch level. a: In the most grazed vegetation types. 110
Table 2.32 - Investigation of the time budget. 119
Table 2.33 - Time budget of both donkeys (D) and ponies (P) in every season 120
Table 2.34 - Precision and accuracy of the tested methods. 121
Table 2.35 - Habitat use of both donkeys (D) and ponies (P) (averaged over the four seasons) calculated on the basis of the reference method (cont) and each of the five instantaneous sampling methods (M5, M10, M15, M20, M30). 121
Table 2.36 - Means on a daily basis of 6 hours, averaged over the 4 seasons and in case of the donkeys averaged over the 3 years (bites from 2 year) 134
Table 2.37 - Jacobs' index of selection (1974 135
Table 2.38 - Mean grazing time per 6 hrs (min.) and mean daily grazing time per ha (min./ha) for C: Cattle; P: Ponies; D: Donkeys. 135
Tabel 3.1 - Gemiddelde waarde (per behandeling en per jaar) van een aantal onderzochte kenmerken van de vegetatiestructuur in de opnames gemaakt in de IJzermonding. 147
Tabel 3.2 - Resultaat van de testen uitgevoerd op een aantal onderzochte kenmerken van de vegetatiestructuur in de opnames gemaakt in de IJzermonding. 148
Tabel 3.3 - Gemiddelde waarde (per behandeling en per jaar) van een aantal onderzochte kenmerken van de vegetatiestructuur in de opnames gemaakt in de Doornpanne. 149
Tabel 3.4 - Resultaat van de testen uitgevoerd op een aantal onderzochte kenmerken van de vegetatiestructuur in de opnames gemaakt in de Doornpanne. 149
Tabel 3.5 - Gemiddeld aantal soorten per pq in de IJzermonding, zomer 2000 en 2001 150
Tabel 3.6 - Resultaat van de One-Way ANOVA uitgevoerd op het aantal soorten per pq in de IJzermonding, zomer 2001. 151
Tabel 3.7 - Gemiddelde bedekking per pq (in %) van een aantal plantensoorten in de IJzermonding. 151
Tabel 3.8 - Resultaat van de testen uitgevoerd op de bedekking (% per pq) van een aantal plantensoorten aangetroffen in de IJzermonding, zomer 2001. 151
Tabel 4.1 - Eigenwaarden en gradiëntlengtes van de weerhouden DCA-assen 167
Tabel 4.2 - Multiple regressie van DCA-assen met milieuvariabelen (rood: significantie met $p<0,01$). 168
Tabel 4.3 - Loadings van de verschillende milieuvariabelen op de PCA-assen na varimax-totatie. 168
Tabel 4.4 - Multiple regressie van DCA-assen met de PCA-assen na Varimax rotatie (rood: significantie met $p<0,01$). 170
Tabel 4.5 - Univariate significantietest voor DCA-as 1. (Sigma-restricted parameterization, effective hypothesis decomposition). 182
Tabel 4.6 - Univariate significantietest voor DCA-as 2. (Sigma-restricted parameterization, effective hypothesis decomposition). 183

Tabel 4.7 - Univariate significantietest voor DCA-as 2, zonder de factor site*beheer. (Sigma-restricted parameterization, effective hypothesis decomposition)..... 184
Tabel 4.8 - Univariate significantietest voor DCA-as 1. (Sigma-restricted parameterization, effective hypothesis decomposition). 185
Tabel 4.9 - Univariate significantietest voor DCA-as 2. (Sigma-restricted parameterization, effective hypothesis decomposition). 186
Tabel 4.10 - Univariate significantietest voor DCA-as 3. (Sigma-restricted parameterization, effective hypothesis decomposition). 187
Tabel 4.11 - Aantal kiemplanten van Eénstijlige meidoorn in de verschillende pq's (grijze cellen: geen opname). 197
Tabel 4.12 - Aantallen kiemplanten van Zomereik in de verschillende pq's (grijze cellen: geen opname). 198
Tabel 4.13 - Enkele voorbeeldsoorten bij de gebruikte ecotooptypen..... 199
Tabel 5.1 – Veranderingen in vegetatiekenmerken tussen 2001 (opnamen Birgit De Fré) en 2003 (opnamen Nele Hardies) in de door schapen en geiten begraasde, niet door herstelwerken beïnvloede duingedeelten (zowel geëgaliseerde duinen als duinen met natuurlijk reliëf). 215
Tabel 6.1 - Overzicht van het aantal gevangen individuen voor de verschillende voedingswijzen van adulten en larven 219
Tabel 7.1 - Overzicht en verklaring voor de verschillende habitatcategorieën waarvoor Rode Lijstsoorten werden gevonden (MAELFAIT *et al.*, 1998)..... 239
Tabel 7.2 - Overzicht van de bemonsteringssites die werden opgenomen in de datamatrix voor de gemeenschapsanalyses 240
Tabel 7.3 - Samenvatting van de resultaten van one-way ANOVA met repeated measures op de ordinatiescores van bodemvallen geplaatst in site HD (Greenpark, Houtsaegerduinen)..... 245
Tabel 7.4 - Samenvatting van de resultaten van one-way ANOVA met repeated measures op de ordinatiescores van bodemvallen geplaatst in site HR (Kerkepanne, Houtsaegerduinen) 246
Tabel 7.5 - Samenvatting van de resultaten van one-way ANOVA met repeated measures op de ordinatiescores van bodemvallen geplaatst in site WD (Duindoornpad, Westhoek)..... 246
Tabel 7.6 - Samenvatting van de resultaten van one-way ANOVA met repeated measures op de ordinatiescores van bodemvallen geplaatst in site WP (Zeeruspanne, Westhoek)..... 246
Tabel 7.7 - Samenvatting van de resultaten van one-way ANOVA met repeated measures op de ordinatiescores van bodemvallen geplaatst in site WR (Smokkelpad, Westhoek)..... 247
Tabel 7.8 - Samenvatting van de resultaten van one-way ANOVA met repeated measures op de ordinatiescores van bodemvallen geplaatst in site WS (Struweelsite aan Smokklepad, Westhoek) 247
Tabel 7.9 - Samenvatting van de resultaten van one-way ANOVA met repeated measures op de ordinatiescores van bodemvallen geplaatst in site WW (Weide, Westhoek) 247
Tabel 7.10 - Samenvatting van de resultaten van one way ANOVA op de ordinatiescores van bodemvallen geplaatst in Le Dune fossile de Ghyvelde..... 248
Tabel 7.11 - Aantal gevangen individuen en soorten en *Chao 2*-geschatte soortenaantallen voor de Westhoek en de Houtsaegerduinen; totale aantallen en aantallen voor het totaal van begraasde en niet begraasde proefvlakken, voor beide onderzoeksjaren 254
Tabel 7.13 - Aantal gevangen individuen en soorten en *Chao 2*-geschatte soortenrijkdom voor de verschillende proefvlakken van de Westhoek, voor beide onderzoeksjaren..... 257
Tabel 7.14 - Aantal gevangen individuen en soorten en *Chao 2*-geschatte soortenrijkdom voor Le Dune fossile de Ghyvelde; totale aantallen en aantallen voor beide proefvlakken, voor beide onderzoeksjaren 258
Tabel 7.15 - Overzicht van significante (Monte Carlo-permutatietest, $p < 0.05$) indicatorsoorten en hun indicatorwaarde voor site HD (Greenpark, Houtsaegerduinen) 262
Tabel 7.16 - Overzicht van significante (Monte Carlo-permutatietest, $p < 0.05$) indicatorsoorten en hun indicatorwaarde voor site HR (Kerkepanne, Houtsaegerduinen)..... 263
Tabel 7.17 - Overzicht van significante (Monte Carlo-permutatietest, $p < 0.05$) indicatorsoorten en hun indicatorwaarde voor site WD (Duindoornpad, Westhoek) 263
Tabel 7.18 - Overzicht van significante (Monte Carlo-permutatietest, $p < 0.05$) indicatorsoorten en hun indicatorwaarde voor site WP (Zeeruspanne, Westhoek) 264
Tabel 7.19 - Overzicht van significante (Monte Carlo-permutatietest, $p < 0.05$) indicatorsoorten en hun indicatorwaarde voor site WR (Smokkelpad, Westhoek) 265
Tabel 7.20 - Overzicht van significante (Monte Carlo-permutatietest, $p < 0.05$) indicatorsoorten en hun indicatorwaarde voor site WO (ontstruweelde site, Westhoek) 266
Tabel 7.21 - Overzicht van significante (Monte Carlo-permutatietest, $p < 0.05$) indicatorsoorten en hun indicatorwaarde voor site GN – GG en GP en GM (Ghyvelde)..... 267
Tabel 7.22 - Overzicht van de soorten waarvoor de abundantieveranderingen als gevolg van jaar- en/of beheerseffecten significant zijn in site HD van De Houtaegerduinen, met vermelding van de waargenomen trend (G>/<N: abundanties in begraasd proefvlak zijn hoger/lager dan in referentiesite; 2000>/<1997: abundanties in 2000 zijn hoger/lager dan in 1997; Trend in interactie: trend(1997) - trend(2000)) 269
Tabel 7.23 - Overzicht van de soorten waarvoor de abundantieveranderingen als gevolg van jaar- en/of beheerseffecten significant zijn in site HR van De Houtaegerduinen, met vermelding van de waargenomen trend (G>/<N: abundanties in

begraasd proefvlak zijn hoger/lager dan in referentiesite; 2000>/<1997: abundanties in 2000 zijn hoger/lager dan in 1997; Trend in interactie: trend(1997) - trend(2000)) 270
Tabel 7.24 - Overzicht van de soorten waarvoor de abundantieveranderingen als gevolg van jaar- en/of beheerseffecten significant zijn in site WD van De Westhoek, met vermelding van de waargenomen trend (G>/<N: abundanties in begraasd proefvlak zijn hoger/lager dan in referentiesite; 2000>/<1997: abundanties in 2000 zijn hoger/lager dan in 1997; Trend in interactie: trend(1997) - trend(2000)) 271
Tabel 7.25 - Overzicht van de soorten waarvoor de abundantieveranderingen als gevolg van jaar- en/of beheerseffecten significant zijn in site WR van De Westhoek, met vermelding van de waargenomen trend (G>/<N: abundanties in begraasd proefvlak zijn hoger/lager dan in referentiesite; 2000>/<1997: abundanties in 2000 zijn hoger/lager dan in 1997; Trend in interactie: trend(1997) - trend(2000)) 272
Tabel 7.26 - Overzicht van de soorten waarvoor de abundantieveranderingen als gevolg van jaar- en/of beheerseffecten significant zijn in site WP van De Westhoek, met vermelding van de waargenomen trend (G>/<N: abundanties in begraasd proefvlak zijn hoger/lager dan in referentiesite; 2000>/<1997: abundanties in 2000 zijn hoger/lager dan in 1997; Trend in interactie: trend(1997) - trend(2000)) 273
Tabel 8.1 - Overzicht van de geïnventariseerde deel-gebieden, met indicatie van beheer sedert 1997-1998 en inventariseerder 284
Tabel 8.2 - Overzicht van de aantallen territoria van de gekarteerde indicatorsoorten in de verschillende geïnventarisserde deelgebieden in 1997 en 2000. Legende: Whf: Westhoek; HS: Houtsaegerduinen, TY:Ter Yde; ?: nog geen gegevens ontvangen. 285
Table 9.1 - Site characteristics: geographical position, horse and cattle breeds and adult herbivore numbers (#) present during the sampling period (July - October 2000) 297
Table 9.2 - Main habitats (and their abbreviation as used in this thesis) at the different study sites with a brief description of their vegetation characteristics and indication of their area proportion. The total number of plant species recorded during several inventories (1990-2000) at the different sites is also shown. 299
Table 9.3 - Study sites with indication of the animal breed, total number of individuals present during the 302
sampling period, adults' mean body weight (kg, ± SD) and estimated mean retention time (MRT) in hours (h). Body weights are mean maximum weights (October 2000) or (*) are visually scored estimates of body weight of adult individuals which were used both for dung sampling and to behavioural observations. Mean retention time is estimated according to Illius and Gordon (1992) 302
Table 9.4 - Spearman rank correlation (r_s) between dung germinable seed density and mean plant 305
species cover in the vegetation of Westhoek South (WHS) and Westhoek North (WHN). Correlations 305
were calculated only including the plant species present in dung samples 305
Table 9.5 - Observed (Obs) and expected (Exp) number of plant species in dung samples (Dung), the number of plant species that were only recorded from vegetation (Veg) and the total number of plant species (Tot) at both study sites across five classes of abundance in vegetation at Westhoek North and Westhoek South. Chi square values for 4 degrees of freedom and their probability (P) is also shown. 307
Table 9.6 - Total number (#) of seedlings and plant species (inclusive Red List and Target species) 308
germinated from all dung samples, mean (± stdev) and maximum seed density and species richness in 2.5L dung samples of ponies and cattle. The Jaccard similarity index (%) is calculated for each set of samples between animal species at both sites. Dung samples resulted from random selected adult individuals of each animal species (9 konik and 19 Shetland ponies, 4 cattle at each site) during 7 sampling periods. 308
Table 9.7a - Using the mean volume (L, litres) of a dung pile and the mean number (#) of defecations per hour (h), the potential number (#) of germinable seeds, that is on average endozoochorously dispersed by individual Konik, Shetland pony and Scottish Highland cattle, during a whole summer (92 days), in a coastal dune area, was calculated. Means were calculated from the indicated number of samples (n), which were obtained from random selected adult individuals of each animal breed (9 konik, 19 Shetland ponies and 4 Scottish Highland cattle at each site). A considerable higher mean dung volume of Konik compared to cattle at Westhoek N was observed (Independent T-test). Shetland ponies and cattle at Westhoek South did not differ for this variable. 308
Table 9.7b - Observed (obs.) and expected (exp.) defecation frequencies by different herbivore species in 9 309
habitats at both study sites and calculated chi-square values for 8 degrees of freedom with its probability (*P*). 309
Table 9.8 - Plant species numbers in diet and of consumed and of the dung germinable seed content of cattle and horses at Westhoek North and South. Matching between the species composition of diet and dung germinable seed content is expressed by Jaccard similarity and Spearman coefficient. Plant species numbers in the diet are obtained from visual observations of grazing activities. Plant species numbers in dung are derived from germination experiments of dung sampled from July-October. 320
Table 9.9 – Alphabetically ordered plant species list, with indication of the preference index (D). D varied from -1 to 0 for species which proportionally disperse less well compared to their contribution into the diet i.e. it are less successful endozoochorically dispersed plant species. D varied from 0 to +1 for species which disperse better than expected from their contribution to the diet; it are successful Endozoochores. For each plant species D is also shown for each of the studied ungulate species. The plant group the plant species belongs to is also indicated (g: graminoid, h: herb, w: woody) 322

Table 9.10 - List of plant species which were well represented in the dung germinable seed content but which were never recorded as part of the diet. The percentage a plant species contributes to the dung germinable seed content is shown in the columns. The total number of seedlings recorded are indicated for each ungulate species 322
Table 9.11 - Main characteristics of the viable seed content of horse dung which was sampled at different..... 329
sites. Total number of seeds and species germinated from all dung samples, mean (± stdev), median and maximum seed density and plant species richness. Means of seed density and number of species that are not followed by the same letter differ at $P > 0.05$ (Tukey test). 329
Table 9.12 - Dung seed density and vegetation cover degree (%) (both $\log_{10}$ transformed), are positively..... 329
correlated except at Westhoek South. Dung seed density and the portion of each plant species in the diet of Konik and Shetland pony, both $\log_{10}$ transformed, show also a positive correlation (Pearson correlation coefficient)..... 329
Table 9.13a - Observed and expected number of plant species distributed among six categories of dispersal modi (based on Grime *et al.* 1988) and either present (n=78) or absent (n=190) from horse dung samples. Pearson Chi Square statistics shows no significant difference in dispersal modus between species which are present (in at least two samples) or absent from dung samples (Chi-Square: 6.94, df: 5, $P = 0.225$). Expected numbers assume an equal chance of being present in the samples..... 330
Table 9.13b - Observed and expected number of plant species according to the ability of their seeds to form a persistent seed bank or not (Thompson *et al.* 1997) and either present (n=78) or absent (n=190) from horse dung samples. Pearson Chi Square statistics shows that seeds of plant species emerging from dung samples have a greater chance than expected to be found as part of a persistent soil seed bank compared to plant species which did not emerge from the dung samples (Chi-Square: 19.62, df: 1, $P < 0.001$). 330
Table 9.14 - List of 19 plant species which were used in the feeding experiment ordered within families (ordered..... 337
alphabetically), with indication of the mean mass (Mean, ± Stdev), mean seed size (length x width) origin of seed collection and the amount of seeds of each plant species fed to the indicated animal species. The mean seed mass is based on 5 weightings of 250 air dried seeds each. * indicates which animal species seeds were fed to..... 337
Table 9.15 - Mean (± Stdev) absolute germination success under greenhouse conditions of seeds from pots either..... 340
sown on bare soil or soil +dung layer (control) that did not pass through a gastro-intestinal tract and seeds from dung (after passage through the gastro-intestinal tract of different herbivore species). Means that are not followed by the same small letter in a row differ at $P < 0.05$ (LSD-test). Animal species are ordered in relation to their overall mean effect on germination percentage with sheep having the most profound negative effect. 'NA' indicates that seeds were not fed to that animal species. Plant species were ordered alphabetically. 340
Table 9.16 - The effect of seed treatment, plant species and animal species on absolute and relative germination success and on mean retention time of germinable seeds, as revealed by the univariate analyses of variance for these variables. 341
Table 9.17 - Relative germination success of gut-passed seeds of different plant species within and between animal species. Frames are homogeneous subsets of plant species which do not differ significantly in relative germination success within each animal species. Subsets differ at the 5% level (Tukey HSD). The upper row always represents the homogeneous subsets with the highest germination success. Germination success of the subsequent ones decrease successively. Letters represent comparisons of the relative germination success of each plant species between animal species (column). Values followed by the same letter do not differ significantly at $P = 0.05$ (Tukey HSD test). Columns without capitals indicate no differences at all, NA means that seeds of the indicated plant species were not fed to that specific animal species. Plant species were ordered descending from left to right according to their overall mean relative germination success. 343
Table 9.18 - Mean Retention Times, in hours, of germinated seeds (MRT, ± Stdev) are shown if their absolute germination success >1% from faecal samples of the indicated animal species. Values followed by the same letter do not differ significantly at $P = 0.05$ (Tukey HSD test). Capitals represent comparisons of MRT within animal species (column) and small letters between animal species (row). 344
Table 9.19 - Significant predictors (in bold) from linear regression analysis of 345
germination success of seeds of different plant species fed to the indicated animal species. 345
Table 9.20 - Mean cover percentage (± standard deviation) and relative frequency (Freq %) of the plant species present in the vegetation plots and mean species richness per plot before treatment (July 2001 $N_{max}= 60$). Only species present in at least 10% of the plots are shown. 351
Table 9.21 - Mean germinable seed density (Avg. $2.5L^{-1}$) and frequency of emergence (Freq. %) of plant species in soil (0.5-8 cm depth n = 24) horse and cattle dung samples (august 2001 n = 12 each) in the greenhouse. Only species present in at least 25 % of soil or all dung samples are shown. 353
Table 9.22 - Results of the mixed model ANOVA-analysis (F: fixed, R: random factor). The mean number of 354
emerging seedlings was significantly higher on dung which was deposited on vegetated plots (DISTURBANCE) and when it was protected from small mammal herbivory (CAGE). In relation to the greenhouse germination numbers (modelling the *potential* dung seed bank) herb seedling numbers on dung in the field were significantly higher than that of graminoids (PLANT GROUP). There was no differences between cattle or horse dung type of dung (DUNG). 354
Table 9.24 - A hierarchical outline of the major components which determine the effectiveness of..... 359
endozoochorous seed dispersal by ungulates (after Schupp, 1993). Aspects treated in this work are indicated by the Chapter number (C.). 359

Table 9.25 - Hypothetical estimate of the time needed before successful establishment of endozoochorically dispersed target species of dry calcareous dune grassland, will occur in a species poor C1-habitat at Westhoek South (WHS). The estimate is based on seed numbers deposited by both grazer species in the C1-habitat (Fig. 9.6) and the number of individuals that will establish under three possible establishment rates (derived from chapter 9.6). Besides the 9 species recorded from summer 2000 dung samples (Chapter 9.2), several other plant species potentially could rely on endozoochory (Endo) (Appendix 9.7). 364
Table 9.26 - Mean absolute number of individuals of a selection of 12 plant species that were established after one year (July 2002) in sod-cut and intact vegetation plots. with our without cattle or horse dung addition. 365
Table 9.27 - Mean percentage cover, mean species richness and frequency of occurrence (Freq %) of the plant species present in the non-disturbed, intact (N_{max}=60) and sod-cut vegetation plots (N_{max}=60). 366
Tabel 10.1 – (aangepaste samenvatting van tabel 2.36) Gemiddelde waarden van verschillende graasvariabelen. 391
Tabel 10.2 - (aangepaste samenvatting van tabel 2.37). Gemiddelde graastijd per uur, geregistreerd gedurende aaneensluitende sessies van zes uur, uitgedrukt in minuten per uur en gemiddelde dagelijkse graastijd per ha (min/ha) van een welbepaald vegetatietype bij Schots hooglandrund (R), Shetland pony (S), beide in Westhoek-zuid grazend (data van 2001) en ezels (E), grazend in de Houtsaegerduinen (data van 1998 en 2000). GT: graastijd in minuten per uur, exclusief herkauwtijd (runderen) 392
Tabel 10.3 – De 15 meest frequent behapte plantensoorten per herbivoorsoort in verschillende natuurreservaten tijdens de periode van zaadzetting (mei-oktober). 393
Tabel 10.4 – Plantensoorten waarvan zaden kiemen uit vers in het veld verzamelde mest van verscheidene ungulate en lagomorfe herbivoorsoorten uit verschillende sites in de Vlaamse kustduinen. 394

Lijst van bijlagen

Bijlage 4.1 – Lijst van plantensoorten die in detail gekarteerd worden langsheen de Vlaamse kust en die beschouwd worden als aandachtsoorten. Kaartjes zijn beschikbaar op het Instituut voor Natuurbehoud. 206
Bijlage 4.2 - Situering van de vegetatieopnames (per pq, per beheersblok, per site en per jaar) binnen de Twinspangroepen waaruit de typologische wiziging in de loop van de monitoringsperiode kan worden afgeleid (wegens het grote formaat (A1) werd deze figuur apart toegevoegd aan dit eindrapport. 210
Bijlage 6.1 - Soortenoverzicht coprofiele keverfauna met de lichaamslengte van de volwassen kever en de voedingswijze van de adulten en larven 231
Bijlage 7.1 - Overzicht van de ledegingsdata voor bodemvallen gebruikt in De Westhoek en De Houtsaegerduinen en Le Dune fossile de Ghyvelde 276
Bijlage 7.2a. - Overzicht van de spinnensoorten gevonden tijdens monitoringscampagnes in 2000-2001 in het VNR De Westhoek en het VNR De Houtsaegerduinen en in 1999-2000 in Le Dune fossile de Ghyvelde; met eventueel Rode Lijstcategorie en aanduiding in welk gebied ze werden aangetroffen 277
Bijlage 7.2b - Overzicht van de spinnensoorten gevonden tijdens monitoringscampagnes in 2000-2001 in het VNR De Westhoek en het VNR De Houtsaegerduinen en in 1999-2000 in Le Dune fossile de Ghyvelde; met eventueel Rode Lijstcategorie en aanduiding in welk gebied ze werden aangetroffen 278
Bijlage 7.2c - Overzicht van de spinnensoorten gevonden tijdens monitoringscampagnes in 2000-2001 in het VNR De Westhoek en het VNR De Houtsaegerduinen en in 1999-2000 in Le Dune fossile de Ghyvelde; met eventueel Rode Lijstcategorie en aanduiding in welk gebied ze werden aangetroffen 279
Bijlage 7.2d - Overzicht van de spinnensoorten gevonden tijdens monitoringscampagnes in 2000-2001 in het VNR De Westhoek en het VNR De Houtsaegerduinen en in 1999-2000 in Le Dune fossile de Ghyvelde; met eventueel Rode Lijstcategorie en aanduiding in welk gebied ze werden aangetroffen 280
Bijlage 7.3a - Samenvatting van resultaten Mann Whithney *U*-test ter vergelijking van het aantal Rode Lijstsoorten en het aantal individuen van RL-soorten tussen de verschillende proefvlakken van de sites in VNR De Westhoek en VNR De Houtsaegerduinen, voor beide onderzoeksjaren 281
Bijlage 7.3b - Samenvatting van resultaten Mann Whithney *U*-test ter vergelijking van het aantal Rode Lijstsoorten en het aantal individuen van RL-soorten tussen de verschillende sites van Le Dunes Fosiles de Ghyvelde, voor beide onderzoeksjaren 281
Appendix 9.1 - Mean number of seedlings in dung samples (2.5 L) of different horse breeds and Highland cattle at Westhoek North and South. 371
Appendix 9.2 - The 15 most frequent bitten plant species (May-October) in different habitat types by horses (i.e. Shetland pony and Konik) and Scottish Highland cattle at the Westhoek Nature Reserve. 373
Appendix 9.3 - Alphabetically ordered plant species list, with indication of their preference index D 377
Appendix 9.4 - Mean seed density of plant species in dung of different breeds of free ranging horses 378
Appendix 9.5 - List of animal species (+ breed) used in the seed feeding experiment with a typology 380
of their digestive strategy, indication of age (+number of individuals), gender (number of males (M) and females (F)) and body weight (average for each age category). 380

Appendix 9.6 - Main characteristics of the commercial pellets which were fed to the mentioned animal species. 380
Appendix 9.7 - Alphabetically ordered list of plant species of which germinable seeds were recorded from fresh dung of different Ungulate and Lagomorph species. 381

ECOGRAPHY 28: 37–48, 2005

Complementarity of epi- and endozoochory of plant seeds by free ranging donkeys

Martine Couvreur, Eric Cosyns, Martin Hermy and Maurice Hoffmann

Couvreur, M., Cosyns, E., Hermy, M. and Hoffmann, M. 2005. Complementarity of epi- and endozoochory of plant seeds by free ranging donkeys. – Ecography 28: 37–48.

Epizoochory and endozoochory are well-recognized long-distance seed dispersal mechanisms, yet their relative importance has hardly been studied before. Here, epi- and endozoochory were compared on donkeys foraging in a species-rich 100 ha coastal dune ecosystem, through in vitro germination of zoochorous material obtained by fur brushing and dung collection. We identified 6675 seedlings of 66 plant species, covering 20% of the species recorded in the study area. Of the 66 species, only 16 occurred in both epi- and endozoochory samples, demonstrating the complementarity of both dispersal mechanisms. The species composition in the zoochory samples reflected a strong seasonality, and seedling numbers were partly correlated with species abundance in the study area. The non-zoochorously dispersed species in the study area differed from the zoochorous species in seed size and weight, plant height, life span, dispersal strategy and seedbank persistence. Dispersal-relevant plant traits were used to derive dispersal-functional plant types for all species in the study area. Epizoochory showed to be more specific than endozoochory and was associated with a more narrow range of dispersal-functional plant types.

M. Couvreur (martine.couvreur@agr.kuleuven.ac.be) and M. Hermy, Lab. of Forest, Nature and Landscape Research, Univ. of Leuven, Vital Decosterstraat 102, B-3000 Leuven, Belgium. – E. Cosyns and M. Hoffmann, Research Group Terrestrial Ecology, Dept of Biology, Ghent Univ., Krijgslaan 281-S8, B-9000 Ghent, Belgium. (Present address of M. C.: Lab. of Forestry, Ghent Univ., Geraardsbergse Steenweg 267, B-9090 Melle-Gontrode, Belgium.)

Long-distance seed dispersal mechanisms have recently received much attention, especially in the context of understanding and predicting plant migration (Cain et al. 1998, Clark et al. 1998, Higgins and Richardson 1999, Pakeman 2001). The relevance of seed dispersal research has become increasingly clear given the problem of plant invasions, limited dispersal in fragmented habitats (Poschlod and Bonn 1998, Higgins et al. 2003), and the necessary plant migrations in response to global change (Watkinson and Gill 2002). Also the insight that seed limitation is a major ecological constraint in several ecosystems (Turnbull et al. 2000, Zobel et al. 2000, Dalling et al. 2002, Foster and Tilman 2003, Verheyen et al. 2003) has orientated research efforts towards dispersal.

Zoochory, the external and internal dispersal of plant seeds by animals, is an important dispersal mechanism. Epizoochory, on the one hand, is mainly associated with adhesive seed adaptations facilitating attachment to mammalian fur, although also species adapted to other dispersal modes or without obvious adaptations disperse epizoochorously (Fischer et al. 1996, Heinken and Raudnitschka 2002, Couvreur et al. 2004a, b, c). Endozoochory, on the other hand, covers the consumption of fleshy fruits by frugivores (Debussche and Isenmann 1989, Amico and Aizen 2000, Tabarelli and

Accepted 14 September 2004

Copyright © ECOGRAPHY 2005
ISSN 0906-7590

Peres 2003) and the consumption of seeds of grasses and herbs by herbivorous mammals (Janzen 1984, Welch 1985, Gardener et al. 1993, Malo and Suárez 1995b, Pakeman et al. 1998, Heinken et al. 2001, Cosyns 2004, Cosyns et al. 2004). Edible vegetative plant parts (Janzen 1984) and seed resistance to digestion (Pakeman et al. 2002) are hypothesized to be adaptations to endozoochory by large herbivores.

Both epi- and endozoochory are key factors determining plant distribution (Welch 1985, Malo and Suárez 1995a, Fischer et al. 1996, Poschlod and Bonn 1998, Pakeman et al. 2002). Moreover, they may provide a means of "directed dispersal" for many species relying on disturbed habitats, which are frequented and even generated by herbivores through feeding, trampling or wallowing (Janzen 1984, Wenny 2001).

Recently, an increasing number of attempts to model zoochorous dispersal has been undertaken (Pakeman 2001, Higgins et al. 2003, Vellend et al. 2003). Yet, basic and reliable knowledge of which plants are dispersed zoochorously and which factors and plant traits direct zoochorous dispersal is still very limited. Several authors have therefore explicitly stressed the need for more data on the influencing factors of zoochory (Higgins and Richardson 1999, Bullock et al. 2002, Levin et al. 2003). Studies which fill this gap are scarce, especially comparative studies of epi- and endozoochorous dispersal. Both mechanisms have been studied simultaneously on sheep in calcareous grasslands (Fischer et al. 1995), on Galloway cattle in moorland pastures (Stender et al. 1997), and on wild boar and roe deer in a forest ecosystem (Heinken et al. 2002). However, the additive and/or complementary effects of epi- and endozoochory, as well as the role of dispersal-functional plant traits in facilitating epi- or endozoochory, remain largely unexplored.

In this paper, we compare epi- and endozoochorous seed dispersal by donkeys grazing in a species-rich coastal dune ecosystem. We test the following specific research hypotheses: 1) Different plant species are dispersed by epi- and endozoochory. 2) The species abundance in the study area influences the species abundance in the zoochory samples. 3) Morphological and ecological plant traits relevant for dispersal differ between species dispersed by zoochory and species not dispersed by zoochory.

Material and methods

Study area

The study was carried out in the coastal dune nature reserve "Houtsaegerduinen" (100 ha), in the west of Flanders, Belgium (51°05′N, 2°35′E). The variation in abiotic conditions and the historical land use in this coastal dune system led to a high plant species richness and a wide range of plant communities. Although the dune landscape is dominated by *Hippophae rhamnoides* and *Ligustrum vulgare* shrubs, grassland covers at least one third of the area. Part of the grassland is scattered within the scrub as small and mostly species poor remnants of dune grassland or as species poor *Calamagrostis epigejos–Arrhenatherum elatius* dominated patches, which established after scrub degradation. Flowering and fruiting of the plant species is concentrated from April to October. Six donkeys were released in the study area in 1997 for nature management purposes; the herd counted 15 animals at the time of data collection.

Data collection and treatment

The zoochory samples were collected in four different time periods between June and October 2000: early summer (9 June–19 July), mid-summer (20 July–19 August), late summer (20 August–19 September) and early autumn (20 September–19 October). In the case of epizoochory, 41 samples were collected. Respectively 8, 11, 15 and 7 donkeys were sampled in each of the four time periods, by brushing the entire fur of each individual with a very fine horse brush during 15 min. In the case of endozoochory, the number of sampled donkeys was 4 in early summer, and 8 in each of the three other periods. For practical reasons, the dung of two donkeys was pooled to one sample with a volume of 2.5 l, resulting in 28 sampled donkeys, pooled in 14 samples. Freshly deposited excrements were used, hereby avoiding the lowermost dung part to prevent contamination with seeds of underlying plants or from the soil seedbank.

In the laboratory, the samples were prepared for the seedling emergence method (Roberts 1981, Ter Heerdt 1996). The excess of hair was carefully removed from the dry epizoochory samples, while the endozoochory samples were air-dried in a greenhouse, then stored for two weeks at 4°C (without imbibition of the seeds), and subsequently softly homogenized in a Retsch mill (type SK 100) to allow easy spreading. All samples were sown in trays with sterilized potting soil, and kept in laboratory conditions with a daily light-exposure of 16 h, daily watering and occasional soil disturbance in order to light-expose buried seeds. During six months, species and seedlings were recorded, and immediately removed to prevent competition and flowering. Unrecognizable seedlings were grown separately until identification was possible. After six months, the epizoochory samples were stratified for 2 months at 4°C in imbibed conditions, after which the germination cycle was prolonged for another three months. However, no new species emerged during this second germination period.

The abundance of all plant species in the study area was recorded on several occasions between 1990 and 2000, using Tansley scaled ordinal abundance estimates for all species in the entire study area, in combination with percentage cover estimates in 1 m^2 quadrats. Plant species nomenclature follows Lambinon et al. (1998).

Data analysis

First, to explore overall differences in epi- and endozoochorous species composition, rank-abundance diagrams of the species dispersed by epizoochory and by endozoochory were designed. In addition, the log-transformed dataset of all zoochory samples together was used for Detrended Correspondence Analysis (DCA) (Hill and Gauch 1980), using the program CANOCO 4.5 (ter Braak and Smilauer 2003). The sample-scores on the first four DCA-axes were then Spearman rank correlated (Siegel and Castellan 1988) with the date of sampling. The same ordination and correlation procedure was also used for the epizoochory and endozoochory samples separately.

Secondly, the species' abundance in the study area was Spearman rank correlated with the number of seedlings in the samples. This was done for the species in the combined "zoochorous" samples ($n = 66$), the species exclusively in the epizoochory samples ($n = 13$), the species exclusively in the endozoochory samples ($n = 37$), and the species in both epi- and endozoochory samples ($n = 16$), respectively.

Thirdly, morphological and ecological plant traits relevant for dispersal (Table 2, Appendix 1), were compared between a) species exclusively in epizoochory samples, b) species exclusively in endozoochory samples, c) species in both epi- and endozoochory samples, d) species in study area but not in zoochory samples. For this purpose, Kruskal Wallis tests and multiple comparisons (Siegel and Castellan 1988) were used for the continuous and ordinal variables, and Pearson χ^2 association tests (Siegel and Castellan 1988) for the categorical variables. All traits but plant height, strategy of dispersal and seedbank persistence (derived from Grime et al. 1988) originated from the BIOLFLOR database (Klotz et al. 2002), an elaborate database on biological and ecological traits of vascular plants in Germany.

Fourthly, all species in the study area were grouped into dispersal-functional plant types. These plant types were derived from cluster analysis, based on dispersal-relevant plant traits (Table 3), using Gower's Similarity Coefficient and the Sum of Squares method in the program Clustan Graphics 5.08 (Anon. 2001). The emergent clusters were tested for differences in these traits, using Kruskal Wallis tests with multiple comparisons for the continuous and ordinal variables, and Pearson χ^2 association tests for the categorical ones. The clusters were subsequently named by a dispersal-functional plant type, on the basis of their cluster profiles. Finally, the number of species identified in the samples of a) exclusively epizoochory, b) exclusively endozoochory and c) both epi- and endozoochory, was used to link the dispersal-functional plant types with epi- or endozoochorous dispersal. To check whether the species abundance in the study area, which might influence the probability of zoochorous dispersal, differed between the different clusters, a Kruskal Wallis test with multiple comparisons was used. All statistical analyses were performed using the program SPSS 10 (Anon. 1999), unless mentioned otherwise.

Results

Species composition

From all samples together, 6675 seedlings of 66 plant species germinated, covering 20% of all species in the study area (Appendix 1, 2). The endozoochory samples contained more species and seedlings, and had a higher diversity than the epizoochory samples (Fig. 1). The most abundantly germinating species were *Urtica dioica* (70% of the seedlings in the endozoochory samples), *Cynoglossum officinale* and *Galium aparine* (41 and 31% of the seedlings in the epizoochory samples, respectively). The epizoochory samples contained relatively more grasses than the endozoochory samples (Appendix 1). Of the 66 species, 16 occurred in both epi- and endozoochory samples, 13 were exclusively present in the epizoochory samples and 37 only in the endozoochory samples.

The dissimilarity in species composition between the epi- and endozoochory samples was clearly reflected in

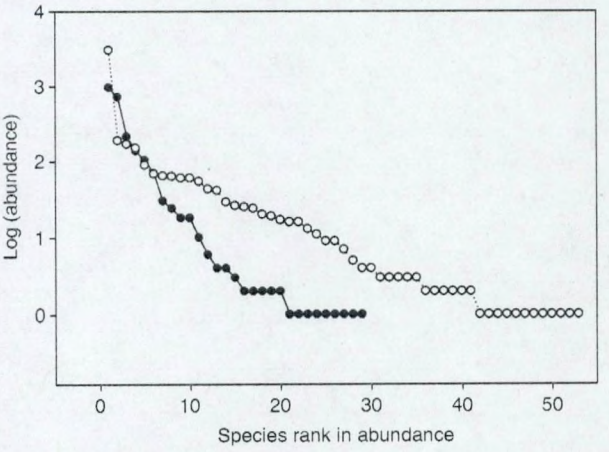


Fig. 1. Rank-abundance diagrams of dispersed plant species by epizoochory (filled symbols) and endozoochory (empty symbols). Species in each group are ranked from commonest (left) to rarest (right).

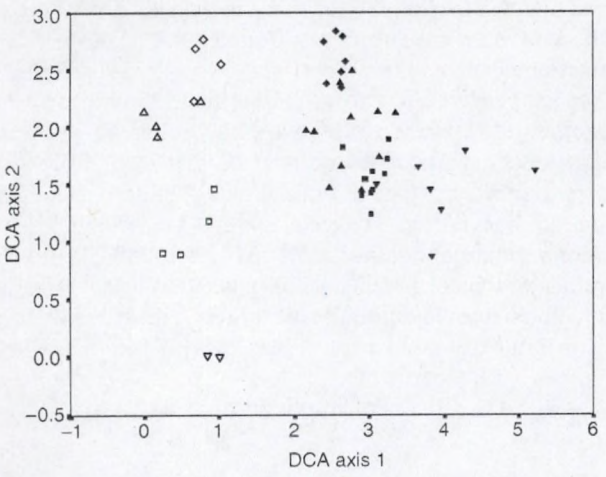


Fig. 2. First two axes of Detrended Correspondence Analysis (DCA) of all zoochory samples (filled symbols, epizoochory samples; empty symbols, endozoochory samples; downward pointing triangles, early summer; squares, mid-summer; upward pointing triangles, late summer; diamonds, early autumn). The percentages of explained variance are shown in Table 2.

the separation of both sample-groups along the first axis of the DCA-plot of all zoochory samples (Fig. 2). The second DCA-axis correlated strongest with date of sampling, indicating a seasonal variation in the species composition of the samples (Table 1). Also when the epi- and endozoochory samples were ordinated separately, the strong positive correlation of both first axes with date of sampling (Table 1) showed that time was a major factor explaining the variance within the epi- or endozoochory samples. The variation in axis scores among simultaneously collected samples illustrated the differences in species composition among seed loads of individual donkeys (Fig. 2).

Abundance in the study area

Species dominant in the study area (e.g. *Calamagrostis epigejos*, *Arrhenatherum elatius*, *Rubus caesius*) as well as rare species (e.g. *Leontodon saxatilis*, *Myosotis arvensis*) were dispersed zoochorously. The overall seedling density in the zoochory samples was positively correlated with species abundance in the study area ($n = 66$, $r_S = 0.33$, $p = 0.006$). This correlation held true if only the species present in both epi- and endozoochory samples were regarded ($n = 16$, $r_S = 0.51$, $p = 0.045$), but not for the exclusively epizoochorous species ($n = 13$, $r_S = 0.49$, $p = 0.092$) and the exclusively endozoochorous species ($n = 39$, $r_S = 0.27$, $p = 0.101$).

Plant traits of zoochorous species and species in the study area

A number of plant traits differed between the species in the study area that were present in the zoochory samples and those that were not present in the samples (Table 2). The latter contained relatively more tall, woody perennials with larger and heavier seeds (more berries and ant- or wind-dispersed seeds) and a transient seedbank. The group of species exclusively in the epizoochory samples contained relatively more biennial species, with adaptations for adhesive seed dispersal. The species exclusively in the endozoochory samples were generally smaller, mostly herbs, with smaller and lighter seeds, and a more persistent seedbank. Finally, the species in both epi- and endozoochory samples, comprised relatively more grasses, often with "unspecialized" seeds or seeds with adaptations to adhesive dispersal. The most significant differences existed between the species exclusively in the study area on the one hand, and the species exclusively in the endozoochory samples on the other hand, but this was probably partly due to the small size of the other groups.

Dispersal-functional plant types associated with epi- and endozoochorous dispersal

Five dispersal-functional plant types were derived from cluster analysis of the 335 species in the study area on the basis of dispersal-relevant plant traits (Table 3, Appendix 2). Tall woody perennials (shrubs and trees) with large, heavy berries or wind-dispersed seeds and a transient seedbank were the main constituents of cluster 1. Cluster 2 predominantly consisted of biennial grasses and herbs with intermediately long seeds, adapted to

Table 1. Percentage of explained variance of the first four DCA axes and Spearman rank correlation coefficients (r_S) between sample scores and date of sampling, for (a) epi- and endozoochory samples together ($n = 55$), (b) epizoochory samples ($n = 41$) and (c) endozoochory samples ($n = 14$).

DCA axis	zoochory		epizoochory		endozoochory	
	% of expl. var.	r_S	% of expl. var.	r_S	% of expl. var.	r_S
1	14.6	−0.55***	18.3	0.94***	20.4	0.77**
2	6.1	0.81***	7.4	0.05 ns	9.7	0.51 ns
3	3.5	0.45**	3.8	−0.08 ns	5.7	0.25 ns
4	2.8	0.23 ns	1.8	0.29 ns	1.9	0.46 ns

***$p < = 0.001$; **$p < = 0.01$; ns, not significant.

Table 2. Overview of the traits associated with the following groups: (a) species in study area but not in zoochory samples; (b) species exclusively in epizoochory samples; (c) species exclusively in endozoochory samples; (d) species both in epi- and endozoochory samples.

		(a) exclusively study area	(b) exclusively epizoochory	(c) exclusively endozoochory	(d) epi+endo
number of species		269	13	37	16
seed weight (mg)	^{k}18.6**	30.7 b	3.9 ab	1.1 a	0.9 ab
seed length (mm)	^{k}16.2**	3.1 b	3.5 ab	1.7 a	2.0 ab
seed width (mm)	^{k}22.4***	1.8 b	1.6 ab	0.9 a	0.8 a
plant height (ordinal 1–8)	8.5*	3.4 b	3.1 ab	2.4 a	3.2 ab
life span (ordinal 1–4)	^{k}9.0*	3.3 b	2.3 a	3.0 ab	3.3 ab
dispersal strategy (categorical 1–6)	^{c}47.3*** (15)	−12/7/−1/2/4/−1	7/−2/−1/−1/−1/−3	2/−3/3/−1/−2/1	2/−2/−1/0/−1/2
reproduction type (categorical 1–4)	^{c}13.4 ns (12)	0/−4/1/3	0/6/−5/−1	0/−1/3/−1	0/0/1/−1
group (categorical 1–4)	^{c}35.2*** (9)	−8/0/−5/13	2/−1/1/−3	0/1/5/−7	5/−1/−1/−3
seedbank persistence (ordinal 1–3)	^{k}11.9**	2.2 a	2.2 ab	2.6 b	2.7 ab

Plant height (1, <100 mm; 2, 101–299 mm; 3, 300–599 mm; 4, 600–999 mm; 5, 1–3 m; 6, 3.1–6 m; 7, 6.1–15 m; 8, >15 m); life span (1, annual; 2, biennial; 3, annual/biennial to perennial; 4, perennial); dispersal strategy (1, adaptations for epizoochory; 2, ingested berries; 3, adaptations for anemochory; 4, adaptations for hydrochory; 5, adaptations for myrmecochory; 6, unspecialized); reproduction type (1, only by seed; 2, mostly by seed; 3, by seed and vegetative; 4, mainly or exclusively vegetative); group (1, grass; 2, sedge; 3, herb; 4, woody plant); seedbank persistence (1, transient; 2, short term persistent; 3, persistent).
^{k} Kruskal Wallis test (values are group averages and groups that differ significantly are indicated by different letters); ^{c} Pearson χ^2 assosiation test (values are the differences between the observed and the expected values for the different categories. A positive value indicates an overrepresentation of the category in the cluster). ***$p <= 0.001$; **$p <= 0.01$; *$p <= 0.05$; ns, not significant. Values between brackets are degrees of freedom.

epizoochory. Cluster 3 mainly grouped biennial herbs with light seeds, often with seed adaptations for dispersal by wind or ants, and cluster 4 contained predominantly perennial herbs with short seeds and various dispersal strategies. Biennial or perennial grasses, sedges and herbs with unspecialized seeds, often also reproducing vegetatively, were the main constituents of cluster 5. There was no significant difference in mean abundance in the study area between the member species of the different clusters. The species identified exclusively in the epizoochory samples nearly all belonged to cluster 2, while the species identified in both epi- and endozoochory samples had a broader distribution range. This range was even broader for the species occurring exclusively in the endozoochory samples (Table 3).

Discussion

Zoochory in a coastal dune ecosystem

As demonstrated in this study, epi- and endozoochory are important dispersal mechanisms in coastal dune ecosystems grazed by large herbivores. At least one fifth of all species (66 of 335 species) in the study area were dispersed by the donkeys (Appendix 1). Probably even more species would have been revealed if more samples over a larger time span had been collected. In addition, the seedling emergence method may underestimate both species and seed numbers (Couvreur et al. 2004c). On the other hand, natural establishment rates of dispersed seeds may be considerably lower due to competition, predation and other environmental constraints (Edwards et al. 2000, Cosyns 2004).

The species composition of the epi- and endozoochory samples partially overlapped, but was clearly distinguishable in an ordination diagram (Appendix 1, Fig. 2). There was also a constant turnover in species composition of the zoochory samples in the course of the vegetation season (Table 1) (see also Malo and Suárez 1995b, Couvreur et al. 2004c), and the abundance of the species in the samples was correlated with the abundance in the study area, at least for those species occurring in both epi-and endozoochory samples.

Trees and shrubs seemed, with the exception of *Rubus caesius*, not to be dispersed zoochorously (Tables 2 and 3, see also Fischer et al. 1995, Stender et al. 1997, Heinken et al. 2002). Besides possibly unsuitable germination conditions, the relatively small amount of species with fleshy berries (e.g. *Rubus caesius, Solanum nigrum*) germinating from the donkey dung, may also suggest that these species are better adapted for dispersal by frugivorous birds than by large herbivores. Further investigation may elucidate this. A number of other plant traits differed between the species in the study area which were present in the zoochory samples, and those which were not (Table 2), and between the different clusters associated with the different types of zoochory (Table 3). Morphological seed properties such as seed size and seed weight seemed important indicators for

Table 3. Overview of the traits used to define dispersal-functional plant type clusters (named by their predominant profile). In addition, the abundance of the species in the study area is given, as well as the number of species identified in the excusively epizoochory samples, the excusively endozoochory samples, or in both. Finally, the last three rows show percentage of all cluster species in the former groups.

cluster number dispersal-functional type		1 Tall woody perennials with large, heavy seeds (berries or wind-dispersed) and a transient seedbank	2 Biennial grasses and herbs with intermediately long seeds adapted to epizoochory	3 Biennial herbs with light seeds adapted to dispersal by wind and ants	4 Perennial herbs with short seeds and various dispersal strategies	5 Biennial or perennial grasses, sedges and herbs with unspecialized seeds, often also reproducing vegetatively
number of species in cluster	total = 335	74	63	51	77	70
seed weight (mg)	[k]58.6***	98.07 b	2.93 a	1.39 a	13.64 a	2.90 a
seed length (mm)	[k]62.0***	4.93 c	3.13 b	2.34 ab	1.90 a	2.33 ab
seed width (mm)	[k]66.3***	3.29 b	1.29 a	1.13 a	1.14 a	1.25 a
plant height (ordinal 1–8)	[k]144.7***	5.72 b	2.51 a	2.51 a	2.53 a	2.53 a
life span (ordinal 1–4)	[k]114.8***	4.00 c	2.61 ab	2.19 a	3.92 c	2.97 b
seedbank persistence	[k]35.4***	1.38 a	2.19 b	2.55 b	2.47 b	2.40 b
dispersal strategy (categorical 1–6)	[c]540.8*** (20)	−11/29/6/−1/−6/−17	36/−7/−14/−3/−4/−8	−10/−7/24/1/10/−18	−4/−5/4/4/2/−1	−11/−10/−19/−1/−3/44
reproduction type	[c]236.2*** (16)	1/−2/1/0	19/−16/−2/0	27/−23/−4/0	−44/47/−5/2	−2/−7/10/0
group (categorical 1–4)	[c]374.8*** (12)	−6/−1/−46/54	14/0/−4/−11	−6/−3/22/−13	−9/2/23/−16	7/3/5/−14
abundance in the study area	[k]7.0 ns	1.86 a	2.14 a	2.06 a	1.84 a	2.06 a
sp. excl. in epi		0	10	3	0	0
sp. excl. in endo		2	6	9	12	8
sp. excl. in epi + endo		0	5	3	2	6
% cluster sp. excl. in epi		0	16	6	0	0
% cluster sp. excl. in endo		3	10	18	16	11
% of sp. in epi + endo		0	8	6	3	9

Plant height (1, <100 mm; 2, 101–299 mm; 3, 300–599 mm; 4, 600–999 mm; 5, 1–3 m; 6, 3.1–6 m; 7, 6.1–15 m; 8, >15 m); life span (1, annual; 2, biennial; 3, annual/biennial to perennial; 4, perennial); seedbank persistence (1, transient; 2, short term persistent; 3, persistent); dispersal strategy (1, adaptations for epizoochory; 2, ingested berries; 3, adaptations for anemochory; 4, adaptations for hydrochory; 5, adaptations for myrmecochory; 6, unspecialized); reproduction type (1, only by seed; 2, mostly by seed; 3, by seed and vegetative; 4, mainly or exclusively vegetative); group (1, grass; 2, sedge; 3, herb; 4, woody plant); abundance in the study area (1, present; 2, occasional; 3, frequent; 4, codominant; 5, dominant). [k] Kruskal Wallis test (values are cluster averages and clusters that differ significantly are indicated by different letters); [c] Pearson χ^2 association test (values are the differences between the observed and the expected values for the different categories. A positive value indicates an overrepresentation of the category in the cluster). ***$p <= 0.001$; ns, not significant. Values between brackets are degrees of freedom.

zoochorous dispersal, as well as special dispersal adaptations. The latter seemed more indicative in the case of epizoochory than in the case of endozoochory. Still, a much wider range of dispersal adaptations was represented among the epi- and endozoochorously dispersed species than previously assumed (see Grime et al. 1988, Appendix). For endozoochory, small and light seeds, a small plant size and a persistent seedbank (see also Pakeman et al. 2002) seemed important determinants, while adhesive seed adaptations and a short life span seemed associated with epizoochory. The species identified in both epi- and endozoochory samples often possessed intermediate traits.

Pakeman et al. (2002) suggested that many species adapted to endozoochory by large herbivores might be hidden in the dispersal strategy category "unspecialized" (Grime et al. 1988). These species lack obvious seed adaptations and use their edible vegetative parts as ecological "fruits" to attract herbivores as seed dispersers. Janzen (1984) formulated this "foliage is the fruit" hypothesis in the context of endozoochory. However, the presence of many grasses with unspecialized seeds in our epizoochorory samples (Appendix 1 and 2, see also Couvreur et al. 2004c) may suggest that the "foliage is the fruit" hypothesis might not only apply to endozoochory, but also to epizoochory. Apparently, not only specialized seed adaptations increase the chance of dispersal in the fur of herbivores, but also increasing the chance that animals come into contact with the seeds, by providing a food source. The fact that the inflorescence of many grasses is physically separated from the edible leaves by a tall stem, may further enhance the probability of adherence of the seeds to the fur of grazing herbivores. Edibility might thus enhance both forms of zoochory.

Complementarity of epi- and endozoochory

The differences in species composition between the epi- and endozoochory samples, as well as the different association of dispersal-functional plant types with either of the mechanisms demonstrate the complementarity of epi- and endozoochory. This complementarity seemed to be more pronounced than the additive effect of epi- and endozoochory, since only 16 species were dispersed by both mechanisms and 50 species by only one of the mechanisms. In addition, the different association of epi- and endozoochory with the dispersal-functional plant types revealed an increasing degree of specificity from endozoochory towards epizoochory, since the endozoochorously dispersed species covered many more dispersal-functional plant types than those dispersed by epizoochory. Although endozoochory is supposed to have a greater impact than epizoochory on vegetation dynamics in terms of quantity of seed dispersal (Janzen 1984), both mechanisms are ecologically important and complementary. The combination of epi- and endozoochory results not only in a larger number of dispersed seeds, but, more importantly, in a larger spectrum of dispersed species. This is a consequence of the different constraints of both mechanisms. Whereas e.g. grooming behaviour of animals can limit epizoochory (Sorensen 1986, Kiviniemi 1996), endozoochorous dispersal is constrained by seed survival in the digestive tract (Neto and Jones 1987, Gardener et al. 1993, Cosyns 2004) and by feeding preferences of herbivores. Yet, the general relative ecological significance of both dispersal modes as compared to each other but also compared to other possible long-distance seed dispersal modes needs further investigation.

Consequences for nature mangement

As large herbivores have always been part of natural ecosystems, their complementary role as epi- and endozoochorous dispersal vectors may be important for maintaining species richness. Grazing by livestock has recently become an important nature management tool for conservation and restoration of many habitats in northern temperate regions (see also Couvreur et al. 2004c). Until now, much attention was given to the contribution of livestock to plant diversity patterns, both at the local and landscape scale, through their activities of selective grazing, trampling and defecating, which influence processes that enhance local extinction rates. Yet herbivores may also influence plant diversity through processes that affect colonisation rates (Olff and Ritchie 1998). The results of this paper clearly show the importance of large herbivores as long-distance seed dispersal vectors for much more plant species than could be assumed from their morphological seed characteristics (see also Couvreur et al. 2004a, b, c). Retention times of seeds in the fur (see Couvreur et al. 2004b) and in the digestive tract of large herbivores (Cosyns 2004) allow dispersal over distances of metres to kilometers, hence covering the entire 100 ha study area. The growing evidence for the role of large herbivores in the seed dispersal process urges for a well-considered nature management policy which not only focuses on amelioration of habitat conditions, but also considers the spatial arrangement of suitable but still unoccupied patches for critical plant species. If plants can bridge gaps in space and time, this may favour a sustainable conservation of critical plant populations. It is shown here that the use of large herbivores like donkeys as managers, might help to reach this goal, through the epi- and endozoochorous dispersal of plant seeds.

Acknowledgements – This research was supported financially by a Research Assistant grant from the Fund for Scientific Research, Flanders (F.W.O.). We are grateful to Kris Verheyen for statistical advice and useful comments on an earlier version

of the manuscript. We thank the Ministry of the Flemish Community, AMINAL, Dept of Nature for permitting this research project in their nature reserve, and to Bert Delanoeije, Marc Leten and Stefaan Theuninck for their kind help in data collection.

References

Amico, G. and Aizen, M. A. 2000. Mistletoe seed dispersal by a marsupial. – Nature 408: 929–930.

Anon. 1999. SPSS 10.0. – SPSS, Chicago.

Anon. 2001. Clustangraphics 5.08. – Clustan, Edinburgh.

Bullock, J. M. et al. 2002. Plants dispersal and colonization processes at local and landscape scales. – In: Bullock J. M., Kenward R. E. and Hails R. S. (eds), Dispersal ecology. The 42nd Symp. of the British Ecological Society held at the Univ. of Reading 2–5 April 2001, Blackwell pp. 279–302.

Cain, M. L., Damman, H. and Muir, A. 1998. Seed dispersal and the Holocene migration of woodland herbs. – Ecol. Monogr. 68: 325–347.

Clark, J. S. et al. 1998. Reid's paradox of rapid plant migration – dispersal theory and interpretation of paleoecological records. – Bioscience 48: 13–24.

Cosyns, E. 2004. Ungulate seed dispersal. Aspects of endozoochory in a semi-natural landscape. – Ph.D. thesis, Ghent, Ghent Univ.

Cosyns, E. et al. 2004. Endozoochorous seed dispersal by cattle and horse in a spatially heterogeneous European landscape – Plant Ecol., in press.

Couvreur, M. et al. 2004a. An experimental assessment of seed adhesivity on animal furs. – Seed Sci. Res. 14: 147–159.

Couvreur, M., Verheyen, K. and Hermy, M. 2004b. Experimental assessment of plant seed retention times in fur of cattle and horse. – Flora, in press.

Couvreur, M. et al. 2004c. Large herbivores as mobile links within and between isolated nature reserves through adhesive seed dispersal. – Appl. Veg. Sci. 7: 229–236.

Dalling, J. W. et al. 2002. Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. – J. Ecol. 90: 714–727.

Debussche, M. and Isenmann, P. 1989. Fleshy fruit characteristics and the choices of bird and mammal seed dispersers in a Mediterranean region. – Oikos 56: 327–338.

Edwards, G. R., Bourdot, G. W. and Crawley, M. J. 2000. Influence of herbivory, competition and soil fertility on the abundance of *Cirsium arvense* in acid grassland. – J. Appl. Ecol. 37: 321–334.

Fischer, S., Poschlod, P. and Beinlich, B. 1995. Die Bedeutung der Wanderschäferei für den Artenaustausch zwischen isolierten Schaftriften. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad. -Württ. 83: 229–256.

Fischer, S. F., Poschlod, P. and Beinlich, B. 1996. Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. – J. Appl. Ecol. 33: 1206–1222.

Foster, B. L. and Tilman, D. 2003. Seed limitation and the regulation of community structure in oak savanna grassland. – J. Ecol. 91: 999–1007.

Gardener, C. J., McIvor, J. G. and Jansen, A. 1993. Passage of legume and grass seeds through the digestive tract of cattle and their survival in faeces. – J. Appl. Ecol. 30: 63–74.

Grime, J. P., Hodgson, J. G. and Hunt, R. 1988. Comparative plant ecology. – Unwin Hyman, London.

Heinken, T. and Raudnitschka, D. 2002. Do wild ungulates contribute to the dispersal of vascular plants in central European forests by epizoochory? A case study in NE Germany. – Forstw. Cbl. 121: 179–194.

Heinken, T., Hanspach, H. and Schaumann, F. 2001. Welche Rolle spielt die endozoochore Ausbreitung von Pflanzen durch wildlebende Säugetiere? – Hercynia N.F. 34: 237–259.

Heinken, T. et al. 2002. Dispersal of vascular plants by four species of wild mammals in a deciduous forest in NE Germany. – Phytocoenologia 32: 627–643.

Higgins, S. I. and Richardson, D. M. 1999. Predicting plant migration rates in a changing world: the role of long-distance dispersal. – Am. Nat. 153: 464–475.

Higgins, S. I., Lavorel, S. and Revilla, E. 2003. Estimating plant migration rates under habitat loss and fragmentation. – Oikos 101: 354–366.

Hill, M. O. and Gauch, H. G. 1980. Detrended correspondence analysis, an improved ordination technique. – Vegetatio 42: 47–58.

Janzen, D. H. 1984. Dispersal of small seeds by big herbivores: foliage is the fruit. – Am. Nat. 123: 338–353.

Kiviniemi, K. 1996. A study of adhesive dispersal of three species under natural conditions. – Acta Bot. Neerl. 45: 73–83.

Klotz, S., Kühn, I. and Durka, W. 2002. BIOLFLOR-Eine Datenbank mit biologische-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland. – Bundesamt für Naturschutz (BfN), Bonn.

Lambinon, J. et al. 1998. Flora van België, het Groothertogdom Luxemburg, Noord – Frankrijk en de aangrenzende gebieden. – Nationale Plantentuin van België, Meise.

Levin, S. A. et al. 2003. The ecology and evolution of seed dispersal: a theoretical perspective. – Annu. Rev. Ecol. Syst. 34: 575–604.

Malo, J. E. and Suárez, F. 1995a. Establishment of pasture species on cattle dung: the role of endozoochorous seeds. – J. Veg. Sci. 6: 169–174.

Malo, J. E. and Suárez, F. 1995b. Herbivorous mammals as seed dispersers in a Mediterranean dehesa. – Oecologia 104: 246–255.

Neto, M. S. and Jones, R. M. 1987. Recovery of pasture seed ingested by ruminants. 2. Digestion of seed in sacco and in vitro. – Aust. J. Exp. Agricult. 27: 247–251.

Olff, H. and Ritchie, M. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. – Trends Ecol. Evol. 13: 261–265.

Pakeman, R. J. 2001. Plant migration rates and seed dispersal mechanisms. – J. Biogeogr. 28: 795–800.

Pakeman, R. J., Atwood, J. P. and Engelen, J. 1998. Sources of plants colonizing experimentally disturbed patches in an acidic grassland, in eastern England. – J. Ecol. 86: 1032–1041.

Pakeman, R. J., Digneffe, G. and Small, J. L. 2002. Ecological correlates of endozoochory by herbivores. – Funct. Ecol. 16: 296–304.

Poschlod, P. and Bonn, S. 1998. Changing dispersal processes in the central European landscape since the last ice age: an explanation for the actual decrease of plant species richness in different habitats? – Acta Bot. Neerl. 47: 27–44.

Roberts, H. A. 1981. Seed banks in soils. – Adv. Appl. Biol. 6: 1–56.

Siegel, S. and Castellan, J. N. 1988. Non-parametric statistics for the behavioural sciences. – McGraw-Hill.

Sorensen, A. E. 1986. Seed dispersal by adhesion. – Annu. Rev. Ecol. Syst. 17: 443–463.

Stender, S. et al. 1997. Die Ausbreitung von Pflanzen durch Galloway-Rinder. – Verh. Ges. Ökol. 27: 173–180.

Tabarelli, M. and Peres, C. A. 2003. Abiotic and vertebrate seed dispersal in the Brazilian Atlantic forest: implications for forest regeneration. – Biol. Conserv. 106: 162–176.

ter Braak, C. J. F. and Smilauer, P. 2003. CANOCO Reference manual and user's guide to Canoco for Windows, software for canonical community ordination (ver. 4.5). – Microcomputer Power, Ithaca, New York.

Ter Heerdt, G. N. J. et al. 1996. An improved method for seed bank analysis: seedling emergence after removing the soil by sieving. – Funct. Ecol. 10: 144–151.

Turnbull, L. A., Crawley, M. J. and Rees, M. 2000. Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. – Oikos 88: 225–238.
Vellend, M. et al. 2003. Dispersal of *Trillium* seeds by deer: implications for long-distance migration of forest herbs. – Ecology 84: 1067–1072.
Verheyen, K. et al. 2003. An integrated analysis of the effects of past land use on forest herb colonization at the landscape scale. – J. Ecol. 91: 731–742.
Watkinson, A. R. and Gill, J. A. 2002. Climate change and dispersal. – In: Bullock J. M., Kenward R. E. and Hails, R. S. (eds), Dispersal ecology. The 42nd Symp. of the British Ecological Society held at the Univ. of Reading 2–5 April 2001. Blackwell, pp. 410–428.
Welch, D. 1985. Studies in the grazing of heather moorland in north-east Scotland. – J. Appl. Ecol. 22: 461–472.
Wenny, D. 2001. Advantages of seed dispersal: a re-evaluation of directed dispersal. – Evol. Ecol. Res. 3: 51–74.
Zobel, M. et al. 2000. Is small-scale species richness limited by seed availability or microsite availability? – Ecology 81: 3274–3282.

Appendix 1. Overview of the species in the zoochory samples and their relevant traits.

Species	presence in epi/endo	plants in epi samples	plants in endo samples	number of epi samples	number of endo samples	abundance in study area	seed weight (mg)	seed length (mm)	seed width (mm)	plant height	life span	dispersal strategy	reproduction type	group	seedbank persistence	cluster number dispersal – functional plant type
Achillea millefolium	2	0	4	0	3	3	0.13	2	0.86	2	4	3	2	3	1	4
Agrostis capillaris	12	3	29	2	8	2	0.06	1.00	0.38	2	4	6	2	1	3	5
Agrostis stolonifera	2	0	41	0	5	2	0.08	1.08	0.45	2	4	6	2	1	3	5
Aira praecox	2	0	3	0	2	2	0.18	2.52	0.48	1	1	1	1	1	2	2
Anthriscus caucalis	12	211	1	14	1	4	1.3	3.77	0.96	3	1	1	1	3	.	2
Arctium minus	1	137	0	6	0	2	7.38	5.73	2.24	5	2	1	1	3	3	2
Arenaria serpyllifolia	2	0	13	0	6	4	0.05	0.6	0.44	1	1	3	1	1	3	3
Arrhenatherum elatius	1	30	0	9	0	5	3.29	3.81	1.22	5	4	1	1	1	1	2
Artemisia vulgaris	12	1	68	1	4	2	0.13	1.46	0.44	5	4	6	1	3	3	5
Bidens tripartita	1	1	0	1	0	1	2.61	6.36	2.18	3	1	1	1	3	.	2
Bromus hordeaceus	1	2	0	1	0	3	3.48	6.08	1.51	3	1	1	1	1	1	2
Calamagrostis epigejos	2	0	26	0	5	5	0.10	1.25	0.4	4	4	3	2	1	.	1
Capsella bursa-pastoris	2	0	1	0	1	3	0.13	0.95	0.47	1	1	3	1	3	3	3
Carex arenaria	2	0	187	0	14	4	0.78	1.83	1.08	2	4	6	3	2	.	5
Cerastium fontanum	2	0	3	0	2	3	0.12	.	.	1	4	6	2	3	3	4
Cerastium semidecandrum	1	4	0	3	0	3	0.04	0.45	0.41	2	1	3	1	3	3	3
Chelidonium majus	2	0	2	0	2	3	0.83	1.36	0.81	3	4	5	1	3	3	3
Chenopodium album	2	0	1	0	1	2	1.5	1.17	1.17	5	1	6	1	3	3	5
Conyza canadensis	2	0	2	0	2	3	0.05	1.21	0.34	3	1	3	1	3	.	3
Crepis capillaris	2	0	2	0	2	4	0.26	2.20	0.53	2	1	3	1	3	3	3
Cynoglossum officinale	1	957	0	32	0	3	26.05	6.78	5.6	3	3	1	1	3	2	2
Dactylis glomerata	1	1	0	1	0	2	0.99	2.77	0.99	3	4	6	1	1	1	2
Epilobium ciliatum	12	1	1	1	1	1	0.07	1.13	0.4	4	4	3	2	3	2	4
Epilobium hirsutum	2	0	2	0	1	2	0.14	0.98	0.44	5	4	3	2	3	3	4
Epilobium montanum	2	0	1	0	1	2	0.12	1.18	0.48	3	4	3	2	3	3	4
Eupatorium cannabinum	2	0	4	0	3	3	0.27	2.97	0.52	5	4	3	2	3	3	4
Festuca rubra	12	4	2	2	2	3	1.30	3.83	1	2	4	6	2	1	1	5
Galium aparine	12	712	60	19	13	4	8.34	3.2	2.63	4	1	1	1	3	1	2
Galium mollugo	2	0	54	0	2	2	0.53	1.22	1.13	3	4	1	1	3	.	2
Galium verum	2	0	60	0	6	4	0.44	1.42	1.2	2	4	6	2	3	1	4
Geranium molle	2	0	5	0	2	3	1.24	1.54	1.09	2	1	6	1	3	2	5
Geum urbanum	1	1	0	1	0	2	2.45	4.54	1.75	3	4	1	1	3	2	2
Holcus lanatus	12	10	89	9	9	4	0.47	2.35	0.84	3	4	6	2	1	3	5
Hypochaeris radicata	2	0	2	0	1	2	.	6.00	0.75	1	4	3	1	3	2	3
Juncus articulatus	2	0	17	0	7	2	0.02	0.57	0.27	3	4	1	2	2	3	4
Juncus bufonius	2	0	16	0	7	2	0.02	0.39	0.31	1	1	1	1	2	3	2
Koeleria albescens	2	0	3	0	2	3	.	.	.	2	4	6	2	1	.	5
Leontodon saxatilis	2	0	1	0	1	1	.	.	.	2	4	3	2	3	2	4

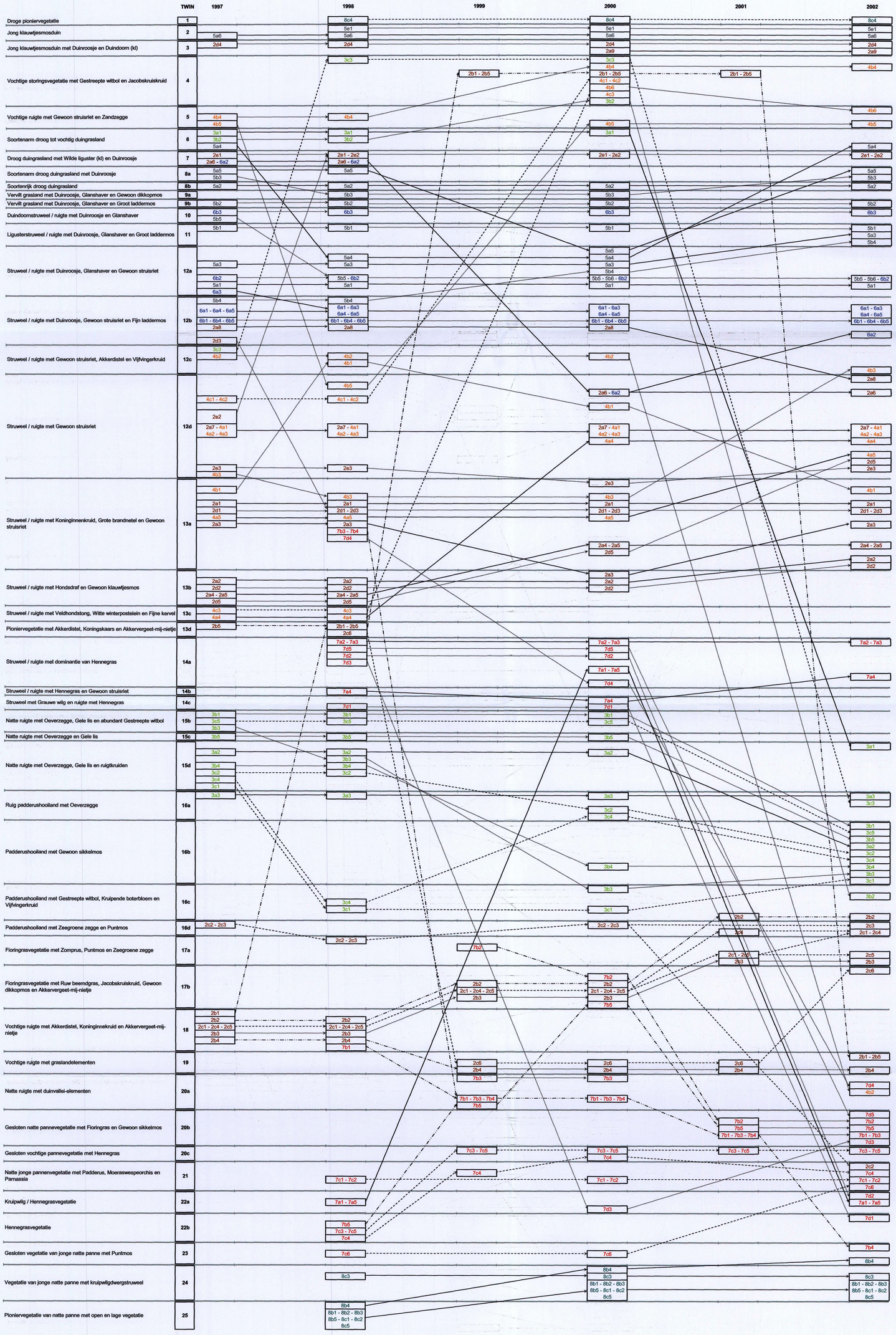
Appendix (Continued.)

Species	presence in epi/endo	plants in epi samples	plants in endo samples	number of epi samples	number of endo samples	abundance in study area	seed weight (mg)	seed length (mm)	seed width (mm)	plant height	life span	dispersal strategy	reproduction type	group	seedbank persistence	cluster number dispersal – functional plant type
Lythrum salicaria	12	6	25	2	4	2	0.05	1.03	0.4	4	4	4	1	3	3	3
Myosotis arvensis	1	24	0	11	0	1	0.29	1.43	0.89	2	2	1	1	3	3	2
Oenothera biennis	1	70	0	6	0	3	0.44	1.7	1.25	4	2	3	1	3	.	3
Oenothera glazioviana	2	0	19	0	3	3	0.6	1.51	1.24	4	2	3	1	3	.	3
Phleum arenarium	1	2	0	2	0	3	0.18	1.03	0.6	1	1	1	1	1	.	2
Phleum pratense	12	2	63	2	13	1	1.00	1.48	0.91	3	4	1	1	1	3	2
Plantago coronopus	2	0	1	0	1	2	.	1.1	0.65	1	3	1	1	3	3	2
Plantago lanceolata	2	0	16	0	4	2	1.81	2.84	1.39	2	4	1	1	3	3	2
Plantago major	12	1	43	1	3	3	0.26	1.5	0.81	2	4	1	1	3	3	2
Poa annua	12	2	24	2	7	3	0.30	1.86	0.7	2	3	6	1	1	3	2
Poa pratensis	12	1	149	1	14	3	0.30	1.60	0.52	3	4	6	2	1	3	5
Poa trivialis	12	18	168	11	12	4	0.17	1.52	0.5	3	4	6	2	1	3	5
Ranunculus repens	2	0	1	0	1	2	1.82	3.09	2.27	2	4	4	2	3	3	4
Rubus caesius	2	0	3	0	3	5	3.61	3.13	1.93	4	4	2	2	4	2	1
Rumex crispus	2	0	1	0	1	2	2.93	2.51	1.58	3	4	6	2	3	3	4
Rumex obtusifolius	1	1	0	1	0	2	2.70	2.29	1.4	3	4	1	1	3	3	2
Sagina procumbens	2	0	1	0	1	3	0.02	0.43	0.27	1	4	6	1	3	3	5
Senecio jacobaea	12	18	9	7	5	4	0.39	2.02	0.5	4	3	3	1	3	3	3
Silene latifolia subsp. *alba*	2	0	3	0	2	3	0.81	1.35	1.1	4	4	3	1	3	3	3
Solanum nigrum	2	0	1	0	1	2	0.74	1.92	1.36	2	1	2	1	3	.	3
Sonchus asper	1	1	0	1	0	2	0.34	2.70	1.06	3	1	3	1	3	3	3
Sonchus oleraceus	12	2	9	2	6	2	0.53	2.86	0.91	3	1	3	1	3	3	3
Stellaria media	2	0	7	0	5	4	0.48	1.13	1.05	2	1	6	1	3	3	5
Trifolium dubium	2	0	11	0	3	3	0.36	1.25	0.86	2	1	1	1	3	3	2
Trifolium repens	2	0	20	0	3	2	0.59	1.17	1.02	1	4	1	2	3	3	4
Urtica dioica	12	103	3010	17	10	3	0.19	1.19	0.77	4	4	1	2	3	3	4
Veronica chamaedrys	2	0	64	0	10	3	0.22	1.18	1	1	4	6	2	3	3	4
Vicia cracca	2	0	1	0	1	4	14.29	2.89	2.81	4	4	6	1	3	1	5

Presence in epi/endo samples (1, epizoochory samples; 2, endozoochory samples; 12, both epi- and endozoochory samples); abundance in the study area (1, present; 2, occasional; 3, frequent; 4, codominant; 5, dominant); plant height (1, <100 mm; 2, 101–299 mm; 3, 300–599 mm; 4, 600–999 mm; 5, 1–3 m; 6, 3.1–6 m; 7, 6.1–15 m; 8, >15 m); life span (1, annual; 2, biennial; 3, annual/biennial to perennial; 4, perennial); dispersal strategy (1, adaptations for epizoochory; 2, ingested berries; 3, adaptations for anemochory; 4, adaptations for hydrochory; 5, adaptations for myrmecochory; 6, unspecialized); reproduction type (1, only by seed; 2, mostly by seed; 3, by seed and vegetative; 4, mainly or exclusively vegetative); group (1, grass; 2, sedge; 3, herb; 4, woody plant); seedbank persistence (1, transient; 2, short term persistent; 3, persistent); cluster number (see legend of Appendix 2).

Appendix 2. All plant species in the study area, clustered in dispersal-relevant functional plant types. The species are represented by the first four letters of genus resp. species name (first four letters in capitals, species identified exclusively in epizoochory samples; last four letters in capitals, species identified exclusively in endozoochory samples; all letters in capitals, species identified both in epi- and endozoochory samples).

Cluster 1		Cluster 2		Cluster 3		Cluster 4		Cluster 5	
acerpseu	rosarugo	agrieupa	trifcamp	ancharve	ConyCANA	AchiMILL	mentaqua	aegopoda	stelpall
popucand	sympalbu	CYNOoffi	TrifDUBI	fumaoffi	sisyoffi	vincmajo	apiurepe	allivine	gerapusi
tiliplat	cotohori	GEUMurba	BIDEtrip	lamipurp	senevisc	epillanc	ranuflam	fallaube	veropers
fraxexce	RubuCAES	ranuacri	GALIAPAR	mercannu	senevulg	sedurupe	RanuREPE	cardprat	vicilath
carpbetu	rubufruc	helinumm	ARCTminu	verohede	SONCaspe	ceratome	carepani	convarve	anagarve
ulmmino	cotosimo	ballnigr	arctpube	clayperf	SONCOLER	LeonSAXA	hydrvulg	lemnmino	StelMEDI
betuspp	ribeuvac	RUMEobtu	MYOSarve	lamiampl	lactserr	orobcary	lysivulg	potacris	matrmatr
pinunigr	hedeheli	GaliMOLL	torijapo	lamihybr	senesylv	pyrorotu	dantdecu	ranutric	vicihirs
popualba	rosapimp	PlanLANC	erodlebe	anchoffi	carlvulg	hierpilo	luzucamp	orniumbe	fallconv
popubals	mahoaqui	PLANMAJO	myosramo	ChelMAJU	cirspalu	seduacre	JuncARTI	ranufica	polypers
popucans	prunspin	ranubulb	myosstric	theshumi	pastsati	veroanag	juncsubn	AGROCAPI	fumamura
salialba	cratmono	thympule	PlanCORO	polyserp	SENEJACO	epilangu	scirseta	KoelALBE	ChenALBU
pinusylv	prunsero	juncinfl		polyvulg	cirsvulg	hierumbe	bellpere	AgroSTOL	chenrubr
clemvita	pyrucomm	PHLEPRAT		violcani	crepbien	pulidyse	poteanse	HOLCLANA	vicisati
salimult	prunaviu	anthodo		violcurt	OENObien	EPILCILI	nastoffi	milieffu	anthsylv
salicapr	pruncera	avenpube		bryodioi	OenoGLAZ	seneeruc	RumeCRIS	POAPRAT	chaetemu
ammoaren	euoneuro	ARRHelat		SolaNIGR	verbthap	cirsarve	thalminu	POATRIV	centthui
phraaust	rosacaes	triseflav		erigacer	dipltenu	sapooffi	poteerec	elumobtu	rumeprat
CalaEPIG	franalnu	holcmoll		tragprat	taraspp	EpilHIRS	poterept	elymath	lathprat
humulupu	rosacani	DACTglom		heraspho	silenuta	EupaCANN	cardhirs	glycnota	VicCRAC
salirepe	vibulant	festarun		LYTHSALI	HypoRADI	EpilMONT	ceraarve	glycflui	lithoffi
syrivulg	malusylv	festgiga		rumecong	siledioi	hypeperf	CeraFONT	poapalu	aquivulg
poputrem	sorbauc	festfili		myoscaesp	silevulg	lychflos	rumeacet	festjunci	centjace
salifrag	liguvulg	lolipere		ranuscel	SileLATI	epiphell	VeroCHAM	FESTRUBR	centnigr
saliatro	rosatome	molicaer		rumemari		hypetetr	verooffi	CareAREN	ARTEVULG
salicine	rosaobtu	POAANNU		arabthal		inucony	potester	careflacc	aspecyna
alnuglut	rosarubi	AiraPRAE		gnaplute		arumital	saginodo	elymrepe	SagiPROC
alnuinca	ribealpi	bromthom		CapsBURS		aspaoffi	galaniva	leymaren	lotucorn
cladmari	ribenigr	PHLEaren		centeryt		sambebul	lamigale	caredist	arabhirs
eleopalu	ribeodor	JuncBUFO		saxitrid		soladulc	lamialbu	carehirt	jasimont
coluarbo	riberubr	aperinte		centpulc		groendens	lamimacu	caretrin	moehtrin
labuanag	ribesang	BROMhord		CERAsemi		calysepi	glechede	careviri	
ononrepe	sambnigr	hordmuri		sileconi		hemespp	violhirt	allipeti	
rhushirt	prundome	bromtect		CrepCAPI		galiulig	myosscor	chenmura	
robipseu	querrobu	bromster		centlitt		rheum	prunvulg	GeraMOLL	
cornsang		ANTHCAUC		diplmura		GaliVERU	TrifREPE	gerarober	
lycibarb		urtiuren		eropvern		thalflav	zannpalu	ceradiff	
rubuidae		erodcicu		ArenSERP		apiunodi	URTIDIOI	veroarve	
hipprham		myosdisc		corycane		galipalu		cochdani	

Cluster legend: 1, predominantly tall woody perennials with large, heavy seeds (berries or wind-dispersed); 2, predominantly biennial grasses and herbs with intermediately long seeds, adapted to epizoochory; 3, predominantly biennial herbs with light seeds, adaptated for dispersal by wind and ants; 4, predominantly perennial herbs with short seeds and various dispersal strategies; 5, predominantly biennial or perennial grasses, sedges and herbs with unspecialized seeds, reproducing by seed or vegetatively.

Bijlage 4.2 - Situering van de vegetatieopnames (per pq, per beheersblok, per site en per jaar) binnen de Twinspangroepen waaruit de typologische wiziging in de loop van de monitoringsperiode kan worden afgeleid