

# Verbreiding van besdragende planten in een Twents houtwallenlandschap; een vooronderzoek

D. van Dorp



Intern rapport  
Rijksinstituut voor Natuurbeheer  
Arnhem, Leersum en Texel

VERBREIDING VAN BESDRAGENDE PLANTEN  
IN EEN TWENTS HOUTWALLENLANDSCHAP; EEN VOORONDERZOEK

D. van Dorp

Intern rapport 87/27

Rijksinstituut voor Natuurbeheer

Leersum

1987

Overneming van gegevens is alleen toegestaan met bronvermelding.

255194

## INHOUD

1.	Inleiding	3
2.	Materiaal en methoden	7
2.1	Landschap	7
2.2	Telling van vruchtenetende vogels (onderdeel 1)	7
2.3	Verbreiding van plantenzaden (onderdeel 2)	7
2.4	Aanbieden van vruchten (onderdeel 3)	8
3.	Resultaten	11
3.1	Longitudinale en transversale zaadverbreiders	11
3.2	Verbreiding van zaden in houtwalelementen	13
3.3	Activiteit van vruchtenetende vogels	16
4.	Hypothesen aangaande de zaadverbreiding door vogels	17
5.	Mogelijkheden tot vervolgonderzoek	19
	Dankwoord	19
	Literatuur	20
	Tabel 1 t/m 7	
	Appendix I, II, III	

## 1. INLEIDING

Verandering van het grondgebruik in de afgelopen decennia heeft geleid tot een heterogeen landschap van intensief beheerde landbouwgronden, soms omgeven door kleine bosjes en doorsneden met verbindende elementen (houtwallen, singels, heggen etc.). Deze kleine elementen in het landschap vertonen vaak onderling grote verschillen in de mate van beïnvloeding door de mens, in de mate van isolatie en bovenal in oppervlakte. Een centrale vraag in het landschapsecologisch onderzoek is in hoeverre planten en dieren in hun voorkomen in cultuurlandschappen worden beperkt door de afstanden tussen geschikte habitatplekken die ze moeten overbruggen. De aandacht is hierbij met name gericht op de mogelijke habitat- en corridorfuncties van dergelijke elementen als steunpunt of geleidingsbaan bij de verbreiding van organismen (Opdam et al. 1986). Dergelijke functies zijn met betrekking tot het voorkomen van hogere planten onderzocht voor houtwallen (Kollen 1986). In dit onderzoek werd de variatie in het aantal soorten hogere planten van een groot aantal houtwallen gerelateerd aan de verschillen in ruimtelijke structuur van houtwallen en het omringende landschap. Bij de structuur van houtwallen moet men denken aan factoren als breedte en expositie van een houtwal en de horizontale en verticale verdeling van de vegetatie. Bij die van het omringende landschap aan de aanwezigheid van bos in de omgeving, de mate van isolatie, het aangrenzend grondgebruik en grondwaterbeheer. Isolatie werd voor dit onderzoek onderverdeeld in vier klassen met als criterium de lengte van de onderbreking of barriere tussen houtwallen. Kollen vond o.a. dat de soortenrijkdom aan planten afnam bij een toename van de mate van isolatie en bij een afname van de dichtheid van houtwallen. Dit verband was sterker voor de groep van bossoorten en daarbinnen voor de "slechte" verbroeders. Een overeenkomstig resultaat werd verkregen voor planten van ombrotrofe vennen (Biere et al. 1983). Dit suggereert dat de verbreiding in het algemeen over zulke korte afstanden plaatsvindt dat bepaalde afstanden tussen habitatplekken moeilijk worden overbrugd.

Een probleem bij dergelijke patroonstudies is echter dat de veronderstelde onderliggende processen onopgehelderd blijven. Men zou bijvoorbeeld willen weten of verbroedingsvectoren zoals wind, water, vogels, zoogdieren en mieren, zaden over verschillende afstanden kunnen transporteren. Zijn plantesoorten die voor de verbreiding van hun zaden afhankelijk zijn van vogels (ornitochoren) minder gevoelig voor de mate van isolatie van geschikte habitatplekken dan van mieren (myrmecochoren) of wind (anemochoren) afhankelijke soorten? Of juist gevoeliger? Kan men de verbroedings-typen dan rangschikken naar verbroedingsafstand? En kan dat ook met plantesoorten met een zelfde verbroedingsstrategie? Welke kenmerken kunnen we daarvoor gebruiken? En, wanneer we ons beperken tot zochoren, welke invloed heeft de structuur van het landschap op de samenstelling, aantallen, verspreiding en bewegingen van zaadverbroeders en derhalve op de depositie van zaden?

Een ander probleem is dat men in het algemeen de mate waarin houtwallen als corridor voor bepaalde plantesoorten fungeren afhankelijk stelt van de mate waarin die soort present is

(habitatfunctie). Ontbreken bossoorten in bepaalde houtwallen, dan veronderstelt men dat dergelijke landschapselementen dus ook niet als corridor voor die soorten fungeren (Helliwell 1976). Het verdient echter aanbeveling beide functies gescheiden te houden, omdat houtwallen voor planten zowel als bron maar ook als medium kunnen fungeren (Dekker en Knaapen 1986). Er kunnen zich vier situaties voordoen (Tabel 1). Het habitat is geschikt voor de kieming van zaden en de vestiging van kiemplanten. Het niveau van predatie, herbivorie en concurrentie is zodanig dat individuen zich kunnen vestigen en handhaven, waardoor een soort lokaal niet zal uitsterven (situatie 1 en 3). In de andere situatie kan een soort zich niet vestigen en is het habitat blijkbaar niet geschikt (situatie 2 en 4). De vraag of zaden een plek, geschikt dan wel ongeschikt, kunnen bereiken hangt o.m. af van de afstand tot de zaadbron en het verspreidingsstypen. In situatie 1 en 2 is dit wel het geval, maar in situatie 3 en 4 is de kans nihil dat zaden door de grote afstand of door het ontbreken van zaadverspreiders een bepaalde plek bereiken. Ergo, alleen in situatie 1 kan men gevestigde en reproductieve planten verwachten, terwijl in de overige situaties het probleem is dat zaden een plek niet bereiken (3 en 4) en/of het habitat ongeschikt is (2 en 4). Het belang van verbindende elementen als corridor voor plantensoorten is in principe dus groter dan de gebruikelijke patroonstudies kunnen aantonen.

In het navolgende wordt de aandacht beperkt tot besdragende planten en vruchtenetende vogels in een houtwallenlandschap in NO-Twente. Een deel van de plantensoorten is namelijk voor de verspreiding van zaden afhankelijk van het transport door vogels. Een bekende groep zijn de besdragende kruiden, struiken en bomen, die in de vegetatie van opgaande begroeiingselementen een dominante rol spelen. De vruchten van deze planten worden vooral gegeten door vruchtenetende vogels die het vruchtvlees verteren, de zaden elders intact laten vallen en zodoende tot de verspreiding van planten bijdragen. Bovendien kan verwacht worden dat vruchtenetende vogels bij het voedselzoeken bepaalde structuren in het landschap volgen of bezoeken en metterdaad zaden verspreiden naar zowel geschikte als ongeschikte, geïsoleerde en niet-geïsoleerde habitatplekken.

De kennis omtrent welke planten door welke vogels worden verspreid is nog zeer bescheiden (zie Ridley 1930; van der Pijl 1979; Müller-Schneider 1983 voor een algemeen overzicht). Voor een overzicht van de families en genera van planten die in het dieet van vruchtenetende vogels voorkomen kan ik verwijzen naar Snow (1981) voor tropische gebieden, Willson (1986) voor NO-Amerika en Turcek (1961) voor Europa. Howe en Smallwood (1982) geven een overzicht van proximate en ultimate factoren van invloed op de dispersie van zaden. In Nederland is incidenteel aandacht besteed aan de relaties tussen besdragende planten en vruchtenetende vogels (De Vries 1939a,b,c). Onderzoek naar de relaties tussen vruchtenetende vogels en de dispersie van planten heeft zich overwegend afgespeeld in continue habitats (tropische en gematigde bossen, garrigue) in Zuid-Europa en Noord- en Centraal-Amerika (Herrera 1985, Willson 1986). De relatie met de landschapsstructuur is indirect gelegd in studies naar de rol van zaadverspreidende vogels in de vegetatiesuccessie (o.m. Debussche et al. 1982, 1985; McDonnell en Stiles

1983). Johnson et al. (1981) onderzochten door middel van model-simulaties de invloed van de landschapsstructuur op de depositiepatronen van door wind en dieren verbreide zaden. McDonnell (1984) geeft een aanzet tot empirisch onderzoek naar de verbreiding van zaden door vruchtenetende vogels in cultuurlandschappen.

In dit vooronderzoek zijn de aantallen en bewegingen van vruchtenetende vogels in verschillende landschappen bestudeerd (onderdeel 1) en is de verbreiding van zaden direct gemeten met behulp van zaadvallen, opgesteld in transecten in enkele zorgvuldig gekozen houtwallen. De aantallen en soorten plantenzaden ('zaadregen') wordt in verband gebracht met de beschikbaarheid van vruchten van besdragende planten (onderdeel 2). Daarnaast is onderzocht of de kans op verbreiding van zaden afhangt van de structuur van houtwallen en het omringende landschap. Dit is gepoogd door experimenteel vruchten aan te bieden in een scala van situaties met een verschillende structuur en isolatie (onderdeel 3). Op grond van dit vooronderzoek is een hypothese van de zaadverbreiding door vogels in het cultuurlandschap opgesteld.

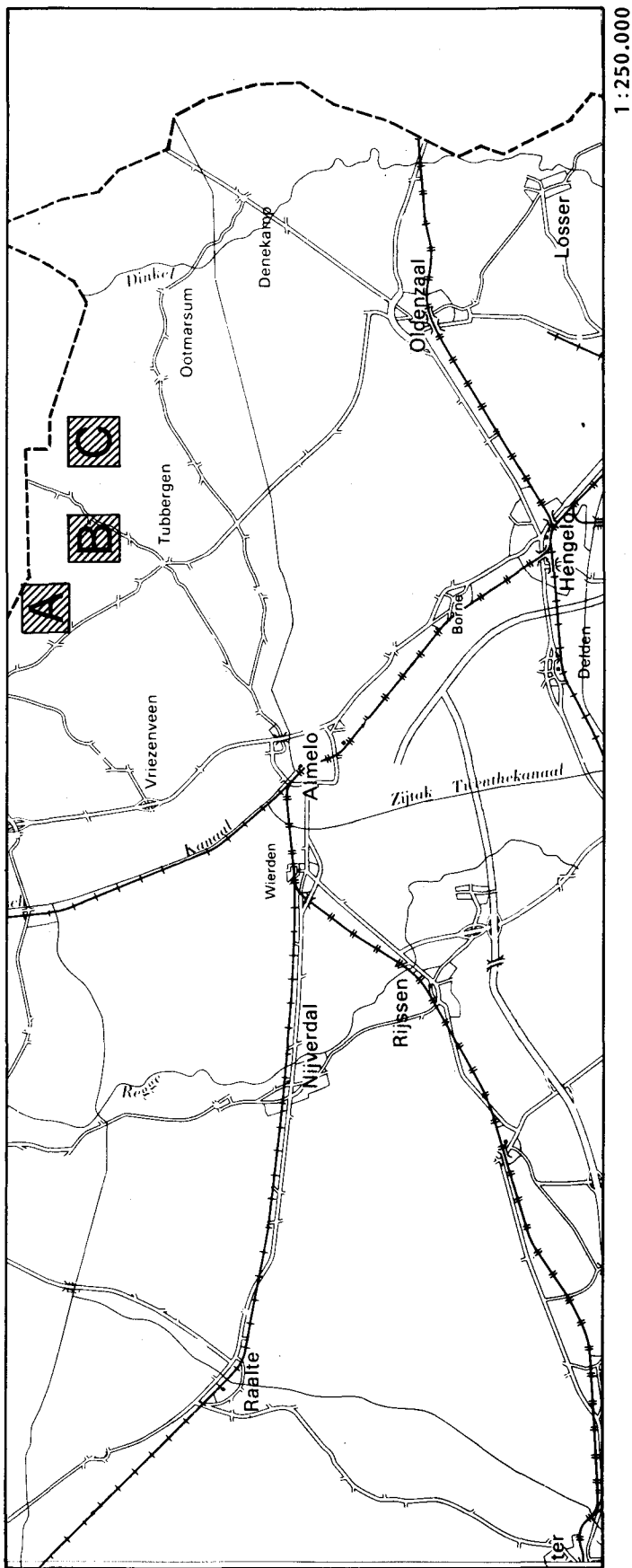
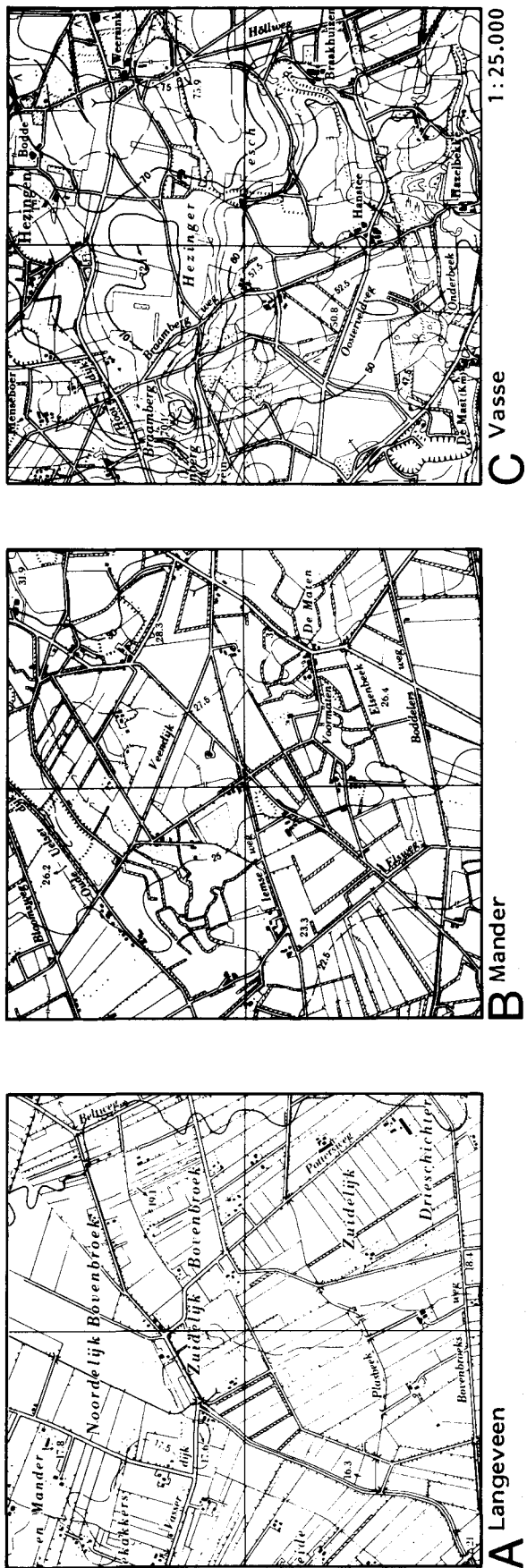


Fig. 1. De drie onderzoeksgebieden en hun ligging in Twente.

## 2. MATERIAAL EN METHODEN

### 2.1 Landschap

Het onderzoek is uitgevoerd in het gebied tussen Ootmarsum, Tubbergen, Langeveen en de grens met Duitsland (Figuur 1). Over korte afstand verandert het landschap snel van een besloten (veel bosjes, houtwallen en bomenrijen) in een open (alleen bomenrijen) type. In het gebied komen op de grens van de percelen nog veelvuldig lijnvormige landschapselementen (singels en houtwallen) voor. De kwaliteit ervan als habitat voor plant en dier is variabel en hangt af van factoren die op de ruimtelijke structuur van houtwallen betrekking hebben (Kollen 1986; Schotman en van der Mijn, in voorbereiding.). De landbouwgronden worden zonder uitzondering zeer intensief beheerd als weiland en bouwland; mais is het meest verbouwde gewas. Drie gebieden zijn frequent bezocht, namelijk het open (veen)ontginningsgebied ten zuiden van Langeveen, het houtwallenlandschap onder Mander en het besloten landschap van bosjes en houtwallen ten oosten van Vasse (Figuur 1). In tabel 2 staan enkele mogelijk ook voor vruchtenetende vogels belangrijke landschapskenmerken vermeld voor elk gebied (Opdam et al. 1985). In het open gebied bij Langeveen waren voor onderdeel 2 geen geschikte houtwaltransecten te vinden en zijn in plaats daarvan in het matengebied bij Reutum enkele houtwallen geselecteerd.

### 2.2 Telling van vruchtenetende vogels (onderdeel 1)

Op vaste punten zijn tellingen van vogels ('punttellingen'; zie Hustings et al. 1985) uitgevoerd om vast te stellen of er tussen de drie typen landschappen verschillen bestaan in het voorkomen en de aantallen van vruchtenetende vogels. Per landschapstype zijn op 10 vaste punten in het landschap gedurende 5 minuten alle vogels binnen een straal van 50 m geteld. Er werd genoteerd of vogels ter plaatse aanwezig waren (inclusief in- en uitvliegende vogels) dan wel overvlogen gedurende de waarnemingsperiode. De straal van 50 m is zodanig dat weinig vogels aan de aandacht zullen zijn ontsnapt en mogelijke foutenbronnen niet zullen samenhangen met het type landschap. De telpunten bestonden uit stukjes houtwal, singel of bomenrij met aan weerszijden cultuurland, en lagen gemiddeld 525 m (min. 175, max. 975) uit elkaar. Elk gebied is tussen begin september 1986 en eind oktober 1986 in totaal vier maal bezocht. Een bezoek aan een gebied omvatte tellingen op de 10 vaste punten en ving aan 1 uur na zonsopgang. Ter aanvulling op de tellingen zijn zichtwaarnemingen gedaan aan het voedselzoekgedrag van vruchtenetende vogels met het doel vogelsoorten in te kunnen delen in belangrijke zaadverbreiders, zaadpredatoren en opportunistische vruchteneters.

### 2.3 Verbreiding van plantenzaden (onderdeel 2)

Het meten van de verbreiding van zaden van besdragende planten (zaadregen) is uitgevoerd met behulp van zaadvallen. Dit zijn roestvrijstalen frames van 50 bij 50 cm (0.25 m<sup>2</sup>) met ertussen een fijnmazig doek gestikt, dat in het midden naar beneden en strak wordt getrokken door een gewicht. Hierdoor zakken de zaden die op



het doek vallen naar het midden en blijven zo in de zaadval. Het frame is bevestigd op de hoekpunten aan haringen en staat circa 40 cm boven de grond. De zaadvallen werden op regelmatige afstanden in een houtwal geplaatst, ongeacht de afstand tot potentiële zaadbronnen. Een dergelijke opstelling in lijnvormige elementen is de meest efficiënte manier om de zaadregen te bemonsteren (McDonnell 1984). Per gebied (Mander, Vasse en Reutum) zijn drie houtwallen geselecteerd, waarvoor in vijf transecten van 100 m (A en B) of 50 m (C, D en E) lengte zaadvallen werden geplaatst; in elk transect 10 stuks. De onderlinge afstand tussen de vallen bedroeg dus voor A en B 10 m, voor C, D en E 5 m. De transecten D en E van het gebied bij Vasse liepen langs bosranden. Alle houtwallen bevonden zich op terreinen van Staatsbosbeheer. Soms moesten de vallen worden vervangen nadat vraat aan het doek door muizen of vallende takken ze onbruikbaar hadden gemaakt. Regelmatig ook werden door muizen gepredeerde zaden in de zaadvallen aangetroffen. Predatie van zaden kan een vertekend beeld geven van de werkelijke zaadregen, maar vergelijkende gegevens ontbreken tot op heden. De vallen stonden 64-66 dagen van eind augustus 1986 tot eind oktober 1986 in het veld en werden vier maal gecontroleerd op hun inhoud. De zaden werden gedetermineerd en geteld per zaadval. Determinatie van de zaden werd vereenvoudigd doordat ik kon beschikken over een zelf aangelegde referentiecollectie van zaden van ter plaatse voorkomende besdragende planten. Soms (<0.5% van alle zaden) konden zaden niet op naam worden gebracht, ook niet met behulp van de zadenatlas van Beijerinck (1976).

Voor de transecten C, D en E in Reutum en Mander is de fenologie van besdragende planten gelijktijdig met het controleren van de vallen opgenomen. Voor elk stukje houtwal van 5 m tussen de vallen is de presentie van planten met rijpe vruchten genoteerd. Op deze wijze kon eenvoudig een indruk worden verkregen van de voedselvoorraad voor vruchtenetende vogels en kon de zaadregen worden gerelateerd aan de beschikbaarheid van vruchten. Er is vanuit gegaan dat alle soorten rijpe vruchten in principe door vogels worden gegeten. Daarnaast is de vegetatiestructuur opgenomen door op de plek van de zaadval in zeven lagen te noteren of er vegetatie aanwezig is. Dit is gedaan omdat de ruimtelijke variatie in de depositie van zaden in houtwallen mogelijk ook kan samenhangen met de vegetatiestructuur (McDonnell en Stiles 1983).

#### 2.4 Aanbieden van vruchten (onderdeel 3)

Tenslotte is nagegaan of de kans op verbreiding van zaden verschilt per type houtwal en landschap. De veronderstelling is dat de activiteit en dichtheid van vruchtenetende vogels bepalen hoe lang bessen aan een plant blijven. Het is voor de plant voordelig wanneer de vruchten, zodra ze rijp zijn, meteen worden gegeten en de zaden verspreid. Dit verlaagt het risico op o.m. predatie door insecten en aantasting door schimmels (Janzen 1983). Eventuele verschillen in de activiteit en dichtheid van vruchtenetende vogels kunnen verband houden met de vegetatie- en landschapsstructuur. In navolging van Thompson en Willson (1978) is dit onderzocht door trosjes met bessen aan een twijg te bevestigen en op vier achtereenvolgende dagen het aantal nog aanwezige bessen te noteren. Voor dit

experiment zijn drie soorten besdragende struiken gebruikt, namelijk bergvlier *Sambucus racemosa* (20 bessen/tros), gewone vlier *S. nigra* (10 bessen) en gelderse roos *Viburnum opulus* (6 bessen). Het trosje met bessen bevond zich op circa 2 m hoogte in een houtwal buiten het bereik van muizen (cf. Denslow en Moermond, 1982). Bessen waren na vier dagen nog steeds vers, ofschoon sommige door insectenvraat waren aangetast. De bessen werden door de wijze van aanbieden met name aantrekkelijk geacht voor vruchtenetende vogels die voornamelijk in houtwallen leven, zoals merel, roodborst en zanglijster. Voor de drie landschapstypen (Langeveen, Mander en Vasse) zijn elk 20 plekken van een trosje met bessen voorzien. Het aantal plekken verschilde echter per houtwaltype, omdat de verspreiding van deze typen gebonden bleek te zijn aan het landschap. De drie typen houtwallen die ik voor dit onderzoek heb onderscheiden zijn (Figuur 2):

1. losstaande bomen en bomenrijen of singels zonder struiklaag
2. houtwal met aaneengesloten boomlaag en een variabele bedekking van de struiklaag
3. onderhouden houtwal met overstaanders en een dichte struik- of jonge boomlaag

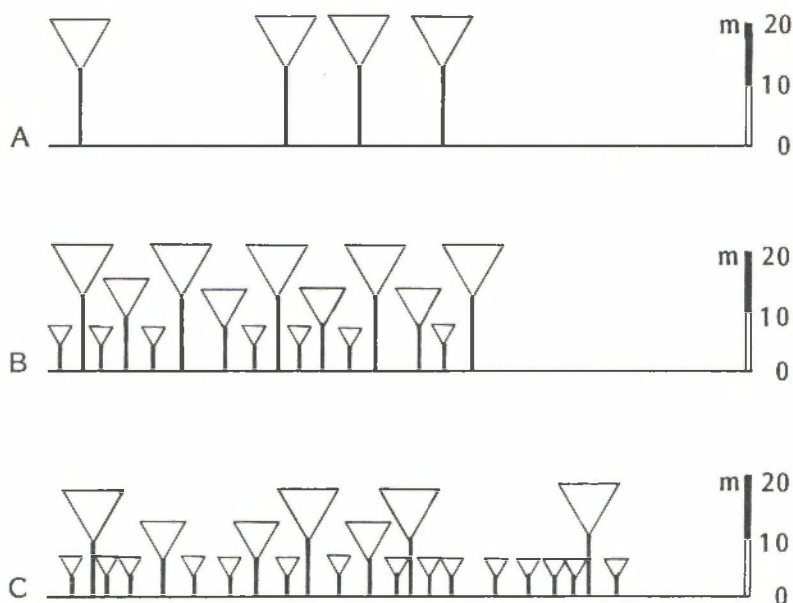


Fig. 2. Schematisch profiel van de drie typen houtwallen.  
Op de verticale as is de hoogte aangegeven.



Foto 1 In het relatief open gebied nabij Langeveen komen vrijwel alleen bomenrijen voor.

Foto 2 Het typische houtwallenlandschap rond Mander kent een grote variatie aan lijnvormige opgaande elementen



Foto 3 Het gebied ten oosten van Vasse is een landschap met veel bossen en bosjes.

### 3. RESULTATEN

#### 3.1 ONDERDEEL 1: LONGITUDINALE EN TRANSVERSALE ZAADVERBREIDERS

Op grond van eigen waarnemingen (Van Dorp, ongepubliceerd) en literatuur (Debussche et al. 1985; Debussche en Isenmann 1985 a,b en c; Herrera 1981, Herrera en Jordano 1981; Jordano 1982; Jordano en Herrera 1981; Simms 1978; Sørensen 1981, 1983, 1984; Turcek 1961) werden de volgende soorten tot de belangrijkste zaadverbreiders gerekend: merel, zanglijster, grote lijster, koperwiek, kramsvogel, roodborst, en spreeuw. Deze soorten nuttigen met name in de herfst grote hoeveelheden vruchten, verteren het vruchtvlees, maar tasten de kiemkracht van het zaad niet aan. Bovendien onderhouden deze soorten relaties tussen de verschillende elementen in het landschap. De vlaamse gaai is een soort die voedselvoorraden aanlegt en op deze wijze bijdraagt aan de verbreiding van Quercus (Bossema 1979). De overige soorten behoren waarschijnlijk overwegend tot de zaadpredatoren en opportunistische vruchteneters, ofschoon soorten van bepaalde genera (o.a. Corvus, Sylvia) mogelijk ook tot de verbreiding van zaden kunnen bijdragen. In tabel 3 staan de resultaten van de punttellingen van de belangrijkste zaadverbreiders vermeld.

De verspreiding van deze zeven soorten vogels vertoont zowel in tijd als ruimte verschillen tussen de drie onderzochte landschapstypen. Grote lijsters kwamen vooral in het open ontginningsgebied bij Langeveen voor, soms in grote groepen, tot zelfs 38 ex. (5-9-86), en vaak samen met spreeuwen foeragerend op de bessen van lijsterbes en vlier. In Mander en Vasse waren ze beduidend minder talrijk en als ze al voorkwamen, altijd in paren of kleine groepjes (3-5 ex.). Na half oktober zijn ze weinig meer gezien. Wel werd na half oktober over het gehele gebied een sterke doortrek van koperwieken en kramsvogels gesignaleerd; hier en daar werden ze ook foeragerend op besdragende struiken aangetroffen. Spreeuwen werden hoofdzakelijk in het open gebied bij Langeveen gezien, meestal in groepen van enkele tientallen exemplaren. Maar op 23-9-86 werd aldaar een groep van 480 ex. gezien, waarvan de individuen afwisselend bessen aten van een alleenstaande lijsterbes, foerageerden op geleopotigen in de aangrenzende weilanden of uitrustten in een groepje eiken of een houtwal. In de overige gebieden waren de aantallen spreeuwen aanmerkelijk lager en werden ze op de telpunten hoofdzakelijk overvliegend waargenomen.

De overige drie soorten merel, zanglijster en roodborst werden meer in het besloten houtwallenlandschap waargenomen. In het open gebied kwamen deze soorten niet of nauwelijks voor, merels nog het meest aan de randen van maisvelden. Ook mezen bleken verrassend vaak in maisvelden voor te komen. Vlaamse gaaien werden eveneens tot half oktober overwegend in het houtwallenlandschap gezien. Opvallend is dat tijdens de tellingen geen Sylvia<sup>2</sup>-soorten meer zijn waargenomen. Het aantal soorten vruchtenetende vogels varieerde van 5 tot 8 per telling, het aantal vogels van 21 (Mander 10/10) tot 822 (Langeveen 23/9). Het percentage vruchtenetende vogels van het totaal aantal waargenomen vogels was in Langeveen en Mander groter dan in Vasse (Tabel 4). Dit komt waarschijnlijk doordat in het gebied van Vasse

\* *waarschijnlijk overvliegend waargenomen*

meer bosjes liggen, waardoor in de tussenliggende houtwallen vaker bosvogels (mezen, spechten, boomklevers etc.) werden waargenomen, soorten die niet als zaadverbreiders maar als zaadpredatoren worden beschouwd (zie Appendix II).

Van de groep met merel, zanglijster en roodborst werden in totaal 162 ex. gezien, waarvan 44 (27%) overvliegend. Van de groep met spreeuw, kramsvogel, koperwiek en grote lijster werden 2373 ex. gezien, waarvan 2180 (92%) overvliegend. Deze verschillen in absoluut aantal en percentage overvliegende vogels kunnen worden verklaard uit het feit dat soorten uit de tweede groep mobieler zijn, in deze tijd van het jaar in groepen leven en een grotere actieradius hebben dan soorten uit de eerste groep. Om dergelijke verschillen in gedrag en ecologie tussen beide groepen met betrekking tot frugivorie en zaadverbreiding op te kunnen sporen is, bij wijze van werkhypothese, voor beide groepen een aantal verwachtingen opgesteld. Bovendien wordt op grond van de tot nu toe verzamelde gegevens voorgesteld deze twee typen zaadverbreiders in landschappen met lijnvormige elementen aan te duiden als longitudinale en transversale zaadverbreiders (Fig. 3).

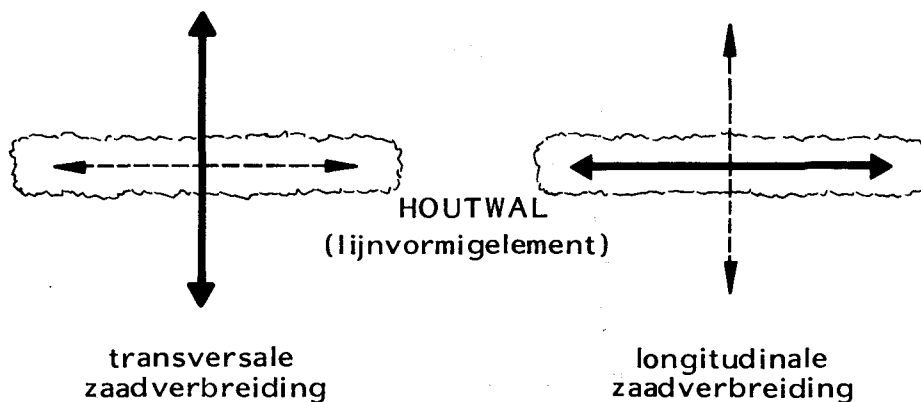


Fig. 3. Schematische weergave van de twee hoofdrichtingen van zaadverbreiding door vogels bij houtwallen.

### Longitudinale zaadverbreiders.

Longitudinale zaadverbreiders verbreiden zaden voornamelijk in de lengterichting van het lijnvormige element. Individuen zijn solitair of kenmerken zich door een geringe neiging tot groepsvorming. Verdediging van voedselterritoria komt voor. Individuen foerageren op vruchten vanuit de dekking, leven hoofdzakelijk in of aan de randen van het element en verplaatsen zich binnen het element van voedselplek naar voedselplek. Soorten zijn gespecialiseerd op de vruchten van kruiden en (lage) struiken met relatief kleine hoeveelheden vruchten. Lokale dispersie van zaden binnen het element is belangrijk, terwijl de mogelijkheden tot kolonisatie (verbreiding over afstand) gering zijn. Ze verbreiden met name ook plantesoorten die in bossen voorkomen ('bossoorten'). Longitudinale zaadverbreiders komen in bossen en besloten landschappen in hogere dichtheden voor.

### Transversale zaadverbreiders.

Transversale zaadverbreiders verbreiden zaden voornamelijk loodrecht op de lengterichting van het lijnvormige element. Soorten vormen buiten de broedtijd groepen tot enkele honderden individuen, soms verscheidene soorten bijeen. De verspreiding van voedselzoekende vogels wordt sterk beïnvloed door het optreden van gevleugelde predatoren (havik en sperwer). Vogels bewegen zich buiten het element om van voedselplek naar voedselplek. Het zijn omnivoren en foerageren afwisselend op insecten in weilanden en akkers en op vruchten in opgaande elementen. Alleen voedselbronnen die goed bereikbaar zijn (grote struiken en bomen) en aantrekkelijk om groepsgewijs te foerageren (grote aantallen rijpe vruchten) worden bezocht. Ze verbreiden plantesoorten die niet beperkt zijn tot bossen ('randsoorten'). Transversale zaadverbreiders komen in open landschappen in hogere dichtheden voor.

Tot de longitudinale zaadverbreiders behoren dan de merel, zanglijster en roodborst, tot de transversale spreeuw, kramsvogel, koperwiek en grote lijster. Nader onderzoek moet uitwijzen of en in welke mate een soort ook werkelijk het voor zijn groep karakteristieke gedrag vertoont. Dit hoeft niet altijd zo te zijn. Merels bijvoorbeeld steken van tijd tot tijd ook open ruimtes over om nieuwe plekken te bezoeken, maar doen dit niet zo frequent als spreeuwen en andere soorten lijsters. Ook grote lijsters kunnen zich als longitudinale verbreiders voordoen, met name in landschappen met een hoge dichtheid van houtwallen (eigen waarneming). Het langdurig verdedigen van voedselterritoria door deze soort is vastgesteld in Zuid-Engeland (Snow en Snow 1984). Systematische waarnemingen aan het voedselzoek- en poepgedrag kunnen de verschillen in ecologie van beide typen zaadverbreiders opsporen.

## 3.2 ONDERDEEL 2: VERBREIDING VAN ZADEN IN HOUTWALELEMENTEN

Naast de verschillen in aantallen en verspreiding van vruchtenetende vogels, kunnen er ook verschillen bestaan in de depositie van zaden op het niveau van de landschappen en houtwallen.



Tussen beide fenomenen zullen causale verbanden bestaan, die nog niet het onderwerp van studie zijn geweest. Verschillen in de omvang en richting van het transport van zaden op het elementniveau kunnen samenhangen met de activiteit en aantallen van vruchtenetende vogels. De habitatselectie van vruchtenetende vogels wordt door een complex van factoren beïnvloed, zoals de dichtheid van geprefereerde besdragende planten en alternatieve voedselbronnen, de structuur van houtwallen, de aanwezigheid van schuilplekken met het oog op het risico van predatie (Martin 1985).

In dit stadium van het onderzoek is getracht een voorlopige indruk te krijgen (a) hoe groot de zaadregen is in een houtwal (aantallen zaden en soorten zaden) en (b) of eventuele verschillen in de zaadregen tussen elementen aan bepaalde factoren (zie boven) kunnen worden gerelateerd. In tabel 5a/b zijn de resultaten van de bemonstering van de zaadregen samengevat. Verondersteld wordt dat alle gevonden zaden van besdragende planten ook door vruchtenetende vogels werden getransporteerd en gedeponeerd.

In Reutum werden in 50 vallen over een periode van 66 dagen 692 zaden (53%) gevonden, in Mander 515 zaden (39%) en in Vasse 105 (8%). Het gemiddeld aantal zaden per val over die periode was voor houtwallen in Reutum (7.2 - 20.1) hoger dan in Mander (1.5 - 24.8) en Vasse (0.9 - 4.1). De verschillen in de omvang van de zaadregen (aantallen zaden) tussen de drie landschappen (Vasse < Mander < Reutum) hangen wellicht samen met de verschillen in vogeldichtheid. Ook het gemiddeld aantal soorten zaden per val varieerde tussen elementen, namelijk van 2.7 - 3.7 soorten in Reutum, 1.0 - 2.3 soorten in Mander en 0.6 - 1.3 soorten in Vasse (Tabel 5b). Zaden van vlier (*Sambucus nigra*) en lijsterbes (*Sorbus aucuparia*) waren het talrijkst (samen 66%) van alle zaden), gevolgd door braam *Rubus fruticosus* (16%) en kamperfoelie (*Lonicera periclymenum*) (13%). De overige 11 soorten (tesamen 5%) kwamen slechts sporadisch voor in zeer kleine aantallen. De verschillen in de soortenrijkdom van de zaadregen tussen de drie landschappen hangen mogelijk samen met de soortenrijkdom aan besdragende planten in lijnvormige elementen. Zowel het aantal soorten als de frequentie van besdragende planten in houtwallen was in Reutum namelijk hoger dan in Mander (voor Vasse ontbreken gegevens) (Tabel 5b). Dit verschil hangt mogelijk samen met de verschillen in bodemtypes.

Overigens is de zaadregen op de bemonsterde plekken in de onderzochte houtwallen een fractie van de hoeveelheid zaden die onder hulstbomen (*Ilex aquifolium*) terechtkomt. Op de Braamberg (een loofbos bij Vasse met veel hulstbomen) waren de aantallen zaden per zaadval over dezelfde periode 10 tot 20 maal groter dan het maximum aantal zaden in vallen in de houtwallen. Ook de soortenrijkdom aan plantezaden was navenant hoger (ongepubliceerde gegevens). Naast de aanwezigheid van voedselbronnen is namelijk ook de nabijheid van schuilplaatsen (plekken met gering risico voor predatie, waar vogels veilig vruchten kunnen verwerken) van groot belang voor vruchtenetende vogels (Snow en Snow 1986; Valone en Lina 1987). Ook de aantrekkingskracht van bepaalde structuren in het landschap zoals alleenstaande bomen en struiken, heggen, paaltjes etc., voor zaadtransporterende vogels is door andere onderzoekers al onderkend (o.a

Debussche et al. 1985; McDonnell en Stiles 1983). Men spreekt ook wel van 'recruitment foci', plekken met een verhoogde kans op depositie van zaden en vestiging van kiemplanten. Het is overigens de vraag of hulstbosjes ook het rijkst zijn aan soorten kiemplanten, gelet op de hoge kans op predatie van zaden en zaailingen, de slechte lichtcondities en de concurrentie tussen kiemplanten.

Ofschoon de meeste zaden in de zaadvallen afkomstig lijken te zijn van besdragende planten ter plekke in het transect aanwezig, is toch ook immigratie van zaden van besdragende soorten van buiten het transect vastgesteld. Voor Reutum-D zijn dit bijvoorbeeld Sambucus nigra (12 zaden), Bryonia cretica (1), Solanum dulcamara (10) en Frangula alnus (2). Niet bekend is evenwel over welke afstanden dergelijke zaden worden verbreid. Het feit namelijk dat de herkomst van zaden niet is vast te stellen maakt het praktisch onmogelijk de zaadschaduw van een plant, dit is de relatie tussen de dichtheid van zaden en de afstand tot een zaadbron, te beschrijven. Eigenlijk kan alleen in een experimentele situatie dit probleem gericht worden bestudeerd. Bijvoorbeeld door zaden te merken met isotopen (zie Jensen 1985 voor Fagus sylvatica) of door vruchten van een ter plaatse vreemde soort (bijvoorbeeld liguster) geconcentreerd aan te bieden en simultaan de zaadregen met behulp van zaadvallen te bemonsteren. Interferentie van zaadbronnen van dezelfde soort in de omgeving vertroebelt namelijk het onderzoek aan de zaadschaduw van een enkele zaadbron. Het is voorts onbekend wat het lot is van deze zaden en hoeveel zaden nodig zijn voor een succesvolle kolonisatie of handhaving in een gefragmenteerd landschap. In principe is dit aantal te berekenen voor een stabiele populatie (geen toename noch afname van de aantallen), namelijk:  $(n \text{ zaden/seizoen}) \times (\text{aantal seizoenen}) \times (\text{kiemkans}) \times (\text{vestigingskans}) \times (\text{overlevingskans tot eerste bloei}) = 1$  (mond. med. van Groenendael). Voor besdragende planten zijn met name de kansen op kieming, vestiging en overleving volslagen onbekend.

De variatie in de zaadregen tussen elementen (gecorrigeerd voor het type landschap) hangt mogelijk samen met:

(a) de fenologie van besdragende planten. In tabel 6 is voor de houtwaltransecten C, D en E in Reutum en Mander de fenologie van besdragende planten bijgehouden. Uit tabel 5 bleek al dat sommige houtwallen minder besdragende individuen en/of soorten herbergen dan andere, in Reutum 4-5-7 soorten besdragende planten en in Mander 1-2-4 soorten in de onderzochte stukjes houtwal. Ook de dichtheid van voedselbronnen was variabel. Sommige soorten hadden slechts voor een korte periode rijpe vruchten (Rubus, Lonicera), andere soorten daarentegen (Crataegus, Frangula) over een langere periode. De voedselsituatie voor vruchtenetende vogels verslechterde in zijn totaliteit aanzienlijk na half oktober (Tabel 6). In november waren nog weinig planten te vinden met rijpe en onaangetaste vruchten. Het aantal vruchtenetende vogels zal dan ook sterk afnemen en/of vogels schakelen over op andere voedselbronnen. Wel is waargenomen dat met name merels zich dan bij voorkeur ophouden in bossen met fructificerende hulst en de beschikbare bessen opeten (eigen waarneming). Bij verdergaande verslechtering worden ook de bessen van struiken van vaak uitheemse soorten, o.m. vuurdoorn, benut nabij menselijke bebouwing. Dit kan betekenen dat er transport plaatsvindt van zaden



van lokaal niet inheemse soorten van bebouwing naar de omgeving en vice versa. Uitheemse planten kunnen via zaadtransporterende vogels metterdaad in natuurgebieden en bossen terechtkomen (Janzen 1983).

(b) de vegetatiestructuur. De rol van de vegetatiestructuur is onderzocht door met multi-pele regressieanalyse uit het Genstat-pakket (Alvey et al. 1982) de variatie in de aantallen zaden van de houtwaltransecten A, B en C (Reutum en Mander, N60 zaadvallen) te relateren aan verschillen in de vegetatiestructuur (bedekking van de kruid-, struik- en boomlaag, totale bedekking en een maat voor de hoeveelheid stammetjes in de omgeving van een zaadval). De conclusie luidt dat de variatie in de zaadregen niet of nauwelijks kan worden verklaard uit verschillen in de vegetatiestructuur. Een dummy variabele die voor de verschillen tussen houtwallen corrigeert, verklaarde slechts 5.5% van de totale variantie. Toevoeging van een of meer habitatvariabelen gaf geen significante verhoging van het percentage verklaarde variantie. Mogelijk dat met een uitgebreidere dataset en/of andere structuurvariabelen wel kan worden aangegeven hoe plekken met een verhoogde kans op depositie van zaden kunnen worden gekarakteriseerd.

### 3.3 ONDERDEEL 3: ACTIVITEIT VAN VRUCHTENETENDE VOGELS

Om na te gaan of de activiteit van vruchtenetende vogels verschillen vertoont tussen elementen is een experiment uitgevoerd. Trosjes met bessen van drie besdragende heesters werden op zestig plekken in drie typen landschappen (Langeveen, Mander en Vasse) en houtwallen (Figuur 2) opgehangen. Op vier achtereenvolgende dagen werd het aantal nog aanwezige bessen genoteerd. Aangenomen wordt dat wanneer de afname van het aantal vruchten op bepaalde plekken telkens groter is dan elders, ook de aantallen en/of de activiteit van vruchtenetende vogels daar groter is dan elders. Welke plekken zijn dat en waar liggen ze? De resultaten van het experiment zijn in tabel 7 samengevat. Het gemiddeld aantal bessen dat na vier dagen nog op een plek aanwezig was, vertoont geen significante verschillen tussen landschapstypen (voor een random steekproef van 8 plekken). Tussen houtwaltypen daarentegen zijn voor zowel de beide vliersoorten als gelderse roos significante verschillen vastgesteld. De afname was in houtwaltype 1 gelijk aan type 2, maar beide kleiner dan in type 3 ( $1 < 3$ ) voor beide vliersoorten, terwijl van de gelderse roos in het algemeen weinig bessen werden gegeten. Er zijn dus goede aanwijzingen dat de kans op verbreiding van zaden (veel?) hoger is in houtwallen met overstaanders, jonge bomen en struiken dan in singels en bomenrijen zonder struiken. Dit hangt wellicht samen met het feit dat in houtwaltype 3 veel meer besdragende struiken staan dan in de andere typen, en dus ook meer vruchtenetende vogels aantrekken.

#### 4. HYPOTHESEN AANGAANDE DE ZAADVERBREIDING DOOR VOGELS

Uit dit beschrijvende model van longitudinale en transversale zaadverbreiders (zie 3.1) kan een aantal toetsbare hypothesen worden afgeleid.

1. Longitudinale verbreiders komen meer in besloten dan in open landschappen voor, transversale verbreiders juist minder.

De gegevens uit tabel 3 laten een toetsing van deze veronderstelling toe. Indexeren we de totale aantallen vogels voor beide typen zaadverbreiders afzonderlijk, dan blijkt dat transversale zaadverbreiders als groep inderdaad besloten ruimtes mijden en zich voornamelijk in open(er) landschappen ophouden. Longitudinale zaadverbreiders blijken in open gebieden weinig voor te komen, in het houtwallenlandschap van Mander zelfs iets talrijker dan in de houtwallen van Vasse (Tabel 4). Mogelijk houden deze vogels zich in deze periode meer op in bossen (voorkeursbiotoop). Het gebied bij Vasse is met 20-30% bos rijker aan bossen en bosjes dan Mander (0.5-6%) (Tabel 2). Drukken we de aantallen waargenomen vogels per gebied uit als een percentage van het totale aantal, dan zijn in Langeveen 57% van alle vogels gezien, in Mander 31% en in Vasse 12% (verhouding 10:5:2).

Indien deze veronderstelling juist is, zouden de mogelijkheden voor de verbreiding van zaden in open landschappen groter zijn dan in besloten landschappen, omdat er meer zaadverbreidende vogels rondvliegen. Maar de meeste zaden in open landschappen komen terecht op plekken waar, vanwege het grondgebruik, het succes op vestiging praktisch is uitgesloten (akkers, weilanden, bermen, wegen etc.) (eigen waarneming). We kunnen ons afvragen of de kans op vestiging in open landschappen van door transversale zaadverbreiders verbroede planten werkelijk groter is dan voor planten in besloten landschappen die door longitudinale zaadverbreiders worden verbroeid. In open landschappen zijn het waarschijnlijk de zaden van *Sorbus aucuparia*, *Sambucus nigra* en soms *Frangula alnus* die door vogels worden verbroeid. In besloten landschappen kunnen daar nog verscheidene andere soorten bijkomen (zie Appendix II). Ook het spectrum of de diversiteit van verbroede zaden kan voor dezelfde vogelsoort dus verschillen per landschapstype. Tevens kunnen ook de aantallen en verspreiding van vruchtenetende vogels in ruimte en tijd van jaar tot jaar verschillen. Gegevens ontbreken tot op heden.

2. Plantesoorten met een lage groeivorm (kruiden en lage struiken), geringe hoeveelheden rijpe vruchten en een zwaartepunt in de verspreiding in bossen, zijn grotendeels afhankelijk van longitudinale zaadverbreiders. Plantesoorten met een hoge groeivorm (hoge struiken en bomen) en grote hoeveelheden rijpe vruchten, die niet beperkt zijn tot bossen, zijn grotendeels afhankelijk van transversale zaadverbreiders.

Op grond van kenmerken als groeivorm, hoogte en habitatbreedte (zie Appendix II) kunnen plantesoorten worden ingedeeld in 'bossoorten' en 'randsoorten'. Tot de eerste groep kunnen worden gerekend besdragende Liliaceae, lianen (*Bryonia*, *Lonicera* en *Hedera*) en lage struiksoorten (o.a. *Cornus*, *Euonymus*, *Viburnum*), tot de tweede groep hoge struiken, bomen (o.a. *Sambucus*, *Sorbus*, *Crataegus*) en ruderaal planten met besachtige vruchten (o.a. *Solanum nigrum*).

Factoren zoals groeivorm, hoogte, habitat, maar ook de positie van vruchten in de plant, kleur en smaak zijn (waarschijnlijk) van invloed op de selectie van voedselbronnen door de verschillende soorten vruchtenetende vogels. Toetsing van deze veronderstelling vereist nauwkeurige gegevens over de coterie van bezoekende vruchtenetende vogels en het relatieve aandeel van elke soort in het oogsten van de beschikbare bessen. Men moet er evenwel op bedacht zijn dat zaden van planten die door vogels worden verbreed ook door zoogdieren of via een abiotische vector kunnen worden verbreed (Willson 1986).

3. Randsorten, zowel gevestigde individuen als hun diasporen, hebben in een houtwallenlandschap een ruimere verspreiding dan bossoorten.

In deze veronderstelling wordt een verband gelegd tussen de actuele verspreiding van een plantesoort in het cultuurlandschap en de verspreidingsstrategie of -capaciteit van die plantesoort. Ontbreken planten waarvan de zaden door longitudinale zaadverbreiders worden verbreed in een houtwallenlandschap ook op geschikte, maar geïsoleerde plekken, of zijn ze daar minder frequent aanwezig dan men zou verwachten? Een handicap voor het toetsen van deze hypothese is natuurlijk dat onvoldoende bekend is wanneer het habitat geschikt is voor een plantesoort. Met zaaiproeven kan men vaststellen of het milieu geschikt is voor de kieming van zaden en de vestiging van kiemplanten. Door kartering van het voorkomen van planten en kiemplanten in het cultuurlandschap op het elementniveau, door bemonstering van de zaadregen of analyse van de zaadbank kan men deze veronderstelling toetsen.

## 5. MOGELIJKHEDEN TOT VERVOLGONDERZOEK

Op basis van de resultaten van dit vooronderzoek kan een aantal lijnen van nader onderzoek worden opgesteld. Dit betreft dan zowel patroon- als procesonderzoek. Interessant en haalbaar zijn experimenten waarbij vruchten van bepaalde soorten in controleerbare hoeveelheden op zorgvuldig uitgekozen plekken aan vogels worden aangeboden, waarbij tegelijkertijd de zaadregen met behulp van zaadvallen wordt bemonsterd. Op deze wijze is het mogelijk het proces van het transport van specifieke zaden van en naar landschapselementen te kwantificeren. Mogelijk kan ook worden aangegeven welke factoren de dispersie-afstand beïnvloeden (gewicht van zaden, groeivorm, hoogte, kwaliteit van vruchten enz.). Door de wijze van experimenteel aanbieden van vruchten kan tot op zekere hoogte de coterie van vruchtenetende vogels naar believe worden gemanipuleerd. Dit is van groot belang bij het toetsen van de veronderstelling dat zaadverbreiding via longitudinale zaadverbreiders minder ver, langzamer, maar efficiënter verloopt dan via transversale zaadverbreiders. Dergelijke onderzoeken gecombineerd met gerichte tellingen van vruchtenetende vogels in houtwaltransecten, waarvan ook het aanbod van rijpe vruchten bekend is, kunnen hopelijk een gefundeerd antwoord geven op de vraag voor welke planten afstand tussen geschikte habitats een belemmering is.

## DANKWOORD

Mijn dank gaat uit naar Jan Kalkhoven en Paul Opdam voor hun kritische begeleiding en het aanscherpen van bepaalde ideeën. Dr. Jan van Groenendael leverde commentaar bij een eerdere versie van het verslag. SBB-Springendal verleende toestemming voor het betreden van enkele van hun terreinen.

## LITERATUUR

Beijerinck, W. 1976. Zadenatlas der Nederlandse flora ten behoeve van de botanie, palaeontologie, bodemcultuur en warenkennis. Med.nr. 30 Biol. Station Wijster.

Biere, A., W. Joenje, E. Oosterveld en P. Schipper. 1983. Zijn vennen eilanden? WLO-Medelingen 10(4):190-196.

Bossema, I. 1979. Jays and oaks: an eco-ethological study of a symbiosis. Behaviour 70:1-118.

Debussche, M., J. Escarre en J. Lepart. 1982. Ornithochory and plant succession in mediterranean abandoned orchards. Vegetatio 48:255-266.

Debussche, M. en P. Isenmann. 1985a. An example of redwing diet in a mediterranean wintering area. Bird study 32:152-153.

Debussche, M. en P. Isenmann. 1985b. Le regime alimentaire de la grive musicienne (*Turdus philomelos*) en automne et en hiver dans les garrigues de Montpellier (France Mediterranee) et ses relations avec l'ornithochorie. Terre et Vie 40:379-388.

Debussche, M. en P. Isenmann. 1985c. Frugivory of transient and wintering European robins *Erithacus rubecula* in a mediterranean region and its relationship with frugivory. Holarctic Ecology 8:157-163.

Debussche, M., J. Lepart en J. Molina. 1985. La dissemination des plantes a fruits charnus par les oiseaux: role de la structure de la vegetation et impact sur la succession en region mediterraneenne. Acta oecologia 6:65-80.

Dekker, J. en J. Knaapen. 1986. Dynamiek in de ecologische infrastuctuur. Over de politieke carriere van ecologische concepten. Landschap 3(4):282-294.

Denslow, J.S. en T.C. Moermond. 1982. The effect of accessibility on rates of fruit removal from tropical shrubs: an experimental study. Oecologia 54:170-176.

Helliwell, D.R. 1975. The distribution of woodland plant species in some Shropshire hedgerows. Biol.Cons. 7:61-72.

Herrera, C.M. 1981. Fruit food of robins wintering in southern spanish mediterranean scrubland. Bird study 28:115-122.

Herrera, C.M. en P. Jordano. 1981. *Prunus mahaleb* and birds: the high-efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. Ecol.Monogr. 51:203-218.

Herrera, C.M. 1985. Habitat-consumer interactions in frugivorous birds. In: M.L. Cody (ed.). Habitat selection in birds. Academic Press, Inc. pp. 341-365.

Howe, H.F. en J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann.Rev.Ecol.Syst.* 13:201-228.

Hustings, F., R. Kwak, P. Opdam en R. Reijnen. Vogelinventarisatie. Natuurbeheer in Nederland; deel 3. Pudoc, Wageningen.

Janzen, D.H. 1983. Dispersal of seeds by vertebrate guts. In: *Coevolution*, D.J. Futuyma en M.Slatkin (red.), pp. 232-262. Sinauer, Sunderland, Mass.

Janzen, D.H. 1983. No park is an island: increase in interference from outside as park size decreases. *Oikos* 41:402-410.

Johnson, W.C., D.M. Sharpe, D.L. DeAngelis, D.E. Fields en R.J. Olson. 1981. Modeling seed dispersal and forest island dynamics. In: R.L. Burgess en D.M. Sharpe (eds.). *Forest island dynamics in man-dominated landscapes*. pp 215-239. Springer-Verlag, New York.

Jordano, P. 1982. Migrant birds are the main seed dispersers of blackberries in southern Spain. *Oikos* 38:183-193.

Jordano, P. en C.M. Herrera. 1981. The frugivorous diet of blackcap populations *Sylvia atricapilla* wintering in southern Spain. *Ibis* 123:502-507.

Kollen, J. 1986. Ruimtelijke structuur van houtwallen. Betekenis voor de flora. *Landschap* 1986(1):18-28.

Martin, T.E. 1985. Resource selection by tropical frugivorous birds: integrating multiple interactions. *Oecologia* 66:563-573.

McDonnell, M.J. 1984. Interactions between landscape elements: dispersal of bird-disseminated plants in post-agricultural landscapes. In: *Proceedings IALE Symposium Roskilde*. Vol. II:47-58.

McDonnell, M.J. en E.W. Stiles. 1983. The structural complexity of old field vegetation and the recruitment of bird-dispersed plant species. *Oecologia* 56:109-116.

Müller-Schneider, P. 1983. *Verbreitungsbiologie (Diasporologie) der Blütenpflanzen*. Derde gewijzigde druk. Stichting Rubel. Zurich.

Opdam, P., T.A.W. van Rossum en T. Coenen (red.). 1986. *Ecologie van kleine landschapselementen*. Uitgave Rijksinstituut voor Natuurbeheer. Leersum.

Opdam, P., G. Rijdsdijk en F. Hustings. 1985. Bird communities in small woods in an agricultural landscape: effects of area and isolation. *Biol.Cons.* 34:333-352.

Pijl, L. van der. 1979. *Principles of dispersal in higher plants* (3e druk). Springer-Verlag, Berlijn.

Ridley, H.N. 1930. The dispersal of plants throughout the world. Reeve en Co. Ashford, Kent.

Simms, E. 1978. British thrushes. The new naturalist series no. 63. Collins. London.

Snow, D.W. 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotropica* 13:1-14.

Snow, B.K. en D.W. Snow. 1984. Long-term defence of fruit by mistle thrushes *Turdus viscivorus*. *Ibis* 126:39-49.

Snow, D.W. en B.K. Snow. 1986. Some aspects of vaian frugivory in a north temperate area relevant to tropical forest. In: A. Estrada en T.H. Fleming (red.). *Frugivores and seed dispersal*. pp. 159-164. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.

Sørensen, A.E. 1981. Interactions between birds and fruit in a temperate woodland. *Oecologia* 50:242-249.

Sørensen, A.E. 1983. Taste aversion and frugivore preference. *Oecologia* 56:117-120.

Sørensen, A.E. 1984. Nutrition, energy and passage time: experiments with fruit preference in european blackbirds (*Turdus merula*). *J. of Animal Ecology* 53:545-557.

Thompson, J.N. en M.F. Willson. 1978. Disturbance and the dispersal of fleshy fruits. *Science* 200:1161-1163.

Turcek, F.J. 1961. *Okologische Beziehungen der Vogel und Geholze*. Bratislava.

Valone, T.J. en S.L. Lima. 1987. Carrying food items to cover for consumption: the behaviour of ten bird species feeding under the risk of predation. *Oecologia* 71:286-294.

Vries, V. de. 1939 a. Verspreiding van plantenzaden door vogels. *DLN* 43:210-215.

Vries, V. de. 1939 b. Verspreiding van bessendragende planten door vogels op de Noordzee-eilanden. *DLN* 43:245-250.

Vries, V. de. 1939 c. Voederingsproeven met spreeuwen. *DLN* 43:279-284;308-312.

Willson, M.F. 1986. Avian frugivory and seed dispersal in eastern north america. In: R.F. Johnston (ed.). *Current ornithology* Vol. 3. Plenum Press. New York-London. pp 223-279.

Tabel 1. Het voorkomen van planten als functie van de habitatkwaliteit (+ geschikt, - ongeschikt) en de mogelijkheden voor verbreding (+ zaden bereiken wel, - niet de plek). Van de vier onderscheiden situaties kunnen planten zich alleen in situatie 1 handhaven (zie tekst voor uitleg).

situatie	LANGEEVEN				MANDER				VASSE			
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
HABITAT	+	-	+	-	19	29	32	23	5	3	2	1
VERBREIDING	+	+	-	-	72	57	50	63	26	15	5	7
PLANTEN	+	-	-	-	1.5	1.0	0.5	6.0	20.1	23.5	23.3	28.4
					3	1	2	2	11	6	7	8

Tabel 2. Landschapkenmerken van drie onderzochte gebieden in NO-Twente: Langeveen (open ontginningslandschap) - Mander (houtwallen landschap) - Vasse (landschap met bosjes en houtwallen). Gegevens zijn ontleend aan topografische kaarten 1:25.000 28E/F en verdeeld per landschapstype over vier 1 km<sup>2</sup> blokken.

situatie	LANGEEVEN				MANDER				VASSE			
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
Dichtheid bomenrijen (m/ha)	53	31	40	32	19	29	32	23	5	3	2	1
Dichtheid houtwallen (m/ha)	0	10	11	3	72	57	50	63	26	15	5	7
Oppervlakte aan bos (ha)	3.8	0.5	0.6	0.4	1.5	1.0	0.5	6.0	20.1	23.5	23.3	28.4
Aantal bosjes	3	1	2	2	2	2	2	8	11	6	7	8

Tabel 3.

DATUM/TOTAAL	LANGEEVEN				MANDER				VASSE					
	17/9	23/9	7/10	30/10	18/9	24/9	10/10	31/10	16/9	25/9	9/10	29/10	TOTAAL	
1 Merel	1	2	3(10)	3(2)	21	7(13)	16(1)	2	1(2)	42	4	8	4(1)	23
Zanglijster	1	1	4(2)	(1)	8	2(1)	7(6)	4	(1)	21	(2)	4(1)	7	5
Roodborst	1	1	1	1	1	1	2	1	4(1)	9	4	4	2	8
Totaal				30(15)					72(25)					60(4)
2 Spreeuw	(259)	62(726)	15(35)	27(76)	1200	(30)	26(42)	(278)	376	(39)	(108)	(3)	(45)	195
Kramsvogel	1	1	(46)	47	47	(198)	198	(198)	198	3(30)	33	33	33	278
Koperwiek			(4)	3(79)	86	(1)	(6)	(98)	105	(15)	(6)	21	21	212
Grote lijster	1(23)	25(1)	23(11)	84	84	(7)	7(6)	(6)	26	(2)	2	2	2	112
Totaal				1417(1260)				705(672)					251(248)	2373(2180)
3 Vlaamse gaai	2	4	4	1	11	2	6(1)	3(5)	1	18	1(1)	9	5	16
# soorten:														
frugivoren	5	6	6	6	8	6	7	5	8	8	6	5	6	8
totaal	10	16	17	19	28	16	20	15	22	28	16	21	19	32
# individuen:														
frugivoren	287	822	111	238	1458	63	121	21	590	795	53	132	40	102
totaal	310	870	301	364	1845	140	196	54	694	1084	88	242	138	202
% frugivoren	93	94	37	65	79	45	62	39	85	73	60	55	29	50
														49

Tabel 3. Abundantie en aantal soorten van longitudinale (1) en transversale (2) zaadverbreiders en aantal vlaamse gaaien (3) in drie verschillende landschapstypen. Per telling is tevens het totale aantal waargenomen vogels van een soort op 10 telpunten aangegeven. Tussen haakjes staat het aantal door- en overgevlogen vogels.





Tabel 6.

Fenologie van besdragende kruidenten, struiken en bomen in drie houtwaltransecten van 50 m (C-D-E) in Reutum en Mander (NO-Twente) in najaar 1986. Elk transect was verdeeld in 10 stukken van 5 m en de presentie van besdragende individuen was gescoord voor elk stukje en cumulatief per soort en per periode in de tabel weergegeven. Periode I: Aug.25/Sept.11; II: Sept.12/26; III: Sept.27/Okt.8; IV: Okt.9/30.

Landschapstype: transecten: periodes:	REUTUM				E				C+D+E				
	I	II	III	IV	I	II	III	IV					
<i>Sorbus aucuparia</i>	7	7	4	2	5	5	5	1	8	8	3	2	57
<i>Lonicera periclymenum</i>	5	7	7		6	8	4		4	6	3		50
<i>Rubus fruticosus</i>	6	7	7		3	4	2		5	3	2		39
<i>Crataegus laevigata</i>					1	1	1	1	3	3	4	4	18
<i>Viburnum opulus</i>													1
<i>Solanum dulcamara</i>									6	8	9	7	30
<i>Frangula alnus</i>									2	2	1	1	6
<i>Sambucus nigra</i>													1
TOTAAL	18	22	18	2	15	18	13	3	28	30	24	15	206

Landschapstype:

MANDER

C

Transecten: Periodes:	MANDER				E				C+D+E				
	I	II	III	IV	I	II	III	IV					
<i>Sambucus nigra</i>													
<i>Crataegus laevigata</i>					6	7	7	11	1	1	2	2	37
<i>Sorbus aucuparia</i>	1	1	1						4	3	3	3	13
<i>Rubus fruticosus</i>	1	1							1	1			3
<i>Lonicera periclymenum</i>									1				2
TOTAAL	2	2	1	0	6	7	7	11	7	5	5	5	56

Tabel 7.

Gemiddeld aantal vruchten van drie soorten besdragende struiken na 4 dagen nog beschikbaar voor vruchteneters (vogels). Aantal vruchten bij aanvang van het experiment bedroeg voor *Sambucus racemosa* 20, *S. nigra* 10 en *Viburnum opulus* 6. Verschillen in aantal overblijvende vruchten zijn geanalyseerd tussen houtwaltypen (1 = losstaande bomen en singels; 2 = houtwal met aaneengesloten boomlaag en variabele struiklaag; 3 = gekapte houtwal met overstaanders en dichte struik/jonge boomlaag) en tussen gebieden (1 = Langeveen; 2 = Mander; 3 = Vasse).

Analyse	Soort	1	2	3	F-value	P
Tussen gebieden (N=8)	<i>Sambucus racemosa</i> (20)	13,1	12,4	13,8	0,048	n.s.
	<i>Sambucus nigra</i> (10)	7,4	7,3	6,9	0,056	n.s.
	<i>Viburnum opulus</i> (6)	3,8	5,0	5,6	1,713	n.s.
Tussen elementen (N=14)	<i>Sambucus racemosa</i> (20)	18,5	16,9	8,1	10,321	P<0,001
	<i>Sambucus nigra</i> (10)	7,4	8,9	3,4	12,461	P<0,001
	<i>Viburnum opulus</i> (6)	5,2	5,4	4,3	1,519	n.s.

Appendix I. Lijst van genera van (mogelijk) vruchtenetende vogels gedurende de zomer en herfst in NO-Twente.  
 Verklaring van de tekens ? = geen waarnemingen, maar vermoedelijk ook vruchten in het menu  
 " = hoofdzakelijk zaadpredatoren \* = belangrijke zaadverbreiders

PHASIANIDAE "	Perdix, Phasianus
COLUMBIDAE "	Columba, Streptopelia
PICIDAE	Dryocopus(?), Dendrocopos
TURDIDAE	Erdachius*, Saxicola(?), Phoenicurus(?), Turdus*
SYLVIIDAE	Hippolais(?), Sylvia*, Phylloscopus(?)
PARIDAE "	Parus
ORIOOLIDAE	Oriolus(?)
CORVIDAE	Corvus*, Pica, Corvus
STURNIDAE	Sturnus*
FRINGILLIDAE "	Fringilla, Serinus, Carduelis, Pyrrhula, Coccothraustus
EMBERIZIDAE "	Emberiza

Appendix II. Lijst van belangrijkste soorten besdragende kruidenten, struiken en bomen in NO-Twente.  
 Verklaring van de afkortingen bij de kleur van vruchten: R = rood, oranje, geel (soms polymorfhisme)  
 B = blauw Z = zwart, donkerpaars.

Vruchttijd is afgeleid van de bloeitperiode (zie Flora) en op basis van eigen fenologie-waarnemingen in 1986. Nomenclatuur, hoogte en omschrijving van het habitat naar Van der Meijden et al. (1983).

Familie	Soort	Hoogte (m)	Kleur	Vruchttijd	Groei vorm	Habitat
.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
CYMNOSPERMAE	Juniperus communis	0.3 - 10.0	B/Z	Sept.-Nov.	Struik/boom	Stuifzanden, heidegrond
CUPRESSACEAE	Taxus baccata	3.0 - 18.0	R	Sept.-Okt.	Boom	Loofbossen op goede grond, aangeplant
TAXACEAE	Dicotyledones					
ANGIOSPERMAE -						
ROSACEAE	Rubus idaeus	0.6 - 1.5	R	Juni-Sept.	Struik	Kapvlakten, open plekken in bossen, struwelen
	Rubus fruticosus	0.5 - 1.5	Z	Juli-Okt.	Struik	Bosranden, ruigten, in bossen
	Sorbus aucuparia	3.0 - 9.0	R	Juli-Okt.	Struik/boom	Bossen, houtwallen
	Amelanchier lamarkii	2.0 - 12.0	Z	Mei-Juni	Struik/boom	Bosranden, houtwallen, kapvlakten
	Crataegus laevigata	1.8 - 4.5	R	Aug.-Dec.	Struik	Loofbossen, struweel op goede grond
	Crataegus monogyna	1.8 - 4.5	R	Aug.-Dec.	Struik	Heggen, struwelen, ook in bossen
	Prunus serotina	3.0 - 20.0	Z	Juli-Sept.	Struik/boom	Bossen, vooral op droge, zure grond
	Prunus padus	3.0 - 15.0	R/Z	Mei-Juli	Struik/boom	Vochtige loofbossen, houtwallen, struwelen
	Prunus avium	3.0 - 20.0	R/Z	Mei-Juli	Struik/boom	Loofbossen op goede grond, ook houtwallen
	Prunus spinosa	1.5 - 3.0	B/Z	Aug.-Okt.	Struik	Heggen, bosranden, lichte plekken in bossen
AQUIFOLIACEAE	Ilex aquifolium	1.5 - 10.0	R	Sept.-Feb.	Struik	Loofbossen (humusrijk, niet te droog)
CELASTRACEAE	Euonymus europaeus	1.5 - 6.0	R	Juni-Aug.	Struik	Heggen, bosranden, lichte loofbossen, duinen
RHAMNACEAE	Rhamnus catharticus	1.5 - 3.0	Z	Juni-Okt.	Struik	Kreupelhout, bossen op zure grond
	Frangula alnus	2.0 - 4.0	R	Juli-Okt.	Liaan	Heggen, struwelen, ruderale plekken, berm en
CUCURBITACEAE	Bryonia cretica	0.9 - 2.8	B/Z	Aug.-Okt.	Struik	Loofbossen, heggen op goede grond
CORNACEAE	Cornus sanguinea	3.0 - 12.0	Z	Feb.-Mei	Liaan	Bossen, houtwallen op goede grond
ARALIACEAE	Hedera helix	0.3 - 2.0	R	Juli-Nov.	Kruid	Bosranden, struwelen, broekbossen, duinen
SOLANACEAE	Solanum dulcamara	0.05 - 0.6	Z	Juli-Nov.	Kruid	Ruderale plekken, wegbermen, bouwland, tuinen
	Solanum nigrum	3.0 - 6.0	R	Aug.-Okt.	Struik	Heggen, bosranden, ruderale plekken, duinen
CAPRIFOLIACEAE	Sambucus racemosa	3.0 - 6.0	R	Aug.-Okt.	Struik	Heggen, bosranden, ruderale plekken, duinen
	Sambucus nigra	1.5 - 3.0	R	Sept.-Okt.	Struik	Loofbossen, struwelen, duinen
	Viburnum opulus	2.0 - 3.0	R	Juli-Okt.	Liaan	Bossen, struwelen, moerassen
	Lonicera periclymenum	0.15 - 0.3	R	Juli-Okt.	Kruid	Bosrijke streken
ANGIOSPERMAE -	Monocotyledones					
LILLIACEAE	Convallaria majalis	0.07 - 0.2	R	Juli-Sept.	Kruid	Loofbossen, houtwallen op hoge zandgrond
	Maianthemum bifolium	0.3 - 1.0	B/Z	Juli-Okt.	Kruid	Bosrijke streken op hoge gronden
	Polygonatum multiflorum	0.15 - 0.3	Z	Juni-Aug.	Kruid	Dichte loofbossen op goede grond
	Paris quadrifolia					

Appendix III. Vergewichten van vruchten en zaden (mg), aantal zaden per vrucht en  
aandeel van vruchtvlees in het totale gewicht (ratio) van enkele belangrijke  
besdragende kruiden, struiken en bomen in NO-Twente. Voor elke soort zijn 20  
random gekozen vruchten geanalyseerd (m.u.v. Rhamnus, N=11).

Soort	Vrucht+Zaad	Zaad	Vrucht	ƒ zaden/vrucht	ratio vrucht/vrucht+zaad
Maianthemum bifolium	106 +/- 35	29 +/- 10	77 +/- 27	1.8 +/- 0.6	72.6
Sambucus racemosa	107 +/- 15	8 +/- 2	99 +/- 14	3 +/- 0	92.5
Sambucus nigra	115 +/- 19	9 +/- 2	106 +/- 18	3.0 +/- 0.2	92.2
Rhamnus catharticus	275 +/- 65	44 +/- 20	231 +/- 49	1.4 +/- 0.8	84.0
Frangula alnus	287 +/- 75	51 +/- 13	236 +/- 66	2.4 +/- 0.5	82.2
Crataegus laevigata	333 +/- 75	?	?	2 +/- 0	?
Ilex aquifolium	341 +/- 43	104 +/- 16	237 +/- 31	3.7 +/- 0.5	69.5
Solanum dulcamara	351 +/- 64	41 +/- 9	310 +/- 61	22.4 +/- 4.3	88.3
Viburnum opulus	368 +/- 76	32 +/- 4	335 +/- 73	1 +/- 0	91.0
Sorbus aucuparia	399 +/- 82	?	?	2.7 +/- 1.3	?
Taxus baccata	515 +/- 96	79 +/- 6	436 +/- 97	1 +/- 0	84.7
Prunus serotina	556 +/- 108	103 +/- 21	453 +/- 92	1 +/- 0	81.5
Prunus spinosa	2317 +/- 1124	217 +/- 60	2100 +/- 1071	1 +/- 0	90.6