

## Over vogels, bessen en bossen

**Tussen vogels en bossen bestaan wederkerige relaties. Enerzijds kan door natuurlijke oorzaken (storm, begrazing, ziekte en plagen) en menselijke activiteiten (houtkap) de vegetatiestructuur van bossen drastisch veranderen en daardoor de samenstelling van bosvogelgezelschappen. Anderzijds kunnen vogels, op hun beurt, door het eten van bessen en verbreiden van zaden lokaal de aard en snelheid van de successie in bossen richting geven. Deze relatie is evenals strooiselvertering door insecten of begrazing door grote herbivoren van belang in het regeneratieproces van plantesoorten en daarmee voor het behoud van biologische diversiteit in boscossystemen.**

In deze bijdrage worden beide relaties getypeerd op de schaal van een afzonderlijk bos en van het omringende landschap. De interactie tussen vogels en besdraagende planten krijgt hierin speciale aandacht, omdat dit in Nederland nauwelijks nog onderwerp van studie is geweest. Dit is jammer, omdat zaaddispersie belangrijk kan blijken te zijn voor een aantal thema's als natuurontwikkeling, versnippering, verschuiving van soortarealen a.g.v. het broeikas-effect en invasie van uitheemse plantesoorten (Debusche en Ienmann 1990, Van Groenendaal en Kalkhoven 1990, Ketner 1990).

### Landschap, bossen en bosstructuur

Het Nederlandse onderzoek naar de betekenis van de structuur van bossen voor de vogelrijkdom dateert van zo'n tien jaar geleden en had ten doel de veranderingen in het beheer van bossen ten gunste van een verrijking van o.m. de avifauna te onderbouwen (Opdam & Schotman 1986). De laatste vijf jaren is het onderzoek een andere richting ingeslagen. De schaal van onderzoek is van ecotoop naar landschapsniveau verschoven. Was eerst de betekenis van aspecten van de habitat-kwaliteit van bossen voor vogels onderwerp van studie, nu gaat het vooral om de betekenis van oppervlakte, biogeografische ligging, isolatie en verbinding van bossen op de samenstelling van bosvogelgezelschappen aan te geven. Het concept van de metapopulatie (Opdam 1987) is een belangrijk richtsnoer.

Twee factoren zijn van wezenlijk belang voor het reproductie-succes van vogels en het handhaven van stabiele populaties, namelijk voedselaanbod en nestgelegenheid (Opdam en Schotman 1986). Beide factoren hangen nauw samen met de aard van de begroeiing, en verandering hiervan heeft gevolgen voor de kans op handhaven van vogelsoorten.

### Interne kenmerken

Tussen kenmerken van de vegetatiestructuur van bossen zelf, de interne kenmerken, en aspecten van de vogelbevolking (meestal soortenrijkdom, vaak uitgesplitst voor ecologische groepen) is een aantal correlatieve verbanden gevonden.

De lagendiversiteit, d.i. de verdeling van de totale biomassa over het aantal aanwezige vegetatielagen in een bos, neemt in de loop

van de successie toe, parallel aan de diversiteit van bosvogels. Na de jonge fase is het de dichte fase (zie Londo 1991) met veel struiksoorten waar de dichtheid en soortenrijkdom aan vogels een eerste piek vertoont. Het zijn vooral loofzangertjes en lijsterachtigen die domineren. Deze fase gaat via de stakenfase over in de boomfase. De bomen zijn nu volgroeid en vervullen optimaal hun diverse ecologische functies (verschaffen van voedsel, nestgelegenheid etc.). Nu hebben ook de stamfoerageerders en holenbroeders (spechten, boomkruipers, mezen etc.) een plekje kunnen verwerven. Er is sprake van een tweede maximum (Opdam en Schotman 1986). In een zelfregulerend bos komen al deze fasen in de ruimte gespreid voor in een mozaïek-patroon. In door de mens beheerde bossen, zijn bossen met schermkap en percelen die sterk verschillen in tijdstip van aanplant en houtkap alternatieven om lokaal alle bosvogelsoorten overlevingskansen te bieden.

Heterogeniteit, d.i. de horizontale structuurvariatie, hangt nauw samen met het vorige kenmerk. In aangeplante bossen zoals den- en beukenbossen laat de boomlaag weinig licht door op de bosbodem en is er geringe kans op ontwikkeling van een struiklaag. In meer natuurlijke bossen zijn gaten in de begroeiing van steeds wisselende omvang aanwezig, waardoor verjonging van het bos mogelijk wordt. Doorbreken van de boomlaag door een of andere verstoring zet dus een groot aantal veranderingen in werking: een heterogeen patroon met plaatselijk verjonging zorgt er tevens voor dat de soortenrijkdom aan houtige gewassen toeneemt. Meer houtige gewassen in een bos betekent meestal ook meer

vogelsoorten, maar in wezen kan dit verband houden met lagendiversiteit en/of heterogeniteit. Iedere boomsoort heeft door z'n specifieke architectuur en groei-vorm direct invloed op beide factoren. Daarnaast wordt dood hout vaak genoemd als zijnde belangrijk voor holenbroeders en stamfoerageerders, omdat het makkelijker is een nestholte te hakken in dood hout en de beschikbaarheid aan insecten hoger is. Als gevolg van zure regen lijken de spechten in Nederland goede tijden door te maken.

### Externe kenmerken

Inmiddels is gemeengoed geworden dat niet alleen de kwaliteit van het habitat het voorkomen van bosvogels bepaalt, maar ook de oppervlakte van het bos zelf en kenmerken van het omringende landschap, de externe kenmerken.

De oppervlakte van het bos is een goede schatter van de soortenrijkdom. Naarmate de oppervlakte toeneemt stijgt het aantal soorten vogels (Van Dorp en Opdam 1987). Voor een succesvolle vestiging van een soort moet het bos minstens zo groot zijn als één territorium. Deze minimum-eisen verschillen per soort, van <0.5 ha (Fitis) tot >10 tot 100 ha (Zwarte specht). Ook is aannemelijk gemaakt dat de kans op voorkomen van een soort als functie van de oppervlakte kan afhangen van de regionale abundantie van die soort (Van Dorp en Opdam 1987). Aan de rand van het verspreidingsgebied zijn de aantallen van een soort altijd lager dan in het centrum van het areaal. Als gevolg van herhaaldelijk lokaal uitsterven worden kleine bosjes in dicht bevolkte streken sneller weer bezet (blijven dus korter onbezet) dan in minder dicht bevolkte streken.

De ligging van een bos in het landschap, en dan met name de

afstand tot het kerngebied van een soort en de barrièrewerking bepalen de mate van isolatie van een bos voor bosvogels. Geïsoleerde bossen zijn evenals kleine bosjes vaak minder rijk aan soorten dan niet-geïsoleerde bossen. Voor vogels met een geringe dispersie-capaciteit (soorten van stabiele habitats) kunnen veraf gelegen bosjes onbereikbaar blijven. Extra variatie in de vogelbevolking wordt teweeg gebracht door de grilligheid van het weer (milieu-stochasticiteit). Strenge winters resulteren bijvoorbeeld in een hoge wintersterfte onder de standvogels, maar niet onder de trekvogels. Natte koele zomers kunnen een nadelig effect hebben op de reproductie van vogels. Ook de populatie-dynamiek van prooidieren, bijvoorbeeld schommelingen in de aantallen larven van vlinders (Lepidoptera) kunnen de aantallen van bepaalde vogelsoorten sterk beïnvloeden (Holmes et al. 1986).

Het is goed om nog eens te realiseren dat in werkelijkheid de samenstelling van bosvogelgezelschappen bepaald wordt door een complex samenspel van alle bovengenoemde factoren, en dat vogelsoorten hier bovendien verschillend op kunnen reageren. Er is meer onderzoek nodig om dit samenspel verder te ontrafelen en het is niet juist de aandacht te beperken tot sec de habitat-kwaliteit, oppervlakte of isolatie van bossen.

### Vogels en de verbreiding van besdragende planten

We hebben gezien dat in een bos de aard van de begroeiing in hoge mate de habitat-selectie van de aanwezige vogels bepaalt. Het is interessant om te vragen of, omgekeerd, vogels ook een invloed kunnen hebben op de aard van de begroeiing? Deze invloed zal niet direkt zijn zoals bij begrazing door grote herbivoren of aan-

tasting van bomen door insectenplagen het geval is, maar veeleer indirekt. Uit de literatuur is reeds lang bekend dat sommige vogels graag bessen eten (Ridley 1930, Van der Pijl 1983), en door het transport van zaden een bijdrage leveren aan het in stand houden van plantenpopulaties (Howe en Smallwood 1982, Herrera 1985). Sommige vogelsoorten zijn voor hun voeding namelijk geheel of gedeeltelijk afhankelijk van bessen, gedurende tenminste een deel van het jaar (Snow en Snow 1988; Willson 1986). Door vogels komen zaden op veel verschillende plekjes terecht, elk met een zekere kans te kiemen en uit te groeien tot adulte reproductieve individuen (Murray 1986). Er zijn natuurlijk nog andere filters (mechanismen) in het spel die daadwerkelijk de vestiging van planten bepalen, zoals predatie van zaden, herbivorie van zaailingen, verstoringen in het milieu ('disturbances'), concurrentie etc. Maar dit doet niet af aan de potentieel grote rol die vruchtenetende vogels uitoefenen in de dynamiek van plantesoorten; deze rol is ook uniek in de wereld van de vogels. Vogels als architecten en uitvoerders van hun eigen voorkeurshabitat!

### Mutualismen tussen vogels en besdragende planten

Het eten van vruchten (frugivorie) en verbreiden van zaden door vogels (ornithochorie) houdt voor beide deelnemers een voordeel in, vergelijkbaar met de bestuiving van bloemen door insecten. Een dergelijke interactie wordt een mutualisme genoemd. De plant verschaft de vogel vlezig vruchten met een zekere voedingswaarde en de vogels zorgen voor het transport van zaden naar geschikte plekjes voor kieming en vestiging. In de evolutie zijn dergelijke betrekkingen door weder-

zijdse aanpassing steeds hechter geworden en spreekt men van "diffuse co-evolutie" tussen beide deelnemers (Herrera 1985). Het resultaat is meestal dat één vogelsoort de bessen van meerdere plantesoorten verorbert en dat één plantesoort voor de verbreding van haar zaden van meerdere vogelsoorten (en soms ook zoogdieren) gebruik maakt.

Het aantal vogelsoorten dat een plantesoort 'in dienst heeft' kan uiteenlopen. Voor bijvoorbeeld *Casearia corymbosa* (Flacourtiaceae), een boomsoort uit het tropisch regenbos van Costa Rica, zorgen één cotinga en drie toecan-soorten voor de zaadverbreding (Howe 1984). De geassocieerde vogelsoorten echter zijn bepaald niet kieskeurig en eten daarnaast vruchten van tal van andere uiteenlopende levensvormen, bomen, epiphyten en lianen. Bij ons zou een soort als Eenbes (*Paris quadrifolia*) geheel afhankelijk kunnen zijn van maar één soort, bijvoorbeeld de merel. Plantesoorten met kleine waterige vruchten, die per stuk niet veel 'kosten', trekken vaak tientallen vogels van uiteenlopende pluimage aan, zowel zaadpredatoren, opportunisten als specialisten. In de tropen is dat bijvoorbeeld de vijgeboom (*Ficus* spp.), in onze streken de Gewone vlier (*Sambucus nigra*).

Een dispersie-systeem met slechts enkele zaadverbreiders is zeer delicaat en uiterst gevoelig voor verstoringen. Locale extinctie van de zaadverbreiders bijvoorbeeld kan op de lange termijn gevolgen hebben voor de instandhouding van lokale populaties van bomen. Maar ook omgekeerd; het verdwijnen a.g.v. houtkap van soorten die vruchten produceren in perioden van voedselschaarste, kan voor vogelpopulaties op korte termijn reeds funeste gevolgen hebben en een keten van extincties in ver-

bonden taxa (zoogdieren, insecten etc.) tot gevolg hebben (Howe 1984). Een dispersie-systeem met diverse contribuanten is daarentegen robuust en minder gevoelig voor habitatveranderingen.

### Strategie van vruchtenetende vogels

Vogels verschillen in de kwaliteit van de service die ze aan planten verlenen. Er zijn vogels die het niet om de vruchten te doen is, maar juist om de zaden, de zaadpredatoren. Voorbeelden zijn Goudvink, Groenling, Houtduif. Andere soorten eten wel het vruchtvlees, maar laten de zaden ter plekke vallen of verteren half de zaden in het maagdarmkanaal en dragen dus niet echt bij tot de verbreding van de soort (opportunistische vruchteneters). Voorbeelden zijn kraaiachtigen en mezen. Een betrekkelijk kleine groep van vogelsoorten bestaat uit betrouwbare, efficiënte zaadverbreiders. Bij bezoek aan een vruchtboom eten deze vogels slechts een gering aantal vruchten, scheiden in dekking snel de zaden van het vruchtvlees en spugen of poepen vervolgens de zaden uit in kiemkrachtige conditie (Herrera 1985, Wheelwright 1988). Voorbeelden zijn merel, zanglijster, grote lijster, kramsvogel, koperwiek, spreeuw, roodborst en soms ook de pestvogel. Met name de merel is in Neder-

land van groot belang, omdat de soort het gehele jaar aanwezig is, talrijk voorkomt in uiteenlopende habitat-typen en een grote voorkeur voor bessen aan de dag legt. Hij kan met recht de toecan van de Lage Landen worden genoemd. Een andere categorie van zaadverbreiders betreft vogels (gaaïen en notenkrakers) die op vele plekjes kleine voedselvoorraden van eikels, dennezaden en hazelnoten aanleggen om deze in periode van voedselschaarste aan te spreken, maar deze niet altijd terug kunnen vinden (Smith en Reichman 1984).

Voor een onderzoek naar de verbreding van besdragende planten in een houtwallengebied in Twente (Van Dorp 1987) zijn de 'betrouwbare' verbreiders onder de vruchtenetende vogels ingedeeld in twee groepen, de zgn. longitudinale en transversale zaadverbreiders. Ze worden zo aangeduid, omdat in een houtwallengebied de ene groep (L) vogels zich overwegend in de lengterichting van een houtwal beweegt, terwijl de andere groep (T) vogels meer een dwarse gedrag vertoont. Belangrijk is de constatering dat L-soorten een gering actie-radius hebben (10-100m), zelden de dekking van het struikgewas verlaten en meestal alleen of in kleine groepjes opereren, en in de herfst vrijwel uitsluitend bessen eten. T-soorten daarentegen hebben een groot actie-

**Tabel 1.**

Vogels als verbreiders van besdragende planten; kenmerken van longitudinale en transversale zaadverbreiders.

Kenmerken	Longitudinaal	Transversaal
Actie-radius	gering (10-100 m)	groot (100-1000 m)
Sociabiliteit	solitair - kleine groepjes	kleine - grote groepen
Voedsel	bessen	bessen + insecten
Landschap	besloten (bossen)	open (cultuurgronden)

L-soorten LONGITUDINALEN - Roodborst Zanglijster Merel

T-soorten TRANSVERSALEN - Grote lijster Koperwiek Kramsvogel - Spreeuw

radius (100-1000 m), opereren op landschapsschaal in relatief grote groepen (10-tallen tot 100'den) en eten naast bessen ook veel insecten (Tabel 1).

De besdragende plantesoorten die beide groepen van vogels 'in beheer hebben' zijn in de gematigde luchtstreken vooral struiken en kleine boomsoorten. Van Ruremonde & Kalkhoven (1991) vonden in 43 kleine bosjes in oostelijk Nederland 26 soorten besdragende planten, waarvan 20 struik- en boomsoorten, 3 lianen en 3 overblijvende kruiden. De vruchten van deze besdragende plantesoorten verschillen nogal in voor vogels belangrijke kenmerken zoals het aantal zaden per vrucht, het gehalte aan water, vetten en eiwitten en de diameter van de vrucht. Dergelijke gegevens over de chemie van wilde en verwilderde besdragende soorten in Nederland ontbreken helaas. Afhankelijk van de grootte van de bekopening, maaginhoud en dieetbehoeften proberen vogels efficiënt qua tijd en energie te fou-rageren. Ze proberen zoveel mogelijk hun aanwezigheid in een vruchtboom te beperken om het risico van predatie door stootvogels te verkleinen en bij het hanteren van de vruchten de energiekosten zo laag mogelijk te houden (Denslow en Moermond 1982). Vogels doen dus aan een kosten/baten analyse en nemen voortdurend beslissingen over welke vruchten, waar en wanneer te eten.

### Consequenties van dispersie van zaden

De betekenis van frugivorie en zaadverbreiding zit niet zozeer in een verhoging van de kiembereidheid van zaden, maar in het feit dat zaden (1) ontsnappen aan de hoge predatie-druk onder de ouderplant door muizen, insecten etc. en (2) geschikte plekken voor kieming en vestiging ('safe sites')

**Tabel 2.**

a) Depositie van zaden van besdragende planten onder Hulst (*Ilex aquifolium*) bomen in een loofbos in NO-Twente (n=36 zaadvallen van 0.25 m<sup>2</sup>). Vermeld is het totaal aantal zaden na 7 controles over een periode van 93 dagen van oktober t/m december 1987.

Soort	# Zaden	Percent
<i>Ilex aquifolium</i>	5942	63.3
<i>Sorbus aucuparia</i>	1351	14.4
<i>Sambucus nigra</i>	1321	14.1
<i>Frangula alnus</i>	445	4.7
<i>Rubus fruticosus</i>	249	2.6
<i>Taxus baccata</i>	31	0.3
<i>Lonicera periclymenum</i>	24	0.3
<i>Solanum nigrum</i>	13	0.1
<i>Bryonia cretica</i>	3	0.0
<i>Cornus sanguinea</i>	2	0.0
Totaal	9381	99.8

b) Aantallen *Ilex*-zaden en zaden van 9 andere soorten besdragende planten, uitgesplitst naar geslacht van de Hulst (M=mannelijk, v=vrouwelijk) en de mate van isolatie in het bos (n=12 zaadvallen onder 12 individuen). Geïsoleerd betekent >20 m van een andere Hulst boom, niet-geïsoleerd <5 m.

	"geïsoleerd"		"niet-geïsoleerd"	
	m	v	m	v
<i>Ilex aquifolium</i>	157	366	697	1342
overige spp.	8	124	159	220
Totaal	165	490	856	1562

bereiken, plekjes die zonder tussenkomst van vogels onbereikbaar zouden blijven (Howe en Smallwood 1982). Als vruchten niet worden gegeten, vallen ze op de grond onder de ouderplant, rotten weg of vallen ten prooi aan insecten en muizen. Dispersie in de ruimte is dan minimaal. Op lange termijn kan de lokale populatie sterk in grootte afnemen, met kans op inteelt-depressies en toevallig uitsterven. Dispersie van zaden is dus een absolute noodzaak voor de regeneratie van lokale plantenpopulaties.

Gelet op hun kenmerken, is het aannemelijk dat L-soorten met name de verbreiding van besdragende soorten in het bos zelf, en tussen bossen onderling verzorgen. Dit type vogels is belangrijk

voor de uitwisseling van zaden in het bos zelf (tussen de dichte en de boomfase - disseminatie van zaden tussen stormgaten en het ongestoorde bos en vice versa), maar ook tussen cultuurland (akkerlanden met *Solanum nigrum*) en bos en urbane milieu's (vruchten van exoten als *Cotoneaster*) (zie McDonnell 1988). T-soorten zijn opportunistischer ingesteld en concentreren zich op soorten met grote crops zoals Sporkenhout (*Frangula alnus*), Lijsterbes (*Sorbus aucuparia*) en Gewone vlier (*Sambucus nigra*), die wijd verbreid in het huidige landschap voorkomen. Zij eten veel bessen en verbreiden wel veel zaden, maar vaak naar de verkeerde plekken (akkers en weilanden). Het is bekend dat dispersie van zaden niet volgens het toeval over

de ruimte worden verdeeld, en dat met name afrasteringspaaltjes, keien, donkere plekjes in een bos favoriete plekjes voor vogels om zich te ontdoen van ballast van zaden (Smith 1975). Op de Braamberg, een loofbos in NO-Twente, zijn gedurende 93 dagen (oktober - december 1987) onder hulstbomen alle door vogels gedeponeerde zaden opgevangen (Tabel 2). Hulst (*Ilex aquifolium*) is een twee-huizige soort en verschaft aan vogels protectie (zowel mannelijke als vrouwelijke individuen) en voedsel (alleen vrouwelijke individuen). Over genoemde periode werden 9381 zaden geteld. Interessant is dat op elke twee *Ilex*-zaden 1 'vreemd' zaad werd aangevoerd, af en toe ook zaden van planten die buiten het bos zelf groeien. Dit komt doordat vogels dagelijks meerdere vrucht dragende soorten bezoeken en de zaden van diverse plantesoorten in hun magen mengen, in de samenstelling en verhoudingen waar vogels de voorkeur aangeven. Tevens wordt gesuggereerd dat mannelijke individuen van de Hulst minder (vaak) vogels aantrekken dan vrouwelijke individuen (zij bieden alleen bescherming, geen voedsel) en 'geïsoleerde' individuen minder dan 'niet-geïsoleerde' individuen.

Het komt er dus op neer dat plekken in een bos, en op de schaal van een landschap bepaalde bosjes, verschillen in de kans op vestiging van door vogels verbreide plantesoorten en dat er regelmatig uitwisseling (homogenisatie) van plantezaden uit verschillende habitattypen optreedt, die tot vestiging van nieuwe soorten kan leiden.

### Relevantie van zaaddispersie door vogels

Bestudering van het verschijnsel dispersie is gewenst met het oog op een aantal veranderingen die

zich in het milieu en het landelijke gebied (gaan) voordoen. Hierbij kunnen we denken aan bijvoorbeeld de kolonisatie van braakliggende gronden t.b.v. natuurontwikkeling en nieuw aan te leggen bossen mede t.b.v. de recreatie. Het is niet denkbeeldig dat dispersie van plantezaden door vogels de beperkende factor is in het herstel en ontwikkeling van gewenste levensgemeenschappen, en dat sturing van die ontwikkeling alleen mogelijk is door lokale aanplant van zaadbrokken. Een ander verschijnsel is het mogelijk uitbreken van invasies van besdragende uitheemse plantesoorten, die niet is gewenst. Vogels dragen door het eten van bessen bij aan de verspreiding van dit probleem. Bekend is het beheersprobleem van de Amerikaanse vogelkers (*Prunus serotina*). In tuinen en plantsoenen komen tegenwoordig diverse soorten besdragende plantesoorten voor, o.m. *Cotoneaster* spp., *Phytolacca*, *Parthenocissus*, *Pyracantha* etc. en de bessen worden graag door vogels gegeten. Desondanks komt het tot op heden zelden voor dat deze plantesoorten zich tot een pest ontwikkelen. Debussche en Isenmann (1990) stelden voor de regio van Montpellier (F) vast dat, naast een lokale flora van 65 besdragende taxa, van de 19 uitheemse besdragende plantesoorten er slechts 6 ingeburgerd zijn, en dat daarvan geen enkele soort (nog) een pest is. Naast klimatologische en edafische factoren is de concurrentie om zaadverbreiders (i.c. vogels) een verklaring voor het ontbreken van soorten met een invasie-karakter. Er is ter plekke van nature een grote rijkdom aan bessen waar vogels de voorkeur aan geven en pas later in het seizoen massaal het (sub)urbane milieu intrekken. Echter, het kan niet uitgesloten worden dat exoten alsnog een plaag gaan vormen.

Een mogelijke oorzaak voor verandering van gedrag is de stijging van de gemiddelde temperatuur op aarde a.g.v. het broeikas-effect. Ook voor dit verschijnsel geldt dat de rol van zaaddispersie in het opschuiven van arealen van plantesoorten t.g.v. opwarming nog onvoldoende is onderzocht (Ketner 1990).

### Literatuur:

- Debussche, M. en P. Isenmann (1990). Introduced and cultivated fleshy-fruited plants: consequences for a mutualistic Mediterranean plant-bird system. In: F. di Castri, A.J. Hansen en M. Debussche (eds.), *Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin*. p. 399-416. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- 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.
- Dorp, D. van (1987). Verbreiding van besdragende planten in een Twents houtwallen landschap; een vooronderzoek. Intern rapport RIN Leersum 23 p.
- Dorp, D. van en P. Opdam (1987). Effects of patch size, isolation and regional abundance on forest bird communities. *Landscape Ecology* 1: 59-73.
- Groenendael, J.M. van, en J.T.R. Kalkhoven (1990). Oecologische infrastructuur, zaaddispersie en natuurontwikkeling. In: F. Berendse (red.). *Natuurontwikkeling en landbouw. Agrobiologische thema's 1*. CABO-DLO. p. 67-77.
- Herrera, C.M. (1985). Habitat-consumer interactions in frugivorous birds. In: *Habitat selection in birds*. M.L. Cody (ed). Academic Press, Inc. p. 341-365.
- Holmes, R.T., T.W. Sherry en F.W. Sturges (1986). Bird community dynamics in a temperate deciduous forest: long-term trends at Hubbard Brook. *Ecology* 56(3): 201-220.
- Howe, H.F. (1984). Implications of seed dispersal by animals for tropical reserve management. *Biol. Conservation* 30: 261-281.

- Howe, H.F. en J. Smallwood (1982). Ecology of seed dispersal. *Ann.Rev.Ecol.Syst.* 13: 201-228.
- Ketner, P. (1990). Impact of climate change on flora and vegetation in Western Europe with special emphasis on the Netherlands. In: J.I. Holten (red.). *Effects of climate change on terrestrial ecosystems*. Norsk Institut for Naturforskning Notat 4, Trondheim.
- Londo, G. (1991). *Natuurtechnisch bosbeheer. Natuurbeheer in Nederland. deel 4*. Pudoc Wageningen.
- McDonnell, M.J. (1988). Landscapes, birds, and plants: dispersal patterns and vegetation change. In: J.F. Downhower (ed.). *The biogeography of the island region of western lake Erie*. Ohio State University Press. Columbus, Ohio.
- Opdam, P. (1987). De metapopulatie, model van een populatie in een versnipperd landschap. *Landschap* 4: 289-306.
- Opdam, P. en A. Schotman (1986). De betekenis van structuur en beheer van bossen voor de vogelrijkdom. *Nederlands Bosbouw tijdschrift* 58: 21-33.
- Pijl, L. van der (1983). *Principles of dispersal in higher plants*. Springer Verlag.
- Ridley, H.N. (1930). *The dispersal of plants throughout the world*. Ashford. Reeve.
- Ruremonde, R.H.A.C. van en J.T.R. Kalkhoven (1991). Effects of wood isolation on the dispersion of plants with fleshy fruits. *J. Vegetation Science* 2: 377-384.
- Smith, A.J. (1975). Invasion and ecesis of bird-disseminated woody plants in a temperate forest sere. *Ecology* 56: 19-34.
- Smith, C.C. en O.J. Reichman (1984). The evolution of food caching by birds and mammals. *Ann.Rev. Ecol.Syst.* 15:329-51.
- Snow, B. en D.W. Snow (1988). *Birds and berries*. T.&A.D. Poyser, Calton.
- Wheelwright, N.T. (1988). Fruit-eating birds and bird-dispersed plants in the tropics and temperate zone. *Trends Ecology and Evolution* 3 (10): 270-274.
- Willson, M.F. (1986). Avian frugivory and seed dispersal in eastern North America. In: R.F. Johnston (ed.). *Current ornithology*, vol. 3. Plenum Press. p.223-279.
-