

Verschuivende mozaïeken

Begrazing
Verschuivende
mozaïeken
Veldexperimenten
Kleine grazers

De rol van kleine zoogdieren

Volgens het conceptuele model van de ‘verschuivende mozaïeken’ (Olff *et al.*, 1999) stuurt extensieve begrazing de afwisseling van facilitatie en competitie tussen plantensoorten waardoor meer variatie in de vegetatiestructuur ontstaat. Voor een aantal cruciale stappen van deze theorie ontbreekt nog empirisch bewijs. Wij onderzochten deze stappen en doen in dit artikel verslag van onze verschillende observationele en experimentele studies naar de effecten van begrazing door konijnen en koeien en naar de rol van muizen als zaadverspreiders.

De afgelopen 25 jaar zijn in veel Europese natuurgebieden grote grazers geïntroduceerd met als doel meer variatie in de vegetatiestructuur te krijgen. Deze variatie kan ontstaan doordat grazers de vegetatie op de ene plek kort grazen en op de andere plek juist mijden, doordat ze via hun mest en urine nutriënten verplaatsen, doordat ze de bodem open trappen of juist verdichten, of doordat ze via hun vacht of mest zaden verspreiden. Dit leidt tot nieuwe leefplekken voor tal van planten en dieren. Extensieve begrazing leidt op deze manier over het algemeen ook tot een hogere biodiversiteit (Van Wieren & Bakker, 2008). En daar is het in veel Nederlandse natuurgebieden nu precies om te doen. Maar ondanks de vele grote grazers die momenteel in de Nederlandse natuurgebieden rondlopen, is er nog veel onbekend over de directe en indirecte effecten van begrazing. Er bestaat inmiddels een grote schat aan praktische kennis bij beheerders, maar deze is voornamelijk anekdotisch. Gedegen wetenschappelijk onderzoek naar de directe en indirecte effecten van begrazing is, gek genoeg, tamelijk schaars. Er is dus een belangrijke en urgente taak weggelegd voor onderzoekers om de effecten en processen te onderzoeken en daarover te communiceren en publiceren.

Theorie van schuivende mozaïeken

Een belangrijk conceptueel model van begrazingseffecten is het model van de ‘verschuivende mozaïeken’ (Olff *et al.*, 1999). Volgens dit model leidt extensieve begra-

zing met grote herbivoren tot meer natuurlijke variatie in het landschap, wat weer positieve gevolgen heeft voor de biodiversiteit. Het voorspelt dat uiteindelijk een half-open landschap ontstaat met grasland, ruigten, struweelen en kleine groepjes, of individuele, bomen. Deze vegetatiemozaïeken verschuiven op een cyclische manier in tijd en ruimte. Zo ontstaan ruigten in grasland, ontstaat struweel in ruigten, groeien bomen op in beschermend struweel, sterft struweel waar bomen uitgroeien en ontstaat weer grasland waar bomen sterven. Associatieve resistentie – stekelige of giftige soorten die onbeschermden soorten beschermen tegen vraat – wordt gezien als drijvende factor in dit conceptuele model. Typische struweelsoorten – stekelige struiken als sleedoorn, meidoorn en rozen – bieden namelijk bescherming aan bijvoorbeeld smakelijke eikjes tegen grote grazers.

Studiegebied

Prachtige voorbeelden van associaties tussen stekelige sleedoorns en eiken zijn te vinden in natuurreservaten langs de Overijsselse Vecht: Junner Koeland, Prathoek en Hui en langs de Ems: Borkener Paradijs. Het betreft hier zogenaamde bosweiden: sinds mensenheugenis extensief begraaasd landschap met een zeer hoge en vaak specifieke biodiversiteit. In vroeger tijden was dit landschap zeer algemeen in Europa (Pott & Hüppe, 1991; Vera, 2000), maar tegenwoordig behoort het

CHRISTIAN SMIT EN
JASPER LAURENS
RUIFROK

Dr. Ir. C. Smit Environmental Sciences, Utrecht Universiteit, Postbus 80115, 3508 TC Utrecht
c.smit@geo.uu.nl
MSc J.L. Ruifrok Community and Conservation Ecology group, Universiteit Groningen

Foto Harry van Oosterhout, bvbeeld.nl



Figuur 1 Foto Christian Smit Vlier (*Samubus nigra*) tussen stekelig sleedoornstruweel (*Prunus spinosa*) op Junner Koeland.

Figure 1 Photo Christian Smit Elder (*Samubus nigra*) within thorny Blackthorn (*Prunus spinosa*) at Junner Koeland



Figuur 2 Foto Christian Smit Jonge fijnspar (*Picea abies*) tussen giftige Gele Gentiaan (*Gentiana lutea*) in bosweiden van de Zwitserse Jura.

Figure 2 Photo Christian Smit Seedlings of Norway spruce (*Picea abies*) within poisonous Yellow gentian (*Gentiana lutea*) in grazed wood pasture, Swiss Jura Mountains.

door intensivering van het landgebruik tot de meest bedreigde landschapstypen. Het interessante aan die paar resterende oude bosweiden is dat zij, ondanks de beperkte grootte (12 - 100 hectare), praktisch alle verschillende stadia van de cyclische successie lijken te herbergen. Ideale gebieden dus om theorieën en concepten te testen in het veld.

Bewijs voor associatieve resistentie

Wetenschappelijke studies in deze terreinen laten inderdaad zien dat onbeschermd smakelijke boomsoorten als es en eik ruimtelijk sterk geassocieerd zijn met stekelstruiken (Bakker et al., 2004). Transplantatieproeven met jonge eikjes, binnen en buiten het stekele struweel geplaatst, tonen aan dat de overleving van de jonge eikjes sterk afhangt van de bescherming tegen grazers. Onbeschermd eikjes buiten het struweel worden meegegraasd met de omringende grazige vegetatie en hebben zodoende een veel lagere overlevingskans. Ander ondersteunend bewijs voor associatieve resistentie komt onder andere uit extensief begraasde terreinen in Nederland (Bokdam & Gleichman, 2000; Kuiters & Slim, 2003), Frankrijk (Rousset & Lepart, 1999), België (Van Uytvanck et al., 2008) en Zwitserland (Smit et al., 2005; 2006), figuur 1 en 2. Hiermee wordt de sleutelrol van stekelige en giftige soorten voor de vestiging van verschillende boomsoorten in extensief begraasd landschap aangetoond en het conceptuele model belangrijk ondersteund. Tegelijkertijd is een aantal cruciale onderliggende stappen nog niet onderzocht en een aantal belangrijke vragen niet beantwoord.

Openstaande vragen

Wij proberen aan de hand van een aantal beschrijvende en experimentele studies antwoord te krijgen op de volgende drie hoofdvragen:

1. wat is de rol van kleine en grote grazers bij de uitbreiding van stekelstruiken?

Veel natuurgebieden worden behalve door grote grazers als koeien ook begraasd door kleinere grazers als konijnen. Door een andere lichaamsbouw grazen konijnen selectiever dan koeien en eten in de winter vaker jonge scheuten en bast van houtige soorten. Sleedoornstruweel kan zich vegetatief snel uitbreiden via ondergrondse worteluitlopers richting aangrenzend grasland (Coops, 1988). In hoeverre gaan grazende koeien en konijnen deze vegetatieve uitbreiding van bestaand struweel tegen?

2. waar vestigt nieuw struweel zich in het begraasde landschap?

Dat is immers een voorwaarde om überhaupt struweel-uitbreiding en vestiging van bomen in dat struweel te kunnen krijgen. Voor de vestiging van nieuw struweel dienen de zaden op een geschikte kiemplek terecht te komen en vervolgens te overleven als zaad en zaailing. Deze nieuwe vestiging van jonge sleedoorns heeft de afgelopen 40 jaar niet of nauwelijks plaatsgevonden op het Junner Koeland (mondelijke mededelingen M. Gleichman en H. Olff) en is dus een zeldzaam proces. We willen dus eerst weten hoeveel jonge sleedoornzaailingen überhaupt aanwezig zijn en op wat voor soort plekken. Verder worden sleedoornbessen door lijsterachtigen gegeten en uitgepoept als zaden in een flats. Deze verspreide zaden zijn echter zeer voedzaam voor muizen en worden snel verzameld en opgegeten gedurende voedselschaarste in de winter. Wij willen dus ook weten of de overleving van door vogels verspreide zaden afhangt van het type vegetatie waar de flatsen in terecht komen, en in hoeverre de overleving van sleedoornzaailingen afhangt van die verschillende vegetatietypen.

3. hoe komen de zaden van de eik in dat beschermde struweel terecht?

Verschillende studies tonen aan dat jonge boompjes gebaat zijn bij bescherming tegen grote grazers. In het Junner Koeland groeien de eikenzaailingen alleen binnen sleedoornstruweel op tot prachtige alleenstaande individuen. Maar hoe zijn de zaden van de eik ooit in dat struweel gekomen? De Vlaamse gaai (*Garrulus glandarius*) is een belangrijke verspreider van eikels, maar deze vermijdt dicht struweel en verstopt eikels bij voorkeur in kort grasland (Den Ouden et al., 2005). Kort grasland is geen veilige omgeving voor opgroeiende jonge eikjes vanwege de voorkeur van grote grazers voor deze vegetatie. Een wellicht betere kandidaat voor verspreiding richting struweel is de bosmuis (*Apodemus sylvaticus*) en, in mindere mate, de rosse woelmuis (*Clethrionomys glareolus*). Deze muizen verstoppen in de herfst grote hoeveelheden zaden onder de grond, als voedselvoorraad voor de winter en deze verspreiding is mogelijksterk gericht op predatorveilig struweel. Zaadverspreiding door muizen zou dus, naast de reeds beschreven associatieve resistentie, een goede tweede verklaring kunnen zijn voor de waargenomen associaties tussen eik en struweel.

Methoden

Effecten van grote en kleine grazers.

Om de effecten van koeien en konijnen op de vegetatieve uitbreiding van bestaand struweel te onderzoeken werden begin 1998 tien getrapte *exclosures* opgezet in grasland, direct grenzend aan sleedoornstruweel; vijf in Junner Koeland, vijf in Prathoek. Elke *exclosure* bestaat uit drie compartimenten van elk 9 x 4 meter met een eigen begrazingsbehandeling. Eén compartiment is toegankelijk voor zowel koeien als konijnen, één alleen voor konijnen en één compartiment is afgesloten voor zowel koeien als konijnen. Een compartiment waar alleen koeien toegang tot hebben en konijnen niet blijkt in de praktijk moeilijk te realiseren en is daarom achterwege

gelaten. Gedurende drie jaar werd de uitbreiding van sleedoorstruweel in de compartimenten bepaald door het aantal vegetatieve uitlopers te tellen en daarvan de diameter en de hoogte te meten. Aan de hand hiervan hebben we het sleedoorvolume binnen elk compartiment berekend en onderling vergeleken.

Vestiging van nieuw struweel.

In het voorjaar van 2007 voerden we allereerst een inventarisatie uit in het Junner Koeland om te bepalen waar en hoeveel jonge sleedoorzaailingen er zijn. De aange troffen jonge zaailingen zijn gemarkeerd, opgemeten en de specifieke groeiplaatsomstandigheden (bodem en vegetatie) zijn genoteerd en vergeleken met die van een gelijk aantal random geselecteerde controleplekken zonder zaailingen.

Om de overleving van (door vogels verspreide) sleedoorzaden te bepalen hebben we zaden op 60 schaaltes in groepjes van 9 bijeengelegd – ongeveer de grootte van een flats – in drie typen vegetatie: kort grasland, ruigten en struweel. Gedurende 3 maanden zijn de schaaltes herhaaldelijk gecontroleerd op aanwezigheid van zaden. Aan het eind van de proef hebben we bepaald hoeveel muizen

er aanwezig zijn rondom een subselectie van de schaaltes met behulp van Longworth vallen (methode onder andere beschreven in Lange *et al.*, 2003).

Om te bepalen in hoeverre de groei en bescherming tegen grazers voor sleedoorzaailingen afhangt van het type vegetatie hebben we een proef uitgevoerd met de aanplant van 160, ongeveer 20 centimeter hoge, zaailingen in ruigten en in kort grasland, waarvan de helft (80) met een hekje beschermd is tegen grazers (figuur 3). De zaailingen zijn gedurende 2 jaar herhaaldelijk bezocht en hoogte, overleving en schade door herbivoren zijn genoteerd.

Gerichte zaadverspreiding door muizen.

Om te toetsen of muizen eikels gericht naar stekelstruweel verspreiden – en zo de associatie tussen eiken en stekelstruweel mogelijk gedeeltelijk te verklaren – is een eenvoudig maar tijdrovend experiment uitgevoerd. Zo'n 195 eikels zijn uitgeboord, voorzien van een klein magneetje en nummer en weer dichtgemaakt met was. Vervolgens zijn ze neergelegd in vijf vergelijkbare plots van circa één vierkante meter in het Junner Koeland in open grasland langs de struweelrand. De plots zijn voorzien van

Figuur 3 Foto Christian Smit Sleedoorzaailingen geplant in kort grasland (links) en ruigte (rechts) met beschermend hekje tegen begrazing.

Figure 3 Photo Christian Smit Seedlings of Blackthorn planted in short grazed grassland (left) and tall swards (right) fenced against grazing



een stevig hekwerk om predatie van de gezenderde eikels door grotere dieren dan muizen te voorkomen (figuur 4). Nadat alle eikels verdwenen waren – dit duurde tussen de twee en vier weken – hebben we ze weer opgespoord met een magneetdetector in cirkels van 20 meter rondom de plots. Vegetatietype, afstand en richting ten opzichte van het uitlegpunt zijn genoteerd, alsmede de status van de eikel (intact, begraven, opgegeten). Eén plot bleek helaas onbruikbaar doordat grote hoeveelheden oud ijzer in de bodem interfereerden met het signaal van de magneten en is dan ook niet meegenomen in de analyse.

Resultaten

Effecten van grote en kleine grazers.

Na drie jaar blijkt de uitbreiding van het struweel significant te verschillen tussen het afgesloten deel en de begraasde compartimenten (figuur 5). De grootste uitbreiding vindt plaats in het voor koeien en konijnen afgesloten compartiment. Ten opzichte van dit afgesloten deel reduceert begrazing door konijnen de uitbreiding met bijna 70%; door koeien en konijnen samen met bijna 87%. Er is echter geen significant verschil in struweeluitbreiding tussen deze twee begrazingsbehandelingen en keuteltellingen wijzen uit dat ook konijnendichtheden niet verschillen. Begrazing door koeien en konijnen samen reduceert de vegetatieve struweeluitbreiding dus het meest, en het aandeel van konijnen hierin lijkt dus relatief groot. Onze studie wijst op het feit dat begrazing door konijnen een minstens even grote rol kan spelen in de vorming van het landschap als begrazing door grote grazers.

Vestiging van nieuw struweel.

De inventarisatie in het Junner Koeland leverde een veertigtal sleedoornzaailingen op van tussen de vijf en tien jaar oud (Ruifrok, 2007). De sleedoornzaailingen



Figuur 4 Foto Christian Smit Plot met 39 eikels voorzien van magneet toegankelijk voor muizen, maar afgesloten voor grotere herbivoren en vogels

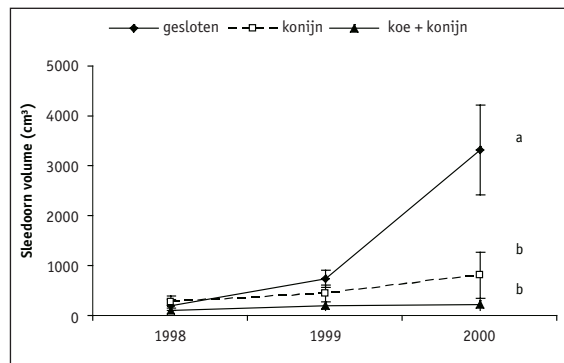
Figure 4 Photo Christian Smit Plot with 39 magnet tagged acorns open to mice but closed for large grazers and birds

gen worden alle gevonden in een vrij specifiek milieu dat sterk verschilt van de random geselecteerde controleplekken zonder zaailingen. Plekken met sleedoornzaailingen hebben een significant hogere pH, hoger bodemvochtgehalte en een hogere omringende vegetatie (Ruifrok, 2007). De omringende vegetatie bestaat uit relatief onsmakelijke soorten als pitrus (*Juncus effusus*), brandnetel (*Urtica dioica*), en krulzuring (*Rumex crispus*). De random gekozen controleplekken zonder sleedoornzaailingen bevatten juist relatief veel smakelijke soorten als gewoon struisgras (*Agrostis capillaris*), rood zwenkgras (*Festuca rubra*) en gewone veldbies (*Luzula campestris*). Mogelijk zijn deze ‘ruigten’ dus geschikte en veilige plaatsen voor sleedoornzaden en zaailingen.

Uit de proef met neergelegde sleedoornzaden blijkt dat

Figuur 5 sleedoornvolume per compartiment (gemiddelde \pm s.e.) in 1998, 1999 en 2000 voor de drie behandelingen: gesloten (geen begrazing), begrazing door konijnen of begrazing door koeien en konijnen. Verschillende letters tonen een significant verschil tussen behandelingen aan in het jaar 2000 voor $p < 0.05$.

Figure 5 Blackthorn volume per compartment (mean \pm s.e.) in 1998, 1999 and 2000 for the three treatments: closed (no grazing), grazing by rabbits and grazing by cows and rabbits. Different letters indicate a significant difference between the treatments in 2000 with $p < 0.05$.



Figuur 6 aantal gevangen bosmuizen (*Apodemus sylvaticus*) en rosse woelmuisen (*Clethrionomys glareolus*) in kort grasland (n=10), ruigte (n=10) en struweel (n=10) na 3 dagen vangen (gemiddelden \pm s.e.). Verschillende letters tonen een significant verschil weer in aantallen bosmuizen (kleine letters) en rosse woelmuisen (hoofdletters) tussen de drie vegetatie typen voor $p < 0.01$.

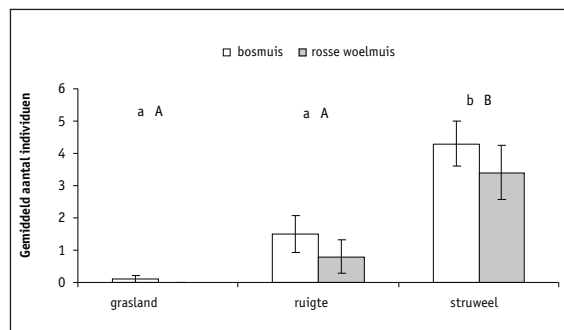


Figure 6 number of captured Wood mice (*Apodemus sylvaticus*) and Bank voles (*Clethrionomys glareolus*) in short grassland (n=10), tall swards (n=10) and shrub thicket (n=10) after three days of catching (mean \pm s.e.). Different letters indicate a significant difference in numbers of wood mice (letters) and bank voles (capitals) between the three vegetation types with $p < 0.01$.

na drie maanden 95% van de zaden onder het struweel verdwenen is. In kort grasland en ruigten is dit 34% en 51%. Deze getallen corresponderen sterk met de aantallen gevangen muizen in elk type vegetatie (figuur 6). Verspreide sleedoornzaden zijn dus relatief veilig voor zaadpredatie door muizen in kort grasland en ruigten. Dit resultaat komt mooi overeen met de slechts in ruigten aangetroffen zaailingen tijdens de inventarisatie op het Junner Koeland.

De geplante zaailingen doen het op alle fronten beter in de ruigten dan in het grasland en in beide vegetatietypen heeft het uitsluiten van herbivoren significant positieve effecten (Ruifrok, 2007). Dit wijst er op dat ruigten aan zaailingen zowel betere groeiomstandigheden bieden als

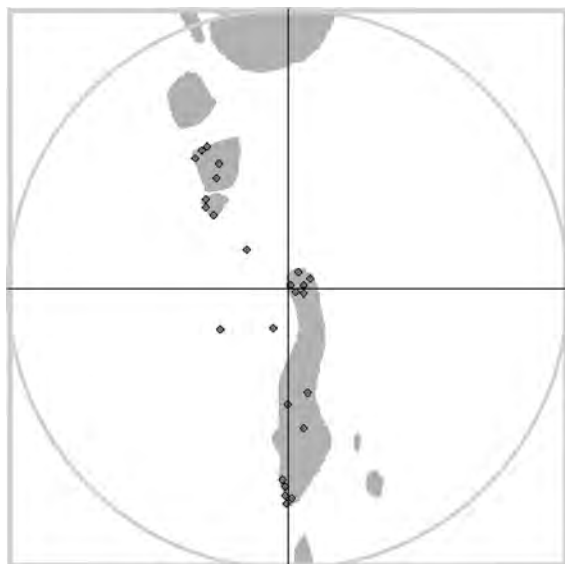
betere bescherming tegen herbivoren. Deze bescherming is vooral belangrijk in de eerste twee levensjaren van sleedoorn, wanneer de stekeligheid nog niet ontwikkeld is. De afhankelijkheid van omringende beschermende ruigtesoorten als brandnetel en pitrus is dan groot. Uit deze beschrijvende en experimentele studies blijkt dus dat ruigten van cruciaal belang zijn voor de vestiging en overleving van nieuw struweel in het begraaide landschap. Dit geldt zowel voor de zaden als voor de zaailingen.

Gerichte zaadverspreiding door muizen.

Van de teruggevonden eikels (85/156) bevindt 89% zich in het struweel en 11% in grasland. Muizen verspreiden de eikels dus inderdaad met een grote voorkeur richting struweel (voorbeeld plot 1, figuur 7). Het grootste deel van de eikels (92%) is opgegeten, waarbij magneet en restanten van schillen worden achtergelaten; slechts 8% is intact teruggevonden. Mogelijk komt dit door de hoge aantallen muizen in 2007 en 2008, waardoor de kans op overlevende zaden wel eens lager zou kunnen zijn dan in andere jaren. Aan de andere kant betekent een jaarlijkse overleving van 8% van de totale eikenmast een enorme aanwas van jonge eikjes in het landschap. Zaadverspreiding door muizen is dus een zeer goede tweede verklaring voor de gevonden associaties tussen eik en struweel in het begraaide landschap. Deze verklaring wordt tot nog toe eigenlijk niet vermeld in de literatuur.

Synthese

De resultaten van onze studies ondersteunen de theorie van de verschuivende mozaïeken en geven tevens antwoord op een aantal openstaande vragen. Zo is het duidelijk dat grote grazers, met name door hun voedselvoeren -afkeur, een onmiskenbaar grote rol spelen in het ontstaan van variatie in vegetatiestructuur. Als gevolg van deze selectieve begrazing kan facilitatie plaatsvinden, waarbij



Figuur 7 verspreiding van de eikels met magneet (zwarte punten) door muizen ten opzichte van het uitlegpunt (kruispunt) in plot 1. De doorzochte cirkel heeft een straal van 20 meter. Het struweel is afgebeeld in grijs, het grasland in wit.

Figure 7 distribution of the magnet tagged acorns (black points) by mice away from the source (where the lines cross) in plot 1. The search circle has a radius of 20 meters. The thicket is in grey, the pasture in white.

Foto **Mark van Veen**
Konijn (*Oryctolagus cuniculus*)

ruigten en stekelig struweel bescherming bieden aan tal van onbeschermde planten en diersoorten. Dit was reeds aangetoond voor zaailingen van verschillende (smakelijke) boomsoorten in Europese bosweiden. Uit onze proeven blijkt nu dat de faciliterende soorten zelf óók bescherming nodig hebben tijdens hun vestigingsfase. De aangetroffen 40 sleedoornzaailingen staan namelijk uitsluitend in ruigten. De vervolgens experimenteel geplante zaailingen vinden inderdaad bescherming tegen de grote grazers in deze ruigten, in tegenstelling tot zaailingen die geplant zijn in kort grasland. Eenmaal gevestigd en wanneer er voldoende stekels zijn gevormd (vanaf ongeveer drie jaar) groeien deze zaailingen uit en faciliteren op hun beurt weer andere soorten. Zo troffen we tijdens de inventarisatie van sleedoornzaailingen op het Junner Koeland al een paar grotere zaailingen aan van circa drie meter hoog die bescherming bieden aan zaailingen van vlier en eik.

De vegetatieve uitbreiding van bestaand sleedoornstru-

weel blijkt sterk gecontroleerd te worden door begrazing van koeien en konijnen samen, waarbij de rol van konijnen relatief groot lijkt. De studie van Bakker *et al.* (2004) suggereert al een grote rol van konijnen doordat zij een negatieve correlatie vindt tussen de historische uitbreiding van sleedoornstruweel en de hoeveelheid konijnen. Onze studie bevestigt nu met een gecontroleerd experiment dat konijnen de vegetatieve uitbreiding van struweel inderdaad sterk kunnen reduceren. We merken op dat de dichtheid van de konijnenstand hierbij waarschijnlijk een sterke rol speelt. Het lijkt niet toevallig dat het aantreffen van zo'n veertigtal sleedoornzaailingen van vijf tot tien jaar oud samenvalt met de sterke afname van konijnen sinds het eind van de jaren negentig, veroorzaakt door de virusziekte VHS. Mogelijkerwijs is zo'n tijdelijke afwezigheid van konijnen nodig om nieuwe cohorten struweel in het landschap te krijgen. Ook de rol van muizen in het extensief begraaide landschap verdient meer aandacht.

Foto **Christian Smit**
Inventarisatie en determinatie van de milieumomstandigheden van sleedoornzaailingen in het Junner Koeland 2007

Photo **Christian Smit**
Cataloguing and determining the environmental circumstances of Blackthorn seedlings at Junner Koeland 2007



Muizen zijn door het gericht verspreiden van eikels naar struweel minstens zo belangrijk voor het ontstaan van eik-sleedoornassociaties als de grote grazers. Tevens blijken muizen bepalend voor het weghalen van verspreide sleedoornzaden en dus voor de uiteindelijke vestiging van nieuw stekelstruweel. Kleine herbivoren als konijnen en muizen zijn dus erg belangrijk voor het ontstaan van een heterogene vegetatiestructuur en verschuivende mozaïeken in extensief begraasd landschap. Deze belangrijke rol wordt echter tot nog toe nauwelijks onderkend.

Dank

De auteurs danken Ruud Jonker van Staatsbosbeheer Vechtdal voor toestemming om veldstudies te mogen doen. Verder danken zij Liesbeth Bakker voor commentaar op dit artikel, Christiaan Zweep voor zijn bijdrage aan het zaadverspreidingsexperiment en alle medewerkers van de Rijksuniversiteit Groningen en Wageningen UR die door de jaren heen betrokken zijn geweest bij de verzameling van de data in het veld.

Summary

Shifting mosaics and the role of small herbivores

Christian Smit & Jasper Laurens Ruifrok

Grazing, shifting mosaics, field experiments, rabbits and mice

Since the last 25 years large herbivores have been introduced in many nature areas across Europe with the aim to increase heterogeneity in the vegetation structure and, with that, positive effects on biodiversity. According to the theory of 'shifting

mosaics' low intensity grazing drives the crucial alternation of facilitation and competition between plant species that indeed cause this heterogeneity. Empirical evidence for this theory is growing, but some important steps still need investigation. We investigated these steps and here report on results of our various observational and experimental studies on the effects of grazing by rabbits and cattle on shrub expansion, the establishment of new shrubs and the role of mice as seed dispersers in the grazed landscape.

Literatuur

- Bakker, E.S., H. Olff, C. Vandenberghe, K. De Maeyer, R. Smit, J.M. Gleichman & F.W.M. Vera, 2004. Ecological anachronisms in the recruitment of temperate light-demanding tree species in wooded pastures. *Journal of Applied Ecology* 41: 571-82.
- Bokdam, J. & M. Gleichman, 2000. Effects of grazing by free-ranging cattle on vegetation dynamics in continental north-west European heathland. *Journal of Applied Ecology* 37: 415-31.
- Coops, H., 1988. Occurrence of blackthorn (*Prunus spinosa* L.) in the area of Mols Bjerger and the effect of cattle and sheep grazing on its growth. *Natura Jutlandica* 22: 169-76.
- Kuiters, A.T. & P.A. Slim, 2003. Tree colonisation of abandoned arable land after 27 years of horse-grazing: the role of bramble as a facilitator of oak wood regeneration. *Forest Ecology and Management* 181: 239-51.
- Lange, R., P. Twisk, A. van Winden & A. van Diepenbeek, 2003. Zoogdieren van West-Europa, 2^e druk. Utrecht. Stichting Uitgeverij KNNV, VZZ.
- Olff, H., F.W.M. Vera, J. Bokdam, E.S. Bakker, J.M. Gleichman, K.d. Maeyer & R. Smit, 1999. Shifting mosaics in grazed woodlands driven by the alternation of plant facilitation and competition. *Plant biology* 1: 127-37.
- Ouden, J. den, P.A. Jansen & R. Smit, 2005. Jays, Mice and Oaks: Predation and Dispersal of *Quercus robur* and *Q. petraea* in North-western Europe. In: J.E. Forget, P.E. Lambert. & S.B. Vander Wall (eds.). Seed Fate. CAB International: 223 - 239.
- Pott, R. & J. Hüppe, 1991. Die Hudelandschaften Nordwestdeutschlands. Veröffentlichung der Arbeitsgemeinschaft für biologisch-ökologische Landesforschung, ABÖL, Nr. 89. Münster. Westfälisches Museum für Naturkunde, Landschaftsverband Westfalen-Lippe.
- Rousset, O. & J. Lepart, 1999. Shrub facilitation of *Quercus humilis* regeneration in succession on calcareous grasslands. *Journal of Vegetation Science* 10: 493-502.
- Ruifrok, J., 2007. Cyclical succession in wood pastures. A theoretical and empirical study. MSc thesis. Haren. Community and Conservation Ecology Group, University of Groningen.
- Smit, C., D. Béguin, A. Buttler & H. Mueller-Schaerer, 2005. Safe sites for tree regeneration in wooded pastures: A case of associational resistance? *Journal of Vegetation Science* 16: 209-14.
- Smit, C., J. den Ouden & H. Mueller-Schaerer, 2006. Unpalatable plants facilitate tree sapling survival in wooded pastures. *Journal of Applied Ecology* 43: 305-12.
- Uytvanck, J. van, D. Maes, D. Vandehaute & M. Hoffmann, 2008. Restoration of woodpasture on former agricultural land: The importance of safe sites and time gaps before grazing for tree seedlings. *Biological Conservation* 141: 78-88.
- Vera, F.W.M., 2000. Grazing ecology and forest history CAB International, Oxon.
- Wieren, S.E. van & J.P. Bakker, 2008. The impact of browsing and grazing herbivores on biodiversity. In: I.J. Gordon & H.H.T. Prins (eds.). The ecology of browsing and grazing. *Ecological studies* 195. Springer.