

De betekenis van structuur en beheer van bossen voor de vogelrijkdom

The role of forest structure and management for woodland birds

P. Opdam & A. Schotman

Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum

1 Inleiding

Het beheer van het Nederlandse bos is aan het veranderen. In het nieuwe Meerjarenplan Bosbouw (1984) worden onder meer de volgende wijzigingen aangekondigd:

- Het oppervlak bos waarin spontane ontwikkelingen worden bevorderd, neemt toe van 10.500 tot 35.000 ha;
- het aandeel van gemengd bos neemt toe van 16 naar 59%;
- de omlooptijd wordt verlengd: het percentage bos met een omlooptijd langer dan 80 jaar gaat van 30 naar 83%.

Deze veranderingen zullen deels worden begeleid met beheersmaatregelen, waarover Koop elders in dit nummer bericht. Zowel in zijn artikel als in het Meerjarenplan wordt verondersteld dat de natuurwaarde van bossen zal toenemen wanneer men in het beheer zoveel mogelijk probeert aan te sluiten bij de natuurlijke bosontwikkeling. Dit betekent onder meer het bevorderen van gemengde bossen met inheemse soorten ten koste van monocultures, het verhogen van de ruimtelijke afwisseling in structuurkenmerken, het toelaten van boomsterfte en houtafbraak en het verlengen van de omlooptijd. Aangenomen wordt verder dat deze veranderingen ook leiden tot een verrijking van de fauna. In dit artikel gaan we na of deze veronderstellingen ondersteund worden door resultaten van ornithologisch onderzoek.

We schetsen eerst hoe de bosvogelgemeenschap is georganiseerd en hoe deze organisatie samenhangt met de begroeiing. Vervolgens wordt voor vijf structuurvariabelen nagegaan in hoeverre ze invloed hebben op de vogelrijkdom. Het gaat om:

- de verticale structuurvariatie (gelaagdheid);
- de horizontale structuurvariatie (heterogeniteit);
- de soortenrijkdom aan houtgewassen;
- de hoeveelheid dood hout;
- de boomdikte.

Vogelrijkdom kan worden uitgedrukt in soortenrijkdom en individuenrijkdom (dichtheid) (Opdam 1983a). Omdat deze grootheden in allerlei bostypen sterk gecorreleerd zijn (Janse & Kessler 1981, Opdam & Van

Summary

In the new national forest policy plan of the Dutch government, conservation of valuable biological communities in woodland is indicated as one of the purposes of forest management. The area of woods in which ecological processes will be stimulated is planned to increase considerably. Several measures are proposed which are assumed to lead to higher ecological diversity in woods. We review the literature on the relationship between breeding-bird communities and forest habitats to summarize the evidence for these assumptions.

Because bird-species number, bird density and bird-species diversity are generally closely correlated, we use the term breeding-bird richness as a substitute to measure the ecological value of bird communities. The theory on the structure and diversity of ecological communities predicts higher richness in structurally diverse forests.

Forest bird species show different distributions in vertical and horizontal space (figs. 3 & 4). Hence, vegetation structure, particularly number of vegetation layers and patchiness (heterogeneity), can be expected to be of great significance for the bird fauna. We present a preliminary classification of Dutch forest bird species based on these structural properties (fig. 5).

The main approaches to associate bird communities to habitat features are summarized. The role of the number of vegetation layers or foliage height diversity is stressed mainly in studies comparing various stages of forest succession or various habitat types including fields and brushwood (figs. 6-8). In a comparison between various mature forest types, however, the main differences in bird communities are related to spatial heterogeneity, particularly in forest with high coverage of the canopy (fig. 9). The role of tree species diversity is difficult to assess because of correlation with other structural variables (table 1), but there is evidence for its effect on bird richness in mature woods. The same can be said of the proportion of dead wood (snags) and the tree diameter (fig. 10), which seems especially relevant to tree-stem foragers and hole-breeding species.

The correlation of various structural properties in fo-

Bladeren 1981, Dekker et al. 1982, Komdeur & Vestjens 1982) worden ze in dit artikel niet onderscheiden en spreken we over "vogelrijkdom". Soms wordt ook de maat vogeldiversiteit" gebruikt, ontleend aan de Shannon-Weaver index ('H). Deze maat verenigt twee kenmerken, namelijk soortenrijkdom en de aantalsverhoudingen van de soorten. Ook deze maat blijkt echter sterk gecorreleerd te zijn met soortenrijkdom, een maat die gemakkelijker te berekenen en te interpreteren is en daarom de voorkeur verdient (Opdam 1983b, Erdelen 1984).

We beperken ons tot broedvogels omdat het meeste onderzoek op deze groep vogels betrekking heeft. We willen er echter voor waarschuwen de conclusies van dit artikel al te makkelijk te extrapoleren naar andere perioden van het jaar. Onderzoek gedurende het gehele jaar (o.a. Rice et al. 1983, Karr & Freemark 1983) heeft aangetoond dat de relatie tussen vogels en vegetatie in het winterhaljaar anders kan liggen dan in de broedtijd.

2 Bosvogelgemeenschappen

De broedvogelbevolking van bossen met een verschillend begroeiingstype kan sterk uiteenlopen (o.a. Philippona et al. 1983, Opdam et al. 1984). Deze verschillen blijken in de loop van jaren relatief weinig te variëren (Van Dorp 1982). Het betreft hier eigenschappen als soortenrijkdom, totale dichtheid aan vogelterritoria of aantalsverhoudingen tussen soorten. In een volgroei bos waar niet veel verandert, kan de dichtheid van een soort over een reeks van jaren constant blijven of om een bepaald niveau blijven schommelen (figuur 1). Bij ingrepen in de structuur van de be-

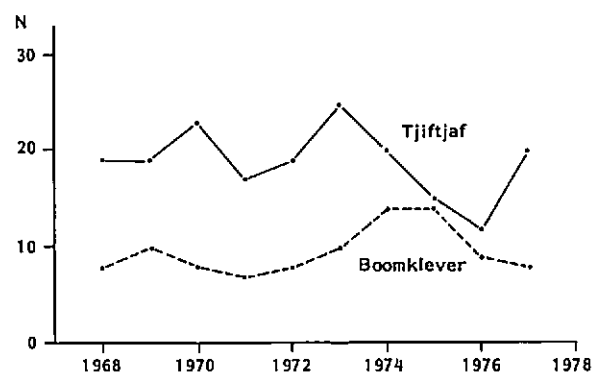


Fig. 1 Aantal territoria (N) van de tjiftjaf (een trekvogel) en de boomklever (een standvogel) in Oud-Amelisweerd. De aantallen schommelen over een periode van tien jaar rond hetzelfde niveau (Naar De Groot-Veenbaas 1981).

Fig. 1 Number of territories (N) of chiffchaff (a migratory bird) and the nuthatch (a sedentary species) in the forest of Oud-Amelisweerd. The species retain about the same level of abundance over a period of ten years.

rests complicates the interpretation of results of these studies. However, in forest management aimed at development of natural processes it will be sufficient to consider the components of forest structure as a complex of covarying variables. To enhance the breeding-bird richness in forests, management should aim at increasing the tree diameter and the heterogeneity of the canopy and shrub layers.

groeiing kunnen echter grote veranderingen optreden (Crawford et al. 1981, Franzreb 1983). Maar ook invloeden van buiten het bos hebben hun gevolgen. Zo kan na een strenge winter de dichtheid van standvogelsoorten aanzienlijk zijn afgenomen, maar vaak weet de stand zich in enkele jaren te herstellen (figuur 2).

Uit deze verschijnselen kunnen we concluderen dat

- door de eigenschappen van het bos een maximum wordt gesteld aan het aantal territoria van een soort, en dat
- dit maximum per bostype kan verschillen.

Het aantal vogels in een bos wordt in hoofdzaak beperkt door twee factoren, namelijk voedsel en nestgelegenheid. (Aantalsbeperking door predatoren kan hier

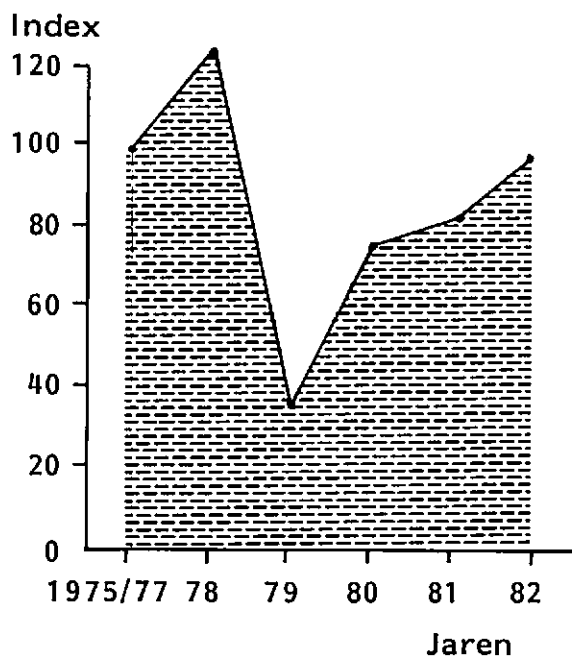


Fig. 2 Geïndexeerd aantal broedparen van de winterkoning in loofbosjes op Texel, voor en na de strenge winter van 1978/79 (naar Dijkens 1982). De index is het aantal broedparen per jaar uitgedrukt als percentage van het aantal in 1975/77.

Fig. 2 Number of breeding pairs of wren in deciduous woods on the Isle of Texel, before and after the severe winter of 1978/79. The number of pairs is expressed in percentages of the 1975/77 number.

buiten beschouwing blijven, zie Newton 1980 en Opdam & Woldhek 1985.)

Experimenten hebben laten zien dat manipulatie met het voedselniveau of de nestgelegenheid veranderingen in de vogeldichtheid tot gevolg kunnen hebben. Zo heeft het ophangen of juist het weghalen van nestkasten consequenties voor de dichtheid van holenbroedende soorten, althans in bossen waar het aanbod aan natuurlijke holen onvoldoende is, zoals in de meeste produktiebossen (Booij & Van Balen 1983). De rol van voedsel als beperkende factor voor bosvogels blijkt bijvoorbeeld uit het positieve effect van het verstrekken van voer in het winterhalfjaar op de dichtheid van mezen (o.a. Van Balen 1980, Källander 1981, Jansson et al. 1981).

Zowel voedsel als nestgelegenheid hangen nauw samen met de begroeiing. Vogels bouwen nesten in struiken, in graspollen of onder boomwortels, in boomkronen of in boomstammen; de aard van de begroeiing schept de voorwaarden voor bepaalde vormen van nestbouw. De begroeiing is tevens, direct of indirect, de leverancier van het vogelvoedsel: zaden en vruchten, larven van insecten die op de bladeren, takjes of in de schors leven, bladluizen en allerlei ongewervelde dieren in de humuslaag op de bosbodem. Als we de relaties bestuderen tussen de broedvogels en de begroeiing van het bos, hebben we dus meestal met indirecte relaties te maken.

Behalve met de begroeiing hebben vogelsoorten ook onderling relaties, en er is daarbij voldoende reden om te spreken van vogelgemeenschap (Opdam 1983b). Via processen als concurrentie om voedsel en ruimte ontstaat binnen de vogelgemeenschap structuur, waarin iedere soort zijn eigen plaats kan innemen. Soorten kunnen bijvoorbeeld ruimtelijk gescheiden in het bos voorkomen, hetzij omdat het bos heterogeen is en ieder een verschillend plekje kiest, hetzij omdat ze elkaar actief uitsluiten door middel van territoriale agressie (o.a. Edington & Edington 1972, Garcia 1983).

Functionele scheiding wordt meestal gekoppeld met het begrip "niche", de functionele plaats van een soort binnen een levensgemeenschap. Door verschillen in de wijze van voedselzoeken of nestplaatskeuze verkleinen soorten de negatieve effecten van concurrentie. Deze algemene vorm van ecologische scheiding is af te lezen uit de variatie in snavelvorm, pootlengte en lichaamsgrootte die we in een vogelgemeenschap kunnen waarnemen. Vergelijk bijvoorbeeld de snavels van boomklever en boomkruiper, die beide op boomstammen en dikke takken foerageren, maar hiervan verschillend voedsel selecteren. Bij afwezigheid van een soort kan zijn "niche" geheel of gedeeltelijk door andere soorten worden ingenomen (Alertstam et al. 1974, Alatalo 1982).

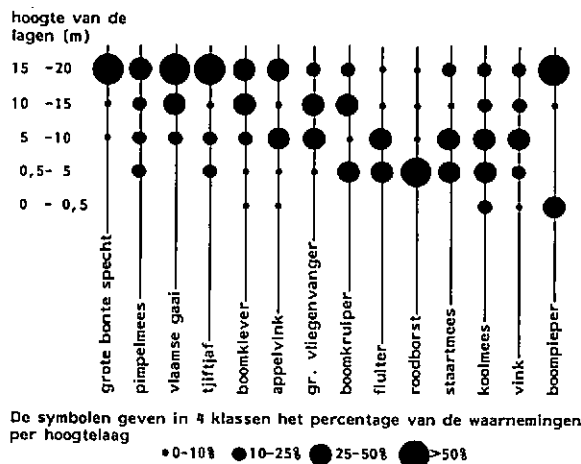


Fig. 3 Verdeling van waarnemingen van bosvogelsoorten over vijf lagen in de begroeiing (naar Pielowski 1961).

Fig. 3 Distribution of forest birds over five vegetation layers. Symbols indicate percentage of bird observations in each layer.

3 De plaats van vogelsoorten in de bosvogelgemeenschap

Het hiervoor geschetste beeld willen we nu wat concreter maken met behulp van voorbeelden, zoveel mogelijk van toepassing op de Nederlandse situatie. Daarbij ligt de nadruk op ruimtelijke scheiding van vogelsoorten.

In de verticale dimensie zien we een opvallende scheiding tussen soorten. Veel auteurs hebben hier reeds op gewezen (Pielowski 1961, Edington & Edington 1972, Crivelli & Blandin 1977, Holmes et al. 1979, Anderson et al. 1979, Landres & MacMahon 1983). Uit dit onderzoek blijkt onder meer dat het zingen in hogere vegetatielagen plaatsvindt dan het foerageren. Figuur 3 geeft voor enkele soorten de verdeling in hoogteniveaus van waarnemingen van niet-zingende vogels in een dennen-eiken-berkenbos van 70-80 jaar met rijk ontwikkelde struiklaag. Naast soorten die voornamelijk in een of twee lagen werden aangetroffen, zijn er ook soorten die in bijna alle lagen voorkomen. De aldus ontstane ruimtelijke scheiding kan verder worden verrijnd doordat soorten verschillende foerageertechnieken hebben en daardoor een andere prooi keuze, of zich specialiseren op bepaalde onderdelen van de vegetatie (figuur 4). Zo verzamelen gekraagde roodstaart en bonte vliegenvanger een deel van hun voedsel op dezelfde delen van de boom als de koelmees, de pimpelmees en de glanskop, maar daarnaast vangen eerstgenoemde soorten ook veel insecten in de vrije ruimte tussen en onder de boomkronen en vlakbij de grond, terwijl de mezen onderling verschillen in hun voorkeur voor dunnere en dikkere takken op

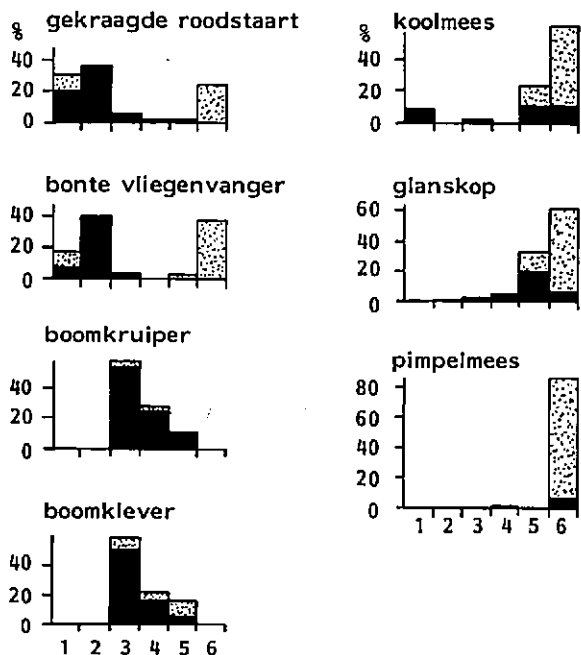


Fig. 4 Foerageersubstraat van enkele bosvogelsoorten 1 grond 2 lucht 3 stam 4 dikke takken 5 kleine takken 6 twijgen (naar Edington & Edington 1972).

Fig. 4 Foraging substrate of some forest bird species 1 ground 2 air 3 stem 4 boughs 5 small branches 6 twigs.

verschillende hoogteniveaus (zie ook Gibb 1954).

Op grond van literatuur en eigen indrukken geven we in figuur 5 een voorlopige indeling van de Nederlandse bosvogels naar de ruimtelijke positie die ze in het bos innemen.

Behalve hoogteniveau is een horizontale component als indelingscriterium gebruikt. Veel soorten combineren namelijk het gebruik van vegetatie en open ruimte. Dit geldt voor de al eerder genoemde roodstaart en vliegenvanger (groep 1b), maar ook voor soorten die op de bosgrond foerageren maar in het struikgewas broeden en schuilen, zoals de merel en de zanglijster (groep 4b). Deze ruimtelijke scheiding van functiegebieden van een soort vinden we eveneens, maar op een andere schaal, bij soorten die in het bos broeden, maar elders voedsel zoeken, bijvoorbeeld op cultuurgraslanden (groepen 1c, 2b, 5b). De soorten van groep 6 zijn gebonden aan een combinatie van boomlaag en struiklaag, bijvoorbeeld omdat ze in de struiklaag een nest bouwen en in de boomlaag voedsel zoeken. Omdat een dichte struiklaag vaak niet onder een dichte boomlaag voorkomt, worden ook deze soorten bevoorrecht door horizontale structuurvariatie. In productiebossen met homogene percelen treffen we deze soor-

ten vaak aan op overgangen tussen opgaand bos en jonge aanplant (Opdam et al. 1984).

Op grond van het bovenstaande mogen we verwachten dat zowel de soortenrijkdom als de individuenrijkdom van de bosvogelbevolking stijgt naarmate er meer vegetatielagen zijn en de horizontale afwisseling van vegetatiemassa en open ruimte groter wordt. We zullen in de volgende paragrafen nagaan of de resultaten van het onderzoek naar de relatie vogelbevolking-vegetatiestructuur deze verwachting bevestigen.

4 Onderzoek naar de relatie tussen bosvogels en begroeiing

In het onderzoek zijn enkele stromingen te onderscheiden (Wiens & Rotenberry 1981). Allereerst is er de richting die zoekt naar een of enkele gemakkelijk meetbare begroeiingskenmerken waarmee een zo groot mogelijke reeks van vogelbiotopen kunnen worden gekarakteriseerd (o.a. MacArthur & MacArthur 1961, Blondel et al. 1973). In deze stroming wordt de betekenis van structuur sterk benadrukt, terwijl de rol van soortensamenstelling en soortenrijkdom van de vegetatie als van weinig belang wordt afgedaan. Tegenover het voordeel van een enkelvoudige maat staat het nadeel dat deze benadering nogal globaal is en daarom alleen geschikt voor het beschrijven van de verschillen binnen een reeks van biotopen. Verschillen tussen nauw verwante biotopen, bijvoorbeeld een reeks opgaande loofbossen met een variabele structuur, kunnen beter gekarakteriseerd worden door een aantal mogelijk relevante begroeiingskenmerken te meten. Met behulp van multivariate analysetechnieken kan men de meest verklarende kenmerken of set van kenmerken selecteren. Deze stroming heeft vooral met de ontwikkeling van methoden voor computerverwerking opgang gemaakt, en heeft recent in Nederland diverse onderzoeken opgeleverd (o.a. Opdam & Van Bladeren 1981, Dekker et al. 1982, Levering & Reijnders 1983, zie ook Oude Voshaar 1981).

In het navolgende brengen we een paar beperkingen aan ter wille van de overzichtelijkheid. Zo gaan we voorbij aan de rol van de bodemgesteldheid en de waterhuishouding voor de vogelbevolking, een relatie die veelal indirect via de vegetatie verloopt. Het is echter goed denkbaar dat waar op rijkere bodems de plantaardige productie groter is, dit ook tot uiting zal komen in de biomassa van de consumenten in de levensgemeenschap. Nilsson & Liberg (1984) vonden inderdaad de meeste vogels en de grootste soortenrijkdom in bossen op rijke bodems.

Een tweede beperking is dat we vooral ingaan op de inwendige begroeiingskenmerken van het bos, dat wil

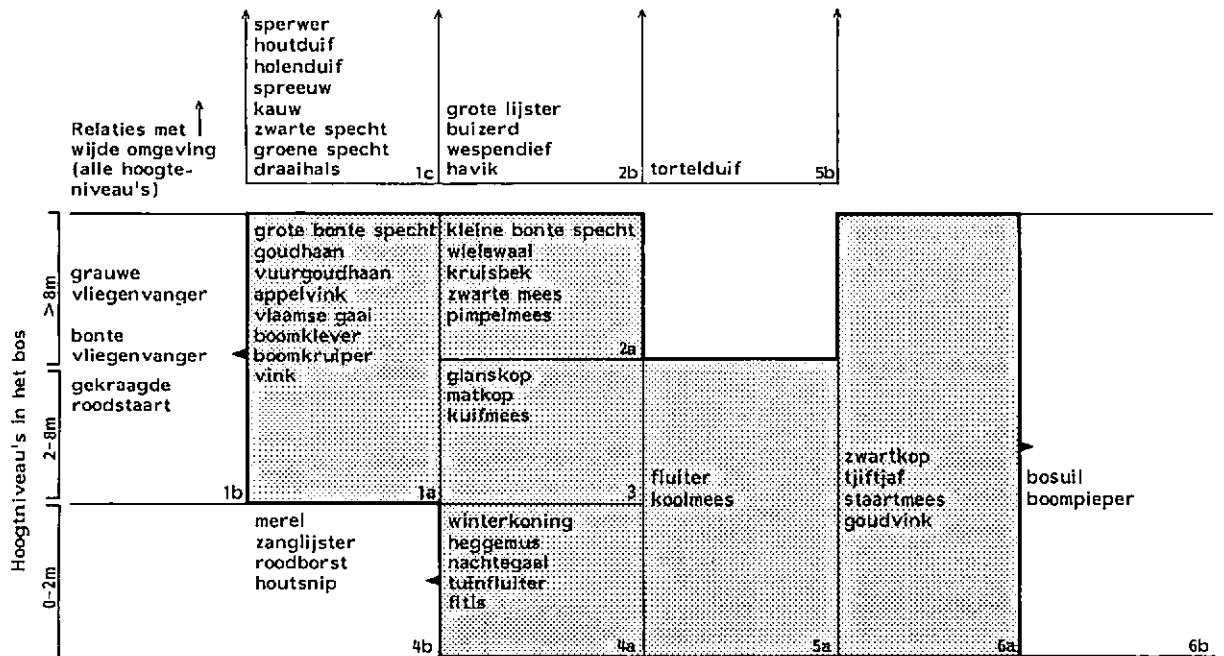


Fig. 5 Verticale verdeling van bosvogels over de vegetatielagen en hun relatie met open ruimte binnen of buiten het bos (voorlopige indeling). De groepen 1b, 4b en 7 leven op de grens van begroeiing en open ruimte (al of niet onder een hoge kroonlaag), de groepen 1c, 2b en 5b onderhouden relaties tussen het bosperceel en de wijde omgeving. (Gebaseerd op o.a. Gibb 1954, Pielowski 1961, Crivelli & Blandin 1977, Blana 1978, Opdam et al. 1984 en ongepubliceerd.)

Fig. 5 Tentative classification of forest bird species according to vegetation level in which they mainly occur and to their use of adjacent fields and the patchiness of the vegetation. Three vegetation layers are distinguished (vertical axis), the species in the upper section have their nests in woods but forage over a much wider area. The sections within the heavy line use one or several layers, those outside, indicated with a triangle, live near vegetation boundaries and use open space to hunt.

zeggen de kenmerken die we binnen de grenzen van een "homogene" opstand (beheerseenheid) kunnen onderscheiden. Deze staan tegenover externe kenmerken, die we kunnen onderscheiden in de omgeving van het perceel. Het gaat hier bijvoorbeeld om kenmerken van aangrenzende bossen, afstand tot andere biotoptypen (voedselgebieden!), afstand tot andere bosgebieden en geografische positie binnen Nederland. Ook de oppervlakte van het perceel is van grote invloed op de samenstelling van de broedvogelbevolking (Opdam 1983a en b). Het valt echter buiten het bestek van dit artikel hieraan meer aandacht te schenken.

4.1 Verticale variatie in structuur: lagendiversiteit

Het begrip lagendiversiteit ("foliage height diversity") is erg populair geweest bij onderzoekers die op zoek waren naar een enkele verklarende structuurmaat. De maat werd bepaald door de bedekking te meten binnen een aantal hoogteniveaus in het bos en vervolgens uit de relatieve bedekkingspercentages een Shannon-Weaver index 'H' te berekenen (MacArthur & MacArthur 1961). Deze index wordt bepaald door de verdeling van de vegetatiemassa in verticale richting, maar

vooral ook door het aantal lagen met bedekking.

In de loop van de ontwikkeling van een bos neemt het aantal vegetatielagen meestal toe. Uit de verticale verdeling van vogelsoorten mogen we verwachten dat dan ook het aantal vogelsoorten en -individuen zal toenemen. Uit figuur 6 blijkt dat bij vlaksgewijze regeneratie van bos (na kaalkap of uitgaande van voormalige landbouwgrond) de toename van de dichtheid in twee stappen plaatsvindt. Dit geldt ook voor de soortenrijkdom. Een eerste maximum ligt in het struikenstadium (dichte fase), maar wanneer dit overgaat naar een jong opgaand bos (stakenfase) nemen soortenrijkdom en dichtheid weer wat af, om in de boomfase tenslotte een tweede, en duidelijk hoger maximum te bereiken. Het eerste maximum komt op rekening van de struweelvogels, vooral lijsterachtigen en kleine loofzangers. In de stakenfase degenerereert de struiklaag, waardoor deze groep weer afneemt. De tweede toename wordt gedomineerd door hollenbroeders en op stammen foergerende soorten zoals spechten en mezen (zie o.a. Ferry & Frochot 1970 en Kalkhoven & Opdam 1984). De eerste ontwikkelingsstadia in de Franse eiken-haagbeukenbossen (figuur 6) zijn relatief vogelrijk; dit is het gevolg van de toegepaste schermkap, waardoor deze

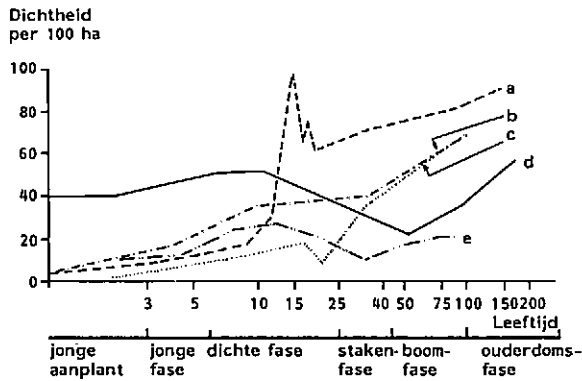


Fig. 6 Dichtheden (p/10 ha) aan vogelterritoria in enige ontwikkelingsreeksen in Europese bossen. a: eiken-haagbeukenbos, Polen (naar Glowaciński & Weiner 1983); b: fijnsparren-eikenbos, Polen (idem); c: wintereikenbos, Wales (Hope Jones 1972); d: eiken-haagbeukenbos, Bourgondië (Ferry & Frochot 1970); e: grove-dennenbos op voormalige heide, BRD (Dierschke 1973).

Fig. 6 Succession of total bird density in various stages of development in some European woods. Except for the French wood (which is a coppice-with-standards wood), all examples concern vegetation development following felling.

stadia bewoonbaar zijn voor soorten als tijtjaf en zwartkop (vgl. figuur 5, groep 6) en holenbroeders.

In een opgroeiend bos dat zich van struikfase via stakenfase naar boomfase ontwikkelt, neemt het aantal vegetatielagen toe. Omdat het aantal vegetatielagen zo sterk doorwerkt in de waarde voor lagendiversiteit, is het niet verwonderlijk dat vele onderzoekers in dergelijke ontwikkelingsreeksen een sterk verband vonden tussen vogelrijkdom en lagendiversiteit (MacArthur & MacArthur 1961, Karr & Roth 1971, Blondel et al. 1973, Willson 1974, Røv 1975, Erdelen 1978 en Moss 1978). Het verband is in het algemeen het sterkst met soortenrijkdom of met de daarmee sterk gecorreleerde soortendiversiteit. De grafische vorm van het verband wordt goed benaderd door een rechte lijn (figuur 7).

Wanneer echter het materiaal geheel afkomstig is van bossen die in de boomfase verkeren, worden de structuurverschillen subtieler. De verschillen in de vogelbevolking zijn dan minder gemakkelijk met één variabele te verklaren. Lagendiversiteit geeft dan meestal geen of matige correlaties met vogelvariabelen (o.a. Willson 1974, Blana 1978, Opdam & Van Bladeren 1981, Levering & Reijnders 1983, Sturm 1984, Erdelen 1984). Andere maten die de verdeling van de vegetatie in verticale richting karakteriseren, gaven echter wel een verband. Dit is met name de totale bedekking van alle hoogtelagen (Janse & Kessler 1981, Dekker et al. 1982 en Komdeur & Vestjens 1982, in dennenbossen) of de bedekking van de struiklaag (Nillson 1979 in diverse bostypen in Zuid-Zweden, Sturm 1984

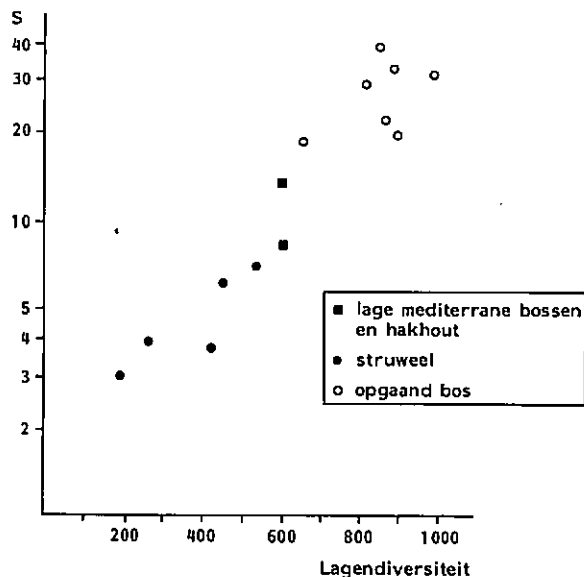


Fig. 7 Verband tussen het aantal vogelsoorten (S) en de diversiteit van de verticale gelaagheid (lagendiversiteit) in Franse struwelen en bossen. Naar Blondel et al. 1973.

Fig. 7 Relation between number of species (S) and foliage height diversity in French woods.

in eiken-haagbeukenbos, en Janse & Kessler 1981, Dekker et al. 1982 en Levering & Reijnders 1983 in dennenbossen, figuur 8). De rol van "totale bedekking" in dennenbossen hangt samen met de ontwikkeling van een natuurlijke begroeiing van struiken en bomen

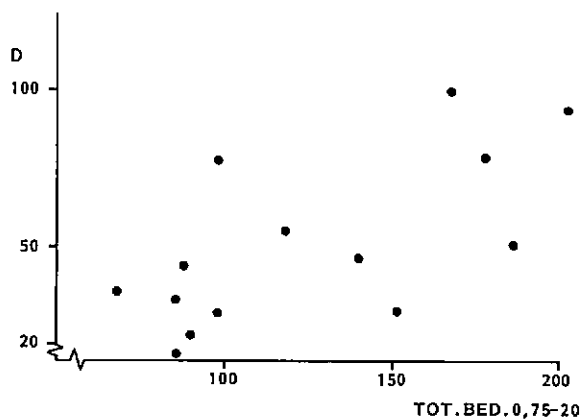


Fig. 8 Het verband tussen de totale vogeldichtheid (D) en de gesommeerde bedekking van de vier lagen tussen 0,75-20 meter in opgaande dennenbossen (naar Dekker et al. 1982).

D. in paren/10 ha. Bedekking per laag uitgedrukt in aantal keren dat vegetatie wordt aangetroffen op 50 meetpunten in een transect.

Fig. 8 Relation between total bird density (D) and the sum of coverages of four vegetation layer between 0.75 and 20 m in pinewoods, The Netherlands.

onder het (veelal homogene) kronendak. Juist deze natuurlijke opslag kan zich tot een in verticale richting sterk afwisselende begroeiing ontwikkelen die voor veel soorten leefmogelijkheden biedt (Dekker et al. 1982).

De onderzoekresultaten bevestigen dat het aantal vegetatielagen een grote invloed heeft op de vogelrijkdom. De aanwezigheid van vegetatielagen onder de kroonlaag hangt uiteraard samen met de hoeveelheid licht die het kronendak doorlaat. Behalve door de dominante boomsoort wordt de hoeveelheid licht bepaald door de heterogeniteit in de bedekking van de kroonlaag. Koop (dit nummer) heeft dit al benadrukt. Dat brengt ons bij de horizontale variatie in de bosstructuur.

4.2 Horizontale variatie in structuur: heterogeniteit

Voor het meten van de horizontale structuurvariatie (heterogeniteit) bestaan enkele methoden die gericht zijn op het combineren van de volgende drie componenten van de ruimtelijke afwisseling (Blondel & Cuvillier 1977, Opdam & Van Bladeren 1981):

- het aantal keren dat vegetatiemassa grenst aan open ruimte;
- de variatie in de doorsnede van de open ruimten, en
- de variatie in de afstand tussen open ruimten.

Heterogeniteit wordt per vegetatielaag gemeten en eventueel over alle lagen gesommeerd. Hoge correla-

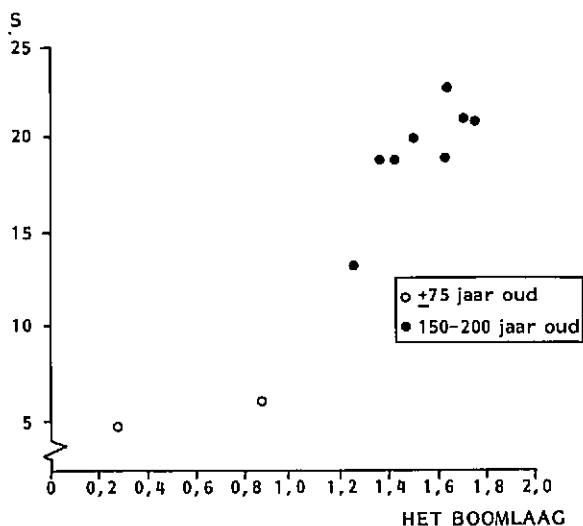


Fig. 9 Verband tussen het aantal soorten broedvogel(s) en de heterogeniteit van de boomlaag (10-20 m) in Veluwe beukenbossen (naar Janse & Kessler 1981). Voor het begrip heterogeniteit zie 3.2 en figuur 11.

Fig. 9 Relation between number of species (S) and canopy heterogeneity in beech woods, The Netherlands.

ties tussen heterogeniteit van de boomlaag en vogelvariabelen werden alleen vastgesteld in loof- en gemengde bossen:

Opdam & Van Bladeren 1981 eikenv/beuken/haagbeukenbos Urwald Hasbruch, BRD

Janse & Kessler 1981 beukenbossen Veluwe

Vestjens 1984 loofbossen (eiken, berken) Schotland

Opdam & v. d. Bijtel (in voorb.) gemengde bossen Utrecht

Schotman (ongepubl.) eikenbossen O-Gelderland

Dit verband wordt grafisch goed door een rechte lijn weergegeven (figuur 9).

In de meeste aennenbossen is de heterogeniteit van de boomlaag relatief gering door gelijkmatige dunning. Hier komt de heterogeniteit in de struiklaag in sommige onderzoeken naar voren als een voor vogels mogelijk relevante factor (Dekker et al. 1982, Levering & Reijnders 1983, Vestjens 1984 in respectievelijk Utrecht, Noord-Holland en Schotland).

Dat heterogeniteit juist in loofbossen (vooral beukenbossen) zo'n grote rol speelt, heeft stellig ook te maken met de dominante invloed van de boomlaag op de ontwikkeling van de struiklaag. Dit blijkt bijvoorbeeld uit de hoge correlaties tussen bedekking en heterogeniteit van de kroonlaag enerzijds en de lagendiversiteit en de bedekking en heterogeniteit van de overige lagen anderzijds. Ook douglas en fijnspar laten weinig licht door, en in bossen van deze boomsoorten zou daarom de heterogeniteit van de boomlaag eveneens een grote rol kunnen spelen. Dat is echter niet goed onderzocht.

In de meeste buitenlandse onderzoeken is geen heterogeniteit gemeten. Alleen Roth (1976) en Erdelen (1978) vonden in ontwikkelingsreeksen een significante correlatie tussen heterogeniteit van alle lagen en vogelrijkdom.

Onze conclusie is dat heterogeniteit met name in opgaande loofbossen van grote betekenis is voor het verklaren van verschillen in de vogelbevolking. Dit geldt primair voor de heterogeniteit van de kroonlaag.

4.3 Soortenrijkdom aan houtige gewassen

MacArthur & MacArthur (1961) stelden vast dat diversiteit aan plantesoorten geen verbetering gaf van een model dat de vogeldiversiteit in verband bracht met de lagendiversiteit. Sindsdien is de rol van botanische soortenrijkdom voor broedvogels ondergewaardeerd. In reeksen proefvlakken met verschillende bosontwikkelingsstadia beschrijft de lagendiversiteit zoveel van de voor vogels relevante structuurvariatie, dat andere kenmerken er niet veel meer toe doen. In vergelijkingen tussen bossen in de boomfase zien we echter dat naast heterogeniteit ook de rijkdom aan soorten houtige gewassen verband vertoont met de vogelbevol-

king, en wel in de volgende onderzoeken:
 Nilsson 1979 diverse bostypen Zuid-Zweden
 Opdam & Van Bladeren 1981 eiken/beuken/haagbeukenbos Urwald Hasbruch BRD
 Van Dorp 1982 loofbossen Gelders riviereengebied
 James & Warner 1982 diverse bostypen USA
 Komdeur & Vestjens 1982 diverse naaldboutbossen Veluwe
 Vestjens 1984 dennenbossen en loofbossen Schotland
 Schotman (ongepubl.) eikenbossen Oost-Gelderland (zie figuur 10).

Ook bij diversiteit van plantesoorten zien we weer dat er in veel gevallen een grote onderlinge samenhang bestaat met andere vegetatiematen, met name met heterogeniteit en lagendiversiteit. Dat maakt het moeilijk de bijdrage van soortenrijkdom te schatten. Een voorbeeld ontleend aan Nederlandse dennenbossen maakt dit duidelijk. Het toevoegen van berken en eiken in de kroonlaag en van loofsoorten in de struiklaag verhoogt de botanische rijkdom, maar deze is weer gecorreleerd met de totale bedekking, de heterogeniteit van de struiklaag en de lagendiversiteit (tabel 1) (Janse & Kessler 1981, Dekker et al. 1982). Ook in eikenbossen in Oost-Gelderland (zie figuur 10) is de soortenrijkdom gecorreleerd met bedekking en heterogeniteit. Deze verstrengeling van eigenschappen is waarschijnlijk zeer moeilijk te ontrafelen, zodat hun respectievelijke rol vooralsnog onduidelijk blijft.

Toch zijn er uit andere bronnen voldoende aanwijzingen voor de rol van soortendiversiteit. Door hun diverse eigenschappen vervullen boomsoorten een verschillende rol voor de vogelbevolking. Zo geven de meeste spechten er de voorkeur aan hun hollen in hard hout te hakken, maar de kleine bonte specht prefereert zacht hout (Kleijn 1983). Beuken en esdoorns vormen meer hollen dan eiken (Booij & Van Balen 1983), maar daarentegen biedt de ruwe schors van eiken weer an-

dere mogelijkheden voor het foerageren dan die van beuken. Ook de binding van sommige vogelsoorten aan naaldbout biedt een duidelijke illustratie van de rol van soortensamenstelling. Zo lijken zwarte mezen een erfelijk vastgelegde voorkeur voor naaldbomen te hebben (Partridge 1978).

4.4 Dood hout

Het is waarschijnlijk dat de dichtheid van spechten en hollenbroeders positief wordt beïnvloed door de hoeveelheid dood (of rottend) hout. Veel soorten zoeken een belangrijk deel van hun voedsel tussen de hollen, spleten en richels van de boombast. In het zachte rottende hout is de rijke prooifauna voor hen relatief goed bereikbaar. Sommige soorten zijn voor hun voedsel zelfs afhankelijk van de aanwezigheid van dood hout, zoals de kleine en de middelste bonte specht (Kleijn 1983). Ook voor het hakken van nestholten leent dood hout zich goed. Nesten van de Amerikaanse specht (*Dryocopus pileatus*) werden veel vaker aangetroffen in stamresten van afgebroken bomen dan op grond van hun frequentie kon worden verwacht: maar liefst 78% van de nesten bevond zich in zo'n stamrest (McClelland 1979). Miller & Miller (1980) stelden vast dat 42 van de 44 onderzochte nestholten van diverse soorten waren uitgehakt in rottend hout. Ook in Nederland bestaan aanwijzingen voor een voorkeur van spechten voor nestelen in dood of stervend hout (Komdeur & Vestjens 1983).

Ondanks deze evidente relatie tussen vogels en dood hout is het moeilijk om een gekwantificeerd verband op te stellen. Dit hangt deels samen met methodologische problemen. Bij de in Nederland veel gebruikte methode van structuuropname* (zie Philippo et al. 1983) is het niet goed mogelijk het percentage bomen betrouwbaar te schatten, omdat het in het transect gemeten aantal hiervoor te gering is (40-50 per perceel). Komdeur & Vestjens (1983) vinden een hoge correlatie tussen de dichtheid van spechten en het percentage dode bomen in dennenbossen. Uit dit resultaat kan echter geen ondubbelzinnige conclusie worden getrokken, omdat de proefvlakken met een hoge spechtendichtheid juist de oudste opstanden betreffen, zodat het gevonden verband ook gelezen kan worden als de relatie tussen spechtendichtheid en de ouderdom van het bos of dikte van de bomen.

Nilsson (1979) vond bij bossen in een reeks van veel naar weinig beheer een relatie tussen vogelsoortenrijkdom en percentage dode bomen. Ook deze relatie kan worden verklaard met behulp van covariatie met andere boskenmerken, met name plantesoortenrijkdom, en

Tabel 1 Correlatiematrix van totale bedekking van alle lagen (TOTBED), lagendiversiteit (LD), plantesoortendiversiteit (SD) en heterogeniteit (HET) van de lagen 10-20 m en 2-5 m in oude dennenbossen.

Tabel 1 Correlation matrix of several characteristics of forest structure: sum of coverages of all layers (TOTBED), foliage height diversity (LD), tree species diversity (SD), and heterogeneity (HET) of two vegetation layers. Pinewoods, The Netherlands.
 Uit: Dekker et al. 1982.

1 TOTBED	—			
2 LD	0.66	—		
3 SD	0.78	0.80	—	
4 HET 10-20	0.28	0.69	0.41	—
5 HET 2-5	0.76	0.92	0.81	0.51
	1	2	3	4

*) Deze methode wordt wel aangeduid met "methode-Van Berkel", naar de onderzoeker die deze methode op het RIN heeft ontwikkeld. Er zijn echter diverse verbeteringen op de oorspronkelijke versie aangebracht.

wellicht ook met niet door hem gemeten variabelen als heterogeniteit en verticale structuurvariatie. Op soortgelijke wijze kan de conclusie van Mannan & Meslow (1984), dat een bos met veel dode bomen een hogere dichtheid aan hollenbroeders had dan een geëxploiteerd bos met weinig dode bomen, van kanttekeningen worden voorzien.

Voor het beoordelen van de rol van dood hout is het noodzakelijk bossen te vergelijken die min of meer dezelfde structuur hebben, maar door beheersmaatregelen verschillen in de hoeveelheid dode takken en bomen. Door de verstrengeling van structuurvariabelen zal het echter niet eenvoudig zijn de betekenis van dood hout te isoleren en uit te drukken in een gekwantificeerd verband.

4.5 Boomdikte

Boomdikte (gemeten als stamdiameter of -omtrek op borsthoogte) hangt onder meer samen met de leeftijd van de bomen. Grotere en dikkere bomen hebben een groter foerageeroppervlak voor spechten, boomklever, boomkruiper en sommige mezen, terwijl bij diverse boomsoorten de ruwheid van de schors sterk toeneemt waardoor de hoeveelheid prooidieren voor stamfoerageerders stijgt. Zoals hiervoor al is betoogd neemt met de leeftijd van het bos ook de hoeveelheid dood hout toe, hetgeen gunstig is voor zowel foerageren als nestelen.

We mogen dus positieve relaties met zowel op stammen foeragerende als met in hollen broedende soorten verwachten. Vanwege het verband met leeftijd van de bomen kunnen echter nog andere boskenmerken een

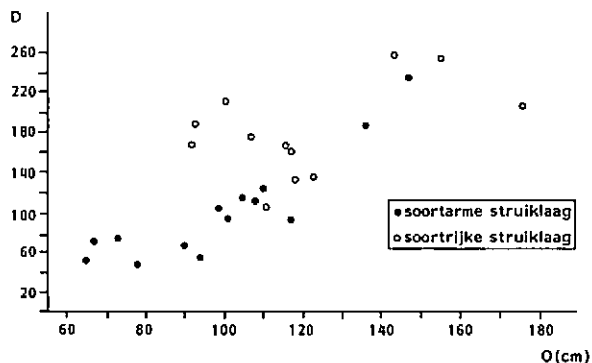


Fig. 10 Verband tussen totale dichtheid aan vogelterritoria (D) en de omtrek (O) van stammen (met minimaal 40 cm omtrek) in eikenbossen in Oost-Gelderland (ongepubl. gegevens). De bossen zijn verdeeld naar soortenrijkdom in de struiklaag (< 4 resp. ≥ 4 soorten met meer dan 5% bedekking).

Fig. 10 Relation between total bird density (D) and stem diameter (O) of trees exceeding 40 cm stem perimeter in oakwoods, The Netherlands. Symbols indicate samples with resp. species-rich bush layer (\circ) (≥ 4 species exceeding 5% coverage) and a species poor bush layer (\bullet).

zelfde trend vertonen, bijvoorbeeld de afstand tussen de bomen en de bedekking en de heterogeniteit van de kroonlaag (Janse & Kessler 1981). Deze verweving van boskenmerken bemoeilijkt het beoordelen van de rol van boomdikte.

Erdelen (1978) en Nilsson (1979) vonden geen verband met vogelrijkdom. Boomdikte was echter gecorrelleerd met vogelrijkdom in de volgende onderzoeken (zie figuur 10):

Janse & Kessler 1981 beukenbossen Veluwe
Van Dorp 1982 loofbossen Gelders rivierengebied
Levering & Reijnders 1983 duindennenbossen Noord-Holland

Schotman (ongepubl.) eikenbossen Oost-Gelderland

De betekenis van stamomtrek voor de dichtheid van stamfoeragerende soorten is door Opdam & Van Bladeren (1981) aangetoond, maar in andere onderzoeken wijkt deze groep niet af van de vogelbevolking als geheel.

5 Conclusies

Op grond van de wijze waarop vogelsoorten de ruimte in het bos verdelen hebben we enige veronderstellingen geuit over de betekenis van structuurkenmerken van de vegetatie voor broedvogels. Deze veronderstellingen worden grotendeels ondersteund door de resultaten van onderzoek. Bij een grote horizontale en verticale structuurvariatie kunnen veel vogelsoorten naast elkaar leven. Bovendien is er dan ruim plaats voor soorten die afhankelijk zijn van combinaties boomlaag-struiklaag en begroeiing-open ruimte. Voor de betekenis van plantesoortendiversiteit en boomdikte zijn eveneens diverse aanwijzingen, hoewel de interpretatie van de resultaten bemoeilijkt wordt door de verweving van deze kenmerken met horizontale en verticale structuurvariatie. De betekenis van dood hout is onvoldoende onderzocht, maar blijkt wel uit wat we weten over de ecologie van afzonderlijke soorten (met name hollenbroeders en stamfoerageerders).

Het is goed te beseffen dat deze conclusies gebaseerd zijn op correlaties, zodat de kans op schijnverbanden niet is uitgesloten. Dat de resultaten van het onderzoek overeenstemmen met wat op grond van theorie kan worden verwacht, wijst er echter op dat we hier met causale relaties te maken hebben. Een bijkomend probleem vormt de interactie tussen de diverse structuurkenmerken, waardoor het niet altijd mogelijk is de rol van de afzonderlijke factoren te bepalen. We pleiten daarom voor experimenteel onderzoek, bijvoorbeeld in de vorm van bepaalde dunningen begeleid met inventarisatie van de vogelbevolking en meting van de vegetatiestructuur. Zoals steeds in bosecologisch onderzoek zal de ontwikkeling na een ingreep gedurende een reeks van jaren moeten worden ge-

volgd: het bos moet de tijd hebben zich aan de nieuwe structuur aan te passen. Immers, het verwijderen van een groepje bomen uit een gesloten kronendak kan weliswaar de gewenste heterogeniteit in de kroonlaag opleveren, maar nog niet de bijbehorende ontwikkeling van vegetatie in de andere etages.

Overigens weten we nog niet voldoende over de relaties tussen vogelstand en bosstructuur in allerlei bos-typen om gedetailleerde, kwantitatieve uitspraken te kunnen doen. Met name de vorm van de relatie is niet in alle gevallen duidelijk, en voorts is in te weinig verschillende bosgebieden gemeten om zonder beperkingen te kunnen generaliseren en extrapoleren. Zo is het nog onzeker of bij toenemende "natuurlijkheid" van het bos de vogelrijkdom steeds zal blijven toenemen. Er zijn aanwijzingen dat de dichtheid in de meest natuurlijke stadia weer iets afneemt (Tomialojć et al. 1977 en Van Berkel et al. 1983).

6 Beheer

De verweving van kenmerken mag dan in wetenschappelijk opzicht als hinderlijk worden ervaren, in de praktijk van het beheer is dat niet zo'n probleem. Die verweving is nu eenmaal het gevolg van de natuurlijke processen in het bos (zie Koop, dit nummer), en de beheerder speelt daar bewust op in. Het omvormingsbeheer, gericht op het bevorderen van natuurlijke ontwikkelingen in het cultuurbos, beïnvloedt tegelijkertijd de horizontale en de verticale structuurvariatie alsmede het ontstaan van dood hout.

Uit het voorgaande blijkt dat de door Koop voorgestelde maatregelen tot omvorming van cultuurbos naar natuurbos doeltreffend moeten worden geacht voor het verkrijgen van een rijke vogelstand. Het aanbrengen

van heterogeniteit in de kroonlaag is hierbij de meest ingrijpende verandering. Hierbij heeft men tal van keuzemogelijkheden, waarvan er enige zijn uitgewerkt in figuur 11. Het voorbeeld met de hoogste heterogeniteitswaarde benadert de toestand in natuurbossen zoals het Hasbruch en natuurbosachtige opstanden als het eikenbos "de Plantage" bij Huis Bergh, die met de laagste waarden vinden we onder gesloten beukenbossen van nog geen 100 jaar. Janse & Kessler (1981) vonden in beukenbossen dat bij een toename van de heterogeniteit in de boomlaag van 0.8 naar 1.7 het aantal vogelsoorten toenam met een factor 4 en de dichtheid met een factor 5 (zie ook figuur 9). In het Hasbruch nam bij een verschil in heterogeniteit van de boomlaag van 1.0 naar 2.0 de dichtheid met een factor 3 toe. Een dergelijke toename van de heterogeniteit is niet in één keer te verwezenlijken. Koop spreekt over groepsgewijze dunningen van 10-15% van de bedekking van de boomlaag.

Voor het in stand houden of ontwikkelen van de heterogeniteit in bossen wordt als beheersmaatregel wel begrazing genoemd. Wat begrazing voor de vogelbevolking betekent valt niet uit onderzoekgegevens af te leiden. Zeker is wel dat als de bedekking van de struiklaag gering blijft het veronderstelde positieve effect van begrazing voor vogels niet zal optreden.

Naast het aanbrengen van open ruimte in de kroonlaag werkt ook het bevorderen van het ontstaan van dood hout positief op de avifauna (ringen in plaats van dunnen!). Het dikker en ouder laten worden van de bomen in een cultuurbos is zeker een maatregel die de vogelstand bevordert, te meer daar tegelijkertijd de structuurvariatie toeneemt. Dat is ook het geval wanneer men spontane ontwikkeling van struiken en bomen toelaat of bevordert, waardoor zowel de soorten-

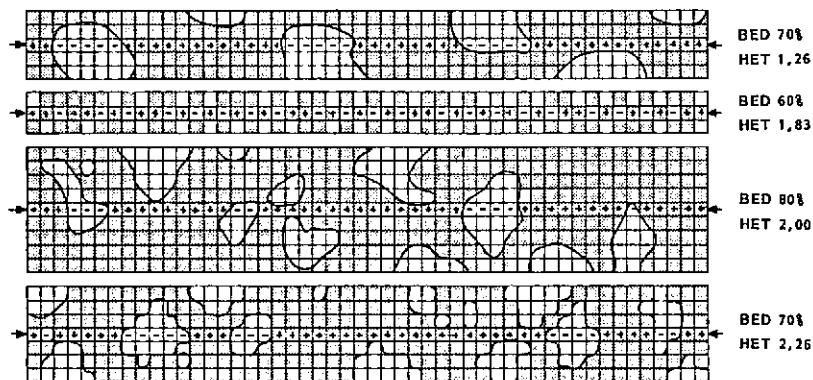


Fig. 11 Enige voorbeelden van patronen in de bedekking van de boomlaag met bijbehorende heterogeniteitswaarden (HET) en bedekkingspercentages (BED). De pijlen geven de denkbeeldige transecten aan waarlangs de heterogeniteit is gemeten. (Vergelijk de heterogeniteitswaarden in figuur 9).

Fig. 11 Some examples of heterogeneity in canopy layer coverage with calculated heterogeneity value (HET) and coverage (BED).

diversiteit als de structuurvariatie toenemen.

We benadrukken dat het hier gehanteerde heterogeniteitsbegrip uitsluitend betrekking heeft op structuur en niet op soortensamenstelling. De gewenste heterogeniteit kan dus niet gecreëerd worden door het mengen van boomsoorten die in fase opgroeien. Naar het effect van mengcultures is geen systematisch onderzoek gedaan. Gelet op het effect van plantesoortendiversiteit kan echter van menging van boomsoorten in cultuurbossen een positief effect verwacht worden. Cultuurbossen verschillen in vogelrijkdom van verschillende hoofdhoutsoorten verwijzen we naar Philippona et al. (1983) en Van Berkel et al. (1983).

Een vorm van heterogeniteit kan men bereiken door kleine (< 1 ha) percelen cultuurbos te mengen die variëren in ontwikkelingsfase. Overigens kan de heterogeniteit van dergelijke complexen nooit zo groot zijn als in natuurbos of plenterbos. We scheppen op deze wijze een flink aantal randen, overgangen tussen hoog en laag en tussen open en dicht. Tussen deze randen bevinden zich homogene begroeiingen. In dergelijke bossen zal men hoge dichtheden mogen verwachten van soorten die juist op deze overgangen leven (groepen 1b, 4b en 5a in figuur 5), terwijl de overige soortengroepen eerder worden benadeeld, met name vanwege de versnippering van het voor hen geschikte biotoop. Gezien de waarde van juist deze soorten voor het natuurbehoud verdient in bossen met natuurbe-

houd als hoofddoelstelling het bevorderen van heterogeniteit in grote percelen de voorkeur. In cultuurbossen echter is kleinschalige inrichting zeker niet onaantrekkelijk.

Het aanbrengen van heterogeniteit in percelen kan betekenen dat grote kaalslagen niet meer voorkomen. Ferry & Frochot (1970) en Kalkhoven & Opdam (1984) hebben laten zien dat het spaarlijke verspreide bosmen bij kaalkap al een aanzienlijke verrijking van de vogelbevolking in de jonge ontwikkelingsstadia tot gevolg heeft (figuur 12). De bosontwikkeling zijn daardoor ook veel geringer, en wij nemen aan dat dit de stabiliteit van vogelpopulaties ten goede komt, vooral in kleine bosfragmenten in het cultuurlandschap. In bossen met plenterkap en in natuurbossen zijn dergelijke fluctuaties zeer gering.

Tegenover het voordeel van kleinschalige kap voor bosvogels staat het nadeel dat het biotoop voor vogels die voorkomen op grote open ruimten, zoals kaalslagen, in oppervlakte slinkt. Met name nachtzwaluw, boomfleeuwerik en geelgors zijn voor het natuurbehoud waardevol. Zoals in zoveel vraagstukken over natuurbeheer zal ook hier een afweging moeten worden gemaakt. Zolang een zo groot aandeel van het Nederlandse bos grootschalig wordt beheerd, zal in deze afweging al gauw de nadruk gelegd worden op het bevorderen van heterogeniteit.

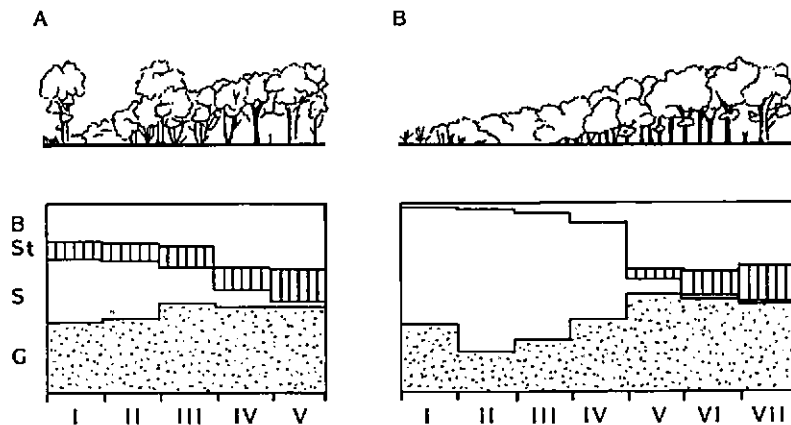


Fig. 12 Veranderingen in de vogelbevolking tijdens de bosontwikkeling in (A) hakhout met overstaanders, en (B) schermkapbos (uit Ferry en Frochot 1970). Langs de verticale as staat het aandeel in procenten van de vogelbevolking van soortgroepen, te weten soorten die foerageren op bladeren (B), stammen en dikke takken (St), in struiken (S) en op de grond (G). Langs de horizontale as staan de verschillende ontwikkelingsstadia.

Fig. 12 Changes in the bird community structure during forest development in coppice with standards (A) and (B). The vertical axis indicates proportion of species groups in total bird density (B = foliage gleaners, St = stem-foraging species, S = bush-dwelling species, G = ground-foraging species). The horizontal axis indicates stages of development.

7 Literatuur

- Alertstam, T., S. G. Nilsson & S. Ulfstrand. 1974. Niche differentiation during winter in woodland birds in southern Sweden and the island of Gotland. *Oikos* 25: 321-330.
- Alertstam, T., S. G. Nilsson & S. Ulfstrand. 1974. Niche differentiation during winter in woodland birds in southern Sweden and the island of Gotland. *Oikos* 25: 321-330.
- Anderson, S. H., H. H. Shugart & Th. M. Smith. 1979. Vertical and temporal habitat utilization within a breeding bird community. In: J. D. Dickson et al. (eds.). *The role of insectivorous birds in forest ecosystems* pp. 303-216. Academic Press, New York.
- Balen, J. H. van. 1980. Population fluctuations of the Great tit and feeding conditions in winter. *Ardea* 68: 143-164.
- Berkel, C. J. M. van, P. F. M. Opdam & C. W. Stortenbeker. 1983. Natuurlijk bos als biotoop voor vogels: suggesties voor beheer. *Vogeljaar* 31: 104-115.
- Blana, H. 1978. Die Bedeutung der Landschaftsstruktur für die Vogelwelt. Beiträge zur Avifauna des Rheinlandes, Heft 12. GRO, Düsseldorf.
- Blondel, J. & R. Cuvillier. 1977. Une méthode simple et rapide pour décrire les habitats d'oiseaux: le stratiscope. *Oikos* 29: 326-331.
- Blondel, J., C. Ferry & B. Frochot. 1973. Avifaune et végétation. Essai d'analyse de la diversité. *Alauda* 41: 63-84.
- Booij, C. J. H. & J. H. van Balen. 1983. Hokenbroeders, natuurlijke hoken en nestkasten. *Vogeljaar* 31: 89-94.
- Crawford, H. S., R. G. Hooper & R. W. Titterton. 1981. Songbird population response to silvicultural practices in central Appalachian hardwoods. *J. Wildl. Mgmt.* 45: 680-692.
- Crivelli, A. & P. Blandin. 1977. L'organisation spatiale d'un peuplement de passeraux forestiers. *Alauda* 45: 219-230.
- Dekker, A., P. Opdam & J. Kalkhoven. 1982. Kwantitatief onderzoek naar de samenhang tussen avifauna en vegetatie in dennenbossen en essenhakhoutbossen bij Amerongen. RIN-rapport 82/12, Leersum.
- Dierschke, F. 1973. Die Sommervogelbestände nordwestdeutscher Kiefernforsten. *Vogelwelt* 94: 201-225.
- Dorp, D. van. 1982. De avifauna van enige landgoedbossen in het rivierengebied en de relatie met de vegetatie. Doct. scriptie RIN-Leersum/KU Nijmegen.
- Dijkens, L. 1982. Over het effect van een strenge winter op enkele broedvogelpopulaties van Texel. *De Graspieper* 2: 151-154.
- Edington, J. M. & M. A. Edington. 1972. Spatial patterns and habitat partition in the breeding birds of an upland wood. *J. Anim. Ecol.* 41: 331-357.
- Erdelen, M. 1978. Quantitative Beziehungen zwischen Avifauna und Vegetationsstruktur. Diss. Univ. Köln.
- Erdelen, M. 1984. Bird communities and vegetation structure: I. Correlations and comparisons of simple and diversity indices. *Oecologia* 61: 277-284.
- Ferry, C. & B. Frochot. 1970. L'Avifaune nidificatrice d'une forêt de chênes pedoncules en Bourgogne: étude de deux successions écologiques. *Terre Vie* 24: 153-250.
- Franzreb, K. E. 1983. A comparison of foliage use and tree height selection by birds in unlogged and logged mixed-coniferous forests. *Biol. Conserv.* 27: 259-275.
- García, E. F. J. 1983. An experimental test of competition for space between blackcaps *Sylvia atricapilla* and garden warblers *Sylvia borin* in the breeding season. *J. Anim. Ecol.* 52: 795-805.
- Gibb, J. 1954. Feeding ecology of tits, with notes on treecreeper and goldcrest. *Ibis* 96: 513-543.
- Głowaciński, Z. & J. Weiner. 1983. Successional trends in the energetics of forest bird communities. *Hol. Ecol.* 6: 305-314.
- Groot-Veenbaas, G. de. 1981. De broedvogels van Oud en Nieuw Amelisweerd. RIN-rapport 81/6, Leersum.
- Holmes, R. T., R. E. Bonney Jr. & S. W. Pacala. 1979. Guild structure of the Hubbard Brook bird community: a multivariate approach. *Ecology* 60: 512-520.
- Hope Jones, P. 1972. Succession in breeding bird populations of sample Welsh oakwoods. *Brit. Birds* 65: 291-299.
- James, F. C. & N. O. Wamer. 1982. Relationships between temperate forest bird communities and vegetation structure. *Ecology* 63: 159-171.
- Janse, C. J. & J. J. Kessler. 1981. Onderzoek naar de broedvogelbevolking en haar samenhang met de vegetatiestructuur in bossen op de Veluwe. Doct. scriptie. RIN Leersum-/RU Leiden.
- Jansson, C., J. Ekman & A. von Brömssen. 1981. Winter mortality and food supply in tits *Parus* spp. *Oikos* 37: 313-322.
- Kalkhoven, J. T. R. & P. F. M. Opdam. 1984. Vogelgemeenschappen en vegetatie in essenhakhout. *Levende Natuur* 85: 3-9.
- Källander, H. 1981. The effects of provision of food in winter on a population of the Great Tit *Parus major* and the Blue Tit *P. caeruleus*. *Ornis Scandinavica* 12: 244-248.
- Karr, J. R. & R. R. Roth. 1971. Vegetation structure and avian diversity in several New World areas. *Am. Nat.* 105: 423-435.
- Karr, J. R. & K. E. Freemark. 1983. Habitat selection and environmental gradients: dynamics in the "stable" tropics. *Ecology* 64: 1481-1494.
- Kleijn, K. P. 1983. Soortdifferentiatie bij spechten in relatie tot natuurlijke bosclementen. *Vogeljaar* 31: 95-103.
- Komdeur, J. & J. Vestjens. 1982. De relatie tussen bosstructuur en broedvogelbevolking in Nederlandse naaldbossen. Doct. verslag LH Wageningen.
- Komdeur, J. & J. P. M. Vestjens. 1983. De betekenis van dood hout voor de avifauna. *Nederlands Bosbouw-tijdschrift* 55: 86-90.
- Landres, P. B. & J. A. MacMahon. 1983. Community organization of arboreal birds in some oak woodlands of western North America. *Ecol. Monogr.* 53: 183-208.
- Levering, H. & R. Reijnders. 1983. Een onderzoek naar de samenhang tussen de vegetatiestructuur en de broedvogelbevolking in dennenbossen in het Noordhollands duinreservaat. Doctoraal Verslag Dieroecologie, VU Amsterdam.
- MacArthur, R. H. & J. W. MacArthur. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42: 594-598.
- Mannan, R. W. & E. C. Meslow. 1984. Bird populations and vegetation characteristics in managed and old-growth forests, Northeastern Oregon. *J. Wildl. Mgmt.* 48: 1219-1238.
- McClelland, B. R. 1979. The pileated woodpecker in forests of the northern Rocky Mountains. In: J. D. Dickson et al. (eds.). *The role of insectivorous birds in forest ecosystems* pp. 283-300. Academic Press, New York.
- Meerjarenplan Bosbouw; beleidsvoornemen, Tweede Kamer vergaderjaar 1984-1985, nr. 18. 630: 1-2.
- Miller, E. & D. R. Miller. 1980. Snag use in birds. In: R. M. DeGraff & N. G. Tilghman (eds.). *Management of western forests and grasslands for nongame birds*. pp. 337-356. US-

- DA Forest Service General Technical Report INT-86, Ogden, Utah.
- Moss, D. 1978. Diversity of woodland song-bird populations. *J. Anim. Ecol.* 47: 521-527.
- Newton, I. 1980. The role of food in limiting bird numbers. *Ardea* 68: 11-30.
- Nilsson, I. N. & O. Liberg. 1984. Bird communities in three oak-dominated woodlands in southern Sweden. *Ann. Zool. Fennici* 21: 379-381.
- Nilsson, S. G. 1979. Density and species richness in some forest bird communities in south Sweden. *Oikos* 33: 392-401.
- Opdam, P. 1983a. Verspreiding van broedvogels in het cultuurlandschap: de betekenis van oppervlakte en isolatie van ecotopen. *WLO-Medelingen* 10: 179-189.
- Opdam, P. 1983b. De ecologie van bosvogelgemeenschappen. *Vogeljaar* 31: 66-73.
- Opdam, P. & G. J. van Bladeren. 1981. De vogelbevolking van beheerde en onbeheerde delen van het Forstamt Hasbruch (Oldenburgerland, BRD) in relatie tot de bosstructuur. *RIN-rapport* 81/2, Leersum.
- Opdam, P. F. M., J. T. R. Kalkhoven & J. Philippona. 1984. Verband tussen broedvogelgemeenschappen en begroeiing in een landschap bij Amerongen. Reeks Landshapsstudies 5, Pudoc, Wageningen.
- Opdam, P. F. M. & S. Woldhek. 1985. De invloed van roofvogels en uilen op hun prooidieren, een literatuuronderzoek. *RIN-rapport* 85/1, Leersum.
- Oude Voshaar, J. H. 1981. Vogelbevolking en vegetatiestructuur. *Rapport IWIS-TNO*, Wageningen.
- Partridge, L. 1978. Habitat Selection. In: J. R. Krebs & N. B. Davies (eds.), *Behavioral Ecology, an evolutionary approach*, pp. 351-376. Blackwell, Oxford.
- Philippona, J., J. Kalkhoven & P. Opdam. 1983. De betekenis van vegetatiekenmerken voor bosvogelgemeenschappen. *Vogeljaar* 31: 74-88.
- Pielowski, Z. 1961. Über die Vertikalverteilung der Vögel in einem Pineto-Quercetum Biotop. *Ekologia pol.* A. 9: 1-23.
- Rice, J., R. D. Ohmart & B. W. Anderson. 1983. Habitat selection attributes of an avian community: a discriminant analysis investigation. *Ecol. Monogr.* 53: 263-290.
- Roth, R. R. 1976. Spatial heterogeneity and bird species diversity. *Ecology* 57: 773-382.
- Røv, N. 1975. Breeding bird community structure and species diversity along an ecological gradient in deciduous forest in western Norway. *Ornis Scandinavica* 6: 1-14.
- Sturm, K. 1984. Auswirkungen der Vegetation auf die Vogelwelt in zwei Forstorten im Staatlichen Forstamt Hannover. *Beitr. Naturk. Niedersachsens* 37: 168-173.
- Tomialojć, L., W. Walankiewicz & T. Wesolowski. 1977. Methods and preliminary results of the bird census work in primeval forest of Bialowieza National park. *Pol. Ecol. Stud.* 3: 215-223.
- Vestjens, J. 1984. The relation between forest structure and breeding birds in Scotland. *Rapport ITE Banchorry, UK/LH Wageningen*.
- Wiens, J. A. & J. T. Rotenberry. 1981. Censusing and the evaluation of avian habitat occupancy. *Studies in Avian Biology* 6: 522-532.
- Willson, M. P. 1974. Avian community organization and habitat structure. *Ecology* 55: 1017-1029.

Peulen voor al uw houtbewerkingsmachines. Bezoek onze moderne showrooms met meer dan 200 verschillende machines in voorraad.

Importeur:

Ingenieursbureau
PEULEN

MEER DAN 35 JAAR SERVICE

OOSTPLEIN 130
3011 KX ROTTERDAM

010-11.71.66

Demonstratie
Rotterdam of Dalfsen.



Houtblokken zagen en kloven in één arbeidsgang t/m 30 cm Ø Door gebruik van pendelzaag weinig krachtsinspanning noodzakelijk. Opgenomen vermogen 7,5 kW. Aandrijving via aftakas of elektromotor. Hulpstuk: transportband.