

Dichtheid van bosvogels in geïsoleerde loofbosjes

Density of forest interior birds in isolated wood lots

BOENA VAN NOORDEN, PAUL OPDAM & ALEX SCHOTMAN

Landbouw, industrie en woongebieden bepalen grotendeels het ruimtegebruik in Nederland. Te midden van het zeer intensief gebruikte cultuurlandschap steken de veelal kleine natuurgebieden af als eilanden in de zee. Deze kleine landschapselementen maken het mogelijk dat tal van organismen zich nog in het cultuurlandschap kunnen handhaven. Behalve de kwaliteit van het habitat zijn ook de oppervlakte en de ligging in het landschap van deze landschapselementen bepalend voor de samenstelling van de levensgemeenschap (Opdam 1986). Voor loofbosjes is bijvoorbeeld aangetoond dat de oppervlakte ervan de belangrijkste factor vormt die de kans op het voorkomen van bepaalde bosvogelsoorten bepaalt. De hoeveelheid bos in de nabije omgeving en de aanwezigheid van verbindende houtwallen hebben een geringe, maar wel significante invloed (Opdam *et al.* 1985, van Dorp 1986). De effecten zijn per soort verschillend: iedere soort vertoont een eigen relatie met de oppervlakte. Hoe kleiner en hoe geïsoleerder een bosje is, des te vaker ontbreken bepaalde soorten en des te soortenarmer daardoor de vogelbevolking. Van Noorden (1986) vergeleek inventarisatiegegevens uit drie opeenvolgende jaren en kon bevestigen wat wij vermoedden: juist uit die kleine en meest geïsoleerde bosjes verdwijnen vogelsoorten het vaakst en komen er het moeilijkst weer terug. Het voorkomen van nogal wat soorten is daar dan ook heel onregelmatig. Op grond hiervan veronderstellen wij dat de kans dat vogels zich na de broedtijd in een bosje vestigen kleiner wordt naarmate de mate van isolatie ten opzichte van populaties in naburige bossen toeneemt. Anders gezegd: de dispersiebewegingen van sommige bosvogelsoorten zouden worden beïnvloed door de landschapsstructuur.

Dit alles was gebaseerd op gegevens over aan- en afwezigheid. Wij wilden echter tevens weten of de geïsoleerde ligging van bosjes ook consequenties heeft voor de dichtheid van bosvogels. Als de onderlinge afstand tussen bosjes inderdaad de dispersie van vogels bemoeilijkt, kunnen wij verwachten dat regelmatig niet alle potentiële territoria in alle bosjes bezet zijn. De reproductie zal immers niet steeds overal voldoende zijn om de sterfte te compenseren, en als er dan geen aanvulling uit omliggende bosjes plaatsvindt, zal een territorium enige tijd leeg blijven. Dit zou dan vaker het geval zijn in

geïsoleerde bosjes, en wij zouden het effect het sterkst moeten aantreffen bij strikte bosvogels. Wanneer daarentegen de reproductie heel goed is geweest, zal een deel van de jongen moeten emigreren, althans bij soorten met een duidelijk ontwikkeld territoriumgedrag. Dat betekent dat op grond van de oppervlakte een maximum aantal paren van een soort kan worden voorspeld, en dat wij verwachten dat afwijkingen hiervan een verband vertonen met de mate van isolatie van het bosje. Deze verwachting is getoetst in het hierna beschreven onderzoek.

Gebied en werkwijze

Het onderzoek is uitgevoerd in 46 opgaande loofbosjes in de Gelderse Vallei, een gebied van 400 km² tussen de Veluwe en de Utrechtse Heuvelrug. Het grondgebruik is er voornamelijk agrarisch: gemengd bedrijf met veel bio-industrie en bijbehorende maïsvelden op overbemeste akkers. Op veel plaatsen heeft het landschap een kleinschalig karakter als gevolg van de kleine bosjes, houtwallen, lanen en heggen die de landerijen doorsnijden. De geselecteerde bossen hadden een zo uniform mogelijke boom- en struiklaag, varieerden in oppervlakte van 0.1-31.5 ha en bovendien in de mate van isolatie.

Broedvogelinventarisatie De kwantitatieve inventarisatie werd uitgevoerd met de uitgebreide territoriumkartering (Hustings *et al.* 1985). Aan elk bos werden in de periode half maart–begin juni 1985 negen bezoeken gebracht tussen 45 minuten vóór en vier uur na zonsopgang. De bezoeken werden zo gekozen dat in hetzelfde bosje steeds op een ander tijdstip ten opzichte van zonsopgang werd begonnen. Dichtheden werden omgerekend naar een standaardoppervlakte van 10 ha, waarbij delen van territoria die in aangrenzende bosjes of houtsingels lagen, niet werden meegerekend.

Eigenschappen geïnventariseerde bosjes Met behulp van een planimeter werd de oppervlakte van de bosjes afgeleid van topografische kaarten schaal 1: 10 000. Van de 46 loofbosjes grensden er 30 aan naaldbos of jong loofbos, de overige waren geheel omgeven door landbouwgrond. Dit verschil werd als een kenmerk opgenomen. De structuur en de soortensamenstelling van de vegetatie werden met behulp van de volgende parameters vastgelegd: (1) dominante boomsoort, (2) bedekking van kruid- en struiklaag (geschat in 3 klassen), (3) gemiddelde stamomtrek op borsthoogte van 50 stammen met een omtrek van meer dan 40 cm, gelegen op een transect (gemstam), (4) spreiding (standaarddeviatie) in de stamomtrek van deze bomen, (5) aantal soorten in deze groep,

(6) gemiddelde onderlinge afstand van de 50 dikke bomen, (7) aantal stammetjes met een omtrek op borsthoogte tussen 10 en 40 cm binnen het transect.

Aspecten van isolatie De verschillende aspecten van isolatie werden door acht parameters gekarakteriseerd (bijlage 1), die betrekking hadden op de volgende categorieën: (1) oppervlakte bos (anders dan oud loofbos) aansluitend aan het geïnventariseerde bos, (2) hoeveelheid bos in de omgeving in verschillende afstandsklassen rondom het bos, (3) afstand tot dichtstbijzijnde bos (>20 ha), (4) hoeveelheid lijnvormige elementen in omgeving.

Analyse Bij de analyse is getracht een combinatie van eigenschappen van bosjes te vinden die de verschillen in de vogeldichtheid tussen de bosjes het beste kan verklaren. Wij gebruikten hiervoor een regressiemethode op basis van de kleinste kwadraatsom, en wel meervoudige regressie met behulp van het GENSTAT-pakket (Alvey *et al.* 1982). Met behulp van deze techniek kunnen modellen worden opgesteld die de variatie in de vogeldichtheid beschrijven. Meestal wordt echter maar een deel van de variatie verklaard. Daar zijn diverse oorzaken voor. Zo wordt bij de methode verondersteld dat de relatie tussen vogeldichtheid en boskenmerk te beschrijven is als een eenvoudige wiskundige vergelijking, maar dit is niet in alle gevallen reëel. Ook wordt de vogeldichtheid waarschijnlijk door meer factoren beïnvloed dan hier zijn gemeten, of de gekozen maat is zelf niet een oorzakelijke factor, maar vertoont slechts een onzuivere correlatie met de werkelijk oorzakelijke factor. Bij de analyse wordt de hoeveelheid verklaarde variantie steeds uitgedrukt in een percentage van de totale te verklaren variantie. Van elke geselecteerde factor in het model wordt tevens aangegeven hoeveel deze aan het percentage verklaarde variantie bijdraagt.

De analyse is toegespitst op soorten van oude (loof-) bossen, dat wil zeggen soorten die zowel voor hun voedsel als voor nestgelegenheid zijn aangewezen op opgaand (loof)bos. Wij mogen verwachten dat voor deze soorten de onderzochte bossen het sterkst een eilandkarakter hebben, zodat een eventueel isolatie-effect het duidelijkst meetbaar is (Opdam *et al.* 1985). Binnen de Gelderse Vallei werden 15 soorten tot deze groep gerekend (tabel 1).

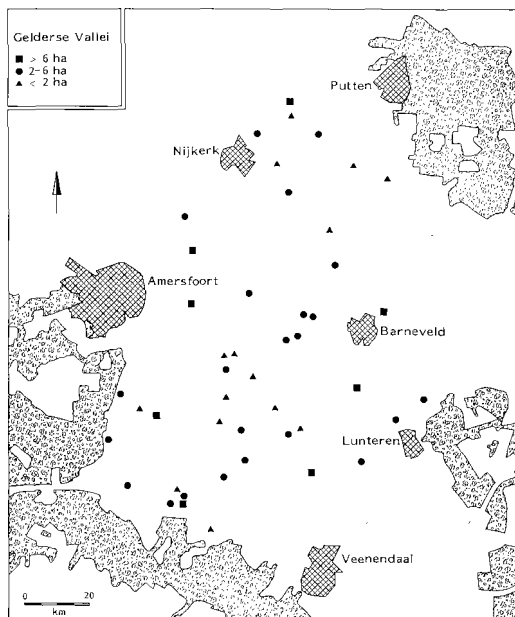
Uiteraard geldt de genoemde binding aan loofbos niet voor alle soorten even sterk: zoals bij iedere indeling is er ook bij deze sprake van grensgevallen. De Bosuil *Strix aluco*, die duidelijk in dit rijtje thuishoort, werd niet geïnventariseerd: daartoe zouden ten minste twee extra nachtronden noodzakelijk zijn geweest.

Tabel 1. Soorten die in het onderzoek als bosvogel werden beschouwd en in de analyse zijn betrokken. *Species selected for analysis*

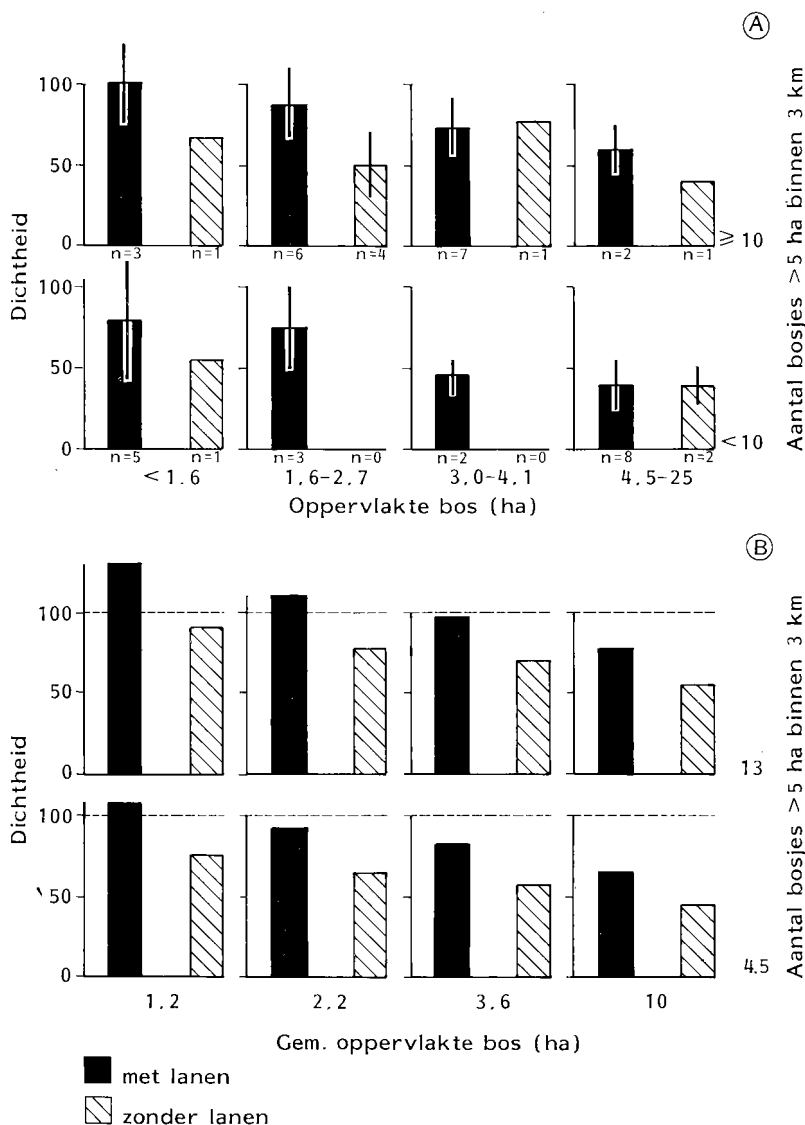
Groene Specht	<i>Picus viridis</i>
Zwarte Specht	<i>Dryocopus martius</i>
Grote Bonte Specht	<i>Dendrocopos major</i>
Kleine Bonte Specht	<i>D. minor</i>
Gekraagde Roodstaart	<i>Phoenicurus phoenicurus</i>
Grauwe Vliegenvanger	<i>Muscicapa striata</i>
Bonte Vliegenvanger	<i>Ficedula hypoleuca</i>
Staartmees	<i>Aegithalos caudatus</i>
Glanskop	<i>Parus palustris</i>
Matkop	<i>P. montanus</i>
Pimpelmees	<i>P. caeruleus</i>
Boomklever	<i>Sitta europaea</i>
Boomkruiper	<i>Certhia brachydactyla</i>
Wielewaal	<i>Oriolus oriolus</i>
Vink	<i>Fringilla coelebs</i>

Resultaten en discussie

Allereerst bekijken wij de dichtheid van alle bosvogels samen. Deze blijkt hoger te worden naarmate de oppervlakte van het bos kleiner wordt, in de buurt van het bosje meer bos is gelegen, of als er houtwallen, singels en lanen op het bos uitkomen (figuur 2A). Het regressiemodel bevat deze drie factoren: oppervlakte, dichtheid aan bosjes binnen een straal van 3 km en aanwezigheid van houtsingels, houtwallen en lanen aansluitend aan het bos; het verklaart 46% van de variatie in de totale dichtheid (tabel 2). Dit betekent dus dat van twee even grote bossen het bos dat te midden van bos- en boomrijk landschap ligt meer vogels bevat dan het bos in open landschap, aangenomen dat er geen wezenlijke verschillen in habitatkwaliteit zijn. Een indruk van het effect van veranderingen in de landschapsstructuur op de dichtheid van bosvogels blijkt uit figuur 2B, die is gebaseerd op het regressiemodel. Een reductie van het aantal bosjes groter dan 5 ha binnen een straal van 3 km van 13 naar 4,5 gaat gepaard met een vermindering van de dichtheid in de orde van 20%. Het verwijderen van houtwallen en singels die aan het bos vastzitten, geeft in dat bos gemiddeld een achteruitgang in de orde van 30%.



Figuur 1. Ligging van de geïnventariseerde bosjes in de Gelderse Vallei (aaneengesloten bosgebied apart aangegeven). *Location of selected wood lots between two extensive forest areas.*



Figuur 2. (A) Gemiddelde dichtheid aan bosvogels in geïsoleerde bosjes, gegroepeerd volgens vier klassen van oppervlakte, twee klassen van isolatie (het aantal bosjes >5 ha binnen een zone met een straal van 3 km), en de aan-, respectievelijk afwezigheid van op het bos uitkomende lanen en houtwallen. *Mean density of forest interior birds in forest isolates, classified according to area (4 groups), number of woods exceeding 5 ha in size within a three km radius (two groups), and presence of fence rows adjacent to the wood lot.*

(B) Als A, maar gebaseerd op berekeningen volgens een regressiemodel. *As (A) but according to the regression model.*

De analyses per soort geven minder duidelijke resultaten, maar deze ondersteunen wel het beeld dat hierboven is geschetst (tabel 2). Bij Grote Bonte Specht, Staartmees en Boomklever werden de dichtheden in het bos iets hoger wanneer de hoeveelheid houtwallen in de omgeving toenam. Boomklever en Boomkruiper waren wat talrijker als er houtsingels, houtwallen en lanen op het bos uitkwamen. De Vink tenslotte profiteerde van een toename in het aantal bosjes binnen een straal van 3 km. Bij slechts één soort (Boomklever) had een

kenmerk van de bosstructuur (gemiddelde omtrek van 50 dikke bomen) een (positief) effect.

Het bij Boomkruiper en Vink, evenals bij alle bosvogels samen, gevonden negatieve effect van de oppervlakte van het bos zelf verdient enige toelichting. Door het omrekenen van de dichtheid naar een standaardoppervlakte van 10 ha vallen dichtheden van soorten die nog in heel kleine bosjes voorkomen, erg hoog uit. Zo zal bijvoorbeeld één territorium in een bosfragment van 0.25 ha omgerekend een dichtheid opleveren van 40 paren/10

Tabel 2. Resultaten van de regressie-analyses. Voor alle bosvogels samen en voor vijf soorten afzonderlijk is aangegeven welke factoren van invloed zijn op de dichtheid, dat wil zeggen een statistisch significant deel van de variatie in de dichtheid verklaren (tweezijdige t-toets). De laatste kolom geeft aan hoe goed de combinatie van de opgegeven factoren die variatie in de dichtheid verklaart (zie bijlage 2 voor details van de modellen). *Results of regression analyses. For all species combined and five separate species, parameters are listed which contribute significantly to the variation in density (for complete models see appendix 2).*

+ = positief verband *positive correlation*

— = negatief verband *negative correlation*

• = verband niet aantoonbaar *no significant correlation*

Soorten	Oppervlakte	Dichtheid bosjes < 3km	Dichtheid houtwallen	Lanen aanwezig	% verklaarde variatie
<i>Species</i>	<i>Area</i>	<i>Number of woodlots < 3km</i>	<i>Density fencerows</i>	<i>Lanes etc. present</i>	<i>% variation explained</i>
Alle bosvogels	—	+	•	+	46
<i>All forest species</i>	—	+	•	+	46
Grote Bonte Specht	•	•	+	•	08
<i>Dendrocopos major</i>	•	•	+	•	07
Staartmees	•	•	+	•	07
<i>Aegithalos caudatus</i>	•	•	+	•	46
Boomklever ¹	•	•	+	+	46
<i>Sitta europaea</i>	•	•	+	+	25
Boomkruiper	—	•	•	+	25
<i>Certhia brachydactyla</i>	—	+	•	•	34
Vink	—	+	•	•	34
<i>Fringilla coelebs</i>	—	+	•	•	34

(1) Bij deze soort werd tevens een habitatvariabele selecteerd (gemiddelde omtrek van 50 dikke bomen). *In this species a habitat factor (mean trunk diameter) was selected too.*

ha, een dichtheid die in 10 ha bos nooit wordt bereikt. Waarschijnlijk zal het bos van 0.25 ha meer dan tweemaal zo groot moeten worden om een tweede paar te herbergen, niet alleen omdat door territoriaal gedrag van het reeds aanwezige paar vestiging van andere paren moeilijker zal worden, maar ook doordat de bosrand, waar in de regel een grote voedselrijkdom is (Lange 1984), een steeds kleiner deel van het territorium gaat uitmaken (de hoge dichtheid van vogels in houtwallen ten opzichte van bos berust onder meer op dit effect, dat ook wel rand-effect wordt genoemd).

In grotere bossen zal de dichtheid dus nooit zo hoog kunnen worden als in kleine bosjes (zie ook Helle 1984), en wij vinden dus een negatief verband tussen dichtheid en oppervlakte; dit laatste echter alleen bij soorten die nog in de heel kleine bosjes voorkomen, zoals Vink en Boomkruiper (Opdam *et al.* 1985, van Dorp 1986).

Het oppervlakte-effect kunnen wij dus in het licht van onze vraagstelling als een bijkomstigheid beschouwen. De overige factoren lijken echter wel een ecologische betekenis te hebben; deze wijzen er allemaal op dat geïsoleerde bosjes lagere dichtheden hebben dan niet geïsoleerde. Voor de soorten waarbij geen significante effecten zijn vastgesteld, mag niet worden geconcludeerd dat voor hen isolatie geen betekenis heeft. Het aantal gegevens is aan de kleine kant en bovendien onderhevig aan methodologische en toevallige variatie.

Wat is nu de ecologische betekenis van het gevonden isolatie-effect? Er zijn twee hypothesen

denkbaar. De eerste is dat de bosjes in het omringende gebied, evenals de houtwallen en lanen, een directe habitatfunctie hebben voor de vogels in de onderzochte bosjes. Weliswaar is door ons niet vastgesteld dat de territoria zich tot deze landschapselementen uitstrekken, maar het is best mogelijk dat foeragerende vogels in de broedtijd (ver) buiten hun territorium komen. Voor standvogels kunnen deze elementen ook buiten de broedtijd een voedselgebied betekenen, waardoor deze beter de winter kunnen doorkomen. Andere habitatverschillen bieden geen voor de hand liggende verklaring; de mate van habitatvariatie tussen de bosjes is erg klein.

De tweede verklaring voor het gevonden effect is de in de vraagstelling geformuleerde hypothese: in bosjes in bosrijk en boomrijk landschap worden onbezette territoria eerder uit de omgeving herbezet dan in geïsoleerde bosjes.

Welke aanwijzingen zijn er nu ter ondersteuning van deze hypothesen? Van het eerstgenoemde effect zou kunnen worden verwacht dat het vooral bij standvogels optreedt. Inderdaad zijn vier van de vijf soorten (Vink uitgezonderd) die een positief verband vertoonden met een isolatiekenmerk, echte standvogels, maar onder de resterende tien soorten zijn er zes duidelijk standvogel. Over het gebruik van houtwallen als voedselgebied in de broedtijd door in bossen broedende vogels is ons niets bekend, maar het is waarschijnlijk dat een deel van het gevonden verband hiermee samenhangt. Sommige territoria hadden een uitloper in



Glanskop, 20 april 1986, Santpoort-Zuid (Arnoud van den Berg). *Marsh Tit* *Parus palustris*.

een op het bos uitkomende houtsingel. Dat vogels ook naar naburige bosjes vliegen, lijkt minder voor de hand te liggen (Howe 1984), behalve bij soorten met grote territoria als Wielewaal, Groene Specht en Zwarte Specht, maar bij deze soorten is geen effect gevonden.

Ondersteuning voor de kolonisatiehypothese komt uit een vergelijking met resultaten van eerder onderzoek naar isolatie-effecten op de kans op voorkomen. Wij gebruiken daartoe het onderzoek van Van Noorden (1986) naar verdwijnen en verschijnen van soorten in dezelfde geïsoleerde bosjes in de Gelderse Vallei, alsmede in een serie bosjes in Zuid-Limburg (tabel 3). Bij zes van de tien hierbij betrokken soorten zijn effecten van isolatie vastgesteld. Vier hiervan bleken ook in het onderzoek naar de dichtheid een effect te vertonen. Van de overige vier soorten vertoonde alleen de Vink een effect op de dichtheid. De overeenkomst bedraagt 70%, hetgeen als een ondersteuning van de kolonisatiehypothese kan worden opgevat. Een verschil in resultaat van beide onderzoeken kan overigens het gevolg zijn van 'toevallige' variatie, maar ook kan een effect zo zwak zijn dat dit nog wel in de dichtheid, maar niet in afwezigheid tot uiting komt (Vink).

. Van Dorp & Opdam (1987) onderzochten 235 loofbosjes in één jaar en vonden eveneens aanwijzingen voor isolatie-effecten bij Grote Bonte

Specht, Boomklever, Boomkruiper, Staartmees en Glanskop (en zes door ons nu niet onderzochte soorten), maar niet bij Grauwe Vliegenvanger en Vink. Ook in het buitenland is aannemelijk gemaakt dat isolatie van habitatplekken het voorkomen van een deel van de vogelbevolking beïnvloedt (onder meer Lynch & Whigham 1984). Zowel in Noord-Amerika als in Australië vond Howe (1984) dat een aantal bosvogels in geïsoleerde bosjes een lagere dichtheid had dan in grote aaneengesloten bosgebieden, terwijl de meeste bosrandvogels in ongeveer dezelfde dichtheden voorkwamen.

De sterkste effecten lijken op te treden bij soorten die strikt aan opgaand bos zijn gebonden. Soorten die ook in houtwallen broeden of in jong bos (zoals Pimpelmees en Matkop) komen in het onderzochte landschap op veel plaatsen buiten de onderzochte bossen voor, zijn daardoor talrijker en zullen eerder open plekken in de bossen opvullen. De positie van de Kleine Bonte Specht behoeft in dit verband nader onderzoek.

Onze conclusie luidt dat voor beide hypothesen ondersteuning kan worden aangedragen. Overigens sluiten de hypothesen elkaar niet uit: het is heel goed mogelijk dat houtwallen nu eens een habitatfunctie, dan weer een verbreidingsfunctie hebben, afhankelijk van de soort en het jaargetijde. Er moet worden benadrukt dat deze conclusie uitsluitend op correlatieve verbanden is gebaseerd.

Tabel 3. Effecten van isolatie op de kans op voorkomen (presentie, gebaseerd op Van Dorp & Opdam 1987) en de dichtheid van bosvogels in kleine loofbossen. *Evidence for isolation effects on frequency of occurrence and density.*

Soort <i>Species</i>	Presentie <i>Frequency of occurrence</i> ¹	Dichtheid <i>Density</i> ¹
Grote Bonte Specht <i>Dendrocopos major</i>	●	●
Staartmees <i>Aegithalos caudatus</i>	●	●
Boomklever <i>Sitta europaea</i>	●	●
Boomkruiper <i>Certhia brachydactyla</i>	●	●
Grauwe Vliegenvanger <i>Muscicapa striata</i>	●	○
Glanskop <i>Parus palustris</i>	●	○
Vink <i>Fringilla coelebs</i>	○	●
Kleine Bonte Specht <i>Dendrocopos minor</i>	○	○
Matkop <i>Parus montanus</i>	○	○
Pimpelmees <i>Parus caeruleus</i>	○	○

¹ ● effect aangetoond *evidence*
○ effect niet aangetoond *no evidence*

Voor een volledig begrip van de betekenis van isolatie is onderzoek naar het habitatgebruik en de dispersie van betrokken soorten zelf noodzakelijk.

Tenslotte moet nog melding worden gemaakt van een derde verklaring die in de literatuur is gesuggereerd. Ambuel & Temple (1983) vergeleken de vogelbevolking in grote bossen met die van kleine geïsoleerde bosjes. Zij schrijven de afwezigheid van bosvogels in de geïsoleerde bosjes toe aan concurrentie om nestgelegenheid en voedsel met bosrandvogels en aan een hoge predatie en hoge graad van broedparasitisme. Zij hebben daarvoor geen directe aanwijzingen, maar besluiten daartoe bij gebrek aan een andere verklaring. In ons onderzoek vergeleken wij echter kleine bosjes onderling, en vonden een correlatie tussen isolatiematen en dichtheid. Het is niet logisch te veronderstellen dat de meer geïsoleerde bosjes meer randvogels zouden herbergen, tenzij wij aannemen dat de door de afwezige bossoorten opengelaten plaatsen in het bos worden opgevuld door randsoorten. Of hierdoor herkolonisatie van de bossen door bossoorten wordt bemoeilijkt, is niet bekend. Ons materiaal leent zich niet om deze vraag te onderzoeken. Bovendien is het onderscheid tussen vogels van randen en vogels van het inwendige van het bos moeilijk te maken, zeker in kleine bossen.

Dankwoord De auteurs zijn Dick van Dorp en Alphons van Winden erkentelijk voor het verzamelen van de gegevens van de vegetatiestructuur in de bosjes in de Gelderse Vallei.

Summary

Evidence is accumulating suggesting that the distribution of a number of forest interior bird species in isolated forest patches is affected by area of the patch, interpatch distance, amount of forest nearby the patch, and the degree of connectivity by fencerows. We assume that such effects could also result in vacant territories in occupied wood lots and hypothesize that isolation parameters are also related to density.

To test this hypothesis, we selected 46 mature deciduous wood lots, ranging in size between 0.1 and 31.5 ha, situated in an agricultural landscape in the centre of the Netherlands, sandwiched between two large forest areas (fig. 1). Bird territories in these wood lots were accurately mapped. Also seven variables of forest structure and eight variables of isolation (app. 1) were measured in the field and from geographical maps. For analysis, we used multiple regression techniques. Only species restricted to mature deciduous forest were considered (tab. 1).

Several isolation variables appeared to be correlated with total density and to the density of Great Spotted Woodpecker, Long-tailed Tit, Nuthatch, Short-toed Treecreeper, and Chaffinch (tab. 2, fig. 2). A negative effect of wood lot size was considered as a side-effect of calculating density on 10 ha basis.

Two explanations are offered for this result. The hypothesis about an effect of distance on immigration and reoccupation of deserted territories is supported by the fact that, except for the Chaffinch, all species found to be affected in density had previously been found to be affected in distribution also (tab. 3). Furthermore, indications are discussed supporting the hypothesis that nearby wood lots and fencerows may serve as a feeding habitat, particularly outside the breeding season. We conclude that both hypotheses, which are not conflicting with each other, are plausible and worthwhile to test in future research.

Literatuur

- ALVEY N., GALWAY N. & LANE P. 1982. An introduction to GENSTAT. Academic Press, London.
- AMBUEL B. & TEMPLE S. A. 1983. Area-dependent changes in the bird communities and vegetation of Southern Wisconsin forests. *Ecology* 64: 1057-1068.
- VAN DORP D. 1986. Bosvogels in kleine bossen: betekenis van oppervlakte, onderlinge afstand en aanwezigheid van houtwallen. In P. OPDAM, T. A. W. VAN ROSSUM & T. G. COENEN, *Ecologie van kleine landschapselementen*, p.29-43. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum.
- VAN DORP D. & OPDAM P. F. M. 1987. Effects of patch size, isolation and regional abundance on forest bird communities. *Landscape Ecology* 1: 59-73.
- HELLE P. 1984. Effects of habitat area on breeding bird communities in Northeastern Finland. *Ann. Zool. Fennici* 21: 421-425.

HOWE R. W. 1984. Local dynamics of bird assemblages in small forest habitat islands in Australia and North America. *Ecology* 65: 1585-1601.

HUSTINGS M. F. H., KWAK R. G. M., OPDAM P. F. M. & REIJNEN M. J. S. M. 1985. Vogelinventarisatie. (Natuurbeheer in Nederland, 3) Pudoc, Wageningen/Vogelbescherming, Zeist.

LANGEN N. 1984. Analyse des Blatt-Biomasse-Konsums an Schlehe, Weißdorn und Wildrosen durch phytophage Insekten. In H. ZWÖLFER *et al.*, Die tierökologische Bedeutung und Bewertung von Hecken. Ber. Akad. Natursch. Landschaftspfl. Beiheft 3 (2): 127-134.

LYNCH J. F. & WHIGHAM D. F. 1984. Effects of forest fragmentation on breeding bird communities in Maryland, USA. *Biol. Conserv.* 28: 287-324.

VAN NOORDEN B. 1986. Dynamiek en dichtheid van bosvogels in geïsoleerde loofbosfragmenten. (RIN-

rapport 86/19) Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum.

OPDAM P. 1986. De functie van kleine landschapselementen voor flora en fauna. In P. OPDAM, T. A. W. VAN ROSSUM & T. G. COENEN, Ecologie van kleine landschapselementen, p. 15-27. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum.

OPDAM P., RIJSDIJK G. & HUSTINGS F. 1985. Bird communities in small woods in an agricultural landscape: effects of area and isolation. *Biol. Conserv.* 34: 333-352.

B. van Noorden, P. Opdam & A. Schotman,
Rijksinstituut voor Natuurbeheer,
Postbus 46, 3956 ZR Leersum
Aanvaard voor opname 3 september 1987

Bijlage 1. Gebruikte isolatieparameters. *Parameters of isolation of wood lots.*

- (1) Afstand (km) vanuit het centrum van een bosciland tot aan het dichtstbijzijnde bos groter dan 20 ha, ongeacht het type bos. *Distance from nearest wood of any type larger than 20 ha.*
- (2) Oppervlakte bos (ha), ongeacht het type, binnen een straal van 1 km ten opzichte van het centrum van een bosciland. *Area of wood of any type within a one km radius.*
- (3) Oppervlakte bos (ha), ongeacht het type, binnen een straal van 3 km ten opzichte van het centrum van een bosciland. *Area of wood of any type within a three km radius.*
- (4) Aantal boscilanden, ongeacht het type, groter dan 5 ha binnen een straal van 3 km vanuit het centrum van een bosciland (bosdichtheid 3). *Number of wood lots of any type >5 ha within a three km radius.*
- (5) Aantal sectoren ($n = 1 \dots 20$) binnen een concentrische zone op een afstand van 3-5 km vanuit het centrum van het bosciland, waarvan meer dan 100 ha met bos ongeacht het type is bedekt (>40% van sector bestaat uit bos). *Amount of wood surrounding a wood lot within a zone between a 3-5 km radius.*
- (6) Aanwezigheid van lanen, singels of houtwallen verbonden met het proefvlak (lanen). *Wood lot connected to wooded bank or rows of mature trees.*
- (7) Dichtheid aan houtwallen (m/ha) in het cultuurlandschap binnen een straal van 1 km vanuit het centrum van het bosciland (dichtheid hout). *Density of wooded banks within an one km radius.*
- (8) Dichtheid aan bomenrijen (elzensingels, populiersingels en hagen, m/ha) in het cultuurlandschap vanuit het centrum van het bosciland binnen een straal van 1 km. *Density of rows of trees within an one km radius.*

Bijlage 2. Overzicht van de resultaten van de meervoudige regressie-analyse, waarin modellen met de meeste verklaarde variantie voor de dichtheid van een vijftal soorten zijn weergegeven. *Regression models of density (dh.), showing the best fitting combination of wood lot characteristics.*

bosdh. 3 = aantal boscilanden binnen een straal van 3 km
number of wood lots within a three km radius
dh. = dichtheid *density*
dh. hout = dichtheid van lanen binnen een straal van 1 km
density of fence rows within an one km radius
gem. stam = gemiddelde stamomtrek van 50 stammen in het bosfragment
mean trunk diameter of 50 large trees
lanen = aanwezigheid van fence rows naast het boslot
presence of fence rows adjacent to wood lot
ln = natuurlijke logaritme *natural logarithm*
opp. = oppervlakte bosfragment
wood lot area
 V^2 = percentage verklaarde variantie
percentage variance accounted for

Bosvogels *All selected species*

Ln dh. = -0.230. ln opp. +0.357. lanen +0.205. ln bosdh. 3 +3.999 ($V^2 = 45.7\%$)
Grote Bonte Specht *Dendrocopos major*
Ln dh. = 0.553. ln dh. hout +0.143 ($V^2 = 8.1\%$)
Staartmees *Aegithalos caudatus*
Ln dh. = 0.508. ln dh. hout -0.627 ($V^2 = 7.4\%$)
Boomklever *Sitta europaea*
Ln dh. = 0.0146. ln gem. stam +0.625. ln dh. hout +0.545. lanen -2.228 ($V^2 = 45.8\%$)
Boomkruiper *Certhia brachydactyla*
Ln dh. = 0.553. lanen -0.277. ln opp. +2.849 ($V^2 = 24.7\%$)
Vink *Fringilla coelebs*
Ln dh. = -0.236. ln opp. +0.227. ln bosdh. 3 +2.776 ($V^2 = 34.4\%$)

