

Ecologische aspecten van bossen en beplantingen met verschillende grootte en spreiding

I. M. van Vliet

Staatsbosbeheer

Inhoud

Inleiding	79
1 Bos als ecosysteem	79
2 Ecologische aspecten van bomen en bos in relatie tot het landschap	81
2.1 Een solitaire boom	81
2.2 De invloed van beplantingsstroken en bossen op de omgeving	82
2.2.1 Beïnvloeding van het microklimaat	82
2.2.2 Beschaduwning	84
2.2.3 Beïnvloeding van de produktie van cultuurgewassen	84
2.2.4 Biologische relaties tussen organismen in beplantingsstroken en cultuurlandschappen	84
2.3 De invloed van de omgeving op beplantingsstrook en bos	85
3 Interne ecologische aspecten van beplantingsstrook en bos	85
3.1 Randeffect	85
3.2 Ecologische eilanden	85
3.3 Beplantingsstroken als fauna-corridor	87
3.4 Beplantingsstroken als groeiplaats voor bosplanten	87
3.5 Minimum arealen van bossen	90
4 Conclusies/stellingen	92
Literatuur	92

Inleiding

Grond is in Nederland schaars en bebossing een dermate kostbare aangelegenheid, dat in de meeste gevallen het bos een meervoudige functie dient te kunnen vervullen. Bij bebossing staat men dan voor de uitdaging bossen te ontwerpen en aan te leggen, die daadwerkelijk zowel een bijdrage leveren aan de houtproduktie (in kwantitatieve en in kwalitatieve zin), van belang zijn voor de natuurwaarden van het landschap alsook recreatief en landschappelijk aantrekkelijk zijn. Dit, gecombineerd met de niet te voorziene wensen van de samenleving in de toekomst, vraagt, dat deze bossen zowel een grote stabiliteit als flexibiliteit moeten hebben. Een op ecologische grondslag gebaseerde bosbouw geeft hiervoor de meeste waarborgen (o.a. Studiekringdag 1980).

Meervoudig gebruik hoeft niet te betekenen dat bij bebossing alle bosclementen in dezelfde mate de verschillende functies moeten kunnen vervullen, maar er zouden juist afhankelijk van de plaatselijke omstandig-

heden verschillende accenten gelegd kunnen worden. Dit wordt reeds bewerkstelligd door de verschillen in groeiplaatsen die aanwezig zijn, maar kan versterkt worden door variatie in de afmetingen van de aan te leggen boscomplexen. De groeiplaats, de omvang en vorm van het bosclement, de boomsoorten en de relatie van het bos met zijn omgeving bepalen welke natuurlijke processen er zullen verlopen; dit bepaalt wat voor bos er zal ontstaan, welke eigenschappen dit bos zal hebben en dus welke functies het optimaal zou kunnen vervullen.

Het zou natuurlijk ideaal zijn als alle natuurlijke processen zowel die binnen het bos als in relatie tot de omgeving exact bekend en voorspelbaar waren, zodat op grond van die inzichten het gewenste soort bos en landschap gecreëerd kunnen worden. Pas dan is een werkelijk doelmatige bosaanleg mogelijk. Helaas kan daar niet op gewacht worden. Het heeft wel tot gevolg dat men voorzichtig te werk moet gaan, dat wil zeggen, bossen aanleggen waarin genoeg ruimte is voor veranderende inzichten.

In dit preadvies wil ik ingaan op de vraag: "wat weten we over het ecologische samenspel binnen een bos en tussen bos en omgeving in relatie tot de grootte en verspreiding van het bos?" om hieruit enkele richtlijnen te kunnen halen bij bebossing op verschillende schaal.

1 Bos als ecosysteem

Alvorens me te beperken tot de bespreking van enkele ecologische aspecten van het bos met betrekking tot de schaal, lijkt het zinnig eerst te bezien wat hier onder "ecologische aspecten" verstaan wordt om verdere spraakverwarring te voorkomen. Deze is al groot genoeg op de grensvlakken van bos, natuur, milieu en landschap. Aanknopingspunten geven de ecologie, als wetenschap en het ecosysteem bos, als onderwerp van studie.

Wat verstaat men onder ecologie? Een bruikbare definitie is die van de Werkgemeenschap Landschaps-ecologisch Onderzoek (1975): "ecologie kan opgevat worden als de wetenschap die de relaties tussen le-

vende of groepen van levende componenten en de niet-levende componenten in hun omgeving bestudeert". Het betreft dus zowel biotische elementen, de flora en de fauna, als abiotische aspecten, zoals bodem, water en klimaat, in relatie tot hun omgeving.

Wat wordt onder ecosysteem verstaan? In recente definities van bos wordt een bos een levensgemeenschap genoemd, waarin bomen aspectbepalend zijn. Een levensgemeenschap, dat betekent een gemeenschap van planten en dieren, dus alleen van de biotische componenten van het bos. Maar deze levensgemeenschap kan slechts functioneren in nauwe wisselwerking met de bodem, het water en het (micro)klimaat. Dit geheel wordt ecosysteem genoemd. Kortom, een bos is op te vatten een ecosysteem, met biotische en abiotische componenten, waartussen tal van processen zich voltrekken. (Doing en Westhoff 1975, WLO 1975). Een aantal van de processen die in een ecosysteem plaatsvinden zijn bv.: energiecircuits, voedselketens en een voedingsstofencyclus. Andere belangrijke aspecten zijn diversiteit en stabiliteit in tijd en ruimte en terugkoppelings(besturings)-mechanismen (Odum 1971). Een boscysteem heeft een zekere zelfstandigheid: de onderlinge relaties binnen het bos zijn veelal sterker dan die met de omgeving. Door een ordenend vermogen ontstaat een zekere mate van stabiliteit. Er treedt een ontwikkeling op van een pionierstadium naar riperen fasen.

Met behulp van deze begrippen ecologie en ecosysteem kan een beeld gevormd worden van wat onder "ecologische aspecten" van het bos verstaan kan worden. Deze betreffen dus zowel de flora, de fauna, de bodem, het water en het microklimaat als de relaties en de processen die zich hiertussen en met het omringende milieu afspelen. Dit omringende milieu bestaat in het cultuurlandschap veelal uit de landbouwgronden.

Het is bij bosbouw en bebossingen niet voldoende te streven naar de opbouw van een evenwichtige stabiele levensgemeenschap, maar er dient gestreefd te worden naar een stabiel ecosysteem. In het bosbouwkundig handelen gebeurt dit in feite ook bij het streven naar duurzame instandhouding en ontwikkeling van de groeiplaats, bij de groeiplaatsbeoordeling en boomsoortenkeuze.

Dit boscysteem is echter een zeer complex geheel, wat nog volop in studie is. Ter illustratie wil ik een belangrijk proces noemen waar nog relatief weinig over bekend is: het proces dat zich voornamelijk ondergronds en op het bodemoppervlak afspeelt, de afbraak van de organische stof door de micro-organismen (zie figuur 1).

Hierdoor komen de voedingsstoffen uit dood organisch materiaal weer beschikbaar voor opname door bomen en andere planten. In zekere zin hebben de bacteriën en schimmels een sleutelpositie in het sys-



Het kolonisatieproces van met name diersoorten vanuit oude bossen naar omringende nieuw aangelegde bossen verloopt beter wanneer deze bossen met elkaar zijn verbonden (zie punt 3.3). Foto: De Dorschkamp.

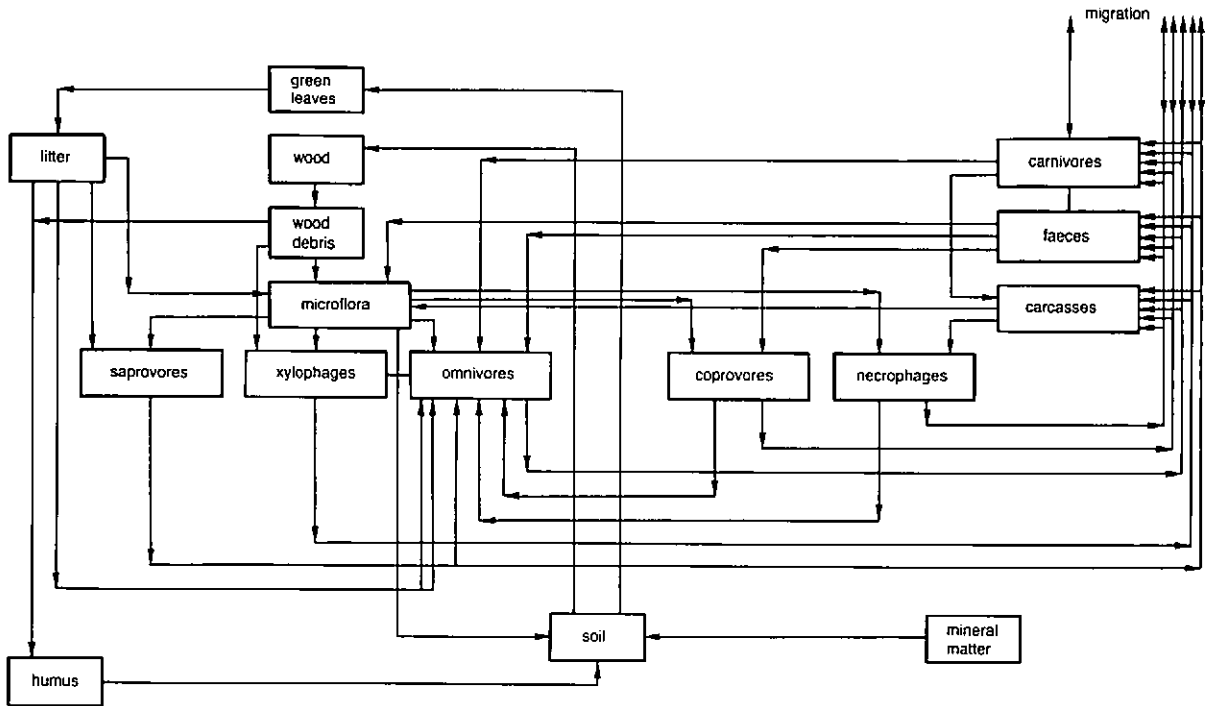


Fig. 1 Een voedingsmodel van de afbraakgemeenschap van de bosbodem en bodemoppervlak. (Edwards e.a. 1970).

teem: alleen zij kunnen voor het weer ter beschikking komen van de voedingsstoffen zorg dragen. Afbraak van lignine bijvoorbeeld gebeurt alleen door basidiomyceten, een schimmelsoort. Het is nog onvoldoende bekend hoe de micro-organismen in de diverse bosesystemen functioneren en op welke wijze dit samenhangt met de ontwikkelingsfase van een ecosysteem. De nog te verkrijgen inzichten hierover zouden in de toekomst aangewend kunnen worden om de productiviteit van een groeiplaats optimaal te benutten of te vergroten.

Wanneer men dus stelt dat bosbouw ecologisch verantwoord moet zijn, kan men alleen werken met criteria die gebaseerd zijn op de huidige inzichten ten aanzien van bosesystemen. De onvolledigheid van die inzichten maakt dat voorzichtigheid geboden is bij het bepalen van wat ecologisch verantwoord is. Het lijkt soms alsof deze term als een soort "KEMA-keur" voor organische produktiesystemen (bosbouw en landbouw) gehanteerd wordt, zoiets als "goedgekeurd door de Nederlandse Vereniging van Ecologen"!

2 Ecologische aspecten van bomen en bos in relatie tot het landschap

Het bosesysteem staat in relatie met het omringende milieu en kan als zodanig als subsysteem van een grotere landschapseenheid opgevat worden. Zowel de

ecologische aspecten van bomen en bos in samenhang met het landschap, als die binnen het boseslement zijn van belang voor het functioneren van het bos of de beplanting. Dit zijn niet twee duidelijk te scheiden kanten, maar ze vormen de uitersten van een continuüm, in relatie tot de grootte van het boseslement.

Het kleinste boseslement, de solitaire boom heeft veelvuldige relaties met de boomloze omgeving, terwijl de interne relaties en processen betrekkelijk eenvoudig zijn. Hiertegenover staat een groot zelfregulerend boscomplex, dat relatief minder interactie met zijn omgeving heeft, maar daarentegen een zeer complex netwerk van interne relaties. Hier heerst een eigen microklimaat, er kan een grote diversiteit ontstaan zijn van soorten en levensgemeenschappen, bomen zijn aanwezig in alle stadia van ontwikkeling en verval. Talloze processen en patronen kunnen er onderscheiden worden. Dat een groot bosoppervlak niet altijd een complex ecosysteem vormt, behoeft weinig betoog. Met de omvang nemen hiervoor wel de mogelijkheden toe.

2.1 Een solitaire boom

Door een solitaire boom worden al veranderingen te weeggebracht in zijn directe omgeving.

Deze betreffen:

- veranderingen in het windveld (zie figuur 2);

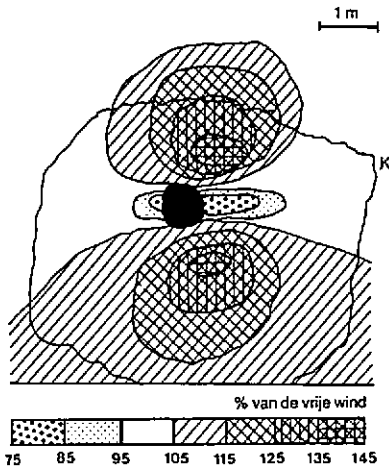


Fig. 2 Lokaal windveld rond een alleenstaande eik (naar Woelfis). k = kroonprojectie.

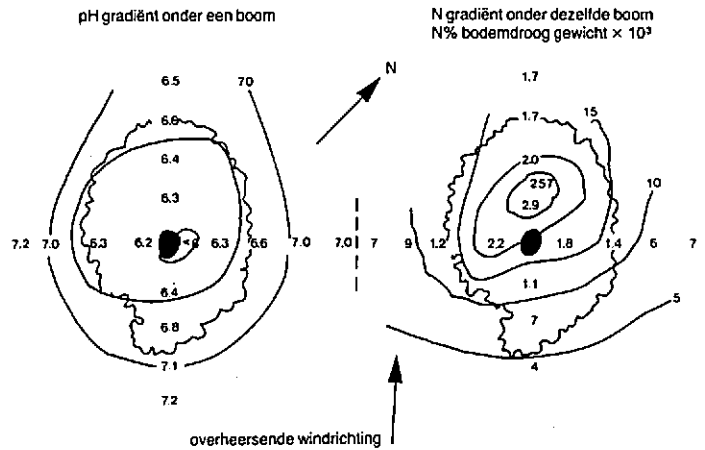


Fig. 3 Patronen in de bodemkenmerken, veroorzaakt door de interactie van de boom met zijn omgeving (Zinke 1962, in Cousens 1974).

- veranderingen in de neerslagverdeling, (door de windverandering en door stormflow);
- veranderingen in de luchtvochtigheid (door transpiratie);
- beschaduwing;
- bladval (bv. het slecht verteerbare eikeblad blijft lang liggen en remt de grasgroei);
- plaatselijke bodemuitputting (vocht en voedingsstoffen);
- verandering van de voedingsstoffspreiding in de bodem (zie figuur 3);
- verandering van de zuurgraad (deze daalt dichterbij de stam, zie figuur 3).

De omgeving heeft zeer grote invloed op deze boom. Hij is kwetsbaar voor vraat, vertrapping, bemesting enz. Op de boom ontwikkelt zich wel een eigen microflora en -fauna (mossen, varens, algen, schimmels, bacteriën, insecten), maar vooral de grotere dieren brengen slechts een deel van de tijd op zo'n boom door, om er te broeden, voedsel te zoeken, te vluchten of hem als zang-, uitkijkpost te gebruiken.

2.2 De invloed van beplantingsstroken en bossen op de omgeving

De invloed van lijnvormige boselementen (lanen, houtwallen, singels), bosjes en boscomplexen op het omringende landschap is groter dan van een solitaire boom. Een goed overzicht hiervan is gemaakt door Claessens (Projectgroep Schaal, Bos en Samenleving 1980), waarop het volgende gebaseerd is.

2.2.1 Beïnvloeding van het microklimaat

Door lijnvormige boselementen treedt een sterke beïnvloeding van het microklimaat in de omgeving op. Dit wordt voornamelijk veroorzaakt door de veranderingen in het windveld.

Achter een beplantingsstrook ontstaat een zone waar de gemiddelde windsnelheid sterk gereduceerd kan zijn (zie figuur 4).

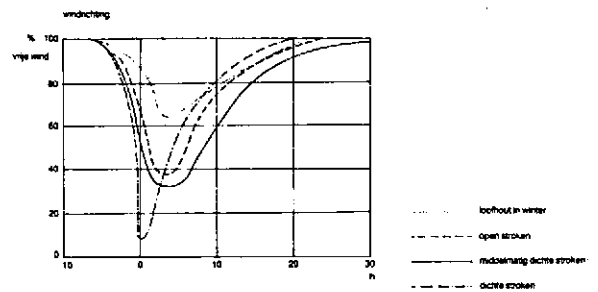


Fig. 4 De windremmende werking van verschillende beplantingsstroken. De afstand is uitgedrukt in de boomhoogte h (naar Nægeli).

De mate van windremming kan men beïnvloeden door:

a de hoogte van het scherm

Bij toenemende hoogte neemt de afstand, waarover beschutting plaatsvindt met een steeds kleiner wordende factor toe. De afstand waarover windreductie

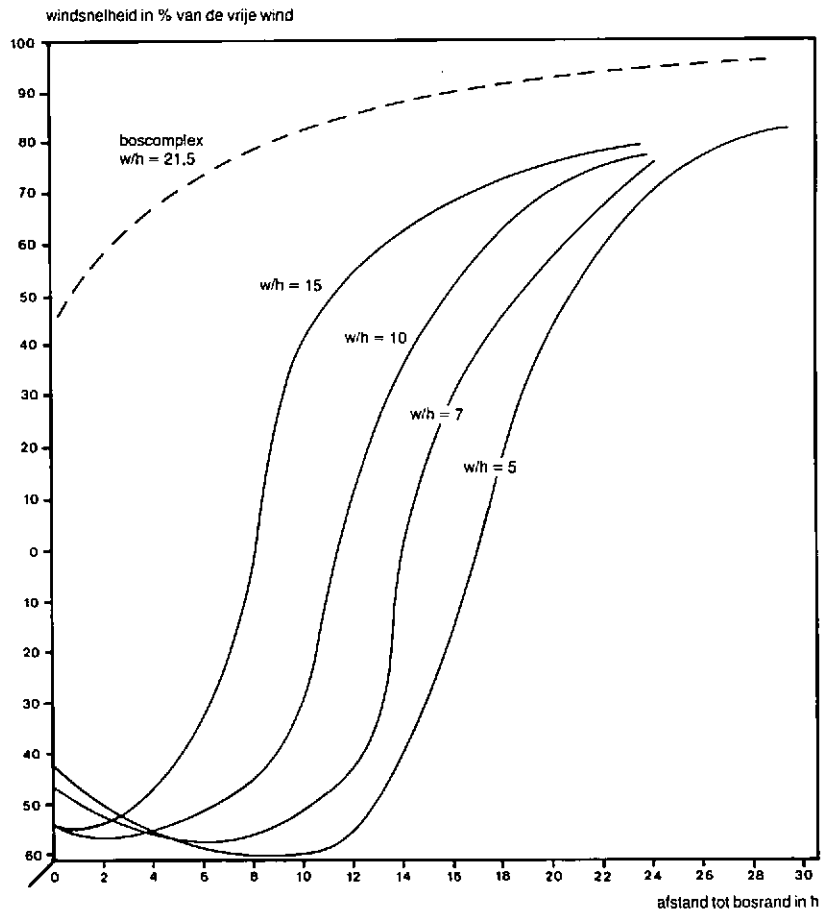


Fig. 5 De relatieve windsnelheden achter modellen die variëren in de breedte/hoogte-verhouding (w/h) van 5 tot 15 en de door Nægeli (1953) gemeten relatieve windsnelheden achter een boscomplex met $w/h = 21,5$. Meet-hoogte op 0,2 h (uit Cahorn 1957).

plaatsvindt, wordt meestal uitgedrukt als functie van de hoogte h van het beplantingselement. Deze afstand is maximaal 20-30 h;

b de dichtheid

Een niet te brede strook met een permeabiliteitsgraad (= winddoorlatendheid) van 40-60% geeft de beste windremmende werking. Bij een zeer dicht scherm ontstaat achter de strook een zeer grote windreductie over een afstand van ongeveer 5 h, maar zowel voor als achter zo'n dichte strook kunnen wervelingen ontstaan die legering van landbouwgewassen kunnen veroorzaken. Dergelijke gegevens over de permeabiliteitsgraad zijn het resultaat van studies met modellen, maar in het veld is het moeilijk deze permeabiliteitsgraad vast te stellen;

c de breedte

Voor de windremmende werking moet de beplantingsstrook een minimale breedte hebben, anders treden juist hogere windsnelheden op, het zgn. "doorblaas-effect". Dit is ook het geval bij alleenstaande bomen,

laanbeplantingen en bij opening in en uiteinden van beplantingsstroken het geval. Bij bredere stroken wordt de winddoorlatendheid kleiner. Bij een breedte/hoogte-verhouding van 5, waarbij de winddoorlatendheid kleiner is dan 20%, wordt de breedte de bepalende factor. Boscomplexen functioneren waarschijnlijk als dichte schermen (zie figuur 6).

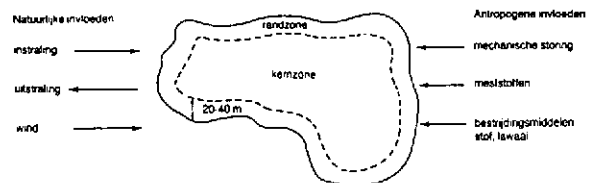


Fig. 6 Randzone-invloeden (naar Mader).

d de expositie t.o.v. de heersende windrichting
De mate van beschutting neemt af, naarmate de wind een scherpere hoek met het windscherm maakt. Bij beplantingsstroken loodrecht op de heersende wind-

richting is dus de windremmende werking het sterkst.

Door de veranderingen in het windveld treden in de omgeving van het beplantingselement ook veranderingen op in:

– de luchttemperatuur.

In de luwte kan overdag de luchttemperatuur 1 à 2 graden hoger zijn, maar 's nachts 1 à 2 graden lager, wat een verhoogde kans op nachtvorst impliceert. Aan de zonkant is de luchttemperatuur hoger, aan de schaduwkant lager;

– de verdamping.

In de luwte kan een hogere luchtvochtigheid geconstateerd worden; sommige auteurs melden echter in de voormiddag en vroege namiddag juist een verlaging. Het bodemvochtpercentage kan in de luwte in de bovenste bodemlaag hoger zijn, maar dit effect wordt veelal te niet gedaan door de vochtonttrekking van de bomenrij, die zich tot 10 à 15 m vanaf de strook kan uitstrekken;

– de neerslagverdeling.

Direct achter het scherm kan een regenschaduw ontstaan, terwijl in het beschutte gebied een maximum valt. De totale neerslag in het hele gebied blijft ongewijzigd.

2.2.2 Beschaduwing

De schaduw van de beplantingsstrook is van invloed op de botanische samenstelling en de assimilatie van grasland of andere cultuurgrond in de randstrook van het aangrenzende perceel. Bij grasland bijvoorbeeld bleken in een randzone die 3-15 m breed kan zijn, afhankelijk van de hoogte en de oriëntatie van de beplantingsstrook, meer schaduw verdragende en dus minder producerende grassoorten voor te komen (Projectgroep Schaal, Bos en Samenleving 1980).

2.2.3 Beïnvloeding van de productie van cultuurgewassen

Eventuele opbrengstverminderingen of -vermeerderingen ontstaan door een gecompliceerd samenspel van de genoemde microklimaatveranderingen en andere factoren zoals wortelconcurrentie en schaduwwerking.

Voor een overzicht van het onderzoek naar de effecten van beplantingsstroken op de landbouwopbrengst, kan ik u verwijzen naar de tabel van Claessens (Projectgroep Schaal, Bos en Samenleving 1980), waarin zij alle onderzoeken die op de Nederlandse situatie betrekking hebben naast elkaar gezet heeft. Zij concludeert dat alleen onder speciale omstandigheden, zoals bij stuifgevoelige gronden en bij minder goed verzorgde culturen duidelijke meeropbrengsten te verwachten zijn, maar dat verder voor de Nederlandse situatie geen eenduidige conclusies te trekken zijn, te meer

daar vele onderzoeken niet voldoen aan de criteria die daaraan gesteld kunnen worden, bv. met voldoende herhalingen en betrouwbare referentiepunten.

2.2.4 Biologische relaties tussen organismen in beplantingsstroken en cultuurlandschappen

Behalve de microklimatologische beïnvloeding van bossen en bosclementen op het omringende cultuurlandschap, vindt ook een biologische beïnvloeding plaats. In de literatuur worden allerlei organismen vermeld die vanuit een beplantingsstrook of door hun voorkomen in landschappen met beplantingsstroken zowel positieve als negatieve invloed op landbouwgewassen uitoefenen. Er wordt melding gemaakt van nuttige en schadelijke dieren, van juist meer of minder voorkomen van tal van ziekten en plagen. Er is bijvoorbeeld berekend dat door de vogels in een windsingel van 35 m breedte en 1800 m lengte van half april tot eind december 380 kg insecten genuttigd werden. Andere nuttige dieren zijn bijvoorbeeld de roofvogels en de bijen. In heggelandschappen zijn nooit veldmuisplagen geconstateerd. Daarentegen kan een aantal wilde planten en struiken als waardplant fungeren voor schadelijke virussen en bacteriën en schimmels. Een aantal specifieke combinaties kan daarom beter vermeden worden.

Gerritsen (1973) heeft veel resultaten van onderzoek hierover in een zogenaamde argumentenbalans van voor- en nadelen verwerkt. Zijn conclusie, dat alle relaties tussen beplantingsstroken en cultuurland als uitzonderingen gelden op de regel dat de twee levensgemeenschappen sterk gescheiden zijn, lijkt gezien de veelvuldige relaties die er bestaan en die hij zelf ook opsomt, niet juist. Zowel hij als Van Weelderden (1965) zijn van mening dat een beplantingsstrook mits goed onderhouden, ook geen bron van onkruid hoeft te zijn. Helaas geldt dit niet voor de eerste jaren na de aanleg, zoals te constateren valt bij aanleg van bos en beplantingsstroken in de Flevopolders. De jonge aanplant verdwijnt daar de eerste jaren in de menshoge akkerdistels. Wanneer de bomen tot sluiting overgegaan zijn, verdwijnen de akkerdistels vervolgens weer. Dergelijke explosies zou men kunnen proberen te voorkomen door verschraling van de bovenste laag van de bodem vóór de bosaanleg en door inzaai van meer gewenste kruiden.

Er is o.a. op basis van de relatietheorie wel gesteld, dat beplantingsstroken en bos als stabiliserende elementen in het cultuurlandschap beschouwd kunnen worden (Pimentel 1961). Meer diversiteit zou ook meer stabiliteit tot gevolg hebben. Deze sterk generaliserende conclusie is inmiddels wel onjuist gebleken. Een meer genuanceerde benadering lijkt meer op z'n plaats. Het blijkt dat het ook van de aard van de diver-

siteit afhangt of bij toeneming van de diversiteit meer of minder ziekten en plagen optreden. Ook de gebruikte landbouwmethode en de geteelde gewassen spelen hierbij een grote rol. In de moderne landbouw probeert men in de eerste plaats door technische ingrepen problemen te verhelpen. Volgens Tisschler (1965) hebben technische ingrepen in de landbouw meestal direct resultaat, terwijl de ongewenste schadelijke nevenwerkingen pas op de langere termijn zichtbaar worden. Maatregelen vanuit natuurbeheer lijken daarentegen eerst onrendabel of zelfs nadelig, maar blijken vaak pas op langere termijn ook economisch interessant te zijn.

2.3 De invloed van de omgeving op beplantingsstrook en bos

Vanuit de omgeving zijn zowel natuurlijke als antropogene invloeden op het bos werkzaam, die voor het functioneren van het bos van belang zijn. De mens veroorzaakt mechanische storingen, het toetreden van bestrijdingsmiddelen, meststoffen, stof en lawaai. Door aanleg van wegen en versnippering van het boscomplex verhoogt zij ook op indirecte wijze de natuurlijke invloeden, de instraling van zonlicht en binnendringen van wind.

Vooraf wanneer het bos door intensief gebruikt cultuurland omgeven is, zullen van hieruit meststoffen en bestrijdingsmiddelen in een randzone met een bepaalde breedte naar binnen waaien. Wanneer de bosrand erg open is, zal dit gemakkelijker het geval zijn, dan bij een dichte bosrand met veel struiken. Een dichte rand biedt echter nog zekerheid, aan deze onder invloed van bestrijdingsmiddelen en mest snel achteruit kan gaan en verdwijnen. Een "verzorging" van een beplantingsstrook in de vorm van afzetten en bemesten met de giertank, eventueel gecombineerd met een overvloedige chemische brandnetelbestrijding, is vaak afdoende om er voor langere tijd van verlost te zijn. Ook de oriëntatie van de bosrand heeft invloed op het inwaaien: bij een op de heersende windrichting geëxponeerde rand zal dit inwaaien sterker zijn dan aan de lijzijde. Volgens Mader (1979) zijn in een randzone van 20-40 m breed duidelijke veranderingen te constateren in het bos in de belichtingsintensiteit, bodemtemperatuur en verdamping. Dergelijke veranderingen in microklimaat treden ook op bij wegen in het bos.

Pas in de kernzone, kan gesproken worden van een werkelijk bosmilieu. Dit weerspiegelt zich in de compositie van flora en fauna. Hoe kleiner het boscomplex, des te groter zal het relatieve aandeel zijn dat door de randzone in beslag genomen wordt. Bij een minimale doorsnede kleiner dan 80 m kan volgens hem niet meer van een biotoop voor bosdieren gesproken worden. Een bos met dergelijke minimale afmetingen heeft

een oppervlakte van ca. 0,64 ha; wil er sprake zijn van een kernzone dan moet het bos groter zijn, bijvoorbeeld bij een oppervlakte van 2,25 ha is er een kernzone van ca. 0,5 ha.

3 Interne ecologische aspecten van beplantingsstroken en bossen

Ging het in voorafgaande steeds over de wisselwerking van bomen en bos met de omgeving, in het volgende komen enkele ecologische aspecten binnen een bosomelement of een complex van bosomelementen aan de orde.

3.1 Randeffect

Bij beplantingsstroken en bossen treedt aan de randen een verhoogde biologische rijkdom op, door het voorkomen van organismen van zowel bosmilieu als omgevingsmilieu en van soorten die zich het beste thuisvoelen in zo'n overgangssituatie. Deze verrijking wordt wel het randeffect genoemd. Er kan zich een aparte mantelvegetatie vormen, bestaande uit bosrandplanten met veel struiken, klim- en slingerplanten.

Beplantingsstroken hebben vaak een veel hogere dichtheid van broedvogels dan bossen. Er broeden zowel bossoorten als soorten met een voorkeur voor beplantingsstroken, zoals bijvoorbeeld de grasmus, de braamsluiper en de heggemus.

3.2 Ecologische eilanden

Bossen zijn in ons cultuurland omgeven door een dermate verschillend milieu, dat de vergelijking zich opdringt met eilanden in zee. Op het vaste land spreekt men bij bossen en natuurterreinen, die min of meer geïsoleerd temidden van cultuurlandschappen liggen, wel van ecologische eilanden. Een bergtop op een vlakte of een zoetwatermeer op het vaste land kunnen ook als zodanig beschouwd worden (Opdam 1978; Saris 1978, 1979; Brussaard en Van der Weijden 1980). Voor delen van levensgemeenschappen in zo'n geïsoleerd bos vormt het omringende cultuurland in veel gevallen een onoverkomelijke barrière.

Uit onderzoek op eilanden-archipels is gebleken dat het aantal soorten niet alleen sterk gerelateerd was aan de milieudifferentiatie en de voorgeschiedenis van het eiland, maar onafhankelijk daarvan ook aan de grootte van het eiland en de afstand tot het vasteland, dus de mate van geïsoleerdheid. Bij gelijke milieudifferentiatie bleken op grotere eilanden toch meer soorten van een bepaalde diergroep voor te komen. Men stelt nu dat het aantal soorten op een bepaald moment de resultante is van het aantal soorten dat er bij komt door immigratie (of kolonisatie) en het aantal dat door uit-

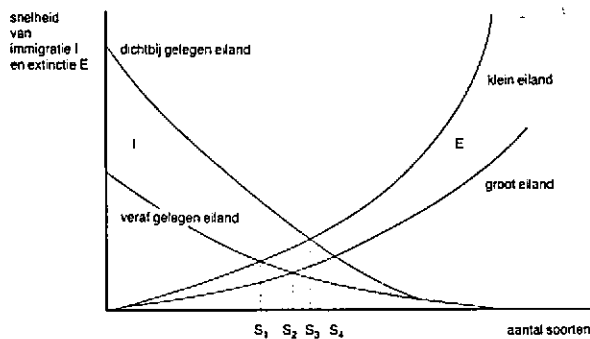


Fig. 7 Het aantal soorten op een eiland is het evenwichtspunt (S) tussen de extinctie (het uitsterven) en de immigratie van soorten. Op kleinere eilanden is de extinctie groter; op veraf gelegen eilanden de immigratie kleiner.

sterven verdwijnt (extinctie) (zie figuur 7). Het aantal soorten op een eiland zou in een evenwichtssituatie vrij constant zijn, waarbij wel steeds de samenstelling van de soorten met een bepaald percentage door de bovengenoemde processen verandert (zgn. "turn-over"). Bij verandering van de grootte of de afstand zal zich na verloop van tijd een nieuw evenwicht instellen op een ander niveau.

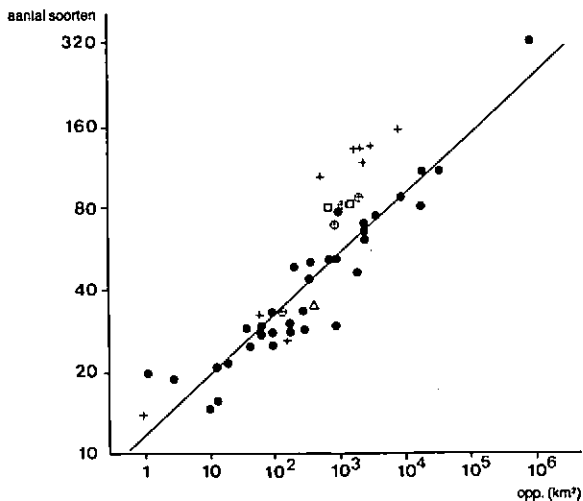


Fig. 8 De relatie tussen het aantal soorten standvogels op eilanden rond Nieuw-Guinea en de oppervlakte van het eiland (op logaritmische schaal).

- zeer oude eilanden
- △ recentelijk geëxplodeerd vulkaaneiland waarvan de avifauna nog niet tot evenwichtsniveau hersteld is
- + eilanden die ca. 10.000 jaar geleden met Nieuw-Guinea verbonden waren
- ⊕ eilanden die vroeger met andere eilanden verbonden waren
- eilanden die vroeger bij een lager zeeniveau veel groter waren (naar Diamond 1972)

Over deze "eilandtheorie" of "evenwichtstheorie" van Mac Arthur & Wilson (1963, 1967) is de laatste 20 jaar een stroom van publikaties losgekomen (o.a. Diamond 1974, 1975; Moore & Hooper 1975; Forman e.a. 1976). Tussen de grootte van het eiland en het aantal soorten vond men een logaritmisch verband:

$$S = c A^z \text{ of } \log S = \log c + z \log A.$$

Hierin is S het aantal soorten, c het aantal soorten per oppervlakte-eenheid, z een constante voor een bepaalde situatie en A de oppervlakte van het eiland. Grafisch afgebeeld geeft dit logaritmische verband een rechte lijn, waarbij z de hoek van de lijn aangeeft (figuur 8).

Het proces van kolonisatie door vogels heeft men goed kunnen volgen op het eiland Krakatau, na de vulkanische uitbarsting in 1883, waarbij de gehele fauna vernietigd was (Mac Arthur & Wilson 1967). Eenzelfde situatie deed zich voor op zeven koraaleilanden bij New Guinea, waar door een vloedgolf in 1888 alle fauna weggespoeld was (Diamond 1974).

In deze en in soortgelijke studies herstelde het aantal soorten zich binnen een relatief korte tijd tot het aantal dat paste bij de grootte en afstand van het eiland tot het vasteland of de kolonisatiebron. De snelheid van de kolonisatie hangt natuurlijk ook af van de onderzochte plante- of diergroep en de lokatie van het eiland. Het aantal planten op Krakatau blijkt bijvoorbeeld nog steeds toe te nemen en heeft zijn evenwichtsniveau nog niet bereikt.

Er is ook kritiek gekomen, zowel op de theorie zelf als op het onderzoek waarop deze steunt. Dit betrof met name de kwantitatieve aspecten. Het is dan ook juist om slechts van een "eilandentheorie" te spreken, en nog niet van de "eilandenwet". De meer kwalitatieve aspecten namelijk dat de grootte en mate van isolatie het aantal soorten sterk beïnvloeden, lijkt wel overtuigend door onderzoek ondersteund.

Ook bij onderzoek op ecologische eilanden op het vasteland, bleek in sommige gevallen een dergelijke relatie tussen de grootte en het aantal soorten aangetoond te kunnen worden onafhankelijk van de milieudifferentiatie. Moore & Hooper (1975) inventariseerde de avifauna van 433 bossen van verschillende afmetingen in Engeland gedurende acht jaar. De verhouding tussen het aantal soorten en de grootte van de bossen bleek overeen te komen met de situatie op geografische eilanden. Een vertienvoudiging van de oppervlakte ging samen met een verdubbeling van het aantal soorten. Een ander onderzoek betrof de vogelrijkdom in geïsoleerde eikenbossen in New Jersey (Forman, Galli en Leck 1976). De bossen varieerden in grootte van 0.01 tot 24 ha. Men vergeleek ze bovendien met proefvlakken tot 44 ha in een groter boscomplex. Het aantal soorten vogels nam bij de eilandbossen bij 24 ha nog steeds toe (zie figuur 10). Ditzelfde

beeld leverde de proefvlakken in het bos, waar het aantal bleef stijgen tot bij ca. 40 ha. Deze oppervlakte zou onder de gegeven omstandigheden een soort minimumareaal voor de avifauna genoemd kunnen worden.

De geldigheid van de eilandtheorie voor de flora is tot nu toe veel minder onderzocht. De resultaten zijn ook minder eenduidig dan bij de avifauna het geval was.

In Engeland zijn door Rackham (1980) 6 groepen van oude bossen in vergelijkbare omstandigheden maar met verschillende grootte van 0,6 tot 40 ha, onderzocht. In vier groepen was sprake van een correlatie tussen de oppervlakte en het aantal plantesoorten, maar andere factoren verstoren die relatie gemakkelijk, zoals variatie in de bodem, in plantengemeenschappen en in behandeling. De relatie grootte-aantal soorten bleek dus wel in vier van de zes groepen op te gaan, waarbij een vertienvoudiging van de oppervlakte drie keer zoveel florasoorten gaf. Maar het aantal soorten viel moeilijk te relateren aan de afstand tot grotere boscomplexen. Wat betreft deze mate van geïsoleerdheid constateerde Moore (1962) bij heidevelden dat een afstand van minder dan 5 km voldoende was voor het niet voorkomen van een aantal plantesoorten. Voor de verspreiding van bodemflora van bossen in een bepaald gedeelte van Engeland noemt Hooper (1971) 0,8 km als kritieke afstand.

Bij planten speelt in veel sterkere mate dan bij dieren het geringe koloniseringsvermogen een rol. In Engeland bleek een groot aantal bosplanten nauwelijks enig koloniseringsvermogen te hebben. Ze komen alleen voor in bossen die al in de M. E. bekend waren en zij breiden zich niet of nauwelijks uit. Andere bosplanten vestigen zich daarentegen relatief snel in nieuwe bossen. Voor de verspreiding van deze soorten wordt 800 m als de maximale afstand genoemd die zij nog kunnen overbruggen (Peterken 1974; Rackham 1980).

Dit onderscheid in slechte en goede kolonisten geldt ook voor de fauna. Een vogel bv. zal relatief gemakkelijk een grote afstand overbruggen. Slechte kolonisten zijn sommige vlinder- en insectensoorten. Voor sommige loopkevers (caribidae) kan een afstand van 6 m van bosrand tot houtwal al als barrière werken (Aukema en Brussaard 1976). Voor kleine zoogdieren zoals muizen en eekhoornsoorten bleek een weg met bermen, met een totale afstand van 18 à 20 m van bosrand tot bosrand onoverkomelijk te zijn (Oxley et al. 1974). Dit wordt in eerste instantie door het verschil in mikroklimaat veroorzaakt. Uit laboratoriumproeven bleek dat asfalt of klinkers op zich niet onoverkomelijk zijn. Op kleine door wegen ingesloten gedeeltes van bos, waren ook steeds minder soorten kevers en muisen aanwezig.

Concluderend kan gezegd worden dat de kwantita-

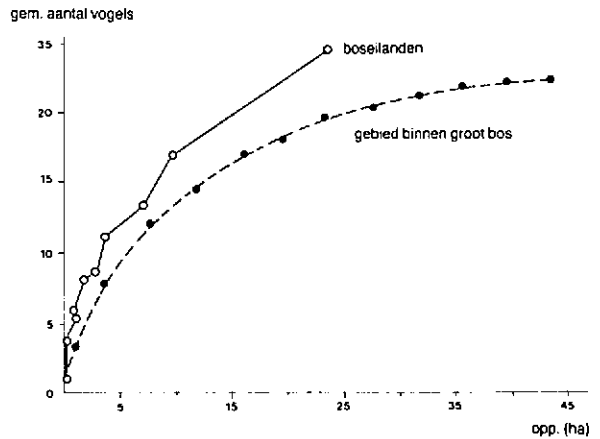


Fig. 9 Het aantal soorten broedvogels in boseilanden en proefvlakken binnen een uitgestrekt bos met verschillende grootte (naar Forman e.a. 1976).

tieve aspecten van de eilandtheorie wel opgaat voor de fauna van ecologische eilanden, maar dat de geldigheid van deze theorie voor de flora en het afstandseffect nog onvoldoende door onderzoeksresultaten ondersteund worden.

3.3 Beplantingsstroken als fauna-corridor

Verschillende auteurs wijzen erop dat beplantingsstroken een deel van de isolerende werking van het cultuurlandschap kunnen opheffen, door de afzonderlijke bossen te verbinden op een soort viaduct. Voor de fauna spreekt men van beplantingsstroken als fauna-corridor. Ook worden ze wel "stepping-stones" of "geleidingsbanen" voor bosdieren genoemd. Het is nog niet bekend welke afmetingen en structuur beplantingsstroken zouden moeten hebben, om deze functie te kunnen vervullen.

3.4 Beplantingsstroken als groeiplaats voor bosplanten

Voor het kunnen fungeren als verbindingsstroken tussen bossen of als refugia voor flora en fauna, is het van belang na te gaan, onder welke omstandigheden, met name bij welke minimum afmetingen, in beplantingsstroken een bosvegetatie zich heeft kunnen ontwikkelen. Uit onderzoek aan houtwallen, singels, bosranden en kleine bosjes op landgoed Verwolde in de Achterhoek door de Projectgroep Schaal, Bos en Samenleving (1980) zijn enkele indicaties van de minimum breedte verkregen. Men treft hier een gevarieerd landschap met veel houtwallen, singels, solitaire bo-

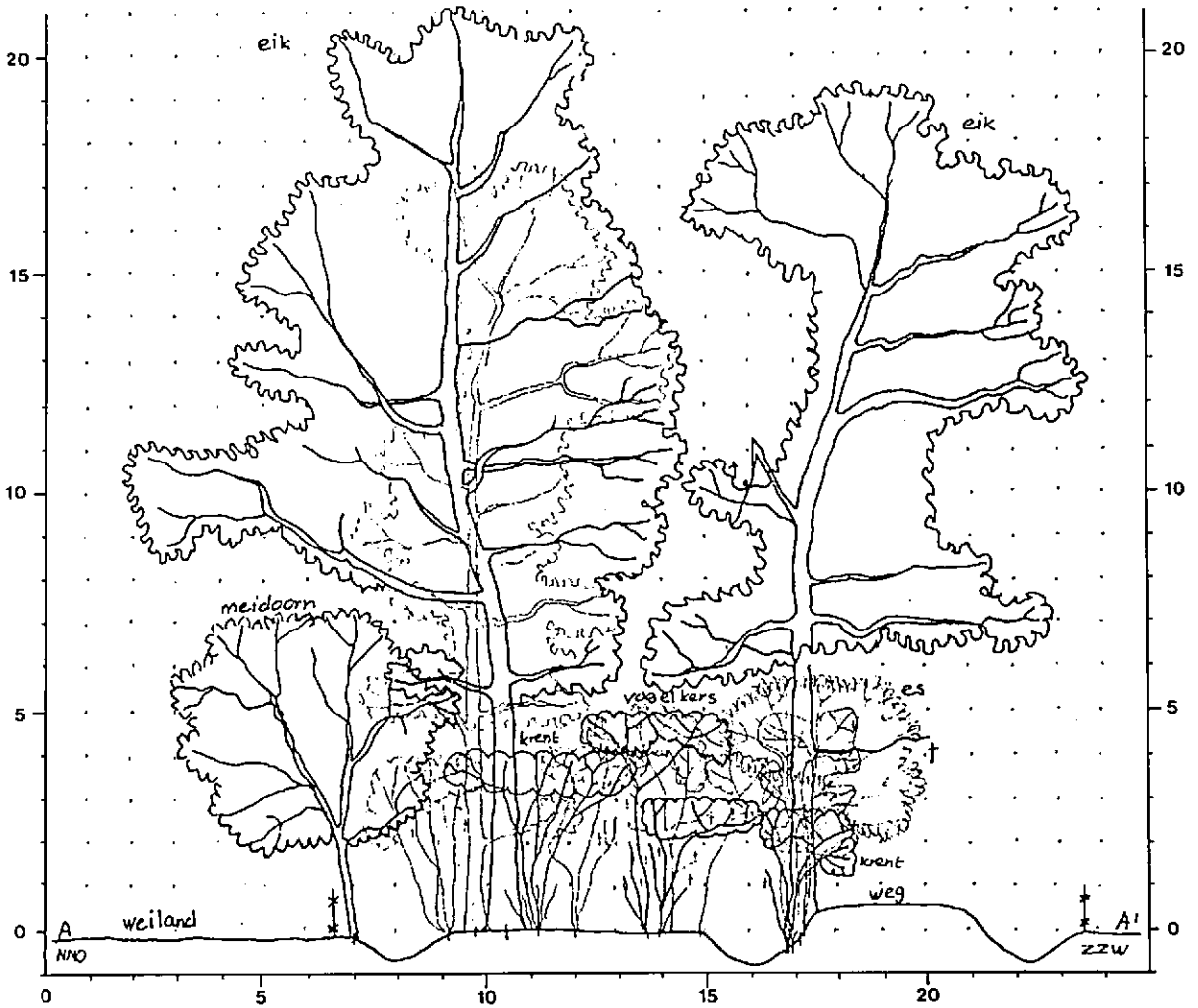


Fig. 10 Dwarsprofiel van een singel opgaande eiken. Het "gat" tussen de twee eiken is ontstaan door het kappen van de achterliggende eik.

men en enkele grotere boscomplexen aan. Een deel van de houtwallen heeft een opgeworpen wallichaam van ongeveer 0,5 m hoogte met aan één of twee kanten een greppel. Het merendeel der houtwallen en singels was reeds in 1846 aanwezig; de overigen zijn voor 1900 aangeplant. De bodem is er tamelijk lemig; het zijn vnl. gooreerd-, beekerd- en enkeerdgronden met op de drogere gedeelten veld- en humuspodzolen. De bosvegetatie behoort op de droge arme gedeelten tot het *Querco-Betuletum*, op de meer lemige en matig voedselrijke gronden tot het *Fago-Quercetum* met in de vochtige, voedselrijke gebieden overgangen naar het *Alno-Padion* of *Alnion*. In de eerste fase van het onderzoek zijn alle houtwallen, singels, bosranden en kleine bosjes geïnventariseerd. De vegetatie is vervolgens geïdentificeerd naar de aard van de planten die

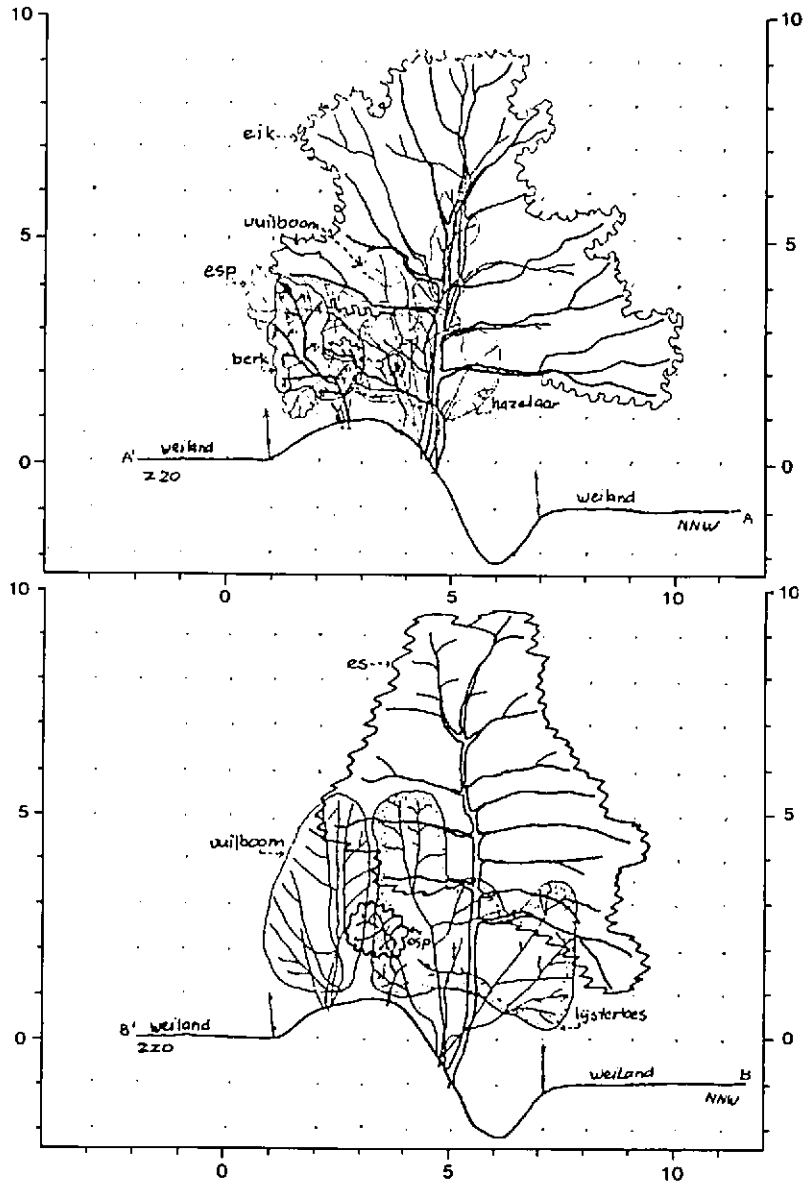
in de ondergroei domineren (naar Van Weelderden 1965; Doing 1963).

Hierbij is onderscheid gemaakt in:

- bosplanten;
- bosrandplanten;
- bosstikstofplanten (planten die behoren bij een instabiele stikstofhuishouding);
- akker- en weidesoorten;
- neutrale soorten (die zowel in het bos als erbuiten voorkomen).

Op basis van de structuur en de boomsoortensamenstelling is een indeling gemaakt in een aantal typen. Wat betreft het voorkomen van planten van bos- en bosrandmilieu in relatie tot het type en de breedte (van 1 tot 30 m) van de houtwal of singel, waren de resultaten als volgt:

Fig. 11 Dwarsprofielen van een smalle, lage houtwal. Aan de zzo-kant zijn de struiken door vee afgevreten, wat een verdichtend effect heeft. Aan de nnw-kant ondergroei van veel mossen en varens.



– *Houtwallen lager dan 10 meter*

Hier domineerden bij alle typen en elke breedte vooral de bosrandsoorten.

– *Houtwallen met opgaande eiken*, met vegetaties behorende tot het Fago-Quercetum, met overgangen naar Alno-Padion. Tot een breedte van 5 m kwamen er voornamelijk bosstikstofplanten voor met name als lage bomen of struiken ontbraken. Bij breedtes van meer dan 8 à 10 m domineerden de bosplanten.

– *Houtwallen met populieren*, te classificeren als Alno-Padion. Tot 5 m breedte domineerden de bosstikstofplanten. Vanaf 5 m breedte bestond de ondergroei zowel uit bosstikstof- als bosplanten. Dit is ook bij bosjes (breedte ≥ 20 m) het geval. De houtwallen met po-

pulieren zijn veelal ook oorspronkelijke oude hakhoutwallen van voor 1846 waarin ca. 25 jaar geleden populieren aangeplant zijn. In gedeelten van dezelfde houtwallen waarin dit niet gebeurd is, bestond de bodemflora voor een veel groter deel uit bosplanten.

– *Houtwallen met grovedennen*, behorende tot het Querco-Betuletum. Hier domineerden bij alle breedtes (de smalste was 4 m) de bosplanten.

In alle genoemde categorieën, behalve in de houtwallen met groveden, was de variatie in de aard van de ondergroei groot, waarschijnlijk door andere factoren dan de breedte, zoals de beïnvloeding van buitenaf, de behandeling en de voorgeschiedenis.

Als conclusie zou evenwel getrokken kunnen wor-

den, dat in deze situatie singels minstens 8 à 10 m breed zouden moeten zijn, met opgaande bomen, om een bosvegetatie tot ontwikkeling te kunnen laten komen.

Uit meer gedetailleerd onderzoek aan een aantal houtwallen en bosranden met behulp van vegetatie-opnamen en structuurtekeningen (zie figuur 10) bleek dat, wanneer een bosrand niet gesloten was, dat wil zeggen, dat wanneer in de onderste 2,5 m struiken of lage bomen ontbraken, bos- en bosrandplanten in deze rand (tot 5 m breed) nauwelijks aanwezig waren. Uit vergelijking met houtwallen van gelijke ouderdom op dezelfde bodem en met dezelfde expositie en boomsoortensamenstelling, waarin bij een dergelijke breedte soms wel een bos- en bosrandvegetatie zich ontwikkeld had, kan men concluderen dat niet de absolute breedte in deze gevallen doorslaggevend was, maar de mate van geslotenheid van de rand.

Uit de structuuranalyse bleek dat de meeste houtwallen *a-symmetrisch van opbouw* waren (zie figuur 11). Aan de zuid- of westzijde (de zonkant) was de struiklaag steeds dichter ontwikkeld. Bij een oost-west verlopende houtwal waren de verschillen in de vegetatie tussen de noord- en zuidzijde het duidelijkst te constateren (vgl. Van Weelderen 1965). Aan de noordkant, met een vochtiger en koeler microklimaat wordt de vegetatie gevormd door een weelderige ondergroei van bosplanten met veel mossen en varens. Aan de zuidzijde, waar het relatief warmer en droger is met sterkere schommelingen in de temperatuur en vochtigheid, groeiden meer bosrandsoorten.

Bomen en struiken aan de bosrand en in houtwallen vertoonden een opvallend "*oevergedrag*". Dit oevergedrag is door Oldeman (1972) beschreven voor het tropisch regenbos. Het blijkt dat gaande van het midden van het bos naar de oever (rand) toe, een verandering in het groeigedrag van bomen en struiken te

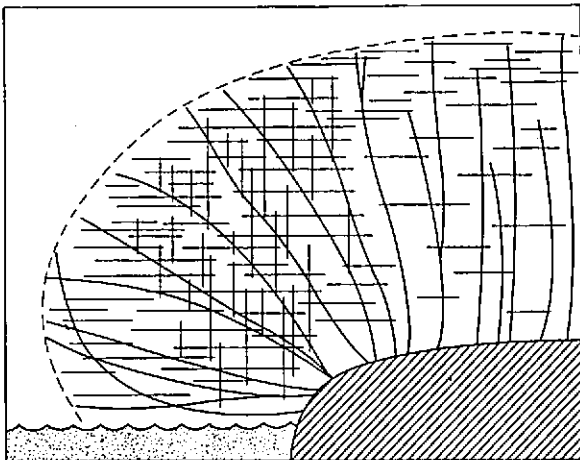


Fig. 12 Bosoeervervegetatie (schematisch) (naar Oldeman 1972).

constateren valt. Deze veranderingen kan men samenvatten met:

- de gemiddelde groeirichting verandert geleidelijk van verticaal midden in het bos naar horizontaal aan de oever (zie figuur 12);
- een overvloed van verticale loten;
- een a-symmetrische kroonontwikkeling.

Redenen voor dit groeigedrag, die ook voor houtwallen en bosranden in Nederland gelden, zijn de beschikbare lichthoeveelheid en het optimaal benutten van de ruimte. Bij bepaalde struiksoorten, zoals de vogelkers en het krentenboompje is de neiging hiertoe zeer sterk, maar ook bij eik is dit in mindere mate het geval. Ook bij de houtwal als geheel (voor zover vee en de mens dit toelaten) zijn er binnen de houtwal overgangen van randsituatie-bossituatie-randsituatie. Het hangt hierbij van de breedte van de houtwal af in hoeverre de bossituatie aanwezig is. Er moet groeiruimte zijn voor minstens 3 rijen bomen. Bij zwaar geboomte betekent dit een bredere strook dan bij een lager blijvende begroeiing.

3.5 *Minimum arealen van bossen*

Tenslotte volgen hier nog enkele opmerkingen ten aanzien van de vraag: hoe groot een bos zou moeten zijn, wil het aan bepaalde ecologische voorwaarden kunnen voldoen. Zowel vanuit de houtproductiefunctie als vanuit het natuurbehoud kunnen eisen aan de opbouw van het bos als ecosysteem gesteld worden.

Voor kwantitatieve houtproductie kan in sommige gevallen een pioniersfase van een ecosysteem vol- doen, voor bosbouw op basis van natuurlijke verjonging is een rijper, meer gedifferentieerd ecosysteem nodig, terwijl uit het oogpunt van natuurbehoud soms gestreefd zal worden naar een groot zelfregulerend ecosysteem, dus met spontane ontwikkelingen en in andere gevallen naar een zo groot mogelijke differentiatie van flora en fauna door een bepaald beheer. Er valt een reeks op te stellen met een toenemende mate van complexiteit van het bosecosysteem (tabel 1). Deze reeks zal in veel gevallen ook samenhangen met

Tabel 1. Ontwikkelingsreeks

Het voorkomen van bosplanten	↓ Toenemende omvang ↓
Het voorkomen van bosdieren	
Een goed ontwikkelde bosplantengemeenschap	
Een goed ontwikkelde boslevensgemeenschap	
Een volledig succesie mozaïek (zie Koop 1980)	
Een volledig zelfregulerend ecosysteem (incl. fauna)	

toenemende benodigde minimum-afmetingen van het bos.

Voor de ontwikkeling van een bepaald niveau uit deze reeks zijn minimumarealen nodig, die oplopen van minder dan 1 m² tot tienduizenden ha. Een aantal van deze minimumarealen is in tabel 2 bij elkaar gezet. Van ecosystemen zijn helaas nog nauwelijks cijfers bekend. Sommige van deze gegevens zijn in het buitenland verkregen en kunnen dus niet op de Nederlandse situatie toegepast worden.

Men kan zich ook afvragen welke minimumomvang

nodig is, om een duurzame bosteelt en houtproductie mogelijk te maken.

Op de vorige studieringdag (1980) is gepleit voor kapsystemen die het bos duurzaam in stand houden en aansluiten bij natuurlijke processen. Dergelijke systemen zijn bijvoorbeeld groepenuitkap en femelschlag (dus "kleinschalige" methoden). Groepenuitkap is al mogelijk bij oppervlaktes van 2-3 ha, terwijl bij meer femelschlag-achtige methoden met natuurlijke verjonging, afhankelijk van de groeiplaats, de boomsoorten, de omlooptijden en de doelstelling 5-20 ha nodig is.

Tabel 2 Minimumarealen

minimumareaal voor:	gebied	onderzoek(st)er(s)	min. oppervlak of lengte
avifauna	loofbos op Duivelsberg bij Nijmegen	Saris 1976	20 ha
avifauna	oude eikenbossen in New Jersey, USA	Forman e.a. 1976	40 ha
avifauna	oude loofbossen, Engeland	Moore & Hooper 1975	100 ha
avifauna	houtwallen in de Gelderse Vallei	Blom-Van Teyn 1967	2 km lengte
avifauna	Maasheggen	Tanis & Mörzer Bruyns 1971	3,4-4 km lengte
avifauna	houtwallen in Holstein, Duitsland	Hahn 1967, in Saris 1978	1-1,8 km lengte

minimum- areaal voor:	gebied	onderzoek(st)er(s)	type bos/nadere aanduiding	min. opp. of lengte	
				minimum- areaal	minimum- lengte
vegetatie	houtwallen Gelderse Vallei	Blom-Van Teyn 1967	Fagetalia sylvaticae Quercetalia robon-petraeae	600-1000 m ² 700-1400 m ²	75-175 m 90-300 m
vegetatie	meidoornhagen	Groneman & Van der Hoeven 1967	Alnetalia glutinosae klei op zand	800 m ² gem. lengte 40 m	160 m 10-80 m
vegetatie	Rijnuiterwaarden houtwallen	Groneman & Van der Hoeven 1967	laaggelegen dek-zandgronden	47 m	40-60 m
vegetatie	Geld. Vallei* Elzenhagen	Groneman & Van der Hoeven 1967	laaggelegen dek-zandgronden	60 m	20-100 m
vegetatie	Geld. Vallei houtwallen (lit. studie)	Saris 1978			50-70 m

minimum-structuur- areaal*)	Urwaldzellen N.-Duitsland	Koop 1980	eiken-haagbeukenbos gierstgras-beukenbos beuken-eikenbos	10 ha 25 ha 40 ha
minimumareaal voor ontwikkeling natuurlijke vegetatie, met mogelijkheden voor spontane ontwikkelingen, begrazen of kappen (Natuurbehoud, SBB 1981, "wensen t.a.v. bossen")			essen-iepenbos**)	50 ha
			fluitekruiddijk-essenbos	50 ha
			elzenbroekbos	100 ha
			berkenbroekbos	60 ha

*) Dit areaal is het kleinste gebied binnen een groter boscomplex waarbinnen alle representatieve verjongings- en successiestadia bij zelfregulatie van het bos vertegenwoordigd blijven.

**) Typen bos die in het Hafdistrict (veen- en kleigronden) en Deltagebied te verwachten zijn.

Uiteindelijk bepalen de functies die het bos te vervullen heeft, de groeiplaats, het kapsysteem en de beheersaspecten, welke bosomvang in een bepaalde situatie gekozen wordt.

4 Conclusies/stellingen

– Bij de aanleg van nieuwe bossen kunnen we verwachten dat kolonisatie van plante- en diersoorten optreedt vanuit naburige boscomplexen of boselementen. Na verloop van een lange tijd (tientallen tot honderden jaren) zal een evenwichtssituatie ontstaan, waarbij het aantal soorten afhankelijk is van de grootte van het bos, de afstand tot kolonisatiebronnen en de milieudifferentiatie. Hoe groter de afstand tot andere boselementen des te langzamer zal dit kolonisatieproces van met name de echte bosplanten verlopen en des te minder soorten zijn er te verwachten. Kleine boscomplexen zullen bij gelijke milieudifferentiatie uiteindelijk minder soorten herbergen.

– Bij bebossing moeten bij voorkeur niet enkele geïsoleerde boscomplexen in het cultuurland aangelegd worden, maar een geheel van grote en kleine bossen, verbonden tot systemen door lijnvormige beplantingen en kleine bosjes. Hierbij moet aansluiting gezocht worden bij reeds bestaande oudere bossen of boselementen. In de randstad zijn dit bijvoorbeeld de binnenduinrandbossen, de houtkaden en de boerengêriefbosjes. Op deze wijze is een grotere diversiteit in soorten en levensgemeenschappen te verwachten.

– De beplantingselementen die grotere bossen verbinden moeten voldoende breedte hebben, zodat zich er tenminste een bosvegetatie kan ontwikkelen. Naar de breedte om als fauna-corridor te kunnen fungeren moet nog onderzoek gedaan worden. Bij een oost-west verlopende richting kan zich aan de noordzijde beter een bosvegetatie ontwikkelen, terwijl de zuidzijde vooral een bosrandkarakter zal hebben.

– Men moet niet te licht spreken over ecologisch verantwoorde bossen en bosbouw. Zolang nog onvoldoende kennis verzameld is over de processen die zich in het ecosysteem bos afspelen, kunnen begrippen als instandhouding van het produktievermogen, stabiliteit en diversiteit in opbouw, leeftijd en soortensamenstelling, die resultante zijn van deze processen, als voorlopige richtlijnen gehanteerd worden.

Literatuur

Aukema, B. & L. Brussaard, 1976. De betekenis van houtwallen voor de dispersie van stenotope niet-vliegende loopkeversoorten in een cultuurlandschap. Doctoraal verslag Amsterdam-Wijster.

Blom-Van Teyn, M. van, 1967. Enkele houtwallen in de Gelderse Vallei. Scriptie plantensystematiek Wageningen.

- Borgman, J., 1980. Meer bos in Zuid-Holland. Ned. Bosb. Tijdschr. 52 (7/8): 191-199.
- Brussaard, L. & W. van der Weijden, 1980. Biogeografie van eilanden 1 en 2. *Intermediair* 16 (18, 19).
- Cousens, J., 1974. An introduction to woodland ecology. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- Diamond, J. M., 1974. Colonization of Exploded Volcanic Islands by Birds: The Supertramp Strategy. *Science* vol. 184: 803-5.
- Diamond, J. M., 1975. "The island dilemma: Lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves". *Biol. Conserv.* 7: 129-146.
- Doing, H., 1963. Übersicht der floristische Zusammensetzung der Struktur und der dynamischen Beziehungen Niederländischer Wald- und Gebüschgesellschaften. Meded. Landbouw Hogeschool, Wageningen 63 (2): 1-60.
- Doing, H. & V. Westhoff, 1975. Het zichzelf handhaven van bos in de gematigde luchtstreken. *Ned. Bosb. Tijdschr.* 48 (3): 56-58.
- Edwards, C. A.; D. E. Reichle & D. A. Crossley, jr., 1970. The role of soil invertebrates in turn over of organic matter and nutrients. In: *Analysis of Temperate Forest Ecosystems*. Edit. David E. Reichle. *Ecological Studies* 1.
- Forman, R. T. T.; A. E. Galli & C. F. Leck, 1976. Forest size and avian diversity in New Jersey Woodlots with some land use implications. *Oecologia (Berl.)* 26: 1-8.
- Gerritsen, A., 1973. Heggen en houtwallen. Biologische betekenis en biologische effecten op het aangrenzende cultuurland. Scriptie Rijksuniversiteit Utrecht.
- Gerritsen, G. J., 1979. Twente. Broedvogels van begroeiingslijnelementen. Rapport van de Prov. Plan. Dienst van Overijssel.
- Groneman, A. C., 1967. Een onderzoek naar het vegetatiekundig minimumareaal van enkele hagen en houtwallen. Verslag LH Wageningen.
- Hooper, M. D., 1971. The size and surroundings of nature reserves. In: *The Scientific Management of Animal and Plant Communities for Conservation*. Ed. E. Duffey & A. S. Watt. 11th Symposium of the British Ecological Society.
- Koop, H., 1980. Bosreservaten en de Oostfriesse Hudewälder. *Ned. Bosb. Tijdschr.* 52 (4): 113-116.
- Landschapstaal, Mededelingen Werkgemeenschap Landschapsecologisch Onderzoek. Extra nr. juni 1975.
- Mac Arthur, R. H. & E. O. Wilson, 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography *Evolution* 17: 373-87.
- Mac Arthur, R. H. & E. O. Wilson, 1967. The theory of island biogeography. Princeton.
- Mader, H. J., 1980. Die Verinselung der Landschaft aus tierökologischer Sicht. *Natur und Landschaft* 55 (3): 91-96.
- Moore, N. W. & M. D. Hooper, 1975. On the number of bird species in British woods. *Biol. Conserv.* 8: 239-250.
- Mörzer Bruyns & Tanis, 1971. De vogelbevolking van de Groeningse en Vortumse Bergjes en het aangrenzende Maasheggenlandschap. *De Levende Natuur* 74: 51-6.
- Odum, E. P., 1971. *Fundamentals of Ecology*. Saunders Company, Philadelphia.
- Oldeman, R. A. A., 1972. L'architecture de la végétation ripicole forestière des fleuves et criques guyanais, *Adansonia*, ser. 2 12 (2): 253-265.
- Opdam, P., 1978. Biogeografie van eilanden en de betekenis ervan voor de landschapsecologie. Med. Werkgemeenschap Landschapsecol. Ond. 5: 6-12.
- Oxley, D. J.; M. B. Fenton & G. R. Carmody, 1974. The effects of roads on populations of small mammals. *J. Appl.*

- Ecol. 11: 51-59.
- Peterken, G. F., 1974. A Method for Assessing Woodland Flora for Conservation Using Indicator Species. *Biological Conservation* 6 (4): 239-45.
- Projectgroep Schaal, Bos en Samenleving, Subgroep Landschap, 1980. Landgoed Verwolde, de relatie landbouw-natuur in een cultuurlandschap met veel houtwallen. Doctoraal verslag LH-Wageningen.
- Rackham, O., 1980. *Ancient Woodland, its history, vegetation and uses in England*. Edward Arnold, London.
- Saris, F., 1978. Kleine landschapselementen: eilanden in een cultuurwoestijn? Scriptie VU-Amsterdam.
- Saris, F., 1979. Biogeografie van eilanden: de betekenis van lijnvormige begroeiingen voor het natuurbeheer. *Het Vogeljaar* 27 (5): 260-264.
- Studiekringdag KNBV, 1980. *Ned. Bosb. Tijdschr.* 53 (3): 69-114.
- Tanis, J. J. C. & M. F. Mörzer Bruyns, 1971. De vogelbevolking van de Groeningse en Vortumse Bergjes en het aangrenzende Maasheggenlandschap. *De Levende Natuur* 74: 51-56.
- Weelderens, A. H. W. van, 1965. Heggen, houtwallen en windschermen. *Biologische en houtteeltkundige aspecten*. Stencil LH-Wageningen.