

4. Bosvogels in kleine bossen: betekenis van oppervlakte, onderlinge afstand en aanwezigheid van houtwallen

D. van Dorp

1. Inleiding

Voor bosvogels bestaat een groot deel van het Nederlandse cultuurlandschap uit een archipel van stukjes habitat van variabele grootte en kwaliteit. Deze bosfragmenten kunnen verbonden zijn door lijnvormige begroeiingselementen zoals houtwallen, heggen, lanen e.d. die als verbindingsbaan (corridor) voor bosvogels kunnen fungeren. In dit artikel staat de vraag centraal of, en in welke mate, deze aspecten van de landschapsstructuur het voorkomen van bosvogels in het cultuurlandschap bepalen. Op grond van resultaten van recente onderzoeken (o.a. Whitcomb e.a. 1981, Lynch & Whigham 1984, Opdam e.a. 1985) en in aansluiting op het voorgaande hoofdstuk kunnen de volgende factoren worden onderscheiden die het voorkomen van vogels in een geschikte habitatplek bepalen.

Habitatkwaliteit
De eigenschappen van de vegetatie (o.a. samenstelling van struik- en boomlaag, leeftijd en structuur) bepalen met name de mate van geschiktheid van een plek voor vogels. Men kan marginale en optimale ecotopen onderscheiden.

Habitatkwantiteit
De hoeveelheid habitat of oppervlakte van een ecotoop stelt een maximum aan het aantal aanwezige individuen of paren van een territoriale soort. Er is ook een verband vastgesteld tussen de kans op uitsterven en de populatiegrootte; hoe groter de populatie (het ecotoop), hoe geringer de kans op uitsterven (Jones & Diamond 1976).

Isolatie
Verbreiding of dispersie is de verplaatsing van geboorteplaats naar broedplaats en van broedplaats naar nieuwe broedplaats (niet te verwarren met migratie of trek). Soorten verschillen in hun verbreidingscapaciteit en de mate van plaatstrouw. Soorten van veranderlijke milieus (o.a. ralachtigen) overbruggen gemakkelijker afstanden tussen geschikte ecotopen dan soorten van stabiele milieus (o.a. bosvogels) (Opdam & Schotman 1985).

Regionale abundantie
Lokale kleine populaties zijn vatbaar voor extinctie t.g.v. ongunstige of toevallige omstandigheden. De waarschijnlijkheid van uitsterven wordt echter sterk verkleind door de immigratie van individuen van grote(re) populaties vanuit de directe omgeving (Hanski 1985). Dichtheidsafhankelijke processen leiden ertoe dat soorten in gebieden met een hoge regionale abundantie een hogere presentie hebben in ecotopen, ongeacht de oppervlakte, dan in gebieden met een lage regionale abundantie.



Figuur 4.1. Ligging van de onderzochte regio's in Oost- en Midden-/Zuid-Nederland. Bestaande bossen zijn met een raster weergegeven.

Biotische interacties
Onder deze categorie van relaties tussen soorten onderling vallen o.m. predatie, parasitisme en concurrentie om voedsel, nestgelegenheid e.d. De samenstelling van vogelgezelschappen wordt mogelijk mede door dergelijke factoren beïnvloed, maar de meningen hierover zijn sterk verdeeld en in dit onderzoek is deze categorie buiten beschouwing gelaten.

In dit onderzoek zijn de volgende veronderstellingen getoetst:
1. oppervlakte, isolatie en verbinding beïnvloeden het aantal soorten bosvogels in kleine bosjes;
2. soorten verschillen in de mate van beïnvloeding door deze factoren;
3. soorten van oude loofbossen worden het sterkst beïnvloed;
4. het effect van oppervlakte is sterker naarmate een soort minder talrijk is.

De resultaten van deze toetsing moeten tenslotte nog worden beoordeeld op hun bruikbaarheid voor de planning en inrichting van het landelijk gebied.

2. Verzamelen en analyse van de gegevens

Het voorkomen van bosvogels is vastgesteld voor 235 bosjes die verspreid liggen over 22 qua landschapsstructuur homogene regio's in het diluviale deel van Nederland (fig. 4.1). Deze regio's verschillen onderling sterk in de dichtheid van verbindende elementen (houtwallen, lanen, bomenrijen e.d.) en de hoeveelheid bos in het cultuurlandschap en kunnen in het kader van deze studie in biogeografisch opzicht worden samengevat tot twee gebieden, namelijk Oost-Nederland (Salland, Twente en Gelderland ten oosten van de Veluwe), waar alle soorten van oude loofbossen in behoorlijke dichtheden voorkomen, en Midden-/Zuid-Nederland (Gelderse Vallei, Vechtstreek en het rivierengebied en Zuid-Limburg). Binnen elke regio is een reeks van proefvlakken geselecteerd (n = 5-18), variërend in oppervlakte van 0,1-35 ha.

De broedvogels van elk bosje zijn vastgesteld door middel van een kwalitatieve inventarisatie in de periode van half maart tot eind juni 1984/85 (Hustings e.a. 1985). Elk bosje werd vier maal bezocht waarbij alleen naar de aan- of afwezigheid van een soort is gekeken. Combinatie van deze gegevens levert voor elk proefvlak een soortenlijst op. Soorten van randbiotopen en soorten met een grote actieradius zijn buiten beschouwing gelaten omdat ze niet relevant zijn voor het gestelde probleem. Er is een onderscheid gemaakt tussen soorten die hun optimum hebben in oude loofbossen (S_l) en soorten die ook buiten deze bossen veelvuldig en soms zelfs talrijker voorkomen (S_b; vogels van bossen, struwelen, parken etc.). In figuur 4.3 is aangegeven tot welke categorie iedere soort behoort. Een set van milieuvariabelen is opgesteld om de variatie in het aantal soorten (S) en de kans op voorkomen van bosvogels (P) in cultuurlandschappen te kunnen verklaren. De gemeten oppervlakte-, habitat- en isolatievariabelen staan vermeld in tabel 4.1. De habitatvariabelen zijn opgenomen om voor eventuele verschillen in habitatkwaliteit te kunnen corrigeren. De variatie in S

Tabel 4.1. Gemeten milieuvariabelen van elk onderzocht bosje.

OPPERVLAKTE:	
OPP	= oppervlakte van het proefvlak (ha)
TOTOPP	= oppervlakte van het bos waarvan het proefvlak deel uitmaakt (ha)
HABITAT:	
STAM	= gemiddelde stamomtrek van 50 bomen (cm)
SDEV	= standaarddeviatie van STAM (cm)
STRUC	= bosstructuur: een combinatie van STAM en SDEV (6 klassen)
KBED	= bedekking van de kruidlaag (3 klassen)
SBED	= bedekking van de struiklaag (3 klassen)
NSPEC	= aantal boomsoorten in transect
MID	= gemiddelde onderlinge afstand tussen bomen (m)
NS	= aantal jonge boompjes (omtrek $10 < x < 40$ cm)
W	= aanwezigheid van water (0/1)
N	= aanwezigheid van naaldhout (0/1)
VORM	= vorm van het bos (langgerekt/compact).
ISOLATIE:	
AFST	= kortste afstand tot een bos >20 ha (km)
AB3	= aantal bossen >5 ha binnen een straal van 3 km (n = 0...X)
LAN	= aanwezigheid van lanen verbonden met het proefvlak (0/1)
DHW	= dichtheid van houtwallen in het cultuurlandschap (m/ha)
DBM	= dichtheid van bomenrijen in het cultuurlandschap (m/ha)
HB1	= hoeveelheid bos binnen een straal van 1 km rond het proefvlak (ha)
HB3	= hoeveelheid bos binnen een straal van 3 km rond het proefvlak (ha)
HB5	= hoeveelheid bos binnen een straal van 3-5 km rond het proefvlak (n = 0-20).
GROEP:	ligging van een bosje of regio in Oost- of Midden-/Zuid-Nederland.

en P is op multivariate wijze geanalyseerd door met multipele regressie-analyse volgens GENSTAT (Alvey et al. 1982) modellen op te stellen. Omdat met name het effect van isolatie van belang was, was het noodzakelijk eerst voor de verschillen in habitatkwaliteit en oppervlakte te corrigeren. Een dergelijke analyse is in twee stappen uitgevoerd, omdat de variatie in habitat en oppervlakte voornamelijk binnen regio's zit en de variatie in isolatie tussen regio's. Deze twee stappen zijn:

1. een model met oppervlakte- en habitatvariabelen wordt aangepast (n = 235 bosjes);
2. de residuen van model (1) worden per regio gemiddeld en vervolgens wordt een model met isolatievariabelen aangepast (n = 22 regio's).

Het aantal soorten S kan dan worden voorgesteld als een lineaire combinatie van een aantal termen:

$$S = C + a.\text{OPPERVLAKTE} + b.\text{HABITAT} + c.\text{ISOLATIE} + d.\text{GROEP},$$

waarbij C een constante is en a, b, c en d geschatte coëfficiënten zijn. Een maat om aan te geven hoe goed een dergelijk model de variantie van S kan verklaren uit de gemeten milieuvariabelen wordt gegeven door het percentage verklaarde variantie (V^2) en is maximaal 100%.

3. Resultaten

De resultaten van de regressie-analyse op de variatie in het aantal soorten bosvogels van kleine bosjes staan vermeld in tabel 4.2. De belangrijkste bevindingen zijn:

1. oppervlakte is veruit de belangrijkste voorspeller van het aantal soorten; 53-72% van de totale variantie van S wordt alleen al door deze factor verklaard.
2. na correctie voor verschillen in oppervlakte blijken de verschillen in habitat geen of geringe invloed uit te oefenen; het percentage verklaarde variantie vertoont slechts een zeer geringe significante toename.
3. de invloed van isolatie is beperkt tot de groep van soorten bosvogels van oude loofbossen. Het aantal soorten bosvogels van bossen, struwelen etc. wordt niet aantoonbaar door isolatie beïnvloed.
4. de verschillen tussen Oost- en Midden-/Zuid-Nederland spelen een grote rol bij de bepaling van het aantal soorten bosvogels van oude loofbossen, maar niet voor de categorie van soorten van bossen, struwelen etc.; toevoeging van de factor groep aan het model is wel significant voor S_l maar niet voor S_b.

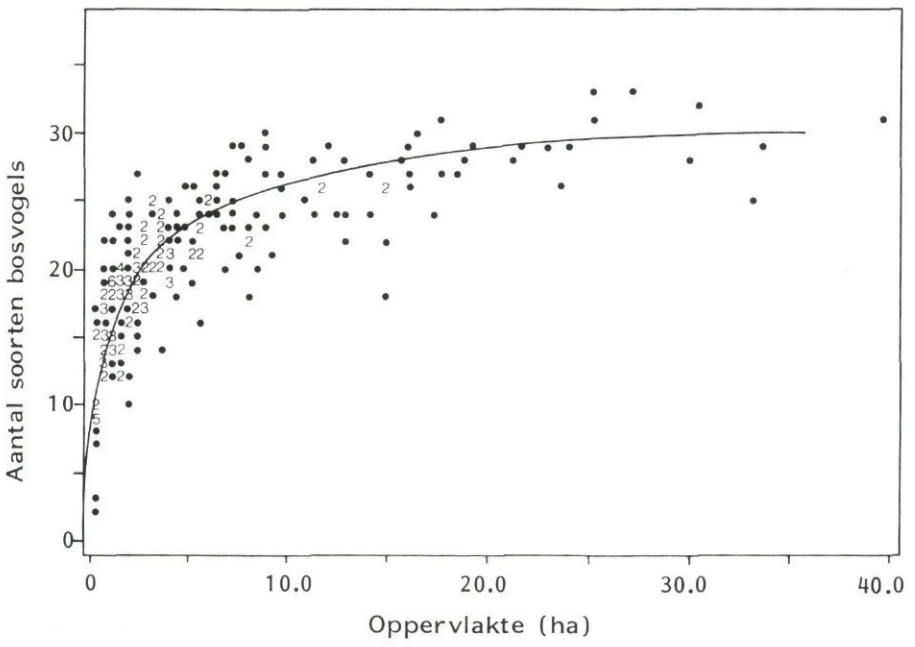
3.1 Oppervlakte

Voor beide categorieën soorten bosvogels heeft de oppervlakte van een bosfragment de grootste voorspellende waarde. In figuur 4.2 is het aantal soorten bosvogels uitgezet tegen de oppervlakte van een bosje. De verzadigingskromme geeft vrij nauwkeurig aan hoeveel soorten bosvogels bij een bepaalde oppervlakte kunnen worden verwacht, ongeacht de ligging en habitatkwaliteit van het denkbeeldige bosje. De kromme vlakt na oppervlakten >10 ha snel af en er is een grote verandering van de oppervlakte nodig om de soortenrijkdom nog verder te laten toenemen. Dergelijke relaties worden meestal half- of dubbellogaritmisch uitgezet; in ons geval gaf de relatie S-lnOPP de beste regressie ($r=0{,}851$, $P<0{,}001$). In de literatuur kunnen we diverse verklaringen voor deze relaties vinden (o.a. Connor & McCoy 1979; Gilbert 1980):

a. bij een toename van de oppervlakte vinden steeds meer soorten met een groot territorium een plek,

Tabel 4.2. Regressiemodellen van het totaal aantal soorten bosvogels (S_t), aantal soorten van oude loofbossen (S_l) en aantal soorten van bossen, struwelen etc. (S_b). Regressieanalyse is in twee stappen uitgevoerd: model met oppervlakte, habitat en groep ($n=235$), gevolgd door regressie op de residuen van het eerste model met groep en isolatie ($n=22$). V^2 is het percentage verklaarde variantie door een model. (n.s. = niet significant).

S_{totaal}		$S_{oude\ loofbossen}$		$S_{bossen,\ struwelen}$	
	V^2		V^2		V^2
OPP	72	OPP	58	OPP	53
OPP + HABITAT	73	OPP + HABITAT	60	OPP + HABITAT	55
OPP + HABITAT + GROEP	74	OPP + HABITAT + GROEP	66	OPP + HABITAT + GROEP	55(NS)
.....		.....		.....	
RESIDUEN	26	RESIDUEN	34	RESIDUEN	45
GROEP	30	GROEP	59	GROEP	0
ISOLATIE + GROEP	46	ISOLATIE + GROEP	83	ISOLATIE + GROEP	0



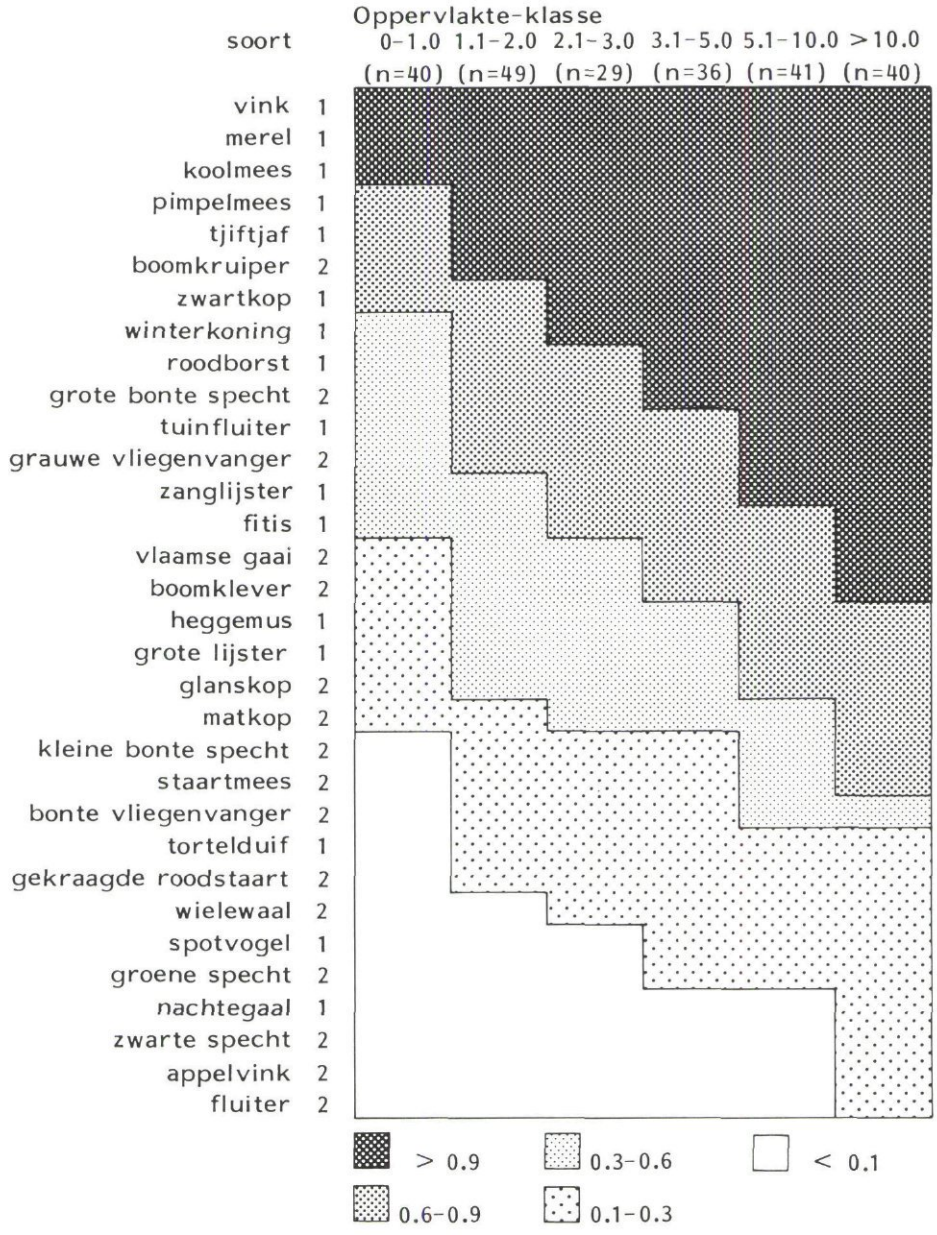
Figuur 4.2. Kromlijnig verband tussen het totaal aantal soorten (y-as) en de oppervlakte van een bosje (x-as).

b. en neemt ook de variatie in het habitat toe, waardoor meer soorten met verschillende habitateisen kunnen worden aangetroffen,
c. en tenslotte kunnen er meer individuen van dezelfde soort leven en een grotere populatie betekent een geringere kans op uitsterven.

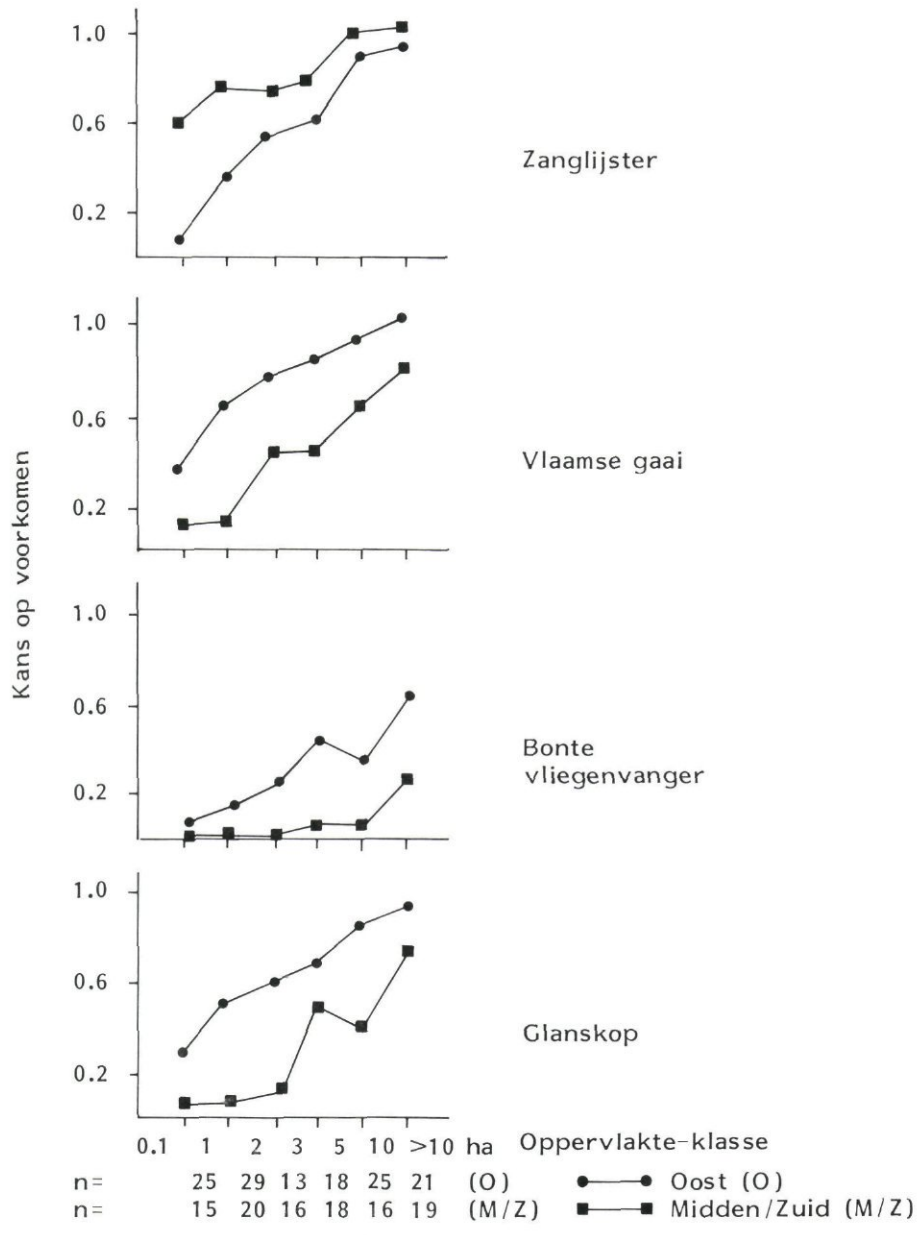
De kans op het voorkomen van een soort in een bosje verschilt dus per soort, samenhangend met verschillen in actieradius, territoriumgrootte en habitatkeuze. Dit blijkt uit figuur 4.3, waar voor 32 soorten bosvogels is weergegeven hoe groot de kans op voorkomen is in loofbosjes van een bepaalde oppervlakteklasse. De drie meest algemene soorten (vink, merel en koolmees) worden in hun voorkomen nauwelijks beperkt door de oppervlakte van een bosje; zelfs de kleinste bosjes worden bijna zonder uitzondering door deze soorten bezet. De drie minst algemene soorten (zwarte specht, appelvink en fluiter) zijn echter in slechts 10-30% van alle onderzochte bosjes >10 ha vertegenwoordigd; in opgaande loofbosjes <10 ha komen deze soorten slechts sporadisch voor. De overige soorten vertonen een regelmatige toename in de kans op voorkomen bij toename van de oppervlakte.

3.2 Isolatie

Isolatie heeft een aantoonbare invloed op het aantal soorten vogels van oude loofbossen, zowel in Oost-Nederland en Midden-/Zuid-Nederland, als voor beide gebieden



Figuur 4.3. Kans op voorkomen voor 32 soorten bosvogels in bossen van verschillende grootte. De figuur dient als tabel te worden gelezen met kolommen voor zes oppervlakteklassen (boven elke kolom aangegeven) en een vogelsoort per regel. Achter de soortnaam is met een cijfer aangegeven of de soort als vogel van oud loofbos (1) of als vogel van bossen en struwelen (2) wordt beschouwd. De vogelsoorten zijn van boven naar beneden gerangschikt van algemeen naar schaars. Voor elke soort is per oppervlakteklasse aangegeven de kans op voorkomen, uitgedrukt in een vijftal klassen (0.1; 0.1-0.3; etc.) met behulp van rasters.



Figuur 4.4. Kans op voorkomen voor vier soorten bosvogels per oppervlakteklasse voor Oost- en Midden-/Zuid-Nederland apart.

Tabel 4.3. Regressiemodellen van het aantal soorten van oude loofbossen (S_l) voor Oost- en Midden-/Zuid-Nederland apart. Regressieanalyse is in twee stappen uitgevoerd: model met oppervlakte, habitat en groep (n = 235), gevolgd door regressie op de residuen van het eerste model met groep en isolatie (n = 22). V^2 is het percentage verklaarde variantie door een model. Onderaan staan significante isolatievariabelen vermeld.

OOST (N = 131)		MIDDEN/ZUID (N = 104)	
	V^2		V^2
OPP	81	OPP	61
OPP + HABITAT	82	OPP + TOTOPP	67
.....	.....	.....	.....
RESIDUEN	18	RESIDUEN	33
ISOLATIE + GROEP	74	ISOLATIE + GROEP	60
Variabelen:			
DHW	41	HW3	33
HW5	52	AFST(-)	34
LAN	60	HW5	60
LAN + DHW	74		

samen (tabel 4.2). Dit sluit aan bij eerdere bevindingen uit overeenkomstig onderzoek in het rivierengebied, de Gelderse Vallei en Zuid-Limburg (Opdam e.a. 1984; 1985). In Oost-Nederland werden isolatievariabelen geselecteerd die zowel de onderlinge afstand (AFST), als de mate van verbinding (LAN,DHW) aangeven, terwijl voor Midden-/Zuid-Nederland alleen afstandskenmerken (AFST, HB3, HB5) een significante correlatie vertoonden (tabel 4.3). De spreiding rond het verwachte aantal soorten bosvogels (weergegeven door punten op de getrokken lijn) in figuur 4.2 kan dus gedeeltelijk ook worden toegeschreven aan de verschillen in de mate van isolatie (in afstand, hoeveelheid bos dan wel verbinding) tussen de regio's. Ofschoon niet van aantoonbare invloed in Midden-/Zuid-Nederland, is desondanks een positief verband tussen de relatieve soortenrijkdom (de residuele afwijking na correctie voor verschillen in oppervlakte en habitat) en de dichtheid van houtwallen vastgesteld, over-

Tabel 4.4. Kenmerken van isolatie met een significant effect op de kans van voorkomen voor 11 soorten bosvogels. Resultaat van een regressieanalyse (2e stap) met slechts een variabele. Regressiecoëfficiënten zijn vervangen door hun significantieniveaus (t-test; * = P < 0,05; o = P < 0,10). Een groepvariabele is in het model opgenomen indien biogeografische verschillen tussen Oost- en Midden-/Zuid-Nederland aantoonbaar waren (+ betekent talrijker in Oost-Nederland). Min-teken duidt op een negatieve correlatie.

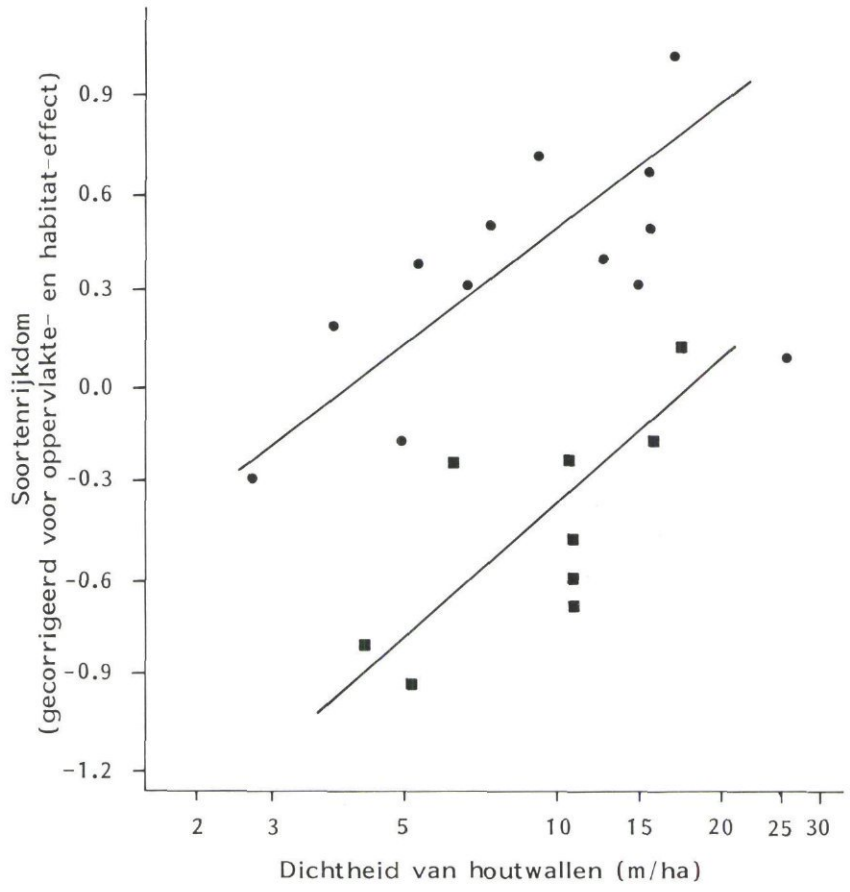
	GROEP	AFST	AB3	LAN	DHW	DBM	HB1	HB3	HB5
Groene specht		*(−)	*	o	o		*	*	*
Glanskop	*	*(−)	*				o	o	*
Boomklever		o(−)	*	*			*	*	*
Bonte vliegenvanger	*								*
Wielewaal	*		o			*(−)	o		
Staartmees		*(−)						*	
Tortelduif		*(−)		*(−)		o		o	
Winterkoning	*(−)			*					
Roodborst				*			*		
Boomkruiper							*		
Grote bonte specht				*					

eenkomstig die voor Oost-Nederland (figuur 4.4). Opvallend is wel het verschil in niveau tussen beide gebieden; de onderzochte bosjes in Oost-Nederland zijn telkens rijker aan soorten dan de bosjes in Midden-/Zuid-Nederland. Dit verschijnsel heeft waarschijnlijk betrekking op het feit dat binnen Oost-Nederland zowel kwalitatief als kwantitatief meer geschikt habitat voor dergelijke soorten voorhanden is en dat daardoor soorten van oude loofbossen er talrijker zijn dan in Midden-/Zuid-Nederland; de uitgestrekte naaldbossen van de Utrechtse Heuvelrug en de Veluwe fungeren slechts voor een deel van de soorten als habitat. Op dit verschil in regionale abundantie kom ik in 3.3 terug.

Voor iedere soort apart is door middel van een logistische regressie-analyse nagegaan welke vormen van isolatie de kans op voorkomen van een soort mede bepalen. Van alle soorten met een relatieve frequentie $>0{,}10$ en $<0{,}90$ bleken slechts 11 soorten gevoelig te zijn voor een of meer vormen van isolatie (tabel 4.4). De kans op voorkomen van bijvoorbeeld de groene specht wordt, bij constante oppervlakte, kleiner naarmate de onderlinge afstand tussen bosjes (AFST) toeneemt, maar wordt groter bij toename van de hoeveelheid bos in de omgeving (AB3, HB1, HB3, HB5). Het blijkt tevens dat de mate van verbinding (DHW, DBM) niet of nauwelijks een significante invloed heeft op de kans op voorkomen van afzonderlijke soorten, terwijl dit voor de soorten van oude loofbossen als geheel wel het geval is (tabel 4.3). Volgens verwachting zijn soorten die niet beperkt zijn tot oude loofbossen, maar ook in grienden, parken, struwelen etc. voorkomen, niet gevoelig voor isolatie; in het geval van de roodborst, winterkoning en grote bonte specht vormen lanen verbonden met kleine bosjes (LAN) tevens een geschikt habitat.

Tabel 4.5. Relatieve frequentie van 16 soorten bosvogels in Oost- (O) en Midden-/Zuid-Nederland (M/Z); soorten met een significant hogere presentie (chi-kwadraattoets; * = $P<0{,}05$; ** = $P<0{,}01$; *** = $P<0{,}001$) in Oost-Nederland (boven) en Midden-/Zuid-Nederland (onder).

OOST	O	M/Z	P
Kleine bonte specht	0.27	0.17	*
Nachtegaal	0.09	0.02	*
Tuinfluiter	0.82	0.69	*
Gekraagde roodstaart	0.22	0.08	**
Goudvink	0.07	0.00	**
Bonte vliegenvanger	0.28	0.07	***
Glanskop	0.64	0.32	***
Wielewaal	0.23	0.04	***
Vlaamse gaai	0.74	0.43	***
MIDDEN/ZUID	O	M/Z	P
Winterkoning	0.82	0.93	*
Spotvogel	0.08	0.18	*
Grauwe vliegenvanger	0.72	0.84	*
Zwartkop	0.74	0.89	**
Vuurgoudhaantje	0.00	0.06	**
Zanglijster	0.58	0.79	***
Ringmus	0.18	0.48	***



Figuur 4.5. Verband tussen de dichtheid van houtwallen (m/ha) (x-as) en de relatieve soortenrijkdom (= het aantal soorten vogels van oude loofbossen gecorrigeerd voor verschillen in oppervlakte en habitatkwaliteit (y-as)).

3.3 Regionale abundantie

Uit tabel 4.4 komt ook naar voren dat de glanskop, bonte vliegenvanger en wielewaal vaker voorkomen in bosjes in Oost-Nederland dan in overeenkomstige bosjes in Midden-/Zuid-Nederland, terwijl voor de winterkoning juist het omgekeerde het geval is. In totaal bleken 16 soorten bosvogels met een hogere presentie of in Oost-Nederland of in Midden-/Zuid-Nederland voor te komen (tabel 4.5). Voor vier soorten, zanglijster, Vlaamse gaai, bonte vliegenvanger en glanskop, die dergelijke regionale verschillen vertonen ($P < 0{,}001$) en bovendien oppervlaktegevoelig zijn ($P < 0{,}001$), is nagegaan of het effect van oppervlakte sterker optreedt in gebieden waar die soort schaars is. Uit figuur 4.5 blijkt dat waar een soort minder talrijk voorkomt, ongeacht of dit nu Oost- dan wel Midden-/Zuid-Nederland betreft, hij vooral in de kleinste

oppervlakteklassen is ondervertegenwoordigd. Aangezien de uitsterfkans voor kleine populaties groter is dan voor grote populaties, wijst dit erop dat herbezetting van eventuele lege plekken minder snel optreedt ten gevolge van een regionaal tekort aan kolonisten.

3.4 Conclusies

Wat hebben we nu kunnen vaststellen met betrekking tot de rol van oppervlakte, isolatie en regionale abundantie?

- Oppervlakte bepaalt in hoge mate het aantal soorten bosvogels en de soortensamenstelling van bosvogelgezelschappen van kleine opgaande bosjes in het cultuurlandschap.
- Isolatie en verbinding beïnvloeden ook het aantal soorten van oude loofbossen, maar niet van soorten die ook buiten dergelijke biotopen voorkomen.
- Soorten van oude loofbossen blijken het meest gevoelig te zijn voor vormen van isolatie; de dichtheid van verbindende elementen heeft echter voor geen enkele soort afzonderlijk een aantoonbaar effect.
- Regionale abundantie speelt voor een aantal soorten ook een rol; in regio's waar deze soorten relatief schaars zijn, zijn ze met name in de kleinste bosjes ondervertegenwoordigd.

Tenslotte een opmerking over de habitatkwaliteit van de onderzochte bosjes. De variatie in habitatkenmerken is met opzet zo beperkt mogelijk gehouden om het effect van isolatie beter te kunnen vaststellen. Eventuele verschillen in habitatkwaliteit voor bosvogels van de onderzochte bosjes spelen derhalve in dit onderzoek een marginale rol en worden deels nog gemaskeerd door de verschillen in oppervlakte van de bosjes. Dit alles betekent geenszins dat de kwaliteit van het habitat niet een belangrijk gegeven is. Het voorkomen van bosvogels in cultuurlandschappen wordt in de eerste plaats bepaald door het voorhanden zijn van een geschikt habitat; met name de structuur en samenstelling van de vegetatie zijn belangrijke factoren (voor een overzicht zie Opdam & Schotman 1986).

4. Mogelijkheden voor toepassing

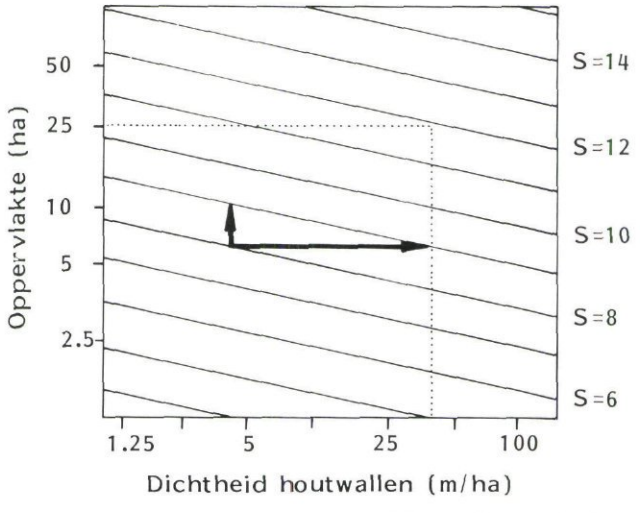
De wijze van toepassen van deze resultaten in de ruimtelijke planning hangt o.m. af van de aard van het planningsprobleem. In hoofdstuk 6 laat Harms zien dat het bij aan te leggen bossen in de Randstad gaat om de keuze van de locaties, waarbij factoren als oppervlakte, onderlinge afstand tussen bossen en afstand tot de kerngebieden een belangrijke rol spelen. In de bijdrage van Overmars (hoofdstuk 8) gaat het om de effecten van autonome ontwikkeling en ruilverkaveling op de (nog) aanwezige flora en fauna en is een poging gedaan aan te geven welke maatregelen nodig zijn om het verlies aan kleine landschapselementen (houtwallen, heggen, kleine bosjes etc.) te compenseren. De basis voor de toepassing van deze resultaten bij dergelijke keuzeproblemen is de regressievergelijking, waarin het aantal soorten S wordt voorgesteld

als functie van een constante, een oppervlakte, een groeps-, een habitat- en een isolatievariabele. Als voorbeeld geef ik een regressievergelijking voor het aantal soorten vogels van oude loofbossen:

$S = 0{,}3 + 0{,}9(OOST) + 1{,}9\ln OPP + 0{,}02STAM + 0{,}4\ln(DHW + 1)$
$(R^2 = 0{,}61;\ P < 0{,}001)$.

Indien we voor een denkbeeldig bos de habitatvariabele constant houden en voor S een bepaald aantal invullen, kunnen we voor elke mate van isolatie, i.c. de dichtheid van houtwallen, de bijbehorende oppervlakte van dat bos berekenen uit de regressievergelijking. In figuur 4.6 is dit verband grafisch weergegeven. De punten met een gelijk aantal soorten liggen op een rechte lijn, de afstand tussen de lijnen komt overeen met een soort. Kiezen we vervolgens een willekeurig punt op een willekeurige lijn en willen we het bestand aan soorten met één soort uitbreiden, dan kan dit bereikt worden door vergroting van oppervlakte èn verkleining van isolatie. De factor waarmee de oppervlakte vergroot en de isolatie verkleind moet worden is eenvoudig te berekenen: als S_{x+1}-S_x = 1 dan $a.\ln(OPP_{x+1}/OPP_x) = 1$ of $c.\ln(ISOLATIE_{x+1}/ISOLATIE_x)$ = 1. Waarden voor deze factoren zijn voor een aantal isolatievariabelen berekend, voor het gehele materiaal alsmede voor Oost- en Midden-/Zuid-Nederland apart (tabel 4.6). Hieruit komt naar voren dat:

- oppervlaktevergroting het meest effectief is om aan een bestand een soort toe te voegen;



Figuur 4.6. Isolijnen met een gelijk aantal soorten bosvogels (S) voor elke combinatie van isolatie en oppervlakte. Lijnen zijn berekend uit de regressievergelijking

$S = 0.3 + 1{,}9\ln OPP + 0{,}02STAM + 0{,}4\ln(DHW + 1) + 0{,}9(OOST)$.

Stippellijnen geven de uiterste waarden van oppervlakte en isolatie voor deze dataset aan.

Tabel 4.6. Vermenigvuldigingsfactor van oppervlakte- en isolatievariabelen om het gemiddeld aantal soorten broedvogels van loofbosjes met één soort te doen toenemen. Factoren zijn berekend uit de regressievergelijkingen voor het aantal soorten van oude loofbossen.

	TOTAAL (n = 22)	OOST (n = 13)	MIDDEN/ZUID (n = 9)
AFST	4,8 (−)	–	13,8 (−)
AB3	8,3	4,6	–
HB1	9,8	–	–
HB3	10,5	4,8	70,5
HB5	15,1	4,7	33,1
DHW	13,7	11,3	–
OPP	1,70	1,58	2,33

- in Oost-Nederland naast oppervlaktevergroting ook isolatieverkleining (zowel door versterking van de dichtheid van verbindingen als door toename van de hoeveelheid bos in de omgeving) resultaat heeft, terwijl in Midden-/Zuid-Nederland alleen het verhogen van de dichtheid aan bosjes zin heeft.

Een andere toepassing is het aangeven van compensaties voor het verlies van o.m. houtwallen in bepaalde delen van Nederland. Zo is bijvoorbeeld de dichtheid van houtwallen in de afgelopen vijftig jaar soms met een factor 5 tot 10 afgenomen. Bij een afname van de dichtheid van houtwallen van 60-12 m/ha bedraagt het gemiddelde verlies aan soorten van oude loofbossen per bosje 0,7 soorten (berekend uit de bovenstaande regressievergelijking). Dit verlies lijkt niet groot maar procentueel betekent dit dat bosjes <1 ha gemiddeld 10-30% van het aantal soorten van oude loofbossen verliezen. Met het lokaal uitsterven van een soort verdwijnt tevens een bron van potentiële verbreiders. In een landschap met veel van dergelijke snippers is het totale effect daarom van niet geringe betekenis.

Deze studie heeft niet de pretentie een panacee te zijn voor de gesignaleerde problemen, maar geeft wel een richting aan. Een aantal opmerkingen dienaangaande is wel op zijn plaats:

1. Uit methodologische overwegingen is bij dit onderzoek voor de avifauna gekozen. Bovendien is op een correlatieve wijze naar verbanden tussen de soortenrijkdom en milieukenmerken gezocht. Dit betekent dat we voorzichtig moeten zijn met onze gevolgtrekkingen. Zo kon de functie van houtwallen voor de verbreiding van bosvogels voor geen enkele soort overtuigend worden aangetoond, maar wel voor alle soorten samen. Maar wanneer er voor soorten afzonderlijk wel significante correlaties zouden zijn gevonden, betekent dit geenszins dat er ook sprake is van causale relaties; het is echter te kostbaar en te tijdrovend om door middel van experimenten deze causaliteit nader te onderzoeken. Los van de hier onderzochte functie als corridor voor bosvogels vervullen houtwallen voor tal van soorten een belangrijke habitatfunctie. Het belang van de habitat- en corridorfunctie van houtwallen voor andere organismen is besproken in de bijdrage van Opdam (hoofdstuk 3).

2. Er is ook een ruimtelijke beperking. Het is niet verantwoord de resultaten te extrapoleren naar gebieden buiten het onderzochte gebied of voorbij maximale of minimale waarden van de gemeten milieukenmerken of naar andere habitattypen. Zo

ontbreken in Brabant en Drenthe een aantal soorten van opgaande loofbossen, of zijn er (nog) schaars (Teixeira 1979). In dergelijke situaties zal steeds opnieuw moeten worden vastgesteld hoe en welke de relaties zijn tussen de avifauna en de milieuvariabelen.

3. Een moeilijk in te schatten factor is tenslotte de factor tijd. Jonge bossen hebben vele jaren nodig voordat zij alle functies voor bosvogels kunnen vervullen. Kolonisatie van nieuw gevormde habitats zal echter ook afhangen van de populatieontwikkeling van soorten. Van soorten die in aantal achteruitgaan, kan immers niet worden verwacht dat ze nieuwe gebieden zullen koloniseren. Bestaande bossen echter kunnen door een veranderende opvatting in het bosbeheer voor bosvogels gaandeweg aantrekkelijker worden, waardoor populaties van soorten in omvang kunnen toenemen en bossen kunnen uitgroeien tot nieuwe kerngebieden.

Dankwoord

Deze onderzoekingen werden gesteund door de Stichting voor Sociaal-Ruimtelijk Wetenschappelijk Onderzoek, die wordt gesubsidieerd door de Nederlandse Organisatie voor Zuiver Wetenschappelijk Onderzoek (ZWO).

Literatuur

Alvey, N., Galwey, N. & P. Lane 1982. An introduction to Genstat. Academic Press, London. 152 p.

Connor, E.F. & E.D. McCoy 1979. The statistics and biology of the species-area relationship. Am. Nat. 113: 791-833.

Gilbert, F.S. 1980. The equilibrium theory of island biogeography: fact or fiction? J. of Biogeogr. 7: 209-235.

Hanski, I. 1985. Single-species spatial dynamics may contribute to long-term rarity and commonness. Ecology 66, 2: 335-343.

Hustings, M.F.H., R.G.M. Kwak, P.F.M. Opdam & M.J.S.M. Reijnen 1985. Natuurbeheer in Nederland. Vol. 3 Vogelinventarisatie. Pudoc, Wageningen; Vogelbescherming, Zeist.

Jones, H.L. & J.H. Diamond 1976. Short-time-base studies on turnover in breeding bird populations on the California Channel islands. Condor 78: 526-549.

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

Opdam, P., D. van Dorp & C.J.F. ter Braak 1984. The effect of isolation on the number of woodland birds of small woods in The Netherlands. J. Biogeogr. 11: 473-478.

Opdam, P., G. Rijsdijk & F. Hustings 1985. Bird communities in small woods in an agricultural landscape: effects of area and isolation. Biol. Conserv. 34: 333-352.

Opdam, P. & A. Schotman 1985. Over de dynamiek in de verspreiding van broedvogels. Het Vogeljaar 33,5: 233-242.

Opdam, P. & A. Schotman 1986. De betekenis van structuur en beheer van bossen voor de vogelrijkdom. Ned. Bosbouwtijdschrift 58, 1-2: 21-33.

Teixeira, R.M 1979. Atlas van de Nederlandse broedvogels. Natuurmonumenten, 's-Graveland.

Whitcomb, R.F., C.S. Robbins, J.F. Lynch, B.L. Whitcomb, M.K. Klimkiewicz & D. Bystrak 1981. Effects of forest fragmentation on avifauna of the eastern deciduous forest. In: R.L. Burgess & D.M.Sharpe (eds.), Forest island dynamics in man dominated landscapes, 125-205. Springer, New York.