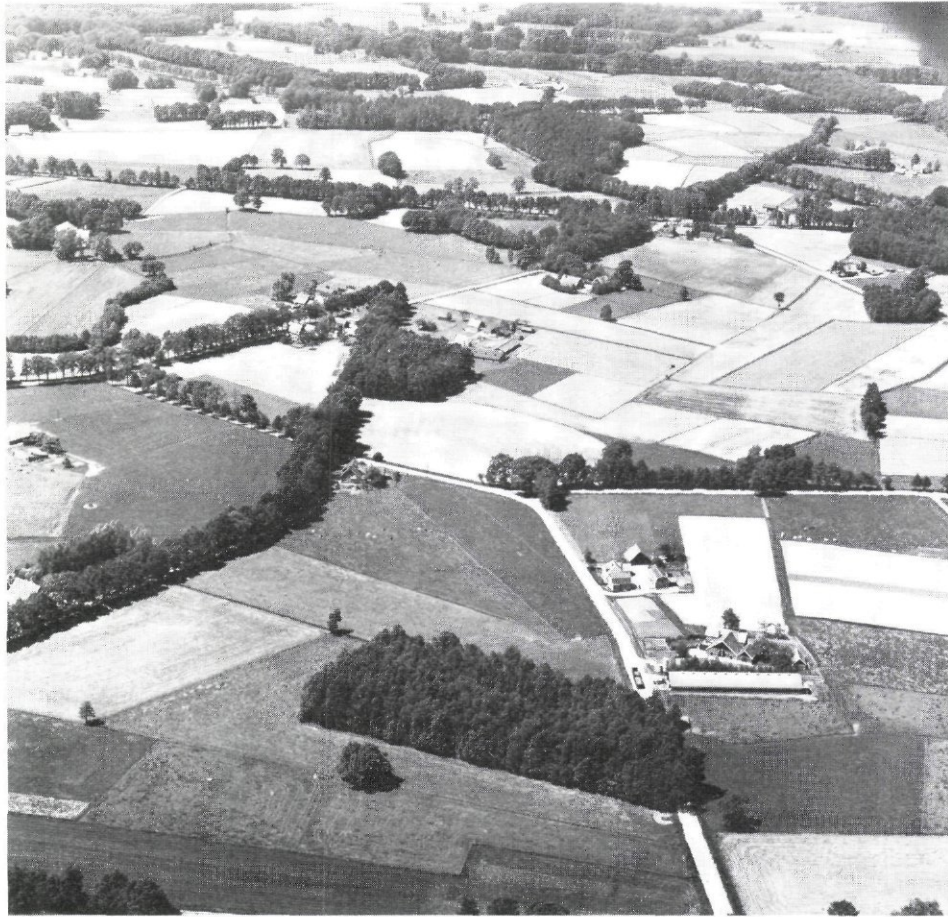




3. De functie van kleine landschapselementen voor flora en fauna

P. Opdam

1. Inleiding

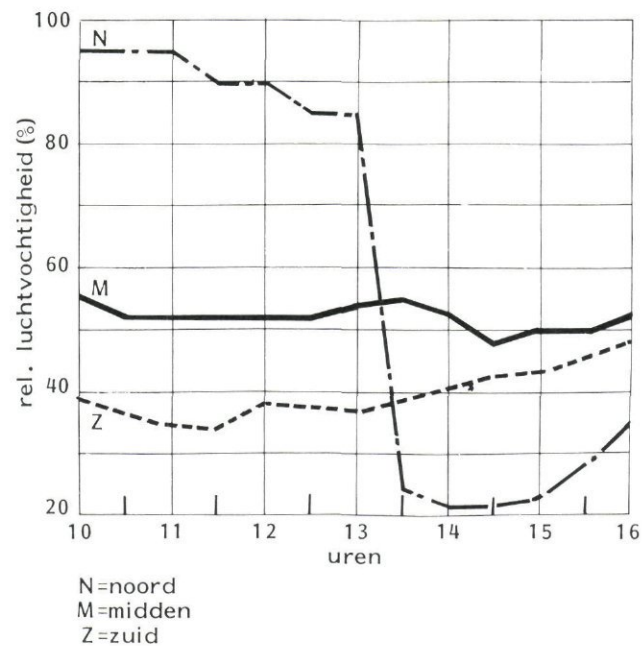
Kleine landschapselementen in het cultuurlandschap hebben zich een stevige plaats verworven in het natuurbeschermingsbeleid van de overheid (zie Baerselman, hoofdstuk 2). Behalve als habitat voor veel organismen die dank zij deze elementen nog in het intensief gebruikte agrarische landschap kunnen voorkomen, worden ze ook gezien als verbindende elementen tussen natuurgebieden, die de verspreiding van planten en dieren vergemakkelijken.

In dit hoofdstuk worden die verschillende functies van kleine landschapselementen nader bekeken. Daarbij kunnen we zowel naar het element op zichzelf kijken (welke eigenschappen moet het hebben om die veronderstelde functies te kunnen vervullen?) als naar een ruimtelijk complex van een aantal elementen, zoals we die meestal in het Nederlandse cultuurlandschap aantreffen. Van de diverse typen kleine landschapselementen zijn de opgaande begroeiingen, vooral houtwallen, het beste onderzocht. Recente literatuuroverzichten geven o.a. Forman & Godron (1986), Langbroek & Posma (1985), Saris (1984) en Rotter & Kneitz (1977). Over bermen en andere lage begroeiingstypen is relatief weinig bekend (zie Kaule 1983).

Er is meer literatuur gebruikt dan waarnaar in dit hoofdstuk wordt verwezen. De selectie is niet willekeurig geweest; het is mijn bedoeling de lezer te verwijzen naar de belangrijkste en best gedocumenteerde literatuur, bij voorkeur betrekking hebbend op Nederlands of Westeuropes onderzoek.

2. Karakteristieke eigenschappen

De kleine oppervlakte van deze landschapselementen heeft tal van implicaties. Zo kunnen er relatief weinig exemplaren van een soort leven, en vooral van grotere diersoorten zijn de deelpopulaties in de elementen zo klein dat de uitsterfkans groot moet worden geacht. In dergelijke kleine populaties kan ook gemakkelijk genetische verarming optreden (zie 4.2). De randzone, die door de omgeving sterk wordt beïnvloed, neemt van het oppervlak een groot deel in beslag. Dieren en stoffen uit de omringende velden dringen ver het element in. Doordat de invloed vanuit de omgeving geleidelijk afneemt naarmate we dieper het element binnendringen, ontstaat een ruimtelijke afwisseling in habitateigenschappen. Deze heterogeniteit wordt in opgaande begroeiingselementen nog vergroot door de verschillen in microklimaat tussen zon- en schaduwzijde of loef- en lijzijde (Thiele 1964; zie fig. 3.1). Dank zij deze habitatvariatie kunnen vele soorten naast elkaar leven en ontstaan soortenrijke levensgemeenschappen (Mader 1983), die echter voor een deel uit veldsoorten bestaan (Fokkema 1978, Thiele 1964, Tischler 1980). Sommige soorten maken tijdens opeenvolgende le-



Figuur 3.1. Veranderingen in de relatieve vochtigheid van de lucht aan zuid- en noordzijde en in het midden van een houtwal in de loop van een dag (naar Thiele 1964).

vensstadia of bij wisseling van jaargetijde van deze ruimtelijke verschillen gebruik, bijvoorbeeld door in de zomer aan de koele zijde en in de winter aan de door de zon beschenen zijde te leven (Fuchs 1969). De invloed op het microklimaat uit zich trouwens niet alleen direct naast het opgaande element, maar is meetbaar tot over afstanden van 10 tot 20 maal de hoogte van de begroeiing (Lewis 1969, Forman & Godron 1986).

3. Wat bepaalt het voorkomen van soorten planten en dieren in kleine landschapselementen?

3.1 Habitatkwaliteit

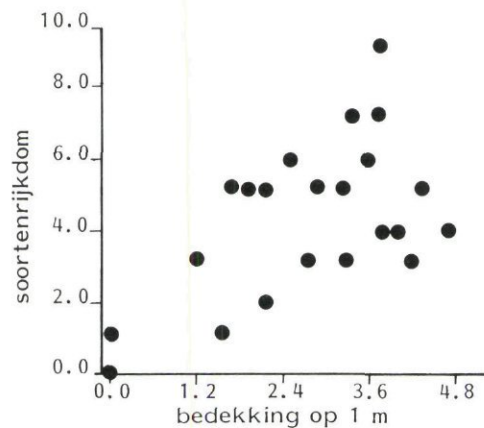
Voor de vegetatie en de bodemfauna bepalen de abiotische factoren in belangrijke mate de geschiktheid van een plek als leefgebied. Het gaat daarbij vooral om factoren als vochtgehalte, kalkgehalte en zuurgraad, structuur van bodem en humuspakket en gehalte aan diverse nutriënten. Voor vele planten en koudbloedige dieren is ook het microklimaat (temperatuur, temperatuurschommelingen, luchtvochtigheid) zeer bepalend, maar dat wordt in belangrijke mate door de vegetatiestructuur in samenwerking met de expositie ten opzichte van zon en wind vastgelegd. Hoe breder een opgaande begroeiing, hoe duidelijker zal daarbinnen het microklimaat afwijken van

de omgeving. Dat verklaart onder meer waarom bij toenemende breedte van lijnvormige beplantingsstroken het aandeel bosbewonende organismen in de levensgemeenschap toeneemt, terwijl de soorten van meer open begroeiing dan vooral aan de randen voorkomen (Thiele 1964, Spreier 1984). Het reliëf van het substraat (wallichaam bij houtwallen!) is van invloed op vochthuishouding en bodem, onder andere via afspoeling van humus en regenwater van de top van het wallichaam naar weerszijden.

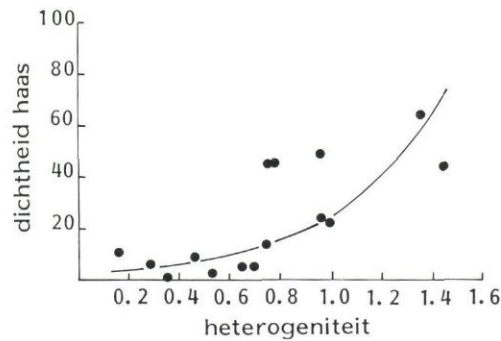
Waarschijnlijk is bij dat alles de ruimtelijke afwisseling in milieu-omstandigheden (heterogeniteit) de sleutelfactor voor het naast elkaar voorkomen van veel soorten organismen. Dat geldt voor de abiotische omstandigheden, dat geldt net zo goed voor de structuur van de begroeiing. De verdeling van vegetatiemassa in horizontale richting (heterogeniteit) en in verticale richting ('gelaagdheid') is van grote invloed op de samenstelling van de diergemeenschappen (voor vogels zie Kwak & Grotenhuis 1979 en Opdam & Schotman 1986). De soortensamenstelling van de vegetatie is waarschijnlijk voor de meeste diergroepen van geringere betekenis dan de structuur, hoewel onder de ongewervelden een aantal soorten afhankelijk zijn van specifieke waardplanten en de onderzoekresultaten soms wat tegenstrijdig zijn.

Bij een lijnvormige opgaande begroeiing zorgt de hoge instraling van de zon aan de rand voor een hoge biomassaproduktie, wel twee tot drie maal zo hoog als in een bos (Lange 1984), en daarbij past een hoge biomassa aan primaire consumenten (zoals fytofage insecten) en secundaire consumenten (zoals vogels). In dit verband kan ook de vorm een rol spelen: een langwerpige of grillige vorm heeft een relatief grote randzone in vergelijking tot een ronde of compacte vorm.

Veel van de gegevens waarop bovenstaand beeld is gebaseerd zijn anekdotisch van aard en komen erg verspreid in de literatuur voor. Kwantitatieve verbanden tussen het voorkomen van organismen en habitateigenschappen zijn nog nauwelijks gepubliceerd, met een uitzondering voor broedvogels in opgaande begroeiing (voor lijn-



Figuur 3.2. Relatie tussen het aantal broedvogelsoorten in houtwallen en de dichtheid van de struiklaag op 1 m hoogte (naar Arnold 1983). De correlatie is significant. De spreiding correleert met de hoogte van de houtwalbegroeiing.



Figuur 3.3. Verband tussen de dichtheid van hazen (aantal per 100 ha) en de landschappelijke heterogeniteit (gemeten aan het aantal soorten landschapselementen en hun relatieve oppervlakte) in de herfst in Engeland. In het voorjaar werd geen verband aangetoond (naar Tapper & Barnes 1986).

vormige beplantingen zie o.a. Arnold 1983 en Osborne 1984, voor bossen geven Opdam & Schotman 1986 een overzicht). Figuur 3.2 geeft hiervan een voorbeeld.

3.2 Relaties met aangrenzende cultuurgronden

Behalve dat door landbouwkundige activiteiten allerlei stoffen en plantezaden vanuit het aangrenzende perceel in het kleine landschapselement terecht kunnen komen, vindt beïnvloeding plaats via dieren die vanuit het landbouwperceel het landschapselement als tijdelijk habitat gebruiken. Dit is bijvoorbeeld vastgesteld voor sommige soorten loopkevers in perioden na de oogst (Thiele 1964, Pollard 1968, Fuchs 1969). Veldsoorten kunnen kleine elementen gebruiken als schuilplaats of foerageerplek (zie o.a. Broekhuizen, hoofdstuk 5). Ook worden met name houtwallen en houtsingels door sommige diersoorten gebruikt om er te overwinteren of droge, warme perioden te overbruggen (o.a. Thiele 1964, Fuchs 1969), maar voor hoeveel veldbewonende soorten een dergelijk toevluchtsoord een rol speelt en in welke mate die functie onmisbaar is voor het overleven, is niet duidelijk. Tapper & Barnes (1986) stelden een relatie vast tussen de dichtheid van hazen en de diversiteit aan landschapselementen (fig. 3.3).

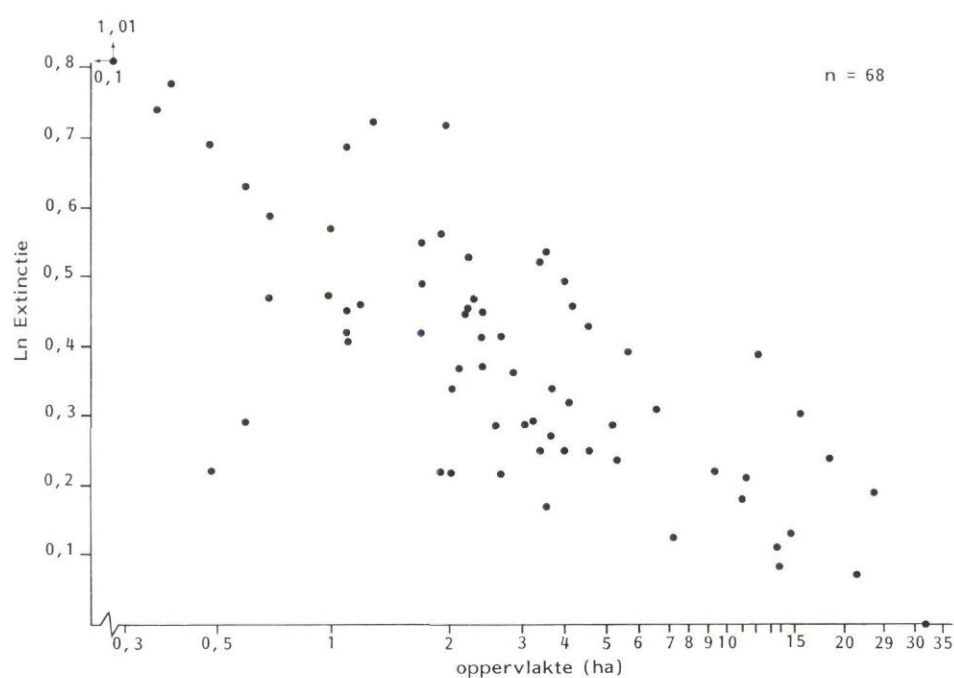
De samenstelling van de levensgemeenschap in kleine landschapselementen wordt verder beïnvloed door de omgekeerde relatie, waarbij soorten uit het element de cultuurgronden tijdelijk gebruiken. Zo gebruiken bosmuizen uit houtwallen de aangrenzende akkers als tijdelijk habitat in perioden dat deze gewas dragen (Pollard & Relton 1970). Van vogels en insecten is bekend dat ze vanuit lijnvormige beplantingen in de aangrenzende cultuurgronden voedsel zoeken. Dit zou kunnen verklaren waarom in een Duits onderzoek verschillen werden aangetoond tussen de nestplaatsen van vogelsoorten. Zo blijkt de bosrietzanger uitsluitend naast bouwland, de grauwe klauwier daarentegen bij grasland te nestelen (Heusinger 1984; zie tabel 3.1). Overigens werd in dit onderzoek geen rekening gehouden met eventuele habitatvariatie in de houtwal: onder bepaalde voorwaarden zou deze een alternatieve verklaring voor de gevonden verschillen kunnen bieden.

Tabel 3.1. Verdeling van nesten van enige vogelsoorten in houtwallen grenzend aan grasland en aan bouwland (Zuid-Duitsland, Heusinger 1984)

	% grenzend aan grasland	% grenzend aan bouwland
Bosrietzanger	0	100
Geelgors	43	57
Merel	58	42
Grasmus	78	22
Zwartkop/tuinfluit	78	22
Heggemus	79	21
Grauwe klauwier	100	0

3.3 Oppervlakte

De relatie tussen soortenrijkdom en oppervlakte (bij lijnvormige elementen wordt vaak lengte gebruikt) is voor veel groepen organismen aangetoond en heeft steeds een logaritmisch verloop: bij kleine oppervlakten neemt de soortenrijkdom snel toe, bij grotere oppervlakten is de toename klein (o.a. Mader & Müller 1984 voor loopke-



Figuur 3.4. Het verband tussen uitsterffrequentie van kleine populaties bosvogels (ln ext) en oppervlakte in 68 loofbosfragmenten in de Gelderse Vallei en Zuid-Limburg, jaren 1983/1984 en 1984/1985. Op de y-as staat het aantal verdwenen soorten (logaritmisch) als percentage van het totaal in een bosje aanwezige soorten (naar Van Noorden 1986).

vers, Tanis & Mörzer Bruijns 1971, Osborne 1984 en Opdam e.a. 1985 voor vogels, Helliwell 1975 voor planten, Gottfried 1979 voor zoogdieren).

Een van de oorzaken van dit verband is de verwevenheid tussen oppervlakte en habitatvariatie. Immers, hoe groter een oppervlakte, des te meer mogelijkheden er zijn voor verschillen in abiotisch milieu en vegetatiestructuur en des te meer soorten er hun habitat vinden. De tweede oorzaak is de koppeling tussen oppervlakte, populatiegrootte en uitsterfkans: kleine populaties hebben nu eenmaal een grotere uitsterfkans dan grote populaties. Deze tweede oorzaak vertegenwoordigt het eigenlijke oppervlakte-effect (dus gecorrigeerd voor het effect van habitatvariatie), maar is nog niet vaak gedemonstreerd, het beste nog voor bosvogels (Opdam e.a. 1985). Recent onderzoek in de Gelderse Vallei en Limburg over drie opeenvolgende jaren laat zien dat de kans op (tijdelijk) verdwijnen van bosvogelsoorten uit kleine bosfragmenten toeneemt naarmate de oppervlakte kleiner wordt (Van Noorden 1986; zie fig. 3.4). In dit verband zijn ook de genetische processen in kleine populaties van groot belang. De genetische variatie van kleine populaties kan in weinig generaties sterk verarmen, hetgeen de uitsterfkans kan doen stijgen (zie 4.2).

3.4 Geïsoleerde ligging

Het begrip isolatie is in drie samenhangende componenten te ontbinden: 1. afstand tot naburige habitatplekken, 2. hoeveelheid habitat in de omgeving, 3. verbinding met naburige habitatplekken.

Isolatie heeft te maken met de kans dat een individu een habitatfragment bereikt, als kolonisor nadat de populatie er is uitgestorven, of bij wijze van versterking van de populatie. Effecten van afstand zijn voor nogal wat groepen organismen gedemonstreerd: planten (Kollen 1986), muizen (Gottfried 1979), broedvogels (o.a. Opdam e.a. 1985, zie ook literatuuroverzicht aldaar) en slakken (Ploch 1984, Cameron & Down 1980). Deze onderzoeken leverden ook kwantitatieve verbanden op. Voor effecten van de hoeveelheid naburig habitat en voor de functie van verbinding banen bij de verbreiding van organismen bestaan minder, maar wel overtuigende aanwijzingen, met name voor bosvogels (Van Dorp, hoofdstuk 4; Opdam e.a. 1985), voor muizen (Gottfried 1979), en voor spinnen en diverse groepen insecten op heidevelden (Webb & Hopkins 1984).

Tabel 3.2 laat zien hoe de Noordamerikaanse muis *Microtus pennsylvanicus* alleen in geschikte habitatplekken (ongemaaid grasland) voorkomt als deze verbonden zijn met een van de grote verbreidingsaders in het gebied, de bermen van snelwegen.

Voor planten is de rol van verbindende elementen omstreden. Recent onderzoek (Forman & Godron 1986) suggereert dat planten zich via knopen in houtwalnetwerken sprongsgewijs kunnen verbreiden.

Behalve effecten op het voorkomen kan isolatie ook gevolgen hebben voor de dichtheid of voor de samenstelling van dierpopulaties (Gottfried 1979, zie fig. 3.5; Van Noorden 1986).

Uiteraard is het noodzakelijk de rol van isolatie in kwantitatieve termen uit te drukken om te kunnen voorspellen welke diersoorten een nieuw aangelegd land-

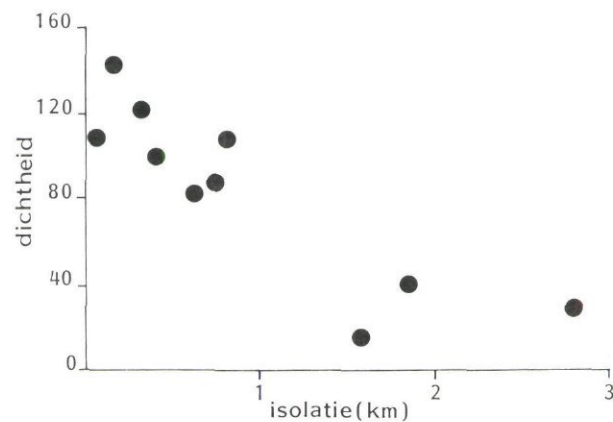
Tabel 3.2. Voorkomen (presentie) en dichtheid (aantal vangsten per plek waar vastgesteld) van de muis *Microtus pennsylvanicus* in verschillende bermtypen in Illinois, USA (naar Getz e.a. 1978)

	Aantal vang- plaatsen	% aanwezig	aantal vangsten
Bermen snelwegen (ongemaaid)	68	79,4	6,6
Dichte grasvegetatie, verbonden met snelwegbermen	48	41,7	3,0 -14
Dichte grasvegetatie, niet verbonden met snelwegbermen	27	0	0
Gemaaide bermen	149	5,4	1,2

schapselement zullen gaan bevolken. Dit soort voorspellingen zijn echter nog niet mogelijk. Uit Engels onderzoek (Cameron & Down 1980) valt af te leiden dat het wel eens vele tientallen, misschien honderden jaren kan duren voordat alle te verwachten slakkesoorten zijn gearriveerd.

3.5 Regionale abundantie

De kans op voorkomen in een klein landschapselement zal voor een soort toenemen, naarmate de kans op immigratie groter wordt. Die kans is niet alleen een functie van bereikbaarheid van het gebied (isolatie), maar ook van het aantal individuen in de omgeving dat de neiging heeft om op stap te gaan. Dat aantal is natuurlijk afhankelijk van de hoeveelheid habitat in de omgeving (zie 3.4), maar er zijn ook aanwijzingen voor grootschalige trends in de dichtheid van vogels in samenhang met de regionale dichtheid aan habitatplekken (Opdam & Schotman 1985). Van Dorp (zie hoofd-



Figuur 3.5. Verband tussen de dichtheid van de muis *Peromyscus leucopus* in kleine bosfragmenten en de afstand tot een naburig groot bosgebied in Iowa, USA (naar Gottfried 1979). De meest geïsoleerde bosjes hebben de laagste dichtheden.

stuk 4) heeft dergelijke dichtheidsverschillen bij bosvogelsoorten in verband gebracht met de kans op voorkomen in boscilanden. Van Noorden (1986) vond een verband tussen die kans op voorkomen en de gemiddelde dichtheid: de soorten met de hoogste regionale dichtheden werden het vaakst aangetroffen.

3.6 Conclusions

Als we het voorkomen van soorten in een klein landschapselement willen begrijpen of voorspellen, moeten we met diverse relatieniveaus rekening houden:

- a. relaties tussen organisme en habitat: topologische relaties met abiotische en biotische factoren in het element zelf, chorologische met de aangrenzende cultuurgronden. Daarbij dient ook de ruimtelijke habitatvariatie, die met oppervlakte samenhangt, in aanmerking te worden genomen. Een complicerend gegeven hierbij is dat soorten vaak over een reeks van habitattypen voorkomen die in kwaliteit kunnen verschillen (Opdam & Schotman 1985; zie 4.3).
- b. Kans op uitsterven (in relatie tot populatiegrootte en genetische degeneratie).
- c. Kans op immigratie (in verband met zowel herkolonisatie als met voorkomen van uitsterven door versterking van de lokale populatie). Hierbij zijn twee schaalniveaus van belang: isolatie t.o.v. naburige habitatplekken en regionale abundantie.

Voor het bestaan van al deze relaties zijn voor veel groepen organismen, zowel planten als dieren, en in diverse milieutypen aanwijzingen gevonden. Kwantitatieve verbanden, die nodig zijn om effecten van inrichtingsmaatregelen te kunnen voorspellen, zijn echter nog nauwelijks voorhanden.

4. Waardoor wordt het voorkomen van planten en dieren in landschappen bepaald?

4.1 Van landschapselement naar landschap: naar een hoger schaalniveau

Het beschouwen van het voorkomen van organismen in individuele kleine landschapselementen, zoals hiervoor is gebeurd, mag een noodzakelijke stap zijn op weg naar het begrijpen van de landschapsecologische wetmatigheden die daar een rol bij spelen, de laatste stap is hiermee nog niet gezet. In cultuurlandschappen treffen we immers meestal een stelsel van kleine landschapselementen aan, al of niet onderling verbonden door lijnvormige elementen. Op landschapsniveau gaat het dus om de vraag naar het aantal kleine landschapselementen dat in een gebied moet worden gehandhaafd of aangelegd ter wille van het realiseren van een bepaalde natuurbehoudsdoelstelling, en om vragen betreffende hun oppervlakte, onderlinge rangschikking en mate van verbinding. Het antwoord op die vragen kan in verschillende streken anders uitpakken, afhankelijk van de soorten en hun regionale abundantie. Ook al zijn de populaties in de kleine elementen afzonderlijk instabiel, op landschapsniveau kan er sprake zijn van stabiliteit van voorkomen op voorwaarde dat de bereikbaarheid van de habitatplekken, in verhouding tot de gemiddelde uitsterfkans, maar groot genoeg is. Immers soorten waarvan deelpopulaties vaak uitsterven, dienen voor hun voortbestaan in een groter gebied over grote dispersiecapaciteit te beschikken, zodat een ongeval een plek snel kan worden ingenomen.

4.2 De centrale rol van dispersie

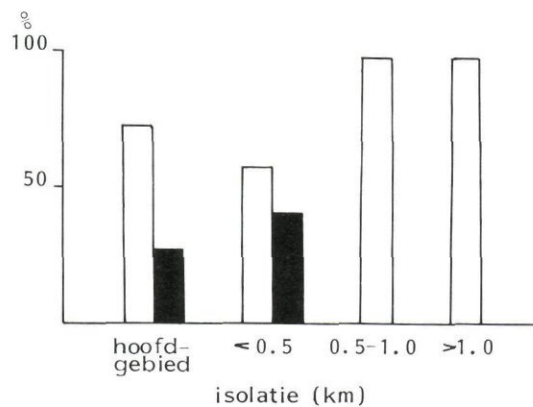
De grote betekenis van dispersie voor het overleven van een groep kleine deelpopulaties blijkt vooral uit theoretisch onderzoek met behulp van computersimulatie. Onder meer Merriam en medewerkers (Merriam 1984) en Den Boer en medewerkers (Den Boer 1977, 1983) toonden aan dat ten gevolge van dispersie tussen kleine gesimuleerde populaties van kleine zoogdieren en loopkevers hun overlevingskans aanzienlijk steeg doordat de fluctuaties in de aantallen geringer werden. Zie ook het onderzoek van Van Schaik dat door Broekhuizen (hoofdstuk 5) wordt aangehaald. Deze resultaten konden met veldonderzoek worden ondersteund.

Een tweede zeer belangrijke functie van dispersie ligt op het vlak van de populatiegenetica. In kleine geïsoleerde populaties tot een grootte van enige tientallen individuen kunnen negatieve effecten ten gevolge van genetische degeneratie gemakkelijk optreden. Verlies van genetische variatie (afname van het aantal heterozygote allelen) heeft gevolgen voor de overlevingskans van populaties doordat levensduur en voortplantingssucces negatief worden beïnvloed (Van Delden 1984, Soulé & Simberloff 1986). Zo zijn er aanwijzingen dat de geïsoleerde restpopulaties van de middelste bonte specht in Zuid-Zweden zijn uitgestorven als gevolg van een abnormaal lage reproductie, vermoedelijk door verlies aan genetische variatie (Pettersson 1985). Dispersie tussen deelpopulaties kan het verlies aan genetische variatie voorkomen. Hoeveel dispersie per tijdseenheid noodzakelijk is, hangt af van het aantal deelpopulaties, hun grootte en van soortspecifieke eigenschappen; voorlopig is de wetenschap nog niet zover dat deze parameters kunnen worden gekwantificeerd.

4.3 Landschappelijke heterogeniteit

Tot nu toe hebben we gesproken over een stelsel van meer of minder geïsoleerde habitatplekken in een landschap waar een soort zijn levensvoorwaarden aantreft. In de meeste gevallen zullen deze habitateilanden echter niet identiek zijn: de habitatkwaliteit varieert. Dat betekent dat de verschillende deelpopulaties in deze habitateilanden ongelijke overlevingskansen hebben door verschillen in sterfte en reproductie. Deze vorm van landschappelijke heterogeniteit heeft vermoedelijk diverse effecten op de overlevingskans van een soort in een landschap en op de soortenrijkdom van levensgemeenschappen. Ik onderscheid drie soorten effecten (naar Ten Houte de Lange 1984):

- a. Demping van populatieschommelingen door risicospreiding (Den Boer 1968). Omdat deelpopulaties onder iets verschillende omstandigheden ongelijke uitsterfrisico's hebben en hun aantalsschommelingen uit de pas gaan lopen, daalt de kans dat ze in alle elementen tegelijk uitsterven (tijdens een strenge winter of extreme droogte bijvoorbeeld).
- b. Predatoren en parasieten kiezen voor de plekken met de hoogste dichtheid aan geschikte prooidieren. Door de uit de pas lopende fluctuaties van de deelpopulaties van hun prooidieren wisselen ze veelvuldig van landschapselement, hetgeen een stabiliserend effect heeft op de aantalsschommelingen (Murdoch & Oaten 1975).
- c. Concurrentieverhoudingen kunnen onder verschillende milieuomstandigheden anders komen te liggen. Wellicht hebben concurrenten in heterogene landschappen



Figuur 3.6. Samenstelling van populaties van de Noordamerikaanse muis *Peromyscus leucopus* in kleine geïsoleerde bossen. Witte kolommen: % mannetjes, zwarte kolommen: % vrouwtjes. Met hoofdgebied wordt een naburig groot bosgebied bedoeld, de isolatie is uitgedrukt als de afstand tot het hoofdgebied (naar Gottfried 1979). De geïsoleerde bosjes worden bevolkt door uitsluitend mannetjes; uiteraard zijn deze populaties alleen te handhaven door immigratie.

meer kansen naast elkaar te bestaan dan in grote aaneengesloten gebieden.

Deze gedachten zijn vooral gebaseerd op theoretisch en experimenteel onderzoek op microschaal, maar het is waarschijnlijk dat dezelfde mechanismen op landschapsniveau werkzaam zijn; veldonderzoek om deze werking aan te tonen is van groot belang. Als de habitatkwaliteit van landschapselementen varieert, mag worden verwacht dat een soort bij voorkeur de beste habitatplekken bevolkt, en de meer marginale plekken alleen als er in de optimale geen plaats meer is. Bij hoge populatiedichtheid op de goede plekken wijken de overtollige individuen uit. Zo kunnen populaties in sommige marginale habitats voorkomen uitsluitend dank zij de regelmatige immigratie vanuit optimale plekken (fig. 3.6).

De populaties in marginale habitats kunnen ook qua samenstelling afwijken, bijvoorbeeld doordat er kleinere individuen of uitsluitend jonge dieren voorkomen (o.a. Gottfried 1979, Lundberg e.a. 1981, Tiainen 1982). Wanneer in de optimale habitats weer open plaatsen ontstaan, kunnen deze onder bepaalde omstandigheden door individuen uit de marginale habitats worden ingenomen (Krebs 1971). Door deze tijdelijke opvang van overtollige individuen, die hierdoor voor de soort (reproductie, genetische informatie!) behouden blijven, hebben marginale habitats vermoedelijk een bufferfunctie voor optimale habitats. Voor bosdieren bijvoorbeeld kunnen houtwallen wellicht deze stabiliserende functie vervullen, maar hierover is nog weinig of niets bekend. Dit alles heeft tot gevolg dat voorkomen en dichtheid van populaties in marginale habitats onregelmatig en instabiel zijn en afhankelijk van de populatieontwikkeling in naburige optimale gebieden.

4.4 Conclusies

In de dynamiek van populaties in kleine landschapselementen speelt dispersie een sleutelrol. Deze rol komt tot uiting in een positief effect op de stabiliteit en continuïteit van kleine populaties, in het tegengaan van genetische degeneratie en bij de wisselwerking tussen optimale en marginale habitats. Hoe belangrijk dispersie is blijkt in kwalitatieve zin voldoende uit onderzoekgegevens. Dispersie koppelen aan landschappelijke variabelen, bijvoorbeeld door te formuleren hoeveel verbindingbanen tussen habitateilanden nodig zijn voor het verkrijgen van een bepaalde gewenste dispersie-frequentie, is echter nog niet mogelijk.

Tegenover de wenselijkheid van het zoveel mogelijk opheffen van dispersiebarrières, zoals hierboven impliciet betoogd, staat echter dat een zekere mate van isolatie voordelen kan hebben. Zo kunnen concurrenten die niet naast elkaar kunnen leven onder bepaalde omstandigheden, in een 'habitat-archipel' in een dynamisch evenwicht voortbestaan (Hanski & Ranta 1983) en is isolatie onontbeerlijk voor het ontstaan en handhaven van genetische diversiteit (Den Boer 1983). Het bekende voorbeeld van de noordse woelmuis en de veldmuis (Ligtvoet 1985) is in dit opzicht illustratief.

Dit zou inhouden dat we zouden kunnen streven naar een soort optimum ergens tussen volledige isolatie en volledige verbinding in. Het lokaliseren van dat optimum in termen van landschapsstructuur is een belangrijke opgave voor toekomstig onderzoek.

5. Toepassing in de landinrichting

Is het zinvol in het Nederlandse cultuurlandschap een netwerk van kleine landschapselementen ('ecologische infrastructuur') aan te leggen of te handhaven? Zowel gezien vanuit de habitatfunctie als vanuit de verbindingfunctie die deze elementen voor planten en dieren hebben is deze vraag in algemene termen positief te beantwoorden. De keuze van een bepaald type landschapselementen impliceert een natuurbehoudsdoelstelling: niet alle organismen zijn automatisch gebaat bij elk type netwerk! In de bijdrage van Harms (hoofdstuk 6) wordt daar verder op ingegaan.

Kunnen we nu aangeven hoe een landschap, gegeven een bepaalde natuurbehoudsdoelstelling, ingericht moet worden? Met andere woorden, volgen uit die doelstelling (een te behouden soort of soortengroep bijvoorbeeld) ook voorwaarden voor een bepaalde dichtheid aan verbindingen en voor een bepaalde grootte van de habitateilanden? Helaas niet. Voor de meeste soortengroepen is het niet mogelijk inrichtingsvoorwaarden te kwantificeren, omdat de relaties tussen kans op voorkomen en landschappelijke variabelen niet bekend zijn. Onderzoek naar die relaties is uiterst urgent, wil het concept ecologische infrastructuur geconcretiseerd kunnen worden. Van Dorp (hoofdstuk 4) laat zien hoe men te werk zou kunnen gaan om tot die noodzakelijke kwantificering te komen.

Het Rijksinstituut voor Natuurbeheer (afd. Landschapsecologie) zet de komende jaren soortgelijk onderzoek voort. Er zal daarbij ook aandacht zijn voor andere orga-

nismengroepen (met geringere dispersiecapaciteit dan vogels, maar met grotere populaties in kleine gebieden, denk aan muizen en ongewervelden).

Literatuur

- Arnold, G.W. 1983. The influence of ditch and hedgerow structure, length of hedgerows, and area of woodland and garden on bird numbers on farmland. *J. Appl. Ecol.* 20: 731-750.
- Boer, P.J. den 1968. Spreading of risk and stabilization of animal numbers. *Acta Biotheoretica* 18: 165-194.
- Boer, P.J. den 1977. Dispersal power and survival: Carabids in a cultivated countryside. *Miscell. papers LH, Wageningen* 14. Veenman, Wageningen
- Boer, P.J. den 1981. Evolutie van het vliegvermogen bij carabiden en de gevolgen voor het overleven van soorten. *Vakblad voor Biologen* 61: 122-129.
- Boer, P.J. den 1983. De betekenis van dispersie voor het overleven van soorten. *Vakblad voor Biologen* 63: 344-348.
- Cameron, R.A.D. & K. Down 1980. Historical and environmental influences on hedgerow snail faunas. *Biol. J. Linn. Soc.* 13: 75-87.
- Delden, W. van 1984. Populatiegenetische aspecten van de eilandbiogeografie en van het biologisch minimum-areaal concept. *Vakblad voor Biologen* 64: 247-251.
- Fokkema, J. 1978. Over de spinnenfauna van een houtwal (Araneidae). *Entomol. Ber.* 38: 98-102.
- Forman, R.T.T. & M. Godron 1986. *Landscape Ecology*. Wiley, New York.
- Fuchs, G. 1969. Die ökologische Bedeutung der Wallhecken in der Agrarlandschaft Nordwestdeutschlands, am Beispiel der Käfer. *Pedobiologia* 9: 432-458.
- Getz, L.L., F.R. Cole & D.L. Gates 1978. Interstate roadsides as dispersal routes for *Microtus pennsylvanicus*. *J. Mammalogy* 59: 208-212.
- Gottfried, B.M. 1979. Small mammal populations in woodlot islands. *Am. Midl. Natur.* 102: 105-112.
- Hanski, I. & E. Ranta 1983. Coexistence in a patchy environment: three species of *Daphnia* in rock pools. *J. Animal Ecol.* 52: 263-279.
- Helliwell, D.R. 1975. The distribution of woodland plant species in some Shropshire hedgerows. *Biol. Conserv.* 7: 61-72.
- Heusinger, G. 1984. Untersuchungen zum Brutvogelbestand verschiedener Heckengebiete. In: H. Zwölfer e.a. (eds.), *Die tierökologische Bedeutung und Bewertung von Hecken*, 99-123. *Berichte der Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege, Beiheft 3, Tl. 2, Laufen.*
- Houte de Lange, S.M. ten 1984. Effects of landscape structure on animal population and distribution dynamics. In: J. Brandt & P. Agger (eds.), *Methodology in landscape ecological research and planning*. *Proc. 1st Int. Sem. IALE Vol I: 19-31*. RUC, Roskilde.
- Kaule, G. 1983. Vernetzung von Lebensräumen in der Agrarlandschaft. *Daten und Dokumente zum Umweltschutz. Sonderreihe Umwelttagung Heft 35: 25-41.*
- Kollen, J. 1986. Ruimtelijke structuur van houtwallen: betekenis voor de flora. *Landschap* 3: 18-28.
- Krebs, J.R. 1971. Territory and breeding density in the Great Tit, *Parus major*. *Ecology* 52: 2-22.
- Kwak, R. & J. Grotenhuis 1979. Biotopkeus van broedvogels in de Achterhoekse houtwallen. *Het Vogeljaar* 27: 239-249.
- Langbroek, E.K. & G.H.M.M.J. Posma 1985. *Landschapsecologie van houtwallen in de ruilverkavelingen 'Oostermeer' en 'Twijzel-Buitenpost'*. Rapport bureau Van der Wal & Langbroek. Leeuwarden.
- Lange, N. 1984. Analyse des Blatt-Biomasse-Konsums an Schlehe, Weissdorn und Wildrosen durch phytophage Insekten. In: H. Zwölfer e.a. (eds.), *Die tierökologische Bedeutung und Bewertung von Hecken*, 127-134. *Berichte der Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege, Beiheft 3, Tl. 2, Laufen.*
- Lewis, V. 1969. The distribution of flying insects near a low hedgerow. *J. Appl. Ecol.* 6: 443-452.
- Ligtvoet, W. 1985. De Noordse Woelmuis in de knel. *De Levende Natuur* 86: 2-7.
- Lundberg, A., R.V. Alatalo, A. Carlson & S. Ulfstrand 1981. Biometry, habitat distribution and breeding success in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ornis Scand.* 12: 68-79.
- Mader, H.J. 1983. Warum haben kleine Inselbiotope hohe Artenzahlen? *Natur & Landschaft* 58: 367-370.
- Mader, H.J. & K. Müller 1984. Der Zusammenhang zwischen Heckenlänge und Artenvielfalt. *Z. Kulturl. Flurb.* 25: 282-293.

- Merriam, G. 1984. Connectivity: a fundamental ecological characteristic of landscape pattern. In: J. Brandt & P. Agger (eds.), Methodology in landscape ecological research and planning. Proc. 1st Int. Sem. IALE Vol. I: 5-15. RUC, Roskilde.
- Murdoch, W.W. & A. Oaten 1975. Predation and population stability. Adv. Ecol. Res. 9: 2-131.
- Noorden, B. van 1986. Dynamiek en dichtheid van bosvogels in geïsoleerde loofbosfragmenten. RIN-rapport 86/19. RIN-Leersum.
- Opdam, P., G. Rijdsdijk & 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: 233-242.
- Opdam, P. & A. Schotman 1986. De betekenis van structuur en beheer van bossen voor de vogelrijkdom. Nederlands Bosbouw tijdschrift 58: 21-33.
- Osborne, P. 1984. Bird numbers and habitat characteristics in farmland hedgerows. J. Appl. Ecol. 21: 63-82.
- Pettersson, B. 1985. Extinction of an isolated population of the Middle Spotted Woodpecker *Dendrocopos medius* (L.) in Sweden and its relation to general theories on extinction. Biol. Conserv. 32: 335-353.
- Ploch, P. 1984. Schnecken in Hecken. Ein zoologischer Beitrag zur ökologischen Landschaftsforschung am Niederrhein. Mitt. LÖLF 9: 19-31.
- Pollard, E. 1968. Hedges IV. A comparison between the Carabidae of a hedge and field site and those of a woodland glade. J. Appl. Ecol. 5: 649-657.
- Pollard, E. & J. Relton 1970. Hedges V. A study of small mammals in hedges and cultivated fields. J. Appl. Ecol. 7: 549-557.
- Rotter, M. & G. Kneitz 1977. Die Fauna der Hecken und Feldgehölze und ihre Beziehung zur umgebenden Agrarlandschaft. Waldhygiene 12: 1-82.
- Saris, F.J.A. 1984. Lijnvormige landschapselementen: belangrijke onderdelen van een ecologische infrastructuur. Landschap 1: 91-108.
- Soulé, M.E. & D. Simberloff. What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserves? Biol. Conserv. 35: 19-40.
- Spreier, B. 1984. Hecken in Flurbereinigungsgebieten als Inselbiotope. In: W. Zielonkowski & H.J. Mader (Red.), Inselökologie; Anwendung in der Planung des ländlichen Raums. ANL Läufer Seminarbeiträge 7: 39-48.
- Tanis, J.J.C. & M.F. Mörzer Bruijns 1971. De vogelbevolking van de Groeningse en Vortumse Bergjes en het aangrenzende Maasheggenlandschap. De Levende Natuur 74: 51-56.
- Tapper, S.C. & R.F.W. Barnes 1986. Influence of farming practice on the ecology of the brown hare *Lepus europaeus*. J. Appl. Ecol. 23: 39-52.
- Thiele, H.-U. 1964. Oekologische Untersuchungen an bodenbewohnenden Coleopteren einer Heckenlandschaft. Z. Morph. Oekol. Tiere 53: 537-586.
- Tiainen, J. Ecological significance of morphological variation in three sympatric *Phylloscopus* warblers. Ann. Zool. Fennici 19: 285-296.
- Tischler, W. 1980. Biologie der Kulturlandschaft; eine Einführung. Fischer, Stuttgart.
- Webb, N.R. & P.J. Hopkins 1984. Invertebrate diversity on fragmented *Calluna* heathland. J. Appl. Ecol. 21: 921-933.