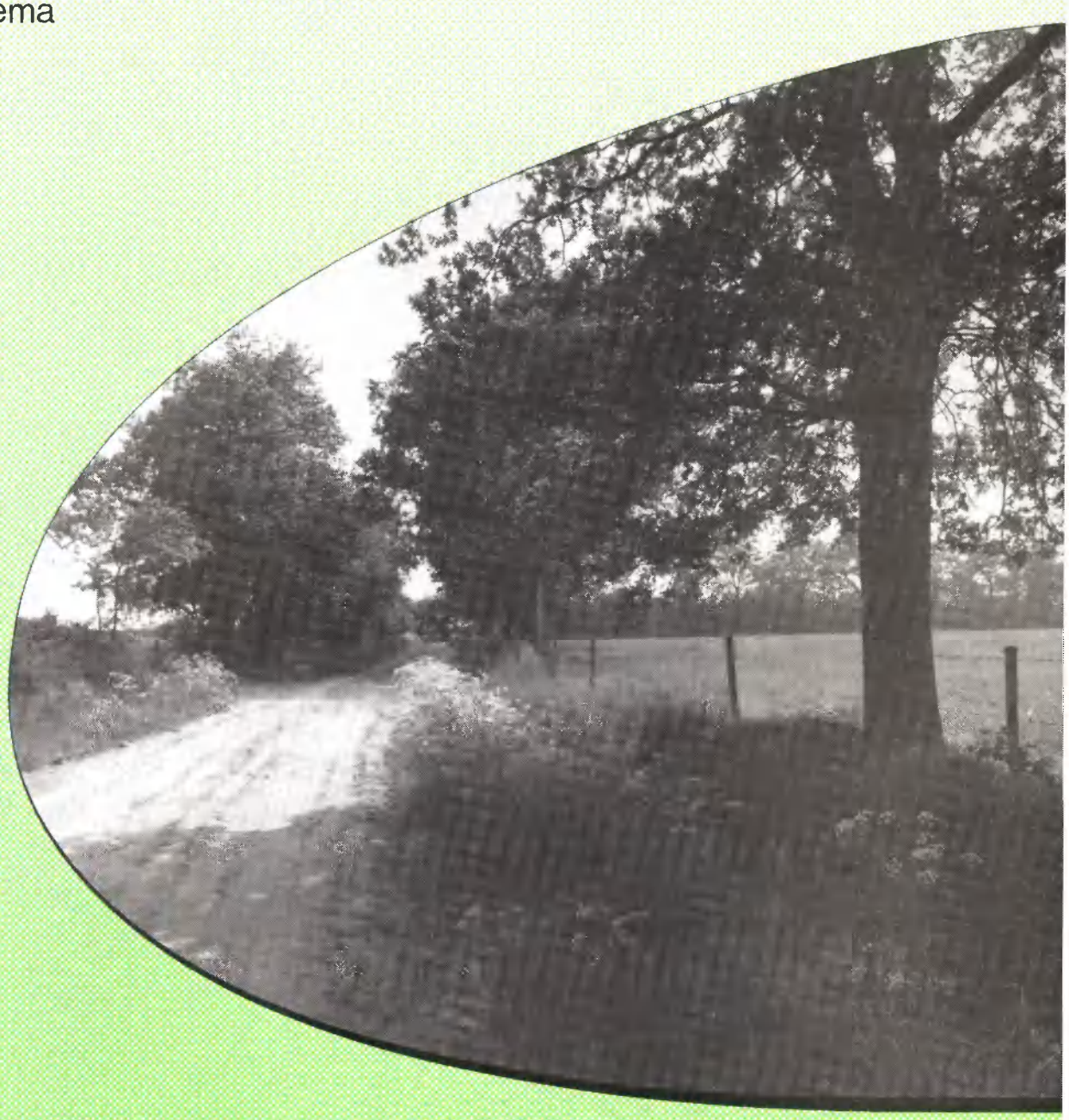
Broedvogels en landschapsstructuur in een houtwallandschap bij Steenwijk

H. Sierdsema



RIJKSINSTITUUT VOOR NATUURBEHEER
Arnhem, Leersum en Texel

BROEDVOGELS EN LANDSCHAPSSTRUCTUUR IN EEN HOUTWALLAND-SCHAP BIJ STEENWIJK

H. Sierdsema

RIN-rapport 88/52

Rijksinstituut voor Natuurbeheer

Leersum

1988

360871


RIN repro

INHOUD 1

VOORWOORD 3

SAMENVATTING 5

SUMMARY 9

VERANTWOORDING & DANKWOORD 11

1 INLEIDING 13

2 VRAAGSTELLING EN DOEL VAN HET ONDERZOEK 15

3 METHODE 17
3.1 Beschrijving van de onderzoekgebieden 17
3.1.1 Ligging en geomorfologie 17
3.1.2 Landschapsstructuur 20
3.1.3 Soortensamenstelling en structuur van de vegetatie 22
3.2 Beschrijving van de gegevensverzameling 28
3.2.1 Selectie van de proefvlakken 28
3.2.2 Milieuvariabelen 29
3.2.3 Broedvogelinventarisatie 32
3.3 Analyse 33
3.3.1 Indeling in ecologische groepen 33
3.3.2 Meervoudige regressies 34

4 RESULTATEN 37
4.1 Presenties en dichtheden 37
4.1.1 Dichtheid en soortenrijkdom 37
4.1.2 Presenties 41
4.2 Samenstelling van de ecologische soortengroepen 43
4.2.1 Voorkeur voor bos of houtwal 43
4.2.2 De indeling in soortengroepen 48
4.3 Regressiemodellen 50
4.3.1 Toetsing van de Twentse modellen 50
4.3.2 Nieuwe modellen voor het onderzoekgebied 54
4.3.3 Bespreking van de resultaten per soortengroep 56
4.3.4 Bespreking van de resultaten per landschapsvariabele 61

5 DISCUSSIE EN CONCLUSIES 81
5.1 Discussie 81
5.2 Conclusies 85
5.3 Toepassingsmogelijkeden 86

LITERATUUR 90

BIJLAGEN 94

VOORWOORD

Bosjes en houtwallen bepalen in belangrijke mate de hoofdstructuur van cultuurlandschappen op de zandgronden in de oostelijke helft van Nederland. Veranderingen in de dichtheid van deze landschapselementen en ook in hun onderlinge verhouding hebben aanzienlijke gevolgen voor de avifauna. Deze effecten zijn eerder beschreven op grond van een onderzoek in Twente (Schotman 1988). In dit onderzoek bleek dat de verdeling van de aantallen broedvogels tussen bos en houtwallen werd beinvloed door de voorkeur die veel vogels voor bos lijken te hebben. In jaren met veel vogels zijn de houtwallen dichter bevolkt dan in jaren met weinig vogels, en hetzelfde geldt voor verschillen voor gebieden. Om dit laatste te kwantificeren is het onderzoek herhaald in een gebied aan de rand van het bosrijke deel van Nederland, tussen Steenwijk en Wolvega. De resultaten geven inzicht in de mogelijkheden beschrijvende modellen van de broedvogelbevolking uit Twente te generaliseren naar andere gebieden.

De directie

SAMENVATTING

Het RIN is in 1986 begonnen met een onderzoek dat tot doel heeft het verband tussen de broedvogels en de hoeveelheid opgaande begroeiing in een kleinschalig cultuurlandschap in Twente kwantitatief te beschrijven. Het gaat in het bijzonder om de invloed van de hoeveelheid bos, de lengte aan houtwallen en de verhouding daartussen. De resultaten van het eerste jaar van dit onderzoek in Twente zijn beschreven in Schotman (1988). De vraag was echter in hoeverre de resultaten van het onderzoek in Twente ook van toepassing zijn op gebieden elders in Nederland. Om deze vraag ten dele te beantwoorden is in 1987 een gebied ten noorden van Steenwijk op de grens van de provincies Friesland en Overijssel onderzocht.

Als steekproeven van het landschap is gebruik gemaakt van kwarten van de kilometerhokken op de topografische kaart. Er zijn 25 van deze proefvlakken van 25 ha onderzocht (NB: in Twente werden 44 proefvlakken onderzocht). De proefvlakken zijn zodanig geselecteerd dat ze een matrix die gevormd wordt door een as met de hoeveelheid bos en een as met de hoeveelheid houtwallen, zo gelijkmatig mogelijk opvullen. Op deze manier wordt voorkomen dat de twee belangrijkste landschappelijke variabelen een correlatie met elkaar hebben. In de proefvlakken werd zowel de vogelbevolking nauwkeurig geïnventariseerd (tien ochtendbezoeken volgens de methode van de territoriumkartering) als een reeks van landschapskenmerken gemeten. Met behulp van regressietechnieken werd het kwantitatieve verband tussen de vogels en het landschap onderzocht. Ten behoeve van deze regressie-analyses zijn ecologische groepen onderscheiden. Hiertoe is gebruik gemaakt van de procentuele verdeling van de territoria over bos, houtwallen en erven. Naast de zo te onderscheiden bosvogels, houtwalvogels, erfvogels en indifferenten zijn a priori de soortengroepen weide-, rand- en roofvogels onderscheiden. Het voordeel van het werken met soortengroepen is o.a. dat eerder significante verbanden tussen de vogelbevolking en het landschap worden gevonden dan wanneer gewerkt wordt met afzonderlijke soorten. De ecologische groepen zijn vervolgens in een aantal gevallen verdeeld in subgroepen per habitattype. Bosvogels komen vooral in bos voor, maar kunnen ook op erven en in houtwallen voorkomen. Evenzo treffen we bijvoorbeeld houtwalvogels ook in bos aan. Om tot een grotere verklarende waarde van de regressiemodellen te komen zijn daarom voor de meeste soortengroepen

modellen per habitattype (dus bijvoorbeeld voor de subgroepen bosvogels in bos en bosvogels in houtwallen) gemaakt.

Het landschap is beschreven aan de hand van habitatvariabelen en omgevingsvariabelen. Deze variabelen beschrijven resp. de eigenschappen van de begroeiing als broedhabitat voor vogels en de aard en structuur van het omringende landschap.

Twentse en Steenwijkse proefvlakken verschillen in de leeftijd van de vegetatie, de gemiddelde breedte van de houtwallen en in het voorkomen van recent afgezette houtwallen (hakwallen). Toch is het gemiddelde aantal soorten en exemplaren per proefvlak ongeveer hetzelfde. Wel maken bij Steenwijk een gering aantal soorten een groter deel uit van het totale aantal exemplaren. De tien talrijkste soorten vertegenwoordigen bij Steenwijk 72% van het totaal aantal exemplaren; in Twente is dit 55%.

De samenstelling van de ecolgische groepen in de twee onderzoekgebieden wijkt in een aantal gevallen van elkaar af. De samenstelling van de groep indifferenten wijkt het sterkst af. Grasmus, tuinfluiter, braamsluiper en zwarte kraai zijn in beide gebieden houtwalvogels. De groep bosvogels bevat bij Steenwijk meer soorten dan in Twente (resp. 18 en 11). Wel maken alle 'Twentse bosvogels' deel uit van de bosvogelgroep bij Steenwijk. De samenstelling van de erfvogelgroep is bijzonder constant.

Het zonder meer toepassen van de Twentse modellen in het gebied bij Steenwijk is slechts voor drie tot vier subgroepen mogelijk. Dit zijn bosvogels in bos en indifferenten in bos, houtwalwalvogels in houtwallen en erfvogels op erven. Voor de overige soortengroepen zijn de afwijkingen zo groot, dat gebruik van de modellen niet mogelijk is!

Wanneer dezelfde landschapsvariabelen, maar opnieuw berekende coëfficiënten gebruikt worden, geldt voor de meeste (sub)groepen dat de Twentse modellen het voorkomen van vogels in kleinschalig cultuurlandschap acceptabel beschrijven. Over het algemeen zijn bij Steenwijk dezelfde of deels vergelijkbare landschapsvariabelen van belang als in Twente. Het voorkomen van bosvogels in bos is het beste te beschrijven. Voor indifferenten in houtwallen en randvogels zijn de Twentse modellen van minder waarde.

De volgende conclusies blijken behalve in Twente ook bij Steenwijk op te gaan (tenzij anders vermeld):

-Voor de beschrijving van het aantal vogels is het aanbod aan geschikt broedhabitat belangrijker dan invloeden uit de omgeving.

-In bos wordt het aantal vogels het beste beschreven door de bosrandlengte. Bij toename van de bosoppervlakte neemt het aantal soorten toe, maar het aantal individuen per ha neemt af. Het aantal bosvogels in bos is groter als er meer bos in de omgeving van het proefvlak ligt; ook is de dichtheid van deze subgroep hoger als het bos in een houtwalrijk landschap ligt.

-Het aantal exemplaren per ha houtwal is groter dan per ha bos. De mate waarin hangt af van de soortengroep en het gebied. Gemiddeld is bij Steenwijk de vogeldichtheid in houtwallen twee maal zo groot, in Twente vier en een half maal. Bij houtwalvogels zijn de verschillen het grootst. Deze zijn in houtwallen zes en een half (Steenwijk) tot tien (Twente) maal talrijker dan in bos. De verschillen zijn in Twente dus groter dan bij Steenwijk. De effectieve oppervlakte van een houtwal is echter moeilijk te bepalen en wordt lastiger naarmate de houtwal smaller en ouder wordt. Een verhoging van de houtwaldichtheid van 1 tot 3 km per 100 ha heeft nauwelijks invloed op het aantal exemplaren in houtwallen: het aantal individuen per 100 ha landschap blijft ongeveer gelijk. Pas boven een houtwaldichtheid van 3 km/100 ha neemt de vogeldichtheid toe en wel sterker naarmate de dichtheid aan houtwallen groter wordt. De aanwezigheid van bos heeft een negatieve invloed op het aantal vogels in houtwallen.

-Het aantal vogels op erven wordt het beste beschreven door variabelen die het totale aanbod aan erven beschrijven. Een opmerkelijk verschil tussen de onderzoekgebieden is de geringe invloed van erven op vogels van opgaande begroeiing bij Steenwijk; in Twente is het aantal vogels bij een groot deel van de subgroepen lager als er erven in het proefvlak staan.

-Randvogels vertonen het grootste verband met de totale lengte aan houtwallen in het proefvlak. Bij Steenwijk is het aantal randvogels extra hoog als er veel houtwallen in de omgeving van het proefvlak liggen.

-Alleen de weidevogels nemen af bij toename van de hoeveelheid opgaande begroeiing; met name de bosoppervlakte heeft een sterk negatieve invloed.

Hoewel de vogeldichtheid in houtwallen hoger is dan in bos, zijn houtwallen voor veel vogelsoorten niet als optimaal habitat te beschouwen. Met name bos-

vogels en indifferenten lijken bos als habitat te verkiezen boven houtwallen. Wellicht spelen zaken als stabiliteit van het habitat,broedsucces en predatiekansen een rol hierin. Voor houtwalvogels en in mindere mate randvogels zijn houtwallen als optimaal habitat te beschouwen.

SUMMARY

In this study the possibility of application of regression models describing the relationship between the bird community and the amount of woodland resp. the length of hedgerows in an agricultural landscape was investigated. The models were developed on the basis of data from an area in the east of the Netherlands (Schotman 1988), called Twente. As a study area a landscape was chosen in the north of The Netherlands, called Steenwijk,

Here, 25 squares of 0.25 km^2, covering a wide range of hedgerow density and area of woodland, were selected. The models for Twente were based on 44 plots. Breeding-bird territories were mapped and landscape features (both inside and in the vicinity of the squares) were measured. Regression models were made per habitat type for different ecological species groups (e.g. woodland species in woodland and woodland species in hedgerows).

The application of the 'Twente models' in a mathematical way to predict the number of birds in the squares near Steenwijk is only possible for woodland birds and indifferent species in woodland, hedgerow species in hedgerows and farmyard birds in farmyards. A renewed calculation of the regression coefficients, however, gives better results and shows that a qualitative use of the 'Twente-models' in the studyarea is well possible.

The following conclusions apply to both the Twente and the Steenwijk area:

-To prescribe the number of birds in a rural landscape with small woods and hedgerows, the availability of habitat is more important than influences from the surrounding area (e.g. distance to other woods).

-The length of woodedges describes the number of birds in woods better than the area of woodland. The number of woodland birds in wood is higher in a landscape with a high density of hedgerows and the presence of other woods in the vicinity. The number of bird species increases with the area of the wood, but the density per ha decreases. Some species were restricted to woodland; no species were restricted to hedgerows.

-The density of birds in hedgerows is higher than in woodland. This varies per area (in Twente 4.5 times, near Steenwijk 2 times) and per ecological group: woodland birds are in woodland nearly as numerous as in hedgerows, the density of hedgerow birds is 6 to 10 times higher in hedgerows.

-Below minimum hedgerow density of approximately 3 km/100 ha few birds occur in hedgerows; their numbers are independent from hedgerow density. Above this minimum bird density per km hedgerow increases with the hedgerow density.

-The number of birds in hedgerows is lower in the vicinity of much woodland. Woodland birds and indifferent species seem to prefer woodland to hedgerows as habitat. Hedgerow species, like meadow birds, seem to dislike wood in their neighbourhood.

VERANTWOORDING & DANKWOORD

Dit rapport is het verslag van een doctoraal onderzoek annex stage voor de vakgroep Natuurbeheer als onderdeel van mijn studie biologie aan de Landbouwuniversiteit in Wageningen. Het onderzoek werd uitgevoerd bij de afdeling Landschapsecologie van het RIN in Leersum.

De leiding van het onderzoek was in handen van Paul Opdam, die veel waardevolle adviezen gaf. Alex Schotman dank ik voor het grote aantal uren dat hij besteed heeft aan de totstandkoming van dit rapport; zijn inbreng heeft me zeer geholpen. Van de velen die me geholpen hebben bij het werken op de computer wil ik speciaal Friso van der Zee noemen. Cajo ter Braak adviseerde bij de verwerking van de gegevens. Jan van der Made en Christiaan Both van de vakgroep Natuurbeheer begeleidde het onderzoek vanuit de universiteit. Joop van Osch maakte de foto's die in dit rapport staan.

Paul Opdam, Alex Schotman, Rob Vogel en Tom van Rossum dank ik voor het becommentariëren van het concept.

1 INLEIDING

Door intensivering van het landbouwkundig gebruik en de daarmee samenhangende schaalvergroting zijn op de zandgronden, die aan het begin van deze eeuw een zeer besloten karakter hadden, maar weinig gebieden overgebleven met een hoge dichtheid aan lijnvormige begroeiingselementen en/of (hak)houtbosjes (Nooren 1981).

Deze ontwikkeling heeft zeer kwalijke gevolgen gehad voor de flora en fauna van het kleinschalige cultuurlandschap. Omdat dit probleem onderkend wordt door de rijksoverheid, heeft deze zich in het Structuurschema Natuur- en Landschapsbehoud (1981) uitgesproken voor bescherming, onderhoud en herstel van de kleine landschapselementen (Baerselman 1986).

Voor de landinrichting en de natuurontwikkeling is kwantificering van de samenhang tussen flora, fauna en landschapsstructuur noodzakelijk. Vogels zijn gekozen als een van de soortengroepen om dit verband te beschrijven. Bij deze soortengroep is al gebleken dat naast vegetatiekenmerken als leeftijd en samenstelling ook landschapskenmerken als oppervlakte en isolatie een belangrijke rol spelen bij het voorkomen van vogels (o.a. Van Dorp 1986, Van Dorp & Opdam 1987, Van der Mijn 1987, Van Noorden 1986, Van Noorden, Opdam & Schotman 1988, Opdam, Rijsdijk & Hustings 1985, Schotman 1988).

In 1986 is de afdeling Landschapsecologie van het RIN in Twente begonnen om door middel van steekproeven uit het landschap het verband te beschrijven tussen de vogelbevolking en de belangrijkste structuurvariabelen, nl. de hoeveelheid bos en lijnvormige opgaande begroeiingselementen, in het vervolg (hout)wallen genoemd. Hiervoor is gebruik gemaakt van correlatief onderzoek. Experimenteel onderzoek is beter geschikt om de achterliggende processen te beschrijven, maar het duurt erg lang voor er resultaten beschikbaar zijn.

Er bestond echter behoefte aan een soortgelijk onderzoek elders in Nederland om de generalisatiemogelijkheden van de gevonden verbanden te onderzoeken. In dit rapport worden de resultaten van een dergelijk onderzoek in 1987 op de grens van Friesland en Overijssel ten noorden van Steenwijk beschreven en vergeleken met het onderzoek in Twente.

Met betrekking tot de termen "onderzoekgebied" en "Steenwijk" zij opgemerkt dat deze zonder verdere omschrijving betrekking hebben op het onderzochte gebied bij Steenwijk. Als het gebied in Twente bedoeld wordt, is dat expliciet vermeld of aangegeven met "Twente".

2 VRAAGSTELLING EN DOEL VAN HET ONDERZOEK

Voor een gebied in Twente zijn modellen ontwikkeld die het verband tussen de landschapsstructuur en de broedvogelbevolking beschrijven (Schotman 1988). De vraag was echter in hoeverre deze modellen ook elders in Nederland van toepassing zijn. Een andere formulering van deze vraagstelling is of op landschapsniveau de processen die in Twente de vogelbevolking bepalen elders in Nederland dezelfde rol spelen.

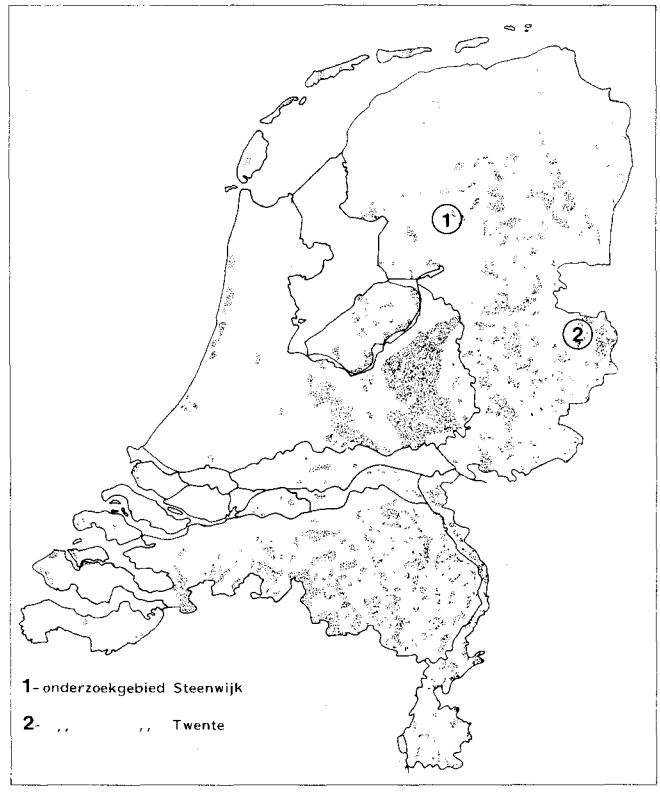
Het doel van het onderzoek is het toetsen van de Twentse modellen met behulp van proefvlakgegevens uit een onderzoekgebied bij Steenwijk en het bepalen van de verschillen, kwantitatief en kwalitatief, tussen deze twee gebieden. Tevens zijn voor genoemd onderzoekgebied nieuwe regressiemodellen gemaakt.

3 METHODE

3.1 Beschrijving van het onderzoekgebied

3.1.1 Ligging en geomorfologie

Ligging van het onderzoekgebied. In Figuur 3.1 is de plaats van het onderzoekgebied in Nederland weergegeven. Ook is de ligging van het Twentse onderzoekgebied weergegeven.



Figuur 3.1. De onderzoekgebieden bij Steenwijk en in Twente.

Uit onderzoek is gebleken dat binnen het areaal van een soort de intensiteit van voorkomen niet overal hetzelfde is. Aan de randen van het areaal zijn bijvoorbeeld minder geschikte habitatplekken bezet dan in het centrum. Dit is zowel op Europese, Nederlandse als regionale schaal vast te stellen (Hengeveld 1983, Opdam & Schotman 1985).

Het areaalcentrum van veel bosvogelsoorten ligt ten oosten van Nederland.

Voor veel soorten weidevogels zijn de grootschalige weidegebieden van laag Nederland als areaalcentrum te beschouwen. Alleen al ten gevolge van de ligging van de twee gebieden ten opzichte van de Middeneuropese bosgebieden en laag Nederland is het te verwachten dat de onderzoekgebieden verschillen in vogelbevolking.

Ligging ten opzichte van de Middeneuropese bosgebieden

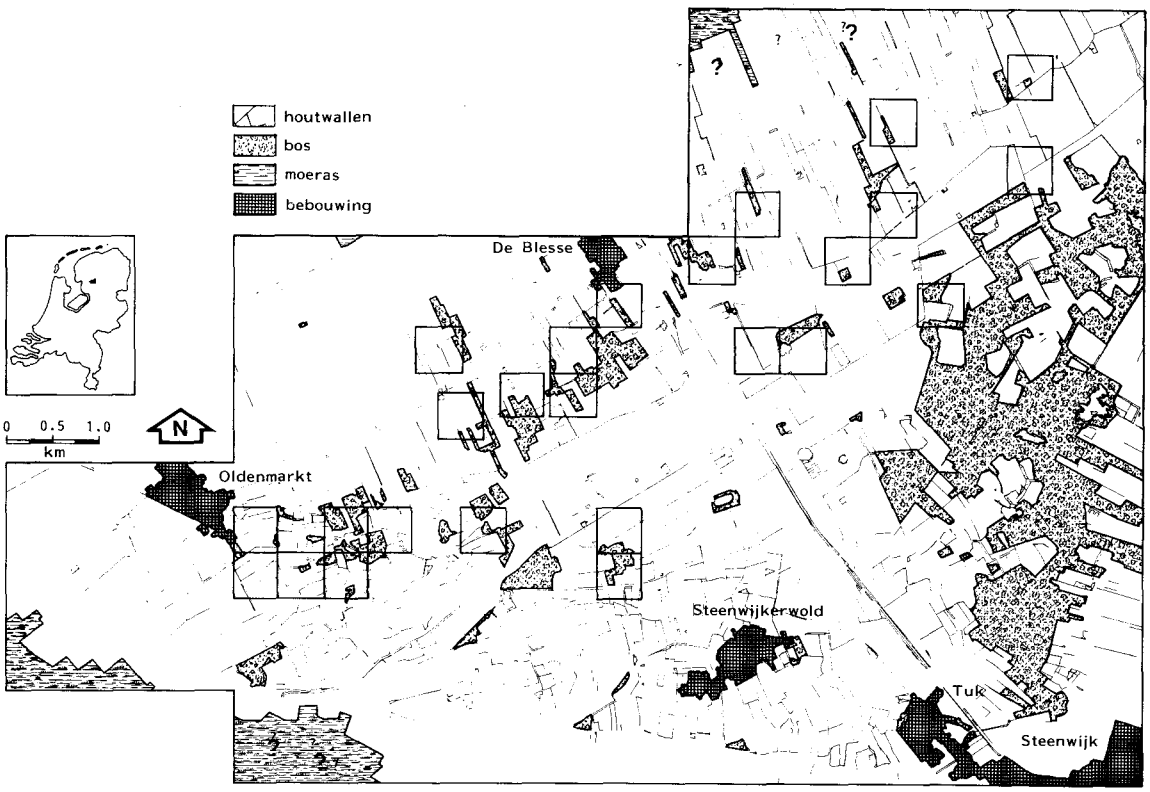
Het onderzoekgebied in Twente ligt dichter bij de Middeneuropese bosgebieden en is grotendeels omgeven door soortgelijk landschap. Steenwijk ligt echter aan de uiterste rand van het diluvium. Het is te verwachten dat bosvogelsoorten die in Midden-Europa hun hoogste dichtheden behalen, in Twente talrijker zijn en ook buiten grote boscomplexen te vinden zijn. Dit in tegenstelling tot het gebied bij Steenwijk waar deze soorten schaarser zullen zijn en in hun voorkomen meer beperkt tot de grote boscomplexen (bijvoorbeeld wespendief, bosuil, kleine bonte specht, fluiter, glanskop, boomklever, vink en appelvink). Hetzelfde geld ook voor andere soorten die hun kerngebied in Midden-Europa hebben: kwartel, kramsvogel, grauwe klauwier en geelgors.

Ligging ten opzichte van laag Nederland

Het onderzoekgebied grenst zowel in het noordwesten als het zuiden aan moeras- en weidevogelgebieden die onder NAP liggen. Het open gebied van enige omvang in Twente is het veenontginningsgebied ten noordwesten van het onderzoekgebied. Daarbij heeft het landschap op de Twentse stuwwal plaatselijk een zeer open karakter. In Steenwijk is echter een grotere uitstraling van vogels van dergelijke gebieden te verwachten dan in Twente. Voor vogels van open gebieden geldt dit bijvoorbeeld voor: scholekster, kievit, grutto, tureluur, veldleeuwerik en graspieper. Vanuit de moerasgebieden zou sprake kunnen zijn van uitstraling van allerlei soorten vogels van rietlanden, waaronder de wulp, die in NW-Overijssel talrijk is op gemaaid rietland, maar ook struweelvogels als heggemus, tuinfluiter, fitis en goudvink, die daar talrijk zijn (Prop & Veldkamp 1987).

Ligging ten opzichte van andere houtwalgebieden

Hoewel het onderzoekgebied een onderdeel is van de Fries-Groningse houtwalgebieden op een keileemondergrond (Cnossen 1971, Nooren 1981) ligt het vrij geïsoleerd. Verder ligt het aan de rand van het Noordnederlandse houtwallengebied. Het onderzoekgebied in Twente ligt veel meer omsloten door andere houtwalgebieden. Verder wijkt de meest gebruikte boomsoort bij Steenwijk, de eik, af van de meeste walgebieden daaromheen (Staphorst, ZO-Friesland), waar vooral gebruik gemaakt is van de zwarte els. In Twente bestaan de houtwallen zowel in het onderzoekgebied als in de omringende gebieden voornamelijk uit eiken. Een en ander houdt in dat soorten die een voorkeur voor grote, homogene houtwalgebieden met eiken hebben, in Twente talrijker zullen zijn.



Figuur 3.2. Landschapsstructuur van het onderzoekgebied en ligging van de proefvlakken.

Geomorfologie en bodem. Het zuidelijke deel van het onderzoekgebied bij Steenwijk bestaat uit een stuwwal die gevormd is in de Riss-ijstijd. In het grootste deel van het gebied bevindt zich op minder dan 125 cm onder het maaiveld keileem. Over deze keileem is in de Würm-ijstijd een pakket dekzand afgezet. In het noordwesten en het zuiden wordt het gebied begrensd door laagveenafzettingen. Het hoogste punt van de stuwwal is 27 m hoog. Het grootste gedeelte

van het onderzoekgebied ligt tussen 2 en 7 m boven NAP. De genoemde laagveengebieden liggen onder NAP.

Het Twentse onderzoekgebied ligt ook op een stuwwal uit de Riss-ijstijd. Deze stuwwal is veel hoger dan die bij Steenwijk, nl. ruim 80 m. Het laagste gedeelte bevindt zich op ruim 10 m boven NAP. Nabij de stuwwal (het gedeelte hoger dan 30 m, Schotman 1988) is het gebied als gevolg van kwel vochtig. Voor een uitgebreide beschrijving van het Twentse onderzoekgebied wordt verwezen naar Van der Mijn (1987).

3.1.2 Landschapsstructuur

In het onderzoekgebied van ca. 45 km^2 is 200 km lijnvormige elementen en 175 ha bos aanwezig. Het bos is niet willekeurig verspreid over het landschap, maar ligt vrij geconcentreerd. Dit geldt met name voor het Overijsselse deel van gebied, waar in een groot deel van het houtwallengebied bos geheel ontbreekt (Figuur 3.2). Tevens valt het op dat de structuur van het landschap in het zuiden veel grilliger is dan in het noorden, waar bijna alle houtwallen evenwijdig aan elkaar lopen. Gezien dit verschil in landschapsstructuur is het zuidelijke, in Overijssel gelegen, gedeelte van het onderzoekgebied waarschijnlijk ouder dan het noordelijke, Friese, gedeelte.

Dit heeft vooral consequenties voor het aantal verbindingen tussen de houtwallen en het aantal kruispunten en de daaruit voortvloeiende gevolgen voor de mogelijke functie als transportbaan (Van Dorp & Opdam 1987, Van Noorden 1986). Het positieve effect van kruispunten op de broedvogeldichtheid is aangetoond door Osborne (1984), Arnold (1983) en Puchstein (1980), maar kon door Van der Mijn (1987) niet aangetoond worden in Twente.

Het landschap in Twente vertoont dezelfde grillige structuur als het zuiden van het onderzoekgebied en is tevens een oud cultuurlandschap. De vorm van de bosjes bij Steenwijk is over het algemeen rechthoekig. Dit in tegenstelling tot Twente waar de bosjes grilliger van vorm zijn en een wat grotere lengte aan bosrand per ha hebben (Schotman 1988). Omdat aan de randen van bossen de struiklaag over het algemeen beter ontwikkeld is en dientengevolge de hoeveelheden insekten groter zijn dan in het centrum van het bosje (Lange 1984), zullen in een zelfde oppervlakte bos in Twente meer vogels leven dan bij Steenwijk.



De landschapsstructuur in het Overijsselse gedeelte van het onderzoekebied is grillig: veel houtwallen staan haaks op elkaar. Het aantal verbindingen tussen de houtwallen is hoog.



In het Friese gedeelte van het onderzoekgebied lopen de meeste houtwallen evenwijdig aan elkaar; het aantal verbindingen is gering.

De bebouwing. In het onderzoekgebied is de bebouwing grotendeels geconcentreerd in enkele dorpen en langs enkele doorgaande wegen. Een groot deel van de erven is voorzien van beplanting in de vorm van singels. In Twente is de bebouwing buiten de dorpen veel diffuser verdeeld over het landschap. Bij boerderijen is veel oude erfbeplanting aanwezig, met name in de vorm van boomgroepen.

3.1.3 Soortensamenstelling en structuur van de vegetatie

Het ene lijnvormige landschapselement is het andere niet. Ook het ene stukje bos verschilt van het andere in soortensamenstelling en vegetatiestructuur. De vraag van dit onderzoek richt zich echter op de invloed van de hoeveelheid bos en houtwallen en de configuratie daarvan. Door de variatie in de vegetatiestructuur te meten kan men hier rekening mee houden bij het maken van regressiemodellen. Uit onderzoek is gebleken dat met name de structuur van de vegetatie van belang is voor de samenstelling en dichtheid van de vogelbevolking. De soortensamenstelling is van ondergeschikt belang (Fuller & Moreton 1987, Van Scharenburg 1987, O'Connor & Shrubb 1986, Opdam & Schotman 1986, Kwak & Grotenhuis 1979).

Soortensamenstelling. Het grootste deel van de onderzochte bosjes bestaat uit vrij jonge zomereik van 10–15 m hoog, plaatselijk met bijmenging van berk. De struiklaag bestaat overwegend uit vuilboom en lijsterbes; hier en daar komt hulst voor. De 'kruidlaag' wordt in veel bosjes gevormd door de onderste laag van de struiklaag. Plaatselijk worden delen van de bosbodem bedekt door adelaars- en stekelvaren. In de oudere bosjes komen salomonszegel, klaverzuring en soms bosanemoon voor. In proefvlakken met opgaand naaldbos bestaat dit overwegend uit douglas en Japanse lariks, beide zonder ondergroei. In twee proefvlakken ligt een perceel grove den met ondergroei.

Ook in de lijnvormige landschapselementen is de zomereik de meest voorkomende boomsoort, met bijmenging van berk. De struiklaag is over het algemeen gevarieerder van samenstelling dan in de bossen; belangrijke soorten zijn eik, berk, lijsterbes, zwarte els en hulst. Een belangrijke soort in de kruidlaag is de braam. Met name échte houtwallen (met aarden wallichaam) zijn vaak voorzien van een ondergroei van braam. Dit geldt in nog sterkere mate voor echte hakhoutwallen, die vaak een zeer dichte, korte structuur van uitlopende bomen,



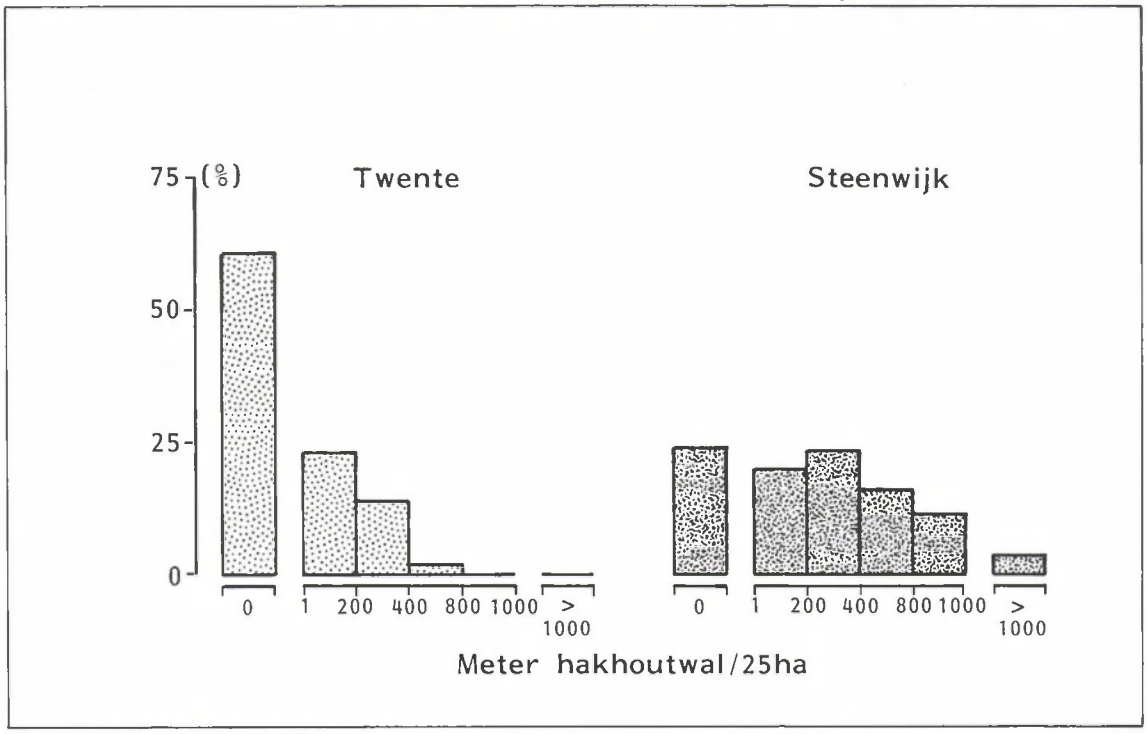
Oud bos met veel dikke bomen komt veelvuldig voor in het Twentse onderzoek-gebied. Bij Steenwijk is het schaars. Dergelijk bos herbergt veel vogels, met name wanneer een struiklaag aanwezig is



Het grootste deel van het bos bij Steenwijk bestaat uit vrij jong eikenbos; bomen dikker dan 30 cm komen weinig voor.

braam en adelaarsvaren bezitten.

Vegetatiestructuur. Uit onderzoek van Gerritsen (1979) en Van der Mijn (1987) is gebleken dat in houtwallen de aanwezigheid van een goed ontwikkelde boomlaag met oude bomen, de bedekking en de soortenrijkdom van de struik-

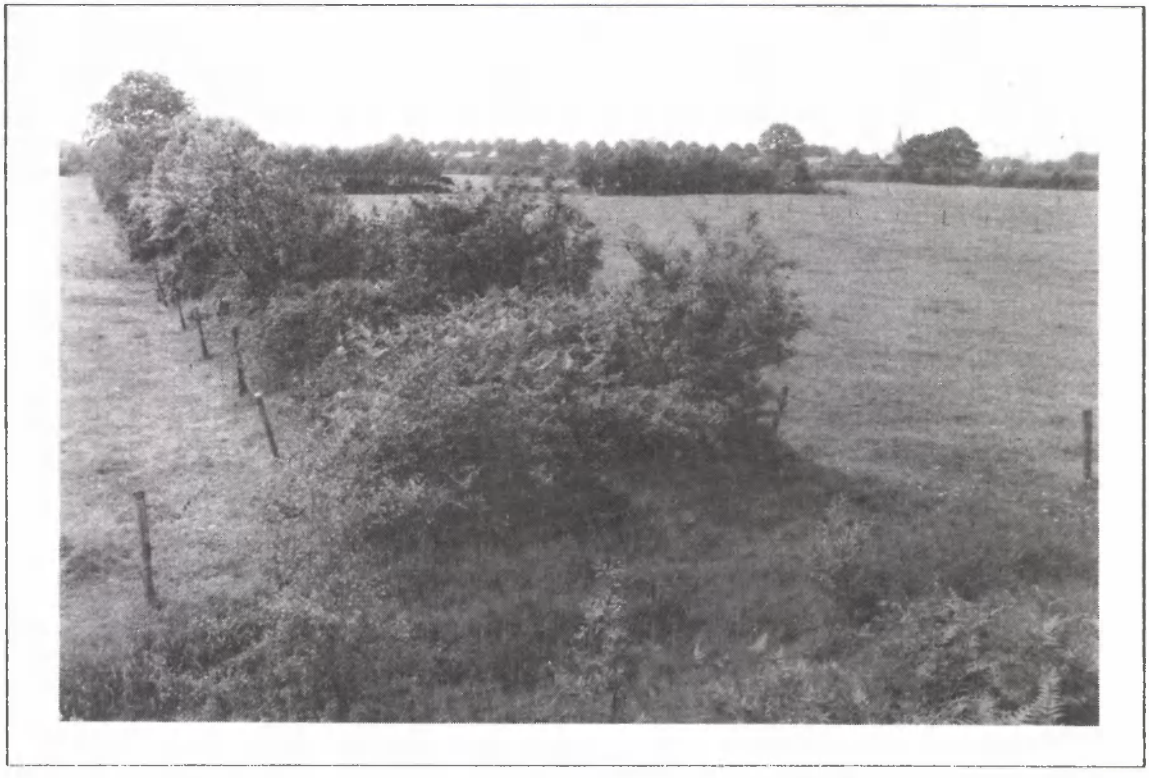


Figuur 3.3. Aandeel van hakwallen in de Twentse en Steenwijkse proefvlakken. In de Steenwijkse proefvlakken is het aandeel van hakwallen in de totale hoeveelheid lijnvormige begroeiing groter.

laag en de breedte van de houtwallen de belangrijkste kenmerken zijn die met de variatie in de vogelbevolking samenhangen. Voor bosjes geldt hetzelfde (o.a. Osborne 1984, Opdam, Rijsdijk & Hustings 1985, Van Dorp & Opdam 1987).

In het onderzoekgebied is dan ook een opname van de vegetatiestructuurvariabelen gemaakt met het doel het verband tussen vogels en landschap te kunnen zuiveren van effecten in vegetatiestructuur.

Hoewel in Twente de meeste van deze structuurvariabelen niet opgenomen zijn in de proefvlakken, is het toch mogelijk met behulp van Van der Mijn (1987) een globele vergelijking te maken tussen de beide gebieden.



Een vrij groot deel van de houtwallen is recent afgezet. Dergelijke houtwallen herbergen veel struweelvogels.



Beheer van het bos als hakhoutbos komt Steenwijk meer voor dan in Twente.

De aanwezigheid van dikke bomen (meer dan 30 cm doorsnee). In het onderzoekgebied bestaat 26% van de onderzochte houtwallen uit houtwallen met dikke bomen. Van dit percentage bestaat maar liefst 43% uit bomenrijen zonder ondergroei; dus in slechts 15% van de onderzochte houtwallen zijn zowel dikke bomen als een struiklaag aanwezig. Slechts 6% van het onderzochte bosoppervlakte bestond uit bos met dikke bomen. In Twente waren in 84% van de onderzochte sectoren dikke bomen aanwezig. Deze zijn in alle gevallen voorzien van een struiklaag.

Breedte van de houtwallen. De gemiddelde breedte van de houtwallen in het onderzoekgebied bedraagt 9,2 m. Wanneer de extra brede houtwallen van 40–50 m, die in Twente niet voorkomen, buiten beschouwing gelaten worden, bedraagt de gemiddelde breedte nog 8 m. Toch is 60% van de houtwallen smaller dan 4 m. De gemiddelde houtwalbreedte in Twente bedraagt 4 m (Van der Mijn 1988).

De aanwezigheid van afgezette houtwallen en afgezet bos. Maar liefst 30% van de onderzochte houtwallen was recent afgezet en niet hoger dan 4 m. In één proefvlak was zelfs 70% van de lengte aan houtwallen recent afgezet. De maximumlengte aan houtwallen was 1703 m op 25 ha. In Twente is slechts 6% van de houtwallen recent afgezet en bedraagt het maximum per proefvlak 30% (Figuur 3.3).

Van het bos bestond 17% uit jonge aanplant of uit recent afgezette opgaande begroeiing van minder dan 4 m hoog. In Twente komt dit type slechts zeer versnipperd en altijd als onderdeel van opgaand bos voor.

Samengevat: de aanwezigheid van dikke bomen (veel meer in Twente) en hakwallen/hakbos (veel meer bij Steenwijk) vormen de grootste verschillen tussen het onderzoekgebied en Twente. Het ligt voor de hand te verwachten dat deze verschillen hun weerslag hebben op de vogelbevolking.

Beschrijving van de bebouwing. In het onderzoekgebied was het vaak moeilijk een onderscheid te maken tussen huizen en boerderijen. Slechts een klein deel van de boerderijen bestaat uit een woonhuis met een stallencomplex. Een groot deel van de erven is voorzien van beplanting in de vorm van singels. In Twente is het onderscheid tussen een woonhuis en een boerderij over het



In Twente zijn boerderijen vaak omvangrijke complexen. De begroeiing, meestal in de vorm van boomgroepen, past goed bij de gebouwen: oud en groot.



Bij Steenwijk is het vaak moeilijk een boerderij van een woonhuis te onderscheiden; de meeste boerderijen zijn vrij klein en grote stallen ontbreken. De begroeiing rond de erven is over het algemeen singelvormig en jonger dan in Twente.

algemeen veel duidelijker. Boerderijen zijn meestal omvangrijke complexen die rijkelijk voorzien zijn van oude beplanting in de vorm van boomgroepen.

3.2 Beschrijving van de gegevensverzameling

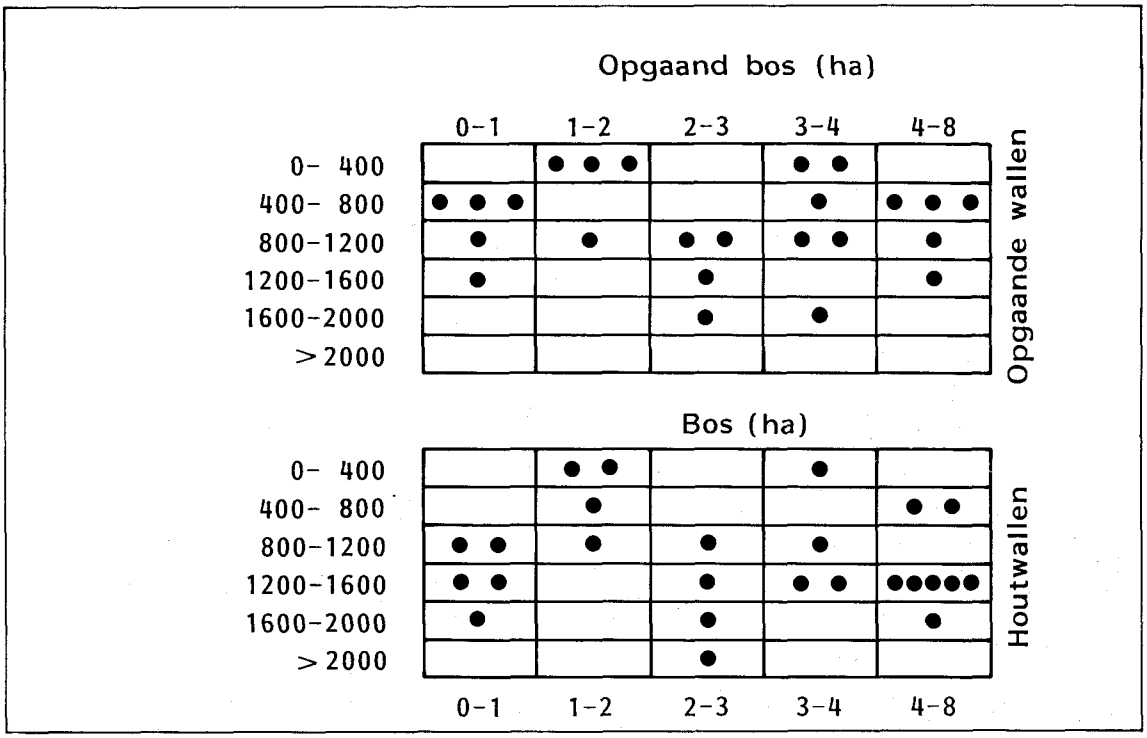
3.2.1 Selectie van de proefvlakken.

Voor het onderzoek zijn 25 proefvlakken geselecteerd aan de hand van de hoeveelheid opgaande lijnvormige landschapselementen en opgaand bos. De vierkante proefvlakken hebben een opppervlakte van 25 ha en ribben van 500 m (een kwartkilometerhok van de stafkaart).

Door de selectie te baseren op een matrix met als assen resp. de hoeveelheid bos en lengte aan houtwallen (zie Schotman 1988 voor een uitgebreide beschrijving), werd ervoor gezorgd dat bos en houtwallen niet gecorreleerd waren.

Na de selectie en veldcontroles is nagegaan of als ook met de in de proefvlakken aanwezige oppervlakte hakwallen en hakbos rekening werd gehouden, er een belangrijke verandering optrad in de correlatie tussen bossen en houtwallen. Dit bleek niet het geval te zijn. Ook na toevoeging van de hoeveelheid lijnvormige begroeiing bij erven aan de hoeveelheid houtwallen werd nog steeds geen correlatie vastgesteld tussen de beide belangrijkste landschappelijke variabelen. Figuur 3.4 geeft de uiteindelijke opvulling van de matrices weer, na nauwkeurige correcties en de precieze metingen. Het bleek niet mee te vallen om elk vakje gevuld te krijgen, maar de matrix voldoet uitstekend om het nagestreefde doel (het vermijden van correlatie) te behalen.

De variabelen variëren per proefvlak tussen de volgende grenzen:
-bos hoger dan 4 m : 0.1–7.6 ha
-totale hoeveelheid bos : 0.1–8.7 ha
-houtwallen hoger dan 4 m : 316–1794 m
-totale hoeveelheid houtwallen : 316–3143 m
-lijnvormige begroeiing bij erven: 0 –1914 m



Figuur 3.4. De uiteindelijke opvulling van de matrices voor de selectie van de proefvlakken van 25 ha met opgaand bos en opgaande houtwallen (hoger dan 4 m) als assen en de totale oppervlakte bos en de totale lengte houtwallen als assen.

3.2.2 Milieuvariabelen

De gemeten variabelen zijn te verdelen in twee hoofdtypen:

-habitatvariabelen: eigenschappen van de begroeiing die relevant zijn in verband met de kwaliteit als broedhabitat voor vogels.

-omgevingsvariabelen: variabelen die de aard en de structuur van het omringende landschap vastleggen. Voor vogelsoorten met een kleine actieradius hebben deze variabelen vooral met de bereikbaarheid van de habitatplek te maken. Voor soorten met een grote actieradius gaat het hierbij om habitatkwaliteit: behalve de begroeiing van de landschapselementen speelt ook de ruimtelijke spreiding een rol als habitatvariabele.

Het aantal gebruikte habitatvariabelen is bij Steenwijk iets groter dan in Twente vanwege de mate waarin hakwallen en hakbos (jonge aanplant) voorkomen. Ook is het aantal omgevingsvariabelen is bij Steenwijk uitgebreid ten opzichte van Twente; bijvoorbeeld naast de variabele 'grootste open ruimte' is ook de variabele 'grootste bos' ingevoerd.

Habitatvariabelen Ten behoeve van dit onderzoek is een vrij grove indeling van de habitatvariabelen gemaakt. Houtwallen zijn bijvoorbeeld alleen verdeeld in hakwal en opgaande houtwallen, bos in hakbos en opgaand bos, en erven in huizen, boerderijen en begroeiing bij erven. Om de voorkeur van de vogelsoorten voor de verschillende vegetatiestructuurtypen te bepalen zijn deze tevens opgenomen. De resultaten hiervan zijn op enkele plaatsen in dit rapport terug te vinden en uitgebreid beschreven in Sierdsema (in prep.).

Voor de metingen is gebruik gemaakt van kaarten op schaal 1: 3000. De oppervlakte werd bepaald met een bladoppervlaktemeter, de lengte is gemeten met een lineaal.

Variabelen met betrekking tot de opgaande begroeiing:

Oppervlakte bos (bostot): de totale hoeveelheid vlakvormige begroeiing, inclusief kapvlakten (begroeiing lager dan 2m)

Oppervlakte opgaand bos (bosopg): de hoeveelheid vlakvormige begroeiing, exclusief kapvlakten.

Bosrandlengte (bosr): de lengte aan bosranden van opgaand bos (in m).

Oppervlakte naaldbos (naald): de oppervlakte van naaldbos hoger dan 4 m.

Totale lengte aan houtwallen (totlijn): de som van alle typen lijnvormige begroeiingen, exclusief begroeiing bij erven en campings (in m). Onder lijnvormige begroeiing wordt begroeiing verstaan, die niet breder is dan 50 m én twee maal zo lang als breed.

Lengte aan hakhoutwallen (tothak): de lengte aan lijnvormige begroeiing lager dan 4 m. Dit betreft zowel recent afgezette houtwallen als jonge aanplant (in m).

Lengte aan opgaande houtwallen (lijnopg): de totale lengte aan houtwallen min de lengte aan hakhoutwallen.

Lengte aan struweelwallen (walvwal): de lengte aan hakwallen en houtwallen met veel ondergroei).

Maten met betrekking tot de bebouwing:

Aantal huizen (huis)

Aantal boerderijen (boer)

Totaal aantal erven (erf): de som van het aantal huizen en boerderijen.

Opgaande begroeiing bij erven (wal_erf): de lengte aan lijnvormige begroeiing, die om een huis of boerderij als erfbeplanting is aangeplant (in m). Ook de begroeiing op campings valt hieronder.

Omgevingsvariabelen

Grootste bos (bos): oppervlakte van het grootste stuk bos dat in het proefvlak ligt of waarvan bos in het proefvlak deel uitmaakt. Deze maat is opgenomen omdat soorten van grotere bosgebieden toch in een proefvlak met maar heel weinig bos kunnen voorkomen als het bos in het proefvlak deel uitmaakt van een groot boscomplex.

Grootste open ruimte (ruimte): oppervlakte van de grootste open ruimte die in het proefvlak ligt of waar een open ruimte in het proefvlak deel van uitmaakt. Dit is vooral van belang voor weidevogels. Zie Schotman (1988) voor een voorbeeld.

Oppervlakte bos in de omgeving (bosomg): de oppervlakte bos (in ha) in de acht omringende hokken van 0,25 km^2.

Bosrand in de omgeving (bosromg): aantal meters bosrand in de acht omringende hokken van 0,25 km^2.

Totale lengte aan houtwallen in de omgeving (walomg): lengte aan houtwallen in de acht omringende hokken van 0,25 km^2.

Aantal erven in de omgeving (erfomg): aantal erven in de acht omringende hokken van 0,25 km^2.

Friesland rondom Steggerda(type1): het NO van het onderzoekgebied
Friesland rondom Blesdijke(type2): het centrum van het onderzoekgebied
Overijssel rondom Paasloo (type3): het ZW van het onderzoekgebied

Deze drie landschapstypen zijn onderscheiden om de invloed van regionale verschillen in het onderzoekgebied te onderzoeken. **Type1** wordt gekenmerkt door een lage ligging en open karakter met relatief weinig houtwallen en bos. **Type2** ligt grotendeels op een dekzandrug en heeft een meer gesloten karakter met veel bos. Het cultuurlandschap van **Type3** is veel ouder dan de twee Friese landschapstypen. De dichtheid aan houtwallen is hoog. Verder is een groot deel van houtwallen afgezet na 1980.

Afstand tot het Steenwijkerwold (afst): de afstand (in m) tot een bosgebied van ca. 670 ha ten noorden van Steenwijk. Dit bosgebied zou als brongebied voor veel bosvogelsoorten in de proefvlakken kunnen dienen.

Acht variabelen die in Twente gebruikt zijn, zijn in dit onderzoek niet gebruikt. Het aantal **meters échte houtwallen, singels** en **bosstroken** is niet gebruikt omdat betrouwbaar kaartmateriaal ontbrak. Verder zijn ze weggelaten omdat deze variabelen in Twente weinig opleverden bij de beschrijving van het verband tussen landschap en vogelbevolking m.b.v. de regressiemodellen. De **nok-lengte** kon niet bepaald worden omdat geen luchtfoto's van het gebied voorhanden waren. De maten voor het landgebruik **mais**, **gras** en **extensief** zijn niet gebruikt. Er was weinig variatie tussen de proefvlakken m.b.t. het voorkomen van mais en gras. Extensief gebruikt grasland kwam slechts in één proefvlak voor. **Het aantal bosjes in de omgeving** is vervangen door de variabelen 'bosomg' en 'bosromg'.

3.2.3 Broedvogelinventarisatie

Voor de broedvogelinventarisatie is gebruik gemaakt van de uitgebreide territoriumkartering (Hustings et al. 1985). In de periode 10 maart-10 juli werd elk proefvlak tien maal bezocht. De bezoeken vonden plaats van één uur voor zonsopgang tot ongeveer drie uur erna. Per dag werden vier proefvlakken bezocht. Door roulatie in de bezoekschema's is ervoor gezorgd dat een proefvlak zowel vroeg als laat in de ochtend bezocht werd. Er zijn geen nachtbezoeken gebracht. Door de vroege start van de inventarisaties is het grootste deel van de aanwezige nachtvogels waarschijnlijk wel vastgesteld.

Enige opmerkingen over het weer in de onderzoeksperiode: de zomer van 1987 was de somberste van deze eeuw, alsmede één van de koudste. Een negatieve invloed hiervan op de activiteit van laat arriverende zomervogels als wielewaal en spotvogel is dan ook waarschijnlijk. Een negatieve invloed hiervan op de resultaten van het onderzoek kon echter niet vastgesteld worden, maar is vermoedelijk zeer gering.

3.3 Analyse

3.3.1 Indeling in ecologische groepen

Om het aantal te ontwikkelen regressievergelijkingen te beperken en te komen tot algemene vergelijkingen voor groepen vogelsoorten (zie ook Schotman 1988) is aan de hand van de door de vogelsoorten gebruikte habitattypen een indeling in ecologische soortengroepen gemaakt.

Met behulp van de territoriumkaarten is de verdeling van de territoria over bossen , houtwallen en erven bepaald. Ieder territorium werd hiertoe in achtsten verdeeld. Aan de hand van de vorm van het territorium én de ligging van de zangplaatsen is aan ieder vegetatiestructuurtype binnen het territorium een aantal achtste territoria toegekend. Na enig rekenwerk resulteerde dit in een procentuele verdeling van de territoria over bossen, houtwallen en erven. In Figuur 4.3a is dit voor iedere soort weergegeven in een driehoeksdiagram. Soorten die in hetzelfde deel van het diagram liggen zijn een ecologische groep genoemd. De grenzen die daarvoor zijn aangehouden, zijn aangegeven in Figuur 4.3c. Voor Twente is ook een dergelijke indeling gemaakt (Fig. 4.3b).

De ecologische soortengroepen

Drie groepen zijn op voorhand onderscheiden:

-**weidevogels**: soorten van open gebied die negatief reageren op toename van opgaande begroeiing;

-**randvogels**: vogels van open gebied die positief reageren op een zekere hoeveelheid opgaande begroeiing, zowel als broedplaats als foerageerplaats;

-**predatoren**: roofvogels en uilen.

Met behulp van het driehoeksdiagram zijn vier (Steenwijk) tot vijf (Twente) overige soortengroepen vastgesteld. Dit zijn:

-**bosvogels**: soorten waarvan 50% of meer van de territoria in bos ligt.

-**walvogels**: idem voor houtwallen;

-**erfvogels**: idem voor erven;

-**indifferenten**: soorten waarvan noch in bossen, in houtwallen en op erven 50% of meer van de territoria gelegen is;

-**indifferenten met voorkeur voor bos**: indifferenten die meer in bos dan in houtwallen voorkomen (alleen in Twente).

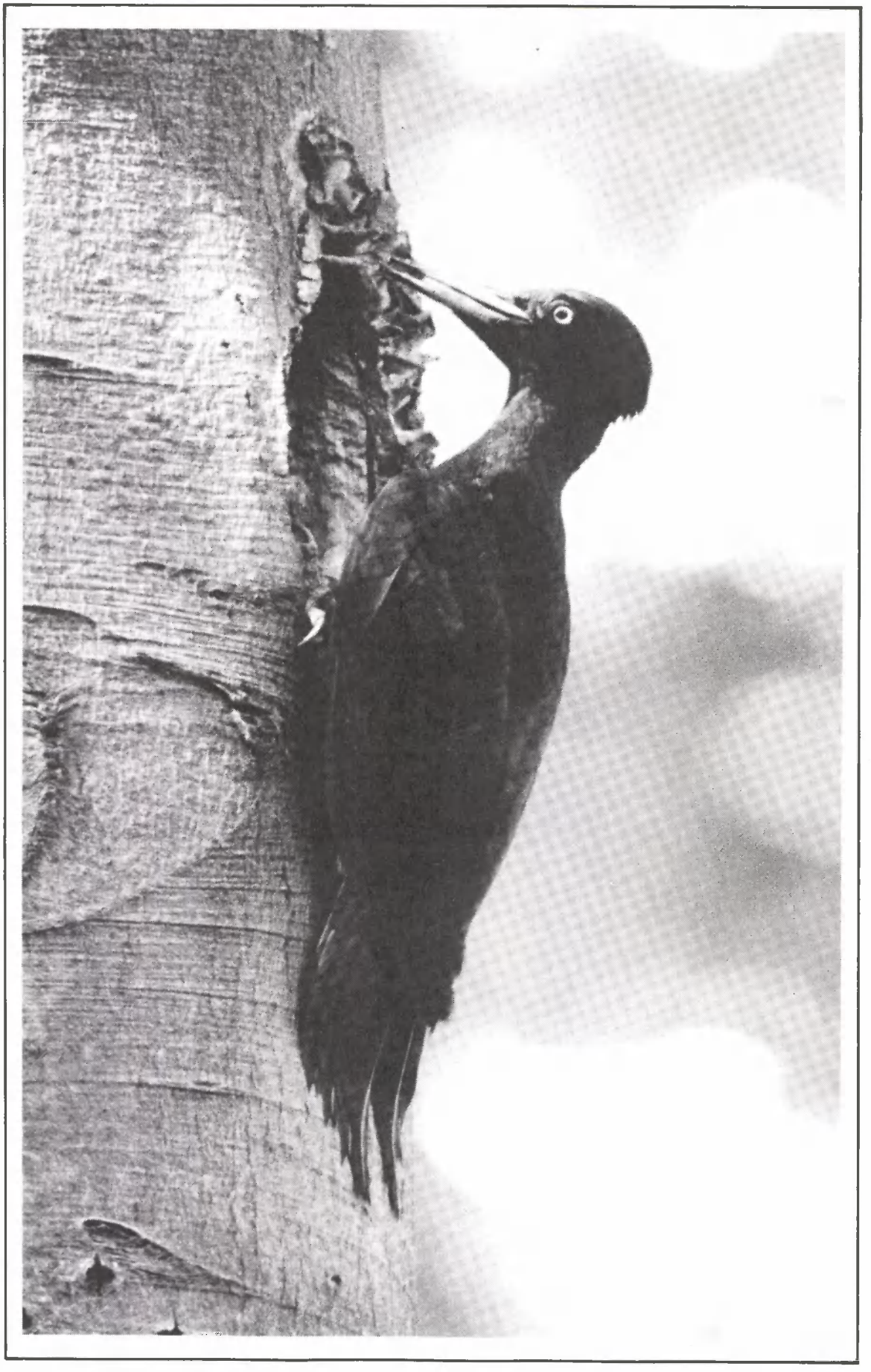
Hoewel deze indeling erg gevoelig is voor de hoeveelheid bos, houtwallen en erven in de proefvlakken, blijkt deze goed te voldoen in de beide onderzoekgebieden (zie 4.2).

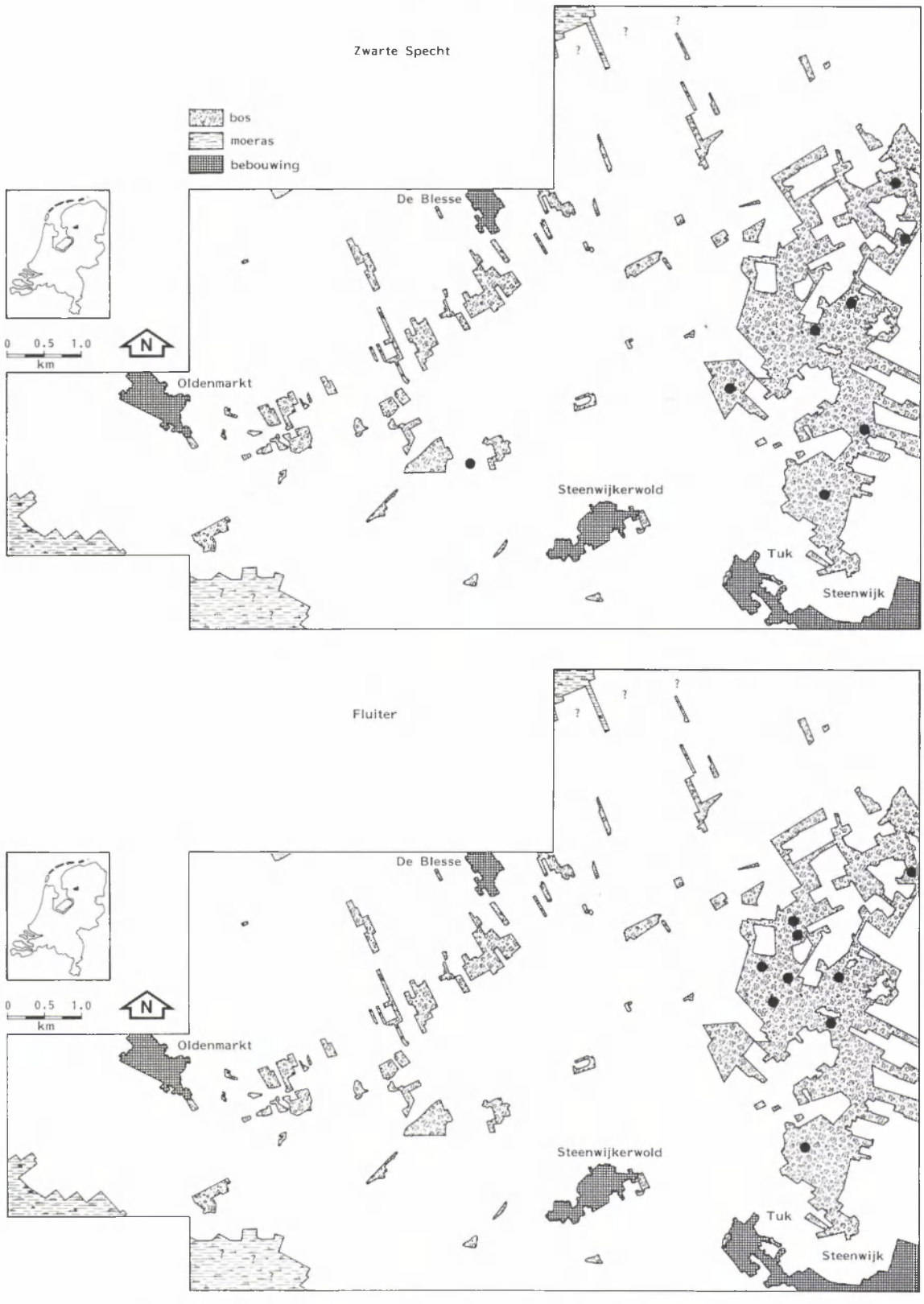
3.3.2 Meervoudige regressies

Met behulp van meervoudige regressies is getracht het verband tussen de soortengroepen en de landschapsvariabelen te beschrijven. Regressies op soortenrijkdom zijn niet uitgevoerd. In Twente had bij deze regressies slechts een deel van de variabelen uit de modellen voor de dichtheden ook een significante invloed in de regressies op soortenrijkdom. Nieuwe variabelen kwamen niet naar voren. Van ieder proefvlak is per soortgroep het aantal territoria in bos, in houtwallen en op erven bepaald. Deze 'sub-groepen' zijn verder gebruikt in de regressie-analyses.

Om te achterhalen welke van de onderscheiden variabelen belangrijk zijn voor de 'subgroepen', is gebruik gemaakt van het programma SUBSEL (Ter Braak & Groeneveld 1982). Dit programma maakt met gebruik van alle aangeboden variabelen een vooraf op te geven aantal modellen met 1, 2, 3, etc. x-variabelen. Het gehanteerde selectiecriterium in de SUBSEL-analyses was R^2. Wanneer de uitkomsten op een rijtje gezet worden, kan bepaald worden welke variabelen regelmatig gebruikt worden in de modellen.

Na selectie van de belangrijkste variabelen zijn met behulp van GENSTAT (Alvey et al. 1982) de uiteindelijke regressievergelijkingen gemaakt. Er is gestreefd naar een maximum van drie x-variabelen per regressievergelijking.





Figuur 4.1. Het voorkomen van de zwarte specht en de fluiter in het onderzoekgebied. Deze soorten zijn in hun voorkomen vrijwel geheel beperkt tot grote bosgebieden en ontbreken in de proefvlakken. De zwarte specht is tevens een voorbeeld van een soort met een territoriumgrootte die de gebruikte proefvlakgrootte van 25 ha diverse malen overschreidt. De gebruikte onderzoekmethode is niet geschikt om het voorkomen van dergelijke soorten te beschrijven.

4 RESULTATEN

4.1 Presenties en dichtheden

Door te kijken naar het al of niet aanwezig zijn van een vogelsoort en de dichtheid in een landschapstype zijn mogelijk op eenvoudige wijze verbanden tussen het landschap en de vogels te ontdekken. Het werken met presenties werpt vooral zijn vruchten af bij de schaarse soorten en het gebruik van dichtheden is met name zinvol voor de talrijke soorten.

Soorten met zeer grote territoria en soorten die gebonden zijn aan grote bosgebieden

Voor soorten met zeer grote territoria als predatoren, groene- en zwarte specht geldt dat de gekozen proefvlakgrootte van 25 ha niet groot genoeg is om het voorkomen van deze soorten te beschrijven. Ook soorten als fluiter en kruisbek, die in het onderzoekgebied strikt gebonden zijn aan grote bosgebieden, ontbreken in de proefvlakken. Als illustratie hiervan zijn de soortkaarten van zwarte specht en fluiter opgenomen in dit rapport (Figuur 4.1).

4.1.1 Dichtheid en soortenrijkdom

In Bijlage 1 is voor de beide onderzoekgebieden per soort de gemiddelde dichtheid in paren per 100 ha landschap vermeld. In Tabel 4.1 zijn het gemid-

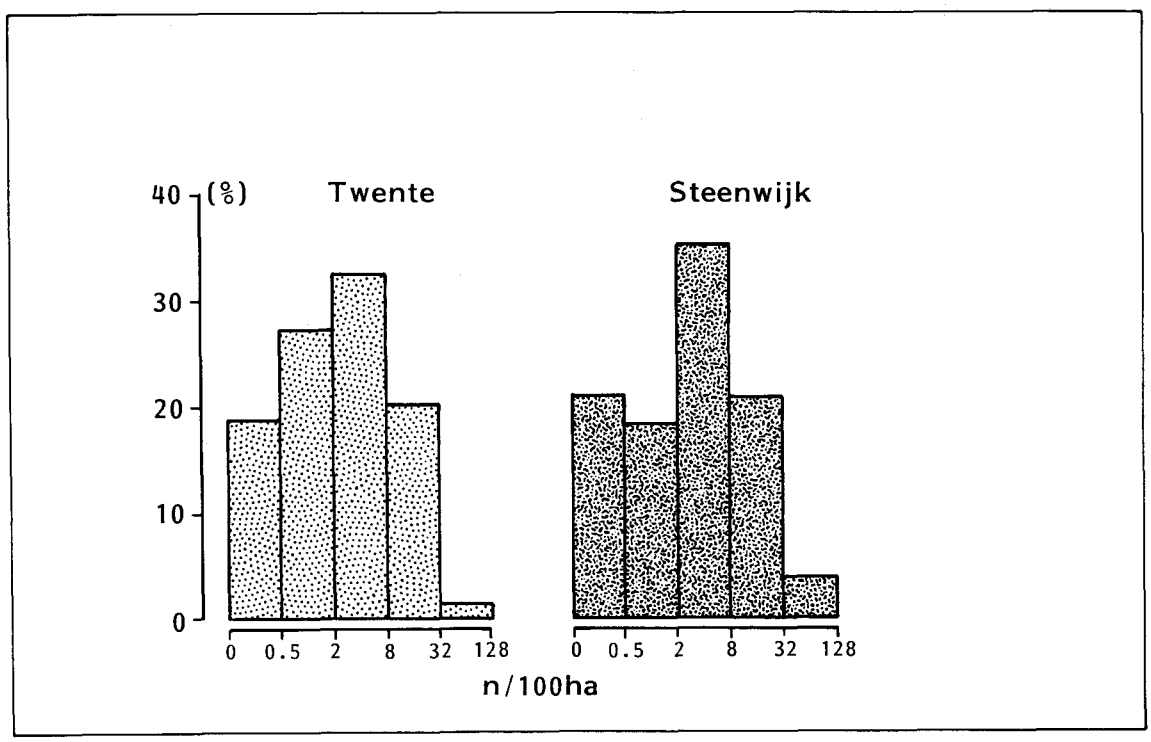
Tabel 4.1. Gemiddeld aantal soorten en dichtheid per proefvlak en minima en maxima in de onderzoekgebieden.

	Steenwijk n=25	Twente n=44
Aantal soorten	n=71	n=81
Gemiddelde	38.7	41.9
Minimum	34	31
Maximum	49	52
Dichtheid in paren per 100 ha	n=2620	n=4289
Gemiddelde	419	429
Minimum	244	185

deld aantal soorten en de gemiddelde dichtheid per proefvlak vermeld. In Twente werden in de 44 proefvlakken (1100 ha) 81 soorten als broedvogel vastgesteld, bij Steenwijk 71 in 25 proefvlakken (625 ha). Het gemiddeld aantal soorten per proefvlak lag in Twente iets hoger, het aantal territoria per proefvlak is ongeveer even groot. In Twente liggen de minima en maxima iets verder uit elkaar. Het grotere aantal proefvlakken is hier waarschijnlijk de oorzaak van.

Hoewel het aantal soorten en de dichtheid per proefvlak weinig verschillen, is de verdeling van de soorten over de dichtheidsklassen niet gelijk (Fig. 4.2)

Het blijkt dat in Twente minder zeer talrijke soorten voorkomen dan in Steenwijk. Anders gezegd: de diversiteit is in Twente hoger dan in Steenwijk. Dit blijkt ook uit de 'toptien' van de talrijkste soorten in de onderzoekgebieden (Tabel 4.2). In Steenwijk is 14.1% van het totaal aantal soorten verantwoordelijk voor 71.3% van het aantal territoria. In Twente maken de territoria van 12.3% van het aantal soorten 54.9% uit van het totale aantal.



Figuur 4.2. Het aantal soorten per dichtheidsklasse in de onderzoekgebieden. Hoewel het gemiddeld aantal soorten en exemplaren per proefvlak weinig afwijkt tussen de twee gebieden is de diversiteit bij Steenwijk kleiner; enkele zeer talrijke soorten zijn daar verantwoordelijk voor een groot deel van de vogelbevolking.

Tabel 4.2. De tien talrijkste soorten in de onderzoekgebieden, de dichtheid in paren per 100 ha en het percentage van het totaal.

Steenwijk			Twente		
Soort	n/100	%	Soort	n/100	%
Fitis	52.2	12.5	Tuinfluiter	32.8	7.6
Koolmees	39.1	9.3	Vink	31.8	7.4
Spreeuw	36.9	8.8	Merel	31.4	7.3
Tuinfluiter	29.9	7.1	Koolmees	25.2	5.9
Tjiftjaf	24.5	5.8	Spreeuw	23.7	5.5
Ringmus	24.3	5.8	Houtduif	20.5	4.8
Huismus	24.1	5.7	Tjiftjaf	20.4	4.8
Merel	23.4	5.6	Roodborst	17.0	4.0
Roodborst	23.2	5.5	Huismus	16.5	3.8
Vink	21.2	5.1	Pimpelmees	16.1	3.8
Totaal	298.7	71.3		235.4	54.9

Tabel 4.3. Soorten die bij Steenwijk minstens tweemaal talrijker zijn dan in Twente en dichtheden per 100 ha landschap. Alleen soorten met in één van de onderzoekgebieden een dichtheid van minstens 1 paar/100 ha zijn opgenomen.

	Steenwijk	Twente		Steenwijk	Twente
Wilde eend	4.9	2.0	Matkop	5.4	2.3
Scholekster	5.1	1.0	Ekster	13.2	3.1
Turkse tortel	3.5	1.4	Zwarte kraai	11.5	5.0
Spotvogel	4.7	2.1	Ringmus	24.3	11.2
Braamsluiper	4.3	0.5	Kneu	2.7	1.3
Fitis	52.2	6.9	Goudvink	3.0	0.2

Tabel 4.4. Soorten die in Twente minstens tweemaal talrijker zijn dan bij Steenwijk.

	Steenwijk	Twente		Steenwijk	Twente
Buizerd	0.5	1.2	Zwarte roodstaart	0.6	1.8
Patrijs	–	1.1	Gekraagde roodstaart	3.8	8.1
Kievit	2.7	6.5	Bosrietzanger	0.2	1.5
Wulp	0.8	1.6	Glanskop	1.4	3.2
Bosuil	–	1.0	Wielewaal	0.5	1.5
Veldleeuwerik	–	1.1	Kauw	4.5	9.0
Huiszwaluw	–	5.4	Geelgors	0.2	5.1
Nachtegaal	0.2	1.9			

De samenstelling van de beide lijsten wijkt onderling weinig af: acht soorten komen op beide lijsten voor. De fitis, een schaarse soort in de Twentse proefvlakken, vormt bij Steenwijk een zeer aanzienlijk deel van de vogelbevolking. De jonge, lage begroeiing van veel houtwallen en bosjes in het onderzoekgebied vormt blijkbaar een ideaal biotoop voor deze soort. Andere opvallende verschillen treffen we aan bij koolmees, spreeuw, huismus (talrijker bij Steenwijk), merel en vink (talrijker in Twente).

In Tabel 4.3 zijn de soorten vermeld die in Steenwijk minstens twee maal talrijker zijn dan in Twente, in Tabel 4.4 de soorten die in Twente minstens twee maal talrijker zijn dan in Steenwijk.

Bij deze Tabellen valt op dat verschillende in Twente vrij algemene soorten (vrijwel) ontbreken bij Steenwijk. Soorten van cultuurlandschappen als patrijs en geelgors zijn bij Steenwijk vrijwel geheel uit het houtwallenlandschap verdwenen.

Als oorzaken voor deze verschillen zijn zowel verschillen in habitat als geografische invloeden aan te voeren. Het verschil in de aanwezigheid van dikke bomen en een hogere leeftijd van het cultuurlandschap kan van belang zijn voor de braamsluiper, fitis, matkop, goudvink (meer in Steenwijk) en bosuil, gekraagde roodstaart, glanskop en kauw (meer in Twente). Spotvogel, braamsluiper, fitis en kneu lijken te profiteren van de grote hoeveelheid hakwallen in het onderzoekgebied. Van de vochtige bodem langs de flanken van de Twentse stuwwal lijkt ook een aantal soorten te profiteren: veldleeuwerik, bosrietzanger, wielewaal, nachtegaal en wulp. Ook binnen het Twentse onderzoekgebied kwam de invloed van deze vochtige matengebieden naar voren. De hoge dichtheid van Turkse tortel en ringmus in het onderzoekgebied zou verklaard kunnen worden door de grotere hoeveelheid bebouwing en het meer geconcentreerd voorkomen daarvan.

Voor een aantal soorten lijkt een geografische trend (mede) de oorzaak van de talrijkheidsverschillen te zijn. Dit zijn wilde eend, scholekster, ekster, zwarte kraai (meer bij Steenwijk) en torenvalk, patrijs, kievit, wulp, bosuil, kleine bonte specht, wielewaal en geelgors (meer in Twente). De oorzaak van het ontbreken van de huiszwaluw bij Steenwijk is onduidelijk.

4.1.2 Presenties

Van de 71 in de proefvlakken gevonden broedvogelsoorten zijn 12 soorten altijd aanwezig. De volgende soorten zijn niet in de 'toptien' terug te vinden: houtduif, zwartkop, pimpelmees, Vlaamse gaai, ekster, zwarte kraai. De erfvogels uit de 'toptien' ontbreken soms door afwezigheid van bebouwing.

Zoals eerder vermeld zijn presenties niet geschikt om het voorkomen van de algemene soorten te beschrijven en biedt het vergelijken van dichtheden meer inzicht. Bij schaarse soorten, waar getalsmatig weinig mee gedaan kan worden, is het wel mogelijk om aan te geven of de aanwezigheid vooral bepaald wordt door de hoeveelheid bos, de hoeveelheid houtwallen dan wel beide (Tabel 4.5).

Bij een zelfde hoeveelheid bos in een proefvlak is maar een beperkt aantal soorten vaker aanwezig als de hoeveelheid houtwallen toeneemt; ook zijn de verschillen in presentie gering. De verschillen in presentie zijn veel groter bij soorten die een patroon laten zien bij toename van de hoeveelheid bos.

De soorten die vaker aanwezig zijn naarmate er meer bos in een proefvlak ligt maken, op de gekraagde roodstaart na, allen deel uit van de groep bosvogels (zie 4.2). De 'indifferente' gekraagde roodstaart blijkt dus toch een voorkeur voor landschappen met veel bos aan de dag te leggen. De 'bosvogel' grauwe vliegenvanger komt vaker voor als er veel houtwallen in een proefvlak liggen. Ook de nachtegaal heeft een voorkeur voor landschappen met veel houtwallen.

Vergelijking met Twente

Er zijn maar weinig soorten die in beide gebieden aan de hand van presenties een patroon laten zien bij toenemende hoeveelheid bos en houtwallen in de proefvlakken en de vergelijkingsmogelijkheden zijn daarom beperkt. De volgende vogelsoorten laten in beide gebieden hetzelfde patroon zien:
Voorkeur voor bos: roofvogels, kuifmees en appelvink
Voorkeur voor houtwallen: nachtegaal
Voorkeur voor veel opgaande begroeiing: boompieper

Tabel 4.5. Presenties (in procenten) van een aantal schaarsere soorten die een patroon laten zien bij toename van de hoeveelheid bos en houtwallen in de proefvlakken.

Soorten die een patroon laten zien bij toename van de hoeveelheid bos				
Aantal proefvlakken	n=6	n=6	n=6	n=7
Bos (ha)	<3	<3	>3	>3
Houtwal (m)	<1200	>1200	<1200	>1200
Havik	0	0	33	29
Sperwer	33	17	50	43
Buizerd	17	0	50	71
Boomvalk	0	0	33	29
Gekraagde roodstaart	33	33	50	57
Glanskop	17	17	67	43
Kuifmees	0	0	17	14
Zwarte mees	0	0	33	0
Appelvink	17	0	33	86
Soorten die een patroon laten zien bij toename van de hoeveelheid houtwallen				
Bos (ha)	<3	>3	<3	>3
Houtwallen (m)	<1200	<1200	>1200	>1200
Kievit	100	67	17	29
Heggemus	83	83	100	100
Nachtegaal	0	0	17	29
Spotvogel	67	33	83	86
Braamsluiper	83	67	83	100
Grauwe vliegenvanger	50	67	100	86
Soorten die een patroon laten zien bij toename van de totale hoeveelheid begroeiing				
Bos (ha)	<3	<3	>3	>3
Houtwallen	<1200	>1200	<1200	>1200
Grutto	83	17	17	14
Ransuil	0	17	33	43
Grote bonte specht	67	83	100	100
Boompieper	0	33	33	71
Grote lijster	33	67	83	86
Matkop	33	83	100	100

4.2 Samenstelling van de ecologische soortengroepen

Met behulp van de in 3.3.1 beschreven methode is Figuur 4.3 samengesteld. Deze figuur laat van iedere soort de procentuele verdeling van de territoria over bossen, houtwallen en erven zien. Aan de hand van de grenzen in Figuur 4.3c zijn vier soortengroepen samengesteld, namelijk bosvogels, houtwalvogels, erfvogels en indifferenten.

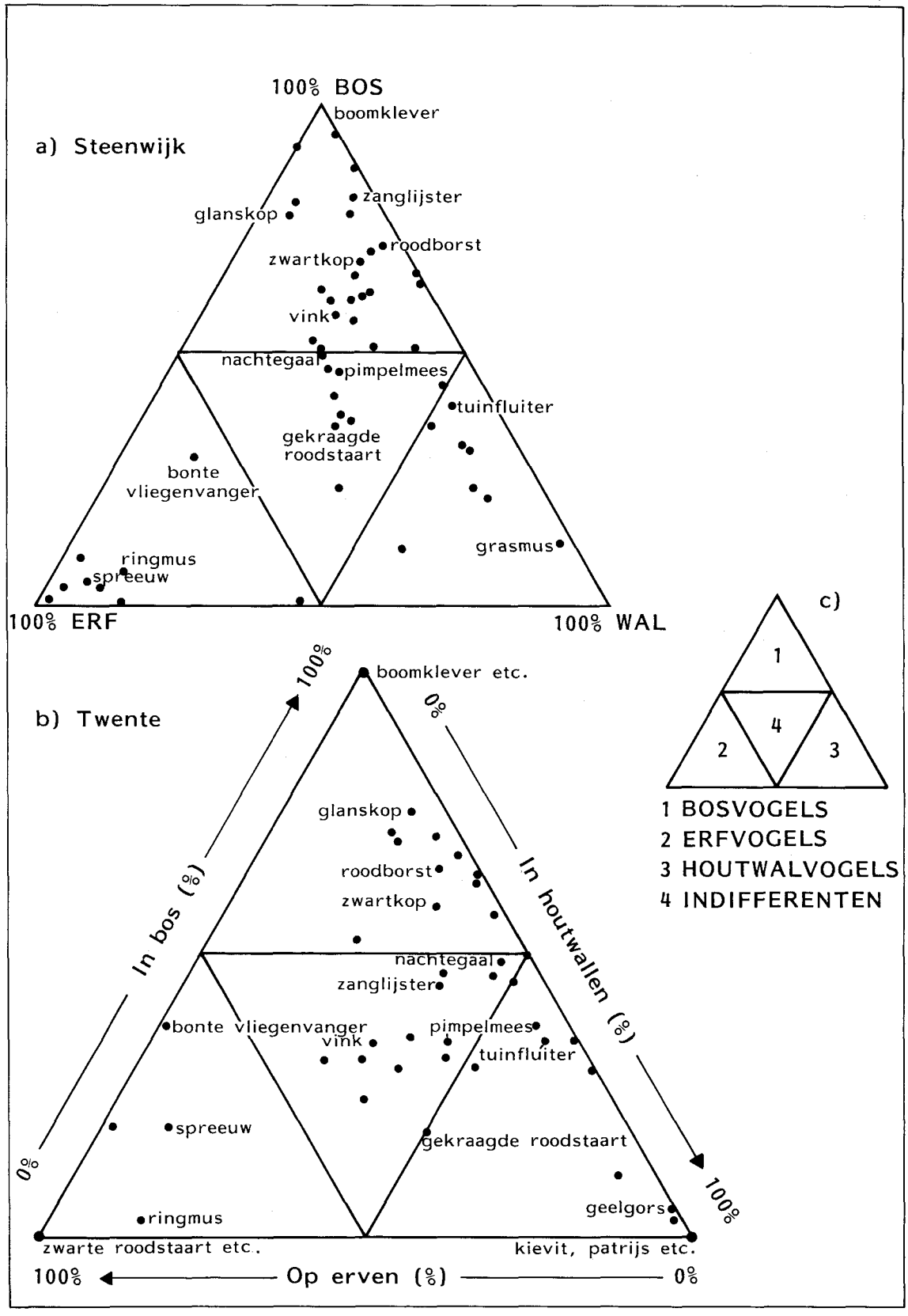
4.2.1 Voorkeur voor bos of houtwal

De in 3.3.1 beschreven methode voor de indeling in soortengroepen is erg afhankelijk van de hoeveelheid bos, houtwallen en erven in de proefvlakken. Immers, wanneer er alleen maar bos in de proefvlakken zou voorkomen, zou 100% van alle territoria in bos liggen. Ik ben dus op zoek gegaan naar een andere methode om soortengroepen te vormen die niet zo proefvlakgevoelig is.

De methode houdt in dat voor iedere soort de verhouding tussen de dichtheid in bos en de dichtheid in houtwallen bepaald wordt. Als dichtheidsmaten zijn het aantal territoria per ha bos en per ha houtwal en het aantal territoria per km bosrand en per houtwal gebruikt. Soorten met een verhouding groter dan één zouden dan tot de bosvogels gerekend worden, de overige tot de houtwalvogels

De juiste oppervlaktebepaling van houtwallen levert echter problemen op. Moet de basisbreedte of de kruinbreedte aangehouden worden? Het antwoord hierop is voor iedere soort verschillend. Voor soorten als de tuinfluiter, die alleen gebruik maken van de struiklaag, lijkt de basisbreedte het beste; voor soorten als de pimpelmees, die voornamelijk gebruik maken van de kronen, lijkt de kruinbreedte het beste. De effectieve breedte van houtwallen kan zodoende variëren tussen een en vijf maal de basisbreedte, afhankelijk van de vogelsoort en het type houtwal. Als gevolg van dit verschijnsel wordt de dichtheid dan ook bij veel soorten overschat als de basisbreedte aangehouden wordt. Bij Steenwijk ligt de waarde van de effectieve breedte ongeveer tussen anderhalf en twee maal de basisbreedte. Een meer reële waarde voor de verhouding bij 'geen voorkeur' zal dan ook ongeveer tussen 0.5 en 0.7 liggen. In Twente ligt als gevolg van de geringere gemiddelde basisbreedte (4 in plaats van 8–9 m), maar grotere kruinbreedte (oudere bomen), de waarde van de effectieve breedte van de houtwal tussen een en vijf maal de basisbreedte.

Voor de vergelijking lengte bosrand : lengte houtwal geldt dat houtwallen in zekere zin te beschouwen zijn als dubbele bosranden, met name naarmate een



Figuur 4.3. Procentuele verdeling van de territoria van iedere vogelsoort over bos, houtwallen en erven: a) bij Steenwijk b) in Twente c) gebruikte grenzen voor de indeling in soortengroepen.

houtwal breder wordt. Een vergelijking met echte bosranden betekent dan ook dat de werkelijke waarden onderschat worden. Wanneer we effectieve breedte 'bosrandlengte' van houtwallen op anderhalf (voor smalle houtwallen) tot twee (voor brede houtwallen) stellen, betekent dit dat in het onderzoekgebied de verwachte waarde van de verhouding bij 'geen voorkeur' ergens tussen anderhalf en twee in zal liggen. In Twente zal als gevolg van de geringere houtwalbreedte de waarde dichter bij één liggen.

In Tabel 4.6 zijn van de met behulp van de procentuele indeling gemaakte soortengroepen de dichtheden per ha vermeld.

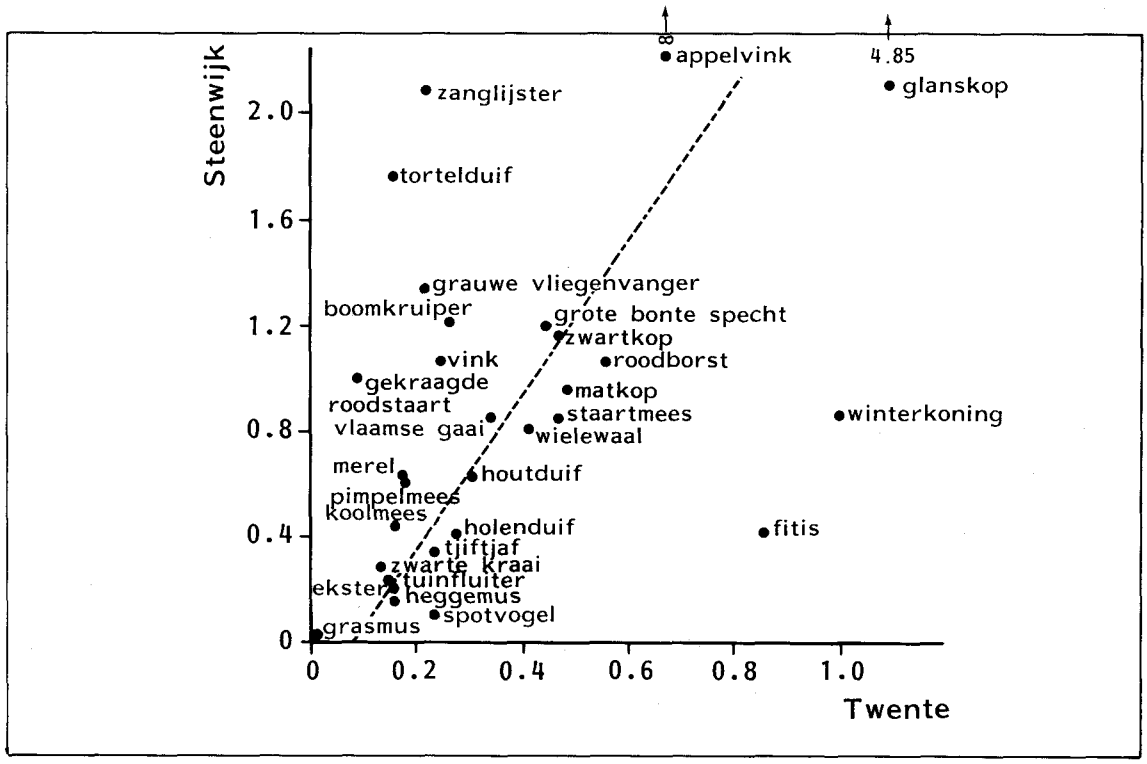
Tabel 4.6. Dichtheden per ha en verhoudingen van de dichtheid in houtwallen staat tot de dichtheid in bos van vier soortengroepen. De dichtheid aan vogels in houtwallen is hoger dan in bos, maar de mate waarin hangt af van de soortengroep.

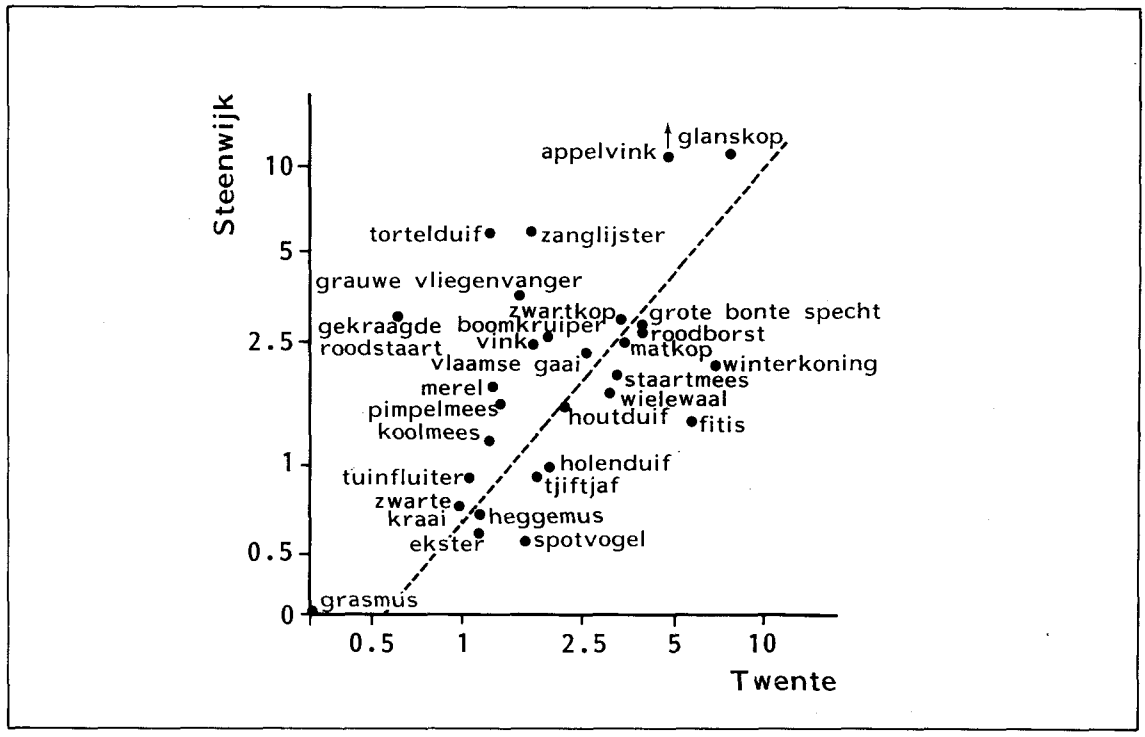
	Steenwijk			Twente		
	bos	wal	verh	bos	wal	verh
Bosvogels	9.3	12.1	1.3	6.7	12.7	1.9
Houtwalvogels	1.3	8.4	6.5	2.0	20.0	10.0
Indifferenten	4.5	9.4	2.1	7.5	34.8	4.6
Randvogels	0.8	3.5	4.2	0.3	7.1	23.7
Totaal	15.9	33.5	2.1	16.5	74.6	4.5

In Figuur 4.4 zijn de gevonden verhoudingen bos:wal voor elke soort in de beide gebieden tegen elkaar uitgezet. De soorten vlakbij de stippellijn hebben zowel in Twente als bij Steenwijk dezelfde voorkeur voor bos dan wel houtwallen. De hiervoor geschetste problemen met oppervlakte- en lengtebepalingen hebben alleen maar tot gevolg dat de richtingscoëfficienten van de stippellijnen zullen veranderen.

Verheugend is dat de beide methoden voor het aangeven van voorkeuren (procentuele verdeling en dichtheden) ongeveer hetzelfde resultaat geven (in de onderzoekgebieden met hun zorgvuldig geselecteerde proefvlakken !). Alleen de heggemus zou op grond van deze resultaten in Twente niet bij de indifferenten,

Figuur 4.4. In deze figuur is met behulp van broedvogeldichtheden in bos en in houtwallen weergegeven of een bepaalde vogelsoort bij de bosvogels, de houtwalvogels of de indifferenten gerekend kan worden. Tevens kan uit de figuur afgelezen of de voorkeur voor bos of houtwal van een vogelsoort in Twente hetzelfde is als bij Steenwijk. Het verschil met figuur 4.3 is dat niet met een procentuele verdeling van de broedvogelaantallen gewerkt wordt,een methode die afhankelijk is van de selectie van de proefvlakken, maar met de verhouding van de broedvogeldichtheden in bos en houtwallen. Op de verticale as van de figuren is de verhouding van de broedvogeldichtheden in bos en houtwal bij Steenwijk uitgezet, op de horizontale as de verhouding in Twente. In de bovenste figuur zijn de aantallen per ha gebruikt, in de onderste de aantallen per km bosrand en per km houtwal. De stippellijnen zijn op het oog door de puntenwolk getrokken en geeft de plaats aan waar soorten die in beide onderzoekgebieden dezelfde voorkeur voor bos en houtwallen hebben zouden staan. Soorten linksonder in de figuren hebben in beide gebieden een voorkeur voor houtwallen, rechts bovenin een voorkeur voor bos in beide gebieden. Soorten die linksboven de lijnen staan, hebben bij Steenwijk een grotere voorkeur voor bos, soorten die rechtsonder de lijn staan, prefereren bos in Twente in sterkere mate dan bij Steenwijk. De grasmus bijvoorbeeld is in beide gebieden een houtwalvogel, maar de spotvogel heeft in Twente een minder sterke voorkeur voor houtwallen dan bij Steenwijk; koolmees en tjiftjaf zijn in beide gebeiden indifferent, maar de de gekraagde roodstaart alleen bij Steenwijk: in Twente is het een houtwalvogel; de glanskop tenslotte is in beide gebieden een goed voorbeeld van een bosvogel, maar de zanglijster had bij Steenwijk een veel grotere voorkeur voor bos dan in Twente.


Steenwijk
Twente
2.0
1.6
1.2
0.8
0.4
0
0.2
0.4
0.6
0.8
1.0
8
4.85
appelvink
glanskop
zanglijster
tortelduif
grauwe vliegenvanger
boomkruiper
grote bonte specht
zwartkop
vink
roodborst
gekraagde
roodstaart
matkop
staartmees
winterkoning
vlaamse gaai
wielewaal
merel
houtduif
pimpelmees
koolmees
holenduif
fitis
tjiftjaf
zwarte kraai
tuinfluiter
ekster
heggemus
spotvogel
grasmus


Steenwijk
Twente
10
5
2.5
1
0.5
0
0.5
1
2.5
5
10
appelvink
glanskop
tortelduif
zanglijster
grauwe vliegenvanger
zwartkop
grote bonte specht
gekraagde
boomkruiper
roodborst
roodstaart
vink
matkop
winterkoning
vlaamse gaai
staartmees
merel
wielewaal
pimpelmees
houtduif
fitis
koolmees
holenduif
tuinfluiter
tjiftjaf
zwarte
kraai
heggemus
ekster
spotvogel
grasmus

maar bij de houtwalvogels ingedeeld moeten worden. Hoewel in de procentuele indeling geen soorten voorkwamen die in Twente een grotere voorkeur voor bos hebben dan bij Steenwijk, blijkt zo'n verschuiving in voorkeur wel als op basis van dichtheden wordt ingedeeld en wel bij fitis, winterkoning en spotvogel.

4.2.2 De indeling in soortengroepen

Bij het vergelijken van de driehoeksdiagrammen van Twente en Steenwijk (Fig. 4.3) valt het op dat de meeste soorten niet op dezelfde plaats staan en dat veel soorten zelfs in een andere soortengroep terecht zijn gekomen (zie Tabel 4.7 en 4.8). De verschuiving is niet het gevolg van verschillen in de hoeveelheid bebouwing.

Van de 43 soorten van opgaande begroeiing met een dichtheid van minstens 1 paar per 100 ha maken 19 soorten zowel in Twente als bij Steenwijk deel uit van dezelfde groep. De groep bosvogels is het meest constant: 61% van de soorten die in een van de onderzoekgebieden als bosvogel onderscheiden zijn, maakt zowel in Twente als bij Steenwijk deel uit van deze soortengroep. De groep houtwalvogels is wat minder constant met een overlap van 40%. De groep indifferenten is het minst constant van samenstelling: slechts 27% van de in totaal 15 soorten indifferenten maakt in beide gebeiden deel uit van deze groep. Dit laat duidelijk zien dat er maar heel weinig vogels zijn die geen voorkeur voor bos óf houtwal hebben. Het begrip 'indifferent' is dus sterk regionaal getint. De groep erfvogels is wel bijzonder constant van samenstelling: voor alle soorten uit deze groep geldt dat ze in beide gebieden een voorkeur voor erven hebben.

Naast het bekijken van de constantie van de soortengroepen is het interessant om te kijken welke soorten nu van groep gewisseld zijn. Uit de groep 'indifferenten in Twente' zijn boomkruiper, vink, grauwe vliegenvanger en zanglijster in sterke mate verschoven naar de bosvogelgroep. Voor de eerste drie soorten geldt dat ze een voorkeur hebben voor oud bos en bij de afwezigheid van oud bos en oude houtwallen duidelijk de voorkeur geven aan het stabielere bosmilieu. De zanglijster is vrij schaars in het onderzoekgebied en blijkbaar verkiezen de weinige overgebleven exemplaren bos boven houtwallen; in Twente zou het aandeel in houtwallen groter kunnen zijn omdat alle geschikte in bos al bezet zijn. De tortelduif, in Twente een houtwalvogel met voorkeur voor bosrijk landschap, is bij Steenwijk bosvogel. Het voorkeursbiotoop van de tortelduif bestaat namelijk uit jong bos, dat in overvloed aanwezig is in het onderzoekgebied en

schaars is in Twente. Het is dan ook niet verwonderlijk dat er meer tortels in bos zitten dan in houtwallen. Voor de heggemus en spotvogel, indifferenten in Twente en houtwalvogels bij Steenwijk, geldt ook dat het voorkeurshabitat, hak-wallen, in overvloed aanwezig is. Dit in tegenstelling tot Twente, waar bos en wal wat betreft hoogte weinig van elkaar afwijken.

Tabel 4.7. Het aantal soorten per soortengroep en het aantal en percentage soorten dat in Twente en Steenwijk deel uitmaakt van dezelfde ecologische groep (- overlap). Alleen soorten met een dichtheid van minstens 1 paar per 100 ha landschap zijn bij deze berekening betrokken.

	Twente	Steenwijk	overlap		totaal
Bosvogels	11	18	11	61%	18
Houtwalvogels	8	6	4	40%	10
Indifferenten	12	7	4	27%	15
Erfvogels	9	9	9	100%	9

Tabel 4.8. Samenstelling van de soortengroepen en verschuivingen (alleen soorten met een dichtheid van minstens 1 paar/ 100 ha in beide gebieden).

<u>In beide gebieden bosvogel</u>	
Grote bonte specht	Glanskop
Winterkoning	Matkop
Roodborst	Vlaamse gaai
Zwartkop	Goudvink
Fitis	Appelvink
Staartmees	
<u>In beide gebieden houtwalvogel</u>	
Braamsluiper	Tuinfluiter
Grasmus	Zwarte kraai
<u>In beide gebieden indifferent</u>	
Merel	Pimpelmees
Tjiftjaf	Koolmees

Vervolg Tabel 4.8

In beide gebieden erfvogel		
Turkse tortel	Kauw	
Boerenzwaluw	Spreeuw	
Witte kwikstaart	Huismus	
Zwarte roodstaart	Ringmus	
Bonte vliegenvanger		
Soorten die verschoven zijn van soortengroep		
	beperkte verschuiving (<20%)	grote verschuiving
Van indifferent in Twente naar bosvogel bij Steenwijk	Houtduif	Zanglijster Grauwe Vliegenvanger Boomkruiper Vink
Van houtwal- naar bosvogel		Tortelduif
Van indifferent naar houtwalvogel		Heggemus Spotvogel
Van houtwalvogel naar indifferent	Ekster Gekraagde roodstaart	

4.3 Regressiemodellen

4.3.1 Toetsing van de Twentse modellen

De bruikbaarheid van de Twentse modellen voor het onderzoekgebied bij Steenwijk kan kwantitatief en kwalitatief getoetst worden.

Kwantitatieve toetsing

Bij de kwantitatieve benadering worden de Twentse modellen (gebaseerd op 44 proefvlakken) ingevuld met de Steenwijkse waarden van de landschapsvariabelen. De uitkomst levert dan een voorspelling op van het aantal territoria van iedere 'subgroep' per proefvlak. De uitkomsten worden vervolgens vergeleken met de werkelijke waarden en hierna kan van ieder model de voorspellende waarde in de vorm van het percentage verklaarde variantie bepaald worden. De gebruikte formule hiervoor is: percentage verklaarde variantie = 1- (variantie van

het verschil tussen de geschatte en de werkelijke aantallen per proefvlak gedeeld door de variantie van de werkelijke aantallen per proefvlak) maal honderd (Jongman et al. 1987). De uitkomsten hiervan staan vermeld in Tabel 4.9. Het is echter geen eenvoudige zaak om de modellen op de juiste manier in te vullen. Voor variabelen als 'ligging in de maten', die gebonden zijn aan het Twentse onderzoekgebied, zijn geen goede equivalenten voorhanden. Voor de Twentse variabelen 'stuwwal' en 'maten' is de variabele 'type3' gebruikt. Ook is het niet goed mogelijk waarden in te vullen voor de variabele 'noklengte' omdat deze niet bepaald kon worden in het onderzoekgebied. Daarom is met behulp van het aantal erven en een geschatte gemiddelde noklengte van 75 m getracht hiervoor waarden in te vullen.

Tabel 4.9. Percentages verklaarde variantie van de Twentse modellen bij gebruik van de Steenwijkse gegevens.

bosvogels in bos	82	
indifferenten in bos	72	
bosvogels in houtwallen	0	(51.4 bij weglating van type3)
walvogels in houtwallen	42	
indifferenten in wallen	25	
erfvogels op erven	52	
indifferenten op erven	0	
randvogels	0	(ook bij weglating van type3)
weidevogels	0	(ook bij weglating van type3)

Het blijkt dat de kwantitatieve bruikbaarheid van de Twentse modellen voor het onderzoekgebied bij Steenwijk bij de meeste soortengroepen nogal te wensen overlaat. Alleen het voorkomen van bosvogels en indifferenten in bos is goed te beschrijven. Dit is niet verwonderlijk omdat in beide gebieden met behulp van de variabelen bosrand of bosoppervlakte alleen al 80–90% van de variantie te verklaren is bij deze subgroepen (zie Bijlage 10). Het percentage verklaarde variantie daalt echter wel van 88% bij beide groepen in Twente naar resp. 82% en 72% bij de bosvogels en de indifferenten bij Steenwijk. Ook het voorkomen van de subgroepen 'walvogels in houtwallen' en 'indifferenten op erven' bij Steenwijk is redelijk te beschrijven met de Twentse modellen. Het percentage verklaarde variantie daalt bij deze subgroepen respectievelijk van 52 naar 42% en van 92

naar 52%. Voor de overige subgroepen zijn de Twentse modellen onbruikbaar in het Steenwijkse onderzoekgebied.

Kwalitatieve toetsing

Een andere benadering om de bruikbaarheid van de Twentse modellen te bepalen is door van ieder model alleen de landschapsvariabelen of een equivalent daarvan te gebruiken en niet de coëfficiënten. Met deze variabelen kunnen met behulp van GENSTAT (Alvey et al. 1982) nieuwe regressiemodellen gemaakt worden. In Bijlage 3 zijn de uitkomsten van deze exercitie te vinden. In Tabel 4.10 worden de percentages verklaarde variantie met elkaar vergeleken. Om niet alleen de percentages verklaarde variantie, maar ook de significanties van de gebruikte landschapsvariabelen met elkaar te kunnen vergelijken, zijn m.b.v. twintig Twentse proefvlakken en de variabelen uit de Twentse modellen, gebaseerd op 44 proefvakken ook nieuwe coëfficiënten en significantieniveaus bepaald. Naarmate het aantal proefvlakken hoger wordt, is de invloed van een variabele beter aan te tonen. Een significante invloed van een variabele in Twente zou bij Steenwijk niet aangetoond kunnenn worden omdat het aantal proefvlakken domweg te laag is.

Het blijkt dat de kwalitatieve vergelijking een heel wat rooskleuriger beeld te zien geeft. Alleen voor de subgroepen 'indifferenten in wallen' en 'randvogels' zijn de modellen niet bruikbaar. Voor de overige subgroepen geldt over het algemeen dat het percentage verklaarde variantie wel minder wordt, maar binnen de perken blijft.

Het lage aantal proefvlakken heeft echter wel consequenties voor de significantieniveaus van de gebruikte landschapsvariabelen (zie Bijlage 3). De invloed van de habitatvariabelen blijft over het algemeen wel significant, maar bij 20–25 proefvlakken heeft in beide gebieden vrijwel geen enkele omgevingsvariabele nog een significante invloed.

Samenvatting van de resultaten per subgroep.

Bosvogels in bos: de verklaarde variantie van de modellen is hoog. In beide gebieden is de invloed van opgaand bos en bosrand van significante invloed op de aantallen in de proefvlakken.

Indifferenten in bos: ook hier is voorspellende waarde van de modellen groot. Bij

Tabel 4.10. Percentages verklaarde variantie bij gebruik van ongeveer dezelfde landschapsvariabelen, maar opnieuw berekende coëfficienten. Voor de variabelen die in Twente een significante invloed hadden is een Steenwijkse equivalent gezocht. Met behulp van deze equivalente variabelen zijn voor het onderzoekgebied bij Steenwijk nieuwe modellen gemaakt.

	Steenwijk n=25	Twente n=20
bosvogels in bos	89	88
indifferenten in bos	87	92
bosvogels in houtwallen	55	57
houtwalvogels in houtwallen	48	60
indifferenten in wallen	37	85
erfvogels op erven	74	88
indifferenten op erven	70	94
randvogels	30	54

Steenwijk heeft bosrand, wanneer deze variabele samen met bosoppervlakte in een model zit, geen significante invloed meer.

Bosvogels in houtwallen: in beide gebieden heeft de totale lengte aan houtwallen een significante invloed. Ook zijn de percentages verklaarde variantie van de modellen vergelijkbaar.

Walvogels in houtwallen: in beide gebieden heeft bos een negatieve invloed op de hoeveelheden houtwalvogels in houtwallen en is het voorkomen van deze subgroep moeilijk te beschrijven.

Indifferenten in houtwallen: hoewel het voorkomen van deze subgroep in Twente zeer goed te beschrijven is, is dat niet het geval bij de aantallen van deze subgroep in de Steenwijkse proefvlakken.

Erfvogels op erven: bij Steenwijk heeft naast de variabelen 'huis' en 'boer' ook de hoeveelheid houtwallen bij erven een positieve invloed op erfvogels op erven. Het negatieve effect van bos is niet bij Steenwijk gevonden.

Randvogels: de voorspellende waarde van de Twentse modellen voor deze soortengroep is ronduit slecht. De totale lengte aan houtwallen heeft nog een zwak positief effect op de aantallen, het negatieve effect van ligging op de stuwwal is niet bij Steenwijk gevonden.

Weidevogels: in beide gebieden reageert deze groep vogels sterk negatief op de hoeveelheid bos in het landschap. Het positieve effect van de grootte van de open ruimte was bij Steenwijk niet significant. Ook het negatieve effect van ligging op de stuwwal is niet bevestigd door de Steenwijkse waarnemingen.

4.3.2 Nieuwe modellen voor het onderzoekgebied

Met de in 3.3.2 beschreven methode zijn voor het onderzoekgebied nieuwe regressiemodellen gemaakt. De resultaten hiervan zijn te vinden in Tabel 4.12 en Bijlage 4.

Het interpreteren van regressiemodellen is niet altijd een eenvoudige zaak. Correlaties tussen variabelen kunnen het onmogelijk maken om de achtergrond van een gevonden verband te doorgronden (zie bijvoorbeeld houtwalvogels in houtwallen). Wanneer twee soortgelijke variabelen in een model zitten kan dit kwalijke gevolgen hebben voor de significantienieveaus (Jongman et al. 1987) In het onderzoekgebied was dit bijvoorbeeld het geval voor bosoppervlakte en bosrandlengte in de modellen voor bosvogels in bos. Als gevolg van deze oorzaken is het vaak niet mogelijk het 'beste' model te vinden; er zijn vaak diverse vergelijkingen mogelijk die niet voor elkaar onderdoen.

De afhankelijke variabelen

Voor de volgende (sub)groepen zijn nieuwe regressievergelijkingen gemaakt:

b_bosv : bosvogels in bos
b_walv : houtwalvogels in bos
b_ind : indifferenten in bos
w_bosv : bosvogels in houtwallen
w_walv : houtwalvogels in houtwallen
w_ind : indifferenten in houtwallen
e_erfv : erfvogels op erven
e_ind : indifferenten op erven
weidev : weidevogels
randv : randvogels

De afkortingen van de gebruikte x-variabelen zijn terug te vinden in 3.2.2.

Correlaties tussen de landschapsvariabelen.

In Tabel 4.11 zijn de correlaties tussen x-variabelen vermeld die van belang zijn bij het interpreteren van de regressiemodellen. Wanneer twee variabelen een hoge onderlinge correlatie hebben, kan de invloed van de ene variabele in het model ook gedeeltelijk zijn oorzaak vinden in de andere waarmee hij gecorreleerd is.

Tabel 4.12. Samengevatte resultaten van de regressie-analyses. Voor iedere (sub)groep is aangegeven welke variabelen een significante invloed hadden in de uiteindelijke modellen. Verder zijn voor iedere subgroep de hoogst gevonden percentages verklaarde variantie van de modellen vermeld. De getallen in de Tabellen hebben betrekking op de significantieniveau's van de variabelen. Een negatief getal betekent een negatieve coëfficient. De getallen die betrekking hebben op habitats die als broedplaats voor de (sub)groep fungeren zijn vet weergegeven. Over het algemeen geldt dat naarmate de invloed van een variabele meer significant is, deze invloed ook groter is. De verklaring van de gebruikte afkortingen is te vinden in 3.2.2 en 4.3.2.

	habitatvariabelen												omgevingsvariabelen							
	c	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	vv
b_bosv	-5			5			3						3								82
b_walv	-2			5	-3			-2				-2									71
b_ind	5		5		-3								1								81
w_bosv	-5				-1	5		-2													65
w_walv	2				ns				5							-2		5			84
	ns								5												68
w_ind	5						4								-2				-5		67
	0						3										1		-2		66
e_erfv	1									5		3								-1	76
e_ind	3						-3			5	-2										77
weidev	5			-5		-4															57
randv	ns					3							-3			2					75
	c	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	vv

betekenis van de waarden in de Tabel (tweezijdige toetsing):
ns: niet significant

0: 0.1 ≤ p < 0.05	3: 0.01 ≤ p < 0.002
1: 0.05 ≤ p < 0.02	4: 0.002 ≤ p < 0.001
2: 0.02 ≤ p < 0.01	5: p < 0.001

c. constant	4. naaldbos	8. struweelwal	12. grootste bos	16. erfomg
1. bostot	5. totlijn	9. erf	13. ruimte	17. afstand
2. bosopg	6. lijnopg	10. boer	14. bosromg	18. type1
3. bosrand	7. hakwal	11. wal bij erf	15. walomg	19. type3

vv. percentage verklaarde variantie

Dat de landschapstypen een aantal hoge correlaties met andere milieuvariabelen hebben, is niet verwonderlijk; hieruit blijkt welke de belangrijkste kenmerken van die landschapstypen zijn.

De variabele 'afstand tot het Steenwijkerwold' blijkt de meeste problemen op te leveren. Deze is sterk gecorreleerd met landschapstype, hoeveelheid houtwallen (+), grootste open ruimte (-) en de hoeveelheid wallen en erven in de omgeving van het proefvlak (+). Ook de hoge correlatie tussen 'grootste bos' en 'bos in de omgeving van het proefvlak' moet hier vermeld worden.

Tabel 4.11. Coefficienten van significante relaties hoger dan 0,5 die van belang zijn bij het interpreteren van de regressievergelijkingen (NB: om de grootte van de tabel te beperken staan sommige variabelen twee maal in de tabel).

	bosr	bosomg	walomg	afstand	type1	type3
hakbos	0.63					
totlijn				0.67	-0.70	
tothak			0.62		-0.63	0.55
grootste bos		0.62	-0.59			
ruimte					-0.65	0.65
walomg				0.78		0.76
erfomg				0.62		
afstand					-0.85	0.68

De regressiemodellen

In Tabel 4.12 zijn de resultaten van de regressie-analyses samengevat.

4.3.3 Bespreking van de resultaten per soortengroep

De verklaringskracht van de modellen

Een vergelijking van Tabel 4.10 met 4.12 laat zien dat de verklaringskracht van de nieuwe modellen groter is dan bij de Twentse modellen die op de Steenwijkse gegevens zijn toegepast. Met name voor vogels in houtwallen, weide- en randvogels leveren de nieuwe modellen een aanzienlijke verhoging van het

percentage verklaarde variantie op. Bij de randvogels is deze zelfs van 30 naar 75% gestegen.

Het voorkomen van bosvogels en indifferenten in houtwallen en van weidevogels is in beide gebieden moeilijk te beschrijven. Twee mogelijke redenen hiervoor zijn:

-niet alle variabelen die belangrijk zijn voor het voorkomen, zijn gemeten. Dit lijkt een plausibele verklaring voor de weidevogels te zijn.

-het voorkomen is enigszins 'toevallig'. Dit zou voor de bosvogels in houtwallen kunnen gelden: de door sterfte opengevallen plekken in houtwallen worden niet zo snel opgevuld als in bos.

Korte bespreking van de resultaten per soortengroep

Bij deze bespreking zal vooral aandacht gegeven worden aan overeenkomsten en verschillen tussen de twee onderzoekgebieden. Dit betekent ook dat vooral de invloed van vergelijkbare variabelen besproken zal worden en dat regionaal gebonden variabelen, zoals de Twentse variabele 'ligging in de maten' weinig aandacht krijgen.

Bosvogels

in bos: in beide gebieden heeft de bosrandlengte een zeer belangrijke invloed op de aantallen van deze groep. De bosoppervlakte, die in de Twentse modellen nog een extra invloed heeft, heeft dit bij Steenwijk niet. De oorzaak hiervan ligt waarschijnlijk in het rechtlijnige verband tussen bosoppervlakte en bosrandlengte in de Steenwijkse proefvlakken. Zowel in Twente als bij Steenwijk heeft de aawezigheid van houtwallen een positief effect op de bosvogels in bos. De mogelijke verklaringen hiervoor zullen later aan de orde komen. Bij Steenwijk heeft het 'grootste bos' een positieve invloed. Deze variabele heeft een hoge correlatie met 'bos in de omgeving', een variabele die in Twente bij de CANOCO-analyses als belangrijk naar voren kwam, maar in geen van de regressiemodellen een significante invloed had.

in houtwallen: bosvogels blijken bij voorkeur oudere houtwallen te bewonen en hakwallen te mijden. In Twente heeft de aanwezigheid van bos in het proefvlak een negatieve invloed. Het negatieve effect van boerderijen in Twente komt bij Steenwijk niet naar voren. Bij Steenwijk heeft de ligging van naaldbos in een proefvlak een negatieve invloed.

op erven (alleen Steenwijk): de aantallen bosvogels op erven worden zowel bepaald door het aantal erven als door de singelvormige begroeiing op de erven. Zowel de lengte aan hakwallen als de hoeveelheid houtwallen in de omgeving hebben een positieve invloed op de dichtheden, echter alleen in combinatie met de eerstgenoemde variabelen.

Houtwalvogels

in bos (alleen Steenwijk): van de houtwalvogels komt de tuinfluiter regelmatig voor in bos, de overige soorten zijn er schaars. Zoals verwacht, worden de aantallen vooral bepaald door de beschikbare hoeveelheid bosrand. Zowel de lengte aan hakwallen als die aan singels bij erven hebben een negatieve invloed op de dichtheden in bos; dit zou erop kunnen wijzen dat houtwalvogels naar houtwallen verhuizen als daar plaatsen vrijkomen. Naaldbos heeft ook bij deze soortengroep een negatief effect op de dichtheden in bos.

in houtwallen: wanneer bij Steenwijk niet de totale lengte aan houtwallen, maar de lengte aan struweelwallen als verklarende variabele wordt opgenomen, verdubbelt het percentage verklaarde variantie bijna (van 35 naar 68). Het negatieve effect van bos, dat gevonden is in Twente, komt niet uit de Steenwijkse modellen naar voren (zie echter Tabel 4.15). Gezien het feit dat houtwalvogels nauwelijks voorkomen in bos, mijden deze vogels blijkbaar bos in hun woonomgeving. De hoge correlatie van 'afstand tot het Steenwijkerwold' is onverklaarbaar. Deze variabele is zelf weer gecorreleerd met o.a. landschapstype en 'wallen in de omgeving'.

op erven: de aantallen op erven zijn zo beperkt dat hiervoor geen modellen gemaakt zijn.

Indifferenten

in bos: in tegenstelling tot de bosvogels is bij de indifferenten in het onderzoekgebied de oppervlakte opgaand bos in het model opgenomen en niet de bosrandlengte. In Twente hebben, net als bij de bosvogels, zowel bosrandlengte en bosoppervlakte nog een significante invloed als ze samen in een model voorkomen. Bij deze groep heeft de aanwezigheid van houtwallen geen invloed op de aantallen in het bos. Bij Steenwijk heeft het 'grootste bos' ook bij deze groep een

positieve invloed op de dichtheden. Wellicht speelt hier de functie als brongebied een rol.

in houtwallen: ook indifferenten bewonen bij voorkeur oudere houtwallen. Het negatieve effect van bos op indifferenten in houtwallen in Twente komt bij Steenwijk terug in de vorm van een negatieve invloed van de lengte aan bosranden in de omgeving van het proefvlak. Het aantal erven in de omgeving heeft een positief effect, wellicht als gevolg van wintervoedering die daar waarschijnlijk plaatsvindt.

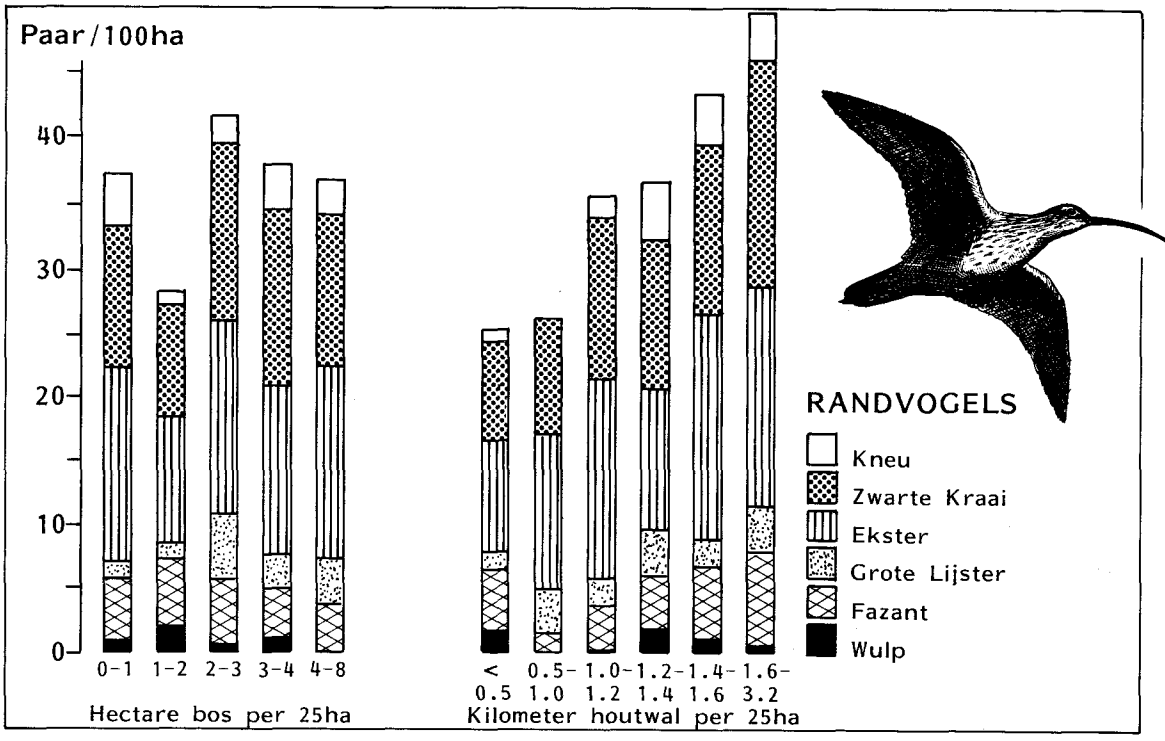
op erven: in Twente zijn zowel het aantal huizen, het aantal boerderijen als de noklengte van invloed op de aantallen vogels als deze in één model opgenomen worden. Bij Steenwijk geldt dit alleen voor het aantal erven. Bij boerderijen blijken minder indifferenten hun domicilie te hebben dan bij woonhuizen. De reden hiervoor is onduidelijk. Ook de verwachting dat de lengte aan singels op de erven een extra positieve invloed heeft wordt, in tegenstelling tot de bosvogels, niet bevestigd. Bij Steenwijk is een negatieve invloed van de aanwezigheid van houtwallen vastgesteld. Dit wijst erop dat indifferenten houtwallen nabij erven prefereren, wellicht met de hoeveelheid voedsel die daar te vinden is.

Erfvogels

op erven: in Twente vertonen de erfvogels hetzelfde verband met het aantal boerderijen en huizen en de noklengte als de indifferenten op erven. Bij Steenwijk zijn het totaal aantal erven en de begroeiing bij erven de voornaamste variabelen die het voorkomen beschrijven. Het negatieve effect van bos wordt niet bevestigd door het onderzoek bij Steenwijk. Wel heeft het sterk gesloten landschapstype 'type3' een negatieve invloed.

Randvogels

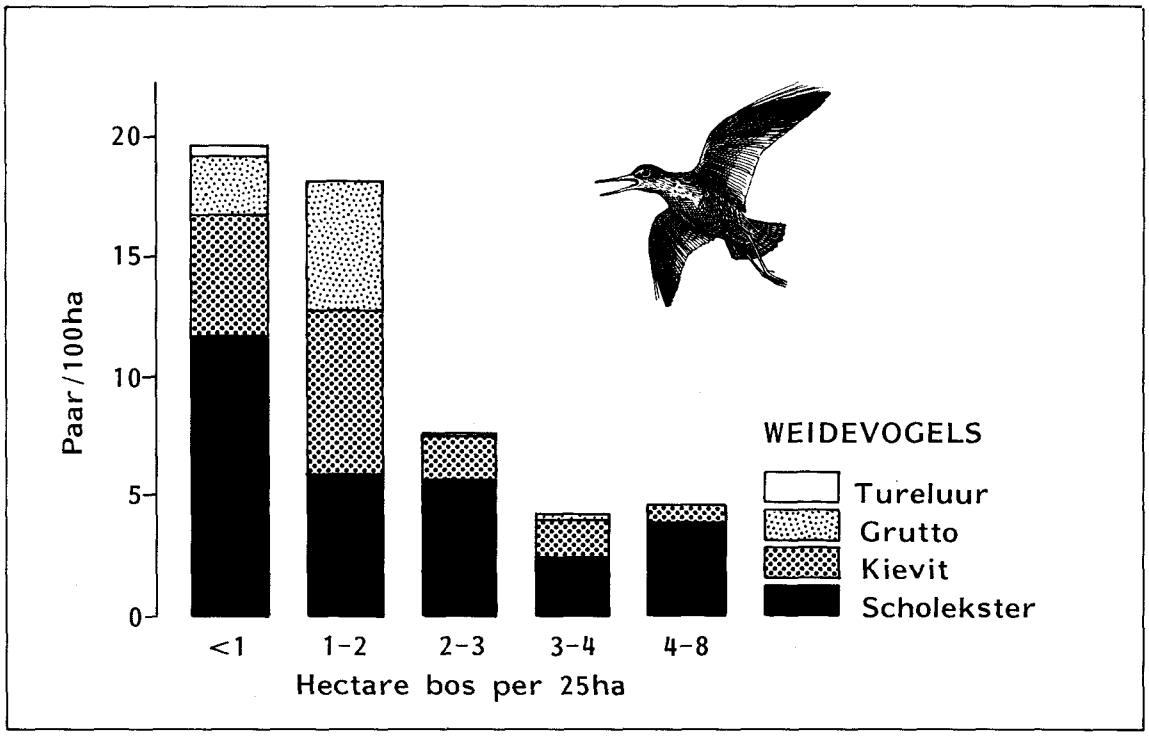
In Twente en bij Steenwijk wordt het voorkomen van randvogels sterk bepaald door houtwallen, zowel in het proefvlak als in de naaste omgeving (Fig. 4.5). Grote bosoppervlakten lijken gemeden te worden: in Twente zijn de dichtheden op de stuwwal, waar de grote bossen voorkomen, lager en bij Steenwijk zijn de aantallen minder hoog als het bos in het proefvlak deel uitmaakt van een groot complex. In Twente had de hoeveelheid bos binnen het proefvlak een geringe positieve invloed, maar dit verband is niet gevonden bij Steenwijk (Fig. 4.5). De negatieve reactie op boerderijen die in Twente gevonden is, kwam in de Steenwijkse proefvlakken niet naar voren.



Figuur 4.5. Invloed van houtwallen op het aantal randvogels per 100 ha landschap. De aantallen hebben betrekking op de gemiddelden voor de 25 onderzochte proefvlakken van 25 ha.

Weidevogels

In beide gebieden vertoont het voorkomen van weidevogels een negatief verband met de hoeveelheid opgaande begroeiing, met name met bos (Fig. 4.6 en 4.7). De variabele 'grootste open ruimte' heeft, wanneer deze met bos en houtwallen in één model opgenomen wordt, alleen in Twente nog een significante invloed. Voor weidevogels is de vochtigheid van de bodem van groot belang. De invloed van de landschapstypen zou gedeeltelijk zijn oorzaak kunnen vinden in de grondwaterstand ter plaatse; deze is echter niet gemeten.



Figuur 4.6. Invloed van de bosoppervlakte op het aantal weidevogels in proefvlakken van 25 ha. Bij toenemende bosoppervlakte verdwijnt de grutto het eerst, de scholekster houdt het langste stand.

4.3.4 Bespreking van de resultaten per landschapsvariabele

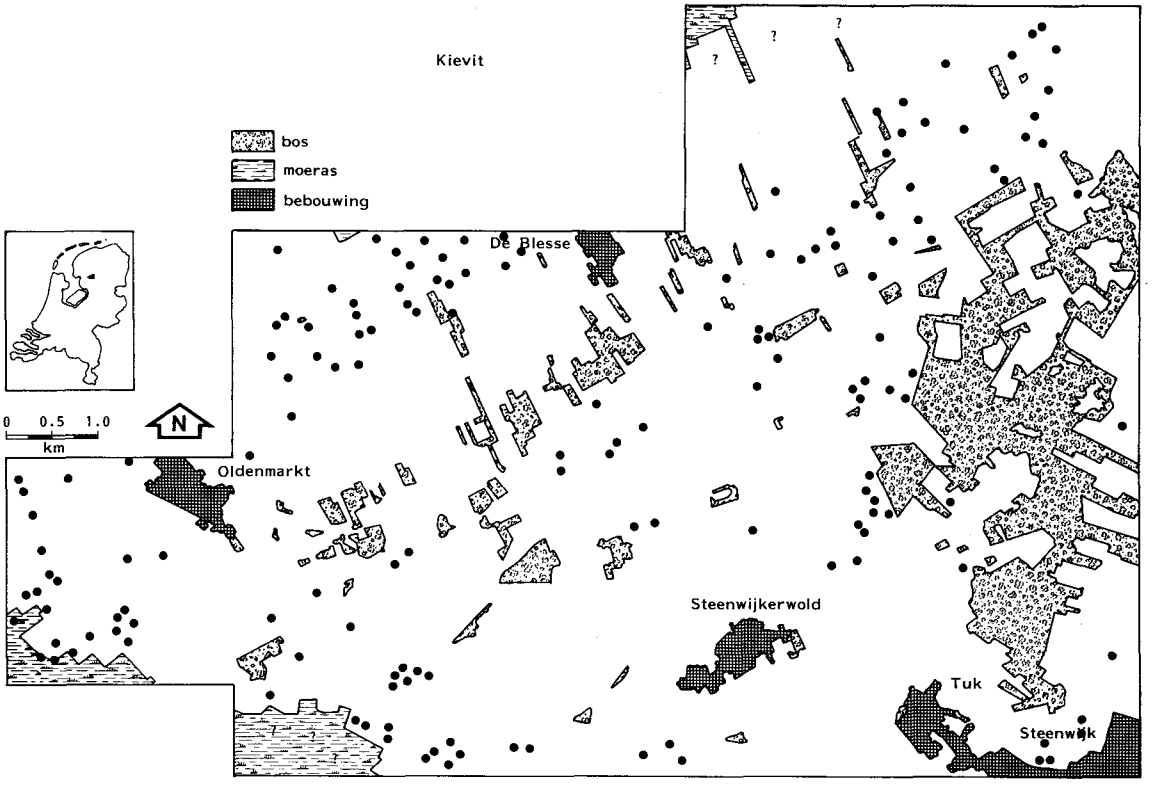
Opgaande begroeiing als habitat

Zoals is opgemerkt in 3.2.2 kunnen landschapselementen een broedhabitat- en omgevingsfunctie hebben voor broedvogels. Voor bosvogels is bos het gepreferreerde habitat en blijken houtwallen een positieve invloed uit te oefenen op de dichtheden in bos. Voor walvogels, met name de struweelvogels (vogels met een voorkeur voor lage, dichte struikbegroeiingen) daaronder, lijkt echter te gelden dat zij bos mijden in hun omgeving (Tabel 4.15).

In theorie is het te verwachten verband tussen habitat en aantal vogels rechtlijnig. De kwaliteit van het broedhabitat (bijvoorbeeld vegetatiestructuur, leeftijd en breedte) bepaalt de hellingshoek van de lijn. Invloeden vanuit de omgeving van het broedhabitat bepalen het intercept van de lijn die het verband met broedha-



Weidevogels preferen grootschalige, open landschappen.



Figuur 4.7. Het voorkomen van de kievit in het onderzoekgebied. Deze soort mijdt besloten landschappen. Alleen in het noordoosten van het gebied is de kievit regelmatig in het meer open houtwallenlandschap aan te treffen. Dit vindt waarschijnlijk o.a. zijn oorzaak in een hogere grondwaterstand en afwijkend bodemtype.

bitat beschrijft. Als gevolg van verschillende oorzaken is het verband echter meestal kromlijnig en wel omdat (Schotman 1988):

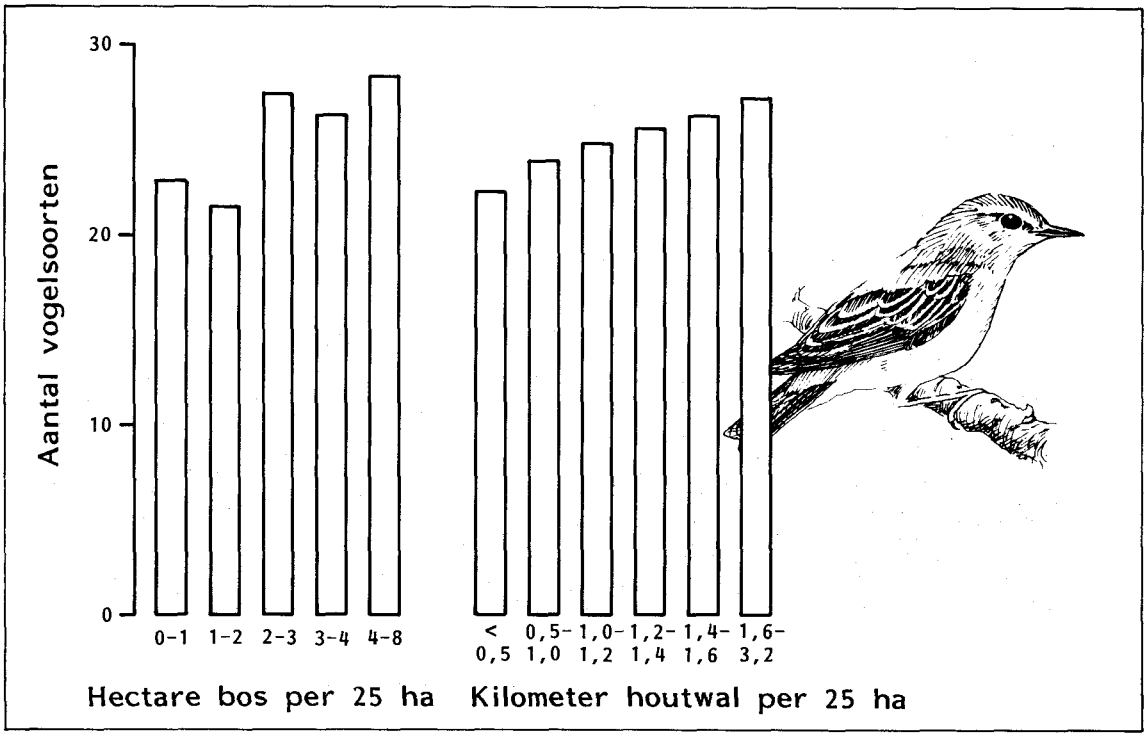
-iedere vogel een minimum oppervlakte habitat nodig heeft om een territorium te kunnen vestigen.

-soms een bepaalde minimumpopulatieomvang noodzakelijk is. Pas wanneer deze minimumomvang bereikt is, kunnen de aantallen toenemen.

-als gevolg van territoriaal gedrag een gebied op een gegeven moment vol kan zijn. Met name soorten die maar weinig opgaande begroeiing nodig hebben en waarvan de territoria ook de tussenliggende cultuurgrond bevatten (zoals de grote lijster), kunnen al bij een geringe dichtheid aan opgaande begroeiing het gebied geheel vullen. Voor soorten die geheel gebonden zijn aan opgaande begroeiing, zoals de fitis, is een gebied pas vol als het gebied voor 100% uit opgaande begroeiing bestaat.Ook zijn er soorten die in opgaande begroeiing broeden, maar in het open veld hun voedsel zoeken en daar geen territoriumgedrag vertonen, zoals de geelgors (Gromadzki 1970). Bij deze soortengroep is een kleine hoeveelheid opgaande begroeiing genoeg en worden de dichtheden vooral bepaald door het aanbod aan geschikt foerageerhabitat. De minimumgrootte van het territorium is niet alleen afhankelijk van de actuele hoeveelheid beschikbaar voedsel op een gegeven moment, maar kan ook bepaald worden door wat op langere termijn noodzakelijk is. Patterson (1980) heeft dit bijvoorbeeld vastgesteld voor zwarte kraaien.

-bij toename van de hoeveelheid habitat kan het aantal vogels daarin extra toenemen als gevolg van de invloed van de structuur van het landschap (Figuur 4.10b). Ook het omgekeerde is mogelijk: bij toename van de bosoppervlakte verandert de verhouding bosoppervlakte-bosrand en kunnen de dichtheden per ha afnemen. Bosranden zijn namelijk over het algemeen voedselrijker dan het binnenste van een bos (Lange 1984).

Toename van de hoeveelheid broedhabitat heeft niet alleen gevolgen voor het aantal broedvogels, maar ook voor het aantal broedvogelsoorten. In Figuur 4.7bis is dit verband weergegeven. Zowel toename van de bosoppervlakte als toename van de houtwallengte heeft een positief effect op het aantal broedvogelsoorten. Wel is vrij snel sprake van afvlakking, met name bij de bosoppervlakte. In bosjes van ongeveer 2,5 ha en groter is een groot deel van in bossen broedende vogelsoorten al aanwezig. Voor verdere toename van het het aantal broedvogelsoorten is een sterke toename van de oppervlakte nodig (zie 4.1).



Figuur 4.7bis. Het verband tussen de oppervlakte bos en de totale lengte aan houtwallen en het aantal broedvogelsoorten van opgaande begroeiing in proefvlakken van 25 ha.

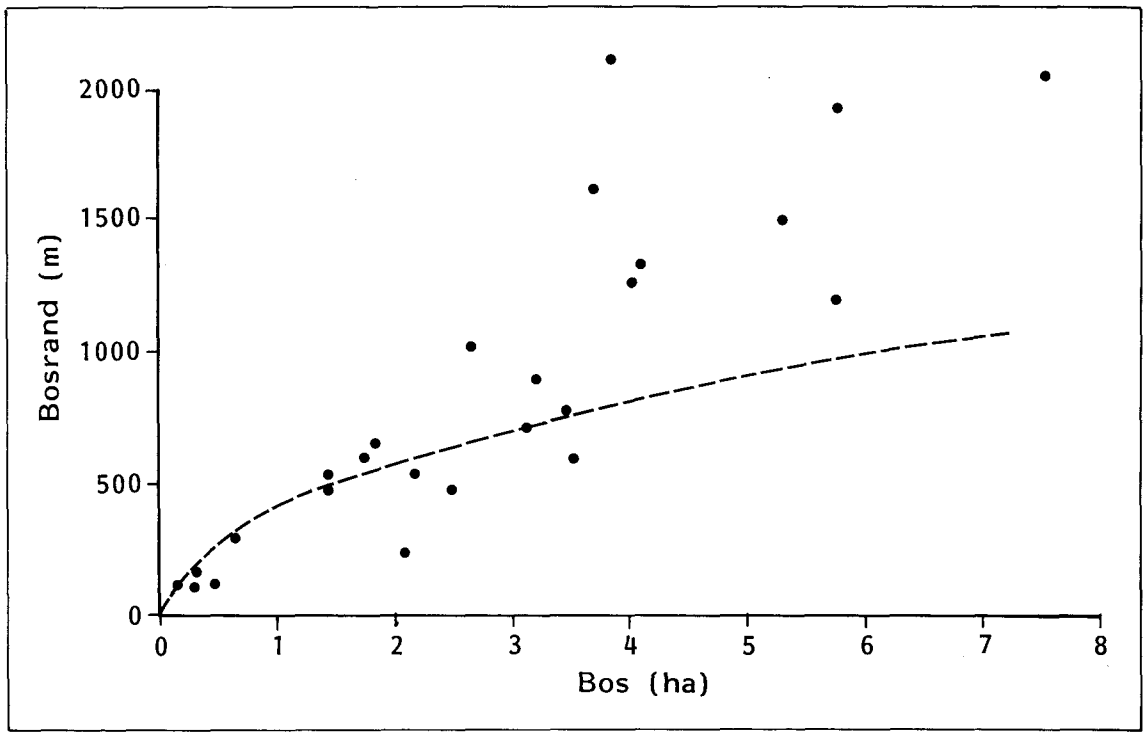
Bosoppervlakte en bosrand

Uit de regressiemodellen is al gebleken dat niet alleen de bosoppervlakte maar ook de bosrandlengte een uitstekende variabele is om voorspellingen te doen over de aantallen vogels in bos. Met name bij kleine bosjes is de invloed van de voedselrijke bosrand groot: een groot deel van een klein bosje bestaat immers grotendeels uit bosrand. Yahner (1983) stelde ook vast dat de bosrandlengte een grotere verklarende waarde had dan de bosoppervlakte.

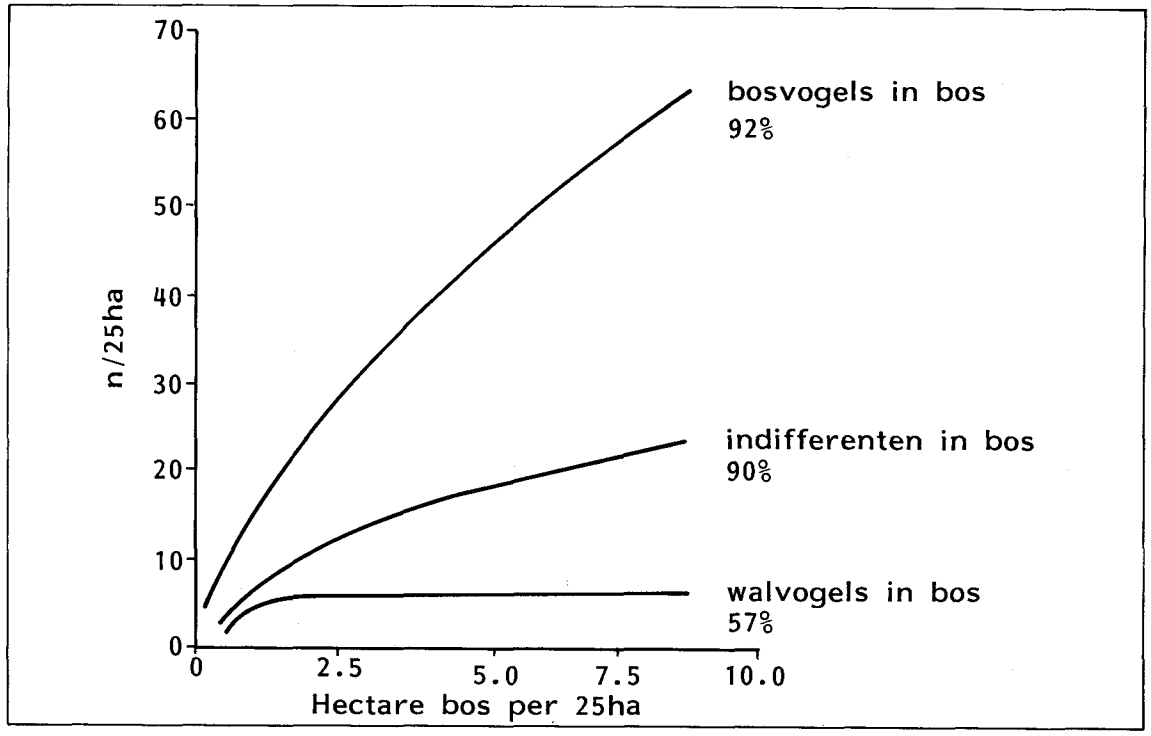
Het theoretische verband tussen bosoppervlakte en bosrand bij vierkante bosjes is een wortelfunctie (Fig. 4.8). Naarmate bosjes rechthoekiger en grilliger worden, neemt de bosrandlengte relatief toe. Ronde bosjes hebben naar verhouding een geringere bosrandlengte. Ook van bosjes die maar gedeeltelijk in het proefvlak liggen, is de bosrandlengte kleiner dan je zou verwachten. In Figuur 4.8 is

het gevonden verband tussen bosoppervlakte en bosrandlengte in de proefvlakken weergegeven. Het blijkt dat het verband in Twente nog kromlijnig is, maar hoger ligt dan de wortelfunctie. Bij Steenwijk is verband vrij gecompliceerd. Op het eerste gezicht is het verband rechtlijnig en blijkt zeer goed te beschrijven te zijn met een dubbellogaritmische vergelijking. Bij nadere beschouwing is het verband tot ca. 3.5 ha ook als kromlijnig te beschrijven, wat ook geldt voor het bos in het onderzoekgebied in zijn geheel. De proefvlakken met meer bos hebben een opvallend hoge, maar wel vrij constante bosrandlengte.

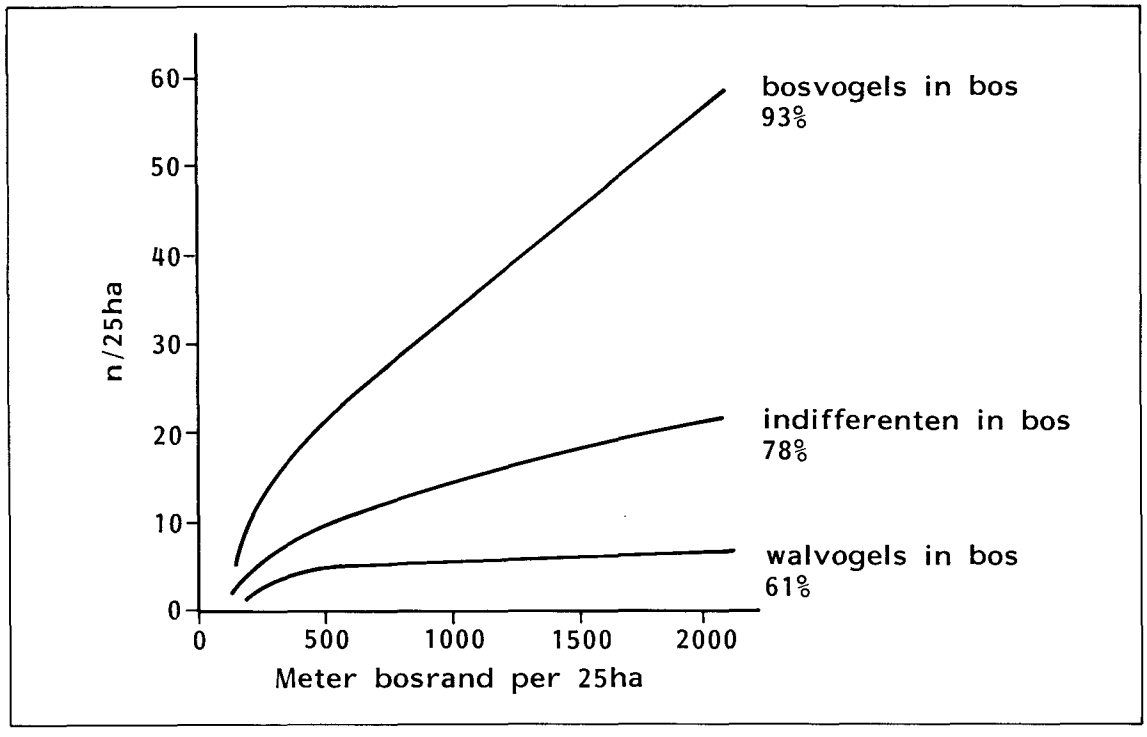
In beide gebieden geldt dat de toename van de aantallen vogels in bos met het bosoppervlakte niet evenredig is, maar minder wordt bij het groter worden van de bosoppervlakte (Figuur 4.9). Dit betekent dat in grote bossen het aantal



Figuur 4.8. Het verband tussen bosoppervlakte en bosrand bij Steenwijk. De onderbroken lijn geeft het theoretische verband weer bij vierkante bosjes.Met name bij bosoppervlakten kleiner dan drie ha is in Twente het aantal meters bosrand per ha bos groter (Schotman 1988). Bosranden zijn over het algemeen beter ontwikkeld zijn dan het centrale gedeelte van het bos. Daarom is te verwachten dat in bosjes kleiner dan drie ha de broedvogeldichtheden hoger zullen zijn dan in Twente.



Figuur 4.9. De aantallen territoria in bos van drie soortengroepen uitgezet tegen de bosoppervlakte in proefvlakken. De lijnen zijn berekende regressielijnen. Betrouwbaarheidsintervallen en werkelijke waarnemingen (n=25) zijn weggelaten. Bij iedere lijn is het percentage verklaarde variantie vermeld.



Figuur 4.10. Het aantal territoria in bos van drie soortengroepen uitgezet tegen de bosrandlengte. Zie ook de opmerkingen bij Figuur 4.9.

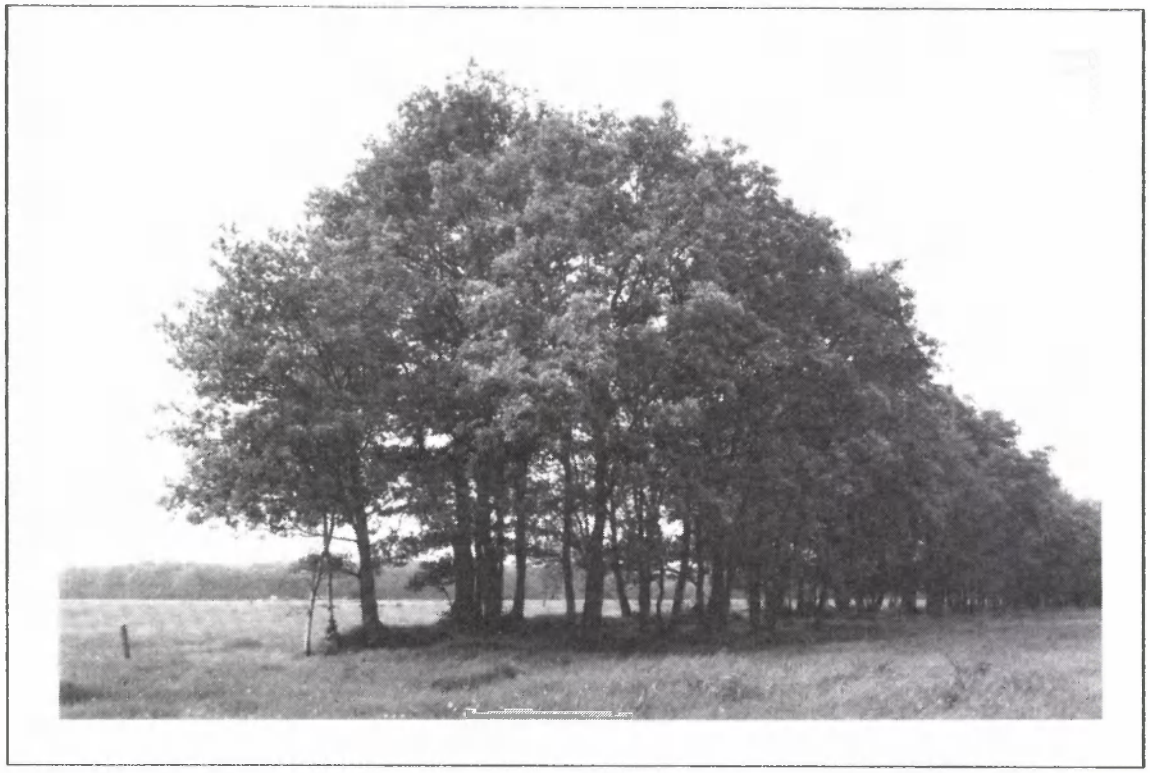
vogels per ha kleiner is dan in kleine bosjes. Gromadzki (1970) stelde ook vast dat toename van de oppervlakte tot lagere dichtheden leidde, maar dat het soortenaantal toenam. In Twente is de broedvogeldichtheid het hoogst in bosjes van ca. 1 ha (zie Schotman 1988). Zeer kleine bosjes zijn te klein voor veel soorten om een territorium te kunnen bevatten. Bij toenemende omvang raken bosjes steeds vaker bezet. De dichtheid per ha is dan heel hoog. Bij Steenwijk is deze toename van de dichtheid tot 1 ha bos niet gevonden, mogelijk als gevolg van te weinig proefvlakken, maar ze ligt wel voor de hand; in zeer kleine bosjes moet de dichtheid immers nul zijn. Bij kleine oppervlakten is de dichtheid in Twente hoger, bij grotere oppervlakten bij Steenwijk (Tabel 4.13). De reden hiervan zou de verschillende verhouding bosoppervlakte–bosrand kunnen zijn: kleine bosjes hebben in Twente een relatief grotere bosrandlengte, de grote bosjes hebben juist bij Steenwijk naar verhouding meer bosrand (vergelijk Fig. 4.8 in dit rapport met Fig. 9 in Schotman 1988).

Tabel 4.13. Dichtheid van bosvogels en indifferenten (paar/ha bos) bij drie oppervlakten bos (uitkomsten van regressievergelijkingen).

	Steenwijk	Twente
1 ha	21	26
2.5 ha	16	13
5 ha	13	9

Het verband tussen bosrandlengte en aantallen vogels is in Twente recht evenredig. Bij Steenwijk wordt hetzelfde verband gevonden als bij bosoppervlakte (Fig. 4.10) omdat het verband tussen oppervlak en bosrand daar rechtlijniger is (Fig. 4.8). In Twente was de dichtheid het meest afhankelijk van de bosrandlengte. Het aantal soorten per proefvlak werd echter vooral bepaald door het bosoppervlakte.

Uit de figuren blijkt dat bij Steenwijk de bosvogelgroep het talrijkste is van de vogelgroepen in bos. Dit in tegenstelling tot Twente, waar de indifferenten in de meerderheid zijn. Dit verschil is niet verwonderlijk, omdat in Twente de groep indifferenten veel groter is dan bij Steenwijk. Houtwalvogels ontbreken vrijwel geheel in bos en de aantallen daar nemen nauwelijks toe met de bosoppervlakte.



In een houtwal zonder ondergroei broeden slechts enkele soorten vogels. De dichtheid aan broedvogels is er ook laag.

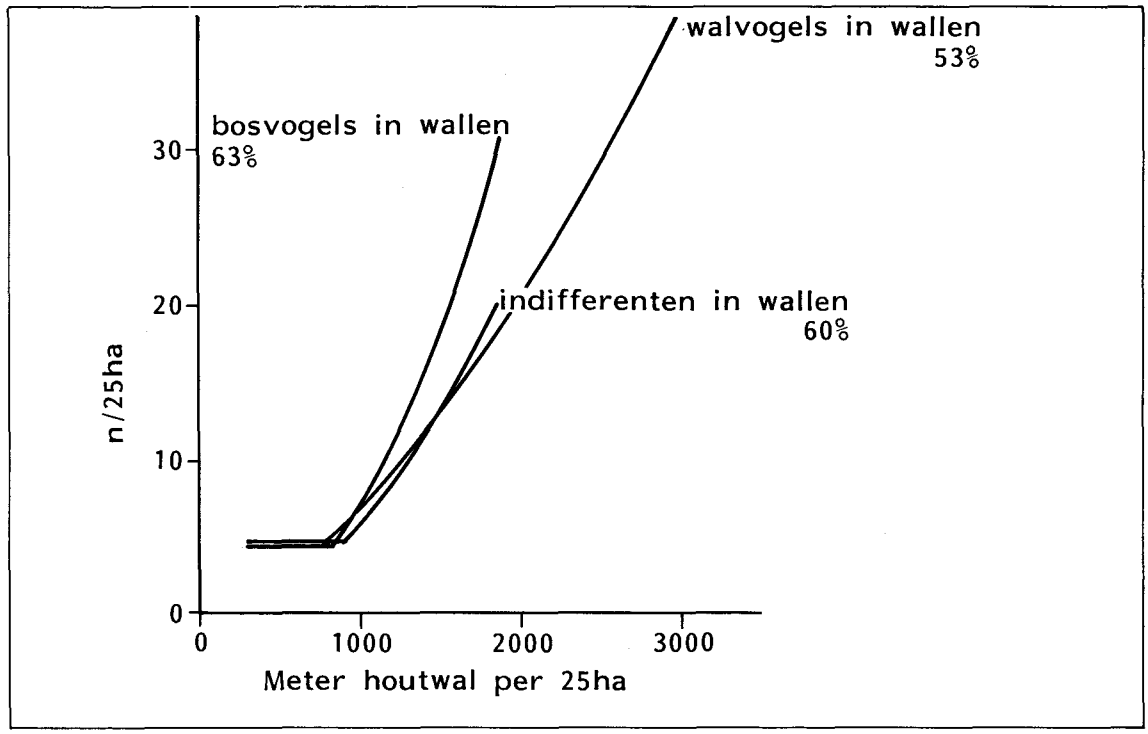


Een rijk gestructureerde houtwal: veel broedvogelsoorten en hoge dichtheden.

Houtwallen

In tegenstelling tot bos, waar de aantallen per ha afnemen als het bos groter wordt, heeft toename van de lengte aan houtwallen het gevolg dat het aantal vogels per km houtwal tot op zekere hoogte toeneemt (Fig. 4.11). De toename van de dichtheid aan houtwallen in het landschap heeft namelijk in principe geen invloed op de habitatkwaliteit. Zelfs bij 8–12 km houtwal per 100 ha is er nog steeds geen afvlakking van de aantalstoename van de vogels vast te stellen; territoriaal gedrag stelt hier blijkbaar nog geen grenzen aan de dichtheden. Laursen (1980) stelde in Denemarken vast dat toename van de heglengte tot toename van het aantal individuen én het aantal soorten leidde.

Wel is er blijkbaar een bepaalde minimumhoeveelheid houtwallen nodig voordat de aantallen daar kunnen toenemen. Dit wordt het duidelijkst geïllustreerd in Figuur 4.11b. Ook in Twente is er tot ca. 3 km houtwal per 100 ha landschap bij twee groepen nauwelijks toename van de aantallen te zien (Fig. 4.11b). Als er nog maar heel weinig houtwallen zijn zitten hier toch al vogels in. Dit zal voor een groot deel betrekking hebben op vogels in bos of op erven, die een stuk houtwal in hun territorium hebben. In het begin heeft toename van de



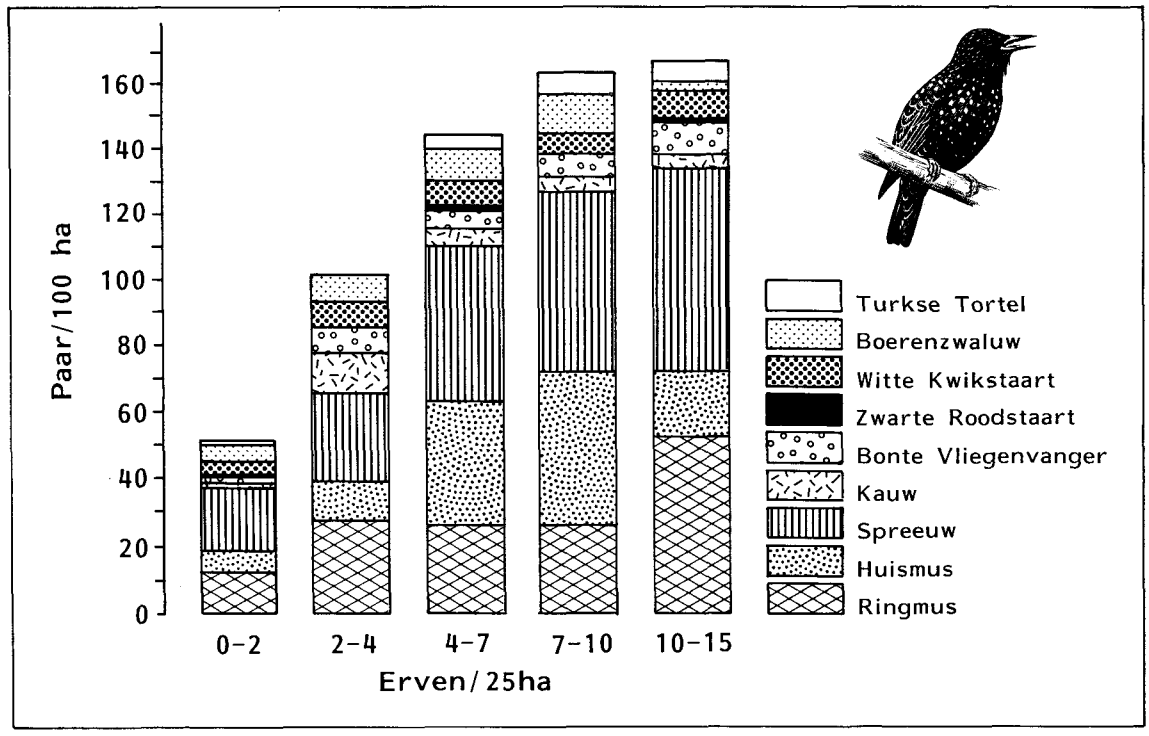
Figuur 4.11. Het aantal paren per 100 ha landschap van drie vogelgroepen in houtwallen

houtwaldichtheid weinig effect omdat de bijgekomen hoeveelheid houtwallen te klein is om territoria te bevatten. Pas boven ca. 3 km wal/100 ha vinden nieuwe vogels voldoende ruimte in de houtwallen om daar een territorium te vestigen en kan een gemeenschap van vogels in houtwallen ontstaan.

Erven

Het belang van erven als broedvogelhabitat in het kleinschalige cultuurlandschap is niet gering. Maar liefst 39% van de vogels in het onderzoekgebied bevond zich op erven. In Twente was dit 29%. Van de vogels van opgaande begroeiing is 13% gehuisvest op erven.

Erven hebben zowel een habitatfunctie voor erfvogels zoals de ringmus en de boerenzwaluw die in de gebouwen broeden, als voor vogels voor opgaande begroeiing, die in het vaak ruim aanwezige groen (in de vorm van boomgroepen (Twente), singels (Steenwijk) of andersoortige erfbeplanting) hun nest maken. Tuinen met hun overvloed aan nestgelegenheid in de vorm van coniferen en wintergroene heesters zijn een geliefkoosde nestgelegenheid voor bijvoorbeeld merels. Mezen profiteren sterk van de aanwezigheid van nestkasten.



Figuur 4.12. Verband tussen het aantal erven en het aantal erfvogels in de proefvlakken van 25 ha.

Over het algemeen wordt de vogelbevolking op erven het beste beschreven door het totaal aantal erven. Opvallend genoeg blijken indifferenten als de merel een voorkeur voor huizen boven boerderijen te hebben, mogelijk vanwege de onrust bij laatstgenoemde categorie. Voor bosvogels op erven geldt dat de singelvormige begroeiing of de boomgroepen de belangrijkste habitats zijn. Indifferenten hebben geen duidelijke voorkeur; ze nemen ook genoegen met een enkele hoge boom, conifeer of nestkast. In Figuur 4.12 is het verband tussen het aantal erven en het aantal erfvogels per proefvlak weergegeven.

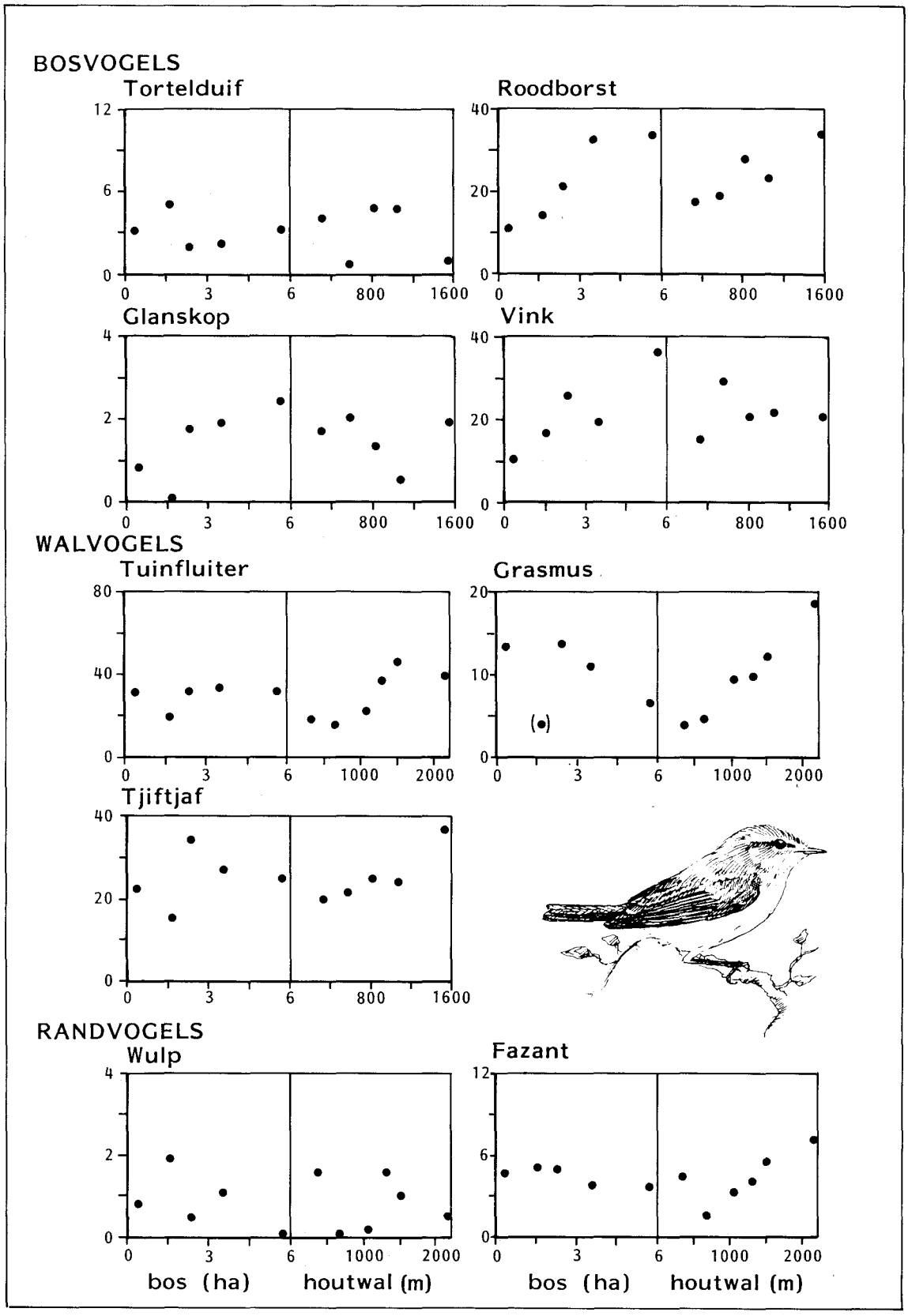
Reacties van de afzonderlijke soorten

Binnen de ecologische soortengroepen reageert niet elke soort op dezelfde wijze op de toename van de hoeveelheid bos en houtwallen. In Figuur 4.13 is voor enkele soorten de dichtheid in paren/100 ha uitgezet tegen de hoeveelheid bos en de hoeveelheid houtwallen. De waarden voor de andere soorten zijn terug te vinden in Bijlage 12.

De afvlakking, die te zien is in Figuur 4.9, als gevolg van daling van de dichtheid bij het groter worden van het bosoppervlakte in een proefvlak, is ook bij veel afzonderlijke soorten te zien. De verwachting is dat vogels met grote territoria als de Vlaamse gaai, eerder zouden moeten afvlakken dan vogels met kleine territoria als de fitis (Bijlage 12). Dit blijkt wel voor een aantal soorten op te gaan, maar zeker niet voor alle. Op soortniveau gaan blijkbaar allerlei soortspecifieke factoren als regionale talrijkheid en voorkeursbiotoop ook een rol spelen.

Binnen een soortengroep kan de ene soort alleen maar reageren op een toename van de hoeveelheid bos, de andere alleen op houtwallen en weer een andere op beide. Dit is ook al gebleken uit de presenties (4.1). Uit de bosvogelgroep reageren bijvoorbeeld roodborst, matkop en fitis zowel op toename van de hoeveelheid bos als houtwal, maar appelvink, glanskop, grote bonte specht en Vlaamse gaai laten geen reactie zien op de toename van de hoeveelheid houtwallen. Van de houtwalvogels vertonen tuinfluiter en zwarte kraai (eigenlijk een randvogel) geen verband met de bosoppervlakte en de aantallen grasmussen,spotvogels en braamsluipers nemen af als er meer bos komt (zie Bijlage 12).

Figuur 4.13. Het verband tussen de hoeveelheid bos en houtwallen en het aantal territoria (n/100 ha) van enkele soorten in proefvlakken van 25 ha. In figuren met een maximale houtwallengte van 1600 m heeft dit betrekking op de lengte aan opgaande houtwallen. In figuren met een maximum van ruim 2000 m is de totale lengte aan houtwallen uitgezet. Iedere stip vertegenwoordigt een aantal proefvlakken binnen bepaalde klassegrenzen en is geplaatst op de gemiddelde hoeveelheid bos of houtwal van die groep proefvlakken. Soorten uit dezelfde soortgroep vertonen niet allen hetzelfde verband. Van bijna elke soortengroep zijn enkele voorbeelden van deze verschillende verbanden weergegeven. Uit de bosvogelgroep vertoont bijvoorbeeld de Roodborst een positief verband zowel met bos als met houtwallen; de Glanskop en de Vink daarentegen vertonen geen positief verband met de lengte aan houtwallen. Van de houtwalvogels is het aantal Grasmussen in een proefvlak is lager als de hoeveelheid bos toeneemt, terwijl de Tuinfluiter gelijk blijft. Het aantal Tjiftjaffen neemt zelfs lichtjes toe. Van de randvogels tenslotte vertoont de Fazant een sterk positief verband met de lengte aan houtwallen, maar geen verband met het bosoppervlak; de Wulp blijkt geen duidelijk verband met de houtwallengte te vertonen en een een licht negatief verband met de bosoppervlakte. (o) geen geschikt biotoop aanwezig.


BOSVOGELS
Torteldui f
Roodborst
Glanskop
Vink
WALVOGELS
Tuinfluiter
Grasmus
Tjiftjaf
RANDVOGELS
Wulp
Fazant
bos (ha)
houtwal (m)
bos (ha)
houtwal (m)

De invloed van de omgeving

Uit de resultaten van de regressiemodellen is al gebleken dat het aantal broedvogels in halfopen cultuurlandschap niet alleen afhankelijk is van de aanwezigheid van geschikt broedhabitat. Ook allerlei invloeden vanuit de omgeving bepalen het aantal broedvogels in dat broedhabitat.

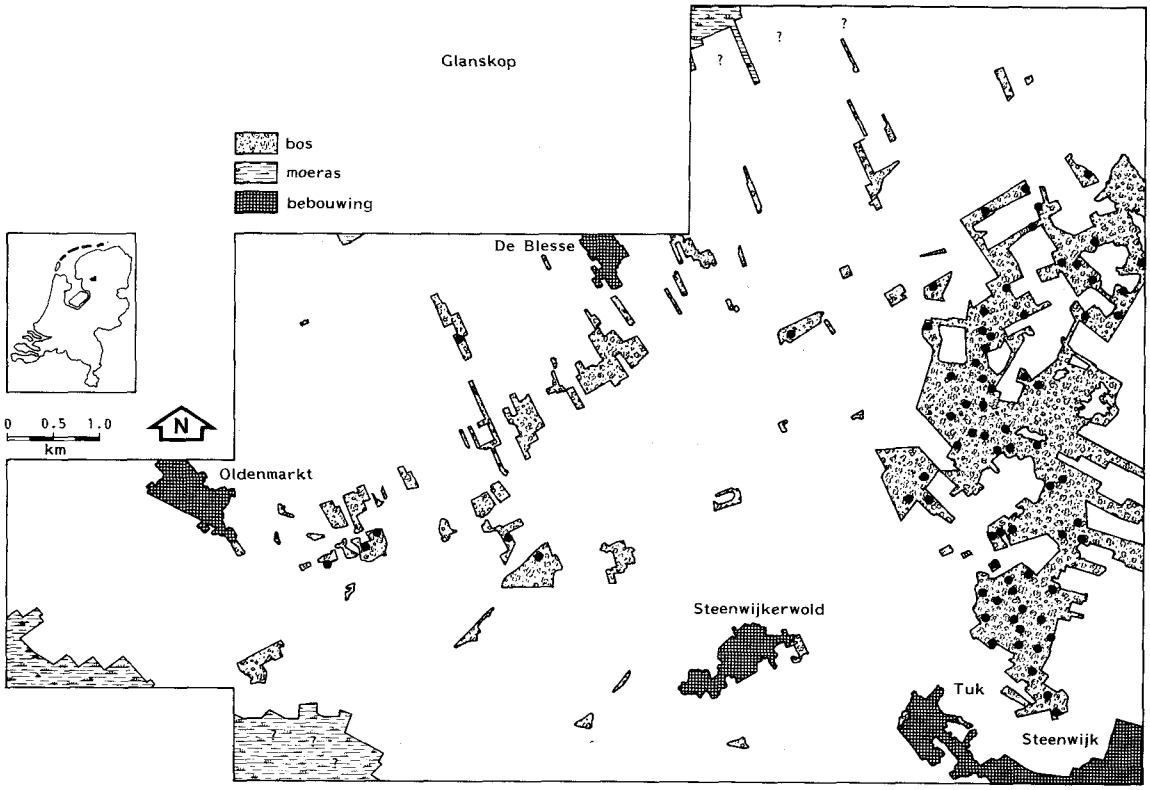
Regionale invloeden

In 3.1.1 werd al opgemerkt dat als gevolg van grootschalige regionale invloeden soorten in ogenschijnlijk geschikt biotoop kunnen ontbreken. De 'intensiteit van voorkomen' is in het centrum van een broedareaal groter dan aan de randen (Hengeveld 1983). Veel soorten waarvan het centrum van het areaal in de Middeneuropese bosgebieden ligt, zijn in Twente talrijker dan bij Steenwijk; sommige soorten ontbreken zelfs in de Steenwijkse proefvlakken. De glanskop is een mooi voorbeeld van een soort waarvan het Steenwijkse onderzoekgebied aan de grens van het areaal ligt. Deze soort heeft de laatste 15 jaar het gebied gekoloniseerd (med. A.J. van Dijk) en is talrijk in het Steenwijkerwold, maar ontbreekt nog vrijwel in de kleine bosjes in het onderzochte cultuurlandschap (Fig. 4.14). De verwachting dat veel soorten van open gebied talrijker bij Steenwijk zouden zijn, bleek onjuist te zijn; blijkbaar is voor deze soortengroep over deze afstand de kwaliteit van het habitat belangrijker dan de nabijheid van grote brongebieden.

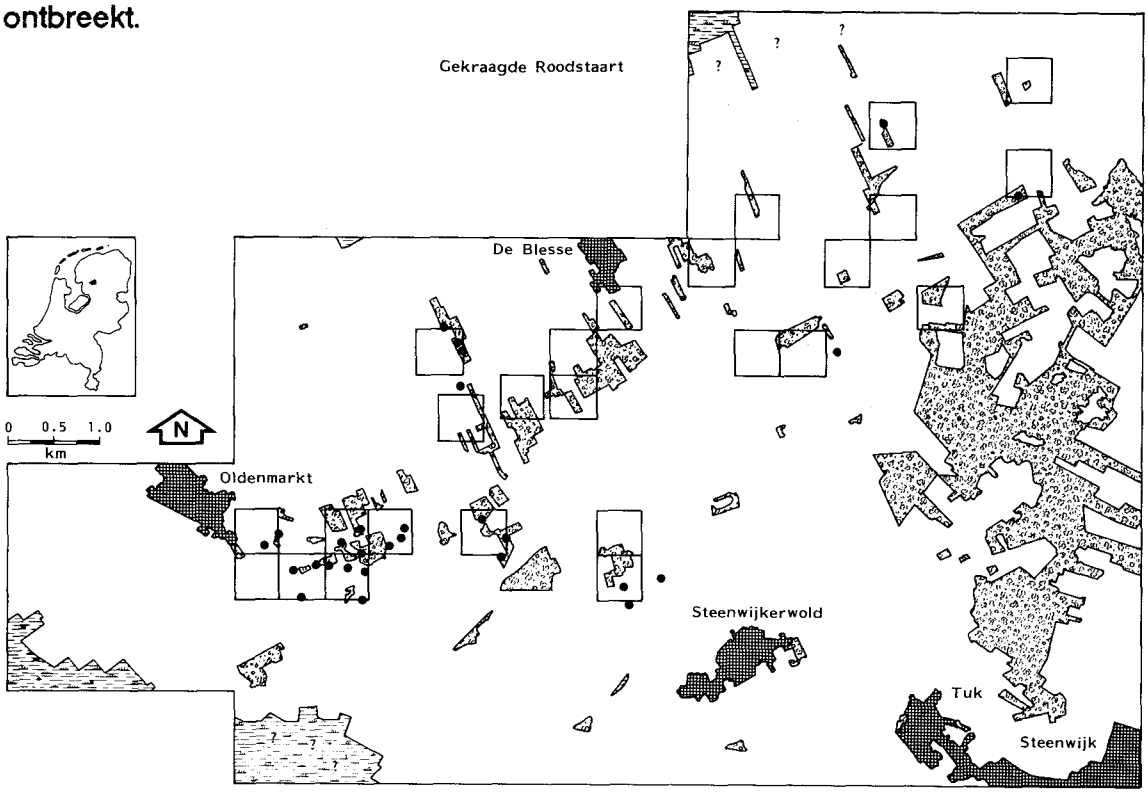
In diverse regressiemodellen is een regionale correctie opgenomen. In Twente zijn bosvogels talrijker in de houtwallen van de maten, weidevogels en randvogels schaarser op de stuwwal. In het onderzoekgebied zijn houtwalvogels schaarser in de omgeving van Steggerda (type1) en erfvogels schaarser in de omgeving van Paasloo (type3). De verspreidingskaart van de gekraagde roodstaart is een goed voorbeeld van een soort die in een beperkt deel van het onderzoekgebied opvallend talrijk is (Fig. 4.15). De achtergronden van deze verschillen zijn veelal onbekend. In 4.3.1 is al gebleken dat deze regionale correcties de mogelijkheden tot algemeen gebruik van de modellen beperken.

Isolatie en hoeveelheid habitat

Uit onderzoek naar de soortensamenstelling is vast komen te staan dat in sterk geïsoleerde bosjes minder vaak vogels van oude loofbossen, zoals glanskop en boomklever, aanwezig zijn dan in bosjes die dicht bij grotere bosgebieden



Figuur 4.14. Het voorkomen van de glanskop in het onderzoekgebied. Het onderzoekgebied ligt aan de grens van het areaal en is in de afgelopen 15 jaar gekoloniseerd. Het Steenwijkerwold, een groot bosgebied, is al volledig bezet en de dichtheden zijn er hoog, terwijl in de kleine bosjes de glanskop nog vrijwel ontbreekt.



Figuur 4.15. Het voorkomen van de gekraagde roodstaart in de onderzochte proefvlakken. In het Overijsselse gedeelte van het gebied is deze soort aanmerkelijk talrijker dan in het Friese gedeelte.

liggen en/of hiermee verbonden zijn door houtwallen (Opdam et al. 1984, Opdam et al. 1985, Van Noorden 1986, Van Dorp & Opdam 1987). Matthysen en Smidt (1987) konden bij geringde boomklevers geen negatief effect van isolatie op de dispersie vaststellen: de neiging om de geboorteplaats te verlaten werd niet verkleind door toenemende isolatie. Het aantal boomklevers dat een bosje verlaat zal dus niet hoger zijn als dit weinig geïsoleerd is. Uit het hogere bezettingspercentage van de in geringe mate geïsoleerde bosjes (o.a. Van Dorp & Opdam 1987, Van Noorden 1986) blijkt dat de kans op een nieuwe vestiging vanuit het brongebied er blijkbaar hoger is.

In dit onderzoek zijn als isolatieparameters de variabelen 'afstand tot het Steenwijkerwold' en hoeveelheid bos, bosrand, houtwallen en erven in de omgeving van het proefvlak gebruikt. Twee van deze variabelen bleken een 'isolatie-effect' te hebben. Het aantal vogels in bos is extra groot als er veel bos in de omgeving ligt; randvogels reageerden positief op veel houtwallen in de omgeving van het proefvlak.

Naast deze specifieke 'isolatievariabelen' heeft de toename van de hoeveelheid houtwallen ook een isolatieverkleinend effect. Het aantal bosvogels in bos is hoger als er veel houtwallen in de buurt van het bos liggen. Een van de redenen hiervan kan het isolatieverkleinende effect van houtwallen in de vorm van verbindingsbanen zijn. Het onderzoek van Van Dorp en Opdam (1987) wijst hier ook op. Ook houtwalvogels reageren positief op een toename van de houtwaldichtheid.

Naast de isolatie van de habitatplek is ook de beschikbare hoeveelheid habitat van invloed op de broedvogels. Naarmate bosjes kleiner zijn, zullen vogels van oud loofbos vaker ontbreken (Opdam et al.1985, Van Noorden 1986, Opdam & Schotman 1987, Van Dorp & Opdam 1987, Van Noorden et al. 1988). Ook het voorbeeld van de Fluiter(Figuur 4.1) is hier een mooi voorbeeld van. De grootte van de habitatplek heeft niet alleen invloed op het al of niet aanwezig zijn van soorten, maar ook op de dichtheden. Vinken komen op regionale schaal bekeken in grote bosgebieden in hogere dichtheden voor dan in bosfragmenten (Opdam & Schotman 1985). In de Steenwijkse modellen had de grootte van het grootste bos een positieve invloed op de dichtheid van bosvogels en indifferenten in bos.

Voor vogels in houtwallen lijkt een zelfde verhaal op te gaan. Naarmate de

dichtheid aan houtwallen toeneemt, neemt ook het aantal vogels per km houtwal toe (Fig. 4.11). Voor vier soorten hakwalvogels is de beschikbare hoeveelheid voorkeursbiotoop en de dichtheid in de drie landschapstypen bepaald (Tabel 4.14). Het blijkt dat naarmate er meer voorkeurswal beschikbaar is, ook het aantal vogels per km houtwal toeneemt. In tegenstelling tot bosjes, waarvan de isolatie weinig verandert als ze groter worden, neemt bij een toenemende hoeveelheid houtwallen de isolatie van die houtwallen af. De afnemende isolatie kan er dus tevens de oorzaak van zijn dat de dichtheden toenemen. Tanis & Mörzer Bruijns (1971) stelden in het Maasheggengebied ook vast dat het aantal soorten per km houtwal toenam als de dichtheid aan heggen groter werd. Naast een afnemende isolatie neemt ook de hoeveelheid habitat toe en zal met toename van het aantal vogels in die houtwallen, het aantal jonge vogels dat op dispersie gaat toenemen: open plekken in een gebied met een hoge houtwaldichtheid zullen dan ook snel bezet worden.

Tabel 4.14. De dichtheid (in paren per km) van drie soorten houtwalvogels in houtwallen die de voorkeur van grasmussen genieten. De dichtheid is bepaald voor de drie soorten landschapstypen met een verschillende dichtheid aan deze houtwallen. Bij een toenemende dichtheid aan voorkeurswallen, neemt ook het aantal vogels per km houtwal toe.

Landschapstype	type1	type2	type3
Dichtheid aan houtwallen die de voorkeur van grasmussen genieten (m/100 ha)	771	4235	4831
Grasmus	1.9	2.2	2.9
Spotvogel	0	0.8	1.4
Braamsluiper	0.5	0.8	0.7
Heggemus	1.2	2.1	1.9

De overige invloeden van de omgeving per variabele

Bos en bosrand

Naast de hiervoor beschreven positieve effecten van 'bos in de omgeving' zijn er ook negatieve effecten.

Het aantal bosvogels en indifferenten in houtwallen in Twente is lager als er veel bos in het proefvlak ligt. Bij Steenwijk zitten er minder indifferenten in houtwallen als er veel bosrand in de omgeving ligt. De oorzaak hiervan kan liggen in het 'wegzuigingseffect' van bos: als er in een nabijgelegen stuk bos een plaatsje vrijkomt, verhuizen de territoriumhouders in houtwallen naar het bos. Dit zou met name moeten optreden in jaren na strenge winters, en inderdaad behoren de winters voortgaande aan het onderzoekjaar tot de categorie strenge winters. Na zachte winters zou het bos als gevolg van een overschot aan vogels wellicht als brongebied kunnen functioneren.

Ook het aantal houtwalvogels is kleiner als er veel bos in het proefvlak ligt (Tabel 4.15 en Fig. 4.13). Omdat de meeste houtwalvogels vrijwel ontbreken in bos, kan een wegzuigingseffect hier niet de oorzaak van zijn. Houtwalvogels mijden blijkbaar bos in hun omgeving. Ditzelfde zou voor de erfvogels in Twente kunnen gelden; het aantal erfvogels is daar ook lager als er veel bos in het proefvlak ligt. Van der Mijn (1987) heeft geen negatief effect van de nabijheid van bos bij een houtwal op de vogels in houtwallen gevonden. Hierbij dient echter bedacht te worden, dat zijn onderzoek betrekking heeft op alle aanwezige vogels in houtwallen. Arnold (1983) vond ook dat de hoeveelheid bos in en buiten het proefvlak een negatief effect had op de dichtheid van het totaal aantal vogels, de zangvogels en de bosvogels.

Weidevogels reageren sterk negatief op bos en/of bosrand (Fig. 4.6). Weidevogels blijven kennelijk verder van bosranden dan van houtwallen, wellicht omdat bossen als schuilplaats voor predatoren dienen.

Het 'grootste bos' heeft bij Steenwijk een negatief effect op randvogels. In Twente is een negatief effect van de bosrijke stuwwal vastgesteld. Mogelijk dat randvogels ook grote boscomplexen in hun omgeving mijden. Er is nl. in Twente wel een zwak positief verband gevonden tussen de lengte aan bosrand in een proefvlak en het aantal randvogels.

Tabel 4.15. De dichtheid per km^2 landschap van vier soorten houtwalvogels bij toenemende hoeveelheid bos. In de klasse 1-2 ha bos ontbreken voor deze soorten geschikte houtwallen (dit zijn met name houtwallen met een rijke ondergroei) vrijwel geheel.

bosoppervlakte (ha)	0-1	1-2	2-3	3-4	4-8
Heggemus	13	8	19	12	6
Spotvogel	8	3	8	3	3
Braamsluiper	7	3	6	5	2
Grasmus	14	4	14	11	6
Totaal	41	18	46	30	18

Houtwallen

De dichtheid van bosvogels in bos neemt toe als de hoeveelheid houtwallen in het proefvlak toeneemt. Bij Steenwijk is de invloed op indifferenten in bos ook positief, maar niet significant. Ook Van Dorp & Opdam (1987) hebben, na correctie voor bosoppervlakte en regionale variatie, een positief effect gevonden van de dichtheid aan houtwallen op de soortenrijkdom in kleine bosjes. Van Noorden (1986) stelde ook deze positieve invloed vast. De volgende oorzaken zouden hieraan ten grondslag kunnen liggen (Van Dorp & Opdam 1987, Van Noorden 1986, Schotman 1988):

-territoriumhouders in het bos maken mede gebruik van de houtwallen.Uit de territoriumkaarten blijkt dat dit veelvuldig voorkomt.
-de houtwallen dienen als 'reserve' voor het bos: wanneer er plekken in het bos vrijkomen, worden deze opgevuld door vogels die eerst een territorium in een houtwal hadden. Krebs (1971) heeft dit bijvoorbeeld vastgesteld voor koolmezen.
-houtwallen dienen als dispersiebanen voor bosvogels en verkleinen zo de isolatie van bosjes (zie hiervoor).

De reactie van houtwalvogels in bos en weidevogels op een toenemende hoeveelheid houtwallen is echter negatief. Voor de houtwalvogels geldt dat zij blijk-

baar houtwallen als biotoop boven bos verkiezen: de houtwallen 'zuigen' de vogels weg uit het bos. Weidevogels prefereren grote open ruimten als woonplaats; het is dan ook niet verwonderlijk dat ze negatief reageren op een toename van de lengte aan houtwallen. De reactie op houtwallen is echter niet zo sterk als op bos.

Erven

In Twente reageerden bos- en houtwalvogels negatief op het aantal erven binnen het proefvlak. Dat vogels door erven worden aangetrokken is onwaarschijnlijk; dit zou met name bij de indifferenten kunnen gebeuren en die groep vertoont nu juist geen effect. De mogelijke oorzaken van het negatieve effect van erven zouden kunnen liggen in een grotere onrust en slechtere kwaliteit van de begroeiing bij erven (Schotman 1988).

Opvallend genoeg is bij Steenwijk geen negatief effect van erven vastgesteld. Het aantal indifferenten in houtwallen werd zelfs enigszins positief beïnvloed door het aantal erven in de omgeving. Arnold (1983) vond in Cambridgeshire dat 's winters de oppervlakte aan tuinen rondom zijn kleine steekproefgebieden van 5 ha de belangrijkste variabele was die de aantallen vogels in de proefvlakken bepaalde.

Het omgevingseffect van erven is dus dubbelzinnig. Enerzijds kan het aantal bos- en houtwalvogels kleiner worden, anderszijds is het voor veel soorten een belangrijk toevluchtsoord in de winter. Wellicht speelt het verschil tussen de erven in de twee onderzoekgebieden hier ook een rol.

Landgebruik

In Twente had het landgebruik geen significante invloed op de vogels in de proefvlakken. Bij Steenwijk werd het landgebruik daarom niet gemeten t.b.v. de regressiemodellen; de verschillen tussen de proefvlakken waren verder gering. Van der Mijn (1987) heeft echter vastgesteld dat wanneer een houtwalsector aan extensief gebruikte grond lag, hier meer vogels zaten. In het geval er sprake was van intensief grondgebruik, maakte het niet uit of de houtwal aan een maisakker dan wel aan grasland grensde.

5 DISCUSSIE EN CONCLUSIES

5.1 Discussie

De vogelbevolking van het kleinschalige cultuurlandschap met opgaande begroeiing in de vorm van bosjes en houtwallen is niet te beschouwen als een verarmde bosvogelgemeenschap. Ook Gromadzki (1970) en Osborne (1982) concluderen dit. De combinatie van open veld en opgaande begroeiing leidt tot een geheel eigen broedvogelgemeenschap met zijn eigen karakteristieke soorten. Dit komt het best tot uitdrukking in gebieden met een extensief grondgebruik, zoals westelijk Polen. Gromadzki (1970) stelde daar vast dat in de kleinere landschapselementen de vogelbevolking nog veel weg had van een open veldgemeenschap en dat naarmate de grootte van het landschapselement toenam deze meer op een bosvogelgemeenschap ging lijken. De typische soort van het genoemde gebied was de ortolaan. In Twente is door verandering van de gewasteelt deze soort geheel uit de agrarische gebieden verdwenen en is de geelgors te beschouwen als kenmerkend voor het onderzochte landschapstype. Door inkrimping van het areaal is de Geelgors in slechts tien jaar geheel verdwenen bij Steenwijk (mond. med. A.J. van Dijk) en ekster en zwarte kraai zijn daar nu de kenmerkende soorten te noemen van het kleinschalige landschap met bosjes en houtwallen.

De vogeldichtheid in de begroeiingselementen is hoog in vergelijking met grotere bosgebieden (zie o.a. Schotman 1988 en Gromadzki 1970). Door de combinatie van open veld-, rand- en bossoorten is de soortenrijkdom ook groot; alleen de soorten van grote bosgebieden en extensieve weidegebieden ontbreken in het kleinschalige cultuurlandschap. De afzonderlijke bosjes zijn echter relatief arm aan bosvogelsoorten en vormen een instabiel milieu, waardoor lokale extenctie van soorten veelvuldig optreedt en wel vaker naarmate het bosje kleiner wordt (Van Noorden 1986).

Over het algemeen is het aanbod aan geschikt habitat belangrijker dan de invloed van de omgeving. Van Dorp & Jongman (1987) stelden vast dat de oppervlakte van een bosje belangrijker is voor de soortenrijkdom dan de mate van geïsoleerdheid. Ook Arnold (1983) vond dat de karakteristieken van het plot over het algemeen meer variantie verklaarden dan die van de omgeving. Voor veel soorten is de aanwezigheid in bosjes in sterke mate afhankelijk van de

grootte (Van Dorp 1986, Van Dorp & Jongman 1987, Van Dorp & Opdam 1987, Opdam et al. 1985). Wel kan het per soort van gebied tot gebied verschillen. In Twente komt de Grote Lijster bijvoorbeeld in vrijwel alle proefvlakken voor, terwijl in Polen deze soort kenmerkend is voor grotere bosgebieden (gromadzki 1970). Een vrij sterke reductie van de dichtheid aan houtwallen hoeft niert altijd te leiden tot een verarming van de vogelbevolking. Op een farm in Norfolk, waar in een periode van tien jaar één derde van alle interne houtwallen werd verwijderd (van 90 naar 60 m/ha, wat nog steeds een hoge dichtheid is), nam het aantal vogels niet af; wel traden er grote varanderingen op in de soortensamenstelling (Bull et al. 1976). Rand- en weidevogels profiteerden van de ingreep, een aantal vogelsoorten van opgaande begroeiing nam af.

De resultaten van dit onderzoek laten zien dat voor de kwaliteit van een habitatplek niet alleen lokale factoren als vegetatiestructuur en oppervlak een rol spelen, maar dat omgevingsfactoren ook een woordje meespreken. De populaties van de afzonderlijke landschapselementen zijn niet te beschouwen als op zichzelf staand: er vindt uitwisseling in de vorm van dispersie plaats tussen de landschapselementen en met grote brongebieden. De populaties van de afzonderlijke landschapselementen zijn zodoende te beschouwen als subpopulaties van een groter geheel, de metapopulatie (Opdam 1987). Begrippen als isolatie en ecologische infrastructuur krijgen des te meer betekenis als men bedenkt dat het overleven van een soort in een landschapselement niet alleen afhankelijk is van de habitatfactoren ter plaatse; het kan zelfs volstrekt afhankelijk zijn van interacties met subpopulaties elders in het landschap (Opdam 1987). Naast de invloed van het stelsel van bosjes en houtwallen als ecologische infrastructuur op dispersiebewegingen speelt het ook een geleidende rol bij de dagelijkse pendelbewegingen tussen broed- en foerageergebied.

Een toename van de hoeveelheid bos en houtwallen heeft, naast de positieve invloed op dispersie en pendelbewegingen, ook negatieve kanten. Het aantal weidevogels loopt sterk terug bij een toenemende geslotenheid van het landschap en het aantal houtwalvogels in houtwallen neemt af naarmate het landschap bosrijker wordt. Ook kunnen als gevolg van preferenties veranderingen in de dichtheid optreden: doordat bosvogels bos verkiezen boven houtwallen, is de dichtheid in houtwallen lager als er veel bos in de buurt is (Arnold 1983, Schotman 1988, dit rapport). Aanwijzingen dat het bos een positieve invloed heeft op de dichtheid in houtwallen zijn nog niet gevonden; wellicht is dit wel het geval na

een reeks zachte winters. Wel zijn er in de literatuur aanwijzingen te vinden dat houtwallen kunnen dienen om het broedvogeloverschot van bossen op te vangen. Benson & Williamson (1972) hebben dit bijvoorbeeld beschreven voor de Winterkoning. Osborne (1982) stelde dit verschijnsel vast bij de Vink.

Hakwallen

De sterke aanwezigheid van hakwallen en hakbos in het onderzoekgebied heeft niet tot onoverkomelijke problemen bij de regressie-analyses geleid. Hakwallen zijn vrij arm aan soorten van opgaand bos en opgaande houtwallen en juist deze twee variabelen werden gebruikt voor de selectie van de proefvlakken. Ondanks het andersoortige landschap was zodoende een vergelijking met Twente, het doel van het onderzoek, wel mogelijk. In de regressiemodellen van drie (sub)groepen,nl. de houtwalvogels in houtwallen, de randvogels en de weidevogels,is de lengte aan hakwallen van significante invloed op de aantallen; bij de overige subgroepen werd de lengte aan opgaande houtwallen geselecteerd. In Denemarken bleek het ook nodig te zijn lage en hoge houtwallen te onderscheiden om tot goede resultaten te komen (Laursen 1980).

Hakwallen vormen een belangrijk biotoop voor vogels van lage, dichte begroeiingen (struweelvogels). Er is vrij veel bekend van vogels van hakbos, bijvoorbeeld grienden (o.a. Saris & Sierdsema 1987), essenhakhout (Opdam & Kalkhoven 1984) en tamme kastanje (Fuller & Moreton 1987), maar over hakwallen is minder bekend. In hakhout neemt over het algemeen de diversiteit van de vogelbevolking af bij toenemende leeftijd en is met name laag op het moment van de kroonsluiting. In het jonge hakhout vestigen zich met name soorten met smalle habitat-amplitude (Fuller & Moreton 1987). Een typische soort hiervan is de Grasmus. De Nederlandse hakwallen vormen nog een belangrijk biotoop voor deze soort. In de westelijke BRD (Mönig & MÜller 1987) en Zwitserland (Pfister et al. 1986) is de grasmus erg schaars. In het kanton Thurgau in Zwitserland is de grauwe klauwier bijvoorbeeld talrijker dan de grasmus.

De gevolgen van het kleinschalig afzetten van het houtwallen is niet zo desastreus voor de vogelbevolking als men zou verwachten. Uit onderzoek in Engeland (Lack 1987) is gebleken dat een klein deel van de vogels uitwijkt naar omringende heggen en de afname zodoende geringer is dan verwacht.



Landschappen met een hoge houtwaldichtheid herbergen extra veel houtwalvogels.



Een verhoging van de aantallen broedvogels kan ook bewerkstelligd worden door zoomvorming langs bossen en houtwallen en structuurverbetering. De foto toont een houtwal !

5.2 Conclusies

Het zonder meer toepassen van de Twentse modellen in het gebied bij Steenwijk is slechts voor drie tot vier subgroepen mogelijk. Dit zijn bosvogels en indifferenten in bos, houtwalvogels in houtwallen en erfvogels op erven. Voor de overige soortengroepen zijn de afwijkingen zo groot dat een klakkeloos gebruik van de modellen niet mogelijk is!

Wanneer dezelfde landschapsvariabelen, maar berekende coëfficienten gebruikt worden, geldt voor de meeste (sub)groepen dat de Twentse modellen het voorkomen van vogels in kleinschalig cultuurlandschap acceptabel beschrijven. Het voorkomen van bosvogels in bos is het beste te beschrijven. Voor indifferenten in houtwallen en randvogels zijn de Twentse modellen van minder waarde.

Zelfs bij een steekproef van slechts 25 proefvlakken is het mogelijk regressiemodellen met én een hoge verklarende waarde én hoge significanties te maken. Over het algemeen zijn bij Steenwijk dezelfde of deels vergelijkbare landschapsvariabelen van belang als in Twente. Een opmerkelijk verschil is de geringe invloed van erven op vogels van opgaande begroeiing bij Steenwijk; in Twente was het aantal vogels bij het grootste deel van de subgroepen lager als er erven in het proefvlak stonden.

Ten gevolge van een andere ligging ten opzichte van het diluvium en grote verschillen in vegetatiestructuur, wijkt de vogelbevolking in de onderzoekgebieden af ten aanzien van soortensamenstelling en dichtheden van de afzonderlijke soorten. Opvallend is, dat ondanks de grote verschillen op soortniveau, het totaal aantal vogels bij een vergelijkbare hoeveelheid bos en houtwallen in beide gebieden ongeveer hetzelfde is.

In de proefvlakken zijn maar weinig soorten aangetroffen die in hun voorkomen geheel gebonden zijn aan bos. De oppervlakten bos in de proefvlakken zijn echter klein; vogels die alleen voorkomen in grotere bosgebieden, zoals fluiter en zwarte specht, ontbreken (vrijwel) in de proefvlakken. Ook zijn er geen vogels gevonden die alleen in houtwallen voorkomen. Blijkbaar komen in het kleinschalige cultuurlandschap nauwelijks vogelsoorten voor die óf aan bos óf aan houtwallen gebonden zijn. Wel zijn duidelijke voorkeuren vast te stellen.

Evenals in Twente geldt dat de dichtheden in houtwallen hoger zijn dan in bos. Bij een zelfde oppervlakte opgaande begroeiing zullen, wanneer deze geheel als

houtwal is aangeplant, meer vogels een territorium bezetten dan wanneer alles bos is. Gezien de voorkeur van veel soorten voor bos boven houtwallen lijkt de kwaliteit van houtwallen als broedgebied voor met name de bosvogels echter lager te zijn dan bos. Voor de meeste vogels van opgaande begroeiing zou bos dan als een optimaal habitat te beschouwen zijn. Voor een beperkte groep vogels, de walvogels, geldt dat houtwallen, met name hakwallen, als optimaal habitat te beschouwen zijn.

Zowel bosvogels in bos als houtwalvogels profiteren van het hoger worden van de dichtheid aan houtwallen in het kleinschalige cultuurlandschap: de vogeldichtheid is extra hoog als er veel houtwallen zijn. Tevens is een zeker minimum aan houtwallen nodig van ca. 3 km per 100 ha voordat de aantallen vogels in houtwallen kunnen toenemen. Alleen voor weidevogels geldt dat zij in aantal afnemen als het landschap een meer besloten karakter krijgt.

5.3 Toepassingsmogelijkheden

Het gebruik van de regressiemodellen

Bij het gebruik van de modellen dienen we te bedenken dat deze alleen gebruikt kunnen worden binnen de grenzen van de gemeten landschapsvariabelen; extrapolatie is een hachelijke zaak. Een belangrijk gegeven is dat de modellen alleen van toepassing zijn op gebieden met bosjes én houtwallen. Wanneer bijvoorbeeld bos geheel ontbreekt in de omgeving, zijn de aantallen broedvogels in de houtwallen opmerkelijk lager dan in de onderzoekgebieden (Van Scharenburg 1987, Werkgroep Zuidelijk Westerkwartier 1980).

Het zonder meer toepassen van de Twentse modellen voor een gebied elders in Nederland anders dan voor bosvogels en indifferenten in bos lijkt niet verantwoord te zijn. In 4.3.1 en de conclusies is een uitgebreide bespreking van de bruikbaarheid te vinden. De resultaten hebben betrekking op de jaren 1986 en 1987, die volgden op een reeks strenge winters; de toepasbaarheid in andere jaren is nog niet bekend.

Uitkomsten van het onderzoek

De resultaten van het onderzoek laten zien dat de dichtheden van vogels in

houtwallen enkele malen hoger liggen dan in bos (Tabel 4.6). Evenzo zijn de dichtheden in kleine bosjes hoger dan in grotere (Fig. 4.6). Bij een zelfde percentage opgaande begroeiing zullen in een landschap met alleen houtwallen meer vogels zitten dan in een landschap met bosjes en houtwallen of enkel bosjes. Echter, zoals eerder opgemerkt, gaat dit alleen op voor een landschap waar in de wijde omgeving ook bos aanwezig is. Blijkbaar speelt de aanwezigheid van bossen een belangrijke rol bij de vogeldichtheid in houtwallen.

Gezien de voorkeur van veel vogelsoorten voor bos boven houtwallen (Fig. 4.3 en 4.4, Tabel 4.7 en 4.8), lijkt bos een beter habitat te zijn dan houtwallen. Zaken als stabiliteit van het milieu, broedsucces en predatiekans zouden hierbij een rol kunnen spelen. Een aantal vogelsoorten is in zijn voorkomen zelfs geheel beperkt tot bossen (Fig. 4.1). Naarmate een bosje groter wordt, zal het meer soorten bevatten. Deze soortensamenstelling is ook stabieler. Met name in kleine bosjes van 1-4 ha blijkt het een komen en gaan van soorten te zijn (Van Noorden 1986).

Bij de keuze tussen bos en houtwallen spelen dus diverse zaken een rol. Zoveel mogelijk houtwallen leidt tot veel vogels, maar weinig soorten en instabiele populaties. Bij een keuze van zo groot mogelijke bosjes zullen soortenrijkdom en stabiliteit van de vogelbevolking hoog zijn, maar het aantal vogels per ha opgaande begroeiing lager. Verder zullen soorten met een duidelijke voorkeur voorhoutwallen, zoals grasmus en braamsluiper, in landschappen met uitsluitend bos schaars zijn. Voor deze, uit natuurbeschermingsoogpunt interessante, vogels verdient het aanbeveling landschappen te creëren met een hoge dichtheid aan houtwallen (hakwallen) en weinig bos (zie o.a. Tabel 4.14 en 4.15). Het Aaltens Goor is hiervan een mooi voorbeeld (mond. med. R. Kwak). Ook randvogels profiteren sterk van de aanwezigheid van houtwallen. Pas boven een dichtheid van 3 km/100 ha is het zinvol meer houtwallen aan te planten om het aantal vogels daarin te vergroten (Fig. 4.9).

Het belang van de aanwezigheid van bos en houtwallen is niet los te zien van elkaar. In een bosje zullen meer vogels zitten als het in een landschap met houtwallen ligt (Tabel 4.12, Schotman 1988). In een houtwal zullen minder vogels zitten als er bos als beter habitat (voor bosvogels) dan wel actief gemeden habitat (enkele soorten houtwalvogels) in de buurt ligt (Arnold 1983, Schotman 1988, dit rapport). Verder zullen in geïsoleerd liggende bosjes en houtwallen minder vogels (dichtheden en soorten) voorkomen dan in bosjes en wallen

in een meer gesloten landschap. Met betrekking tot de soortensamenstelling is de te kiezen landschapsstructuur dan ook afhankelijk van de vogelgroep waarop men het accent wil leggen: isolatiegevoelige, wat tot een landschap met diverse kleine bosjes en houtwallen leidt, oppervlaktegevoelige, wat tot enkele grote bossen leidt (Van Dorp & Jongman 1987) of houtwalvogels, wat een landschap met een hoge dichtheid aan houtwallen en weinig bos tot gevolg heeft.

De invloed van erven op vogels van opgaande begroeiing is niet overal hetzelfde. In Twente had de aanwezigheid van erven een sterk negatieve invloed, bij Steenwijk kon geen invloed worden vastgesteld en in Engeland vond Arnold (1983) in de winter een positieve invloed. Toepassing van de uitkomsten van de modellen wat betreft de invloed van erven elders in Nederland is dan ook vooralsnog niet mogelijk. Wel staat vast dat erven een niet onaanzienlijk deel van de vogelbevolking in kleinschalige cultuurlandschappen kunnen herbergen (zie 4.3.4).

Uit het Twentse onderzoek is geen significante invloed van het grondgebruik naar voren gekomen. Van der Mijn (1987) stelde echter wel vast dat houtwallen bij extensief gebruikte gronden meer vogels bevatten. In Thurgau (Zwitserland) werd een optimum van 40–50% akker gevonden (Pfister et al. 1986).

Het streven naar zoveel mogelijk vogels van opgaande begroeiing leidt tot een sterke afname van het aantal weidevogels. Alleen de Kievit en de Scholekster kunnen zich vrij lang handhaven bij het beslotener worden van het landschap. Het is dus niet mogelijk een landschap te creëren dat zowel voor vogels van opgaande begroeiing als voor weidevogels optimaal is.

De praktijk

Doordat houtwallen in het huidige boerenbedrijf geen functie meer vervullen en opbrengstderving tot gevolg hebben (Gelderblom et al. 1985) verdwijnen ze langzaam maar zeker uit het Nederlandse cultuurlandschap. Ruilverkavelingen, zoals in Aalten, waar tegen deze trend in harde voorwaarden aan deze ontwikkelingen werden gesteld, bleken niet het gewenste resultaat te hebben. Grote landschapselementen zoals grotere bosjes en houtwallen langs wegen en waterlopen bleven behouden, de overige kleine landschapselementen verdwenen (Overmars 1986). Overmars stelt als oplossing voor landschapselementen als grotere natuurgebieden en houtwallen langs wegen en waterlopen, die als frame

voor het landschap kunnen dienen in handen van de rijksoverheid te laten. Het flexibele patroon van de secundaire, particuliere beplantingen zou dan vanuit de stabiele, primaire elementen (her)bevolkt kunnen worden. Het is echter de vraag of de hoeveelheid houtwallen die op deze manier overblijft voor houtwalvogels nog wel enige betekenis heeft.

Gezien de geringe kwetsbaarheid van bosjes voor landbouwingrepen ten opzichte van houtwallen, met name de smallere, verdient het aanbeveling zoveel mogelijk grotere bosjes als frame voor het gesloten cultuurlandschap te creëren. Het creëren van natuurgebieden met een zeer hoge dichtheid aan hout- en hakwallen, zoals het Aaltens Goor, zou dan soelaas kunnen bieden aan de houtwalvogels. De natuurtechniek biedt ook goede mogelijkheden om bijvoorbeeld de kwaliteit van waterlopen en hun begeleidende begroeiing voor de natuur optimaal te maken (Van Wijland 1986). Met name in bosjes valt te denken aan het vergroten van de lagendiversiteit en de horizontale diversiteit van de begroeiing. Hierdoor kunnen veel meer soorten gebruik maken van dezelfde oppervlakte opgaande begroeiing en nemen de dichtheden ook toe (Opdam & Schotman 1986). Ook het maken van zomen bij bossen zou tot een sterke verhoging van de diversiteit van de vogelbevolking kunnen leiden. Momenteel is de overgang van bos naar cultuurgrond zeer scherp. In deze zomen zouden veel vogels van struwelen, waaronder de in dit onderzoek voor hakwallen typerende vogels als grasmus grasmus en braamsluiper, een plaatsje kunnen vinden.

Aanbevelingen voor toekomstig onderzoek

Zowel op Nederlandse als Europese schaal kunnen, tenminste bij een aantal soorten, kern- en randgebieden worden onderscheiden (Hengeveld 1983, Opdam & Schotman 1985). Bij het interpreteren van verbanden tussen vogels en habitat dient men zich rekenschap te geven van de positie van het onderzochte gebied binnen het verspreidingsgebied van de soort (Opdam & Schotman 1985). Dit onderzoek is een eerste poging om deze regionale invloeden te kwantificeren. Het verdient aanbeveling in de toekomst algemene modellen te ontwikkelen met de mogelijkheid van regionale correcties. Als basis voor de te onderscheiden regio's zou gebruik gemaakt kunnen worden van de broedvogeldistricten (Kwak & Reijrink 1984).

Een ander punt van toekomstig onderzoek zou het bepalen van het relatieve belang van oppervlakte en vegetatiestuctuur kunnen zijn. Het is op dit moment nog niet bekend wat een grotere invloed op de vogelbevolking heeft. Kennis hiervan is echter van groot belang voor het natuurbeheer.

LITERATUUR

Alvey, N., N. Galway & P. Lane. 1982. An introduction to Genstat. Academic Press, Londen.

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.

Baerselman, F. 1986. De plaats van kleine landschapselementen in het natuurbeschermingsbeleid van de rijksoverheid. In: P. Opdam, T.A.W. van Rossum & T.C. Coenen (red.); Ecologie van kleine landschapselementen. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum. p. 11–13.

Benson, G.B.B. & K. Williamson 1972. Breeding birds of a mixed farm in Suffolk. Bird Study 19: 35–50.

Braak, C.J.F. ter & A. Groeneveld 1982. Subsel. Rapport instituut TNO voor Wiskunde, Informatieverwerking en Statistiek, Wageningen.

Bull, A.L., C.J. Mead & K. Williamson 1976. Bird life on a Norfolk farm in relation to agricultural changes. Bird Study 23: 162–182.

Cnossen, J. 1971. De bodem van Friesland. Stiboka, Wageningen.

Dorp, D. van 1986. Bosvogels in kleine bossen: betekenis van oppervlakte, onderlinge afstand en aanwezigheid van houtwallen. In: P. Opdam, T.A.W. van Rossum & T.C. Coenen (red.); Ecologie van kleine landschapselementen. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum. p. 29–43.

Dorp, D. van & R.H.G. Jongman 1987. Bosvogels en landschapsplannen. Landschap 4: 82–93.

Dorp, D. van & P.F.M. Opdam 1987. Effects of patch size, isolation and regional abundance on forest bird communities. Landscape Ecology 1: 59–73.

Fuller, R.J. & B.D. Moreton 1987. Breeding bird populations of Kentish Sweet Chestnut (Castanea sativa) coppice in relation to age and structure of the coppice. J. of Appl. Ecol. 24: 13–27.

Gelderblom, L., R. Kuijsters & L. Meijssen 1985. Ekologische infrastructuur en landinrichting. Landbouwhogeschool, Wageningen.

Gerritsen, G.J. 1979. Twente, broedvogels van begroeiingselementen. PPD Overijssel, Zwolle.

Gromadzki, M. 1970. Breeding communities of birds in mid-field afforested areas. Ekologia Polska 18: 307–350.

Hengeveld, R. 1983. Ecologische en geografische eigenschappen van soortsarealen. Vakbl. Biol. 63: 288-293.

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.

Jongman, R.H., C.J.F ter Braak & O.F.R. van Tongeren 1987. Data analysis in community and landscape ecology. Pudoc, Wageningen,

Krebs, J.R. 1971. Territory and breeding density in the Great Tit. Ecology 52: 2-22.

Kwak, R & J. Grotenhuis 1979. Biotoopkeus van broedvogels in de Achterhoekse houtwallen. Het Vogeljaar 27: 239-249. Kwak, R.G.M. & L.A.F. Reijrink 1984. Broedvogeldistricten van Nederland en de samenhang met het landschap. Landschap 1: 251-260.

Lack, P.C. 1987. The effects of severe hedge cutting on a breeding bird population. Bird Study 34: 139-146.

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. Berichte der Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege. Beiheft 3, Tl. 2. Laufen. p. 127-134.

Laursen, K. 1980. Fuglenes fordeling i landbrugsomrader. Dansk tidsskr. for Orn. 74: 11-26.

Matthysen, E. & K.H. Smidt 1987. Natal dispersal in the Nuthatch. Ornis Scandinavica 18: 313-316.

Mijn, F. van der 1987. Broedvogels in houtwallen: de rol van houtwalstructuur en aangrenzend grondgebruik. Intern rapport 87/36, RIN-Leersum.

Mönig, R & A. Müller 1987. Habitatwahl und Bestandssituation der Grasmücken (Gattung Sylvia) in Wuppertal: erste Ergebnisse. Jber. naturwiss. Ver. Wuppertal 40: 56-61.

Noorden, B. van 1986. Dynamiek en dichtheid van bosvogels in geïsoleerde loofbosfragmenten. RIN-rapport 86/19. RIN, Leersum.

Noorden, B. van, P. Opdam & A.Schotman 1988. Dichtheid van bosvogels in geïsoleerde loofbosjes. Limosa 61: 19-25.

Nooren, M.J. 1981. Ouderdom en cultuurhistorische waarden van houtwallen en heggen in Nederland. RIN-rapport 81/13. RIN, Arnhem.

O'Conner, R.J. & M. Shrubb 1986. Farming and birds. Cambridge University Press, Cambridge.

Opdam, P. 1986. Eilandtheorie, ecologische infrastructuur en kleine landschapselementen; nu het onderzoek nog. In: P. Opdam, T.A.W. van Rossum, T.C. Coenen (eds.): Ecologie van kleine landschapselementen. Rijksinstituut voor natuurbeheer, Leersum. p. 7–9.

Opdam, P. 1987. De metapopulatie: model van een populatie in een versnipperd landschap. Landschap 4: 289–306

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

Opdam, P.F.M., J.T.R. Kalkhoven & J. Philippona 1984. Verband tussen broedvogelgemeenschappen en begroeiing in een landschap bij Amerongen. Pudoc, Wageningen. Opdam, P., G. Rijsdijk & F. Hustings 1985. Bird communities in small woods in an agricultural landscape: effects of area and isolation. Biol. Consev. 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 Bosbouwtijdschrift 58: 21–33.

Opdam, P. & A. Schotman 1987. Small woods in rural landscape as habitat islands for woodland birds. Acta Oecologica 8: 269–274.

Osborne, P. 1984. Bird numbers and habitat characteristics in farmland hedgerows. J. of Appl. Ecol. 21: 63–82.

Osborne, P. 1982. Some effects of Dutch elm disease on nesting farmlandbirds. Bird Study 29: 2–16.

Overmars, W. 1986. Houtwallen aan de wandel. In: P. Opdam, T.A.W. van Rossum & T.C. Coenen (red.); Ecologie van kleine landschapselementen. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum. p. 77–84.

Patterson, I.J. 1980. Territorial behaviour and the limitation of population density. Ardea 68: 53–62.

Pfister, H.P., B. Naef-Daenzer & H. Blum 1986. Qualitative und quantitative Beziehungen zwischen Heckenvorkommen im Kanton Thurgau und ausgewählten Heckenbrütern: Neuntöter, Goldammer, Dorngrasmücke, Mönchsgrasmücke und Gartengrasmücke. Der Ornithologischer Beobachter 83: 7–31.

Prop, D. & R. Veldkamp 1987. Broedvogels van de Weerribben. SBB-rapport 1987–22. Utrecht.

Puchstein, K. 1980. Zur Vogelwelt der schleswig-holsteinischen Knicklandschaft mit einer ornitho-ökologischen Bewertung der Knickstructuren. Corax 8: 62-106.

Saris, F & H. Sierdsema 1987. Avifauna van de Biesbosch. SBB-rapport 20-3-1987, Tilburg.

Scharenburg, C.W.M. van 1987. Broedvogels van opgaande landschapselementen in Zuidwest-Groningen. Landschap 4: 94-106.

Schotman, A. 1988. Tussen bos en houtwal: broedvogels in een Twents cultuurlandschap. RIN-rapport 88/37. RIN, Leersum.

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.

Werkgroep Zuidelijk Westerkwartier 1980. Houtsingels van het zuidelijk Westerkwartier en hun broedvogels. Relatieonderzoek ZWK 1980.

Wijland, F. van 1986. Natuurtechniek in de landinrichting: een betere toekomst voor kleine landschapselementen ? In: P. Opdam, T.A.W. van Rossum & T.C. Coenen (red.); Ecologie van kleine landschapselementen. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum. p. 67-74.

Yahner, R.H. 1983. Seasonal dynamics, habitat relationships, and management of avifauna in farmstead shelterbelts. J. Wildl. Manage. 47: 85-104.

BIJLAGE 1. Waarden van de landschapsvariabelen per proefvlak (=blok)
Zie par. 3.2.2 voor de verklaring van de afkortingen.

BLOK	BOSTOT	BOSOPG	HAKBOS	BOSR	TOTLIJN	LIJNOPG	TOTHAK	ERF	HUIS	BOER	W_ERFSUM
1	0.1	0.1	0.0	144	1014	718	296	8.0	6.0	2.0	550
2	1.4	1.4	0.0	557	316	316	0	7.0	3.0	4.0	1007
3	0.4	0.4	0.0	133	1328	1328	0	1.3	1.0	0.3	169
4	0.3	0.3	0.0	207	1884	1011	873	2.0	2.0	0.0	238
5	1.5	1.5	0.0	493	332	332	0	1.0	1.0	0.0	0
6	1.7	1.7	0.0	609	1154	1011	143	3.0	1.0	2.0	264
7	1.9	1.9	0.0	688	477	225	252	7.0	3.0	4.0	330
8	2.6	2.6	0.0	996	1218	1002	216	10.0	8.0	2.0	250
9	4.0	3.5	0.5	592	364	327	37	2.0	1.0	1.0	218
10	3.7	3.5	0.2	770	1366	888	478	0.0	0.0	0.0	0
11	2.1	2.1	0.0	535	1055	1019	36	6.0	3.0	3.0	48
12	2.5	2.5	0.0	466	1794	1794	0	6.8	5.8	1.0	107
13	4.2	4.1	0.1	1327	590	590	0	5.0	3.0	2.0	266
14	7.5	7.5	0.0	2058	626	626	0	3.0	1.0	2.0	114
15	5.6	3.7	1.9	1631	1233	929	304	0.8	0.0	0.8	55
16	5.3	5.3	0.0	1498	1426	1261	165	1.8	1.8	0.0	0
17	0.7	0.7	0.0	279	1093	426	667	11.3	7.0	4.3	950
18	0.3	0.3	0.0	150	1469	561	908	0.8	0.5	0.3	180
19	3.1	3.1	0.0	708	801	684	117	7.8	3.5	4.3	372
20	2.0	2.0	0.0	269	3143	1440	1703	15.0	13.0	2.0	47
21	8.7	3.8	4.9	2128	1860	1656	204	6.0	6.0	0.0	476
22	3.2	3.2	0.0	930	1073	616	457	6.0	6.0	0.0	1914
23	4.2	4.0	0.2	1236	1287	389	898	1.0	1.0	0.0	114
24	5.8	5.8	0.0	1895	1507	1104	403	6.5	3.5	3.0	0
25	5.7	5.7	0.0	1187	1539	722	817	10.0	8.0	2.0	748

BIJLAGE 1. vervolg

BLOK	NAALD	RUIMTE	BOS	BOSOMG	BOSROMG	WALOMG	ERFOMG	AFST	TYPE 1	2	3
1	0.0	73.5	0.1	7.4	1784	5493	17	900	1	0	0
2	0.0	49.5	3.6	3.0	635	5505	23	1250	1	0	0
3	0.0	14.9	8.0	6.6	1317	4262	45	1950	1	0	0
4	0.0	20.6	0.4	12.6	2930	8167	51	5000	0	1	0
5	0.6	77.3	1.5	7.2	1510	4000	31	1300	1	0	0
6	0.0	45.4	8.6	11.7	2234	4724	27	750	1	0	0
7	0.0	53.3	1.6	5.0	1727	8199	65	2025	1	0	0
8	0.0	23.0	2.1	17.5	3065	5026	123	3325	0	1	0
9	0.0	15.3	8.0	3.8	858	5237	35	1450	1	0	0
10	0.7	13.1	18.9	23.9	5720	6817	35	3900	0	1	0
11	0.1	73.5	670.0	28.3	5230	2640	18	175	1	0	0
12	0.0	4.0	9.0	7.8	2510	5980	39	5400	0	1	0
13	0.0	53.3	4.3	3.9	2003	6037	51	2075	1	0	0
14	5.3	23.8	670.0	62.7	4905	1555	18	50	1	0	0
15	0.0	40.0	18.9	28.8	5183	3997	15	3750	0	1	0
16	0.0	6.0	13.2	19.6	6651	6664	26	4250	0	1	0
17	0.0	10.2	2.0	8.1	3982	16926	45	6550	0	0	1
18	0.0	40.0	1.4	3.2	1073	12316	265	7075	0	0	1
19	2.7	26.0	8.2	6.6	2145	8047	60	3025	0	0	1
20	0.0	2.9	1.4	1.9	954	9402	380	7050	0	0	1
21	0.0	1.7	7.1	18.2	5231	13068	46	6025	0	0	1
22	0.0	7.1	7.1	10.9	4259	16141	51	6050	0	0	1
23	0.0	7.3	5.3	28.0	4205	7990	45	4550	0	0	1
24	4.1	3.7	8.2	2.5	958	14378	44	3100	0	0	1
25	0.0	17.7	7.1	16.2	5993	12694	49	5600	0	0	1

BIJLAGE 2. Totaal aantal territoria per (sub)groep per proefvlak. 'B_' staat voor 'in bos', 'W_' voor 'in houtwallen' en 'E_' voor 'op erven'. 'T' betekent 'totaal'.
TOTVOPG: totaal aantal territoria van vogels van opgaande begroeiing
TOTEXPRE: totaal aantal territoria exclusief roofvogels

BLOK	B_BOSV	W_BOSV	E_BOSV	B_WALV	W_WALV	E_WALV	E_ERFV	B_IND	W_IND	E_IND
1	4.8	4.1	14.2	0.0	5.4	7.4	49.5	1.9	2.5	12.1
2	19.8	5.7	7.4	10.3	6.5	1.5	54.3	8.1	6.5	8.9
3	8.0	17.7	1.3	2.7	3.9	0.4	9.3	4.2	14.4	0.6
4	2.7	37.0	7.5	1.4	32.2	1.2	21.6	1.9	17.3	5.5
5	21.3	7.1	0.1	6.3	6.3	0.0	0.3	5.7	5.7	1.5
6	20.5	10.5	3.7	4.5	4.0	1.1	29.5	8.2	4.0	5.4
7	20.3	3.0	6.1	5.5	4.6	1.3	45.5	11.2	3.2	7.5
8	25.2	18.9	4.4	4.4	11.3	0.4	23.1	10.4	21.0	7.8
9	23.9	1.0	4.5	3.8	3.6	0.5	27.8	11.3	4.0	4.6
10	31.9	11.1	0.0	9.6	13.8	0.0	0.0	13.6	13.4	0.0
11	33.4	12.6	4.8	5.7	4.0	0.7	38.7	14.3	4.1	7.6
12	28.1	29.0	0.2	3.3	23.6	0.0	27.6	18.8	29.6	3.4
13	37.7	7.6	4.4	9.2	3.3	1.1	34.5	16.5	6.3	6.0
14	61.1	6.5	1.4	3.0	0.0	0.0	16.8	26.5	2.9	1.0
15	46.5	22.0	0.4	5.5	9.0	0.0	4.3	15.5	8.7	0.8
16	48.5	12.9	2.0	8.7	11.9	0.8	10.1	17.2	5.7	3.1
17	6.4	8.8	9.8	1.3	9.5	4.3	34.5	5.1	9.1	14.5
18	6.2	25.4	1.9	0.6	36.4	2.1	4.5	3.0	11.2	2.0
19	24.8	0.5	2.4	2.9	3.6	0.9	19.9	9.4	6.4	8.6
20	12.9	30.1	3.1	1.4	33.8	0.6	23.9	9.0	22.4	5.8
21	60.3	27.3	11.1	9.6	11.0	2.9	30.1	20.2	17.5	6.7
22	26.2	7.0	14.2	4.1	11.6	5.0	16.3	15.8	5.0	23.2
23	37.9	12.1	1.8	7.7	21.9	0.6	4.1	20.8	10.6	1.3
24	53.6	9.1	2.3	7.8	4.9	0.0	22.8	19.1	13.0	5.9
25	40.4	10.6	12.6	3.6	12.4	2.7	53.2	20.7	11.7	12.0

Bijlage 2. vervolg

BLOK	TBOSV	TWALV	TERFV	TIND	WEIDEV	RANDV	TOTVOPG	TOTEXPRE
1	23.1	12.8	59.0	16.5	4.2	10.0	45.9	109.1
2	32.9	18.3	56.7	23.5	4.0	9.9	61.1	121.8
3	27.0	7.0	15.9	19.2	10.9	7.3	41.3	68.1
4	47.2	34.8	28.9	24.7	2.0	11.1	93.1	124.0
5	28.5	12.6	3.1	12.9	10.2	6.5	47.6	60.9
6	34.7	9.6	32.7	17.6	1.9	9.0	53.3	87.9
7	29.4	11.4	47.3	21.9	1.2	10.7	51.5	100.0
8	48.5	16.1	26.0	39.2	2.0	10.3	74.9	102.9
9	29.4	7.9	28.1	19.9	2.7	4.8	42.1	72.9
10	43.0	23.4	2.1	27.0	0.0	10.1	76.5	78.6
11	50.8	10.4	43.2	26.0	3.1	4.4	65.6	111.9
12	57.3	26.9	31.4	51.8	0.4	10.6	94.8	126.6
13	49.7	13.6	38.0	28.8	1.2	8.6	71.9	111.1
14	69.0	3.0	18.9	30.4	0.9	3.4	75.4	95.2
15	68.9	14.5	6.7	25.0	1.1	8.8	92.2	100.0
16	63.4	21.4	15.9	26.0	0.8	10.8	95.6	112.3
17	25.0	15.1	40.1	28.7	2.8	10.1	50.2	93.1
18	33.5	39.1	6.8	16.2	2.0	11.2	83.8	92.6
19	27.7	7.4	22.2	24.4	1.4	8.2	43.3	66.9
20	46.1	35.8	44.1	37.2	1.4	16.6	98.5	144.0
21	98.7	23.5	32.4	44.4	0.1	14.5	136.7	169.2
22	47.4	20.7	17.9	44.0	1.0	13.3	81.4	100.3
23	51.8	30.2	7.0	32.7	0.5	8.1	90.1	97.6
24	65.0	12.7	25.1	38.0	0.3	9.2	86.9	112.3
25	63.6	18.7	58.0	44.4	2.2	12.9	95.2	155.4

Bijlage 3. Totaal aantal vogelsoorten per groep per proefvlak (=blok).

BLOK	BOSV	WALV	ERFV	IND	WEIDEV	RANDV	TOTAAL
1	10	7	6	5	3	4	35
2	12	6	8	5	3	5	39
3	15	4	5	5	3	4	36
4	13	7	7	5	1	5	38
5	13	5	3	6	4	5	36
6	14	4	6	4	3	5	36
7	14	4	6	4	3	5	36
8	16	5	7	4	1	4	37
9	14	6	6	5	2	4	37
10	17	6	4	4	0	6	37
11	20	5	8	6	3	3	45
12	18	6	5	6	1	5	41
13	16	5	8	6	2	4	41
14	19	1	7	5	1	2	35
15	20	4	4	4	3	5	40
16	16	6	5	4	1	5	37
17	13	5	9	6	2	3	38
18	13	6	5	5	1	6	36
19	13	5	7	4	2	3	34
20	16	6	6	6	1	5	40
21	19	6	8	5	1	4	43
22	18	8	7	5	1	5	44
23	19	6	4	5	1	4	39
24	19	5	7	5	1	3	40
25	18	5	8	5	2	3	41

Bijlage 4. Correlaties tussen de landschapsvariabelen onderling (a) en tussen de landschapsvariabelen en de vogelvariabelen (b). Zie par. 3.2.2 en par. 4.3.2 voor de gebruikte afkortingen.

a)

BOSTOT	1	1.0000									
BOSOPG	2	0.8985	1.0000								
HAKBOS	3	0.5728	0.1549	1.0000							
BOSR	4	0.9456	0.8671	0.5091	1.0000						
TOTLIJN	5	0.0463	-0.0455	0.1893	-0.0431	1.0000					
LIJNOPG	6	0.2147	0.0662	0.3596	0.1446	0.7373	1.0000				
TOTHAK	7	-0.1515	-0.1350	-0.0888	-0.2119	0.7218	0.0646	1.0000			
ERF	8	-0.0889	-0.0634	-0.0815	-0.1269	0.3313	0.1444	0.3415	1.0000		
HUIS	9	-0.0329	-0.0561	0.0308	-0.1072	0.5398	0.3172	0.4724	0.9300	1.0000	
BOER	10	-0.1613	-0.0456	-0.2778	-0.1019	-0.2873	-0.2998	-0.1173	0.6222	0.2909	1.0000
W_ERFSUM	11	-0.1089	-0.1288	-0.0045	-0.0967	-0.1819	-0.2975	0.0361	0.3426	0.3384	0.1711	1.0000
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11

Bijlage 4a. vervolg

NAALD	1	1.0000									
RUIMTE	2	-0.1328	1.0000								
BOS	3	0.4778	0.2491	1.0000							
BOSOMG	4	0.4482	-0.0598	0.7259	1.0000						
BOSROMG	5	-0.0077	-0.2487	0.3322	0.6803	1.0000					
WALOMG	6	-0.0633	-0.4918	-0.4147	-0.3731	0.0611	1.0000				
ERFOMG	7	-0.1403	-0.1936	-0.1784	-0.3067	-0.3478	0.2527	1.0000			
AFST	8	-0.3009	-0.6378	-0.4549	-0.2323	0.2002	0.7474	0.5331	1.0000		
TYPE1	9	0.0369	0.6895	0.3542	0.0090	-0.3822	-0.6058	-0.3151	-0.8530	1.0000	
TYPE2	10	-0.1779	-0.2471	-0.1529	0.1962	0.3846	-0.2330	-0.1113	0.2089	-0.4588	1.0000
TYPE3	11	0.1207	-0.4838	-0.2254	-0.1838	0.0478	0.8256	0.4206	0.6847	-0.6124	-0.4215	1.0000
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11

	B_BOSV	W_BOSV	E_BOSV	B_WALV	W_WALV	E_WALV	E_ERFV	B_IND	W_IND	E_IND	WEIDEV	RAND
BOSTOTLN	0.9373	-0.1515	-0.1401	0.5735	-0.2946	-0.3541	-0.1084	0.9073	-0.0110	-0.1176	-0.5315	-0.042
BOSOPGLN	0.8954	-0.2483	-0.1936	0.5337	-0.3093	-0.4007	-0.1000	0.9130	-0.0542	-0.0969	-0.5210	-0.110
HAKBOSLN	0.7001	0.1579	-0.1035	0.5284	-0.1638	-0.1550	-0.2574	0.4665	0.0603	-0.2774	-0.3417	0.093
TOTLYNLN	0.0270	0.7289	0.0300	-0.2551	0.6194	0.0607	-0.1987	0.0867	0.6602	-0.0201	-0.3483	0.592
LIJNOPG	0.2153	0.6804	-0.1483	-0.0054	0.2784	-0.1804	-0.1152	0.1857	0.7004	-0.1980	-0.1548	0.371
TOTHAKLN	-0.1115	0.2119	0.3222	-0.2274	0.4469	0.3273	-0.0489	-0.1057	0.0897	0.2871	-0.4802	0.540
HUISLN	-0.1097	0.0945	0.5993	-0.2308	0.1051	0.4511	0.6112	0.0244	0.3457	0.6743	-0.1444	0.553
BOERLN	-0.0846	-0.4210	0.1434	-0.1557	-0.4040	0.0759	0.6828	-0.0493	-0.2105	0.3047	-0.1010	-0.148
ERFLN	-0.0691	-0.0819	0.5461	-0.2271	-0.1014	0.3865	0.7453	0.0411	0.1604	0.6643	-0.1780	0.374
W_ERFLN	-0.3210	-0.0270	0.6351	-0.3921	-0.0067	0.5372	0.5546	-0.1565	-0.0624	0.5711	-0.0577	0.183
NAALDLN	0.4481	-0.3252	-0.3239	0.0428	-0.3415	-0.3036	-0.2016	0.3623	-0.1701	-0.1814	-0.1367	-0.409
BOSRLN	0.9259	-0.2313	-0.0939	0.6631	-0.3797	-0.3106	-0.0661	0.8607	-0.1264	-0.0478	-0.5312	-0.084
OPGBGRLN	0.8504	0.1679	-0.0709	0.3948	0.0058	-0.2966	-0.1510	0.8558	0.2430	-0.0958	-0.6205	0.139
OPGEXLN	0.7918	0.0880	-0.1128	0.3323	0.0236	-0.3360	-0.1344	0.8594	0.2263	-0.0595	-0.6181	0.089
BOSLN	0.5990	-0.1691	-0.2814	0.2027	-0.3956	-0.3618	-0.0987	0.6031	-0.2462	-0.2125	-0.1673	-0.569
RUIMTELN	-0.3256	-0.3932	-0.0171	-0.1099	-0.3550	0.0654	0.2080	-0.4172	-0.6017	-0.0491	0.3972	-0.500
BOSOMGLN	0.5057	0.0573	-0.0569	0.1456	-0.1627	-0.1064	-0.2617	0.4965	-0.1092	-0.1724	-0.2153	-0.291
BOSROMG	0.5585	0.0833	0.1245	0.2620	-0.0556	0.0410	-0.1554	0.5575	-0.0477	0.0413	-0.3778	0.047
WALOMGLN	-0.1596	0.1449	0.4561	-0.0362	0.4070	0.4287	0.1035	-0.0988	0.2626	0.5063	-0.3051	0.732
ERFOMGLN	-0.3539	0.4093	-0.0527	-0.3155	0.6590	-0.0517	-0.1296	-0.2498	0.4978	0.0512	-0.1212	0.576
AFST	-0.0986	0.5798	0.1866	-0.1909	0.7532	0.1993	-0.2024	0.0172	0.5880	0.2207	-0.3644	0.772
TYPE1	-0.1476	-0.5001	-0.0139	0.0501	-0.6035	-0.0092	0.3370	-0.1913	-0.5822	-0.1134	0.5215	-0.597
TYPE3	0.0791	0.0807	0.2967	-0.1457	0.3442	0.2963	-0.0394	0.1525	0.1783	0.3887	-0.2911	0.496

Bijlage 5. Aantal territoria per 100 ha landschap in het Steenwijkse en Twentse onderzoekgebied 1: Steenwijk, n = 25, totaal 625 ha landschap (1987) 2: Twente, n = 40, totaal 1000 ha landschap (1986). Totaal aantal soorten: 84
*: geen reële dichtheid

	1	2		1	2
Roerdomp	0.2*	-	Veldleeuwerik	-	1.1
Wilde eend	4.9	2.0	Boerenzwaluw	7.7	10.0
Wespendief	-	0.1*	Huiszwaluw	-	5.4
Havik	0.2	0.3	Boompieper	2.3	1.2
Sperwer	0.6	0.3	Gr. gele kwikstaart	-	0.1
Buizerd	0.5	1.2	Witte kwikstaart	6.1	6.4
Torenvalk	-	0.4	Winterkoning	10.7	7.7
Boomvalk	0.2	0.3	Heggemus	11.4	5.9
Patrijs	-	1.1	Roodborst	23.2	17.0
Fazant	4.3	3.2	Nachtegaal	0.2	1.9
Kwartel	-	0.1	Zwarte roodstaart	0.6	1.8
Waterhoen	-	0.1	Gebr. roodstaart	3.8	8.1
Scholekster	5.1	1.0	Merel	23.4	31.4
Kievit	2.7	6.5	Zanglijster	3.3	6.2
Houtsnip	-	0.6*	Grote lijster	2.5	3.5
Grutto	1.3	0.8	Sprinkhaanrietzanger	0.2	-
Wulp	0.8	1.6	Bosrietzanger	0.3	1.5
Tureluur	0.1	0.3	Kleine karekiet	0.2	0.1
Holenduif	3.2	4.5	Spotvogel	4.7	2.1
Houtduif	18.2	20.5	Braamsluiper	4.3	0.5
Turkse tortel	3.5	1.4	Grasmus	9.8	6.6
Torteldulf	3.0	3.0	Tuinfluiter	29.9	32.8
Koekoek	0.7	0.9	Zwartkop	8.6	8.7
Kerkuil	0.16	0.27	Fluiter	-	0.3
Steenuil	-	0.5*	Tjiftjaf	24.5	20.4
Bosuil	-	1.0	Fitis	52.2	6.9
Ransuil	0.6	0.6	Goudhaantje	-	0.4
Groene specht	0.1*	0.3*	Grauwe vliegenvanger	5.6	9.3
Zwarte specht	0.1*	0.4*	Bonte vlietenvanger	4.7	3.7
Grote bonte specht	4.3	3.9	Staartmees	5.6	3.6
Kleine bonte specht	-	0.7	Glanskop	1.4	3.2
Matkop	5.4	2.3	Spreeuw	36.9	23.7
Kuifmees	0.5	0.4	Huismus	24.1	16.5
Zwarte mees	0.7	0.2	Ringmus	24.3	11.2
Pimpelmees	20.8	16.1	Vink	21.2	31.8
Koolmees	39.1	25.2	Groenling	0.3	0.1
Boomklever	0.2	0.3	Kneu	2.7	1.3
Boomkruiper	3.8	4.5	Goudvink	3.0	0.2
Wielewaal	0.5	1.5	Appelvink	1.2	1.5
Vlaamse gaai	5.7	4.5	Geelgors	0.2	5.1
Ekster	13.2	3.1	Rietgors	0.2	-
Kauw	4.5	9.0			
Roek	1.1*	-	Totaal	419	429
Zwarte kraai	11.5	5.0	Aantal soorten	71	81

Bijlage 6. Aantal territoria per soort per proefvlak. De rijen zijn de 25 proefvlakken. De nummmers boven de kolommen corresponderen met de volgende soortnamen: (NB: roofvogels zijn niet opgenomen in deze bijlage)

1 Roerdomp
2 Wilde eend
3 Fazant
4 Scholekster
5 Kievit
6 Grutto
7 Wulp
8 Tureluur
9 Holenduif
10 Houtduif
11 Turkse Tortel
12 Torteldуif
13 Koekoek
14 Ransuil
15 Groene specht
16 Zwarte specht
17 Grote bonte specht
18 Boerenzwaluw
19 Boompieper
20 Witte kwikstaart
21 Winterkoning
22 Heggemus
23 Roodborst
24 Nachtegaal
25 Zwarte roodstaart
26 Gekraagde roodstaart
27 Merel
28 Zanglijster
29 Grote lijster
30 Sprinkhaanrietzanger
31 Bosrietzanger
32 Kleine karekiet
33 Spotvogel
34 Braamsluiper
35 Grasmus
36 Tuinfliuiter
37 Zwartkop
38 Tjiftjaf
39 Fitis
40 Grauwe vliegenvanger
41 Bonte vliegenvanger
42 Staartmees
43 Glanskop
44 Matkop
45 Kuifmees
46 Zwarte mees
47 Pimpelmees
48 Koolmees
49 Boomklever
50 Boomkruiper
51 Wielewaal
52 Vlaamse gaai
53 Ekster
54 Kauw
55 Roek
56 Zwarte kraai
57 Spreeuw
58 Huismus
59 Ringmus
60 Vink
61 Groenling
62 Kneu
63 Goudvink
64 Appelvink
65 Geelgors
66 Rietgors

BLOK	Soort 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
1	0.0	1.0	1.0	2.1	1.3	0.8	0.0	0.0	1.0	5.1	0.0	2.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.1	0.0	1.5	0.0	1.0
2	0.0	4.0	1.0	1.0	1.5	1.5	1.0	0.0	2.2	4.7	0.0	2.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	3.3	0.0	2.8	2.9	2.0
3	0.0	1.0	0.0	4.9	4.0	2.0	0.0	0.0	1.4	2.5	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.8	2.0	1.0	2.8	0.4	2.1
4	0.0	1.6	1.9	2.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.0	2.0	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.8	0.0	2.1	3.5	5.8
5	0.0	3.0	0.0	3.5	3.1	2.8	0.3	0.8	1.0	3.0	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	1.0	0.0	1.8	1.0	4.0
6	0.0	2.0	1.0	0.5	1.1	0.3	0.3	0.0	0.0	3.6	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	2.0	2.3	0.0
7	0.0	1.0	3.0	0.4	0.5	0.3	0.3	0.0	0.0	3.6	1.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	8.0	0.0	2.0	1.6	2.0
8	0.0	1.0	1.8	2.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.0	0.9	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.5	0.0	0.0	2.1	2.9	3.9
9	0.0	1.0	0.4	1.8	0.9	0.0	0.0	0.0	1.0	3.7	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.6	3.1	0.0	0.0	2.0	0.8
10	0.0	1.4	1.5	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	2.8	0.0	2.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.5	0.3	1.0	0.5	3.1	2.0
11	0.0	0.0	0.0	1.4	1.6	0.1	0.0	0.0	1.0	5.4	0.0	1.0	0.5	1.0	0.0	0.0	1.4	3.0	0.8	4.2	2.9	2.0
12	0.0	2.0	1.0	0.4	0.0	0.0	0.5	0.0	4.0	6.1	0.0	0.0	0.0	0.5	0.0	0.0	2.7	1.1	0.3	1.6	3.3	5.0
13	0.0	1.7	1.1	0.6	0.6	0.0	0.0	0.0	1.0	3.2	2.0	0.0	1.0	0.0	0.5	0.0	1.0	1.0	0.0	2.0	1.9	2.0
14	0.0	0.0	0.0	0.9	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	7.4	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.9	4.0	3.8	1.8	1.9	0.0
15	0.0	0.0	1.7	0.3	0.5	0.3	1.0	0.0	0.0	2.0	0.0	0.8	0.0	0.5	0.0	0.0	2.1	1.0	3.4	0.0	2.0	1.9
16	0.0	0.8	2.4	0.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	6.1	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	1.0	2.4	1.8	2.8	1.0
17	0.0	0.0	1.0	2.3	0.5	0.0	0.0	0.0	2.0	3.9	1.0	0.0	0.5	0.0	0.0	0.0	0.6	1.5	0.0	1.2	2.0	2.0
18	0.0	2.0	2.0	2.0	0.0	0.0	1.0	0.0	0.4	4.6	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.5	0.0	0.0	0.0	2.5	6.0
19	0.0	1.0	0.0	0.4	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.0	1.4	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	1.0	2.8	0.0	1.0	2.7	2.0
20	0.0	3.0	2.1	1.4	0.0	0.0	0.0	0.0	1.9	7.7	2.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.5	0.0	0.0	2.9	3.2	8.2
21	0.0	1.0	2.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	8.5	4.1	0.0	0.0	0.5	0.0	0.0	2.0	1.0	1.0	0.3	8.1	5.3
22	1.0	1.0	1.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	4.7	1.5	0.0	1.5	0.0	0.0	0.0	1.4	1.0	0.0	0.0	3.0	2.8
23	0.0	1.0	0.0	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.6	0.8	1.0	1.1	2.9	6.0
24	0.0	0.0	0.0	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	8.1	1.0	2.0	0.0	0.0	0.0	0.5	1.0	1.0	0.0	2.0	2.5	1.0
25	0.0	0.0	1.0	1.9	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0	7.4	5.0	0.0	1.0	0.5	0.0	0.0	1.0	6.0	0.0	1.8	5.9	3.0

BLOK	Soort 23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44
1	0.0	0.0	0.0	0.0	4.0	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	1.0	1.0	2.0	4.8	1.0	2.7	6.0	0.0	2.0	1.0	0.0	0.0
2	4.4	0.0	2.0	0.0	6.0	1.5	0.0	0.0	0.0	0.0	2.0	1.0	2.0	6.3	2.0	4.9	7.7	1.0	1.8	1.0	0.0	0.0
3	3.8	0.0	0.0	0.0	3.8	0.0	0.5	0.0	0.0	0.0	0.5	0.0	0.0	3.4	1.5	5.1	6.1	1.7	0.0	0.5	0.0	1.8
4	4.1	0.0	0.0	0.0	4.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.0	1.5	4.4	10.6	2.6	9.8	19.9	3.5	0.4	2.0	0.0	2.0
5	3.1	0.0	0.3	1.0	3.9	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	1.0	0.0	3.6	1.0	2.0	9.1	0.0	0.0	1.0	0.0	1.0
6	3.8	0.0	0.0	0.0	3.7	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.6	1.0	5.0	2.0	2.6	9.7	1.0	2.0	2.0	0.0	0.0
7	2.5	0.0	0.0	0.0	1.9	1.1	1.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	4.4	2.5	5.9	5.6	2.1	0.0	1.1	0.0	0.0
8	5.6	0.0	0.0	0.0	7.3	1.3	1.9	0.0	0.0	0.0	0.0	1.1	1.4	6.9	2.1	7.1	14.5	2.0	1.1	2.1	0.0	2.1
9	4.0	0.0	0.0	0.0	3.8	0.0	0.3	0.0	0.0	0.0	0.5	0.8	0.8	3.6	2.4	4.5	6.4	1.3	0.0	0.5	1.1	0.3
10	7.8	0.5	0.3	0.0	5.8	0.8	0.7	0.0	0.0	0.0	1.0	1.0	5.0	11.5	1.5	8.5	14.9	0.3	0.0	1.5	0.0	1.0
11	4.6	0.0	1.0	0.5	9.2	1.0	1.0	0.0	0.0	0.0	1.0	1.0	0.9	5.5	1.4	3.5	4.7	6.6	1.9	1.0	0.8	1.8
12	6.3	0.0	0.0	2.3	5.0	1.0	1.0	0.0	0.0	0.0	2.9	1.0	2.4	12.6	3.3	17.3	18.0	2.5	0.0	1.5	0.9	1.6
13	8.5	0.0	0.0	1.0	6.3	1.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.0	6.3	2.8	5.0	17.4	1.0	1.0	1.5	0.0	2.1
14	6.6	0.0	0.0	0.0	7.8	1.8	1.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.0	4.3	5.0	3.4	1.0	2.0	0.0	1.7	1.5
15	9.8	0.0	0.0	0.0	5.3	2.0	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.9	9.0	4.8	6.5	20.2	1.8	1.0	3.0	0.0	1.9
16	8.6	0.0	0.0	0.0	6.0	1.8	1.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.6	2.1	13.5	3.0	5.1	22.5	0.0	1.0	2.3	0.0	1.9
17	3.3	0.0	0.4	3.4	4.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.3	2.7	4.4	3.7	1.0	3.4	8.0	0.0	3.1	0.3	1.0	0.1
18	2.0	0.0	0.0	0.0	4.3	0.8	0.0	0.0	0.0	1.0	5.0	2.9	6.1	15.1	0.9	5.8	18.7	1.0	0.0	0.8	0.0	0.0
19	4.1	0.0	0.0	0.0	5.9	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	1.3	2.1	0.5	5.4	3.2	0.0	1.0	0.0	0.0	1.5
20	4.1	0.3	0.0	2.3	8.4	1.1	1.0	0.0	0.0	0.0	4.0	2.4	9.0	7.1	3.4	6.3	11.8	2.8	2.0	0.3	0.0	9.4
21	19.4	0.0	0.0	2.3	8.0	0.9	1.4	0.0	0.0	0.0	1.5	1.6	3.0	9.1	2.0	7.9	31.7	2.0	2.0	4.6	1.0	3.5
22	3.8	0.0	0.0	3.9	9.7	0.2	0.6	1.0	1.0	0.0	0.0	1.8	3.2	7.9	1.8	7.1	17.8	0.0	4.4	1.4	0.3	1.9
23	7.5	0.3	0.0	2.6	7.1	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	2.0	0.9	4.9	15.4	2.4	7.4	15.9	1.0	0.0	2.3	1.0	3.2
24	8.0	0.0	0.0	1.8	7.5	2.8	0.0	0.0	0.0	0.0	2.0	1.0	0.4	8.3	3.5	8.0	17.3	1.0	0.0	2.0	0.0	2.6
25	10.4	0.0	0.0	3.0	7.1	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	1.0	1.4	3.5	8.8	1.0	7.1	16.5	1.9	2.8	2.0	1.3	1.5

BLOK	Soort 45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66
1	0.0	0.0	2.8	6.0	0.0	1.0	0.0	1.0	6.0	0.0	0.0	2.0	14.5	24.1	13.8	4.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0	1.0
2	0.0	0.0	3.8	6.6	0.0	0.0	0.0	0.3	1.8	4.0	0.0	2.1	10.0	26.0	6.8	4.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
3	0.0	0.0	3.9	5.0	0.0	0.7	0.0	1.7	1.8	0.0	0.0	3.5	7.5	2.1	1.5	3.0	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0
4	0.0	0.0	2.2	6.3	0.0	1.0	0.0	1.0	1.7	3.0	7.0	3.0	9.0	1.0	10.6	1.5	0.0	2.9	3.1	0.0	0.0	0.0
5	0.0	0.0	2.0	3.0	0.0	0.0	0.0	1.1	1.0	0.0	0.0	1.1	0.0	0.0	0.0	4.1	0.0	1.1	1.1	0.0	0.0	0.0
6	0.0	0.0	3.7	7.6	0.0	1.0	0.0	2.0	2.6	3.0	0.0	3.1	10.3	4.0	11.4	4.0	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0
7	0.0	0.0	5.0	9.1	0.0	1.0	0.0	1.1	4.3	0.0	0.0	2.1	17.1	11.1	8.1	4.1	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0
8	0.0	0.0	7.9	16.9	0.0	0.9	0.0	3.0	5.2	1.3	0.0	2.3	11.0	6.1	3.5	4.6	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0
9	0.0	0.0	4.9	5.7	0.0	1.3	0.0	1.3	1.3	1.0	0.0	2.1	10.0	10.0	3.0	3.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
10	0.0	0.0	5.0	7.7	0.0	0.0	0.0	0.9	1.7	0.0	0.0	2.5	1.0	0.0	0.0	2.4	0.0	2.0	1.3	0.0	0.0	0.0
11	0.0	0.0	4.6	7.2	0.0	2.4	0.0	2.0	1.0	2.0	0.0	1.9	13.0	8.1	10.0	10.0	0.0	1.0	0.0	1.0	0.0	0.0
12	0.0	0.0	8.4	14.8	0.0	1.8	0.5	0.9	1.8	0.0	0.0	5.3	12.2	12.0	4.5	5.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
13	0.0	0.0	6.9	8.6	0.0	0.0	0.0	1.0	3.0	1.0	0.0	1.8	13.0	4.0	14.0	5.3	1.0	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0
14	1.9	2.2	6.5	10.1	0.0	2.0	1.0	2.0	1.3	3.0	0.0	2.1	3.1	2.0	3.0	21.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
15	0.0	0.0	5.3	7.9	0.0	1.0	0.0	2.2	2.1	0.0	0.0	3.0	2.0	0.0	2.7	6.8	0.0	1.0	2.3	1.0	1.0	0.0
16	0.0	0.0	5.3	9.6	0.0	0.0	0.0	2.0	2.6	0.0	0.0	2.9	5.1	0.0	7.0	5.2	0.0	2.1	1.3	0.5	0.0	0.0
17	0.0	0.0	3.1	12.4	0.0	0.0	0.0	1.0	5.5	2.0	0.0	3.1	11.0	5.0	14.9	3.5	0.0	0.0	0.3	0.0	0.0	0.0
18	0.0	0.0	1.0	4.7	0.5	0.3	0.0	0.3	3.3	0.0	0.0	1.9	2.0	0.3	2.5	0.6	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0
19	0.0	2.0	2.6	10.5	0.0	0.9	0.0	1.0	4.5	0.0	0.0	2.7	10.0	3.0	3.0	5.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
20	0.0	0.0	7.8	10.5	0.5	1.8	0.0	0.8	6.6	0.0	0.0	3.9	20.0	5.0	12.1	5.8	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0
21	0.0	0.0	6.8	19.4	0.0	1.2	0.0	1.7	6.5	1.0	0.0	5.0	13.0	8.0	3.0	6.4	0.0	0.0	1.8	1.0	0.0	0.0
22	0.0	0.0	6.8	16.5	0.0	0.9	1.0	1.2	3.6	1.0	0.0	5.2	4.0	1.0	5.0	5.9	0.0	1.0	1.0	0.5	0.0	0.0
23	0.0	0.0	5.3	10.3	0.0	0.0	0.4	2.6	2.5	0.0	0.0	2.8	3.0	0.0	2.1	2.8	0.0	1.8	1.2	1.0	0.0	0.0
24	1.0	0.0	9.8	10.9	0.0	2.1	0.0	1.3	4.5	1.0	0.0	3.4	12.1	5.0	3.0	6.3	1.0	1.3	1.0	1.0	0.0	0.0
25	0.0	0.0	9.2	18.0	0.0	1.9	0.0	2.7	6.7	5.0	0.0	4.2	17.1	13.5	6.8	7.1	0.0	0.0	1.0	0.5	0.0	0.0

Bijlage 7. Aantal territoria per ha en per km opgaande begroeiing en verhoudingen dichtheid in bos-dichtheid in houtwallen

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Fazant	0.11	0.12	0.06	0.58	0.53	0.63	0.31	0.36	0.19	0.20	0.67	0.57
Holenduif	0.09	0.11	0	0.27	0.24	0.35	0	0.33	0.34	0.41	1.36	0.95
Houtduif	0.75	0.88	0.08	1.40	1.29	1.72	0.27	2.69	0.53	0.63	2.09	1.56
Tortelduif	0.19	0.19	0.17	0.11	0.10	0.10	0.11	0.58	1.72	1.76	5.81	6.10
Koekoek	0.04	0.05	0	0.01	0.01	0.01	0	0.16	4.07	4.92	16.26	11.39
Gr.Bo.Specht	0.24	0.27	0.07	0.23	0.21	0.28	0.04	0.83	1.05	1.20	3.96	2.96
Boompieper	0.12	0.12	0.15	0.18	0.16	0.23	0	0.35	0.68	0.65	2.16	1.51
Winterkoning	0.53	0.57	0.36	0.67	0.62	0.78	0.23	1.73	0.79	0.85	2.80	2.21
Heggemus	0.29	0.26	0.40	1.56	1.43	1.16	2.06	0.80	0.18	0.17	0.56	0.69
Roodborst	1.32	1.39	1.01	1.31	1.20	1.46	0.58	4.22	1.01	1.06	3.52	2.88
Nachtegaal	0.01	0	0.04	0.01	0.01	0.01	0.01	0	0.58	0	0	0
Gekr. roodstaart	0.11	0.13	0	0.30	0.28	0.36	0.09	0.40	0.36	0.44	1.44	1.12
Merel	0.88	0.93	0.62	1.49	1.37	1.59	0.86	2.83	0.59	0.63	2.07	1.79
Zanglijster	0.21	0.25	0.04	0.12	0.11	0.12	0.09	0.76	1.79	2.09	6.93	6.40
Grote lijster	0.11	0.13	0.04	0.16	0.15	0.19	0.04	0.40	0.71	0.81	2.69	2.07
Spotvogel	0.08	0.08	0.06	0.74	0.68	0.46	1.20	0.25	0.10	0.11	0.36	0.54
Braamsluiper	0.04	0.04	0	0.59	0.54	0.55	0.51	0.13	0.06	0.08	0.25	0.25
Grasmus	0.10	0.06	0.28	1.90	1.75	1.06	3.34	0.18	0.05	0.03	0.10	0.17
Tuinfluiter	0.94	0.85	1.39	3.57	3.28	2.87	4.25	2.58	0.26	0.24	0.79	0.90
Zwartkop	0.48	0.51	0.32	0.44	0.40	0.50	0.18	1.54	1.09	1.16	3.85	3.11
Tjiftjaf	0.84	0.95	0.33	2.78	2.55	3.20	1.05	2.88	0.30	0.34	1.13	0.90
Fitis	2.15	1.98	2.95	4.80	4.41	4.40	4.45	6.03	0.45	0.41	1.37	1.37
Gr. vliegen.	0.28	0.32	0.07	0.24	0.22	0.27	0.11	0.98	1.17	1.35	4.46	3.68
Bo. vlieg.	0.11	0.13	0	0.14	0.13	0.17	0.04	0.40	0.77	0.93	3.07	2.40
Staartmees	0.23	0.26	0.10	0.30	0.28	0.36	0.09	0.79	0.77	0.86	2.85	2.21
Glanskop	0.07	0.11	0	0.02	0.02	0.03	0	0.32	4.02	4.85	16.03	11.23
Matkop	0.26	0.29	0.10	0.31	0.28	0.35	0.11	0.89	0.85	0.96	3.19	2.53
Pimpelmees	0.77	0.87	0.31	1.43	1.31	1.62	0.59	2.64	0.54	0.61	2.01	1.63
Koolmees	1.21	1.35	0.50	3.00	2.76	3.33	1.43	4.11	0.40	0.45	1.49	1.23
Boomkruiper	0.18	0.22	0	0.18	0.16	0.23	0	0.66	1.01	1.21	4.01	2.81
Wielewaal	0.02	0.03	0	0.04	0.03	0.05	0	0.09	0.66	0.80	2.65	1.85
Vl. Gaai	0.27	0.31	0.11	0.36	0.33	0.40	0.17	0.94	0.77	0.86	2.86	2.36
Ekster	0.25	0.29	0.04	1.24	1.14	1.34	0.65	0.87	0.20	0.23	0.77	0.65
Z. Kraai	0.34	0.38	0.16	1.32	1.22	1.57	0.38	1.15	0.26	0.29	0.95	0.73
Vink	0.98	1.17	0.10	1.09	1.01	1.36	0.18	3.55	0.90	1.07	3.53	2.61
Kneu	0.05	0.05	0.07	0.40	0.37	0.33	0.46	0.14	0.13	0.11	0.38	0.42
Goudvink	0.16	0.15	0.20	0.16	0.15	0.15	0.14	0.45	0.98	0.93	3.07	3.05
Appelvink	0.09	0.11	0	0	0	0	0	0.32	00	00	00	00

1: aantal territorium per ha bos
2: " " " " opgaand bos
3: " " " " hakhout
4: " " " " lijnvormige begroeiing
5: " " " km lijnvormige begroeiing
6: " " " " opgaande lijnvormige begroeiing
7: " " " " hakwal
8: " " " " bosrand van opgaand bos
9: verhouding: 1:4
10: " 2:4
11: " 8:5
12: " 8:6

Bijlage 8. Procentuele verdeling van de territoria over bos, houtwallen en erven

	N	bos	wal	erf		N	bos	wal	erf
Roerdomp	1	0	100	0	Grasmus	61	12	85	2
Wilde eend	30	1	99	0	Tuinfluiter	187	40	53	8
Fazant	27	32	60	8	Zwartkop	54	69	22	9
Scholekster	32	0	100	0					
Kievit	17	0	100	0	Tjiftjaf	153	43	50	7
Grutto	8	0	100	0	Fitis	326	52	41	8
Wulp	5	0	100	0	Grauwe vliegenv.	35	63	19	18
Tureluur	1	0	100	0	Bonte vliegenv.	29	30	13	57
Holenduif	20	36	37	27	Staartmees	35	52	24	25
Houtduif	114	52	34	15	Glanskop	9	78	7	16
Turkse tortel	22	9	3	88	Matkop	34	61	25	14
Tortelduif	19	79	16	5	Kuifmees	3	100	0	0
Koekoek	4	80	6	14	Zwarte mees	4	94	6	0
Ransuil	4	88	13	0	Pimpelmees	130	47	30	23
Groene specht	1	0	100	0	Koolmees	244	39	34	27
Zwarte specht	1	100	0	0	Boomklever	1	100	0	0
Grote bonte specht	27	70	23	7	Boomkruiper	23	62	21	17
Boerenzwaluw	48	0	15	85	Wielewaal	3	65	35	0
Boompieper	15	66	34	0	Vlaamse gaai	35	61	28	11
Witte kwikstaart	38	1	46	53	Ekster	82	24	41	35
Winterkoning	67	63	28	9	Kauw	28	4	3	93
Heggemus	71	32	60	9	Roek	7	0	100	0
Roodborst	145	72	25	3	Zwarte kraai	72	37	51	12
Nachtegaal	1	50	25	25	Spreeuw	231	4	7	89
Zwarte roodstaart	4	3	10	87	Huismus	151	1	2	97
Gekr. roodstaart	24	36	35	29	Ringmus	152	7	13	80
Merel	146	47	28	25	Vink	132	59	23	19
Zanglijster	21	81	16	4	Groenling	2	50	25	25
Grote lijster	16	57	28	15	Kneu	17	24	65	11
Sprinkhaanrietz.	1	0	100	0					
Bosrietzanger	1	0	100	0	Goudvink	19	66	23	11
Kleine karekiet	1	0	0	100	Appelvink	8	92	0	8
Spotvogel	30	21	69	11	Geelgors	1	100	0	0
Braamsluiper	27	11	59	30	Rietgors	1	0	100	0

Bijlage 9.

Uitkomsten van de kwalitatieve toetsing van de Twentse modellen

Voor Twente zijn m.b.v. een set van 20 proefvlakken nieuwe coëfficiënten berekend. Voor Steenwijk zijn m.b.v. 25 proefvlakken en variabelen die zoveel mogelijke overeenkomen met de Twentse variabelen ook nieuwe coëfficienten berekend.

De waarden in de tabel hebben betrekking op de significantieniveau's van de coëfficienten.

c	constante	c	constante
1	ln (bostot + 1)	a	ln (bostot + 1)
2	bosopg.	b	ln (bosr + 1)
3	ln (bosr + 1)	c	ln (totlijn + 1)
4	ln (totlijn + 1)	d	ln (bosomg + 1)
5	ln (lijnopg + 1)	e	ln (ruimte + 1)
6	erf	f	ligging op de stuwwal
7	ln (huis + 1)	g	ligging in de maten
8	ln (boer + 1)	h	ligging in het noordwesten
9	ln (wal-erf + 1)	i	ln (boer + 1)
10	ln (ruimte + 1)	j	ln (huis + 1)
11	Type 1	k	ln (noklengte + 1)
12	Type 3		

VV% percentage verklaarde variantie.

Zie par. 3.3.2 en par. 4.3.2 voor de overige afkortingen

Bijlage 9: vervolg

y-variabelen (steeds ln(y+1))	Steenwijk n = 25 C	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	VV%	Twente n = 20 C	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	VV%
b-bosv	.	2		.		.	.							88.5	.	1	5	.						.			87.5
	.		2	1		.	.							88.8													
	.	3		.	.		.							89.2													
w-bosv	-2	.			5		.						.	54.3	.	.		3				.		.			56.8
	-2		.		5		.						.	55.2	-1	.		5						.			51.9
	-2	.			5					.				48.0													
w-walv	.		-2		3					.			.	47.5	.	-0		3				.		.			59.6
	-0		-1		4									44.8	-0	-0		5						.			59.4
	-1		1		5		.							45.7													
b-ind	.	4		.			.							85.0	.	1	5							.			84.9
	.		5	.			.			.				87.2													
															0	1	5										91.5
w-ind	-0	.			4								.	37.2	-1	.		5				0					85.4
	.	.				3							.	33.7	-3	.		5									82.6
e-ind	.							5	.	1				68.4	.											5	89.5
							5			0				70.2	.									.	3	5	93.6
weidev	.	-3			.						.	.		53.7	.	-3		.		0							45.6
	1	-4			.						.			51.5	.	-2		.		2	-3						64.2
randv	.			.	1		.					.		27.0	.		.	3			-1			-0			53.8
	.			.	1		.						.	29.6	.		.	3						.			37.6
e-erfv	.	.						3	3	3			-0	73.5	5	-0							.	2	2	.	87.2
	2	.					5						.	66.3	5	-0								5	5	2	87.9

. : niet significant

0 : $0.1 \leq p < 0.05$ 3 : $0.01 \leq p < 0.002$

1 : $0.05 \leq p < 0.02$ 4 : $0.002 \leq p < 0.001$

2 : $0.02 \leq p < 0.01$ 5 : $p < 0.001$

Bijlage 10. Regressiemodellen. Onder constante en (n) staan, per y-variabele van boven naar beneden: de regressie-coëfficiënt, de standaard-afwijking en de t-waarde. R^2% = regressie-kwadraatsom in procenten van de totale kwadraatsom. VV% = percentage verklaarde variantie. VR = variance ratio (F-toetswaarde).
Alle variabelen in de tabel zonder (*) zijn getransponeerd volgens de formule ln (y of x + 1). Variabelen met een (*) zijn dus ongetransponeerd.
Een verklaring van de gebruikte afkortingen is te vinden in par. 3.2.2 (milieu-variabelen) en par. 4.3.2 (vogelvariabelen).

y-variabelen	c	1	2	3	4	5	6*	7	8	9	10	11	12	VV%	R^2%	VR
b-bosv*	-91.04			16.79			$0.67.10^{-3}$						2.33	92	93	92.6
	8.23			1.31			$0.23.10^{-3}$						0.73			
	-11.07			12.83			2.89						3.21			
b-walv	-1.45			0.60	-0.44			-0.07				-0.09		71	76	16.0
	0.61			0.09	0.15			0.03				0.03				
	-2.37			6.79	-2.95			-2.69				-2.70				
b-ind	1.05		1.06		-0.24								0.07	91	92	84.2
	0.10		0.08		0.08								0.03			
	10.97		12.66		-2.81								2.37			
w-bosv	-5.77				-0.44	1.27		-0.12						65	69	15.5
	1.34				0.19	0.21		0.05								
	-4.30				-2.32	6.15		-2.67								

	c	6*	7	8	9	10	11	12	13	14*	15	16	17*	18*	19*	VV%	R^2%	VR
w-walv	4.40			0.35							-0.59		$0.25.10^{-3}$			84	86	43.9
	1.54			0.06							0.20		$0.05.10^{-3}$					
	2.85			5.46							-2.95		5.03					
	-0.50			0.45												68	70	52.7
	0.39			0.06														
	-1.29			7.26														
w-ind	2.34	$0.65.10^{-3}$								$-0.11.10^{-3}$				-0.77		67	71	17.0
	0.24	$0.18.10^{-3}$								$0.04.10^{-3}$				0.16				
	9.74	3.58								-2.57				-4.69				
	0.92	$0.63.10^{-3}$										0.26		-0.46		66	70	16.3
	0.48	$0.18.10^{-3}$										0.11		0.17				
	1.90	3.47										2.41		-2.66				
e-erfv	0.63				1.05		0.16								-0.50	76	79	27.0
	0.28				0.17		0.05								0.23			
	2.25				6.22		3.01								-2.20			

	C	1	2	3	4	5	6*	7	8	9	10	11	12	13	14	15	VV%	R^2%	VR
e-ind	0.72						$-0.65.10^{-3}$			1.21	-0.49						77	80	27.4
	0.23						$0.21.10^{-3}$			0.16	0.19								
	3.13						-3.19			7.59	-2.52								
weidev	7.67			-0.49		-0.51											57	60	16.7
	1.25			0.10		0.14													
	6.16			-4.91		-3.52													
randv	-0.80					0.21							-0.09			0.21	75.5	78	24.4
	0.65					0.06							0.03			0.08			
	-1.18					3.34							-3.21			2.64			
e-bosv.	-0.39								0.09	0.40		0.18					62	67	14.2
	0.31								0.04	0.16		0.05							
	-1.25								2.23	2.54		3.52							

Het percentage variantie dat door de habitat-en omgevingsvariabelen afzonderlijk verklaard wordt.

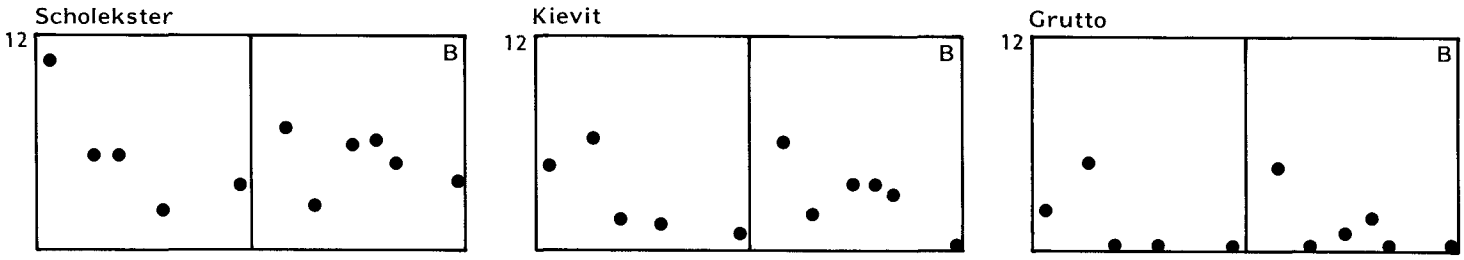
	habitatvariabelen	omgevingsvariabelen	samen
b-bosv	85	32	92
b-walv	55	13	71
b-ind	89	31	91
w-bosv	57	8	65
w-walv	68	65	84
w-ind	36	49	67
e-erfv	73	0	76
e-ind	67	0	77
weidev	28	57	57
randv	28	63	75
e-bosv	56	0	62

Bijlage 11.

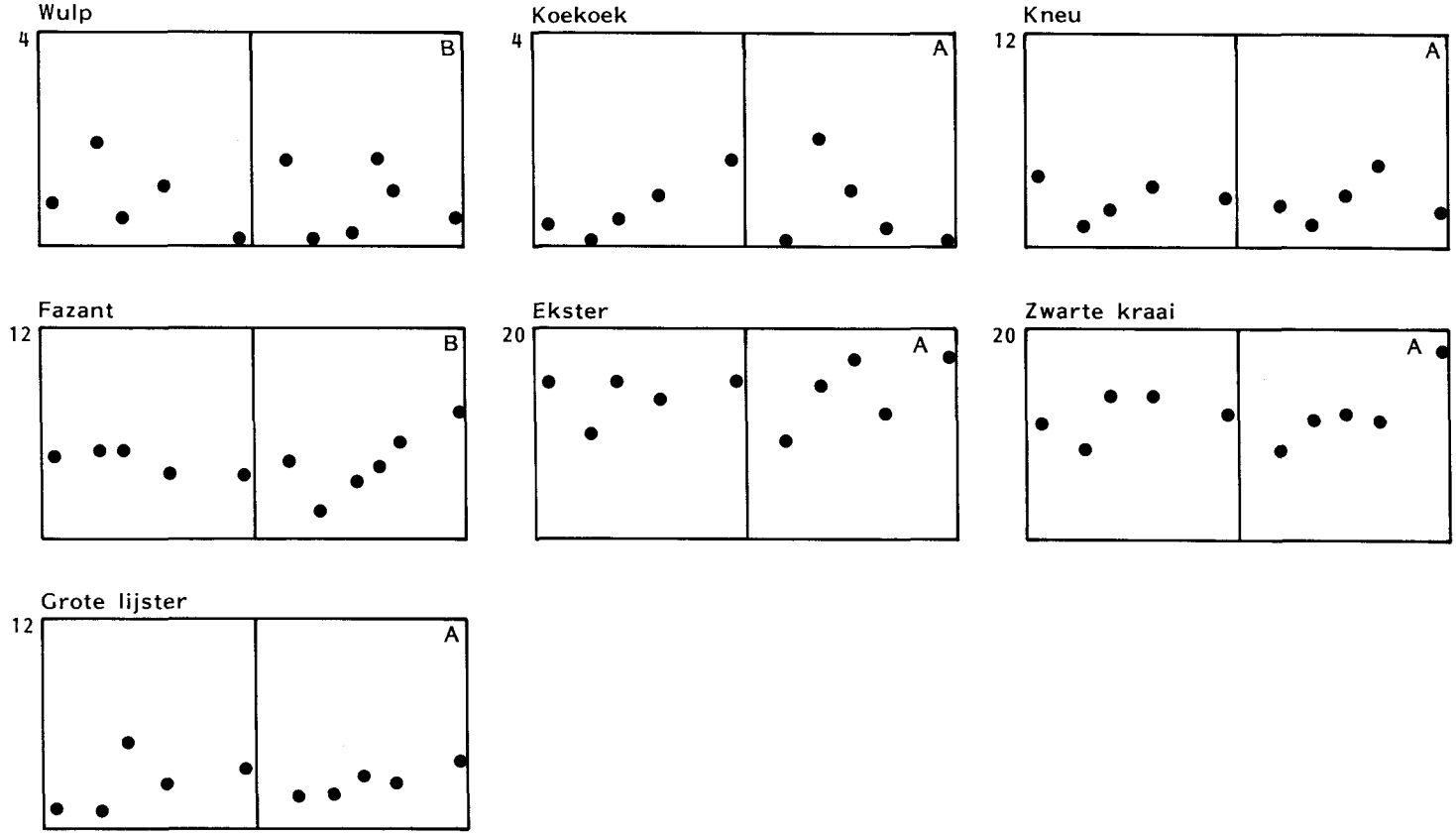
Het verband tussen de hoeveelheid bos en houtwallen en het aantal territoria (n/100 ha) in proefvlakken van 25 ha. De maximale bosoppervlakte bedraagt steeds 6 ha. In figuren met een maximale houtwallengte van 1600 m (aangegeven met "A" in de rechter bovenhoek) heeft dit betrekking op de lengte aan opgaande houtwallen. In figuren met een maximum van ruim 2000 m (aangegeven met "B" in de rechter bovenhoek) is de totale lengte aan houtwallen uitgezet. Iedere stip vertegenwoordigt een aantal proefvlakken binnen bepaalde klassegrenzen en is geplaatst op de gemiddelde hoeveelheid bos of houtwal van die groep proefvlakken. Zie ook Figuur 4.13.

De soorten zijn gegroepeerd per soortengroep. Soorten uit dezelfde soortengroep vertonen niet allen hetzelfde verband. Binnen een soortengroep zijn de soorten zoveel mogelijk gesorteerd naar overeenkomstige verbanden.

WEIDEVOGELS



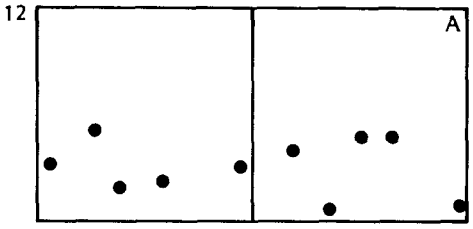
RANDVOGELS



BOSVOGELS

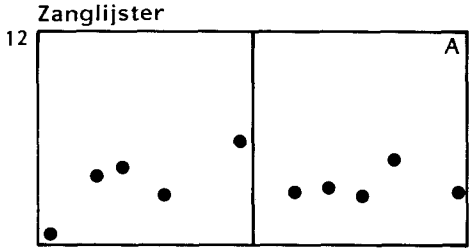
Geen toename van dichtheid

Tortelduif

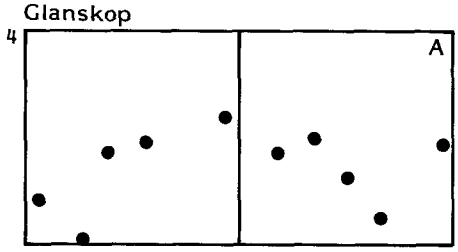


Alleen toename van de bosoppervlakte heeft een positief effect op de dichtheden

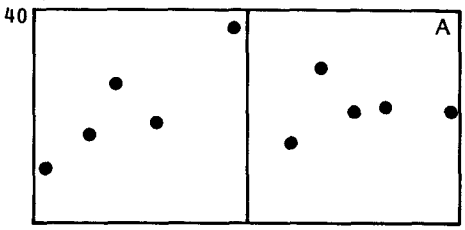
Zanglijster



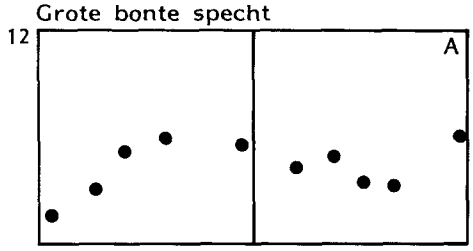
Glanskop



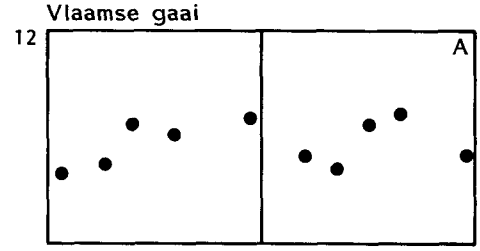
Vink



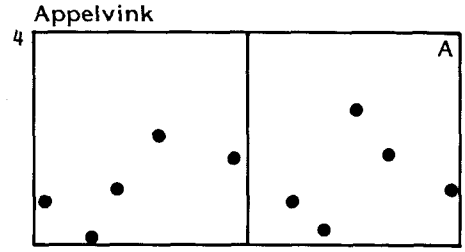
Grote bonte specht



Vlaamse gaai

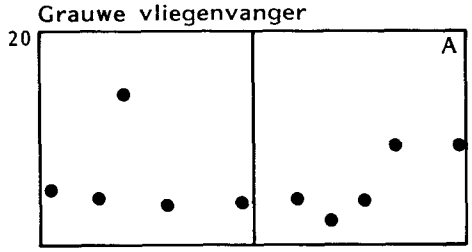


Appelvink



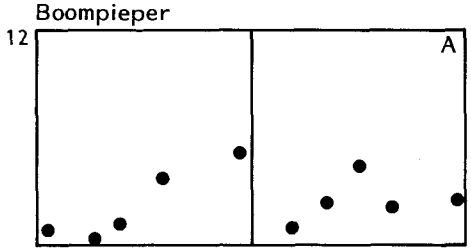
Alleen toename van de houtwallengte heeft een positief effect op de dichtheden

Grauwe vliegenvanger

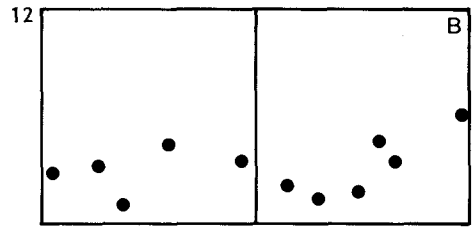


Zowel toename van de bosoppervlakte als toename van de houtwallengte heeft een positief effect op de dichtheden

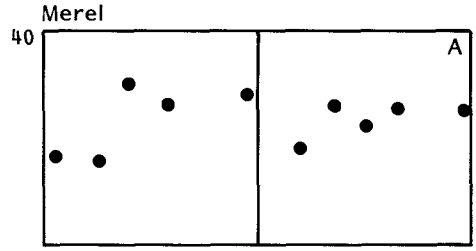
Boompieper



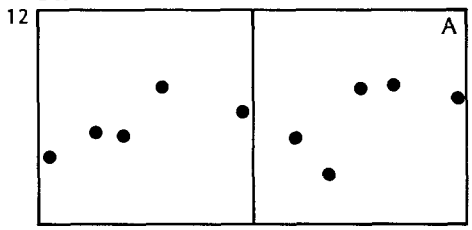
Goudvink



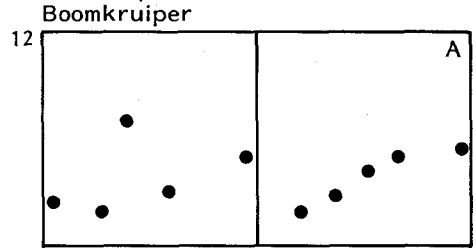
Merel



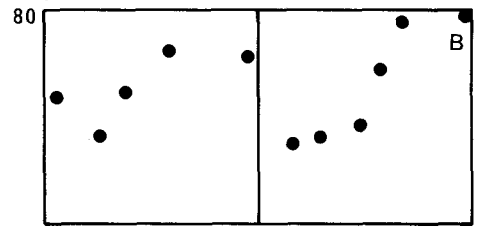
Staartmees



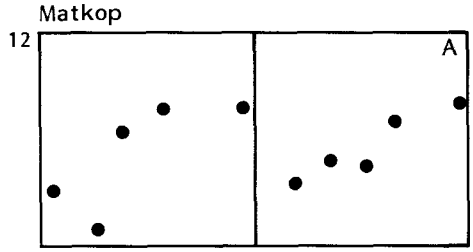
Boomkruiper



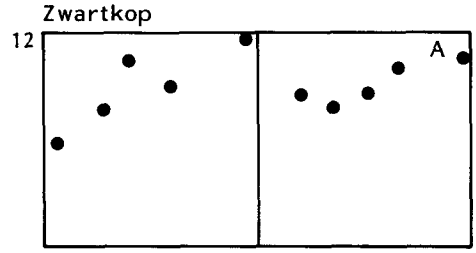
Fitis



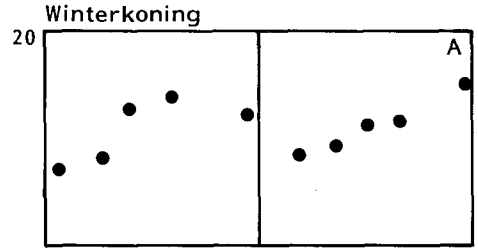
Matkop



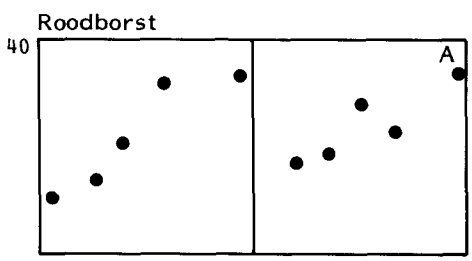
Zwartkop



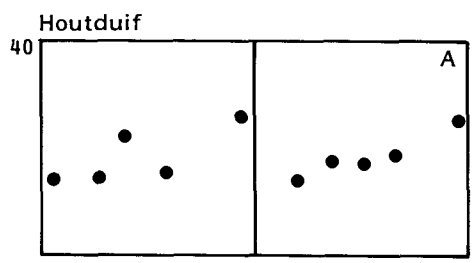
Winterkoning



Roodborst

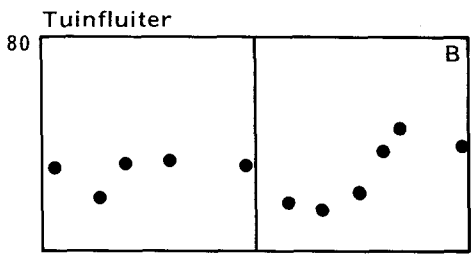


Houtduif

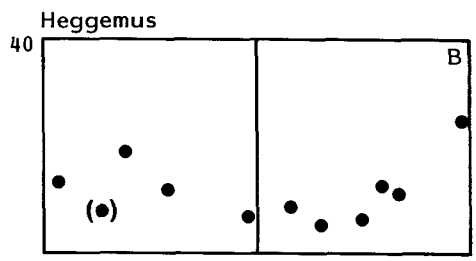


HOUTWALVOGELS

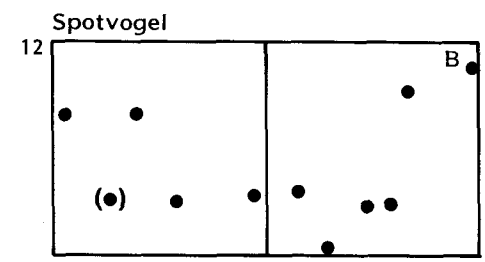
Tuinfluiter



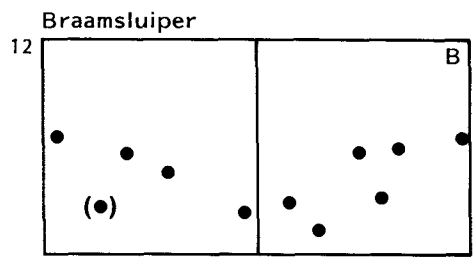
Heggemus



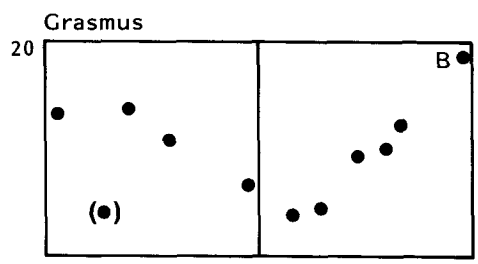
Spotvogel



Braamsluiper

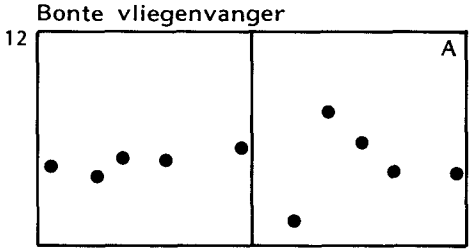


Grasmus

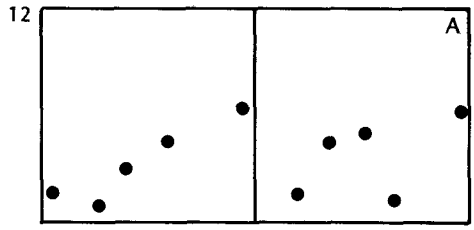


ERFVOGELS

Bonte vliegenvanger

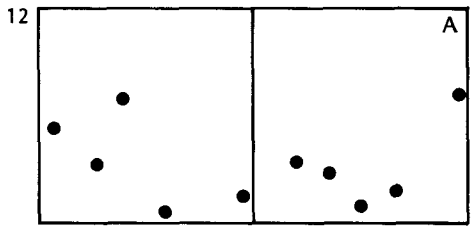


Turkse tortel

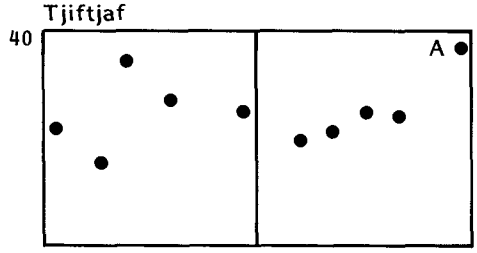


INDIFFERENTEN

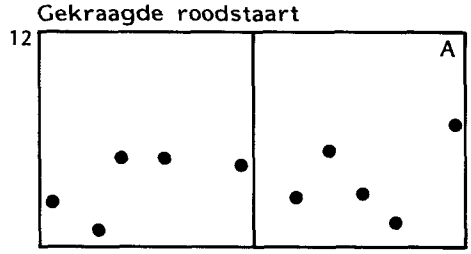
Holenduif



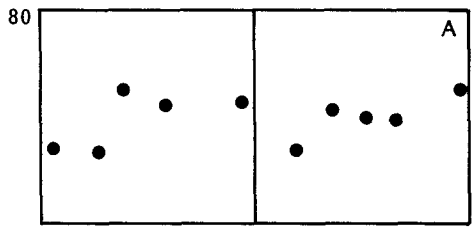
Tjiftjaf



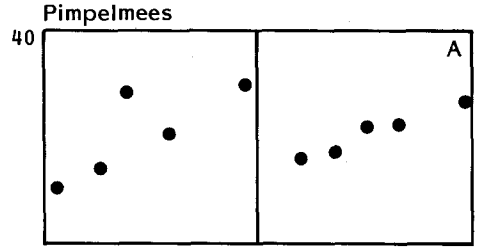
Gekraagde roodstaart



Koolmees



Pimpelmees



De volgende RIN-rapporten kunnen besteld worden door overschrijving van het verschuldigde bedrag op giro 516 06 48 van het RIN te Leersum onder vermelding van het rapportnummer. Uw giro-overschrijving geldt als bestelformulier; toezending geschiedt franco. Gebruik **geen verzamelgiro** omdat het **adres** van de besteller niet op onze giro-bijschrijving wordt vermeld zodat het bestelde niet kan worden toegezonden.

86/7 M.Nooren, Inventarisatie van de houtwallen in het nationale park de Hoge Veluwe. 49 p. f 8,-
86/8 M.Nooren, Over het verleden van de Hoge Veluwe. 89 p. f 13,50
86/9 K.Stoker, De verspreiding van de rode bosmieren op de Hoge Veluwe. 110 p. f 15,60
86/19 B.van Noorden, Dynamiek en dichtheid van bosvogels en geïsoleerde loofbosfragmenten. 58 p. f 8,50
86/21 G.P.Gonggrijp (red.), Gea-objecten van Limburg. 287 p. f 34,-
87/1 W.O.van der Knaap & H.F.van Dobben, Veranderingen in de epifytenflora van Rijnmond sinds 1972. 36 p. f 6,-
87/2 A.van Winden et al., Ruimtelijke relaties via vogels in het Strijper-Aa-gebied gedurende broedtijd en zomer. 97 p. f 14,50
87/3 F.J.J.Niewold, De korhoenders van onze heideterreinen: verleden, heden en toekomst. 32 p. f 5,-
87/4 H.Koop, Het RIN-bosecologisch informatiesysteem; achtergronden en methoden. 47 p. f 7,50
87/5 K.Kersting, Zuurstofhuishouding van twee poldersloten in de polder Demmerik. 63 p. f 11,-
87/6 G.F.Willemsen, Bijzondere plantesoorten in het nationale park de Hoge Veluwe; voorkomen en veranderingen. 92 p. f 13,50
87/7 M.J.Nooren, Het verleden van de houtwallen in het nationale park de Hoge Veluwe. 23 p. f 5,-
87/8 G.Groot Bruinderink, D.Kloeg & J.Wolkers, Het beheer van de wilde zwijnen in het Meinweggebied (Limburg). 96 p. f 14,50
87/9 K.S.Dijkema, Selection of salt-marsh sites for the European network of biogenetic reserves. 30 p. f 5,50
87/11 G.J.Baaijens, Effecten van ontwateringswerken in de ruilverkaveling Ruinerwold-Koekange. 64 p. f 9,-
87/13 J.Weinreich & J.Oude Voshaar, Populatieontwikkeling van overwinterende vleermuizen in de mergelgroeven van Zuid-Limburg (1943-1987). 62 p. f 8,-
87/14 N.Dankers, K.S.Dijkema, G.Londo & P.A.Slim, De ecologische effecten van bodemdaling op Ameland. 90 p. f 13,50
87/15 F.Fahner & J.Wiertz, Handleiding bij het WAFLO-model. 99 p. f 14,50
87/16 J.Wiertz, Modelvorming bij de projecten van WAFLO en SWNBL. 34 p. f 6,-
87/17 W.H.Diemont & J.T.de Smidt (eds.), Heathland management in The Netherlands. 110 p. f 15,50
87/18 Effecten van de kokkelvisserij in de Waddenzee. 23 p. f 3.75
87/19 H.van Dam, Monitoring of chemistry, macrophytes, and diatoms in acidifying moorland pools. 113 p. f 16,-
87/20 R.Torenbeek, P.F.M.Verdonschot & L.W.G.Higler, Biologische gevolgen van vergroting van waterinlaat in de provincie Drenthe. 178 p. f 23,-
87/21 J.E.Winkelman & L.M.J.van den Bergh, Voorkomen van eenden, ganzen en zwanen nabij Urk (NOP) in januari-april 1987. 52 p. f 7,50
87/22 B.van Dessel, Te verwachten ecologische effecten van pekellozing in het Eems-Dollardgebied. 71 p. f 10,-
87/23 W.D.Denneman & R.Torenbeek, Nitraatemissie en Nederlandse ecosystemen: een globale risico-analyse. 164 p. f 21,-
87/24 M.Buil, Begrazing van heidevegetaties door edelhert en moeflon; een

Hoge Veluwe. 49 p. f 7,50
87/26 H.A.T.M.van Wezel, Heidefauna in het nationale park de Hoge Veluwe. 54 p. f 8,-
87/28 G.M.Dirkse, De natuur van het Nederlandse bos. 217 p. f 27,50
87/29 H.Siepel et al., Beheer van graslanden in relatie tot de ongewervelde fauna: ontwikkeling van een monitorsysteem. 127 p. f 17,95
88/30 P.F.M.Verdonschot & R.Torenbeek, Lettercodering van de Nederlandse aquatische macrofauna voor mathematische verwerking. 75 p. f 10,-
88/31 P.F.M.Verdonschot, G.Schmidt, P.H.J.van Leeuwen & J.A.Schot, Steekmuggen (Culicidae) in de Engbertsdijkvenen. 109 p. f 15,50
88/33 H.Eijsackers, C.F.van de Bund, P.Doelman & Wei-chun Ma, Fluctuerende aantallen en activiteiten van bodemorganismen. 85 p. f 13,-
88/34 Toke de Wit, De effecten van ozon op natuurlijke ecosystemen; een literatuuronderzoek. 27 p. f 5,20
88/35 A.J.de Bakker & H.F.van Dobben, Effecten van ammoniakemissie op epifytische korstmossen; een correlatief onderzoek in de Peel. 48 p. f 7,50
88/36 B.v.Dessel, Ecologische inventarisatie van het IJsselmeer. 82 p. f 12,75
88/37 A.Schotman, Tussen bos en houtwal; broedvogels in een Twents cultuurlandschap. 87 p. f 13,25
88/38 P.Opdam & H.van den Bijtel, Vogelgemeenschappen van het landgoed Noordhout. 66 p. f 10,-
88/39 P.Doelman, H.Loonen & A.Vos, Ecotoxicologisch onderzoek in met Endosulfan verontreinigde grond: toxiciteit en sanering. 34 p. f 6,-
88/40 G.P.Gonggrijp, Voorstel voor de afwerking van de groeve Belvedere als archeologisch-geologisch element. 13 p. f 3,-
88/41 J.L.Mulder (red.), De vos in het Noordhollands Duinreservaat. Deel 1: Organisatie en samenvatting. 32 p.
88/42 J.L.Mulder, idem. Deel 2: Het voedsel van de vos. 78 p.
88/43 J.L.Mulder, idem. Deel 3: De vossenpopulatie. 129 p.
88/44 J.L.Mulder, idem. Deel 4: De fazantenpopulatie. 59 p.
88/45 J.L.Mulder & A.H.Swaan, idem. Deel 5: De wulpenpopulatie. 76 p.
De rapporten 41-45 worden niet los verkocht maar als serie van vijf voor f 25.

88/46 J.E.Winkelman, Methodologische aspecten vogelonderzoek SEP-proefwindcentrale Oosterbierum (Fr.). Deel 1. 145 p. f 20,-
88/47 T.A.Renssen, De herintroductie van de raaf (Corax corax) in Nederland: een overzicht. 30 p. f 5,50
88/48 J.J.Smit, Het Eemland en de polder Arkemheen rond het begin van de twintigste eeuw. 64 p. f 9,-
88/49 G.W.Gerritsen, M.den Boer & F.J.J.Niewold, Voedselecologie van de vos in Nederland. 96 p. f 14,25
88/50 G.P.Gonggrijp, Permanente geologische ontsluitingen in de taluds van Rijksweg A 1 bij Oldenzaal. 18 p. f 3,50
88/51 P.Spaak, Een modelmatige benadering van de effecten van graslandbeheer op het populatieverloop van weidevogels. 42 p. f 7,50
88/52 H.Sierdsema, Broedvogels en landschapsstructuur in een houtwallandschap bij Steenwijk. 112 p. f 16,-
88/53 L.W.G.Higler & F.F.Repko, Analyse van de macrofauna van de Hierdense Beek. 97 p. f 14,25
88/54 H.W.de Nie & A.E.Jansen, De achteruitgang van de oevervegetatie van het Tjeukemeer tussen Oosterzee (Buren) en Echten. 18 p. f 4,50
88/55 R.Torenbeek, Hydrobiologie en waterhuishouding: een beleidsvoorbereidende studie. 148 p. f 20,50
88/56 P.A.J.Frigge & C.M.van Kessel, Adder en zandhagedis op de Hoge Veluwe: biotopen en beheer. 16 p. f 3,50
88/57 A.J.de Bakker, Monitoring van epifytische korstmossen in Nederland in 1987. 35 p. f 6,-

88/59 F.J.J.Niewold & H.Nijland, De Sallandse Heuvelrug als reservaat voor het Westeuropese heidekorhoen. 102 p. f 14,50
88/62 K.Romeyn, Estuariene nematoden en organische verontreiniging in de Dollard. 23 p. f 5,-
88/63 S.E.van Wieren & J.J.Borgesius, Evaluatie van bosbegrazingsobjecten in Nederland. 133 p. f 19,-
88/64 G.P.Gonggrijp (red.), Gea-objecten van Gelderland. 342 p. f 40,-
88/68 R.Noordhuis, Maatregelen ter voorkoming en beperking van schade door zilvermeeuwen. 48 p. f 7,50

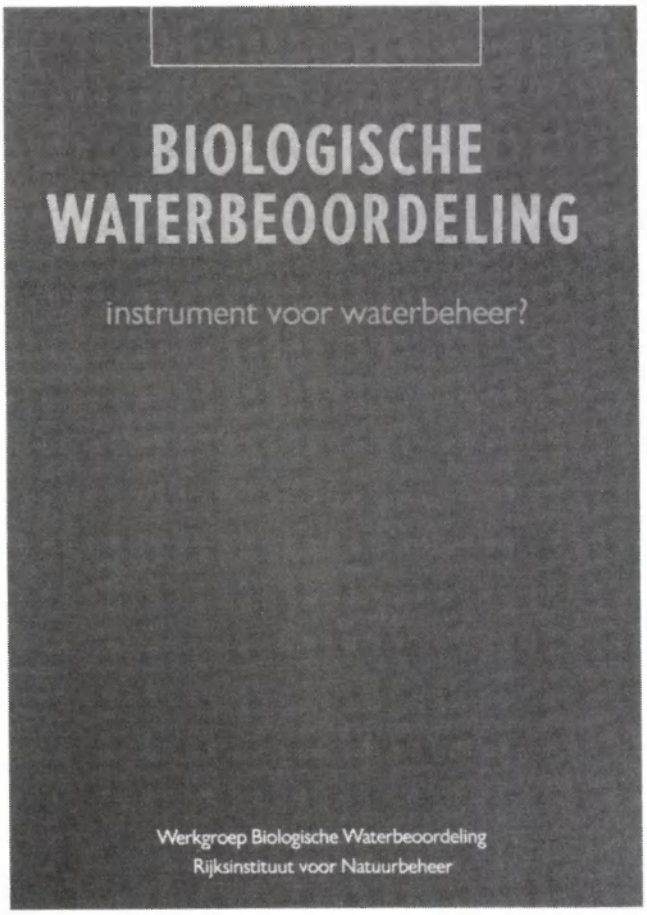
89/6 B.J.Ens, T.Piersma, W.J.Wolff & L.Zwarts 1989. Report of the Dutch-Mauritanian Project Banc d'Arguin 1985-1986. (tegelijk als WIWO-rapport 25 uitgegeven) f 35,-



Ecologie van kleine landschapselementen

Kleine landschapselementen vormen voor veel soorten planten en dieren van het cultuurlandschap biotoop en ecologische infrastructuur. In 1986 wijdde het RIN een studiedag aan dit thema. In het verslag hiervan werd een overzicht gegeven van de stand van het onderzoek en er is ruime aandacht besteed aan praktijkproblemen van de landinrichting.

88 pagina's, geïllustreerd
prijs *f* 20,-
bestelcode: KLE



Biologische waterbeoordeling: instrument voor waterbeheer?

De Werkgroep Biologische Waterbeoordeling organiseerde in 1987 in samenwerking met het RIN een symposium waarvan de bijdragen gebundeld zijn in dit boek.

"De werkgroep heeft een rijk en plezierig geïllustreerd kader uitputtend op poten gezet. Laten we voortaan spreken van de blauwe gids en wie hem onverhoopt nog niet heeft: aanschaffen!"

Jaap Dorgelo in Hydrobiological Bulletin 22,2: 209.

184 pagina's
prijs *f* 35,-
bestelcode: BW

Beide boeken zijn te bestellen door overschrijving van het verschuldigde bedrag op giro 516 06 48 van het RIN te Leersum onder vermelding van de bestelcode. Uw giro-overschrijving geldt als bestelformulier; toezending geschiedt franco.