

p. 29

Dynamiek en dichtheid van bosvogels in geïsoleerde loofbosfragmenten

B. van Noorden



RIJKSINSTITUUT VOOR NATUURBEHEER

Arnhem, Leersum en Texel

DYNAMIEK EN DICHTHEID VAN BOSVOGELS IN GEÏSOLEERDE
LOOFBOSFRAGMENTEN

Boena van Noorden

RIN-rapport 86/19

Rijksinstituut voor Natuurbeheer
Leersum

1986

254 073

Foto omslag: R.I.B.L. De Dorschkamp

INHOUD	blz.
VERANTWOORDING	1
1 INLEIDING	2
2 VRAAGSTELLINGEN	6
3 METHODE	7
3.1 Beschrijving onderzoekgebied	7
3.2 Selectie bosfragmenten	7
3.3 Broedvogelinventarisatie	13
3.4 Analyse	15
3.4.1 Maten voor de dynamiek in de vogelverspreiding	15
3.4.2 Multipеле regressie	17
4 RESULTATEN	19
4.1 Dynamiek in de verspreiding	19
4.1.1 Extinctie	19
4.1.2 Immigratie	22
4.1.3 Turnover	22
4.1.4 Soortspecifieke presentie afhankelijk van isolatie en oppervlak	27
4.2 Dichtheid	32
5 DISCUSSIE	37
5.1 Dynamiek in de verspreiding	37
5.1.1 Extinctie	37
5.1.2 Immigratie	38
5.1.3 Turnover	39
5.1.4 Soortspecifieke presentie afhankelijk van isolatie en oppervlak	41
5.2 Dichtheid	43
6 CONCLUSIES	47
7 SAMENVATTING	48
8 SUMMARY	49
9 LITERATUUR	50
BIJLAGEN	

VOORWOORD

De vraag in hoeverre soorten planten en dieren in hun voorkomen beperkt worden door afstanden tussen geschikte habitatplekken die ze moeten overbruggen, is de laatste jaren steeds nadrukkelijker gesteld. Het logische vervolg op deze vraag is de aandacht voor de mogelijke functie van kleine elementen in het cultuurlandschap als geleidingsbaan of steunpunt bij de verbreiding. Deze hoofdzakelijk hypothesegewijs geuite relatie tussen landschapsstructuur en voorkomen van organismen in het cultuurlandschap begint inmiddels het karakter van een paradigma te krijgen. Er is nog maar weinig onderzoek verricht dat deze veronderstellingen kan ondersteunen.

Op het Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Afdeling Landschapsecologie werd in 1983 begonnen met onderzoek aan vogels, dat ten dele in deze leemte zou moeten voorzien. De resultaten van het eerste jaar, een patroononderzoek, ondersteunen de rol van oppervlakte en isolatie van kleine bossen (Opdam et al. 1985). Vanuit dit eerste onderzoek is langs drie lijnen geprobeerd tot verdere onderbouwing en kwantificering te komen. In de ene lijn wordt het patroononderzoek voortgezet door de omvang van het gegevensbestand aanzienlijk uit te breiden en een accent te leggen op isolatie en verbinding (onderzoek Van Dorp, in voorbereiding). In de tweede lijn wordt nagegaan of de veronderstelde dynamiek van lokale extinctie en hervestiging inderdaad optreedt. In het voor u liggende rapport van een doctoraal onderzoek worden de resultaten van het gedurende drie jaar volgen van deze dynamiek bewerkt. Bovendien wordt aandacht besteed aan de derde lijn: de effecten op de dichtheid in de geïsoleerde bossen. Er mag worden verwacht dat de hier gepresenteerde gegevens en conclusies een bijdrage zullen leveren in de discussie rond het begrip ecologische infrastructuur.

R.A. Prins

Directeur Onderzoek

VERANTWOORDING

Dit onderzoek zou onmogelijk zijn geweest zonder hulp.

Fred Hustings, Paul Opdam en Alex Schotman leverden de benodigde inventarisatiegegevens uit de jaren 1983 en 1984 en in 1985 die uit Zuid-Limburg. Dick van Dorp en Alphons van Winden zorgden voor een deel van de habitatgegevens. Alex Schotman voerde de computeranalyse uit.

Paul Opdam begeleidde het onderzoek. Tenslotte wil ik de heer Voûte (Rijksuniversiteit Utrecht) bedanken voor het feit dat hij ondanks zijn zeer netelige positie bereid was om dit onderzoek vanuit de universiteit te begeleiden.

1 INLEIDING

In een uitermate dicht bevolkt land als Nederland zijn natuurgebieden een schaars goed. Daar waar geen urbanisatie en/of industrialisatie heeft plaatsgevonden, wordt het landschap benut door de landbouw. Te midden van dit cultuurlandschap liggen vaak kleine natuurgebieden ingebed.

Een van de doelstellingen van natuurbeheer is het behouden van de natuurlijke diversiteit. De vraag is hoe dit doel in de vaak kleine en geïsoleerde natuurgebieden bereikt kan worden. Hiertoe zou men iets over de eigenschappen van dit soort gebieden willen weten. Liefst zou men aan de hand van gemakkelijk te meten fysische en biologische grootheden voorspellingen willen doen over de invloed van bepaalde ruimtelijke ingrepen op het voortbestaan van flora en fauna. Toen in 1967 MacArthur en Wilson hun eilandbiogeografisch model formuleerden, werd de eerste stap in deze richting gedaan. Zij stelden dat het aantal soorten planten en dieren op eilanden wordt bepaald door twee processen, namelijk immigratie en extinctie (uitsterven) van soorten. Naarmate het aantal soorten op een eiland toeneemt, zal het aantal nieuwe soorten dat per tijdseenheid immigreert, afnemen. Omgekeerd zal het aantal soorten dat per tijdseenheid uitsterft, toenemen met het aantal soorten (dynamisch evenwicht). Er treedt echter wel een verandering op in de soortensamenstelling (turnover). Tal van onderzoekers gingen na de lancering van deze theorie het veld in om deze uitspraken te staven (o.a. Diamond 1969, Simberloff & Wilson 1969, 1970). De theorie van MacArthur en Wilson werd ook van toepassing geacht in eilandsituaties op het vasteland (o.a. Vuilleumier 1970, Diamond 1975, Den Boer 1977). Alleen de soorten-oppervlakte-relatie werd algemeen ondersteund. Het dynamisch soortenevenwicht en soms ook het isolatieëffect werden en worden bestreden. Een grote beperking van het model is dat er alleen een uitspraak wordt gedaan over het aantal soorten en niet over de aard van de soorten. Voorts wordt geen rekening gehouden met hoe milieufactoren het voorkomen van bepaalde soorten beïnvloeden (Brussaard 1984).

De 'eilandtheorie' van MacArthur en Wilson (die overigens veel meer aspecten bevat dan alleen het dynamisch soortenevenwicht) is enerzijds een inspiratiebron geweest voor onderzoekers, anderzijds tevens een

keurslijf dat de onderzoeker in zijn inventiviteit beperkte. Laten we hier de eilandtheorie verder voor wat die is, een groep gemakkelijk te bestuderen organismen uitkiezen (vogels) en ons afvragen in hoeverre de verspreiding van vogelsoorten in kleine, duidelijk afgrensbare, geïsoleerde habitatfragmenten (bosjes) behalve door habitatfactoren ook wordt bepaald door oppervlakte en mate van isolatie.

Allereerst is het belangrijk om na te gaan welke factoren de verbreiding van broedvogels beïnvloeden. We veronderstellen dat het voorkomen van vogelsoorten de resultante is van twee tegengestelde processen, namelijk immigratie en extinctie. Of een bepaalde soort een habitateiland bereikt hangt af van de isolatie van het eiland ten opzichte van het brongebied (verbreidingskern). Dus naarmate de isolatie groter wordt zal immigratie afnemen. Zo'n verband is aangetoond door Fritz (1979), Whitcomb et al. (1981) en Opdam et al. (1984 en 1985). Dit in tegenstelling tot de bevindingen van Helliwell (1976) en Ambuel & Temple (1983). Ambuel en Temple sluiten bij voorbaat de rol van de isolatie uit, terwijl Helliwell waarschijnlijk geen isolatieëffect vond omdat hij te veel soorten in zijn analyse betrok waardoor soortspecifieke effecten vertroebeld werden. Opdam et al. 1985 konden ook geen isolatieëffect aantonen toen zij alle soorten in hun analyses betrokken, echter toen zij de sterk aan bos gebonden soorten apart bekeken kwam het isolatieëffect wel degelijk naar voren.

Naast de mate van isolatie is de dichtheid in het kerngebied en de bereidheid van de soort om te vertrekken uit het brongebied van belang. Järvinen (1980) en Opdam & Schotman (1985) geven van dit eerste verschijnsel enkele voorbeelden aan. Opdam et al. (1985) vonden verschillen tussen soorten wat betreft het effect van isolatie, hetgeen voor een deel verklaard zou kunnen worden uit een soortspecifieke bereidheid tot kolonisatie.

Men is misschien geneigd om bij vogels vraagtekens te plaatsen bij het begrip isolatie. Vogels kunnen zich toch immers goed en snel verplaatsen! Er zit hier een adder onder het gras, omdat er onderscheid gemaakt dient te worden tussen verbreiding (dispersie) en trek. Het eerste begrip omvat verplaatsingen van geboorteplaats naar broedplaats en van broedplaats naar nieuwe broedplaats (Berndt & Sternberg 1968). Trek is het verschijnsel van verplaatsingen tussen voortplantingsgebied en overwinteringsgebied. Veel soorten kiezen hun broed-

plaats in de buurt van hun geboorteplaats (Ruiter 1941, Menzel 1968 & Glutz von Blotzheim 1980). De trouw aan een eenmaal gekozen broedgebied is veelal groter dan de trouw aan de geboorteplaats (Gauthreaux 1982). Dus hoewel vogels op de trek grote afstanden kunnen afleggen, verbreiden veel soorten zich slechts over geringe afstand.

Een ander belangrijk proces dat een rol speelt bij de verspreiding is de extinctie. De kans op extinctie hangt samen met de populatiegrootte. In een groot gebied kunnen meer individuen leven dan in een klein gebied, dus de populatie in een groot gebied is groter dan in een klein gebied. In een grote populatie worden meer individuen geboren dan in een kleine. Daarnaast is de kans dat in een kleine populatie alle individuen in korte tijd door voedselgebrek, predatie of parasitisme sterven groter dan in een grote populatie. Jones en Diamond (1976), Svensson (1978) en Diamond (1975) toonden aan dat de uitsterfkans kleiner wordt naarmate het oppervlak toeneemt. Ook het aantal *opp. → pop.* soorten vogels neemt toe bij groter oppervlak (Moore & Hooper 1975, Galli et al. 1976, Opdam & Retel Helmrich 1982, Opdam et al. 1984, Blake & Karr 1984). Naast de verklaring voortvloeiende uit de samenhang van uitsterfkans en populatiegrootte zijn er nog twee andere voor de hand liggende oorzaken voor de toename van het aantal soorten bij groter oppervlak. Bij toenemend oppervlak zullen soorten met grote territoria zich kunnen vestigen. Bovendien kan bij groter oppervlak de habitatvariatie toenemen waardoor er zich ook weer meer soorten kunnen vestigen (Forman et al. 1976). Op grond hiervan verwacht men dat soorten verschillen in gevoeligheid voor oppervlakteveranderingen (Galli et al. 1976, Whitcomb et al. 1981, Opdam et al. 1985).

Veel uitgevoerd onderzoek ten aanzien van de invloed van isolatie en oppervlak op het voorkomen van organismen in kleine habitatfragmenten is gericht op de analyse van verspreidingspatronen, zonder dat de achterliggende processen (immigratie en extinctie) bestudeerd zijn. Het doel van dit onderzoek is om de tot dusver veronderstelde dynamiek van extinctie en immigratie in relatie tot het oppervlak en de isolatie van geïsoleerde habitatfragmenten te staven. Een ander kenmerk voor veel van het tot dusverre uitgevoerde onderzoek is de kwalitatieve opzet. De beschreven processen hebben naar verwachting ook effecten op de dichtheid. Het toetsen van de juistheid van deze verwachting is het tweede doel van dit onderzoek.

Het is ter wille van de vergelijkbaarheid van belang de verschillende habitateilanden qua vegetatiestructuur en -samenstelling zo homogeen mogelijk te kiezen.

Omdat soorten verschillen in verbreidingscapaciteit (Opdam et al. 1985) moet men het probleem op het niveau van soorten en soortengroepen bestuderen. Daarom wordt vooral aandacht besteed aan vogels die sterk gebonden zijn aan goed ontwikkeld loofbos, omdat bij soorten uit dit stabiele milieu een geringere neiging tot verbreiding verwacht wordt dan bij soorten uit een instabiel milieu, bijvoorbeeld een moerasgebied. Daarom is bij bossoorten een sterkere invloed van isolatie en oppervlakte op het verbreidingsvermogen te verwachten.

2 VRAAGSTELLINGEN

De inleiding biedt een beknopte beschrijving van de kennis omtrent de biogeografie van vogels in habitateilanden. Hierop voortbordurend zijn de volgende vraagstellingen geformuleerd.

1. Naarmate een bosfragment een groter oppervlak heeft, zal de extinctie afnemen. Een groter oppervlak schept de mogelijkheid van een grotere populatie waardoor de uitsterfkans vermindert.
 2. Naarmate een bosfragment meer geïsoleerd is, zal de immigratie afnemen. Het wordt immers voor de soorten steeds moeilijker om de afstand te overbruggen.
 3. Als het oppervlak van een bosfragment toeneemt zal de relatieve turnover van de vogels afnemen. Door vergroting van het oppervlak zal naar verwachting de extinctie afnemen (stelling 1); hierdoor zal ook de frequentie van hervestiging afnemen omdat er minder soorten verdwijnen die door middel van immigratie aangevuld zouden kunnen worden. Door zowel de afname van de extinctie als van de immigratie zal de turnover eveneens afnemen.
 4. Soorten verschillen in de mate waarin ze zich kunnen verbreiden, afhankelijk van oppervlak en isolatie.
 5. Naarmate een bosfragment meer geïsoleerd ligt, wordt de dichtheid lager. Isolatie kan een milieufactor zijn die de habitatkwaliteit vermindert, waardoor de dichtheden lager komen te liggen. *van sommige soorten? Welke? zie bijl.*
 6. Naarmate een soort in een regio een geringere gemiddelde dichtheid in geschikt habitat heeft, bezet hij minder bosfragmenten. Bij lagere dichtheden zullen er meer geschikte plaatsen onbezet blijven, doordat de kans dat potentiële habitats gevonden worden, afneemt.
- N.B. Het effect van isolatie op de turnover is vermoedelijk complex en moeilijk voorspelbaar. Grotere isolatie betekent minder immigratie, d.w.z. een kleinere kans op hervestiging, maar tevens een grotere kans op extinctie omdat minder immigranten klaar staan om opgevallen plaatsen op te vullen.

3 METHODE

3.1 Beschrijving onderzoekgebied

Gedurende drie opeenvolgende jaren (1983 t/m 1985) werden loofbosjes (50-300 jaar) in twee delen van Nederland kwalitatief en in 1985 voor een deel kwantitatief geïnventariseerd op broedvogels. De Gelderse Vallei (het noordelijk deel) is globaal gelegen tussen de plaatsen Amersfoort, Nijkerk, Lunteren en Veenendaal (fig. 1) en heeft een oppervlak van ca. 400 km². Het is een gemengd agrarisch gebied waarin veel bosjes, houtwallen, lanen en heggen liggen. Aan drie zijden wordt de Gelderse Vallei omgeven door grote aaneengesloten bosgebieden (Veluwe en Utrechtse Heuvelrug). Er zijn in 1983 40 en in 1984 en 1985 (kwantitatief) 46 bosjes geïnventariseerd.

Het tweede onderzoekgebied bevindt zich in Zuid-Limburg en is gelegen tussen de plaatsen Gulpen, Heerlen, Aken (BRD) en Plombières (België) (fig. 2). Dit 200 km² grote akkerbouwgebied is veel meer geaccidenteerd dan de Gelderse Vallei. In het noorden en zuiden wordt het gebied begrensd door grote aaneengesloten bossen (fig. 2). Er werden in Zuid-Limburg 28 bosjes geïnventariseerd welke in een meer open landschap met minder bosjes en langgerekte boomgroepen dan de Gelderse Vallei gelegen zijn.

3.2 Selectie bosfragmenten

De bosfragmenten werden geselecteerd op een zo uniform mogelijke boom- en struiklaag. Aan het eerste criterium kon goed voldaan worden, echter de variatie in de struiklaag bleek per bosje sterk te verschillen. De variatie in de vegetatiestructuur werd met behulp van een achttal parameters beschreven (tabel 1).

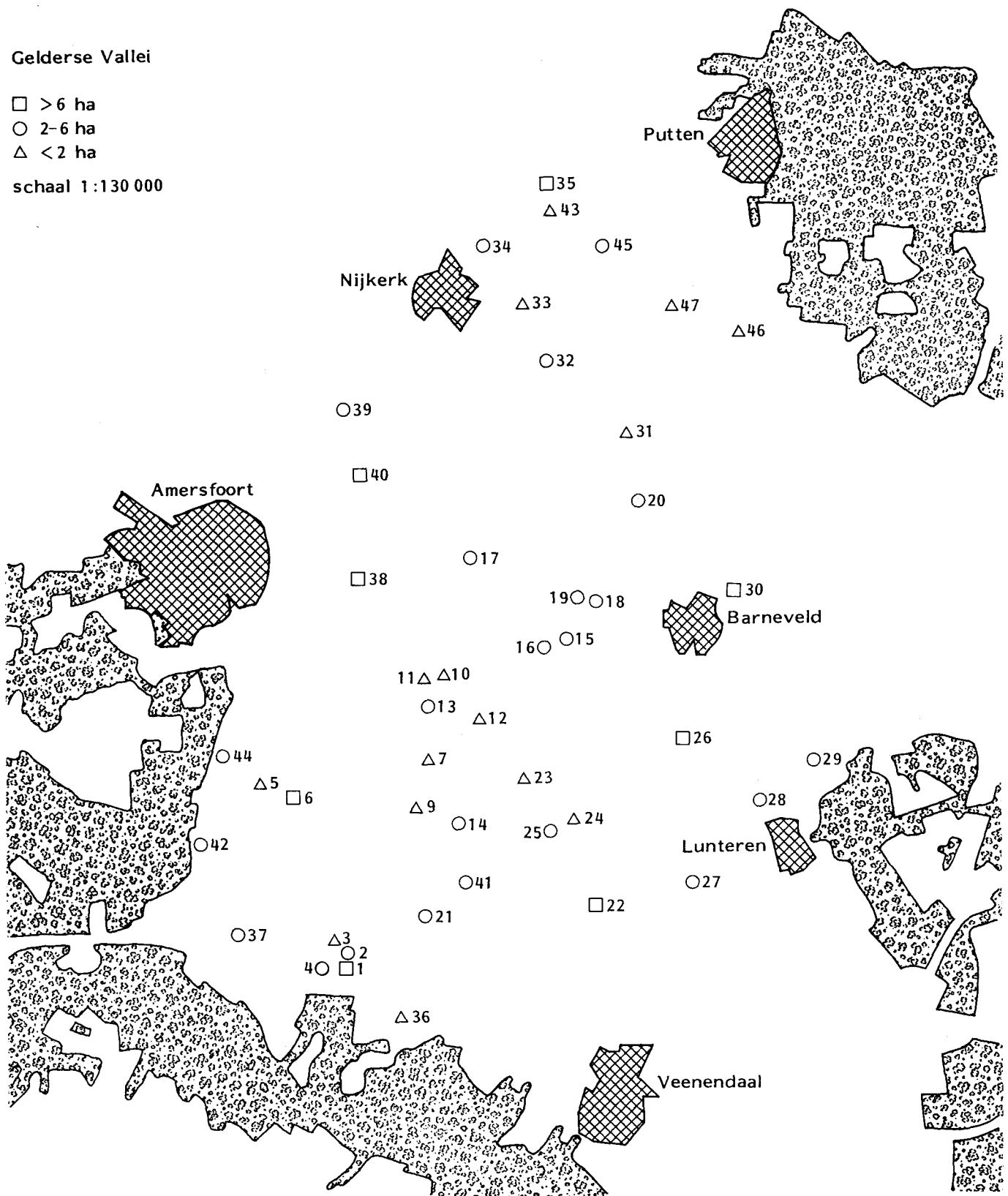
De geselecteerde bosjes varieerden in oppervlak (0,1-31,5 ha) en in mate van isolatie. Het oppervlak werd bepaald met behulp van een planimeter en een topografische kaart, schaal 1:10.000. Hierbij werd zowel het geïnventariseerde oppervlak (opp.) als het totale bosoppervlak (totopp.) waarvan het onderzochte bosfragment deel uitmaakte, bepaald. In totaal 45 van de 74 onderzochte bosjes maakten deel uit van een groter bos.

Voor de isolatie werden een tiental parameters geformuleerd, die met behulp van topografische kaarten schaal 1:25.000 werden bepaald. Tabel 2 bevat een beknopte beschrijving van de isolatieparameters.

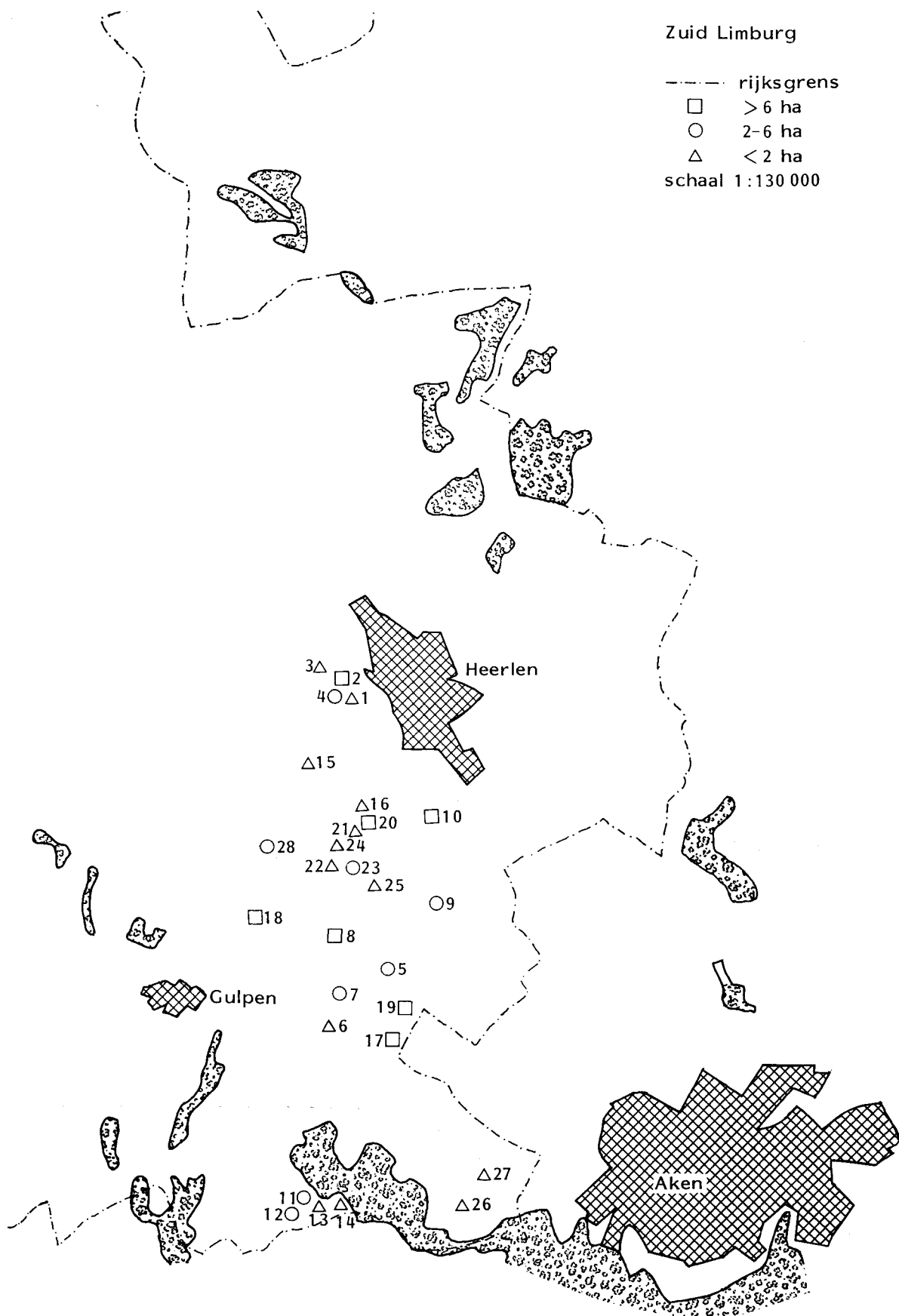
Gelderse Vallei

- > 6 ha
- 2-6 ha
- △ < 2 ha

schaal 1:130 000



Figuur 1. Overzicht van de ligging van de onderzochte loofbosfragmenten in de Gelderse Vallei. De omringende grote aaneengesloten bosgebieden zijn eveneens aangegeven (Schaal 1:130.000)



Figuur 2. Overzicht van de ligging van de onderzochte loofbosfragmenten in Zuid Limburg. De omringende grote aaneengesloten bosgebieden zijn eveneens aangegeven (schaal 1:130.000)

Tabel 1. Overzicht van de gebruikte vegetatiestructuur- en oppervlakte-kenmerken.

A. Vegetatiestructuurvariabelen

1. De hoofdhoutsoort(en) in het proefvlak waarbij zijn onderscheiden:
 - A. Eik als hoofdhoutsoort (eik)
 - B. Eik van overige loofhoutsoorten (eikov)
 - C. Eik en naaldhoutsoorten (eiknh)
 - D. Beuk, eik en overige loofhoutsoorten (bueiko)
2. Bedekking van de kruidlaag in het proefvlak (covkruid)
3. Bedekking van de struiklaag in het proefvlak (covstrui)
4. Gemiddelde stamomtrek van 50 stammen in het proefvlak (meanstam)
5. Standaarddeviatie van de gemiddelde stamomtrek (standev)
6. Aantal boomsoorten in het proefvlak, gebaseerd op een steekproef van 50 bomen. Alleen bomen met een stamomtrek op borsthoogte van >40 cm zijn meegeteld (specsum)
7. Gemiddelde onderlinge afstand, in een transect met een breedte van 2 m, van 50 bomen in het proefvlak (meandist)
8. Aantal stammetjes met een stamdiameter op borsthoogte tussen 10 en 40 cm in het transect van 50 bomen (saplings)

B. Oppervlaktevariabelen

1. Het geïnventariseerde oppervlak (opp.).
2. Het oppervlak van het totale bosgebied waarvan het proefvlak deel uitmaakt (totopp).

Tabel 2. Overzicht van de gebruikte isolatieparameters.

1. Afstand (km) vanuit het centrum van een bosciland tot aan het dichtstbijzijnde bos groter dan 20 ha, ongeacht het type bos (fig. 3; distance)
2. Oppervlakte bos (ha), ongeacht het type, binnen een straal van 1 km ten opzichte van het centrum van een bosciland (fig. 3; (area bos 1))
3. Oppervlakte bos (ha), ongeacht het type, binnen een straal van 3 km ten opzichte van het centrum van een bosciland (fig. 3; (area bos 3)).
4. Oppervlakte (ha) aan boomgaarden binnen een straal van 1 km ten opzichte van het centrum van een bosciland (boomgaard 1). Deze en de volgende parameters hebben vooral betrekking op de situatie in Zuid-Limburg.
5. Oppervlakte (ha) aan boomgaarden binnen een straal van 3 km ten opzichte van het centrum van een bosciland (boomgaard 3).
6. Aantal boscilanden, ongeacht het type groter dan vijf ha binnen een straal van 3 km, vanuit het centrum van het bosciland (fig. 3; bosdens 3).
7. Aantal sectoren ($n = 1 \dots 20$) binnen een concentrische cirkel op een afstand van 3 t/m 5 km vanuit het centrum van het proefvlak, waarvan meer dan 100 ha met bos ongeacht het type bedekt is (= meer dan 40% van zo'n sector bestaat uit bos). (fig. 3; sectoren).
8. Aanwezigheid van lanen, singels + houtwallen verbonden met het proefvlak (lanen).
9. Dichtheid aan houtwallen (m/ha) in het cultuurlandschap binnen een straal van 1 km vanuit het centrum van het bosciland (denshout).
10. Dichtheid aan bomenrijen (elzensingels, populierensingels en hagen) (m/ha) in het cultuurlandschap vanuit het centrum van het bosciland (densboom) binnen een straal van 1 km.

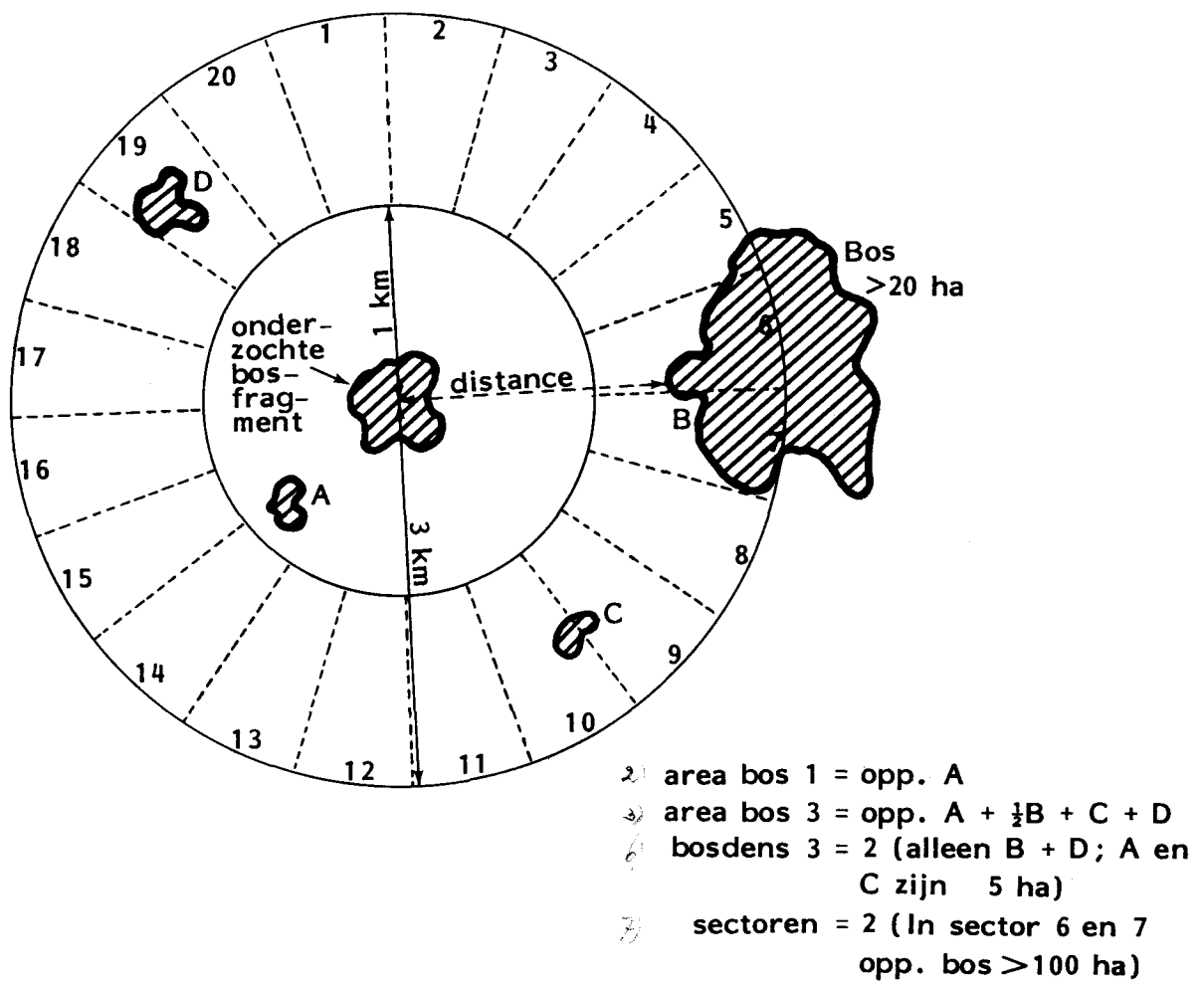
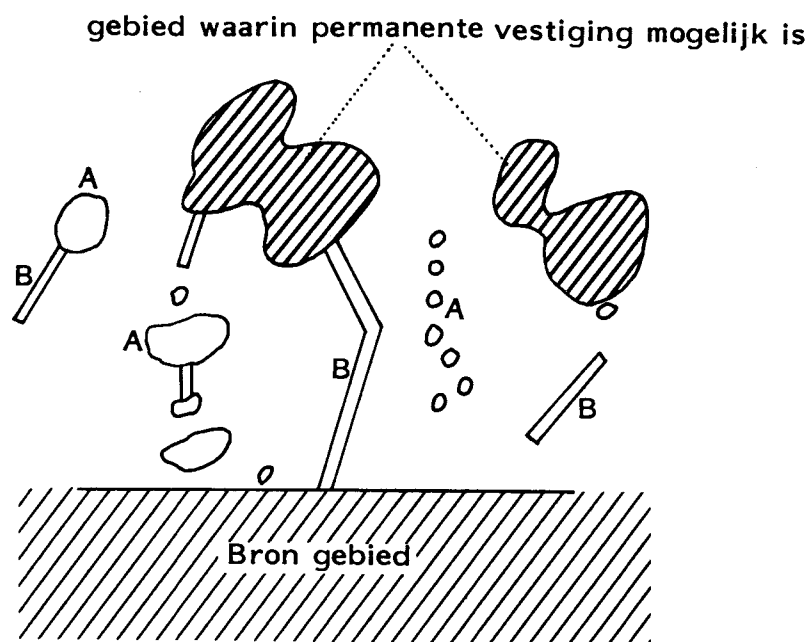


Fig. 3. Voorbeeld van het berekenen van enkele isolatieparameters.

In de literatuur worden twee groepen van landschapselementen onderscheiden die isolatie verminderen; stapstenen (stepping stones) en corridors (Forman et al. 1976, Mader 1980, Ambuel & Temple 1983). Het organisme kan door gebruik te maken van stapstenen een geschikt broedhabitat bereiken of deze landschapselementen als broedhabitat gebruiken (afhankelijk van het oppervlak en de soort). Hetzelfde geldt voor corridors (fig. 4). In het onderzoekgebied zijn beide typen landschapselementen niet strikt te scheiden. Zo zijn er bijvoorbeeld korte vrijliggende houtwallen en langgerekte kleine bosjes (fig. 4). Deze verwevenheid blijkt ook uit de vrij hoge correlatiecoëfficiënten van de isolatieparameters die betrekking hebben op deze groepen van landschapselementen (bijlage 1).

3.3 Broedvogelinventarisatie

De voor de kwantitatieve inventarisatie (Gelderse Vallei 1985) gekozen methode is de uitgebreide territoriumkartering, zoals deze beschreven is door Hustings et al. 1985. Tijdens de negen bezoeken aan ieder bosje in de periode half maart - begin juni werden, bij een constante loop-snelheid, vanaf 45 minuten vóór zonsopgang al de territorium-of nest-indicatieve waarnemingen op kaart ingetekend (schaal 1:3.000). Hierbij werden alle vogelsoorten betrokken. Tot maximaal vier uur na zonsopgang werd er geïnventariseerd. De duur van een bezoek was afhankelijk van het oppervlak, evenals de inventarisatie-intensiteit (bijlage 2). De afzonderlijke bezoeken werden zo gekozen, dat in ieder bosje gedurende het broedseizoen op een ander tijdstip ten opzichte van zonsopgang begonnen werd. Uit de verzamelde gegevens werd door middel van een selectieve interpretatie, waarbij rekening werd gehouden met soortspecifieke verschillen in trefkans en met doortrekkers, het aantal territoria per soort bepaald (Hustings et al. 1985). Bij de uitvoering van de kwalitatieve inventarisatie werd elk gebied in Zuid-Limburg in 1983, 1984, en 1985 respectievelijk drie, vier en vier keer bezocht. Voor de Gelderse Vallei was dit achtereenvolgens vijf, vier en negen keer. Om de gegevens uit de Gelderse Vallei van 1985 vergelijkbaar te houden met de rest, zijn er steekproefsgewijs uit de negen bezoeken vier gelicht, waaruit de kwalitatieve gegevens afgeleid werden. Hiertoe werd met behulp van een toevalsgetallentabel voor ieder gebied afzonderlijk uit de eerste drie bezoeken één bezoek gelicht en uit de



Figuur 4. Landschapselementen met een verbindingsfunctie:
stapstenen (A) en corridors (B)

daarop volgende drie maal twee bezoeken ook telkens één zodat er uiteindelijk vier overbleven, waarvan de gegevens gebruikt werden als waren ze verzameld ten behoeve van de kwalitatieve inventarisatie.

De bezoeken van de kwalitatieve inventarisatie begonnen rond zonsopgang en werden maximaal vier uur na zonsopgang gestopt. De bezoekduur bedroeg in de meeste bosjes 15 minuten, alleen in de grotere was dit maximaal 30-45 minuten. Op een voorgedrukt soorten-formulier werden per gebied per bezoek die soorten geturft waarvan territorium- of nestindicatieve waarnemingen werden gedaan. Zo gauw er een soort werd vastgesteld gedurende een bezoek, werd er geen aandacht meer aan deze soort geschonken en concentreerde men zich op de nog niet vastgestelde soorten. Tijdens ieder bezoek werd elk bosje in zijn geheel al lopende afgezocht. Net zoals bij de kwantitatieve inventarisatie werden de bezoektijdstippen ten opzichte van zonsopgang gevarieerd.

De aanwezigheid van een territorium in een gebiedje werd vastgesteld met behulp van de gegevens van de afzonderlijke bezoeken volgens de criteria zoals beschreven in Hustings et al. (1985). Voor de meeste standvogels waren tenminste twee waarnemingen tijdens verschillende bezoeken vereist, maar voor sommige soorten met een kleine waarneemkans werd een territorium aanvaard op grond van één waarneming buiten de doortrektijd. De vogel- en habitatgegevens werden verzameld door D. van Dorp, F. Hustings, A. Schotman, P. Opdam, A. van Winden en de auteur.

3.4 Analyse

3.4.1 Maten voor de dynamiek in de vogelverspreiding.

De voor dit onderzoek gebruikte maat voor de jaarlijkse veranderingen in de vogelsoortensamenstelling van een gebied is de relatieve turnover (Diamond 1969, McCoy 1982). Hierbij is uitgegaan van een maat voor similariteit, de Sörenson-index. De relatieve turnover is gelijk aan 1-Sörenson-index. De berekening van deze maat geschiedt middels de volgende formule en heeft steeds betrekking op twee opeenvolgende jaren:

$$\text{rel. To} = 100 \frac{(S_E + S_I)}{(S_1 + S_2)} (\%)$$

Hierin is S_E het aantal soorten dat verdwenen is (extinctie), S_I het aantal soorten dat erbij gekomen is (immigratie), S_1 het totaal aantal soorten in jaar 1 en S_2 het totaal aantal soorten in jaar 2. De relatieve turnover werd steeds berekend met behulp van kwalitatieve gegevens van de soorten die sterk gebonden en aangewezen zijn op goed ontwikkeld loofbos.

Om inzicht te krijgen in de immigratie van het ene op het andere jaar is de relatieve immigratie bepaald volgens de formule:

$$\text{rel. Im} = 100 \frac{S_I}{N-S_1}$$

De Immigratie wordt dus bepaald door de soorten die zich van het ene op het andere jaar vestigen (S_I) en de potentieel zich nog vestigende soorten $N-S_1$. Hierbij is N een constante welke het totale aantal loofbossoorten in het onderzoeksgebied aangeeft. Deze constante bedraagt 17. S_1 is aantal soorten dat in jaar 1 aanwezig is in het loofbosfragment.

De gebruikte maat voor de relatieve extinctie is vastgelegd in de onderstaande formule:

$$\text{rel. Ex} = 100 \frac{S_E}{S_1}$$

Omdat het aantal soorten dat kan verdwijnen afhangt van het aantal soorten dat reeds aanwezig is, is deze factor (S_1) in de formule opgenomen. S_E is het aantal soorten dat van het ene op het andere jaar verdwenen is.

Een maat die informatie verschaft over het verbreidingsvermogen en het handhaven van een populatie op een habitateiland, is de presentie van elke soort in een bosfragment gedurende de drie onderzoekjaren. Hierin worden de verschillen in verbreidingsvermogen tussen de soorten weerspiegeld.

De aanwezigheid per jaar werd 'gehonoreerd' met een 1 en afwezigheid met een 0. Om de waarde nul te vermijden (in verband met log.-transformaties) is bij elke gebiedsscore 1 opgeteld. Zo kan de aanwezigheidsscore van een soort gedurende de drie onderzochte jaren in een bosfragment variëren tussen de 1 en de 4. Ieder gebied heeft een eigen oppervlakte en een eigen isolatiegraad. Deze waarden van elk bosfragment kunnen gekoppeld worden aan de presentiescore. Zo hoort bij iedere score een bepaalde oppervlakte en een bepaalde isolatiegraad. Zo'n punt kan uitgezet worden in een assenstelsel, waarin de ene as de

oppervlakte en de andere as de isolatiegraad afbeeldt. Men kan ook de punten van de andere gebieden voor één bepaalde vogelsoort in dezelfde grafiek plaatsen. Er ontstaat dan een figuur bestaande uit punten, waarbij ieder punt het cijfer 1, 2, 3 of 4 heeft (zie fig. 5).

De verwachting voor een isolatie- en oppervlaktegevoelige soort is dat de gebieden met de hoogste score op die plaats in de grafiek liggen, waar de oppervlakte het grootst en de isolatie het geringst is. Om het geheel overzichtelijker te maken zijn de oppervlakte en de isolatiewaarden van elke soort apart gemiddeld, zodat voor elke score één punt ontstaat. Wordt dit voor ieder van de vier scores gedaan, dan verandert figuur 5 in een figuur met vier punten (fig. 9).

3.4.2 Multipiele regressie

Voor de oplossing van bepaalde vraagstellingen is het nodig de variatie in een afhankelijke variabele te verklaren door middel van een of meer onafhankelijke variabelen. Zo wordt getracht om de variatie in de turnover (afhankelijke variabele) te verklaren uit de oppervlakte (onafhankelijke variabele). Dit is echter niet de enige onafhankelijke variabele die hierbij een rol kan spelen. Daarom is hier gekozen voor multipiele regressie. Hiertoe veronderstelt men dat de relatie tussen vogelvariabele en milieuvariabele rechtlijnig verloopt en dat de variabelen normaal verdeeld zijn.

Deze veronderstellingen zijn lang niet altijd reël maar kunnen soms middels een kunstgreep gerealiseerd worden. Hiertoe worden de waarden der variabelen getransformeerd naar de natuurlijke logaritme. Soms lukt dit niet omdat de waarde nul voorkomt. Is dit het geval, dan is bij iedere waarde het getal 1 opgeteld. Voorbeeld: drie waarden van de relatieve turnover zijn respectievelijk 0, 1 en 3. Na transformatie worden deze waarden $L_n(0+1)$ 0,0, $L_n(1+1) = 0,7$ en $L_n(3+1) = 1,4$.

Is rechtlijnigheid gerealiseerd, dan probeert men een model te vinden dat het grootste deel van de variatie in de vogelvariabele verklaart. De factoren in dit model zijn dan die kenmerken, die gecombineerd de beste correlatie met de vogelparameter geven. Voor de uitvoering van de multipiele regressie is gekozen voor het Genstat-programma (Alvey et al. 1982).

4 RESULTATEN

4.1 Dynamiek in de verspreiding

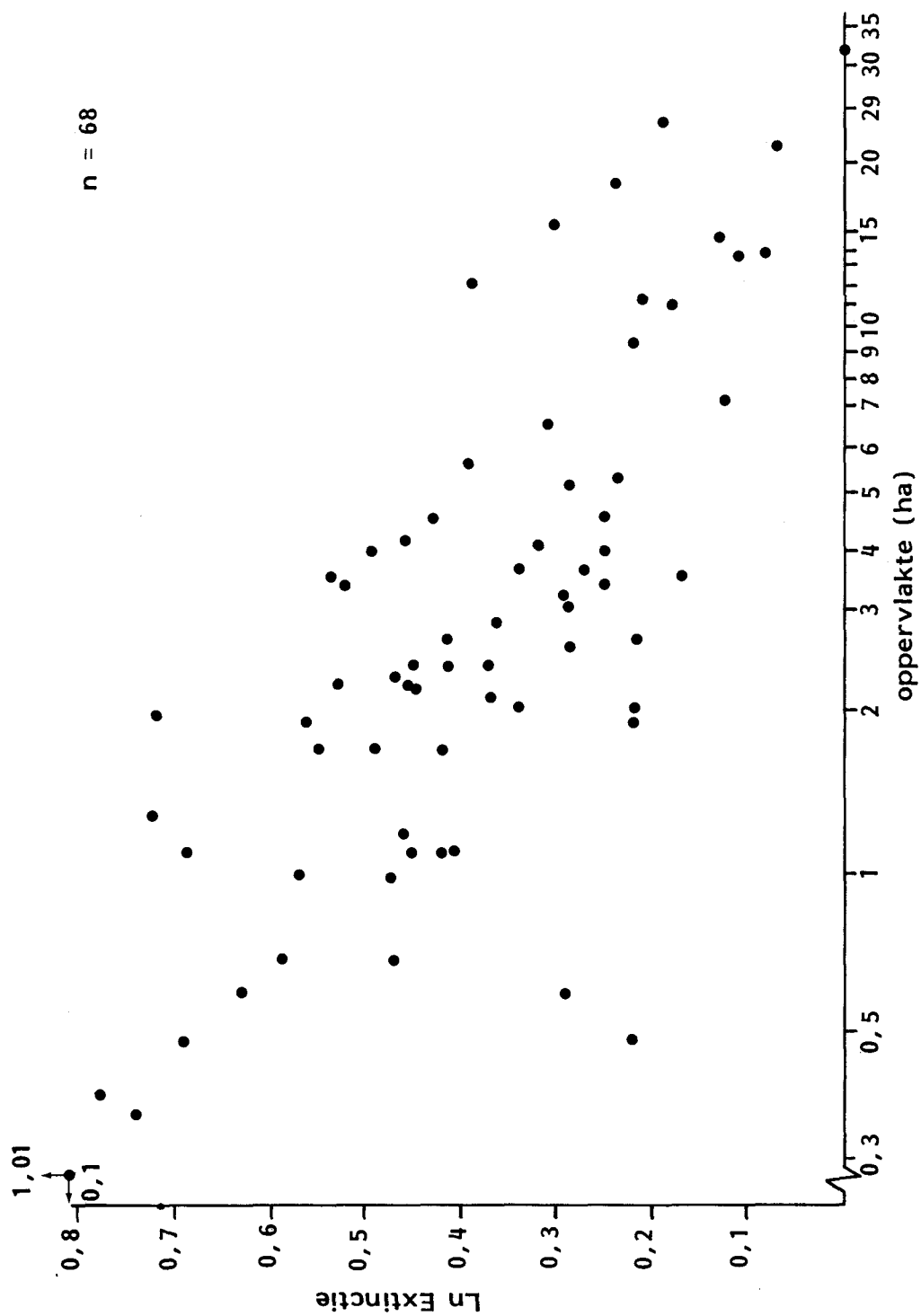
4.1.1 Extinctie

Om een goede indruk te krijgen van het verband tussen milieuvariabelen en extinctie zijn er verschillende combinaties van milieuvariabelen en extinctie geanalyseerd met behulp van multipale regressie. Hiertoe werden de milieuvariabelen verdeeld in drie groepen, te weten de habitatvariabelen, de isolatievariabelen en de oppervlaktevariabelen. Vier combinaties van deze groepen werden gebruikt voor de regressie-analyse. (Voor de regressieanalyse van de immigratie en de turnover zijn dezelfde groepen en combinaties gebruikt.)

In tabel 3 zijn de resultaten van de verschillende 'runs' weergegeven, apart voor de extincties tussen de jaren '83 en '84 respectievelijk '84 en '85, alsmede voor de som van deze extincties. Dit laatste is gedaan om de invloed van de ruis veroorzaakt door niet-controleerbare variabelen zoals weersgesteldheid en verschillen in inventarisatiemethodiek te verkleinen. Bij iedere 'run' wordt de verklaarde variantie (in %) met de daarbij behorende milieuvariabele(n) weergegeven.

In tabel 4 wordt voor de regressie waarin vijf habitatvariabelen, acht isolatievariabelen en twee oppervlaktevariabelen zijn betrokken, het model weergegeven dat de meeste variantie in de extinctie verklaart. In die gevallen waarbij de oppervlakte als milieuvariabele ingevoerd is, verklaart deze het grootste deel van de variantie (16,9-47%). Deze parameter is negatief gecorreleerd, wat dus wil zeggen dat naarmate de oppervlakte toeneemt de extinctie kleiner wordt (fig. 6). De extinctie van '84-'85 wordt tevens voor een klein deel (3,4%) verklaard uit de oppervlakte bos ongeacht het type binnen een straal van 1 km (area bos 1). Ook dit verband is negatief: wanneer de oppervlakte bos toeneemt neemt de extinctie af.

Indien alleen habitatvariabelen worden ingevoerd, wordt de variantie in de extinctie voor 16,6% (84/85) en 14,7% (83/84 + 84/85) verklaard uit de gemiddelde onderlinge afstand van de bomen in een transect van 50 bomen (meandist). Ook hier is het verband negatief. Het valt op dat de verklaarde variantie in de cumulatieve extinctie het grootst is (max. 47%).



Figuur 6. De relatie tussen de oppervlakte en de relatieve extinctie (83/84 + 84/85) van broedvogelsoorten in loofbossen in de Gelderse Vallei en Zuid-Limburg.

Tabel 3. Resultaten van de multi-pele regressie van de extinctiewaarde. Naast de afzonderlijke extinctiewaarden van de perioden '83-'84 en '84-'85 is ook het resultaat van de som van de extincties uit deze perioden weergegeven. (Alle analoge milieuvariabelen en de extinctiewaarden zijn getransformeerd naar de natuurlijke logaritme.)

periode	milieuvariabelen basisset	verklaarde variantie geselecteerde variabelen
83/84	5 habitat + gebied ^{*)}	géén
83/84	8 isolatie, 2 opp. + gebied ^{*)}	-oppervlakte 16,9%
83/84	4 habitat, 2 opp. + gebied ^{*)}	-oppervlakte 16,9%
83/84	5 habitat, 8 isolatie, 2 opp.+ gebied ^{*)}	-oppervlakte 16,9%
84/85	5 habitat + gebied ^{*)}	-gemid.afst.bomen 16,6%
84/85	8 isolatie, 2 opp. + gebied ^{*)}	-oppervlakte 35,7%
		-area bos 1 3,4%
84/85	4 habitat, 2 opp. + gebied ^{*)}	-oppervlakte 35,7%
84/85	5 habitat, 8 isolatie, 2 opp.+ gebied ^{*)}	-oppervlakte 35,7%
		-area bos 1 3,4%
83/84 + 84/85	5 habitat + gebied ^{*)}	-gemid.afst.bomen 14,7%
83/84 + 84/85	8 isolatie, 2 opp. + gebied ^{*)}	-oppervlakte 47,0%
83/84 + 84/85	5 habitat, 8 isolatie, 2 opp.+ gebied ^{*)}	-oppervlakte 47,0%

*) 'gebied' is een dummyvariabele waarmee een eventueel verschil tussen de onderzoekgebieden (Zuid-Limburg en Gelderse Vallei) vastgelegd kan worden.

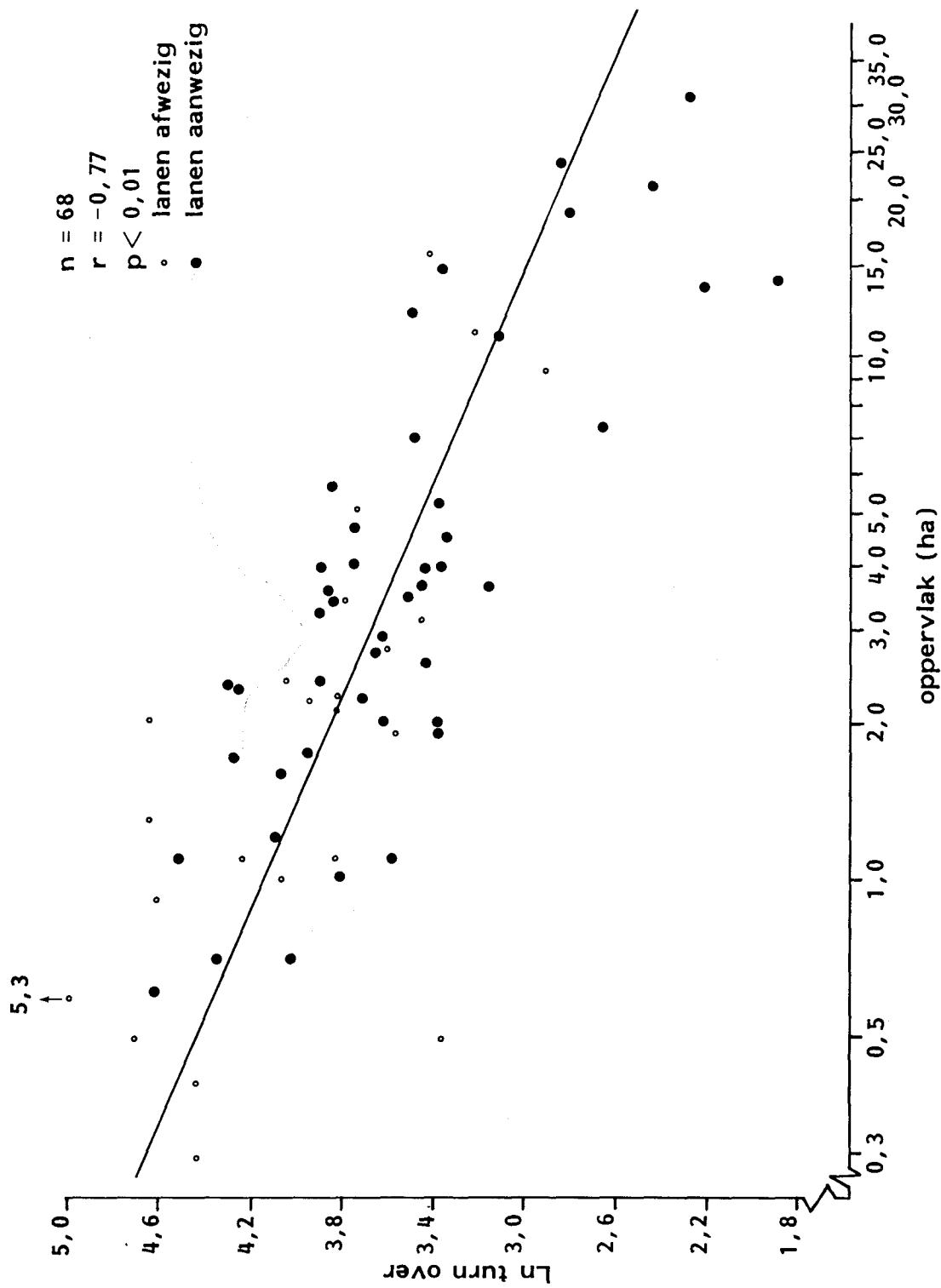
4.1.2 Immigratie

In tabel 5 zijn de resultaten van de verschillende regressieanalyses op de immigratie weergegeven. Voor de periode 1983-1984 valt op dat hier de gebiedsvariabele Gelderse Vallei geselecteerd wordt (-14,6 %). Dat wil dus zeggen dat de immigratie in de Gelderse Vallei geringer is dan in Zuid-Limburg. De immigratie 1984-1985 geeft een heel ander beeld in zowel kwantitatief als kwalitatief opzicht. De verklaarde variantie ligt aanmerkelijk lager (max. 6,5 %) en er zijn andere milieuvariabele geselecteerd. Er is een negatieve verklaarde variantie voor het habitatkenmerk bedekking struiklaag (6,5 %). Bij een regressie zonder habitatkenmerken (opp+iso+geb) wordt de afstand tot het dichtstbijzijnde bos > 20 ha geselecteerd (distance). De correlatie hiermee is negatief, wat betekent dat bij een toename van deze afstand de immigratie kleiner wordt. Voor de cumulatieve (1983-1984 + 1984-1985) immigratie is de verklaarde variantie van het model het grootst (totaal 33,1 %), waarbij naast de gebiedsvariabele twee isolatievariabelen (area bos 1 en area bos 3) en een habitatvariabele (standaarddeviatie van de stam-omtrek) geselecteerd worden. De laatste drie zijn positief gecorreleerd met de immigratie. In tabel 4 wordt voor de regressie waarin vijf habitat-, acht isolatie-, twee oppervlaktevariabelen en een gebiedsvariabele zijn betrokken, het model weergegeven dat de meeste variantie in de immigratie verklaart.

4.1.3 Turnover

Evenals bij de extinctie wordt het grootste deel van de variantie verklaard door de oppervlakte (tabel 6). Het verband is negatief; naarmate de oppervlakte toeneemt, neemt de turnover af (figuur 7). In deze figuur is tevens aan/afwezigheid van lanen aangegeven, omdat dit de isolatievariabele is die ook geselecteerd is (max. 7,4 %). Opvallend is het feit dat de aanwezigheid van lanen, de turnover positief beïnvloedt.

Er zijn twee verschillende habitatvariabelen geselecteerd, namelijk de gemiddelde afstand tussen 50 bomen in een transect van 2 m breedte (meandist) en het aantal boomsoorten (specsum) in datzelfde transect. De verklaarde variantie van deze twee met de turnover negatief gecorreleerde variabelen bedraagt maximaal respectievelijk 15,3 % en 2,3 %. In tabel 4 zijn de modellen weergegeven die een maximum aan



Figuur 7. De relatie tussen de oppervlakte en de relatieve turnover in de soortensamenstelling (83/84 + 84/85)
 Tevens is de aanwezigheid van lanen verbonden met het proefvlak aangegeven.

Tabel 4. Resultaten van de multi-pele regressie, waarin de modellen met de hoogste verklaarde variantie voor de extinctie, de immigratie en de turnover zijn weergegeven. Als milieuvariabelen zijn vijf habitat-kenmerken, acht isolatiekenmerken, twee oppervlaktekenmerken en één onderzoekgebiedkenmerk (Gelderse vallei en Zuid-Limburg) betrokken in de analyse (zie tabel 1 en 2).

periode	Model	Verklaarde variantie-model
83/84	$\text{Ln Ex} = -0,0659 \text{ Ln opp} + 0,2453$	16,9 %
84/85	$\text{Ln Ex} = -0,0965 \text{ Ln opp} - 0,0339 \text{ Ln areabs} + 0,4607$	39,1 %
83/84 + 84/85	$\text{Ln Ex} = -0,1432 \text{ Ln opp} + 0,5460$	47,0 %
83/84	$\text{Ln Im} = -0,0770 \text{ Gelderse Vallei} + 0,1762$	14,6 %
84/85	$\text{Ln Im} = -0,0475 \text{ COV.strui} + 0,1998$	6,5 %
83/84 + 84/85	$\text{Ln Im} = -0,0690 \text{ Geld. Val.} + 0,01612 \text{ Ln Area b1} + 0,01963 \text{ Ln Area B3} + 0,0431 \text{ Ln standev} + 0,5282$	33,1 %
83/84	$\text{Ln T.O.} = -0,4533 \text{ Ln Opp} + 0,514 \text{ lanenafw.} + 3,175$	38,2 %
83/85	$\text{Ln T.O.} = -0,5637 \text{ Ln Opp} - 0,300 \text{ specsum} + 4,130$	49,8 %
83/84 + 84/85	$\text{Ln T.O.} = -0,4821 \text{ Ln Opp} + 0,2135 \text{ lanenafw.} + 4,1522$	62,2 %

Tabel 5. Resultaten van de multi-pele regressie ten aanzien van de immigratie. Naast de afzonderlijke immigraties van de perioden 83/84 en 84/85 is ook het resultaat van de som van de immigraties uit deze perioden weergegeven. (Alle analoge milieuvariabelen en de immigratiewaarden zijn getransformeerd naar de natuurlijke logaritme.)

periode	milieuvariabelen basisset	verklaarde variantie geselecteerde variabelen	
83/84	5 habitat + gebied [*])	-Gelderse Vallei	14,6%
83/84	2 opp., 8 isolatie + gebied [*])	-Gelderse Vallei	14,6%
83/84	2 opp., 8 isolatie, 5 habitat+gebied [*])	-Gelderse Vallei	14,6%
84/85	5 habitat + gebied [*])	-COV. strui	6,5%
84/85	2 opp., 8 isolatie + gebied [*])	-distance	4,6%
84/85	2 opp., 8 isolatie, 5 habitat+gebied [*])	-COV.strui	6,5%
83/84+	5 habitat + gebied [*])	-Gelderse Vallei	15,5%
83/84+	2 opp., 8 isolatie + gebied [*])	-Gelderse Vallei	15,5%
84/85		+area bos 1	8,3%
		+area bos 3	4,1%
83/84+	2 opp., 8 isolatie, 5 habitat+gebied [*])	-Gelderse Vallei	15,5%
84/85		+area bos 1	8,3%
		+area bos 3	4,1%
		+standev	5,2%

^{*}) gebied' is een dummyvariabele, die een eventueel verschil tussen de onderzoeksgebieden (Zuid-Limburg en Gelderse Vallei) kan vastleggen.

Tabel 6. Resultaten van de multiële regressie ten aanzien van de turnover. Naast de afzonderlijke waarden voor de turnover in de perioden 83/84 en 84/85 is ook het resultaat van de som van deze turnover-waarden weergegeven. (Alle analoge milieuvariabelen en de turnover-waarden zijn getransformeerd naar de natuurlijke logaritme.)

periode	milieuvariabelen basisset	verklaarde variantie geselecteerde variabelen
83/84	5 habitat + gebied ^{*)}	- gemid. afst. bomen 10,3%
83/84	2 opp., 8 isolatie + gebied ^{*)}	- oppervlakte 30,8%
		+ lanen afwezig 7,4%
83/84	2 opp., 4 habitat + gebied ^{*)}	- oppervlakte 30,8%
83/84	2 opp., 8 isolatie, 5 habitat + gebied ^{*)}	- oppervlakte 30,8%
		+ lanen afwezig 7,4%
84/85	5 habitat + gebied ^{*)}	- gemid. afst. bomen 6,8%
		- aantal boomsoorten 4,3%
84/85	2 opp., 8 isolatie + gebied ^{*)}	- oppervlakte 47,5%
84/85	2 opp., 4 habitat + gebied ^{*)}	- oppervlakte 47,5%
		- aantal boomsoorten 2,3%
84/85	2 opp., 8 isolatie, 5 habitat + gebied ^{*)}	- oppervlakte 47,5%
		- aantal boomsoorten 2,3%
83/84 + 84/85	5 habitat + gebied ^{*)}	- gemid. afst. bomen 15,3%
83/84 + 84/85	2 opp., 8 isolatie + gebied ^{*)}	- oppervlakte 60,0%
		+ lanen afwezig 2,2%
83/84 + 84/85	2 opp., 4 habitat + gebied ^{*)}	- oppervlakte 60,0%
83/84 + 84/85	2 opp., 8 isolatie, 5 habitat + gebied ^{*)}	- oppervlakte 60,0%
		+ lanen afwezig 2,2%

*) 'gebied' is een dummyvariabele waarbij een eventueel verschil tussen de onderzoeksgebieden (Zuid-Limburg en de Gelderse Vallei) vastgelegd kan worden.

verklaarde variantie ten aanzien van de turnover laten zien. Het model dat de cumulatieve turnover (1983-1984 + 1984-1985) weergeeft is het model met de hoogste verklaarde variantie (62,2 %).

4.1.4 Soortspecifieke presentie afhankelijk van isolatie en oppervlakte

In figuur 8 is de presentie van enkele soorten gedurende de drie onderzoekjaren als afhankelijke van de isolatie en de oppervlakte weergegeven. Indien een soort gedurende drie jaar aanwezig is geweest in een bosfragment, wordt de score 4 toegekend; naarmate de soort vaker ontbreekt neemt de score af en krijgt tenslotte de score 1 als de aanwezigheid gedurende de onderzoeksperiode niet vastgesteld kon worden.

In hoofdstuk 3.4.1 is reeds uitgelegd dat de presentiescores van een soort in de verschillende bosfragmenten (figuur 4) zijn gemiddeld, waardoor een eenvoudiger figuur ontstaat met vier punten (figuur 9). Figuur 8 is opgebouwd uit een verzameling van grafieken, waarvan figuur 9 er een is. Op de x-as is de oppervlakte en op de y-as de isolatiewaarde uitgezet. Het enige verschil met figuur 9 is het feit dat de punten in figuur 8 met hulplijntjes zijn verbonden.

De grafieken in figuur 8 van de pimpelmees, grauwe vliegenvanger, vink en staartmees zijn steeds opgebouwd uit drie in plaats van vier punten. Bij de eerste drie soorten is dit het gevolg van het feit dat de score 1 (gedurende alle onderzoekjaren afwezig) ontbreekt. Voor de staartmees is 1985 niet in de analyse betrokken, omdat de variatie in de inventarisatietechnieken (zie hoofdstuk 3.3 en bijlage 4) deze soort het meest beïnvloedt. Dit zal onder andere te maken hebben met de lage gemiddelde trefkans (19%) van deze soort (Hustings et al. 1985).

Iedere grafiek is beoordeeld op de overeenkomst van de gevonden tendens met de theoretisch verwachte tendens. De enige gradatie in de beoordeling is: 'voldoet' of 'voldoet niet', waarbij de trends in de oppervlakte en de isolatie afzonderlijk beoordeeld worden. Er wordt bij een hoge isolatie een lage presentiescore verwacht, zodat er een tendens ontstaat, waarin de scorepunten in de vaste volgorde 1 tot en met 4 van beneden naar boven (of afhankelijk van de aard van de gekozen isolatieparameter van boven naar beneden) in de grafiek liggen. Een zelfde reeks wordt bij een toenemende oppervlakte verwacht.

Figuur 8. Effecten van oppervlakte en isolatie per soort.

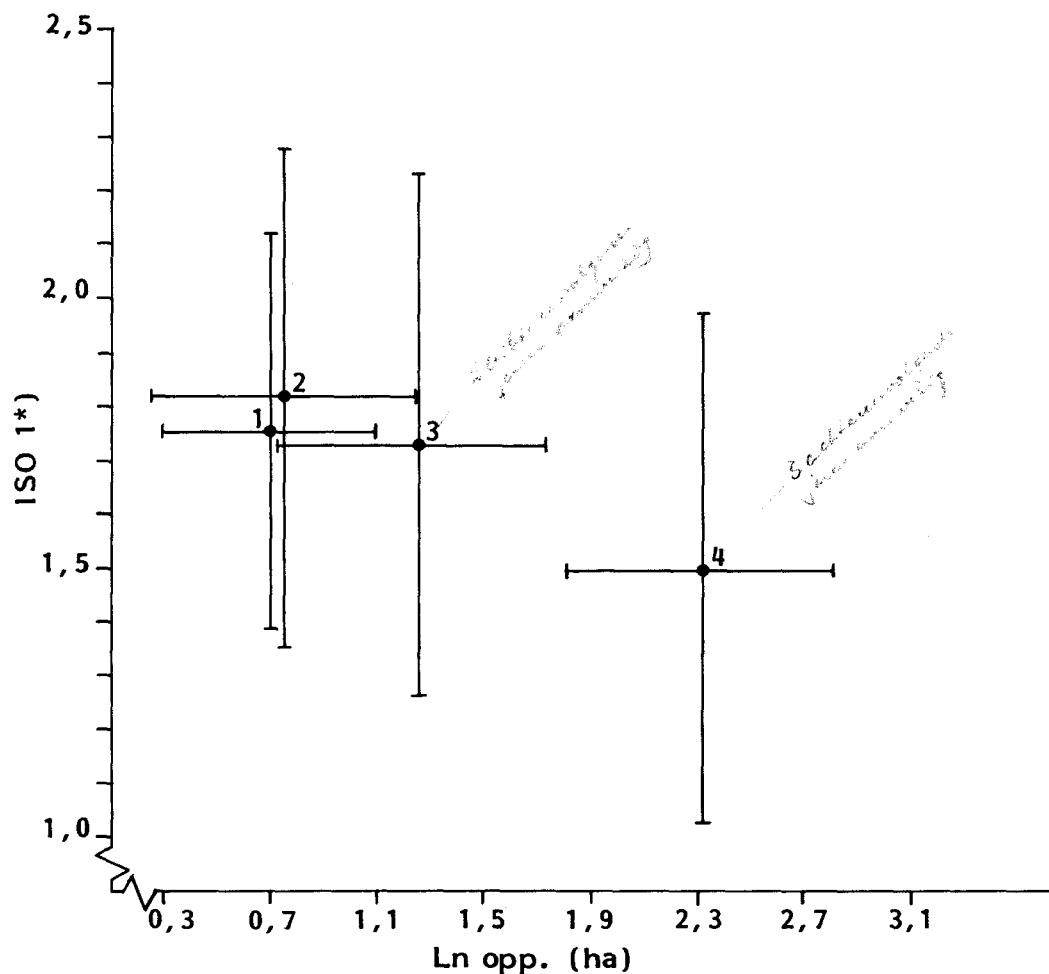
Van elke soort is een vijftal grafieken weergegeven, waarin de horizontale as voor oppervlakte en de verticale as voor een isolatiemaat staat; welke isolatiemaat dat is wordt in de kop van de kolom aangegeven. In elke grafiek staan punten genummerd 1 t/m 4. Punten genummerd 1 geven de gemiddelde oppervlakte en de gemiddelde isolatie voor alle bossen waar de soort geen enkel jaar werd vastgesteld, de punten genummerd 2 doen dat voor bossen waar de soort een van de drie jaren werd vastgesteld, de punten 3 en 4 staan voor resp. 2 en 3 jaren aanwezig. Linksboven in de grafiek is met een symbool aangegeven of het door de punten gesuggereerde verband volgens de verwachting is (d.w.z. als de punten langs de assen geprojecteerd op volgorde liggen):

- zowel voor oppervlakte als voor isolatie volgens verwachting
- ▣ Alleen voor oppervlakte volgens verwachting
- Noch voor oppervlakte, noch voor isolatie volgens verwachting

In de laatste kolom zijn (op niet-formele wijze) de effecten van oppervlakte en isolatie gewogen.

	^{0.2} laan 0	^{6.2} ISO 2*	² Ln area b1	⁷ Ln sect.	¹ Ln dist.	^{p 11} weging effect
boomkruiper						ISO++ opp+
grote bonte specht						ISO++ opp+
staartmees						ISO+ opp+
boomklever						ISO+ opp+
glanskop						ISO+ opp+
grauwe vliegenvanger						ISO+ opp+
kleine bonte specht						ISO- opp+
vink						ISO- opp+
matkop						ISO- opp+
pimpelmees						ISO- opp+
fluiters						ISO- opp-

opp



Figuur 9. Grafische weergave van de 95% betrouwbaarheidsintervallen van de gemiddelde oppervlakte- en isolatiewaarden voor de glanskop (Tukey-Kramer methode, Sokal en Rohlf 1981). De punten 1 t/m 4 zijn de gemiddelde oppervlakte- en isolatiewaarden van de bosfragmenten van een presentieklasse. Zo zijn in punt 4 de gemiddelde oppervlakte- en isolatiewaarden van die bosfragmenten weergegeven waarin de glanskop gedurende de drie onderzoeksjaren steeds aanwezig was (zie ook fig. 8),

*) ISO 1 is een cumulatieve isolatiewaarde die tot stand gekomen is door sommatie van $\ln$ distance, lanen afwezig, $1/(1 + \ln$ denschout) en $1/\ln$ densboom.

Het criterium van een 'goed' model van vier punten is daar gelegd waar opeenvolgende punten maximaal één punt verder liggen dan op de te verwachten plaats; bovendien mag dit maximaal éénmaal per grafiek voorkomen. Zo is in figuur 8 bij de grote bonte specht - iso 2 nog net 'goed' en bij de boomklever - ln sectoren net 'fout'.

Per soort zijn de afzonderlijke beoordelingen gecombineerd, waarbij naast de vijf in figuur 8 weergegeven isolatieparameters nog vijf andere isolatieparameters zijn betrokken (zie tabel 2). (In figuur 8 zijn niet alle isolatieparameters opgenomen om het geheel overzichtelijker te houden.) Indien een soort voor vijf tot en met tien keer het oordeel 'voldoet aan de verwachting' krijgt, is dit gehonoreerd met ++, tussen de twee en vijf keer is dat gehonoreerd met + en in die gevallen waarbij slechts één grafiek of geen enkele voldoet aan de verwachting is dit in figuur 8 aangegeven met -. Bij de beoordeling van de oppervlaktetendens zijn alleen de symbolen + en - gebruikt omdat er één oppervlakteparameter gebruikt is. Bedacht moet worden dat de spreiding in de gegevens erg groot is, zodat de bij verschillende presenties behorende isolatiewaarden elkaar overlappen. Op enkele uitzonderingen na konden geen significante verschillen in isolatie- of oppervlaktewaarde bij verschillende presentiewaarden worden aangetoond (t-toets). Die uitzondering betrof de glanskop (figuur 9). Desondanks biedt de vrij grote consistentie in de scorevolgorde 1 tot en met 4 voldoende aanleiding het materiaal verder te bewerken en te presenteren. Op de fluiter, appelvink en de gekraagde roodstaart na blijken alle onderzochte soorten in een gebied vaker aanwezig zijn, naarmate het oppervlak groter is.

De boomkruiper en de grote bonte specht vertonen het sterkst de tendens, dat bij een toename van de isolatie de aanwezigheid in een bosfragment afneemt (figuur 8). Deze tendens is voor boomklever, glanskop, grauwe vliegenvanger en staartmees wat minder sterk. De overige soorten (appelvink, kleine bonte specht, matkop, pimpelmees en vink) zijn niet aantoonbaar minder vaak in een bosfragment aanwezig naarmate dit bosje meer geïsoleerd ligt.

4.2 Dichtheid

In tabel 7 staan de resultaten van de multiple regressie voor vijf soorten weergegeven. De resultaten van de overige soorten zijn niet opgenomen, omdat de verklaarde variantie zeer gering was, of de dataset te klein om een verantwoorde analyse uit te voeren.

Bij de vink, boomkruiper en de bosvogels blijkt een groot deel van de variantie in de dichtheid verklaard te worden door de oppervlakte, en wel zo dat een toename van de oppervlakte gepaard gaat met een afname van de dichtheid. Dit verband is een artefact dat toe te schrijven is aan twee factoren (Schermer 1981). Door de omrekening van de dichtheid naar territoria per 10 ha vallen de dichtheden voor de soorten die nog in de kleinste gebieden voorkomen (boomkruiper en vink) erg hoog uit. Zo zal bijvoorbeeld één territorium in een bosfragment van $\frac{1}{2}$ ha een dichtheid opleveren van 40 territoria per 10 ha, hetgeen in een bos van 10 ha voor deze soort nooit bereikt wordt.

Is een gebied groter dan $\frac{1}{2}$ ha, dan is er nog geen plaats voor een tweede territorium, wat tot gevolg heeft dat de dichtheid aanzienlijk daalt. De extra ruimte kan immers niet opgevuld worden door halve territoriumhouders. Bij grotere oppervlakten en verscheidene territoria wordt het effect al gauw kleiner, om tenslotte geheel te verdwijnen. Daarom wordt bij de boomklever, de grote bonte specht en de staartmees, die niet op kleine oppervlakten voorkomen, de oppervlakte niet meer geselecteerd (tabel 7). De in het model (tabel 8) vermelde oppervlaktefactor is een correctiefactor voor dit artefact.

Bij de boomklever wordt 45,8% van de variantie in de dichtheid verklaard door een model bestaande uit twee isolatiekenmerken (denshout en lanen afwezig) en een habitatkenmerk (meanstam) (tabel 8). Bij een toename van de isolatie wordt een afname van de dichtheid gevonden. De variantie in de dichtheid van de boomkruipers wordt deels verklaard door de afwezigheid van lanen, welke negatief gecorreleerd is.

Bij de vink worden twee isolatievariabelen geselecteerd, namelijk het aantal bosfragmenten groter dan 5 ha in een straal van 1 km (bosdens 1) en de afwezigheid van lanen (lanen afw.). Deze variabelen zijn dusdanig gecorreleerd dat bij een toename van de isolatie de dichtheid afneemt. De totaal verklaarde variantie bij de grote bonte specht en de staartmees is vrij gering, 8,1 % respectievelijk

Tabel 7. Resultaten van de multipele regressie van de dichtheid bosvogels.
(Alle analoge milieuvariabelen en de dichtheden zijn getransformeerd naar hun natuurlijke logaritme.)

dichtheid	milieuvariabelen in basisset	verklaarde variantie geselecteerde variabelen	
vink	2 opp. + 5 habitat	- oppervlak	25,3%
	2 opp. + 8 isolatie	+ bosdens 1	17,4%
		- lanen afwezig	7,2%
	2 opp., 5 habitat + 8 isolatie	- oppervlak	25,3%
		+ bosdens 1	4,9%
		- lanen afwezig	7,2%
grote b. specht	2 opp. + 5 habitat	geen verklaarde variantie	
	2 opp. + 8 isolatie	+ denshoutwal	8,1%
	2 opp., 5 habitat + 8 isolatie	+ denshoutwal	8,1%
staartmees	2 opp. + 5 habitat	geen verklaarde variantie	
	2 opp. + 8 isolatie	+ denshoutwal	7,4%
	2 opp., 5 habitat + 8 isolatie	+ denshoutwal	7,4%
boomkruiper	2 opp. + 5 habitat	- oppervlak	11,4%
	2 opp. + 8 isolatie	- lanen afwezig	11,6%
	2 opp., 5 habitat + 8 isolatie	- oppervlak	13,1%
		- lanen afwezig	11,6%
boomklever	2 opp. + 5 habitat	+ meanstam	26,8%
	2 opp. + 8 isolatie	- lanen afwezig	18,9%
		+ denshoutwal	10,7%
		- area bos 3	9,1%
	2 opp., 5 habitat + 8 isolatie	+ meanstam	26,8%
		+ denshoutwal	13,2%
bosvogels		- lanen afwezig	5,8%
	2 opp. + 5 habitat	- oppervlak	29,7%
	2 opp. + 8 isolatie	+ bosdens 1	18,8%
		- lanen afwezig	11,0%
	2 opp., 5 habitat + 8 isolatie	- oppervlak	29,7%
		- lanen afwezig	8,1%
		+ bosdens 1	7,9%

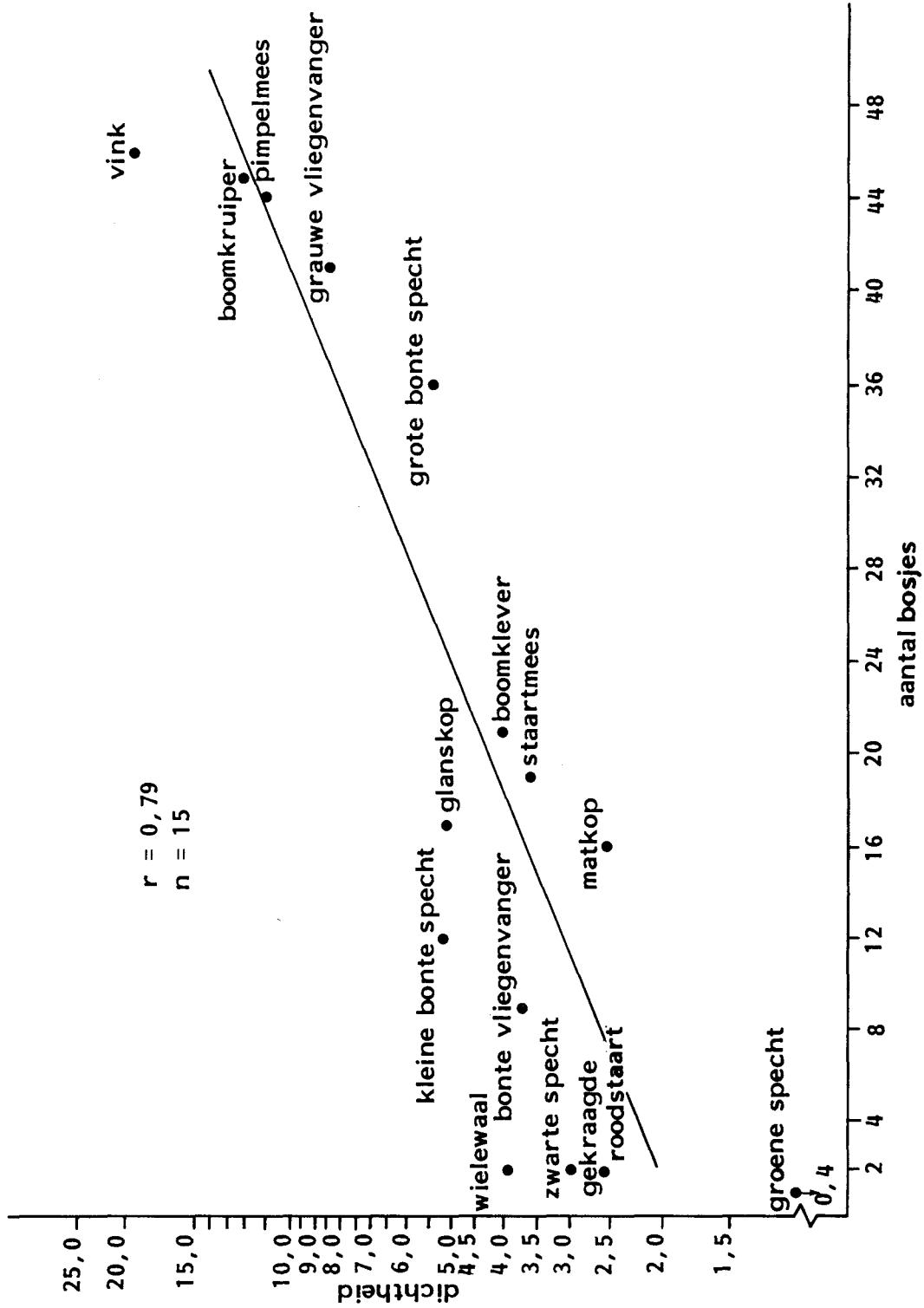
Tabel 8. Overzicht van de multi-pele regressie, waarin de modellen met de meeste verklaarde variantie voor de dichtheid (dh) van een vijftal soorten zijn weergegeven. Als milieuvariabelen zijn vijf habitat-, twee oppervlakte- en acht isolatievariabelen betrokken in de analyse.

soort	model	totale verkl. variantie
vink	Lh dh = - 0,2355 Ln Opp + 0,2272 Ln bosdens 1 + 2,776	37,4 %
grote b. specht	Lh dh = 0,553 Ln denshout + 0,143	8,1 %
staartmees	Ln dh = 0,508 Ln denshout - 0,627	7,4 %
boomkruiper	Ln dh = 0,553 lanen afwezig - 0,2768 Ln Opp. + 2,849	24,7 %
boomklever	Ln dh = 0,0146 Ln Meanstam + 0,625 Ln denshout - 0,545 lanen afwezig - 2,228	45,8 %
bosvogels	Ln dh = 0,2298 Ln Opp - 0,357 lanen afwezig + 0,2047 Ln bosdens 1 + 3,999	45,7 %

7,4% voor rekening van de dichtheid aan houtwallen. Bij een toename van houtwallen neemt de dichtheid van beide soorten eveneens toe. De analyse van alle bossoorten gecombineerd levert een verklaarde variantie op van 47,5% (tabel 8), welke wordt verdeeld over de oppervlakte en de twee isolatievariabelen lanen afwezig en bosdens 1. Indien de isolatie toeneemt, neemt de dichtheid van de bosvogels af.

Een consequentie van een lage dichtheid voor een soort kan zijn dat hij minder bosfragmenten bezet. Bij lagere dichtheden zullen er meer geschikte plaatsen onbezet blijven, doordat de efficiëntie waarmee potentieel geschikte habitats gevonden kunnen worden, afneemt. In figuur 10 wordt het verband aangegeven tussen de dichtheid van de afzonderlijke bosvogels en het aantal bezette bosfragmenten. Indien de gemiddelde dichtheid in de bosfragmenten toeneemt, stijgt tevens het percentage bezette bosfragmenten.

In bijlage 3 zijn de basisgegevens van de dichtheden van de 15 bosvogelsoorten in de Gelderse Vallei voor het broedseizoen 1985 weergegeven.



Figuur 10. Het verband tussen de dichtheid van bosvogelsoorten in bossen waar deze werden aangetroffen en het aantal door hen bezette bossen in de Gelderse Vallei.

5 DISCUSSIE

5.1 Dynamiek in de verspreiding

5.1.1 Extinctie

Het feit dat de relatieve extinctie afneemt bij een toename van de oppervlakte is een belangrijke ondersteuning van de hypothese dat *opp. > → opp. >!* kleine populaties een grotere kans op uisterven hebben dan grote (MacArthur & Wilson 1967). Bovendien sluit het aan bij de bevindingen van Diamond (1975), Jones & Diamond (1976) en Svensson (1978) over de relatie tussen uitsterfkans en oppervlakte. Op grond van dit resultaat kan vraagstelling 1 bevestigend beantwoord worden.

Een klein deel van de variantie in de extinctie van 1984/85 wordt verklaard door de isolatievariabele area bos 1. Naarmate in de directe omgeving meer bos aanwezig is, wordt de waargenomen extinctie kleiner. Het ligt voor de hand te veronderstellen dat een soort die verdwijnt uit een bosje, gemakkelijker vanuit naburig bos aangevuld kan worden naarmate er meer bos in de omgeving ligt. Indien deze hervestiging vóór het volgende broedseizoen heeft plaatsgevonden, wordt er geen extinctie waargenomen. Hiermee wordt benadrukt dat de maten voor extinctie en immigratie die hier gebruikt werden, niet geheel onafhankelijk van elkaar zijn. Immigratie is ook pas mogelijk als potentiële soorten ontbreken, dus nadat extinctie heeft plaatsgevonden. Het omgekeerde gaat ook op. De gebruikte meetmethode voor extinctie en immigratie is niet verfijnd genoeg om dit soort interacties tot uiting te laten komen.

Opvallend is dat de verklaarde variantie voor 84/85 aanmerkelijk hoger ligt dan voor 83/84. Ten aanzien van de oppervlakte scheelt dit een factor twee (16,9 resp. 35,7%). Indien de relatieve extincties van 83/84 en van 84/85 afzonderlijk gemiddeld worden en deze gemiddelden met behulp van een T-toets vergeleken worden, blijkt de waarde van 83/84 (20,0) significant ($p < 0,01$) lager te liggen dan die van 84/85 (30,3). Een mogelijke verklaring voor dit verschil is de strengere winter 84/85. De verklaarde variantie wordt door de sterkere extinctie ook groter, omdat de invloed van andere factoren relatief kleiner wordt. Dit laatste is waarschijnlijk ook de oorzaak van de hoge verklaarde variantie in de cumulatieve extinctie (83/84 + 84/85).

5.1.2 Immigratie

Over het algemeen is de verklaarde variantie in de immigratie gering. Bovendien worden in de verschillende perioden niet steeds dezelfde milieuvariabelen geselecteerd. Kortom, het beeld voldoet niet geheel aan de verwachtingen. Hiervoor zijn diverse verklaringen.

In dit onderzoek is gekozen voor de relatieve immigratie (zie hoofdstuk 3.4.1), die gelijk is aan het quotiënt van de soorten die zich van het ene op het andere jaar gevestigd hebben, en de potentieel te vestigen soorten. Het geheel is een relatieve maat, wat in dit geval betekent dat een toename van acht naar tien soorten beter wordt 'gehonoreerd' dan een toename van zes naar acht soorten, hoewel in beide gevallen er twee vogelsoorten zijn bijgekomen. Bij gebruik van de absolute immigratie blijkt de verklaarde variantie aanzienlijk lager te zijn, ofschoon wel dezelfde variabelen geselecteerd worden.

Een rol gespeeld kan hebben dat de beschreven (gemeten) immigratie niet gelijk is aan de werkelijke immigratie. De werkelijke immigratie omvat immers de individuen die van buiten het gebied gekomen zijn. De gemeten immigratie omvat soorten die niet waargenomen zijn als broedvogel in jaar 1 en wel in jaar 2. De gebruikte maat geeft dus drie beperkingen:

1. er is geen onderscheid gemaakt in individuen maar in soorten;
2. er kan een verschil zijn tussen de waargenomen soorten en de werkelijk aanwezige soorten;
3. er is slechts in één periode van het jaar, namelijk gedurende het broedseizoen, gemeten.

De genoemde punten zijn ook van toepassing op de gemeten extinctie en turnover. Mogelijk speelt de bij het onderdeel extinctie genoemde interactie van extinctie en immigratie een rol in het vrij povere resultaat van de immigratie. In de Gelderse Vallei is de immigratie geringer dan in Zuid-Limburg. Hiervoor is op dit moment geen verklaring te geven.

Ondanks de onvolkomenheden in de resultaten zijn er isolatievariabelen geselecteerd bij de cumulatieve immigratie én de immigratie uit de periode 84/85. Bij een toename van de isolatie (area bos 1, area bos 3 en distance) blijkt de immigratie af te nemen, hetgeen in het

theoretisch model past en dus aansluit op vraagstelling 2.

De interpretatie van de geselecteerde habitatkenmerken covstrui en standev is niet eenvoudig. Mogelijk spelen schijn correlaties hier een rol, zo blijkt covstrui vrij sterk te correleren met de Gelderse Vallei (correlatiecoëfficiënt - 0,33). ^{bed. struiken}

5.1.3 Turnover

Uit de resultaten is gebleken dat de oppervlakte van boscilanden in vastelandsituaties het grootste deel van de variantie in de turnover verklaart. Bij een toename van oppervlakte neemt de turnover af (fig. 7). Dit sluit aan bij vraagstelling 3 en bij de bevindingen van eerder onderzoek (Diamond 1969, Simberloff & Wilson 1969, 1970 en Wright 1985) betreffende echte eilandsituaties.

Freemark en Merriam (ongepubl.) konden dit niet bevestigen.

Oppervlakte verklaarde wel 44% van de variantie in de relatieve turnover van het soorten aantal ($100 \cdot (S_{jr1} - S_{jr2}) / (S_{jr1} + S_{jr2})$) (S_{jr1} = aantal soorten in jaar 1).

Voor de isolatie zijn de resultaten geheel tegenovergesteld aan de verwachtingen geformuleerd in vraagstelling 3. Bij een toename van de isolatie (geén lanen aanwezig) neemt de turnover toe, in plaats van af. Er kunnen twee wegen worden ingeslagen bij de interpretatie van dit resultaat. Men zou in de eerste plaats kunnen denken aan een methodologische fout welke het resultaat in de verkeerde richting stuurt. Daarnaast zou men zich kunnen afvragen of de vraagstelling aanvechtbaar is. Ter illustratie van dit laatste worden de bevindingen van Wright (1985) aan de orde gesteld. Hij vindt bij echte eilanden eerst een toename en vervolgens een afname van de absolute turnover bij toenemende isolatie. Bij een lage uitgangswaarde van de isolatie (bijvoorbeeld een geringe afstand tot het brongebied) veronderstelt Wright, dat een kleine toename in de isolatie een grotere reductie van de extinctie dan van de immigratie veroorzaakt, maar het waarom hiervan wordt niet duidelijk. Indien de uitgangswaarde van de isolatie hoog is, zal bij toenemende isolatie de turnover afnemen, ten gevolge van een sterke reductie van de immigratie. Dit deel van de verklaring komt overeen met de verwachting uit vraagstelling 3. Het verband dat Wright ten aanzien van de turnover en de immigratie vindt, werd voor dit onderzoek niet aangetoond.

Mogelijk is de grootste isolatiewaarde voor een bosfragment in het onderzoekgebied nog te laag om de verwachte afname van de turnover bij toenemende isolatie waar te nemen. De bevindingen van Wright kunnen dus een aanwijzing zijn dat de hypothese verkeerd is gesteld.

Een andere benadering voor de interpretatie komt uit de methodologische hoek. Zoals reeds bij de onderdelen extinctie en immigratie vermeld is, zijn deze twee processen niet geheel onafhankelijk van elkaar. In de turnover zijn beide begrippen samengevoegd en daardoor dusdanig verstrengeld dat het overzicht verloren gaat. Dit bemoeilijkt het doen van voorspellingen over het gedrag van de turnover. Al met al is de turnover niet zo'n hanteerbare maat.

Een ander punt dat reeds eerder is aangesneden, zijn de moeilijkheden in de meetbaarheid van de twee processen. Hierdoor verschillen de waargenomen extincties en immigraties van de werkelijke. Een foutenbron die nog niet eerder is besproken, kan een rol spelen bij de waargenomen turnover, extinctie en immigratie uit de periode 84/85. De kwalitatieve gegevens van 1985 uit de Gelderse Vallei zijn verkregen middels een steekproef uit de kwantitatieve gegevens (zie methode hfst. 3). Er zijn aanwijzingen dat voor sommige soorten die steekproef geen met de kwalitatieve inventarisatie vergelijkbare resultaten oplevert. Dit komt waarschijnlijk door de grotere efficiëntie van de kwalitatieve methode; als eenmaal een soort is genoteerd, hoeft er aan deze soort gedurende datzelfde bezoek geen aandacht meer geschonken te worden. In bijlage 4 is de procentuele afname van de afzonderlijke soorten in de bosfragmenten ten gevolge van de steekproef van vier uit negen bezoeken weergegeven. Hieruit blijkt dat dit voor sommige soorten een duidelijke daling van het aantal bezette gebieden met zich meebrengt. Wanneer we de gegevens van deze soorten vergelijken met de twee voorafgaande jaren, kunnen we met name voor de staartmees, de matkop en in mindere mate voor de grauwe vliegenvanger concluderen dat deze soorten in 1985 relatief sterk zijn onderteld in de Gelderse Vallei. Deze methodologische fout heeft er zeker toe bijgedragen dat de gemeten extinctie in de Gelderse Vallei gedurende de periode 84/85 hoger is geweest dan de werkelijke extinctie.

Uit de tabellen 4 en 6 blijkt dat er een aantal habitatkenmerken geselecteerd zijn die een deel van de variantie in de turnover verklaren. In de meeste gevallen is de verklaarde variantie nogal gering; daar waar deze wat hoger ligt (max. 15,3%) gaat het om situaties waarin alleen habitatvariabelen zijn ingevoerd. Er is weinig uniformiteit in de gekozen variabelen. Deze constatering wijzen erop dat we hier waarschijnlijk te maken hebben met schijn correlaties. Bovendien blijkt dat bij de gecumuleerde turnover, in het geval dat alle milieuvariabelen ingevoerd zijn, er geen habitatkenmerk geselecteerd wordt.

5.1.4 Soortspecifieke presentie afhankelijk van isolatie en oppervlak.

Het is onwaarschijnlijk dat alle vogelsoorten op gelijke wijze hun leefmilieu gebruiken. Iedere soort zal zijn eigen strategie voeren om dit milieu optimaal te kunnen benutten, hetgeen onder meer tot uiting komt in het verspreidingsvermogen van de soort (Whitcomb et al. 1981, Lynch & Whigham 1984). In veel onderzoek wordt aan de soortspecifieke verschillen in het verspreidingsvermogen voorbijgegaan, daarom pleiten Opdam et al. (1985) voor onderzoek op soortniveau.

Een probleem in het onderzoek naar verspreidingsvermogen is dat deze eigenschap niet meetbaar is. Er kunnen slechts patronen gemeten worden die samenhangen met het soortspecifieke verspreidingsvermogen. Die veronderstelde samenhang tussen proces (verspreiding) en patroon (verspreiding) is in dit onderzoek gebruikt.

Bij de presentatie van de resultaten (hoofdstuk 4.1.4) is reeds gewezen op een aantal onvolkomenheden in de gegevens, waarvan de grote spreiding de belangrijkste is. Het feit echter dat de punten van de grafieken (fig. 8) in veel gevallen een gelijke trend vertonen, wijst erop dat zo'n figuur meer informatie bevat dan een verzameling 'random punten'. De steeds weer terugkerende trend in de resultaten vormt de basis van de interpretatie. Een ander argument dat pleit voor de zeggingskracht van deze resultaten, is de overeenkomst met de resultaten uit eerder onderzoek (Opdam et al. 1985).

Opvallend is dat uit mijn onderzoek blijkt dat de boomkruiper en de grote bonte specht het sterkst de tendens vertonen om minder aanwezig te zijn naarmate een bosfragment meer geïsoleerd ligt, terwijl dit bij het onderzoek van Opdam et al. (1985) niet naar voren kwam.

Dit verschil is voor een deel te verklaren uit het feit dat bij mijn onderzoek meer isolatieparameters betrokken zijn dan bij het onderzoek van Opdam et al. Zij baseren hun conclusie op de isolatievariabelen distance en area bos 3. Deze twee isolatievariabelen blijken in mijn onderzoek evenmin een verband te tonen met het voorkomen van de grote bonte specht. Er zijn echter wel aanwijzingen dat zijn voorkomen door andere aspecten van isolatie wordt beperkt (fig. 8). De boomkruiper wordt in mijn onderzoek ook niet door de variabele distance maar wel door de parameter area bos 3 beïnvloed. Het feit dat Opdam et al. (1985) geen effect voor area bos 3 vinden, ligt mogelijkkerwijs aan het verschil in benadering en in uitgangsmateriaal. Opdam en de zijnen gaan uit van een verspreidingsbeeld gebaseerd op één broedseizoen, terwijl in mijn onderzoek de verspreiding gedurende drie broedseizoenen het uitgangspunt is.

De vaststelling dat de verbreiding van de glanskop, boomklever en staartmees door isolatie beperkt wordt, sluit ook mooi aan bij bevindingen uit eerder onderzoek (Opdam & Schotman 1986). De grauwe vliegenvanger blijkt vaker in een bosfragment aanwezig te zijn naarmate in de nabijheid meer bosfragmenten gelegen zijn (bosdens 1). Deze soort komt nog in de kleinste bosjes voor (0,1-1,0 ha).

5.2 Dichtheid

Brown (1984) geeft voor vele plante- en diersoorten (inclusief vogels) aan dat de dichtheid afneemt naarmate men meer aan de rand van het verspreidingsgebied komt. Behalve de dichtheid neemt ook de bezettingsgraad van geschikte habitatplekken af, naar de rand van het verspreidingsgebied toe. Volgens Brown (1984) worden de dichtheid en de verspreiding van een soort bepaald door de mate waarin vele milieuv variabelen gezamenlijk op de soort inwerken. In het centrum van het verspreidingsgebied zouden deze omstandigheden optimaal zijn, waardoor de dichtheid hoog is. Naarmate men verder van het centrum afkomt zouden ook de milieumomstandigheden veranderen en is de resultante hiervan minder optimaal voor de soort, waardoor de dichtheid afneemt. Bij een hoge dichtheid zouden de geschikte habitatplekken veel gemakkelijker gevonden worden dan bij lage dichtheden, te meer daar ook het aanbod aan geschikte habitatplekken in het centrum hoger zal zijn dan aan de rand.

Opdam en Schotman (1985) veronderstellen dat dit op kleine schaal ook het geval is. In mijn onderzoek zijn de onderzochte bosfragmenten aan randen van verbredingskernen gelegen. Hier zou men dus ook een dergelijk effect verwachten. Voor een aantal soorten blijkt dit op te gaan, ondanks het feit dat de hoeveelheid gegevens niet zo erg groot is. Bij de vink, boomkruiper, boomklever, grote bonte specht en staartmees blijkt de dichtheid af te nemen, naarmate een gebied meer geïsoleerd ligt. Bij analyse van de totale dichtheid van alle bossoorten wordt een zelfde beeld verkregen.

De resultaten van dit onderzoek corresponderen voor een deel met de resultaten van Haila et al. (1983). Deze onderzoekers bepaalden de dichtheden van vogels op eilanden van een Finse archipel en vergeleken deze met die van het vasteland rondom deze eilandengroep. Er werd a priori van uitgegaan dat de eilanden voor vogels niet geïsoleerd lagen, zodat er alleen uitspraken zijn gedaan over het verschil in dichtheid ten opzichte van het vasteland. De gegevens zijn dus van oorsprong verschillend en op een andere manier geanalyseerd. Desalniettemin worden de resultaten vergeleken. Hier beperk ik me tot de acht bossoorten die tijdens beide onderzoeken zijn vastgesteld.

Voor twee soorten konden de Finse onderzoekers geen verschil aantonen (matkop en pimpelmees). De dichtheid van de grauwe vliegenvanger, de vink en de boomkruiper bleken op de eilandengroep hoger te liggen dan verwacht, terwijl de staartmees, de bonte vliegenvanger, de grote bonte specht en in mindere mate de gekraagde roodstaart lagere dichtheden hadden dan verwacht. De bevindingen bij de vink en de boomkruiper staan lijnrecht tegenover de resultaten van mijn onderzoek. Haila et al. (1983) kunnen de verhoogde dichtheid van de boomkruiper niet verklaren en bij de vink denken ze aan dichtheidscompensatie, hoewel ze geen soort konden aangeven door wiens afwezigheid die compensatie dan zou kunnen optreden. Daarom veronderstellen ze dat opportunisten als de vink een voorsprong hebben bij de vestiging.

Het tegenovergestelde resultaat van mijn onderzoek zou daarentegen verklaard kunnen worden door aan te nemen dat de dichtheid van de vink en de boomkruiper beïnvloed wordt door isolatie. Ten aanzien van de staartmees en de grote bonte specht zijn de resultaten van beide onderzoeken met elkaar in overeenstemming.

Het andere aspect van de in de inleiding genoemde veronderstelling (stelling 6), namelijk het verband tussen de dichtheid en het aantal bezette habitatplaatsen (bosfragmenten), blijkt in de Gelderse Vallei gedemonstreerd te kunnen worden (fig. 10). Naarmate de dichtheid van de bossoorten toeneemt stijgt het percentage bezette bosjes.

Indien de resultaten van de presentie en van de dichtheid vergeleken worden, vinden we een aantal overeenkomsten (tabel 9). Zo blijken bij de boomkruiper, de boomklever, de staartmees en de grote bonte specht zowel de dichtheid als de presentie af te nemen bij een toenemende isolatie. Dit verband ligt voor de hand, omdat een zich slecht verbreidende soort minder gemakkelijk nieuwe geschikte habitatplekken zal bezetten, wat resulteert in een lagere dichtheid. Opvallend is dat de glanskop en de grauwe vliegenvanger minder vaak in een bosfragment aanwezig zijn naarmate dit meer geïsoleerd ligt, terwijl de dichtheid niet afneemt bij toenemende isolatie. Mogelijk spelen hierbij methodologische aspecten, zoals het kleinere gegevensbestand van het dichtheidsonderzoek (46 bosjes), een rol. Bij de vink vind ik het tegenovergestelde, namelijk bij verandering van de isolatie wordt geen effect op de presentie maar wel op de dichtheid waargenomen.

Tabel 9. Vergelijking van effecten van isolatie op de presentie en de dichtheid van bosvogels.

	presentie	dichtheid
boomklever	+	+
boomkruiper	+	+
grote bonte specht	+	+
staartmees	+	+
glanskop	+	-
grauwe vliegenvanger	+	-
vink	-	+
matkop	-	-
pimpelmees	-	-
kleine bonte specht	-	-

+ = aantoonbaar verband met isolatie

- = geen aantoonbaar verband met isolatie

Mogelijk meet ik bij deze soort nog geen effect op de presentie omdat de isolatie te gering hiervoor is, terwijl voor een dichtheidseffect de isolatie al wel groot genoeg is. Met andere woorden bij de vink komt bij toenemende isolatie, een afname in de dichtheid mogelijk eerder tot uiting dan een afname in de presentie.

6 CONCLUSIES

- De kans op extinctie van bosvogelsoorten in een bosfragment neemt af naarmate het oppervlak van het bosfragment toenæemt.
- Er zijn aanwijzingen dat de mate van isolatie van een bosfragment de kans op koloniseren van zo'n bosfragment beïnvloedt.
- Naarmate een bosfragment een groter oppervlak heeft, neemt de stabiliteit van de bosvogelsoortensamenstelling toe (de turnover neemt af).
- Er kon geen duidelijk verband aangetoond worden tussen de turnover en de isolatiegraad van een bosfragment.
- Het gedrag van de relatieve turnover is moeilijk voorspelbaar, omdat deze maat is samengesteld uit een tweetal niet geheel onafhankelijke processen (immigratie en extinctie)
- Bosvogelsoorten verschillen in de mate waarin hun verpreiding beïnvloed wordt door oppervlak en isolatie. Met name bij de grote bonte specht, de boomkruiper, de staartmees, de boomklever en de glanskop wordt het voorkomen beperkt door isolatie.
- Ext. & ?
imm. & ?
habitatual. & ?* - Bij een vijftal bosvogelsoorten (vink, boomkruiper, grote bonte specht, boomklever en staartmees) blijkt de dichtheid in een bosfragment af te nemen naarmate het bosfragment meer geïsoleerd ligt.
- Naarmate een bosvogelsoort in geschikte habitatplekken in een gebied een geringere dichtheid heeft, bezet bij minder bosfragmenten.

7 SAMENVATTING

In 74 loofbosfragmenten gelegen in agrarisch cultuurland verdeeld over twee onderzoekgebieden (Gelderse Vallei en Zuid-Limburg) werd gedurende drie opeenvolgende jaren een kwalitatieve broedvogelinventarisatie uitgevoerd. In het laatste onderzoekjaar (1985) werd de Gelderse Vallei kwantitatief op broedvogels onderzocht.

De verspreidingspatronen van aan loofbos gebonden vogelsoorten werden volgens drie lijnen geanalyseerd.

Ten eerste werden er verbanden gelegd tussen de oppervlakte en de mate van isolatie van de bosfragmenten enerzijds en de mate van immigratie en extinctie anderzijds. Het resultaat hiervan is dat bij toenemende oppervlakte de stabiliteit toeneemt en de kans op extinctie afneemt. Bij een toename van de isolatie neemt de immigratiekans in een bosfragment af.

Ten tweede werd de presentie van de bosvogelsoorten gedurende de drie opeenvolgende jaren in de bosfragmenten in verband gebracht met de isolatie. Soorten bleken te verschillen in de kans op voorkomen in geïsoleerde bosfragmenten.

Ten derde werd de invloed van de isolatie op de dichtheid en de samenhang tussen de dichtheid en de kans op voorkomen (percentage bezette bosfragmenten) onderzocht. Bij een vijftal vogelsoorten neemt de dichtheid af naarmate het bosfragment waarin ze voorkomen meer geïsoleerd ligt. Naarmate een bosvogelsoort in geschikte habitatplekken in een gebied een geringere dichtheid heeft, bezet hij minder bosfragmenten.

8 SUMMARY

In three successive years the presence of breeding birds was investigated in 74 small isolated deciduous woodlots in two areas of agricultural landscape. In one of these areas in 1985 also territorial densities were determined.

Immigration (i.e. recolonization and extinction (disappearance between two breeding seasons) of forest-interior species were related to size and isolation of woodlots. Species turnover and extinction frequency decreased with increasing size. Also, recolonization chance was lower in small woodlots. Species showed different response to changing isolation: treecreeper, great spotted woodpecker, long-tailed tit, nuthatch, marsh tit, and spotted flycatcher were affected by isolation parameters.

The impact of isolation on population density in woodlots was demonstrated for five species (chaffinch, treecreeper, great spotted woodpecker, nuthatch, and long-tailed tit). A positive correlation between bird-species density in woods and the number of occupied woodlots was found.

9 LITERATUUR

- Alvey, N., N. Galway & P. Lane 1982. An introduction to GENSTAT. Academic Press, London - New York - Paris.
- Ambuel, B. S.A. Temple 1983. Area dependent changes in the bird communities and vegetation of southern Wisconsin forests. *Ecology* 64: 1057-1068.
- Berndt, R. & H. Sternberg 1968. Terms, studies and experiments on the problem of bird dispersion. *Ibis* 110: 256-269.
- Blake, J.G. & J.R. Karr 1984. Species composition of bird communities and the conservation benefit of large vs. small forests. *Biol. Conserv.* 30: 173-188.
- Boer, P.J. den 1975. Dispersal power and survival. Misc. papers Landbouwhogeschool 14. Veenman, Wageningen.
- + Boer, P.J. den 1983. Wat is de kern van de eilandtheorie? *W.L.O. mededelingen* 10: 167-177.
- Brown, J.H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *Am. Nat.* 124: 255-279.
- Brussaard, L. 1984. Recente ontwikkelingen in de eilandbiogeografie. *Vakbl. Biologen* 64: 121-125.
- Connor, E.F. & E.D. McCoy 1979. The statistics and biology of the species-area relationship. *Am. Nat.* 113: 791-833.
- Diamond, J.M. 1969. Avifaunal equilibria and species turnover rates on the Channel islands of California. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 64: 57-63.
- Diamond, J.M. 1975. The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biol. Conserv.* 7: 129-146.
- Forman, R.T.T., A.E. Galli & C.F. Leck 1976. Forest size and avian diversity in New Jersey woodlots with some land use implications. *Oecologia* 26: 1-8.
- Fritz, R.S. 1979. Consequences of insular population structure: distribution and extinction of spruce grouse populations. *Oecologia* 42: 57-65.

- Galli, A.E., C.F. Leck & R.T.T. Forman 1976. Avian distribution patterns in forest islands of different sizes in central New Jersey. *Auk* 93: 356-364.
- Gauthreaux, S.A. 1982. The ecology and evolution of avian migration systems. In: Farner et al. (eds); *Avian Biology* vol. VI, Academic Press, New York. 93-168.
- Glutz von Blotzheim, U.N. 1980. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, Band IX Columbiformes-Piciformes. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- Haila, Y., O. Järvinen & S. Kuusela 1983. Colonization of islands by landbirds; prevalence functions in a Finnish archipelago. *J. Biogeogr.* 10: 499-531.
- Helliwell, D.R. 1976. The effect of size and isolation on the conservation value of wooded sites in Britain. *J. Biogeogr.* 3: 407-416.
- Hustings, M.F.H., R.G.M. Kwak, P.F.M. Opdam & M.J.S.M. Reijnen 1985. *Natuurbeheer in Nederland 3. Vogelinventarisatie*. Pudoc, Wageningen; Vogelbescherming, Zeist.
- Järvinen, O. 1980. Dynamics of North European bird communities. In: R. Nöhring (ed.), *Acta XVII Congr. Int. Orn.* Berlin. 770-776.
- Jones, H.L. & J.M. Diamond 1976. Short time-base studies of turnover in breeding bird populations on the Californian Channel Islands. *Condor* 78: 526-549.
- Lynch, J.F. & D.F. Whigham 1984. Effects of forest fragmentation on breeding bird communities in Maryland U.S.A. *Biol. Conserv.* 28: 287-324.
- Mader, H.J. 1980. Die Verinselung der Landschaft aus tierökologischer Sicht. *Natur und Landschaft* 55: 91-96.
- + McArthur, R.H. & E.O. Wilson 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton. N.J.
- McCoy, E.D. 1982. The application of island-biogeographic theory to forest tracts; problems in the determination of turnover rates. *Biol. Conserv.* 22: 217-227.
- Menzel, H. 1968. *Der Wendehals (Jynx torquilla)*. Neue Brehm Bücherei 392, Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- Moore, N.W. & M.W. Hooper 1975. On the number of bird species in British woods. *Biol. Conserv.* 8: 239-250.

- Opdam, P. 1983. Verspreiding van broedvogels in het cultuurlandschap: de betekenis van oppervlakte en isolatie van ecotopen. *Mededelingen W.L.O.* 10: 179-189.
- Opdam, P., D.van Dorp & C.J.F. ter Braak 1984. The effect of isolation on the number of woodland birds of small woods in the Netherlands. *J. Biogeogr.* 11: 473-478.
- Opdam, P. & V. Retel Helmrich 1984. Vogelgemeenschappen van heide en hoogveen: een typologische beschrijving. *Limosa* 57: 47-63.
- Opdam, P., G. Rijsdijk & F. Hustings 1985. Bird communities in small woods in an agricultural landscape: effects of area and isolation. *Biol. Conserv.* 34: 333-352.
- Opdam, P. & A. Schotman 1985. Over de dynamiek in de verspreiding van broedvogels. *Vogeljaar* 33: 233-242.
- Opdam, P. & A. Schotman 1986. Small woods in rural landscape as habitat islands for woodland birds. *Oecologia generalis* (in druk).
- Ruiter, C.J.S. 1941. Waarnemingen omtrent de levenswijze van de gekraagde roodstaart *Phoenicurus ph. phoenicurus* (L.). *Ardea* 30: 174-214.
- Scherner, E.R. 1981. Die Flächengrösse als Fehlerquelle bei Brutvögelbestandsaufnahmen. *Okol. Vögel* 3: 145-175.
- Simberloff, D.S. & E.O. Wilson 1969. Experimental zoogeography of islands: the colonization of empty islands. *Ecology* 50: 278-296.
- Simberloff, D.S. & E.O. Wilson 1970. Experimental zoogeography of islands: a two-year record of colonization. *Ecology* 52: 934-937.
- Sokal, R. & F.J. Rohlf 1981. *Biometry*, second ed. Freeman, San Francisco. p. 248-252.
- Svensson, S. 1978. Size and isolation of nature reserves: some applications of ecological theory. *Anser*, suppl. 3: 225-234 (in Zweeds).
- Tiainen, J. 1982. Ecological significance of morphological variation in three sympatric *Phylloscopus* warblers. *Ann. Zoöl. Fennici* 19: 285-296.

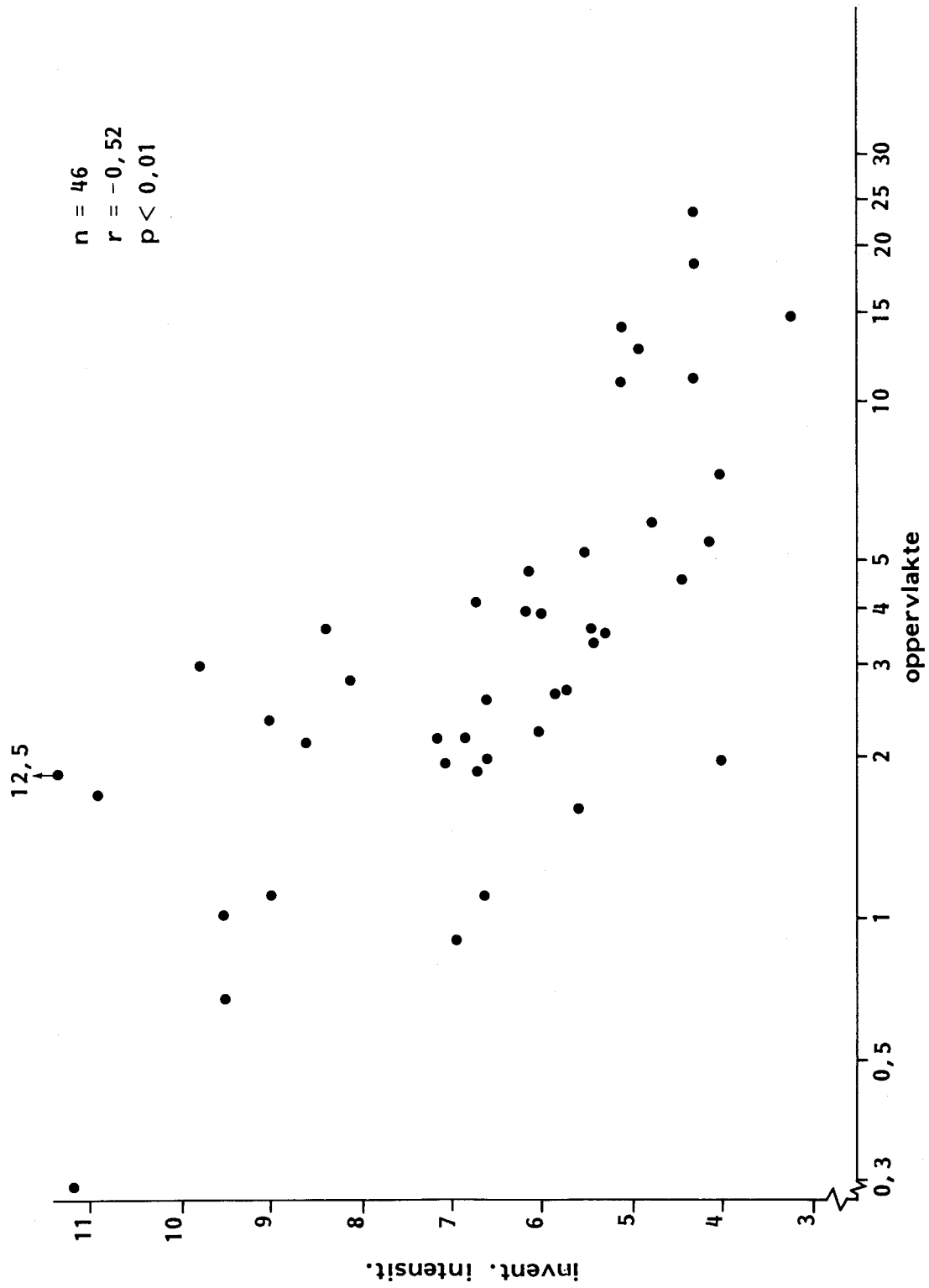
- Vuilleumier, F. 1970. Insular biogeography in continental regions I:
The northern Andes of South America. *Am. Nat.* 104: 373-388.
- Whitcomb, R.F., C.S. Robbins, J.F. Lynch, B.L. Whitcomb, M.K.
Klimkiewicz & D. Bystrak 1981. Effects of forest fragmentation
on avifauna of the eastern deciduous forest. In: R.L. Burgess &
D.M. Sharp (eds.), *Forest island dynamics in man-dominated landscapes*.
Springer, New York. p.125-205.
- Wright, S.J. 1985. How isolation affects rates of turnover of species
on islands. *Oikos* 44: 331-340.

Bijlage 1. Correlatiecoëfficiënten van stapsteen- en corridorisolatie-parameters in het onderzoekgebied.

stapsteen

	Ln area bos 1	Ln area bos 3	Ln sectoren	Ln distance	bosdens 3
corridor					
lanen af- wezig	-0,25	-0,04	-0,08	-0,29	-0,12
Ln denshout- wal	0,23	-0,10	-0,01	-0,12	0,32
Ln densboom- rij	0,36	0,48	0,25	-0,09	0,32

Bijlage 2. Verband tussen inventarisatieintensiteit en geïnventariseerde oppervlakte De Gelderse Vallei 1985.



Bijlage 3. Dichtheden (bp / 10 ha) van de 15 bosvogelsoorten in de Gelderse Vallei in het broedseizoen 1985

	number of frequencies ^a																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																															
Species	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																															
boomerang (<i>Sitta boomerang</i>)	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	3,13	

e) De nummers corresponderen met de nummers in figuur 1

Bijlage 4. Verschil tussen de met een kwantitatieve methode na 9 bezoeken vastgestelde presentie en de hieruit door simulatie van een kwalitatieve methode verkregen veronderstelde presentie in de bosfragmenten in de Gelderse Vallei in 1985. In de teller staat het aantal bosjes dat in de simulatie van vier bezoeken niet meer bezet is en in de noemer het aantal bezette bosjes op grond van 9 bezoeken.

boomkruiper	$\frac{5}{45} = 11,1\%$
boomklever	$\frac{1}{21} = 4,8\%$
bonte vliegenvanger	$\frac{2}{9} = 22,2\%$
glanskop	$\frac{1}{17} = 6,3\%$
matkop	$\frac{6}{16} = 37,5\%$
vink	$\frac{2}{46} = 4,3\%$
zwarte specht	$\frac{0}{2} = 0,0\%$
groene specht	$\frac{1}{1} = 100,0\%$
grouwe vliegenvanger	$\frac{9}{41} = 22,0\%$
grote bonte specht	$\frac{5}{36} = 13,9\%$
kleine bonte specht	$\frac{3}{12} = 25,0\%$
pimpelmees	$\frac{3}{44} = 6,8\%$
staartmees	$\frac{10}{19} = 52,6\%$
gekraagde roodstaart	$\frac{1}{2} = 50,0\%$
wielewaal	$\frac{2}{2} = 100,0\%$

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.

- 84/4 B.Ebbinge & T.Boudewijn, Richtlijnen voor het beheer van rotganzen in het Nederlandse waddengebied. 76 p. f 10,-
- 84/7 J.Winkelman, Vogelhinder door middelgrote windturbines; een verkennend onderzoek naar vlieggedrag, slachtoffers en verstoring. X+126 p. f 18,-
- 84/11 W.de Haas, Positieve en negatieve effecten van grensbeplantingen op de melkveehouderij. 75 p. f 12,-
- 84/12 W.de Haas, Effect van windbeschutting op de bruto-gewasproductie; een literatuuronderzoek. 63 p. f 9,-
- 84/13 W.de Haas, Simulatie van de bruto-productie van gras en mais in de beschutting van een windscherm. 80 p. f 12,50
- 85/1 P.Opdam & S. Woldhek, De invloed van roofvogels en uilen op hun prooidieren; een literatuuronderzoek. 33 p. f 6,50
- 85/2 G.M.Dirkse, Sphagnum sect. Subsecunda in Nederland. 28 p. f 5,40
- 85/4 F.Niewold, Hondsdolheid in het Nederlandse grensgebied. I. De periode tot 1980. 29 p. f 5,20
- 85/7 A.W.M.Mol, Hydrobiologische districten in Nederland. 50 p. f 7,30
- 85/8 L.H.H.van Vliet, Mogelijke gevolgen van anorganische en organische stoffen in baggerspeciedepots voor daar aanwezige of zich ontwikkelende bodem- en zoöfauna. 152 p. f 19,45
- 85/9 H.P.M.Hillegers, De stinzenflora van Zuid-Limburg. 53 p. f 7,60
- 85/10 H.Eijsackers, Onderzoek naar zware metalen en zure regen in Zweden. 41 p. f 6,40
- 85/11 M.Aerts, De effectiviteit van angstkreten bij verjaging van roeken *Corvus frugilegus* L. in de landbouw. 98 p. f 14,-
- 85/12 S.Broekhuizen & H.Vink, De dassen van Utrecht en het Gooi; een populatie in de schaduw van het uitsterven. 19 p. f 4,20
- 85/13 K.S.Dijkema e.a., Cumulatie van ecologische effecten in de Waddenzee. 105 p. f 14,75
- 85/15 A.J.de Bakker & H.F.van Dobben, Inventarisatie van epifytische lichenen in Midden-Nederland en de Meijepolder. 37 p. f 6,-
- 85/16 L.M.J. van den Bergh, Ganzenpleisterplaatsen in Nederland. 58 p. + bijlagen. f 14,50
- 85/17 W.Ma & W.H.Diemont, Het kweken van regenwormen in heidecompost en vermicompostering. 43 p. f 6,60
- 85/18 N.Dankers & K.Zegers, Maatregelen ter voorkoming van verdrinking van zeehonden en hun effecten op de visvangst in harderfuiken. 10 p. f 2,60
- 85/19 P.J.H.Reijnders, Verdrinking van zeehonden in fuiken. 10 p. f 2,60
- 85/20 H.M.Beije & G.J.Baaijens, Effecten van ingrepen in de waterhuishouding op de vegetatie in het Beerzedal. 20 p. f 4,50
- 85/21 A.W.M.Mol, De literatuur over Nederlandse aquatische macrofauna tot 1983. 176 p. f 22,-
- 85/22 W.J.Wolff, Het effect van natuur- en milieubescherpende maatregelen op de levensgemeenschappen van de Waddenzee. 18 p. f 3,40
- 85/23 M.A.Binsbergen & W.J.Wolff, Verslag van een oriënterend onderzoek naar de bodemfauna van de Haaksgronden nabij Texel. 28 p. f 5,-
- 85/24 J.B.M.Thissen & M.J.S.M.Reijnen, Effect van verkeer op broedvogels in populierenbossen en grienden. 90 p. f 13,25
- 86/2 N.Dankers e.a., De effecten van het stoppen van de stroming op een mosselbank. 24 p. f 5,50
- 86/4 A.W.M.Mol, Overzicht van de hydrobiologische literatuur in Noord-Brabant. 356 p. f 41,-
- 86/5 J.G.de Molenaar, Een literatuurstudie naar vogelsterfte door het opnemen van hagelkorrels. 16 p. f 4,-
- 86/6 H.M. Beije, Onderzoek de effecten van militaire oefeningen op bodem, vegetatie en fauna. Rapport 16. Samenvattend rapport. 94 p. f 10,-
- 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 rode bosmieren op de Hoge Veluwe. 110 p. f 15,60
- 86/10 W.Denneman e.a., Zware metalen en hun effecten op natuurwaarden; een case study over de Brabantse Kempen. 76 p. f 12,-
- 86/11 H.N.Lays, Geologische en vegetatiekundige aspecten van de holwortel (*Corydalis cava*). 132 p. f 19,-
- 86/12 J.A.Sinkeldam, Het plankton van de zandwinplas 'de Kuilen' in het Kuinderbos van 1981-1983. 77 p. f 12,-
- 86/13 M.Platteeuw, Effecten van geluidhinder door militaire activiteiten op gedrag en ecologie van wadvogels. 50 p. f 7,50
- 86/14 N.Dankers, Onderzoek naar de rol van de mossel en de mosselcultuur in de Waddenzee. 36 p. f 6,-
- 86/16 G.Hanekamp & H.M.Beije, Natuurwetenschappelijke aspecten van het machinaal plaggen van heide. 36 p. f 6,-
- 86/17 C.Visser, Verstoringen en reacties van overtuigende vogels op de Noordvaarder (Terschelling) in samenhang met de omgeving. 221 p. f 27,50
- 86/18 C.J.Smit, Oriënterend onderzoek naar veranderingen in gedrag en aantallen van wadvogels onder invloed van schietoefeningen. 44 p. f 7,-
- 86/19 B.van Noorden, Dynamiek en dichtheid van bosvogels in geïsoleerde loofbosfragmenten. 60 p. f 8,50