

Tussen bos en houtwal: broedvogels in een Twents cultuurlandschap

A.Schotman



RIJKSINSTITUUT VOOR NATUURBEHEER

Arnhem, Leersum en Texel

TUSSEN BOS EN HOUTWAL: BROEDVOGELS IN EEN TWENTS CULTUURLANDSCHAP

A. Schotman

RIN-rapport 88/37

Rijksinstituut voor Natuurbeheer

Leersum

1988

266508



INHOUD	
VOORWOORD	
SAMENVATTING	5
SUMMARY	9
VERANTWOORDING	11
1 INLEIDING	13
2 VRAAGSTELLING EN DOEL VAN HET ONDERZOEK	15
3 METHODE	17
3.1 Materiaal en selectie proefvlakken	
3.1.1 Selectie proefvlakken	
3.1.2 Broedvogelinventarisatie	20
3.1.3 Landschapsvariabelen	21
3.2 Analysemethode	27
4 RESULTATEN	30
4.1 Eerste indruk op basis van totalen per proefvlak	
4.2 Gradiëntanalyse	32
4.2.1 Clusteranalyse met TWINSPAN	
4.2.2 Ordinatie met CANOCO	35
4.3 Regressie analyses met dichtheden van ecologische groepen	36
4.3.1 Het onderscheiden van groepen ecologisch verwante soorten	41
4.3.2 De afhankelijke (y-) variabelen	43
4.3.3 Samenvatting regressiemodellen voor dichtheden en soortenrijkdom	
4.4 Invloed van de landschapsvariabelen op de vogelbevolking	45
4.4.1 Invloed van de hoeveelheid bos en de bosrandlengte	
4.4.2 Invloed van houtwallen	55
4.4.3 Invloed van bos in de omgeving	60
4.4.4 Invloed van de grootte van de grootste open ruimte	
4.4.5 Invloed van landschapstype en grondgebruik	61
4.4.6 Invloed van de bebouwing	63
5 CONCLUSIES EN DISCUSSIE	67
5.1 Conclusies	
5.2 Welke factoren bepalen de vogelbevolking in houtwallandschappen	73
5.3 Generalisatie van de resultaten	76
LITERATUUR	79

VOORWOORD

Kleine landschapselementen als bosjes en houtwallen kunnen worden beschouwd als onderdelen van een ecologische infrastructuur voor bosvogels, namelijk wanneer hun functie bij de verbreiding van deze dieren in aanmerking wordt genomen. Behalve deze verbindingsfunctie hebben deze landschapselementen ook een functie als habitat. Zo kunnen houtwallen habitat zijn voor soorten die een voorkeur hebben voor houtwallen, en tweede-keus habitat voor soorten die bossen prefereren.

Ingrepen in het cultuurlandschap, zoals bij herinrichting, waarbij de ruimtelijke verdeling van bosjes en houtwallen wordt gewijzigd, hebben dus een complexe invloed op de vogelbevolking. In dit rapport wordt verslag gedaan van een eerste poging de gevolgen van zo'n ingreep op de broedvogelbevolking getalsmatig te analyseren. De resultaten zijn van groot belang als basis voor effectvoorspellingen van ingrepen in het landelijk gebied.

De directie

SAMENVATTING

Dit onderzoek heeft tot doel het verband tussen de broedvogels en de hoeveelheid opgaande begroeiing in een kleinschalig cultuurlandschap kwantitatief te beschrijven. Het gaat in het bijzonder om de invloed van de hoeveelheid bos, de lengte aan houtwallen en de verhouding daartussen. Een eis aan de resultaten was dat deze toepasbaar waren in de landinrichting.

De opzet van het onderzoek is een eenjarige patroonstudie in Twente, waarbij steekproeven worden vergeleken die verschillen in de relevante landschappelijke kenmerken, maar overigens zo gelijk mogelijk zijn. De aanname is dan dat de ruimtelijke verschillen kunnen worden vertaald in temporele veranderingen als gevolg van ingrepen in de onderzochte landschapskenmerken. Deze aanname moet nog wel worden getoetst.

De steekproefvlakken waren 44 blokken van 25 ha, kwarten van kilometerhokken op de topografische kaart, die zodanig werden geselecteerd dat ze een matrix die gevormd werd door een as met de hoeveelheid bos (4 klassen) en een as met de lengte aan houtwallen (6 klassen) zo gelijkmatig mogelijk vulden, d.w.z. dat voor elke combinatie van een klasse bosoppervlakte en een klasse houtwallengte twee blokken moesten worden gevonden. In deze blokken werd zowel de vogelbevolking nauwkeurig geïnventariseerd (10 bezoeken, volgens de methode van territoriumkartering) als een reeks landschapskenmerken gemeten, zowel kenmerken van het landschap binnen het blok als van het omringende landschap.

De structuur van het gegevensbestand werd onderzocht met behulp van clusteranalyse- (TWINSPAN) en ordinatietechnieken (CANOCO). Dit gaf aanwijzingen over de mogelijke rol van o.a. minder relevante landschapskenmerken en over de samenhang tussen de landschapskenmerken. Met behulp van regressietechnieken werd het kwantitatieve verband tussen vogels en landschap onderzocht. Dit werd gedaan voor soortenrijkdom en totale aantallen broedvogels, voor de aantallen vogels uit bepaalde ecologische groepen, en voor soorten afzonderlijk.

Ecologische groepen werden onderscheiden na een verdeling van de broedvogelterritoria over erven, bos en houtwallen. Op grond van de verhouding tussen territoria in bossen, territoria in houtwallen en territoria op erven werd een soort aangeduid als bosvogel, houtwalvogel, ervvogel of indifferent. Bosvogelsoorten komen vooral voor in bos maar kunnen ook op erven en in houtwallen voorkomen, houtwalvogels treffen we ook in bos aan, en bosvogels in houtwallen. Op deze wijze ontstonden per ecologische groep meerdere variabelen, die apart zijn onderzocht.

De regressie-analyse leverde goede modellen op, die interpreteerbaar waren en onderling logische verbanden vertoonden. De samenhang tussen vogels en landschap blijkt uitermate genuanceerd te zijn. Dit wordt veroorzaakt doordat de aanwezigheid van vogels niet alleen door habitatfactoren wordt bepaald, maar ook door ruimtelijke factoren. Op het schaalniveau waarop dit onderzoek speelt is het vooral de relatie tussen optimale en marginale habitats, die complicerend werkt. Dat komt doordat vogels alleen in marginale habitats voorkomen als de optimale 'gevuld' zijn. Zo komen bosvogels alleen in houtwallen voor als er meer bosvogels een territorium zoeken dan het bos in het gebied kan bevatten. Bossen kunnen zo bosvogels uit houtwallen 'wegzuigen', maar ook kunnen houtwallen nabij bos extra veel bosvogels bevatten in jaren dat deze talrijk zijn. Deze verschijnselen vinden hun weerslag in de resultaten van de regressie-analyse, en beperken ook de mogelijkheden tot generalisatie van de resultaten naar andere jaren en andere gebieden.

Het aantal vogels in bos neemt evenredig toe met de bosrandlengte, het verband met de oppervlakte bos is veel complexer. In bosranden leven relatief veel vogels; hierdoor bevatten grillig gevormde bosjes (met een relatief grote randlengte) meer vogels dan ronde of rechthoekige bosjes.

In houtwallen leven viermaal zoveel indifferenten en meer bosvogels per ha als in bos. In een landschap met een geringe hoeveelheid opgaande begroeiing leven daardoor meer vogels naarmate die begroeiing meer voorkomt in de vorm van (goed ontwikkelde) houtwallen en kleine bosjes. Er ontbreken dan echter wel enige bosvogelsoorten.

In de bosjes leven meer vogels wanneer het landschap naast bos ook houtwallen bevat. Fitis, glanskop en boompieper hebben de hoogste presentie als er naast veel bos ook veel houtwallen voorkomen. Wielewaal, matkop en nachtegaal komen het vaakst voor in houtwalrijke landschappen; staartmees, bosuil en appelvink het meest in bosrijke landschappen. Zeker negen bossoorten komen in de steekproef niet of nauwelijks voor omdat grote aaneengesloten bossen ontbreken.

Boerderijen en woonhuizen hebben grote invloed op de vogelbevolking. Niet alleen bieden ze habitat aan typische erfvogels en indifferenten, er is ook een negatief effect op de aantallen vogels in aangrenzende bossen en houtwallen. Significante effecten van grondgebruik (mais versus intensief beheerd grasland) zijn niet vastgesteld.

Weidevogels worden talrijker naarmate de open ruimten in het landschap groter worden. Hun aantallen zijn het hoogst bij open ruimten van 25 ha of meer. Randsoorten als wulp en patrijs hebben een optimum bij 1000-2000 m houtwal per 25 ha, zwarte kraai en ekster bij 500-1000 m en koekoek en

fazant bij meer dan 2000 m.

In houtwalrijke landschappen leven per saldo meer vogels dan in houtwalarme landschappen. De aanwezigheid van bos als habitat van enige bossoorten en als optimaal habitat voor veel vogels van opgaande begroeiing lijkt echter essentieel, zowel uit het oogpunt van het maximaliseren van de soortenrijkdom als uit het oogpunt van het handhaven van de hoge dichtheden in houtwallen. Houtwallen en bos dienen daarbij wel een goed ontwikkelde boom- en struiklaag te bezitten.

SUMMARY

In this study, the relation between the bird community and the amount of wood resp. the length of hedgerows in an agricultural landscape was investigated. The results were to be applicable in landscape planning. In an area in the east of The Netherlands, called Twente, we selected 44 squares measuring 0,25 km² and covering a wide range of fencerow density and area of woodland. We assumed that spatial differences could be interpreted as temporal changes following a change in landscape structure.

Breeding bird territories were mapped and landscape features (both inside and in the vicinity of the squares) were measured. Regression techniques were used to relate bird variables to a set of landscape variables. To this aim, we distinguished a number of ecological bird species groups on the basis of the distribution of the territories of a bird species over woods, fencerows and farmyards. This resulted in groups like woodland species in woods, woodland species in fencerows, fencerows species, farmyard species and indifferent species.

The relation between bird numbers and landscape structure is complicated by flows between optimal habitats and marginal habitats. We assume that for many species of woody vegetation, woods are preferred to fencerows as a breeding habitat. Consequently, in years when such a species is abundant, it will occur both in woods and in fencerows, but in years of low abundances it will be restricted to woods. Woods may attract woodland birds away from fencerows in low abundance years, but on the contrary may supply fencerows with birds in high abundance years. These processes are reflected in the results of our study. For instance, we found the density of woodland birds in hedgerow decreasing with an increase in the area of woodland within the quadrats.

The number of birds in woods increases proportionately to the area of wood. Woodedge length also attributes to the variation in bird abundance, elongated or irregularly formed woodlots supporting more birds than circular or compact ones. In fencerows indifferent species are four times more abundant than in wood, whereas woodland bird abundance equals that in woods. Consequently, landscapes in which woody vegetation is distributed over fencerows and small woodlots contain more breeding bird territories than landscapes having woods only, although in the fragmented landscape type twelve species of woodland birds are absent or scarce.

Farms and farmyards negatively influences birds densities in adjacent woods and fencerows, but they provide habitat for a number of farmyard species. An effect of land use type (cornfields or pasture) could not be demonstrated.

VERANTWOORDING & DANKWOORD

Het onderzoek werd uitgevoerd als onderdeel (project 278 0001) van het programma van de afdeling Landschapsecologie, gericht op de betekenis van kleine landschapselementen voor flora en fauna van cultuurlandschappen. De basisgegevens werden voor meer dan de helft verzameld door Frank van der Mijn. Ook Alphons van Winden en Dick van Dorp leverden een bijdrage. C.J.F. ter Braak adviseerde bij de verwerking van de gegevens. Het onderzoek stond onder leiding van Paul Opdam; hij leverde ook bijdragen aan de tekst. Kees van Scharenburg, Tom van Rossum en Henk Sierdsema becommentarieerden het concept.

De Landinrichtingsdienst leverde een financiële bijdrage. F. van Wijland, J. van der Laar en mw. F. van Noordwijk gaven aanwijzingen ter verhoging van de bruikbaarheid van de resultaten.

De gegevens werden door F. van der Mijn op een andere wijze bewerkt, met het doel de invloed van de vegetatiestructuur van houtwallen op vogels vast te stellen. Iedereen wordt bedankt voor zijn bijdrage.



Ernstig aangetaste houtwal die op het punt staat te verdwijnen.



Een hakhoutwal vergt veel onderhoud. De houtwal op de foto moet binnenkort weer afgezet worden.

1 INLEIDING

Lijnvormige opgaande begroeiingselementen, zoals houtwallen en houtsingels, zijn de afgelopen decennia op grote schaal uit het cultuurlandschap van de zandgronden verdwenen. Ze hebben geen functie meer in de moderne landbouw en worden vaak niet meer onderhouden door de agrarische ondernemer. Het landschap verandert daardoor van besloten naar halfopen tot open (Geldersblom et al. 1985). Omdat de hoeveelheid en de ruimtelijk verdeling van de opgaande begroeiing grote invloed hebben op de vogelbevolking (Opdam et al. 1984), mag verwacht worden dat deze veranderingen grote gevolgen hebben voor de aanwezigheid en dichtheid van broedvogelsoorten.

Dit wordt onderkend door de rijksoverheid, die deze ontwikkeling ongewenst acht en zich in haar natuurbeschermingsbeleid richt op bescherming, onderhoud en herstel van kleine landschapselementen (Baerselman 1986). Omdat het echter in de ruimtelijke ordening en planologie om een afweging van functies gaat, is er behoefte aan een kwantificering van de samenhang tussen fauna en landschapsstructuur (Harms (1986), Van Wijland (1986), Overmars (1986). In dit rapport wordt verslag gedaan van een onderzoek naar broedvogels dat tot doel had de samenhang met de landschapsstructuur getalsmatig uit te drukken.

De samenhang tussen vogelbevolking en landschap is echter complex. Allereerst verschillen vogelsoorten in de wijze waarop ze het landschap gebruiken. Behalve uit soorten die in bos of andere opgaande begroeiing leven, bestaat de avifauna uit soorten die een complex van bosjes, lijnvormige begroeiingselementen, akkers en graslanden als habitat gebruiken. Tenslotte zijn er nog de soorten die uitsluitend in de akkers en graslanden leven, en vaak minder talrijk worden naarmate de hoeveelheid opgaande begroeiing toeneemt (Opdam et al. 1984).

Bovendien wordt het voorkomen van soorten vogels niet uitsluitend door de aanwezigheid van habitatplekken bepaald. Er kan bijvoorbeeld sprake zijn van goede en slechte habitatplekken, waarbij de laatstgenoemde alleen maar bezet worden wanneer de goede plekken overbevolkt raken. Er zijn aanwijzingen dat voor veel soorten vogels van opgaande begroeiing het bos een eerste-keushabitat is (Saris 1984, O'Connor & Shrubbs 1986, Osborne 1984). Wanneer de dichtheid in bos een maximale waarde heeft, zullen overtollige individuen, meestal de zwakke en de jonge vogels, worden gedwongen zich te vestigen in tweede-keushabitat, houtwallen bijvoorbeeld. Het voorkomen in houtwallen is daarmee afhankelijk van de dichtheid in bos.

Ook de mate waarin een habitatplek geïsoleerd ligt ten opzichte van andere gebieden is van invloed op het voorkomen (Van Dorp & Opdam 1987).

Een dergelijk complex relatiestelsel kan niet met een eenjarig onderzoek worden ontrafeld. In dit onderzoek is bij wijze van beperking de nadruk gelegd op de invloed van de hoeveelheid opgaande begroeiing, en met name de verdeling daarvan over lijnvormige en vlakvormige landschapselementen. Steekproeven die ten aanzien van dit landschapkenmerk verschillen, worden onderling vergeleken, en er wordt aangenomen dat deze ruimtelijke vergelijking kan worden geëxtrapoleerd naar een proces: het veranderen van de oppervlakte van deze begroeiingselementen en de gevolgen voor de vogelbevolking daarvan. Zoveel mogelijk wordt gecorrigeerd voor de overige factoren die de dichtheid van vogelsoorten beïnvloeden.

Er is gekozen voor Twente als onderzoekgebied vanwege de grote variatie in de landschapkenmerken die in het rapport centraal staan. Als we grote boscomplexen buiten beschouwing laten, is het percentage opgaande begroeiing in de cultuurlandschappen van de zandgronden minder dan 10%. Dit geldt ook voor Twente. Voor opgaande begroeiing in de vorm van houtwallen is een dekking van 4% van het landschap al heel veel. Dit komt neer op 10 km per 100 ha landschap. Een hogere dichtheid aan houtwallen komt nog maar op weinig plaatsen in Nederland voor. Het onderzoekgebied, globaal gelegen tussen Tubbergen, Ootmarsum en Weerselo, wordt beschreven door Van der Mijn (1987).

De meerderheid van de in het onderzoek betrokken lijnvormige elementen hebben van oorsprong een aarden wallichaam als basis en zijn met recht houtwallen. Een deel behoort echter tot de houtsingels. Omdat de term lijnvormige opgaande begroeiingselementen niet handig is, hebben we gekozen voor de term houtwal als aanduiding van alle lijnvormige landschapselementen die door houtige gewassen worden gedomineerd. Hiermee wordt niet bedoeld te benadrukken dat de aanwezigheid van een wallichaam een voor vogels essentieel kenmerk zou zijn.

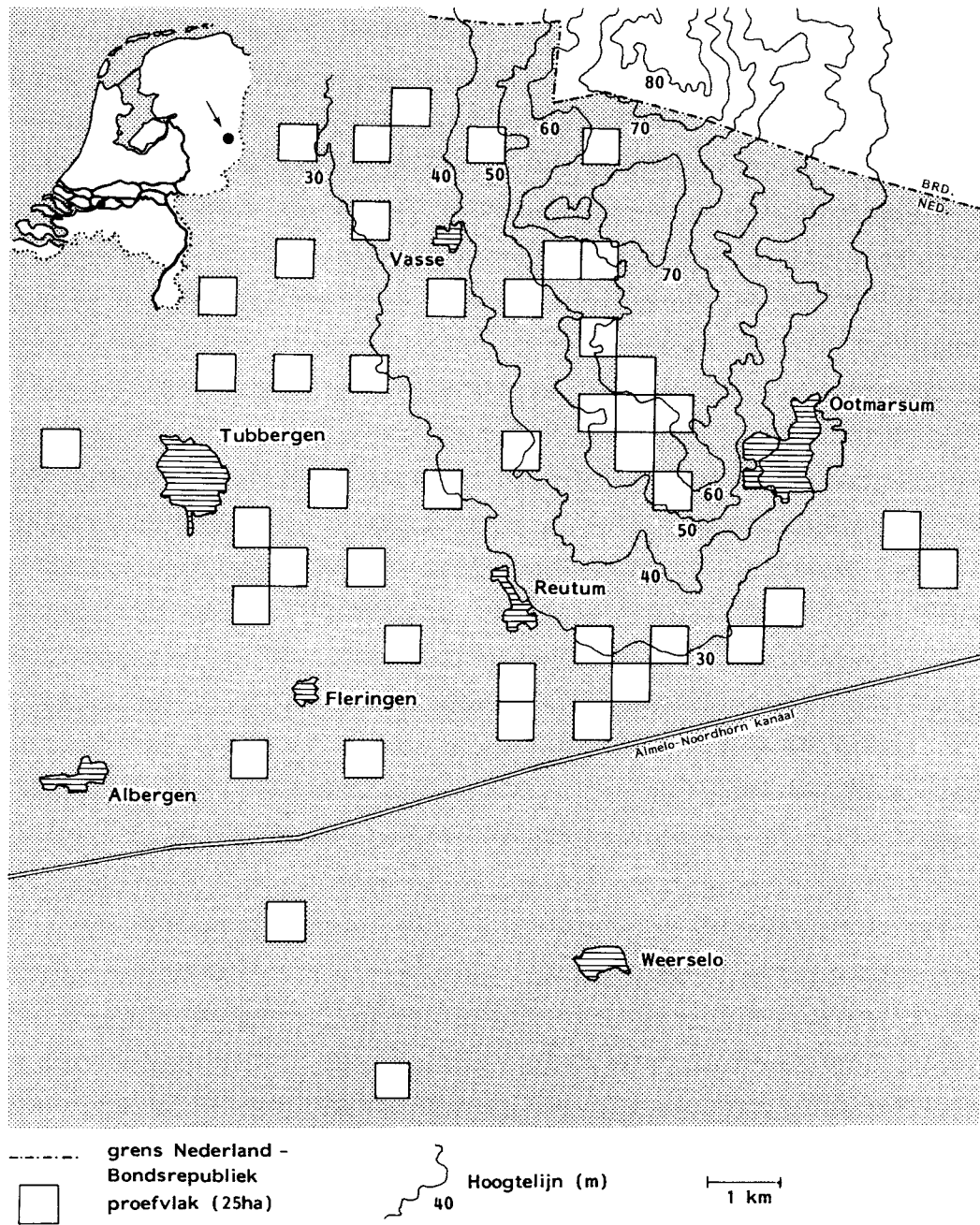
2 VRAAGSTELLING EN DOEL VAN HET ONDERZOEK

Het doel van het onderzoek is een kwantitatieve beschrijving te geven van de samenhang tussen de vogelbevolking en de opgaande begroeiing van cultuurlandschappen. Onder de vogelbevolking wordt daarbij verstaan de soortenrijkdom, de soortensamenstelling en de dichtheid van afzonderlijke soorten. Onder opgaande begroeiing wordt verstaan de oppervlakte, de ruimtelijke verdeling en de verdeling over bosjes en houtwallen.

De vraagstelling is aldus te formuleren:

- welke invloed ondergaat de vogelbevolking wanneer de totale hoeveelheid opgaande begroeiing in een kleinschalig cultuurlandschap in Twente verandert?
- wat is de invloed wanneer de verhouding tussen de hoeveelheid bos en de hoeveelheid houtwallen verandert?
- zijn er soorten waarvoor houtwallen het enige, c.q. eerste-keushabitat zijn?

Een nevendoeel van het onderzoek is de invloed van de overige factoren (structuur van begroeiingselementen, aard van het omringende landschap, wisselwerking tussen optimaal en marginaal habitat) zoveel mogelijk te kwantificeren. Inzicht in deze invloed is nodig om te kunnen beoordelen of de resultaten van het onderzoek kunnen worden gegeneraliseerd en geëxtrapoleerd naar andere jaren, andere landschappen en andere delen van Nederland.



Figuur 1. Ligging van het onderzoekgebied in Nederland en verspreiding van de proefvlakken.

3 METHODE

3.1 Materiaal en selectie proefvlakken

3.1.1 Selectie proefvlakken

In 44 proefvlakken van 25 ha zijn broedvogels geteld met behulp van de territorium-karteringsmethode (Hustings et al. 1984). De proefvlakken zijn zodanig gekozen dat de hoeveelheid bos en de lengte aan houtwallen variëren zonder met elkaar gecorreleerd te zijn. Om dit te bereiken is gebruik gemaakt van een matrix (Fig. 2). Van ongeveer 120 blokken van een kwart vierkante km werden aan de hand van stafkaarten de oppervlakte bos en de lengte aan houtwallen bepaald. Met behulp van die gegevens werden voor elk vakje in de matrix twee proefvlakken gezocht.

	aantal proefvlakken				bos- oppervlak	lengte aan houtwallen
1	2	2	2	2	A = 0-1 ha	1 = 0- 400 m
2	2	2	2	2	B = 1-2 ha	2 = 400- 800 m
3	2	2	2	2	C = 2-3 ha	3 = 800-1200 m
4	2	2	2	2	D = > 3 ha	4 = 1200-1600 m
5	2	2	2	2		5 = 1600-2000 m
6	4					6 = > 2000 m
	A	B	C	D		

Figuur 2. Matrix als hulpmiddel bij de selectie van proefvlakken. De 21 vakjes vertegenwoordigen combinaties van zes klassen voor houtwallengte en vier klassen voor bosoppervlak. Voor elk vakje zijn tenminste twee proefvlakken geselecteerd.



Linksboven in de matrix. Landschap met weinig opgaande begroeiing.



Linksonder in de matrix. Veel houtwallen en weinig bos.



Rechtsboven in de matrix. Veel bos en weinig houtwallen.



Rechtsonder in de matrix. Meest besloten landschap met zowel bos als houtwallen.

De proefvlakken mochten niet aan elkaar grenzen en proefvlakken uit hetzelfde deel van de matrix - bijvoorbeeld rechtsonder, dus veel bos en veel houtwallen - werden zo goed mogelijk verspreid over het onderzoekgebied. Deze voorwaarden hielden verband met het vermijden van een afhankelijkheid tussen proefvlakken en het zoveel mogelijk vermijden van de invloed van onderliggende factoren (zoals regionale variatie). Op een enkele uitzondering na bleek het mogelijk aan deze uitgangspunten (en nog enkele; zie Van der Mijn 1987) te voldoen (Fig. 1).

Proefvlakken met behalve zeer veel houtwallen ook meer dan 3 ha bos waren er niet. De vier 'extra' proefvlakken die buiten de klassegrenzen vallen, zijn geïnteriseerd omdat we geïnteriseerd zijn in het effect van de extra grote lengte houtwallen.

Daar waar volgens de Twentse houtwalinventarisatie (Gerritsen 1979) in de vegetatie indicatoren van vochtig voedselrijk milieu voorkwamen, werden geen proefvlakken gekozen. Voor de definitieve selectie werden alle proefvlakken - en indien nodig de alternatieven - in het veld gecontroleerd. Slechts een klein deel, gemiddeld 6%, van de houtwallen, was recent afgezet, hier hakhoutwal genoemd. Blokken met een veel groter aandeel hakhoutwallen werden niet als proefvlak geaccepteerd. We waren immers niet primair in de invloed van houtwalonderhoud geïnteriseerd.

3.1.2 Broedvogelinventarisatie

Er zijn tien bezoeken van ongeveer één uur gebracht verspreid over het seizoen. De bezoeken vonden plaats tussen één uur voor zonsopgang en drie tot vier uur erna. Een persoon bezocht vier proefvlakken op één ochtend. Twee personen waren verantwoordelijk voor het veldwerk. Een besteedde gemiddeld vier dagen per week, de ander drie. Op vijf ochtenden werd door derden geïnteriseerd. De beide inventarisatoren brachten voor zover mogelijk om en om de bezoeken aan elk proefvlak, zodat eventuele waarnemersinvloeden geminimaliseerd werden. Direct of binnen een week na het veldbezoek werden de gegevens van de veldkaarten, schaal 1:2800, overgebracht op soortkaarten, schaal 1:5000. In de loop van het inventarisatie seizoen werd elk proefvlak ten behoeve van uilen tenminste eenmaal 's avonds bezocht. Er is geen gebruik gemaakt van cassetterecorders. De roep van bosuil en steenuil werd wel vocaal nagebootst.

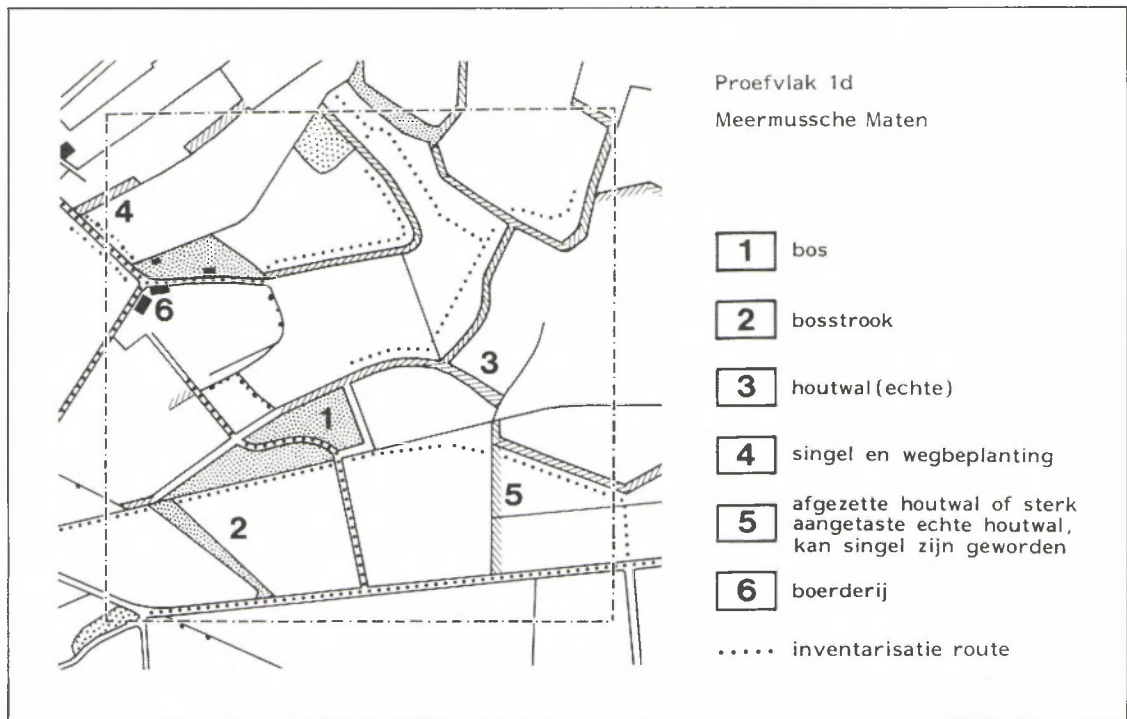
Aan het eind van het seizoen zijn territoria onderscheiden volgens de criteria in Hustings et al. (1984). Per proefvlak werd het aantal territoria per soort geteld. Grensoverschrijdende territoria telden gedeeltelijk mee.

Uiteindelijk werd het aantal kwartterritoria per proefvlak ingevoerd; dit getal is tevens het aantal territoria per 100 ha landschap. Dit heeft als voordeel dat de ingevoerde waarden gemakkelijk voor vergelijkingen met andere gebieden in Nederland gebruikt kunnen worden. De maat 'aantal vogelparen/territoria per 100 ha' wordt veel gebruikt in avifauna's.

In een later stadium van het onderzoek zijn de territoria verdeeld over bos, erven, landbouwgronden en houtwallen. De territoria werden wederom naar evenredigheid verdeeld op basis van de waarnemingen en het territoriumoppervlak. Het aantal kwartterritoria werd ingevoerd.

3.1.3 Landschapsvariabelen

In totaal werden 18 milieuvariabelen opgenomen; elf van de stafkaart 1:25000 en de rest in het veld. Deze werden als volgt opgenomen (zie Fig. 3):



Figuur 3. Voorbeeld van een proefvlak: Meermussche Maten bij Tubbergen. Het gebied van 25 ha binnen het vierkant werd geïnventariseerd op vogels en een aantal landschapsvariabelen.



Echte houtwal. De voormalige hakhoutbegroeiing is omgevormd in een bomenrij



Ruig begroeide hakhoutwal met een rijke vegetatiestructuur.

Variabelen met betrekking tot de opgaande begroeiing:

Oppervlakte bos (oppbos): Het aantal ha werd bepaald met behulp van 1:10000 kaarten en millimeterpapier of liniaal. Als bos werd beschouwd opgaande begroeiing breder dan 50 m en/of minder dan twee maal zo lang als breed. Kapvlakten en jonge aanplant komen voor in kleinschalige eenheden die onderdeel zijn van grotere bossen. Enkele bosjes waren smaller dan 50 m en dus ook korter dan 100 m.

Bosrandlengte (bosrand):

De lengte in m werd bepaald met de liniaal en de 1:2800 veldkaarten.

Lengte aan echte houtwallen (walecht):

In meters. Bepaald van de stafkaart. Onder een echte houtwal verstaan we voormalige hakhoutwallen met een aarden wal als basis. Op stafkaarten zijn ze te onderscheiden door een arcering (zie Fig. 3). Zwaar beschadigde echte houtwallen werden als zodanig afgevoerd en bij singels en bomenrijen geteld.

Lengte aan afgezette houtwallen (hakwal):

Bij controle in het veld bleek een klein deel, 6%, van de houtwallen in het recente verleden afgezet te zijn. De lengte werd gemeten, apart ingevoerd en mocht niet meer dan 30% van de totale lengte aan houtwallen in een blok zijn.

Lengte aan bosstroken (bosstroo):

In meters. Als bosstroken werden aangeduid lijnvormige beplantingen smaller dan 50 m en minstens twee maal zo lang als breed, die geen voormalige hakhoutwal waren. In de praktijk kan het verschil met echte houtwallen minimaal zijn, maar doorgaans betreft het nieuw aangelegde lijnvormige opgaande begroeiingselementen en smalle uitlopers van bos of stroken bos. Ze zijn gemeten op de stafkaart.

Lengte aan singels en bomenrijen (singelsb):

In meters. Gemeten van de kaart. Het betreft de op de stafkaart met stippen aangeduide begroeiing. Ook wegbeplanting valt hieronder. Grote boomgaarden etc. komen in het onderzoekgebied niet voor. In sommige gevallen was het met het oog op de begroeiing beter de singel op te nemen als bosstrook of echte houtwal. Zwaar beschadigde echte houtwallen werden als zodanig afgevoerd en hier meegeteld.

Totale lengte aan houtwallen (totlijn):

Dit is de som van walecht, singels, bomenrijen en bosstroken. Ongeveer tweederde bestaat uit echte houtwallen.

Beschrijving omringende landschap

Oppervlakte bos in de omgeving (bosomg):

Van stafkaart werd gemeten het bosoppervlak in ha binnen een cirkel met een straal van 750 m vanuit het midden van het proefvlak.

Aantal bosjes in de omgeving (nbosomg):

Aantal bosjes buiten het proefvlak binnen een cirkel met een straal van 750 m vanuit het midden van het proefvlak.

Op stuwwal (stuwwal):

Bij de keuze of een proefvlak wel of niet op de stuwwal ligt gold als grens de 30+ NAP hoogtelijn. Twee grensgevallen werden arbitrair toegewezen.

In matenlandschap (maten):

Tot de maten behoren die proefvlakken die als zodanig op de stafkaart zijn aangeduid. Het gaat globaal aangeduid om de flanken van de stuwwal. Begin deze eeuw bestonden deze gebieden uit kleinschalige door houtwallen omgeven schrale graslanden. Sommige zijn sindsdien erg veranderd - grootschaliger en opener geworden - andere veel minder. De minst veranderde matenlandschappen liggen in het zuiden aan de voet van de stuwwal.

In het Noordwesten (Nwest):

Het noordwestelijk deel van het onderzoekgebied grenst aan een open hoogveen-ontginningslandschap. Door het onderzoekgebied is een lijn getrokken van zuidwest naar noordoost, zodanig dat aan weerskanten ongeveer de helft van de proefvlakken ligt.

Maten voor bebouwing

Aantal boerderijen (boerderij):

Aantal agrarische bedrijven met eigen erf en gebouwen. Grensgevallen werden eventueel half meegeteld. Het onderscheid is gemaakt in het veld.

Aantal woonhuizen (woonhuis):

Aantal bewoonde huizen niet behorend bij een boerderij. In het veld onderscheiden.

Noklengte (noklengt):

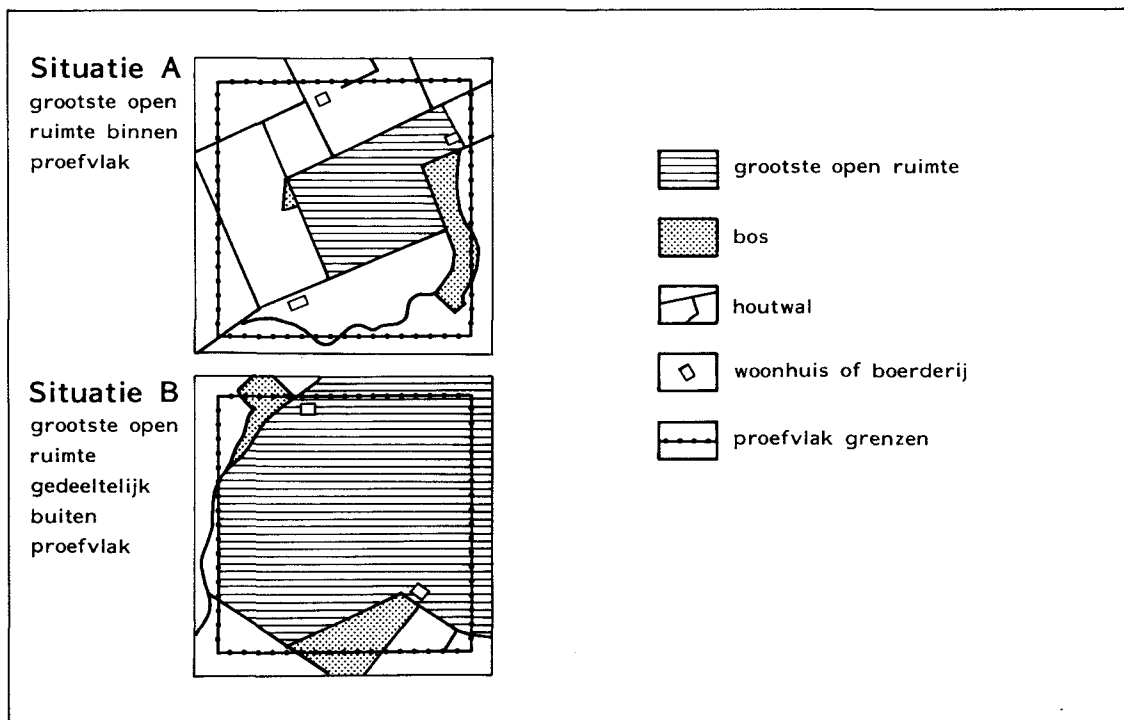
Als maat voor de totale hoeveelheid bebouwing is per gebouw de noklengte in meters geschat. Daarbij zijn luchtfoto's (1:18000) gebruikt. Noklengte lijkt een betere maat voor de hoeveelheid habitat voor ervogels dan de

oppervlakte aan gebouwen. De totale bebouwde oppervlakte neemt waarschijnlijk meer dan evenredig toe als de gemiddelde lengte per gebouw toeneemt. Daartegenover staat dat dit waarschijnlijk niet geldt voor de broedgelegenheid voor erfvoegels. Het tegengestelde gaat vermoedelijk eerder op, want juist de modernste gebouwen met het geringste aantal openingen (nestgelegenheid) zijn het grootst.

Grondgebruik

Grootste open ruimte (openruim):

De oppervlakte, van de grootste open ruimte waarvan het proefvlak deel uitmaakt (Fig. 4).



Figuur 4. Twee voorbeelden van het bepalen van de 'grootste open ruimte'.
A) Grootste open ruimte binnen proefvlak; B) gedeeltelijk buiten proefvlak.

In een proefvlak in de kleinschaligste landschappen ligt de grootste open ruimte vaak binnen de proefvlakgrenzen. Op de stuwwal en in het zuidwesten is die open ruimte veelal onderdeel van een grotere open ruimte die zich tot buiten het proefvlak uitstrekt. Een open ruimte wordt begrensd door houtwallen, bos of erven.

Percentage mais (mais):

Dit is het aandeel van mais in procenten in het totale proefvlak. Het is opgenomen per perceel tijdens het veldwerk en geschat op 10% nauwkeurig.

Percentage grasland (gras):

Tijdens het veldwerk is getracht onderscheid te maken tussen hooi- en weiland door aan te geven welke percelen in de vierde ronde (omstreeks eind mei) nog niet gemaaid waren of beweid werden. Dit onderscheid bleek niet zinvol. Bijna alle graslandpercelen werden zowel voor kuilgraswinning als beweiding gebruikt. Echt 'hooien' komt nauwelijks meer voor.

Percentage extensief grasland (extensie):

Bij graslanden werd op grond van het voorkomen van veel pinksterbloemen, zuring en/of paardebloemen beoordeeld of een grasland intensief dan wel 'extensief' benut werd. Een strenger criterium was niet te hanteren omdat vrijwel alle grasland zwaar bemest of anderszins intensief beheerd werd. Slechts op twee plaatsen bijvoorbeeld stonden dotterbloemen in het gras.

Voor de gemiddelden en de verdeling van de gemeten variabelen zie bijlage 1. Bijlage 2 is een correlatiematrix van de milieuvariabelen onderling. In de analyses werden vrijwel alleen logaritmisch getransformeerde waarden gebruikt.

Onderlinge correlaties milieukenmerken

Er blijken enkele correlaties te bestaan die de interpretatie van sommige verschillen in dichtheid moeilijk maken. Zo is de ligging op de stuwwal positief gecorreleerd met de grootte van de open ruimten ($R=+0.37$) en de oppervlakte bos in de omgeving ($R=+0.45$). Eventuele hogere dichtheden van bijvoorbeeld bosvogels op de stuwwal kunnen dus veroorzaakt zijn door habitatkenmerken welke samenhangen met de ligging op de stuwwal, of met gunstiger omstandigheden voor bosvogels door uitwisseling van broedvogels met bos in de omgeving. Habitatkenmerken die samenhangen met ligging op de stuwwal zijn: droogte, aandeel naaldbos, slechter ontwikkelde vegetatiestructuur, voedselarmoede en lage pH.

Bosoppervlak is ook gecorreleerd met de hoeveelheid bos in de omgeving ($R=+0.41$) maar nauwelijks met ligging op de stuwwal. Veel bos in de omgeving is gunstig voor de soortenrijkdom (Van Dorp 1986, Van Dorp & Opdam 1987). Door deze correlatie is het verband tussen bosoppervlak per proefvlak en

(bijvoorbeeld) soortenrijkdom niet geheel zuiver.

De hoeveelheid bos in de omgeving is gecorreleerd met het aantal boerderijen ($R=-0.35$).

Proefvlakken in de maten liggen in een besloten landschap. De correlatie van maten met de grootte van de open ruimten ($R=-0.41$) en de houtwallengte ($R=+0.56$) is hoog. De hoeveelheid bos in de omgeving is er minder dan gemiddeld ($R=-0.34$). Het kenmerk maten kan bovendien nog samenhangen met milieukenmerken als vochtigheidsgraad en voedselrijkdom. Deze zijn niet opgenomen. In de maten is wat meer grasland dan elders. Extensief grasland komt meer voor in de maten ($R=+0.33$) dan op de stuwwal ($R=-0.57$). Een grote lengte aan houtwallen gaat samen met meer extensief grasland ($R=+0.35$).

Het bosoppervlak binnen het proefvlak is uiteraard sterk gecorreleerd met de bosrandlengte ($R=+0.62$).

Het percentage grasland is sterk negatief gecorreleerd met het percentage maïs, wat geen verwondering wekt als we bedenken dat dit de beide overheersende gebruiksvormen zijn. Veel maïs sluit veel gras uit en andersom.

Verder zijn er geen belangrijke correlaties waarmee we bij de interpretatie rekening hebben te houden, somvariabelen en verschillende maten die op hetzelfde betrekking hebben - noklengte versus boerderijen en woonhuizen - buiten beschouwing gelaten.

3.2 Analysemethode

Inleiding. De vogelbevolking wordt uiteraard door meer factoren bepaald dan door de hoeveelheid houtwallen en bos. Ook het abiotisch milieu, het bodemgebruik, de hoeveelheid bebouwing, de rangschikking van de landschapselementen en het omringende landschapstype doen hun invloed gelden. Al deze factoren beïnvloeden tegelijkertijd en op verschillende ruimtelijke schalen het voorkomen en de dichtheid van vogelsoorten. In dit onderzoek ligt de nadruk op houtwallen en bos, de invloed van de overige factoren moeten we echter wel in rekening brengen omdat ze de relatie tussen vogels en opgaande begroeiing beïnvloeden. Een complicatie bij dit alles is dat al die factoren onderling ook nog eens samenhangen: een bepaald landschapstype hoort bij een bepaald abiotisch milieu en bij een bepaald type grondgebruik. De opgave voor de onderzoeker is dus dit relatienetwerk zoveel mogelijk uit elkaar te trekken. We gebruiken daarvoor twee methoden: gradiëntanalyse en meervoudige regressie.

Gradiëntanalyses benadrukken de onderlinge samenhang van de landschapsvariabelen en van de daarbij behorende vogelbevolking. De resultaten zijn

meestal globaal en laten veel ruimte voor interpretatie; de vorm waarin ze worden gegoten geeft hooguit mogelijkheden voor kwalitatieve effectvoorspelling. In dit onderzoek is gewerkt met classificatie-(clustering met TWINSPAN) en ordinatie-methoden (CANOCO).

Nadat met gradiëntanalyse een indruk is verkregen van de globale structuur van het gegevensbestand, en de onderlinge samenhang van de milieuvariabelen is onderzocht, is een goede uitgangspositie verkregen voor een meer klassieke statistische methode, die van meervoudige regressie. Het voordeel hiervan is dat de resultaten in eenvoudige kwantitatieve relaties zijn vast te leggen, maar het nadeel is dat door het negeren van de samenhang tussen de milieuvariabelen foute interpretaties van de resultaten al gauw plaatsvinden. Dat nadeel hebben we met behulp van de gradiëntanalyses ondervangen.

In de bijlagen wordt op de gradiëntanalyse dieper ingegaan. Hier wordt volstaan met een opsomming van enkele resultaten en conclusies. Voor een uitgebreide bespreking van ordinatie en clusteranalyse zie Ter Braak & Van Tongeren in Jongman et al. (1987).

Regressieanalyse. De geschetste gradiëntanalysemethoden hebben onder andere als nadeel dat erbij wordt verondersteld dat voor alle soorten dezelfde responsiekrommen gelden. Enkel- en meervoudige regressie (Alvey et al. 1982) - volgens de methode van de kleinste kwadraten - op afzonderlijke soorten heeft dat nadeel niet. Voor elke milieuvariabele en elke soort kan een andere responsiekromme worden berekend. Dat wil zeggen voor elke soort kan een wiskundige vergelijking gezocht worden met een zo hoog mogelijke betrouwbaarheid en verklaarde variantie. Met twee of drie variabelen kan de verklaarde variantie bij dit soort ecologisch gegevens oplopen tot 80-90% of meer. Op basis van de verdeling van de x-variabele of het veronderstelde verband met de y-variabele kunnen de variabelen logaritmisches getransformeerd zijn. Kromlijnige verbanden kunnen op die manier toch als een rechtlijnig verband beschreven worden.

Zo'n model is een beschrijvend model, ontwikkeld op basis van gegevens uit één bepaald gebied. De proefvlakken vormen geen representatieve selectie uit het Twentse landschap, laat staan het Nederlandse kleinschalige landschap. De nauwkeurigheid van kwantitatieve voorspellingen over effecten van ruimtelijke ingrepen is dus altijd beperkt, en het model mag daarvoor pas gebruikt worden als het in een ander gebied is getoetst.

Voorspellingen en generalisaties zijn overigens in het algemeen bij ecologische gegevens vaak slechts mogelijk bij een sterk beperkte vraagstel-

ling. Het toetsen van een gedetailleerde hypothese is hier echter niet aan de orde omdat we de globale verbanden nog nauwelijks kennen.

Extrapolaties naar grotere of kleinere waarden dan in de onderzochte serie is eveneens een hachelijke zaak. In de serie proefvlakken is de spreiding in de lengte aan houtwallen en het bosoppervlak ruim gekozen, maar bij de overige variabelen is de spreiding minder gunstig.

Ondanks deze kanttekeningen is het werken met regressiemodellen aantrekkelijk door hun betrekkelijke eenvoud. Ze geven een redelijke indruk van kwantitatieve effecten en maken op die manier het onderscheid tussen triviale en belangrijke verbanden mogelijk.

Er komen in het cultuurlandschap als dat van Twente meer dan 80 soorten broedvogels voor. Waarschijnlijk zijn er soorten bij die in hun voorkomen nauwelijks beïnvloed worden door de hoeveelheid opgaande begroeiing. Zij zijn in het kader van dit onderzoek dus niet van belang.

Veel soorten hebben een sterk overeenkomstige verspreiding over het landschap. Ze zijn voor de overzichtelijkheid als één groep behandeld. Alle soorten zijn ingedeeld bij een bepaalde groep. Voor elke groep zijn regressiemodellen opgesteld met als afhankelijke variabelen dichtheid en soortenrijkdom. De groepen zijn samengesteld met behulp van een driehoeksdiagram. De verdeling over bos, open gebied inclusief houtwallen, en erven geldt als criterium voor de indeling in groepen.

De indeling in groepen en de bruikbaarheid als afhankelijke variabelen wordt besproken bij de resultaten.

4 RESULTATEN

4.1 Eerste indruk op basis van totalen per proefvlak

Bijlage 3 geeft een overzicht van de gemiddelde dichtheid in paren per 100 ha landschap in 40 proefvlakken, samen 1000 ha, en de vier extra proefvlakken waar uitzonderlijk veel houtwallen voorkomen. Bijlage 4 bevat de dichtheden van alle soorten in alle proefvlakken afzonderlijk.

In totaal werden 81 soorten als broedvogel vastgesteld. In de vier extra proefvlakken samen broedden 61 soorten. Gemiddeld werden per proefvlak 42 (sd=5) soorten vastgesteld. In de vier houtwalrijke proefvlakken zaten er gemiddeld 47 (sd=7). De gemiddelde dichtheden zijn hoog in deze vier proefvlakken hoewel de oppervlakte opgaande begroeiing er vrij gering is: voor alle soorten samen 481 paren per 100 ha landschap tegen 429 gemiddeld in de rest van het onderzoekgebied. Soorten als tortelduif, koekoek, nachtegaal, ransuil, wielewaal en geelgors vallen op door een meer dan twee maal zo hoge dichtheid als elders. Geen van de vier proefvlakken ligt op de stuwwal. Twee liggen in het noordwesten. Wellicht is de hogere dichtheid voor een deel te verklaren uit de ligging in het houtwalrijke matenlandschap.

Vergelijken we een aantal soorten in onderling vergelijkbare proefvlakken - zelfde plaats in de matrix, dus evenveel bos en houtwallen - op de stuwwal en in de maten, dan zien we dat onder andere koekoek, nachtegaal en wielewaal meer voorkomen in het matengebied (Tabel 1). Geelgors en ransuil komen juist op de stuwwal meer voor. Bij die twee soorten kan de hogere dichtheid in de vier houtwalrijke proefvlakken dus niet door de ligging in het matengebied verklaard worden. Ze profiteren kennelijk meer dan andere soorten van een extra hoge dichtheid aan houtwallen.

Worden de in het westen gelegen proefvlakken vergeleken met de oostelijke, dan blijken ook weer enkele opmerkelijke verschillen in dichtheden (Tabel 2). Deze geografische verschillen treffen we vooral aan bij de schaarse soorten. De talrijke soorten (Tabel 3) vertonen geen of veel geringere verschillen, met uitzondering van de tuinfluiter, die in het matenlandschap duidelijk talrijker is dan elders (Tabel 1 en 3).

Tabel 1. Vergelijking van vier paren proefvlakken met gelijke hoeveelheden bos en houtwallen (zie paragraaf 3.1.1) in het matengebied en op de stuwwal. Gemiddeld aantal paren per 100 ha landschap.

Soorten die tenminste tweemaal zo talrijk zijn in het matengebied:

	stuwwal n=4	maten n=4
wilde eend	0.5	4.0
houtsnip	-	2.0
koekoek	0.5	3.3
kleine bonte specht	-	0.1
boerenzwaluw	3.3	7.0
huiszwaluw	-	2.0
winterkoning	5.8	7.3
nachtegaal	-	4.3
grasmus	8.5	14.5
tuinfluitter	24.0	52.0
wielewaal	1.3	4.5
ekster	1.5	7.0
appelvink	1.3	3.0

Soorten die tenminste tweemaal zo talrijk zijn op de stuwwal:

	stuwwal	maten
bosuil	1.3	-
ransuil	2.0	-
boompieper	1.0	-
zwarte roodstaart	2.0	-
kuifmees	2.0	1.0
zwarte mees	1.3	-
geelgors	10.5	3.8

Tabel 2. Vergelijking van 11 west-oost paren (zie paragraaf 3.1.1) proefvlakken.

Soorten die tenminste tweemaal zo talrijk zijn in het oostelijk deel van het onderzoeksgebied:

	west n=11	oost n=11
houtsnip	-	0.6
bosuil	0.2	1.2
boompieper	0.7	2.2
nachtegaal	0.9	2.9
bonte vliegenvanger	1.7	5.3
glanskop	1.8	3.0
kneu	0.9	1.9
appelvink	0.6	1.2

Soorten die tenminste tweemaal zo talrijk zijn in het westelijk deel:

	west	oost
Turkse tortel	3.4	0.4
huiszwaluw	11.1	3.6
zwarte roodstaart	1.6	0.9
geelgors	8.6	4.8

Tabel 3. De talrijkste soorten in de onderzochte proefvlakken. Aantal paren per 100 ha landschap.

	40 proefvlakken		4 proefvlakken	
	1000 ha		100 ha	
tuinfluiter	32.8	tuinfluiter	47.0	
vink	31.8	koolmees	35.8	
merel	31.4	merel	32.8	
koolmees	25.2	tjiftjaf	32.3	
spreeuw	23.7	vink	30.0	
houtduif	20.5	houtduif	23.5	
tjiftjaf	20.4	pimpelmees	22.5	
roodborst	17.0	roodborst	19.5	
huismus	16.5	spreeuw	16.0	
pimpelmees	16.1	zwartkop	13.8	
ringmus	11.2	gekr. roodst.	12.8	

som:	246.6		286.0	
percentage van:				
totale aantal paren	57.5 %		59.4 %	
aantal soorten	13.6 %		17.2 %	

Deze onbewerkte gegevens geven slechts een eerste indruk. Uit de feitelijke analyses moet blijken bij welke talrijke soorten of soortengroepen de gesignaleerde trends zodanig doorwerken dat ze belangrijke verschillen veroorzaken. Zijn de verschillen tussen deze landschappen gebaseerd op de verschillen in gemeten landschapsvariabelen of zijn dit grootschalige geografische trends die 'niets' te maken hebben met verschillen in landschapsstructuur? Met beide verklaringen moeten we in de analyses rekening houden. De vier houtwalrijke proefvlakken worden in de analyses verder niet apart behandeld.

4.2 Gradiëntanalyse

4.2.1 Clusteranalyse met TWINSPAN

Uit de eerste TWINSPAN analyse kwam naar voren dat de indeling in typen van vogelbevolking sterk werd bepaald door erfvogels. Elf soorten komen uitsluitend of voornamelijk op erven voor (Tabel 4).



Typisch Twents boerenerf met een groot aantal bedrijfsgebouwen en verspeid staande bomen.



Boerderij in besloten landschap. De houtwallen lopen door tot op de erven.

Tabel 4. Gemiddelde aantal erfvogels in vier TWINSPAN typen, in samenhang met gemiddelde waarden van de hoeveelheid bebouwing. N = aantal proefvelden.

type nr.	4	5	6	7
soorten:	N=15	N=12	N=7	N=10
Turkse tortel	-	0.2	0.3	3.8
kauw	1.8	7.0	4.4	22.4
huiszwaluw	0.5	4.7	0.6	15.2
huismus	6.4	19.7	9.0	31.0
zwarte roodstaart	1.1	2.2	1.4	2.5
witte kwikstaart	4.5	6.4	4.7	9.7
ringmus	6.5	12.4	11.7	14.3
spreeuw	15.4	30.0	11.7	33.8
kerkuil	-	1.0	-	-
bonte vliegenvanger	2.7	4.6	3.0	3.9
boerenzwaluw	29.3	15.5	6.0	15.6 +

totaal:	68.2	103.7	49.8	152.2
landschapskenmerken:				
aantal boerderijen	0.6	1.7	1.2	2.7
aantal woonhuizen	0.9	2.0	0.7	1.7
noklengte in meters	68	233	126	233

Hun aantal varieert van +50-70 territoria per 100 ha landschap in landschappen met weinig tot +100-150 in landschappen met meer bebouwing. Daarnaast komen op erven nog veel vogelsoorten tot broeden die ook veel in opgaande begroeiing leven.

De dichtheid aan vogels op erven wordt niet uitsluitend bepaald door de hoeveelheid bebouwing. De beslotenheid van het landschap speelt ook een rol. Dat blijkt als we deze vier typen nog verder gaan verdelen. Soorten als huismus, Turkse tortel, witte kwikstaart, huiszwaluw en kauw komen meer voor in open landschappen; boerenzwaluw en kerkuil prefereren juist een besloten landschap. Ringmus, zwarte roodstaart, spreeuw en bonte vliegenvanger vertonen geen duidelijke verschillen.

Wordt de invloed van erven verminderd door typische erfvogels buiten de classificatie te laten, dan vertoont de indeling in typen een samenhang met de landschapsvariabelen waarin we geïnteresseerd zijn. Met name glanskop, roodborst, zwartkop, fitis en winterkoning komen voor bij veel opgaande begroeiing in welke vorm dan ook. Hoge dichtheden van gekraagde roodstaart, grauwe vliegenvanger, glanskop en holenduif vallen samen met een groot aanbod aan bos en bosranden. Grasmus en geelgors zijn het talrijkst als er een

grote lengte aan houtwallen is. Er zijn echter geen soorten te onderscheiden die uitsluitend in landschap met alleen houtwallen voorkomen.

Wel worden op het laagste splitsingsniveau regionale typen onderscheiden. Daarvoor zijn soorten als houtsnip, nachtegaal en bosrietzanger verantwoordelijk, die op een vochtig voedselrijk abiotisch milieu afkomen, maar ook soorten als boomklever en bosuil, die niet voorkomen in geïsoleerde bosgebieden. Een cluster met naast bosvogels veel kieviten en zwarte kraaien wordt gekenmerkt door ligging op de stuwwal, grote open ruimten en een hoog percentage mais. Het zijn vrij soortenarme proefvlakken.

4.2.2 Ordinatie met CANOCO

Redundantieanalyse, die in tegenstelling tot principale-componentenanalyse de hoofdassen in de vogelgegevens direct in verband brengt met milieugegevens, levert ongeveer evenveel verklaarde variantie op als principale-componentenanalyse. Beide methoden gaan uit van lineaire responsi modellen en doen het beter dan correspondentieanalyse, die unimodale modellen als uitgangspunt hanteert.

Dit betekent dat de meeste soorten binnen de onderzochte milieugradiënt slechts toe- of afnemen en dat slechts weinig soorten hun optimum ergens in het midden van de belangrijkste gradiënt hebben. Ook de gevonden eigenwaarden wijzen in deze richting.

Bij redundantieanalyse en principale-componentenanalyse zijn de assen ongeveer gelijk. De landschapsvariabelen waarmee ze gecorreleerd zijn komen sterk overeen. Na een correctie voor het landschapstype en de hoeveelheid bebouwing geldt voor de eerste drie assen het volgende: de eerste as is een gradiënt van een grote bosrandlengte en veel opgaande begroeiing naar weinig opgaande begroeiing en geringe bosrandlengte; de tweede as correleert sterk met de lengte aan houtwallen en de derde met de hoeveelheid bos in de omgeving.

Het landschapstype en de hoeveelheid bebouwing samen verklaren 19% van de variatie in de vogelgegevens. Van de overige 81% wordt 24% door de landschapskenmerken bosrandlengte, oppervlakte bos, lengte aan hout- en hakhoutwallen en de hoeveelheid bos in de omgeving verklaard. Door de correlatie van hoeveelheid bos in de omgeving en de lengte aan houtwallen met landschapstypen kan een onbekend deel van die 19% - de door het landschapstype verklaarde variatie - ook toe geschreven worden aan deze variabelen.

4.3 Regressieanalyses met dichtheden van ecologisch groepen

4.3.1 Het onderscheiden van groepen ecologisch verwante soorten

Een analyse waarbij onderzocht wordt hoe de dichtheid van elke soort afzonderlijk afhangt van de landschapsvariabelen, zou ongeveer 80 verschillende regressiemodellen opleveren. Als voorbeeld geven we in Figuur 5 het verband tussen de dichtheid van enkele soorten en respectievelijk de hoeveelheid bos en de totale lengte aan houtwallen in proefvlakken van 25 ha. Voor alle soorten kan op deze wijze het verband met de belangrijkste variabelen onderzocht worden.

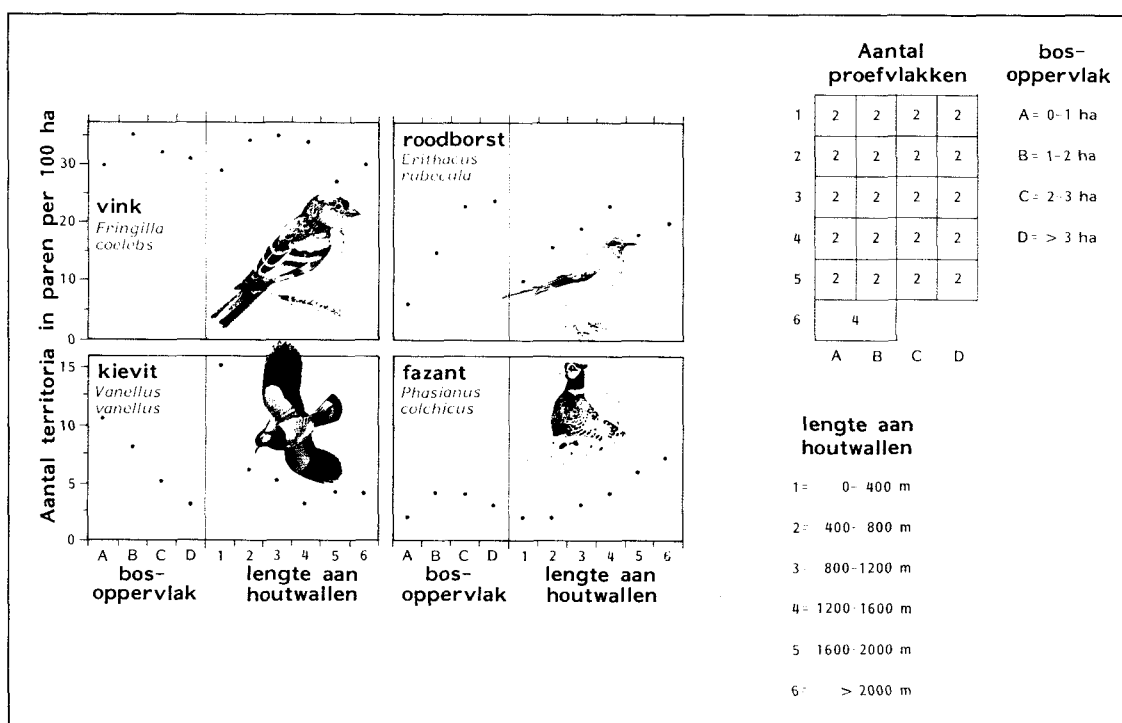
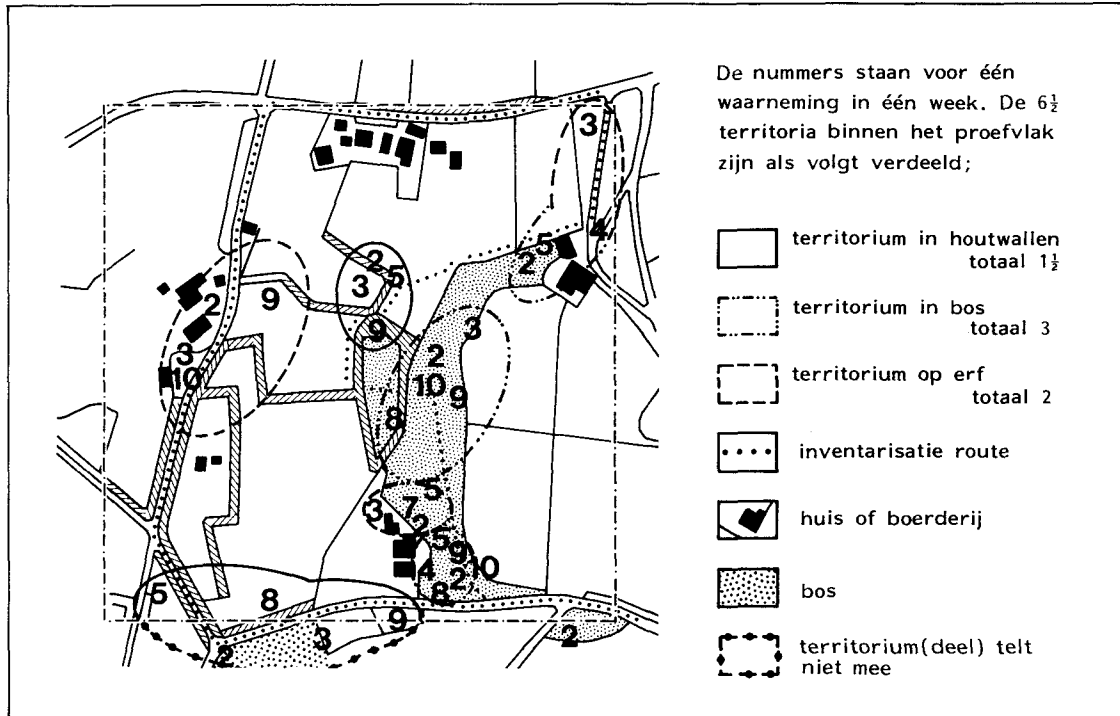


Fig. 5. Gemiddeld aantal territoria per 100 ha van vier soorten in relatie tot het bosoppervlak en de lengte aan houtwallen in proefvlakken van 25 ha. De matrix geeft de verdeling van de proefvlakken langs de twee belangrijkste milieugradiënten weer (zie paragraaf 3.1.1). De gemiddelden zijn berekend over series proefvlakken met gelijke hoeveelheden bos of houtwallen. Het zijn respectievelijk kolom- en rijgemiddelden uit de matrix (Fig. 2).

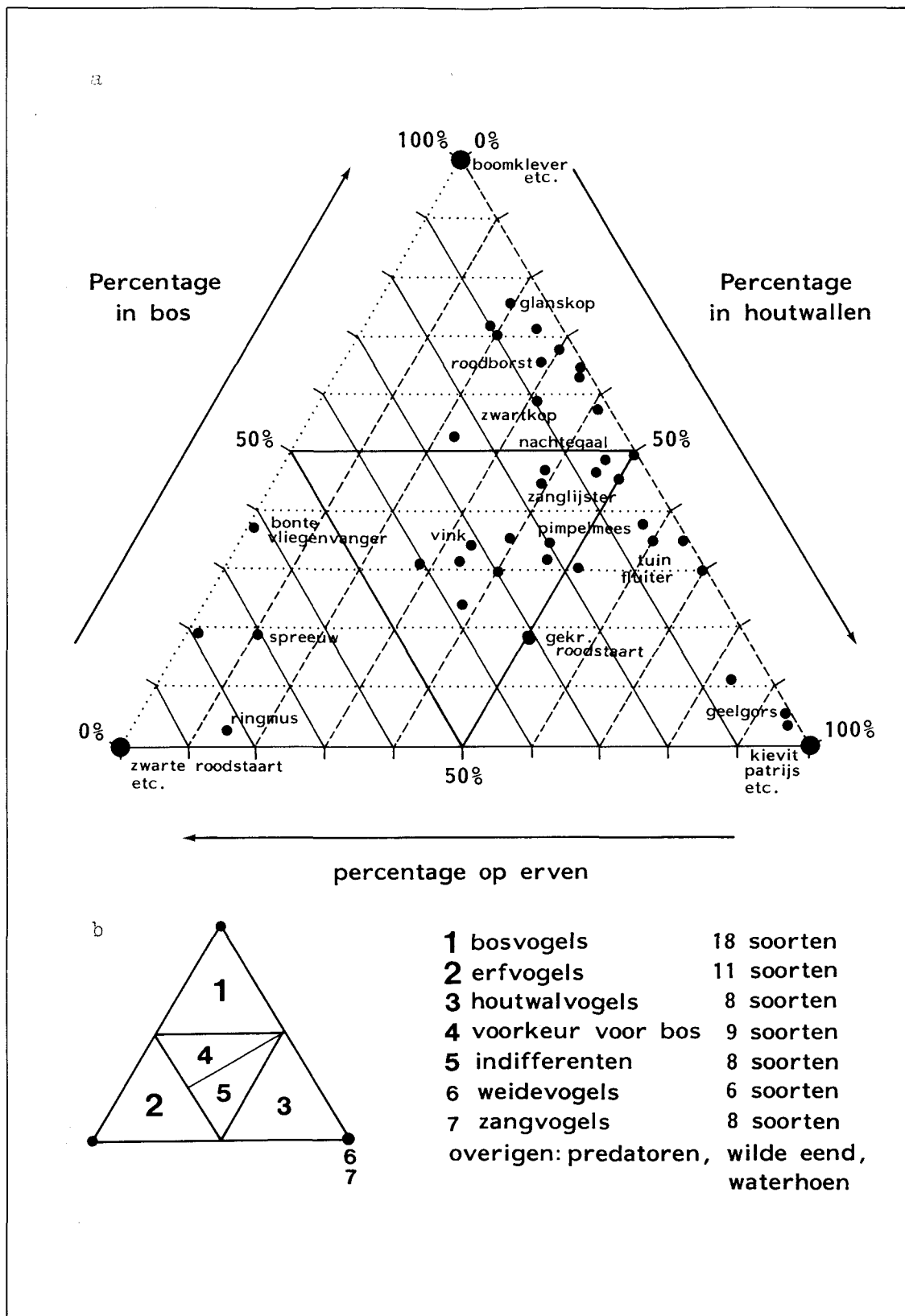
Met het oog op de doelstelling van het onderzoek willen we echter slechts enkele modellen, die liefst zo eenvoudig mogelijk zijn. De analyses zijn daarom uitgevoerd met de gesommeerde dichtheden van soorten met een overeenkomstige verspreiding. Deze soorten vormen ecologische groepen.



Figuur 6. Voorbeeld van verdeling van territoria over bos, erven en houtwallen in een proefvlak.

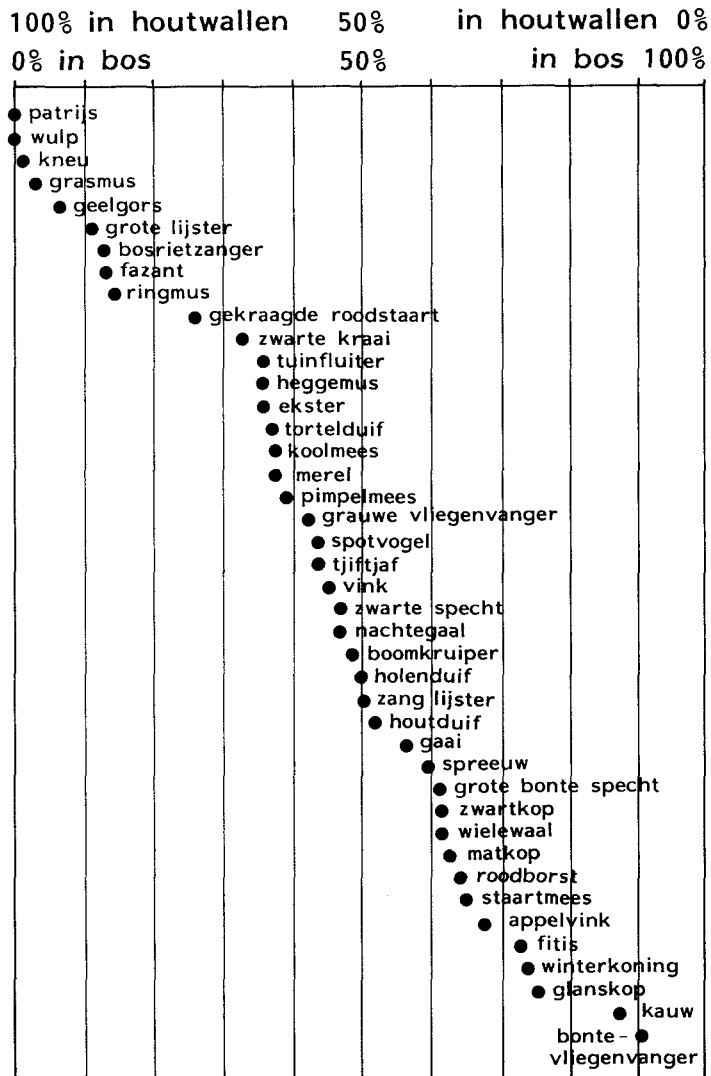
De territoria van de soorten zijn ten behoeve van de indeling in groepen verdeeld over de belangrijkste vlak-, lijn- en puntvormige elementen in het landschap: bos, landbouwgrond, houtwallen en erven (Fig. 6). Het totale aantal territoria in alle proefvlakken samen is op 100 % gesteld. Vervolgens is per soort het percentage territoria in bos, in open gebied of in houtwallen en het percentage op erven berekenend. Met behulp van deze gegevens is een driehoeksdiagram ingevuld (Fig. 7a). Uit de plaats in de driehoek kan worden afgelezen welk aandeel van de territoria van een soort in bos, houtwallen of op erven gevonden is. Op basis van vaste criteria zijn in de driehoek groepen onderscheiden (Fig. 7b).

Soorten die voor 100% in bos, op erven of in het landbouwgebied leven, zijn niet op deze wijze ingedeeld. Predatoren evenmin, omdat ze het hele landschap benutten. Vier groepen, namelijk strikte bosvogels, weidevogels, randsoorten, strikte ervvogels en predatoren, werden dus op voorhand onderscheiden. Ze zijn evenwel eenvoudig in de driehoek te plaatsen.



Figuur 7a. Verdeling van de soorten over bos, erven en houtwallen. Per soort is het totale aantal territoria op 100% gesteld. Voorbeeld: de gekraagde roodstaart zit voor 31% op erven, voor 18% in bos en voor 51% in houtwallen. Figuur 7b. Plaats van de ecologische groepen in de driehoek.

De groepen werden als volgt uitgebreid met minder strikte soorten: de overige soorten zijn bosvogel genoemd als ze voor 50% of meer in bos voorkomen; erfvogel als ze voor 50% of meer op erven zitten; houtwalvogel als ze voor 50% of meer in houtwallen leven. De overblijvende soorten zijn indifferenten genoemd. Binnen de indifferenten is vervolgens onderscheid gemaakt in soorten met voorkeur voor bos en gewone indifferenten. Daarbij is gelet op de verdeling over bos en houtwallen los van het voorkomen op erven (Fig. 8).



Figuur 8. Verdeling van territoria van vogels van opgaande begroeiing over bos en houtwallen; territoria op erven zijn buiten beschouwing gelaten. Geheel links: alle territoria in houtwallen. Geheel rechts: alle territoria in bos. Van koekoek en braamsluiper waren onvoldoende waarnemingen voorhanden. De boompieper is niet ingedeeld omdat deze behalve in houtwallen hier alleen aan de rand van het bos zit.

Weidevogels verschillen van randvogels in hun reactie op opgaande be-
groeiing. Weidevogels mijden deze juist, terwijl randvogels daar een zekere
hoeveelheid van nodig hebben. Figuur 5 laat zien hoe een aantal soorten
reageert op de twee belangrijkste landschapskenmerken. Ter vergelijking zijn
de dichtheden uitgezet van een randvogel (de fazant), van een weidevogel (de
kievit), een bosvogel (de roodborst) en een indifferant (de vink). De rand-
soorten nemen toe met de lengte aan houtwallen, ondanks het feit dat ze
voornamelijk op landbouwgrond leven. Alle soorten die op deze wijze rea-
geren, zijn ingedeeld bij de randsoorten. Ekster en zwarte kraai zijn inge-
deeld bij de randvogels, maar wel in de driehoek geplaatst. Randvogels lij-
ken het meest op walvogels, maar hebben in het algemeen veel grotere terri-
toria en leven minder in houtwallen.

Tabel 5. Verdeling van de soorten over de ecologische groepen. Een deel van
de soorten blijkt bij een andere groep te kunnen worden ingedeeld. Dit zijn
de tussen haakjes geplaatste soorten. Zo lijkt het verband tussen de
boomkruiper en de hoeveelheid bos eerder op dat van een bosvogel (B) en
lijkt de houtduif meer op een indifferant (I).

BOSVOGELS: B	SOORTEN MET EEN VOORKEUR VOOR BOS: S	HOUTWALVOGELS: H
grote bonte specht	houtsnip	(tortelduif) B
kleine bonte specht	holenduif	gekraagde roodstaart
winterkoning	(houtduif) I	bosrietzanger
roodborst	groene specht	braamsluiper
zwartkop	zwarte specht	grasmus
fluitier	boompieper	tuinfluitier
fitis	nachtegaal	(zwarte kraai) R
goudhaantje	zanglijster	geelgors
staartmees	(boomkruiper) B	
glanskop		RANDVOGELS: R
matkop	INDIFFERENTEN: I	patrijs
kuifmees	(heggemus) B	fazant
zwarte mees	merel	wulp
boomklever	spotvogel	koekoek
wielewaal	tjiftjaf	grote lijster
Vlaamse gaai	grauwe vliegenvanger	ekster
goudvink	pimpelmees	kneu
appelvink	vink	
		WEIDEVOGELS: W
PREDATOREN: -	ERFVOGELS: E	kwartel
havik	Turkse tortel	scholekster
sperwer		kievit
buizerd	boerenzwaluw	grutto
torenvalk	huiszwaluw	tureluur
boomvalk	witte kwikstaart	veldleeuwerik
steenuil	zwarte roodstaart	
bosuil	bonte vliegenvanger	REST:-
ransuil	kauw	wilde eend
kerkuil	spreeuw	waterhoen
	huismus	
	ringmus	

Soorten met een voorkeur voor ecotopen met water komen afgezien van wilde eend en een enkele waterhoen niet voor.

De soorten binnen deze groepen maken op geheel eigen wijze gebruik van het landschapselement waarin ze het meest voorkomen, maar reageren in grote lijnen gelijk op toe- of afname of een andere verdeling over het landschap van hun favoriete ecotoop. Tenminste, dit geldt voor de meeste groepen. De groep bosvogels is vrij heterogeen. Er zitten soorten bij die snel in aantal toenemen als de hoeveelheid bos toeneemt en soorten waarvan de dichtheid slechts geleidelijk stijgt. Het betreft respectievelijk soorten met kleine en soorten met grote territoria. In de volgende paragraaf gaan we hierop in.

In landschappen met ongeveer evenveel bos, houtwallen en erven als in Twente zullen ongeveer dezelfde soort groepen ontstaan. Waarbij we wel moeten bedenken dat de vogelbevolking van jaar tot jaar sterk aan veranderingen onderhevig kan zijn. Zo kan de winterkoning door één strenge winter van houtwalvogel in bosvogel veranderen. Als er weinig vogels zijn bezetten zij alleen het bos (Benson & Williamson 1972). In de driehoek verschuift zo'n soort na een achteruitgang van onder naar boven.

Bij vergelijking met andere gebieden moeten de houtwallen en bossen wel globaal van hetzelfde type zijn. In totaal andere landschappen wordt de verdeling heel anders en heeft vergelijking van de plaats binnen de driehoek geen zin. Ze is dan ook vooral bedoeld om binnen het onderzoekgebied de verdeling van soorten over landschapselementen onderling te vergelijken en groepen te onderscheiden. Figuur 7b laat van elke groep ecologisch verwante soorten de plaats in het driehoeksdiagram zien. Tabel 5 geeft de uiteindelijke verdeling van alle soorten over de groepen.

4.3.2 De afhankelijke variabelen (y-variabelen)

Ten behoeve van de analyses zijn de territoria van de vogels behorend tot de bosvogels en de indifferenten verdeeld over vijf variabelen:

- bosvogels in bos;
- bosvogels in houtwallen;
- indifferenten in bos;
- indifferenten in houtwallen;
- indifferenten op erven.

Er is geen variabele 'bosvogels op erven' onderscheiden omdat daarvan veel nullen of te lage waarden voorkomen.

Op vergelijkbare wijze zijn wel de volgende variabelen onderscheiden:

- erfvogels op erven;
- houtwalvogels in houtwallen;
- soorten met voorkeur voor bos in bos.

Niet alle mogelijke afhankelijke variabelen zijn benut. Houtwalvogels die in bos broeden, bijvoorbeeld, zijn buiten beschouwing gelaten. Het aantal houtwalvogels in houtwallen kan echter wel als functie van het aantal houtwallen beschreven worden zonder storende invloed van houtwalvogels op erven of in bossen. Deze variabelen en de onveranderde variabelen: aantal weidevogels en aantal randvogels per proefvlak zijn verder gebruikt in de regressieanalyses. De variabelen voor de soortenrijkdom beschrijven steeds het totale aantal soorten per groep in het hele proefvlak, dus ongeacht de plaats waar de soorten werden gevonden.

Wat voor verbanden verwachten we tussen de aantallen vogels en de milieuvariabelen? In het meest simpele geval, dus als het aantal territoria gewoon recht evenredig is met de hoeveelheid habitat, ontstaat een rechtlijnig verband. De werkelijkheid is echter vaak complex. Territoriaal gedrag bijvoorbeeld kan een limiet stellen aan de populatieomvang in een gebied. Er zijn soorten die het gebied dat ze verdedigen aanpassen aan wat op lange termijn noodzakelijk is. Als er tijdelijk meer voedsel beschikbaar is, krimpen zij hun territorium niet in (Patterson 1980). Welke soorten dit gedrag in het cultuurlandschap vertonen is onbekend. De kromme die het verband tussen het aantal territoria en de hoeveelheid habitat weergeeft, zal bij die soorten afvlakken als het hele gebied onder de sterkste vogels verdeeld is.

Een andere situatie waarbij we geen rechtlijnig verband verwachten, treedt op als er een behoorlijke hoeveelheid habitat nodig is voor de vestiging van een territorium. Zolang deze hoeveelheid niet bereikt is, neemt de soort niet toe. In dat geval zal de kromme pas bij die hoeveelheid op de x-as omhoog buigen (Forman 1986). Bij een toename van de hoeveelheid habitat (verder rechts op de x-as) zal, bij de meeste soorten, uiteindelijk de kromme afvlakken onder invloed van een of andere beperkende factor. Het is niet goed te voorspellen voor welke soorten de spreiding in de milieuvariabelen voldoende is om de hele kromme, die het verband tussen het aantal en de milieuvariabele weergeeft, te beschrijven. Mogelijk wordt voor sommige soorten alleen het stijgende deel beschreven.

Een rechtlijnig verband is evenmin te verwachten wanneer de soorten uit een groep in opgaande begroeiing broeden, maar voedsel zoeken in het landbouwgebied. Indien er weinig broedgelegenheid maar veel voedsel is,

concentreren deze soorten zich op kleine oppervlakten (Yahner 1983, Lack 1987, Gromadzki 1970, Bull et al. 1976). De aantallen per proefvlak worden aanvankelijk bepaald door het aanbod van nestgelegenheid. Indien dit in voldoende mate voorradig is worden ze bepaald door de hoeveelheid landbouwgrond. Sterke toename van de broedgelegenheid gaat gepaard met een afname van fourageergebied en dus ook de aantallen. Bij deze soorten verwachten we een optimumkromme.

Het gedrag van een groep zal in de meeste gevallen het gemiddelde gedrag van de afzonderlijke soorten weerspiegelen. Bij de groep bosvogels is dat minder het geval, omdat daarin zowel soorten met grote territoria als soorten met kleine territoria zitten. Bij het vergelijken van de krommen van de verschillende groepen moeten we daarmee rekening houden. In dit onderzoek moeten we ons nu eenmaal beperken tot één indeling. Elke indeling heeft voor en nadelen. De meervoudige regressie modellen zijn dus gebaseerd op globale verbanden tussen groepen van soorten en variabelen. Dank zij de wet van de grote getallen kunnen echter op deze wijze verbanden aan het licht worden gebracht die voor elke soort afzonderlijk moeilijk op te sporen zijn.

4.3.3 Samenvatting regressiemodellen voor dichtheden en soortenrijkdom

Tabel 6 geeft een samenvatting van de regressiemodellen. Voor de volledige modellen, wordt verwezen naar bijlage 8.

Van elke variabele is voor elke groep aangegeven of de bijdrage significant was en zo ja in welke mate. Samen zijn de variabelen met een significante bijdrage verantwoordelijk voor het percentage verklaarde variantie. Andere variabelen dan de hier vermelde hadden geen significante bijdrage na correctie voor de variabelen die reeds in het model zaten.

Tabel 6. Samenvatting regressiemodellen (zie tekst).

ecologische groep:	Landschapsvariabele											VV
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
modellen voor het aantal per 100 ha:												
bosvogels	+++	+++	+++	.	.	.	(-)	.	(-)	.	.	87%
soorten met												
voorkeur voor bos	+++	+++	-	.	.	77%
indiff. in bos	+++	+++	87%
bosvogels in hw	(-)	.	+	.	.	.	++	.	---	.	.	53%
indiff. in hw	---	.	+++	.	.	.	+	64%
houtwalvogels	---	.	+++	.	.	.	(+)	.	(-)	.	.	52%
randvogels	.	(+)	+++	.	.	---	.	.	---	.	.	57%
weidevogels	---	.	-	.	+++	---	54%
indiff. op erven	+	+++	+++	86%
erfvogels	---	-	+++	+++	+++	90%
modellen voor de soortenrijkdom:												
bosvogels	++	++	+++	58%
s. v. opg. begr.	+++	(+)	+++	45%
randsoorten	.	.	+++	.	.	---	60%
weidevogels	---	.	.	.	+++	---	52%
erfvogels	-	+	+++	73%

* = inclusief soorten met een voorkeur voor bos

- 1= bosoppervlak
- 2= bosrandlengte
- 3= lengte aan houtwallen
- 4= oppervlakte bos in de omgeving
- 5= grootte grootste open ruimte
- 6= ligging op de stuwwal
- 7= ligging in de maten
- 8= ligging in het Noordwesten
- 9= aantal boerderijen
- 10= aantal woonhuizen
- 11= noklengte
- VV= percentage verklaarde variantie.

Significantieniveaus

t-waarde	p = kans dat regressie-coëfficiënt eigenlijk nul is	
> 2.70	p < 0.01	+++ / ---
2.43 - 2.70	0.01 < p < 0.02	++ / --
2.02 - 2.42	0.02 < p < 0.05	+ / -
1.68 - 2.02	0.05 < p < 0.10	(+/-) = niet significant
< 1.68	p > 0.10	. = " "

In bijlage 8 wordt van alle modellen de regressiekwadratsom/totale kwadratsom, de 'variance ratio', de constante, de regressie-coëfficiënten, de t-waarden en de standaardafwijkingen gegeven.

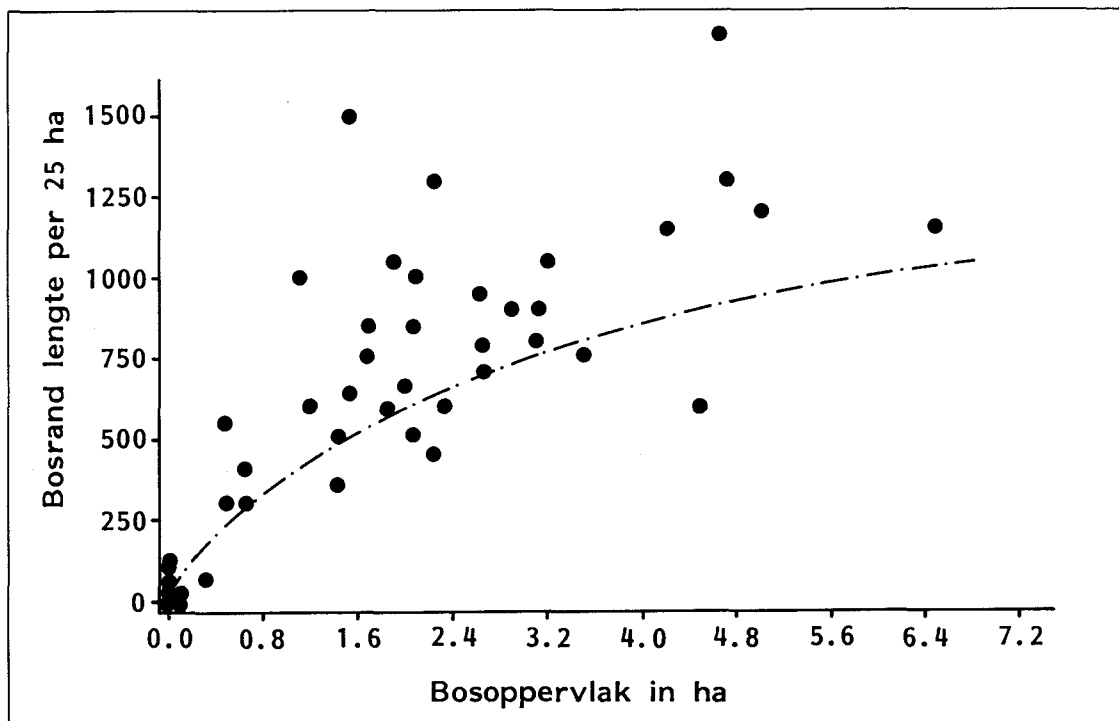
Achtereenvolgens wordt nu de invloed van alle landschapskenmerken besproken. Per kenmerk komen alle afhankelijke variabelen (soortgroepen) aan de orde.

4.4 Invloed van de landschapsvariabelen op de vogelbevolking

4.4.1 Invloed van de hoeveelheid bos en de bosrandlengte

Relatie bosoppervlak-bosrandlengte

De invloed van de hoeveelheid bos en die van de bosrandlengte worden samen behandeld, omdat ze niet onafhankelijk zijn. Het verband tussen de bosrandlengte en het bosoppervlak (Fig. 9) verloopt bij vierkante bosjes in theorie volgens een kwadratische functie: bij oppervlaktewaarden boven de ca. 2 ha is het verband bij benadering rechtlijnig, maar de oppervlakte neemt relatief sneller toe. De waargenomen waarden vertonen een grote spreiding rond deze lijn en liggen voor het merendeel erboven. Het werkelijke verband vertoont daarom een flauwere bocht dan de theoretische lijn. Dit is vooral het gevolg van de grillige en langgerekte bosvormen en het feit dat bosjes slechts gedeeltelijk in het proefvlak kunnen liggen. Bij 6 ha is de lengte per ha ongeveer de helft van die in bos in proefvlakken met één ha bos. Dat is relatief veel.



Figuur 9. Verband tussen bosrandlengte en bosoppervlak in 44 proefvlakken van 25 ha. De onderbroken lijn geeft het theoretische verband weer bij vierkante bosjes.

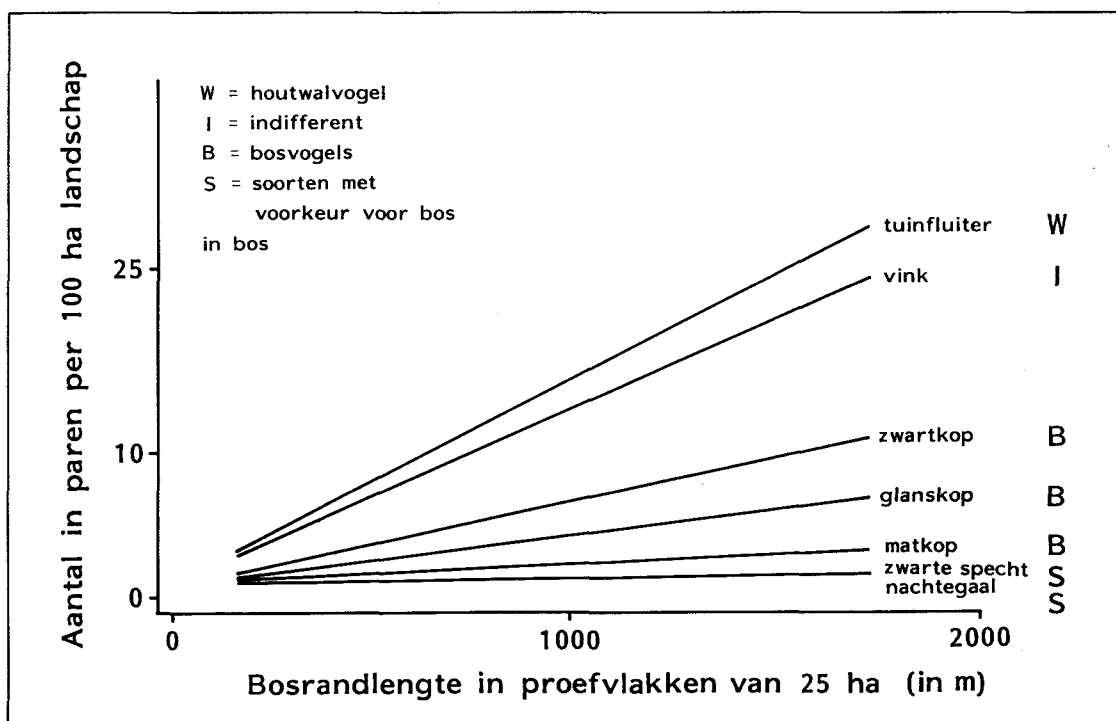
Ondanks het onderlinge verband hebben beide variabelen afzonderlijk een positief, sterk significant effect, zoals de regressiemodellen laten zien. Het aantal vogels in bossen is evenredig met de hoeveelheid bos en de bosrandlengte.

Invloed op vogels in bossen

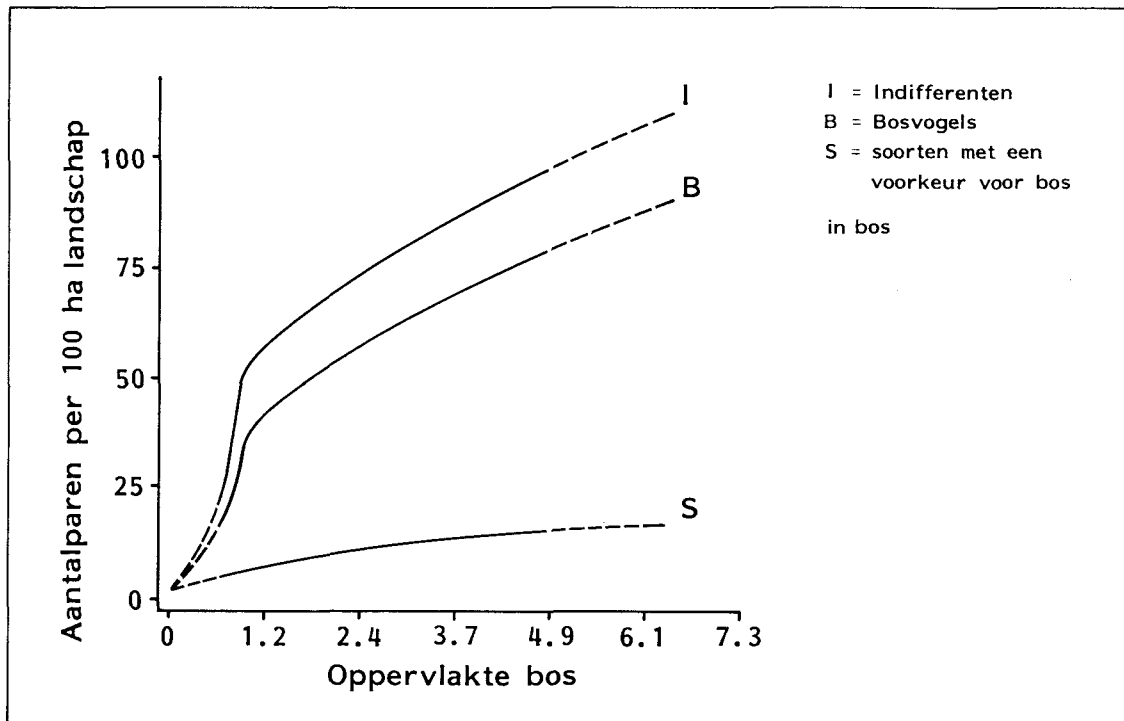
Tabel 7 toont het effect van bosrandlengte en bosoppervlak voor drie groepen van in bossen broedende vogels samen. De verschillen in dichtheid tussen de laagste en hoogste waarden van zowel bosoppervlak als bosrandlengte zijn ongeveer een factor 20. Hoewel alle soorten uit deze ecologische groepen toenemen met de hoeveelheid bos, is deze toename bij de een veel sterker dan bij de ander (Fig. 10).

Tabel 7. Gemiddelde totale aantal bosvogelsoorten met een voorkeur voor bos en indifferenten in bos (in paren per 100 ha).

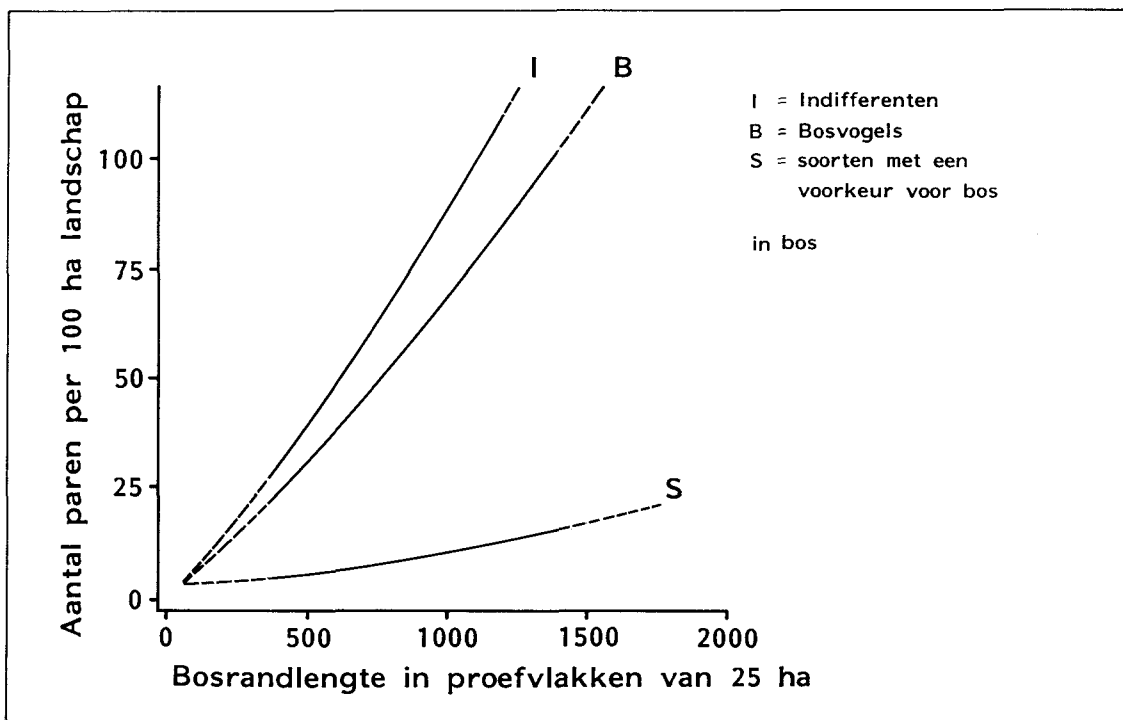
bosrand bosoppervlak	< 300 m N=	300-599 N=	600-1200 N=	> 1200 m N=	totaal N=					
<0.4	8.7	9	0	0	0	8.7	9			
0.4-0.8	37.0	1	45.0	3	0	0	43.0	4		
0.8-1.6	0	79.0	3	126.0	2	234.0	1	120.0	6	
1.6-3.2	0	99.7	3	143.6	14	197.0	1	139.3	18	
>3.2 ha	0	0	180.2	5	242.5	2	198.0	7		
totaal	11.5	10	74.6	9	150.7	21	229.0	4	110.6	44



Figuur 10. Verband tussen het aantal van enkele in bossen broedende soorten per 100 ha en de bosrandlengte in proefvlakken van 25 ha.. De lijnen zijn berekende regressielijnen. De betrouwbaarheidsintervallen en de werkelijke waarnemingen (N=44) zijn weggelaten.



Figuur 11. De aantallen van drie in bossen broedende groepen uitgezet tegen het bosoppervlak in proefvlakken van 25 ha. De lijnen zijn berekende regressielijnen. Betrouwbaarheidsintervallen en werkelijke waarnemingen (N=44) zijn weggelaten.



Figuur 12. Aantal in bos broedende paren per 100 ha landschap van drie groepen vogels, uitgezet tegen de bosrandlengte in proefvlakken van 25 ha. Lijnen zijn regressielijnen, gebaseerd op 44 waarnemingen.

Ook als we de drie ecologische groepen apart bekijken (Fig. 11 en 12) vallen duidelijke verschillen op die hierna worden besproken.

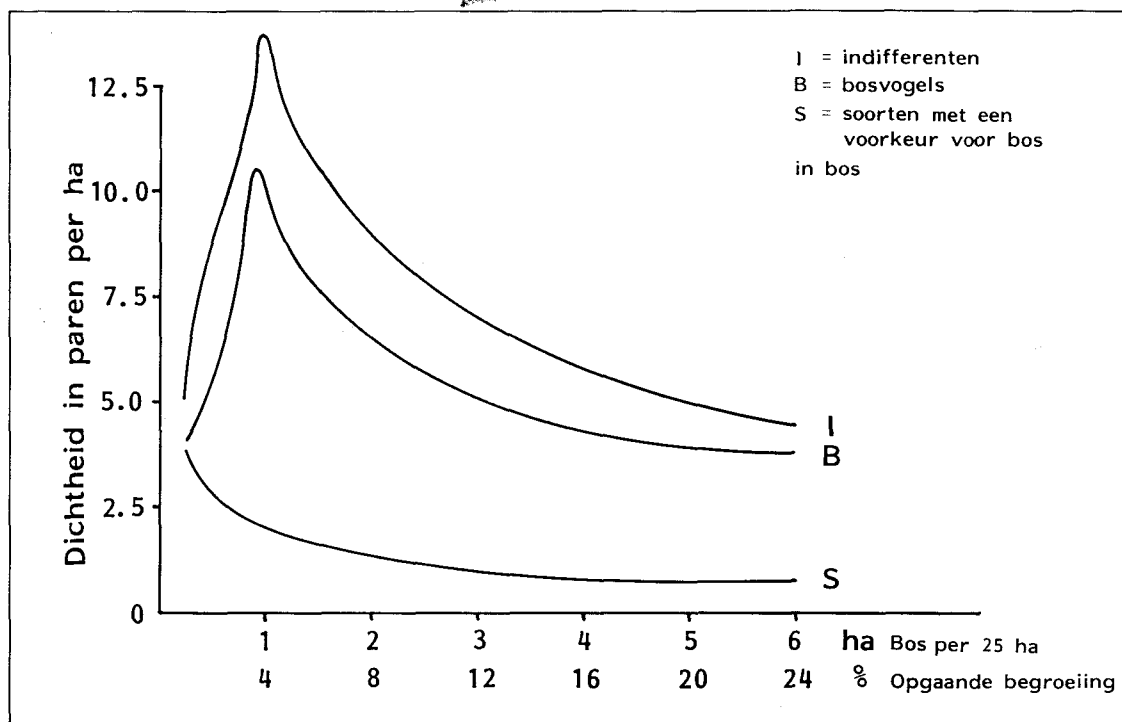
De snelheid van de toename van een soort bij een toename van de hoeveelheid bos zal uiteraard afhangen van de gemiddelde territoriumgrootte van een soort, en van de vraag of die toename aan bos ook toename aan habitat betekent: soorten die broeden op plekken met een weinig voorkomende begroeiing, zullen veel langzamer toenemen dan soorten die in bijna elk bos een habitatplek aantreffen. Dit vinden we terug in Figuur 10: vinken en tuinfluiters komen op veel meer plaatsen tot broeden dan de nachtegaal, en matkop en glanskop (met grote territoria) vertonen een geringere toename dan vink, tuinfluiter en zwartkop. Onder de bosvogels treffen we in het algemeen soorten met wat grotere territoria aan, onder de indifferenten vooral soorten met kleine territoria. De groep soorten met een voorkeur voor bos is in dit opzicht heterogeen (zanglijster, groene specht, zwarte specht, nachtegaal), de soorten bewegen zich gedeeltelijk op landschapsniveau en hun aantallen zijn gering.

In overeenstemming met de hierboven aangegeven verschillen tussen soorten zien we in de Figuren 11 en 12 dat de groep indifferenten hogere aantallen bereikt dan de groep bosvogels, hoewel het aantal soorten in de bosvogelgroep het hoogst is. De kleine groep soorten met een voorkeur voor bos heeft slechts lage aantallen en neemt ook langzaam toe.

Opvallend is het verschil in verloop tussen het verband met oppervlakte bos en het verband met lengte aan bosrand. Bij de interpretatie daarvan moeten we bedenken dat we met steekproeven van verschillende grootte in een volstrekt homogeen bosgebied een lineair verband tussen aantal territoria en oppervlakte steekproef zouden vinden (beide kwadratisch toenemende maten), terwijl het verband tussen aantal territoria en grenslengte van de steekproef volgens een kwadratische functie zou verlopen. Vergelijking met Figuur 11 laat zien dat in de proefvlakken met kleine hoeveelheden bos de aantallen relatief hoog zijn, waardoor in plaats van een lineaire functie een soort sprongfunctie ontstaat. In overeenstemming daarmee zijn de lijnen in Figuur 12 'rechtgetrokken': het verwachte dal is eruit. De verklaring voor deze hoge dichtheid kan gevonden worden in het randeffect: bosranden hebben een biomassa-productie die hoger ligt dan in het inwendige van het bos, en daarbij past een hogere biomassa aan insecten en andere voedselbronnen voor vogels (Lange 1984). Aan bosranden is de vogeldichtheid daarom hoger dan in het inwendige (o.a. Hansson 1983). Wanneer een bos zo klein is dat de rand een groot deel van het oppervlak beslaat, kunnen we dus hoge dichtheden verwachten. Behalve het voedselniveau in de bosrand veroorzaakt ook de voorkeur van vogels die in het cultuurland foerageren om in de rand te broeden

een deel van het randeffect.

Dat de snelste toename van de vogelaantallen pas tussen 0,5 en 1,0 ha bos plaatsvindt, is het gevolg van het feit dat kleine bosjes te klein kunnen zijn voor het herbergen van een vogelterritorium. In Figuur 13 zien we in overeenstemming daarmee een toename van de dichtheid tot 1 ha, waarna bij verdere toename van het bosoppervlak de dichtheid afneemt doordat het percentage randzone kleiner wordt.



Figuur 13. Dichtheid van drie groepen vogels als functie van de oppervlakte bos in proefvlakken van 25 ha. De lijnen zijn gebaseerd op regressielijnen uit Figuur 11.

Interessant is nog de vraag tot welk niveau de vogelaantallen zullen toenemen wanneer we het bosaandeel in het landschap uitbreiden. Per ha bos verwachten we een steeds geringer aantal vogels (extrapolatie van Figuur 13). We kunnen dit nagaan door de dichtheid op de Braamberg, een gebied met 80% bos nabij Vasse, ter vergelijking uit te rekenen. De drie groepen in het bos broedende vogels bereiken daar samen 10 paren per ha, een orde van grootte die overeenkomt met de totale dichtheid per ha bij 5 ha bos per 25 ha landschap. De verhoudingen tussen de groepen veranderen ten gunste van bosvogels en soorten met een voorkeur voor bos.

Dit verschijnsel wordt mede veroorzaakt door de hoge dichtheden aan broedvogels in houtwallen. Houtwallen kunnen in het gunstigste geval als dubbele bosranden beschouwd worden. In houtwallen neemt de dichtheid minder

sterk af als we het aantal meters per 25 ha laten toenemen tot \pm 3000 m dan wanneer we de hoeveelheid bos tot een vergelijkbare hoeveelheid opgaande begroeiing per proefvlak laten toenemen.

Het absolute aantal soorten per 25 ha in cultuurlandschap kan bijna even hoog zijn als in 25 ha bosgebied. In cultuurlandschap is het aantal soorten gemiddeld 42-47 (zie paragraaf 4.1), op de Braamberg 44. Het gaat echter voor een belangrijk deel om andere soorten! Strikte bosvogels als fluiters en boomklever komen in de versnipperde opgaande begroeiing van het cultuurlandschap niet voor.

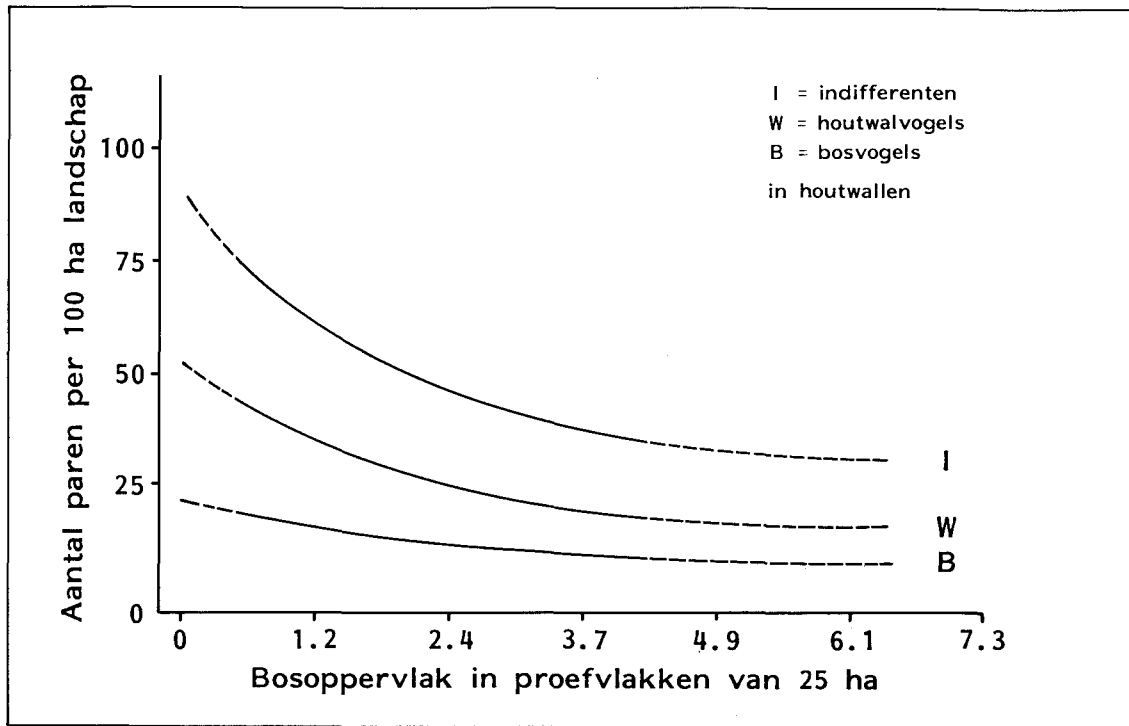
Invloed op vogels in houtwallen

Als er veel bos is, broeden er minder vogels in houtwallen dan wanneer er weinig bos is (Fig. 14). Hiervoor is de volgende verklaring aan te voeren: in houtwallen broedende vogels hebben een voorkeur voor bos en vullen door wintersterfte opengevallen plaatsen in nabijgelegen bos op. Bos zuigt als het ware vogels uit nabijgelegen houtwallen aan. Dit effect is ook gevonden door Arnold (1983). Onbekend is of vogels vanuit bossen in houtwallen foerageren en zo zouden kunnen concurreren met de in houtwallen aanwezige vogels. Als dat zo zou zijn, is er nog een tweede verklaring voor het hier genoemde effect.

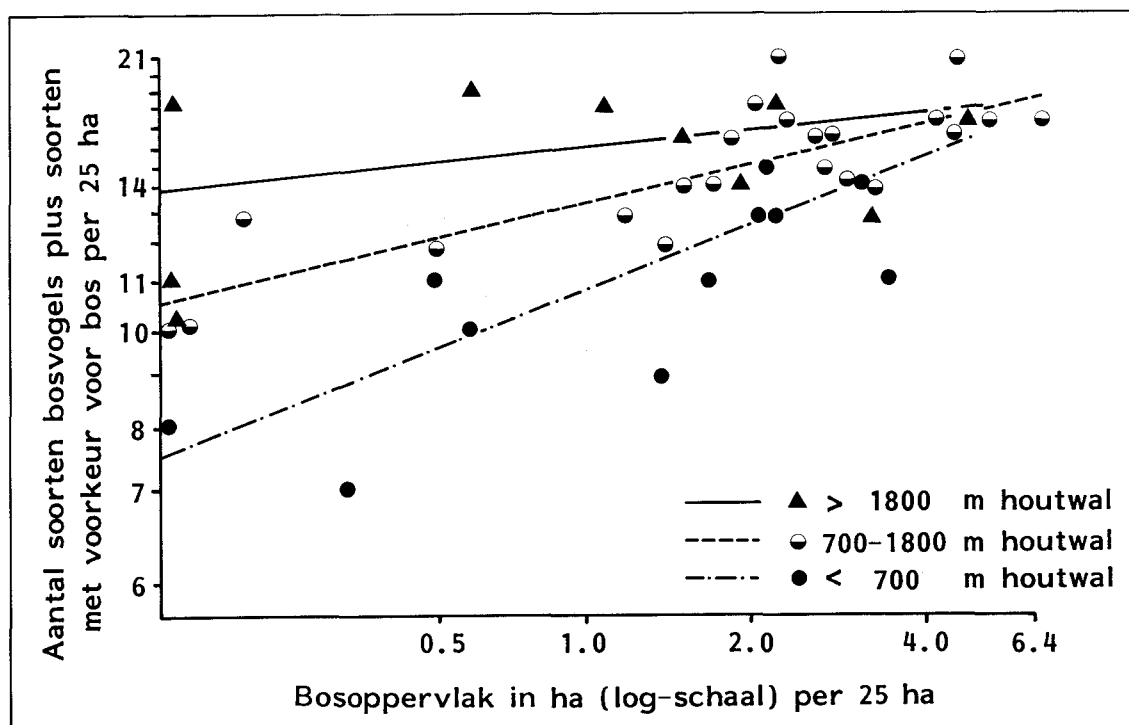
De eerste verklaring geldt met betrekking tot de groep houtwalvogels alleen voor soorten die ook graag in bos broeden. Mogelijk mijden houtwalvogels bos in hun broedgebied om andere redenen. Een andere mogelijkheid is dat de houtwallen in proefvlakken met veel bos slechter ontwikkeld zijn voor houtwalvogels dan in proefvlakken met weinig bos.

Invloed op soortenrijkdom aan bosvogels

Met betrekking tot de dichtheden in bos lijkt de invloed van bosrandlengte groter dan die van bosoppervlak. Als het gaat om het aantal soorten van opgaande begroeiing, dan is bosoppervlak de belangrijkste variabele. In Figuur 15 is voor 44 proefvlakken het aantal soorten bosvogels plus soorten met een voorkeur voor bos uitgezet tegen het bosoppervlak. Met drie symbolen is aangegeven of het proefvlakken met veel of weinig houtwallen betreft. Duidelijk blijkt dat de soortenrijkdom aan bosvogels afneemt naarmate er minder bos voorkomt, behalve als er veel houtwallen (>1800 m per 25 ha) zijn. Het maximale aantal van 27 soorten (alle soorten uit beide groepen) wordt bij het maximum van \pm 6 ha bos nog niet bereikt. Op de Braamberg zitten in een stuk bos van 24,5 ha 24 soorten. Nachtegaal, houtsnip en groene specht ontbreken er.



Figuur 14. Verband tussen de aantallen vogels in houtwallen en de hoeveelheid bos in proefvlakken van 25 ha. De lijnen zijn regressielijnen gebaseerd op 44 waarnemingen. Waarnemingen en betrouwbaarheidsintervallen zijn weggelaten.



Figuur 15. Verband tussen het aantal soorten bosvogels plus soorten met een voorkeur voor bos en het bosoppervlak in proefvlakken van 25 ha. De invloed van houtwallen is zichtbaar gemaakt met behulp van een indeling van de 44 proefvlakken in drie klassen. De lijnen zijn op het oog getrokken.

Welke bosvogels nemen nu genoeg met weinig opgaande begroeiing? Op de eerste plaats zijn dat winterkoning, roodborst, zwartkop en grote bonte specht. Zij komen in vrijwel alle proefvlakken voor, net als de indifferenten. Hetzelfde geldt voor de volgende soorten met een voorkeur voor bos: holenduif, houtduif, zanglijster en boomkruiper. Dit zijn de acht soorten die vrijwel altijd aanwezig zijn. Behalve deze soorten zijn de acht indifferente soorten ook vrijwel steeds aanwezig, zelfs als er weinig bos en weinig houtwallen zijn. Als bos afwezig is, ontbreekt van deze groep de zwartkop het eerst.

De overige 19 soorten zijn schaarser en het is interessant ze te rangschikken op grond van hun voorkeur voor bos.

Tabel 8. Presentiepercentages van schaarse bosvogels in vier klassen proefvlakken. De proefvlakken zijn ingedeeld op basis van de hoeveelheid bos en houtwallen met behulp van de matrix (zie paragraaf 3.1.1). Het presentiepercentage is een maat voor het aantal proefvlakken van een klasse waarin de soort present is.

klasse	1 N=12	2 N=12	3 N=12	4 N=12
oppervlakte bos	< 2 ha	< 2 ha	> 2 ha	> 2 ha
houtwallen in m	< 800 m	> 800 m	< 800 m	> 800 m

Soorten waarbij een voorkeur niet duidelijk uit de tabel blijkt:

Vlaamse gaai	83	100	100	100
kleine bonte specht	25	17	33	-
goudhaan	8	-	17	-
boomklever	33	8	8	17
bosuif	33	33	75	17
zwarte specht	8	33	33	-
fluits	-	-	17	-
zwarte mees	-	17	-	25

Soorten met een voorkeur voor bos

staartmees	58	67	92	88
appelvink	25	42	75	68
groene specht	8	-	33	17
kuifmees	-	8	8	17
goudvink	-	-	8	17

Soorten met een voorkeur voor houtwallen

wielewaal	58	83	50	88
matkop	25	83	67	100
nachtegaal	-	25	17	88

Soorten met een voorkeur voor veel opgaande begroeiing

fitis	33	67	92	100
glanskop	33	67	92	100
boompieper	17	17	25	50

Invloed op walvogels

De invloed van het bosoppervlak op het aantal walvogels is onduidelijk (Tabel 9).

Tabel 9. Presentiepercentage van houtwalvogels in vier klassen proefvlakken; voor indeling in klassen zie Tabel 8.

	1 N=12	2 N=12	3 N=12	4 N=8
bos	< 2 ha	< 2 ha	>2 ha	> 2 ha
houtwallen	< 800 m	> 800 m	< 800 m	> 800 m
gekraagde roodstaart	100	100	92	88
zwarte kraai	100	92	100	88
braamsluiper	17	8	25	13
geelgors	50	75	92	68
tuinfluiter	100	100	100	100
bosrietzanger	17	25	17	13
grasmus	50	58	100	75
tortelduif	58	75	75	100

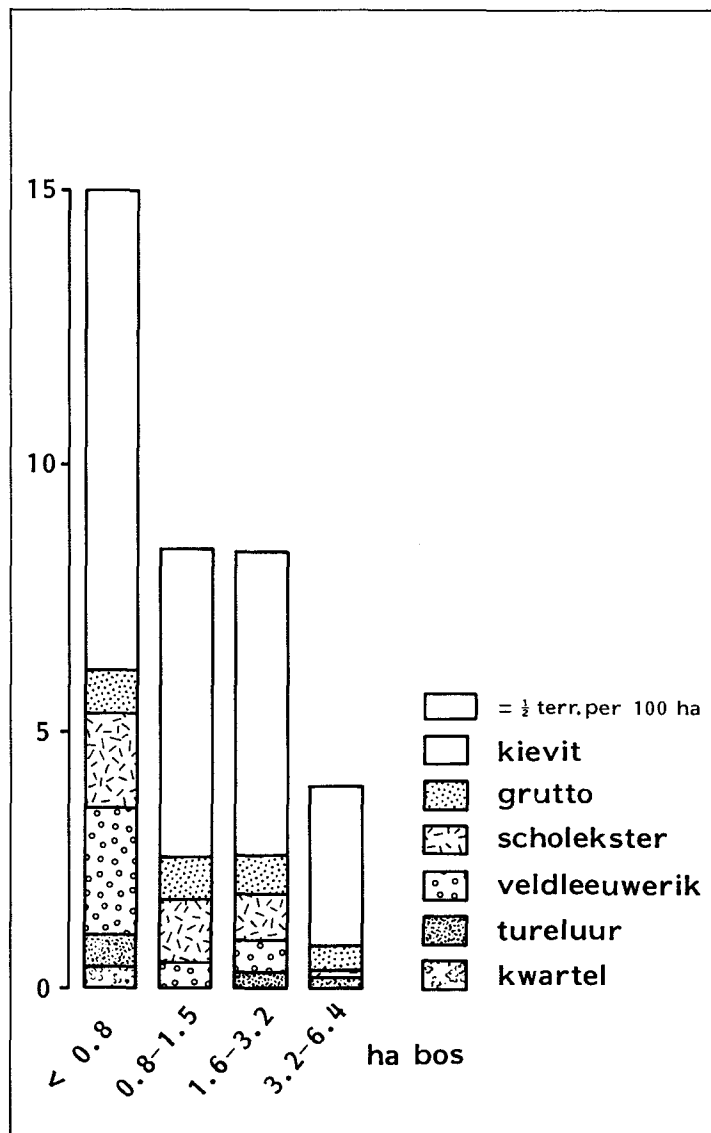
De tortelduif is een walvogel volgens onze indeling, maar blijkt tegelijkertijd door middel van de presentie een voorkeur aan de dag te leggen voor besloten landschap met bos. Geelgors en grasmus prefereren een redelijke hoeveelheid houtwallen dan wel bos in een vrij open landschap. De dichtheden en presentiepercentages van gekraagde roodstaart, geelgors en zwarte kraai vallen terug als het landschap besloten en bosrijk wordt. Er zijn geen soorten die uitsluitend voorkomen bij een hoge dichtheid aan houtwallen.

Invloed op de randsoorten

De dichtheid van randsoorten wordt in zeer geringe mate positief beïnvloed door de hoeveelheid bos. Net als weidevogels leven randsoorten, in tegenstelling tot houtwalsoorten, voornamelijk in het landbouwgebied. Het verschil is de voorkeur voor of de tolerantie van opgaande begroeiing. Evenals weidevogels komen randsoorten relatief weinig voor op de stuwwal. Bos heeft geen significante invloed op de soortenrijkdom in deze groep.

Invloed op weidevogels

Veel bos (en een grote lengte aan houtwallen) is ongunstig voor de weidevogelstand. Dit is te zien in Figuur 16.



Figuur 16. Verband tussen de hoeveelheid bos en de weidevogelaantallen in proefvlakken van 25 ha.

Zowel soortenrijkdom als dichtheid zijn lager als er veel bos aanwezig is. De invloed van ligging op de stuwwal is onafhankelijk van de invloed van bos. Uit Tabel 10 is de invloed van bos op de presentie van weidevogelsoorten af te lezen, alsmede de invloed van ligging op de stuwwal (zie 4.4.5). Over het algemeen geldt: hoe minder bos, hoe meer weidevogelsoorten.

Tabel 10. Verband tussen weidevogels en hoeveelheid bos. Presentie van weidevogelsoorten in vier klassen proefvlakken op de stuwwal en daarbuiten. De proefvlakken zijn ingedeeld op grond van het bosoppervlak met behulp van de matrix (zie paragraaf 3.1.1). De vier klassen komen overeen met de kolommen uit de matrix (Figuur 2).

klasse	A123456		B123456		C12345		D12345	
	bos < 0.9 ha		1.0-1.9 ha		2.0-2.9 ha		> 3.0 ha	
	OV	STUW	OV	STUW	OV	STUW	OV	STUW
	N=9	N=4	N=5	N=6	N=5	N=5	N=7	N=3
kwartel	11	25	-	-	-	-	-	-
tureluur	22	-	20	-	20	-	29	-
veldleeuwerik	56	75	20	17	20	20	14	-
kievit	89	75	100	67	80	80	57	67
scholekser	67	75	80	67	20	20	14	-
grutto	33	25	40	50	80	-	29	-

STUW = op de stuwwal gelegen proefvlakken; OV = overige proefvlakken.

Invloed op vogels op erven

In tegenstelling tot indifferenten reageren echte erfvogels als groep negatief op de hoeveelheid bos (Tabel 6). Voor soorten als kauw, spreeuw en bonte vliegenvanger berust dit effect misschien op een wegzuigingseffect door bos. Voor soorten die op cultuurland voedsel zoeken, nemen uiteraard bij een toename van bos de foerageermogelijkheden af. Voor witte kwikstaart en zwarte roodstaart berust dit effect mogelijk op het actief mijden van een bosrijke omgeving. Ook de presentie van erfvogels wordt negatief beïnvloed door bos.

4.4.2 Invloed van houtwallen

Invloed op vogels in bossen

Houtwallen hebben op bosvogels in bos een klein, maar positief effect. Dit

strookt met de bovengenoemde verklaring van de invloed van bos op de dichtheid van bosvogels in houtwallen. Bosvogels verplaatsen zich vanuit de houtwallen het bos in als daar plaatsen vrijkomen. Dit effect is niet bij alle bosvogels aanwezig. Bij wielewaal, glanskop, grote bonte specht, matkop en nachtegaal is dit effect aantoonbaar. De verklaarde variantie schommelt rond de 5%. Het zijn alle vier soorten met vrij grote territoria. Het effect kan dus ook wijzen op medegebruik van houtwallen door vogels met een territorium in bos. Van Noorden (1986) voerde deze verklaring aan voor hetzelfde verschijnsel. Een derde verklaring betreft het effect van houtwallen als dispersiebanen. Houtwallen ontsluiten min of meer geïsoleerde bouseilandjes voor immigranten (Van Dorp & Opdam 1987).

De soorten met een voorkeur voor bos reageren net als bosvogels. Op indifferenten en walvogels in bossen hebben houtwallen juist een negatieve invloed. Mogelijk broeden deze soorten toch liever in houtwallen als daar plaatsen vrijkomen. In de regressiemodellen komt dit effect niet tot uitdrukking, ook niet na correctie voor het bosoppervlak. Er is nog te weinig zekerheid over dit verschijnsel.

Invloed op vogels in houtwallen

Niet de houtwalvogels vormen de talrijkste groep in houtwallen maar de indifferenten. Daarna komen de houtwalvogels, vervolgens de bosvogels, de soorten met een voorkeur voor bos en tenslotte de randsoorten. Figuur 17 geeft voor de drie belangrijkste groepen in houtwallen het aantal vogels per 100 ha landschap. Figuur 18 geeft de aantallen van enkele soorten afzonderlijk.

Door uit te gaan van de gemiddelde breedte van 4 m (Van der Mijn 1987) kan de oppervlakte aan houtwallen uitgerekend worden en dus ook de dichtheid in paren per ha (tabel 11). Waarschijnlijk hangt de hoge dichtheid in houtwallen samen met het feit dat een groot aantal soorten hun voedsel buiten de opgaande begroeiing zoekt.

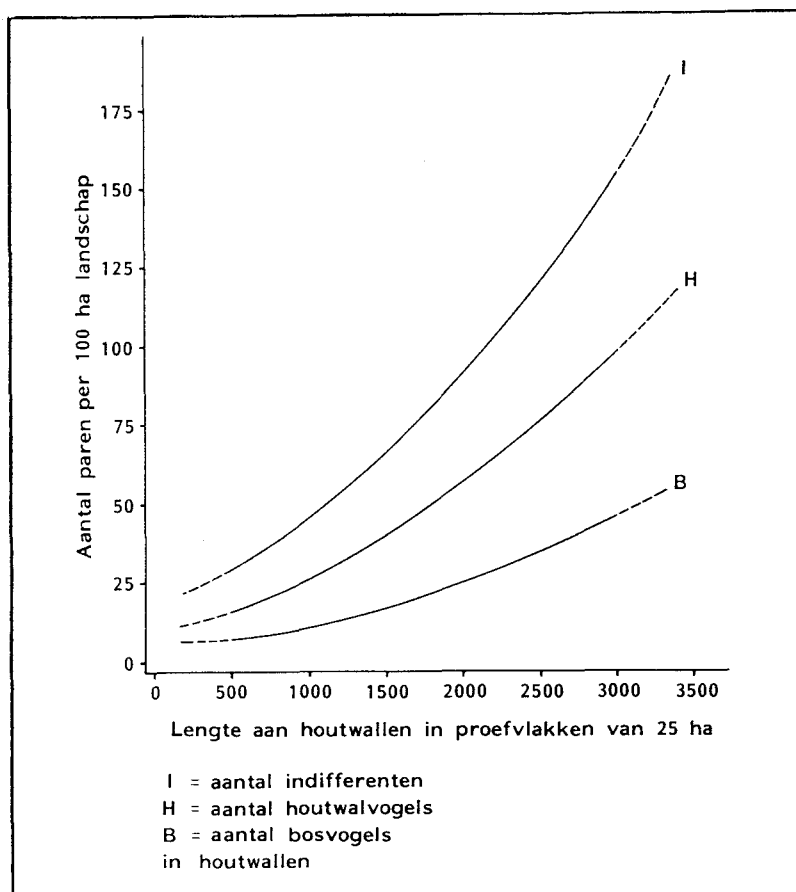
Een hectare houtwal is eigenlijk niet vergelijkbaar met een hectare bos. Bij een houtwal is het grondoppervlak ten opzichte van de totale hoeveelheid begroeiing geringer dan bij bos. Als de hoeveelheid begroeiing per ha een factor drie groter zou zijn dan in bos, zou al een belangrijk deel van het verschil tussen houtwallen en kleine bosjes verklaard kunnen worden.

De invloed van houtwallen op de soortenrijkdom aan vogels van opgaande begroeiing is gedeeltelijk al eerder aan de orde geweest (zie vorige paragraaf en Figuur 15). Bij weinig bos en veel houtwallen ontbreken er bos-

vogels (Tabel 8). Bij veel bos en weinig houtwallen zijn enkele schaarse houtwalvogels zelden present. Als er te veel opgaande begroeiing, is vallen de presenties van enkele houtwalsoorten terug (Tabel 9).

Tabel 11: Aantal vogels en gemiddelde dichtheid van enkele groepen vogels in bos vergeleken met die in houtwallen. De aantallen en hoeveelheden zijn opgeteld over alle proefvlakken. De totale oppervlakte aan houtwallen is berekend door de lengte te vermenigvuldigen met de gemiddelde breedte (4m).

	bos		houtwallen	
	N	paren per ha	N	paren per ha
aantal houtwalvogels	173.3	2.0	436.0	20.0
" indifferenten	648.0	7.5	758.5	34.8
" bosvogels	575.0	6.7	275.5	12.6
opgaande begroeiing in ha		85.9		21.8



Figuur 17. Invloed van de lengte aan houtwallen op de aantallen van drie groepen vogels in houtwallen. De lijnen zijn regressielijnen. Waarnemingen (N=44) en betrouwbaarheidsintervallen zijn weggelaten.

Invloed op randvogels

Soorten waarvan de dichtheid gecorreleerd is met overgangen van open naar dicht in de vorm van houtwallen, bosranden, ruige slootkanten e.d. zijn: patrijs, wulp, fazant, grote lijster, koekoek, ekster, zwarte kraai en kneu. Zij broeden in opgaande begroeiing, benutten deze als dekking en zoeken hun voedsel op aangrenzende akkers en weilanden.

De dichtheid van deze groep wordt vooral bepaald door de lengte aan houtwallen (Figuur 19 en Tabel 6). Er is daarbij sprake van interactie met ligging op de stuwwal. Buiten de stuwwal zijn randvogels ook bij weinig houtwallen aanwezig. Een aantal soorten heeft een optimum bij 1000-2000 m houtwal. Uit Figuur 19, die gemiddelde aantallen per 100 ha landschap weergeeft, is de soortenrijkdom moeilijk af te lezen.

Tabel 12. Presentiepercentage van randsoorten in relatie met lengte aan houtwallen en ligging op de stuwwal. De proefvlakken zijn ingedeeld op basis van de lengte aan houtwallen:

I=< 800 m, II= 800 - 1600 m, III= > 1600 m.

	I	I	II	II	III	III	
	N=7	N=9	N=10	N=6	N=9	N=3	trend:
	ov	stuw	ov	stuw	ov	stuw	
zwarte kraai	100	89	100	100	89	100	geen, vrijwel overal aanwezig
kneu	43	33	40	16	44	33	geen, minder op stuwwal
wulp	57	22	60	50	67	100	sterkere toename op de stuwwal
koekoek	29	22	30	33	78	67	toename "
ekster	71	67	80	50	100	100	toename "
fazant	57	56	90	83	100	67	toename "
patrijs	43	-	40	17	33	33	geen, toename op stuwwal
gr. lijster	100	78	100	100	100	100	geen, vrijwel overal aanwezig
tortelduif	100	22	100	50	89	67	geen, toename op stuwwal

stuw = proefvlakken gelegen op de stuwwal ov = overige proefvlakken

Een laag aantal kan betekenen dat een soort éénmaal in hoge dichtheid voorkwam of dat de soort overal in laag aantal aanwezig was. Tabel 12 geeft een beter inzicht in het aantal soorten randvogels per 25 ha.

De ligging op de stuwwal heeft grote invloed op het voorkomen van wulp, fazant, tortelduif en patrijs. Wanneer daarmee rekening gehouden wordt, blijft er nog een effect van houtwallen over.

Invloed op overige groepen

Houtwallen versterken het besloten karakter van een landschap. Een grote lengte aan houtwallen is dus negatief gecorreleerd met de dichtheid aan weidevogels. Deze invloed wordt beschreven bij de invloed van de grootte van de open ruimte.

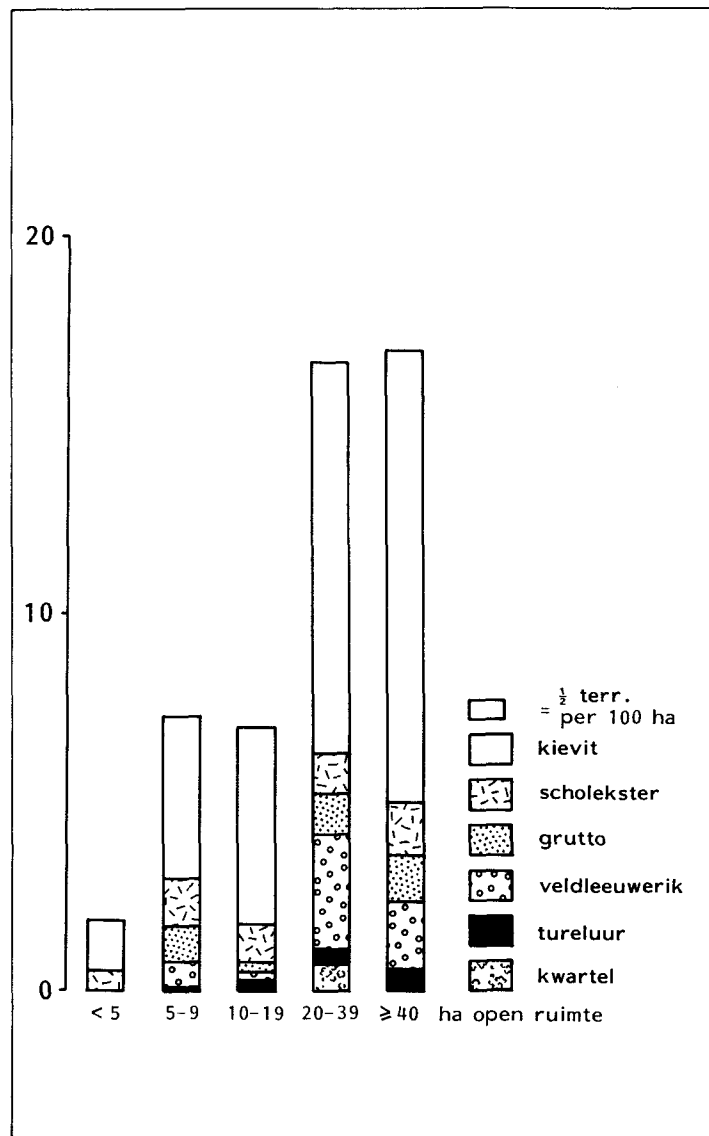
Erfvogels laten zich in hun voorkomen niet aantoonbaar beïnvloeden door houtwallen.

4.4.3 Invloed van bos in de omgeving

Hoewel in de CANOCO-analyse de hoeveelheid bos in de omgeving naar voren kwam als belangrijke variabele, blijkt dit niet uit de regressieanalyses (Tabel 6). Van aanvankelijk significante coëfficiënten in enkelvoudige regressies bleef steeds niets over na correctie voor onder andere bosoppervlak en ligging op de stuwwal. Met deze beide variabelen is de hoeveelheid bos in de omgeving positief gecorreleerd ($R=0.41$ en $R=0.45$). Het positieve effect van bosoppervlak op de dichtheid en soortenrijkdom kan dus mede verklaard worden door extra aanbod van broedvogels uit bos buiten het proefvlak.

4.4.4 Invloed van de grootte van de grootste open ruimte

De variabele grootste open ruimte levert de grootste bijdrage aan het regressiemodel voor zowel de weidevogeldichtheid als het aantal soorten weidevogels. Figuur 20 illustreert dit effect.



Figuur 20. Invloed van de grootste open ruimte op het aantal weidevogels in proefvlakken van 25 ha. De oppervlakte van de grootste open ruimte is nauwelijks gecorreleerd met het bosoppervlak maar hangt wel sterk samen met de lengte aan houtwallen en ligging op de stuwwal (zie ook Tabel 6 en 10 en Figuur 16).

Het aantal weidevogels per 25 ha is het hoogst als het proefvlak deel uitmaakt van een open ruimte van 20 ha of meer. De scholekster lijkt het minst gevoelig voor beslotenheid van het landschap. Behalve openheid van het landschap heeft ook ligging op de stuwwal grote invloed.

Voor negatieve effecten van open ruimten op bosvogels door bijvoorbeeld vergroting van isolatie zijn geen aanwijzingen gevonden.

4.4.5 Invloed van landschapstype en grondgebruik

Er is een samenhang tussen landschapstype en grondgebruik. Op de stuwwal wordt veel mais verbouwd. In de maten overheerst grasland. Extensief grasland komt weinig voor, maar als het voorkomt dan meestal in de maten in

combinatie met een hoge dichtheid aan houtwallen. In de maten komt vochtig bos voor met struweel. Op de stuwwal is eerder naaldbos of droog loofbos te verwachten. De hoogste houtwaldichtheden komen voor in de maten. Deze regionale verschillen zijn bij het uitzoeken van een serie proefvlakken niet geheel te vermijden.

Invloed op vogels van opgaande begroeiing

In elke groep zijn wel een of meer soorten aan te wijzen die profiteren van de vochtigere en voedselrijkere omstandigheden in de maten. Het betreft vooral de wat schaarsere soorten, zodat het effect op het gedrag van de groepen niet aantoonbaar is na correctie voor bosoppervlak en lengte aan houtwallen. Van de groepen in bos vertonen slechts bosvogels een zwak negatief verband met ligging in de maten. Dit kan het gevolg zijn van de afgelegen ligging van de maten ten opzichte van de grotere boscomplexen op de stuwwal. Proefvlakken met veel houtwallen komen het vaakst in de maten voor. In de maten hebben houtwallen een rijkere structuur op het oog dan elders. Die rijkere structuur kan een verklaring zijn voor de hogere dichtheden van indifferenten en bosvogels in de maten die ook na correctie voor de lengte aan houtwallen aantoonbaar zijn (Tabel 6).

In de maten ligt relatief weinig bos in de omgeving van de proefvlakken en in de proefvlakken zelf. De afwezigheid van bos in de omgeving die lage dichtheden aan bosvogels in houtwallen doet verwachten, wordt mogelijk gecompenseerd door habitatkwaliteit en het ontbreken van een wegzuigings-effect. Een derde verklaring voor de hoge dichtheid aan bosvogels is mogelijk dat een zeer houtwallenrijk landschap voor veel bosvogels al aardig op bos begint te lijken.

In het Noordwesten werden lagere dichtheden aan bosvogels verwacht op grond van de geïsoleerde ligging. Gaande naar het Noordwesten neemt de hoeveelheid opgaande begroeiing sterk af. Het verwachte effect bleek echter niet aantoonbaar. Bij een aantal groepen is de correlatie negatief (lagere dichtheden in noordwesten), maar de variabele verbetert het model niet significant. Voor enkele afzonderlijke soorten kan het effect wel worden aangetoond, bijvoorbeeld de bosuil.

Invloed op randvogels

Ligging op de stuwwal heeft over het algemeen een negatief effect op randvogels. Dit is al aangetoond met Tabel 12. Opmerkelijk is dat tortelduif, wulp en patrijs op de stuwwal een relatie met houtwallen vertonen en dat de wulp in de klasse met de grootste lengte aan houtwallen op de stuwwal de hoogste presentie heeft. Wordt in de plaats van stuwwal, maten in het model

gestopt, dan is ook daarvan het effect significant. De invloed van ligging in de maten is niet gecorreleerd met het aantal boerderijen.

Invloed op weidevogels en erfvogels

Het onderzoekgebied is voor weidevogels niet echt aantrekkelijk. De broedgebieden tussen de stuwwallen en de vochtige heidevelden grenzend aan het hoogveen in het Noordwesten waren vroeger aantrekkelijke weidevogelgebieden, ook nog na ontginning. Sinds het begin van de jaren zeventig zijn de aantallen door intensivering van het grondgebruik dermate teruggelopen dat niet meer van weidevogelgebieden gesproken kan worden. Veldleeuwerik en in mindere mate grutto en tureluur worden daardoor slechts in kleine aantallen aangetroffen in het onderzoekgebied. De scholekster die zich heeft uitgebreid over het hele land, komt eveneens in kleine aantallen voor.

De stuwwal was vroeger toen er geen grasland was, geen weidevogelhabitat. Nu er wel grasland te vinden is, wordt hij echter nog gemeden. Voor Kievit en scholekster gaat deze regel niet op. Ze broeden veel in de grote maispercelen op de stuwwal.

Tabel 10 laat het effect zien van ligging op de stuwwal, gecorrigeerd voor de invloed van bos. Opmerkelijk is het ontbreken van de tureluur op de stuwwal: deze soort blijkt uitsluitend in het zuidwestelijk deel van het onderzoekgebied voor te komen. Ook de grutto ontbreekt vrijwel op de stuwwal.

De ligging in Noordwesten, dus nabij gebieden met grotere dichtheden aan weidevogels, heeft weliswaar de verwachte positieve correlatiecoëfficiënt, maar de bijdrage aan het model is gering en niet significant.

4.4.6 Invloed van de bebouwing

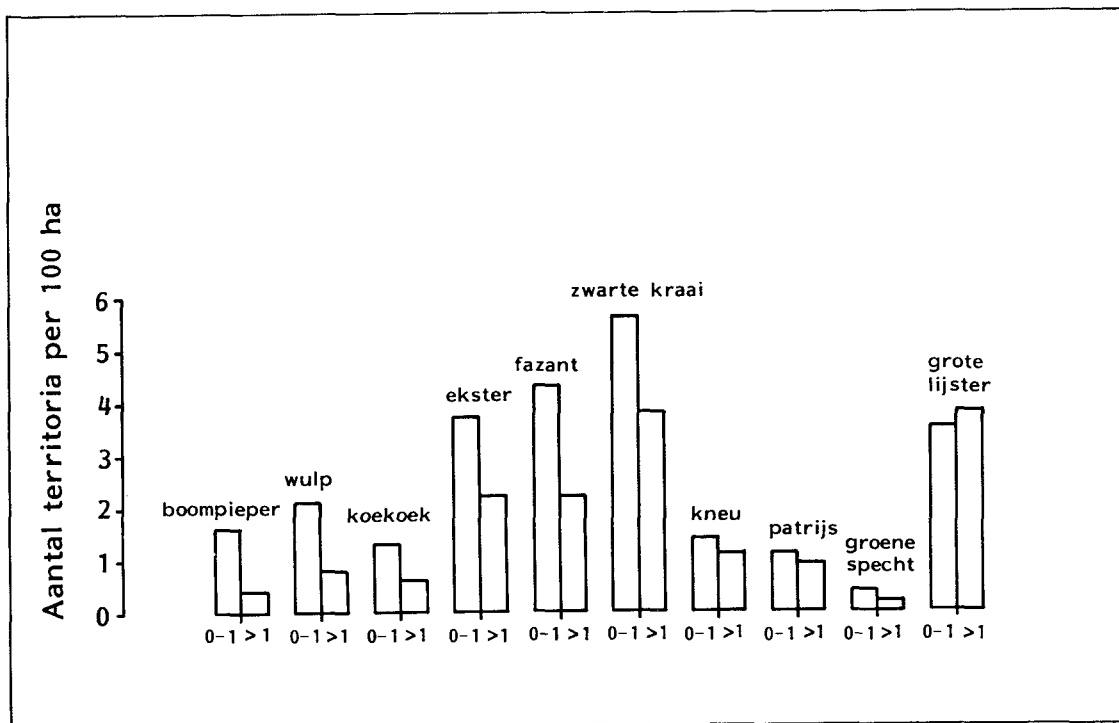
De invloed van de bebouwing kan op twee manieren worden beschreven: met behulp van de noklengte en met het aantal boerderijen en woonhuizen. De eerste variabele heeft als voordeel dat deze mooi verdeeld is en het effect van boerderijen en woonhuizen onder één noemer brengt. Boerderijen en woonhuizen hebben elk afzonderlijk een specifiek effect waardoor ze samen meer verklaren dan noklengte alleen. Het beste resultaat leveren echter de modellen waarin alle drie de variabelen zijn opgenomen (Tabel 6).

De totale noklengte wordt vooral bepaald door het aantal en de omvang van boerderijen. Wanneer noklengte al in een model is opgenomen, staat de maat 'aantal boerderijen' ook werkelijk alleen voor dit aantal. Zo niet, dan staat het 'aantal boerderijen' ook voor de omvang van de bebouwing. Voor de invloed van noklengte geldt: hoe groter de omvang van de bebouwing, des te meer erfvogels.

In modellen van maar liefst vier groepen levert het aantal boerderijen een significant negatieve bijdrage. Indifferenten op erven en erfvogels profiteren echter juist van een toename van het aantal boerderijen. Deze variabele heeft dus een zeer grote invloed op de broedvogeldichtheden in het Twentse landschap. Slechts bij indifferenten in bos en in houtwallen en bij weidevogels werden geen significante effecten gevonden.

Het negatieve effect op broedvogeldichtheden in opgaande begroeiing berust waarschijnlijk niet op het aantrekken van broedvogels door erven. Zo'n effect wordt het eerst verwacht bij indifferenten, en die vertonen nu juist geen effect. Een aannemelijker verklaring heeft betrekking op de structuur van bossen en houtwallen in de buurt van boerderijen. De vegetatie is daar slechter ontwikkeld door medegebruik als vuilstort-, opslagplaats, koeiellooppad, enzovoort. De omgeving van boerderijen is bovendien minder aantrekkelijk in verband met katten, lawaai en andere vormen van onrust. Erven zouden echter ook een positief effect kunnen hebben door het hoge voedselaanbod. Een effect hiervan op de dichtheden in houtwallen en bossen blijkt echter niet uit de analyseresultaten. Op de erven zelf zitten wel veel vogels.

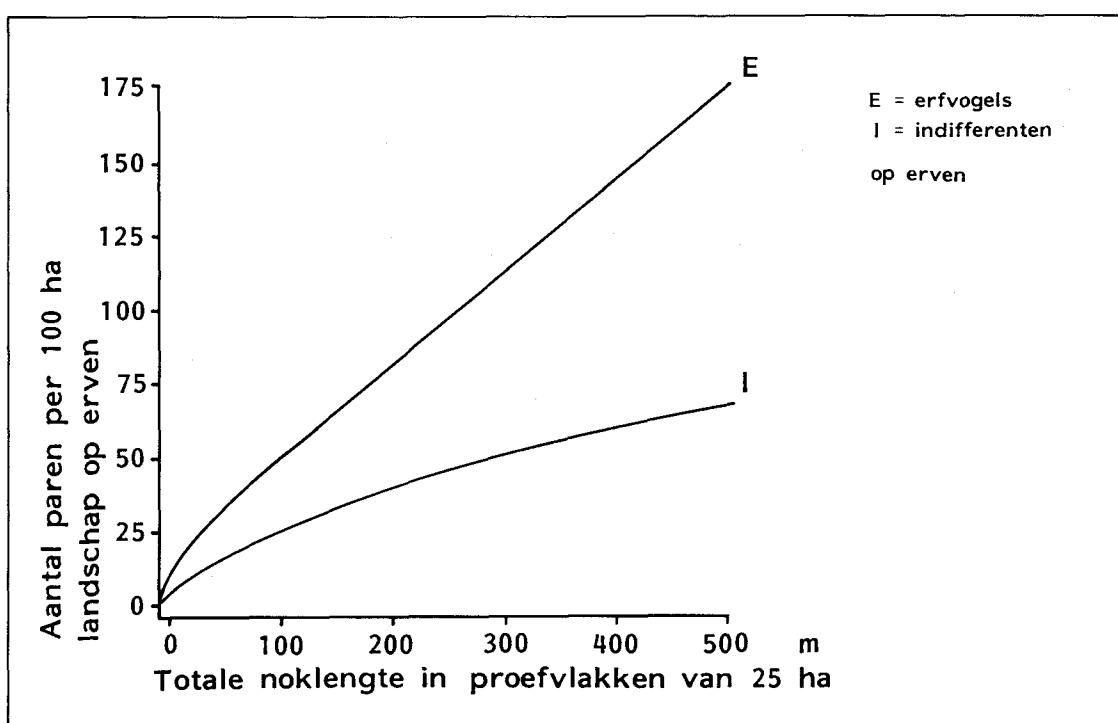
Voor randvogels zal het negatieve effect vooral samenhangen met de intensiteit van het grondgebruik en onrust. De grote lijster broedt echter juist veel bij boerderijen. Figuur 21 illustreert het effect van boerderijen op randvogels. De soorten zijn in deze figuur gerangschikt op grond van de relatieve sterkte van dit effect.



Figuur 21. Effect van boerderijen op het aantal randvogels in proefvlakken van 25 ha. 0-1 = geen of slechts één boerderij, >1 = meer dan één boerderij in het proefvlak.

De meestal boomrijke erven worden bovendien nog bevolkt door soorten als grauwe en bonte vliegenvanger en gekraagde roodstaart. Zonder opgaande begroeiing zouden erven aanzienlijk vogelarmer zijn.

Vermoedelijk vormen erven voor een aantal indifferenten een optimaal habitat en leveren ze broedvogels aan de omgeving. Ligging van een houtwal nabij een erf heeft een positief effect op de soortenrijkdom (Van der Mijn 1987). In vergelijking met bos zijn de dichtheden op erven zeer hoog. Figuur 22 laat onder andere de verhouding zien tussen de aantallen van erfvogels en die van indifferenten op erven. Merk op dat op erven meer vogels kunnen zitten dan in de bossen en bijna even veel als in de houtwallen van de onderzochte proefvlakken (Fig. 11 & 17).

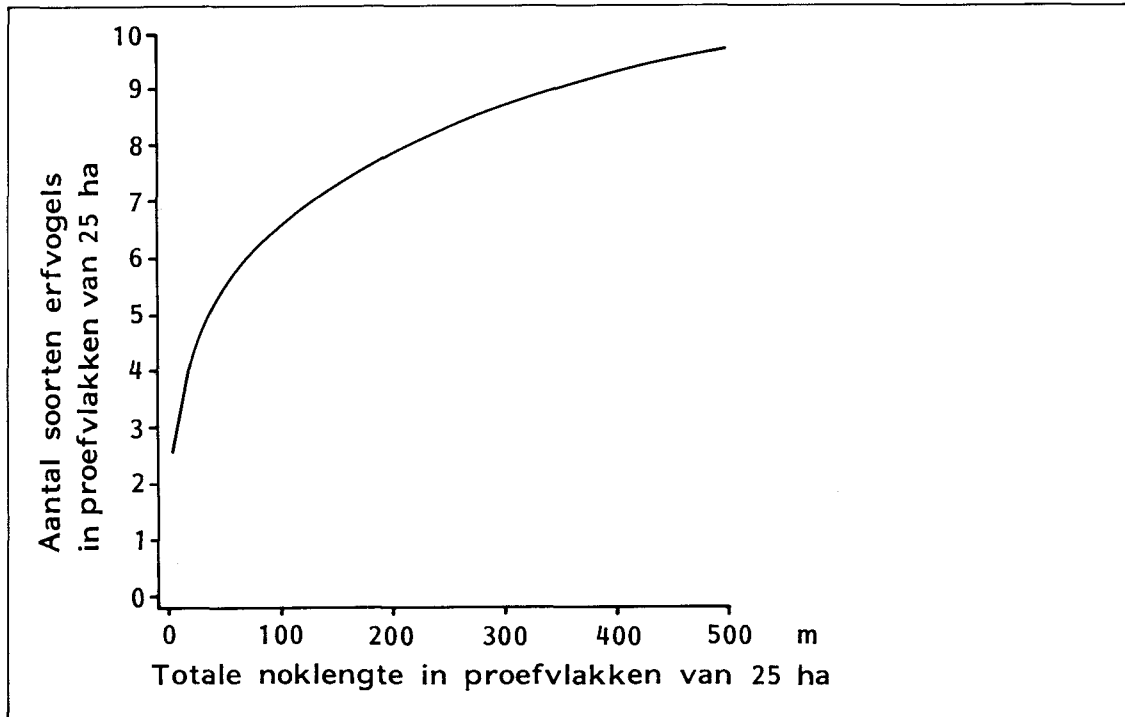


Figuur 22. Invloed van de hoeveelheid bebouwing, uitgedrukt in de totale noklengte in proefvlakken van 25 ha, op het aantal vogels op erven. De lijnen zijn berekende regressielijnen. Waarnemingen (N=44) en de betrouwbaarheidsintervallen zijn weggelaten. E = erfvoegels; I = indifferenten.

Het aantal woonhuizen lijkt uitsluitend een positieve invloed op de broedvogeldichtheden te hebben. Bij een toename van het aantal woonhuizen neemt het aantal indifferenten en erfvoegels toe terwijl andere groepen niet achteruitgaan.

In modellen voor soortenrijkdom is de invloed van het aantal boerderijen

niet significant, of, zoals bij erfvogels, al opgenomen via noklengte. De correlatie tussen noklengte en het aantal boerderijen is immers hoog ($R=0.70$). Uit Figuur 23 is af te leiden dat bij een noklengte van ± 500 m alle tien soorten erfvogels verwacht kunnen worden.



Figuur 23. Invloed van de hoeveelheid bebouwing, uitgedrukt in de totale noklengte (m) in proefvlakken van 25 ha, op het aantal erfvogels in 44 proefvlakken. De lijn is een berekende regressielijn.

De negatieve correlatie van het aantal woonhuizen met de dichtheid van randvogels ($R=-0.31$) blijft niet overeind staan in de regressieanalyse (Tabel 6).

Evenals bij boerderijen is er voor een aantal indifferenten veel voedsel - ook in de winter - en nestgelegenheid bij woonhuizen.

5 CONCLUSIES EN DISCUSSIE

5.1 Conclusies

Het aantal vogels in bos is evenredig met de hoeveelheid bos en de bosrandlengte. Dit geldt voor bosvogels, indifferenten en soorten met een voorkeur voor bos. De toename, als de hoeveelheid bos of de bosrandlengte toeneemt, verschilt per soort en per groep. De verschillen hangen samen met de grootte van de territoria. De bosrandlengte is o.a. afhankelijk van de oppervlakte bos binnen het proefvlak, zodat over het kwantitatieve effect van deze beide variabelen afzonderlijk nog geen duidelijkheid bestaat.

Duidelijk is dat bosranden een aantrekkelijk habitat zijn voor de meeste soorten van opgaande begroeiing die in het cultuurlandschap voorkomen. Als de hoeveelheid bos binnen het proefvlak toeneemt, nemen de dichtheden per ha bos af. Per 25 ha zitten daardoor bijna evenveel vogels in een gebied dat voornamelijk uit bos bestaat als in een proefvlak waarin agrarisch gebied met versnipperde bosjes en houtwallen het karakter bepalen. In landschappen met veel bos komen enkele bosvogels voor die niet in versnipperde begroeiing zitten.

Niet de houtwalvogels maar de indifferenten zijn de talrijkste soorten in houtwallen. De dichtheid aan indifferenten in houtwallen is een factor vier hoger dan in bos. De dichtheid van bosvogels is het dubbele van die in bos. De indifferenten profiteren meer van het landbouwgebied dan de bosvogels of hebben zich beter aangepast. De aantallen van houtwalvogels, indifferenten en bosvogels in houtwallen zijn evenredig met de lengte aan houtwallen in de proefvlakken.

In een landschap met houtwallen zijn de aantallen van bosvogels in bos hoger dan in landschappen zonder houtwallen en evenveel bos. Dit geldt niet voor indifferenten en soorten met een voorkeur voor bos. Wel blijken deze drie groepen minder talrijk te zijn in houtwallen als er veel bos in het proefvlak ligt. Dit wijst op een grote aantrekkingskracht van bos op individuen van soorten van opgaande begroeiing die in houtwallen broeden. Een alternatieve verklaring voor o.a. bosvogels met grote territoria is dat de houtwallen onderdeel zijn van territoria in bosjes die anders minder geschikt zijn. Een derde mogelijke verklaring heeft betrekking op de functie van houtwallen als dispersiebaan. Ook houtwalvogels zijn minder talrijk in houtwallen naarmate er meer bos binnen het proefvlak aanwezig is.

Fitis, glanskop en boompieper hebben de hoogste presentie als er, naast veel bos, veel houtwallen voorkomen. Wielewaal, matkop en nachtegaal komen

het meest voor als er veel houtwallen zijn. Voor staartmees, bosuil en appelvink is dit het geval als er veel bos is.

De hoogste dichtheden aan vogels van opgaande begroeiing worden gevonden in houtwallen en bosranden. Een hoeveelheid opgaande begroeiing in de vorm van houtwallen biedt dus veel meer vogels levensmogelijkheden dan een gelijke hoeveelheid in de vorm van bos.

Bebouwing in de vorm van boerderijen en woonhuizen heeft grote invloed op de vogelbevolking van het cultuurlandschap. Niet alleen vormt het een habitat voor typische erfvogels en indifferenten, er is ook een negatief effect op de aantallen vogels in bossen en houtwallen. Dit negatieve effect van met name boerderijen kan samenhangen met de vegetatiestructuur van houtwallen en bosjes op en rondom erven, maar ook met onrust.

Er zijn geen significante effecten vastgesteld van het grondgebruik (overwegend intensief grasland en mais). Dit kan het gevolg zijn van de samenhang met het landschapstype en het voorkomen van beide in vrijwel alle proefvlakken. Mais komt meer voor op de stuwwal en grasland meer in de maten.

Het landschapstype, samengevat in de kenmerken: ligging op de stuwwal, in het matengebied of in het Noordwesten, heeft een duidelijke invloed op de verspreiding en de dichtheid van een aantal soorten. Deze samenhang verstoort niet de algemene trend in de reactie van soortgroepen op de hoeveelheid en ruimtelijke verdeling van de opgaande begroeiing, omdat ze betrekking heeft op habitateisen van schaarse(re) soorten uit verschillende groepen. De groep van randvogels vormt hierop een uitzondering.

De aantallen van weidevogels worden hoger naarmate de open ruimten groter zijn. De hoeveelheid bos en de lengte aan houtwallen zijn negatief gecorreleerd met het aantal weidevogels. De aantallen zijn gemiddeld het hoogst bij open ruimten van 25 ha of meer.

Naaldboomsoorten en enkele typische bossoorten komen in het gehele onderzoekgebied, of een deel daarvan, weinig voor. Dit is waarschijnlijk onder andere het gevolg van een geïsoleerde ligging van het habitat. Het grootste deel van de soorten van opgaande begroeiing is aanwezig in houtwallen en bossnippers, als daarvan tenminste 1800 m per 25 ha aanwezig is. De aanwezigheid van grote aaneengesloten bossen is voor enkele soorten een noodzaak om regelmatig voor te komen (Van Dorp & Opdam 1987). Het gaat hierom fluiter, boomklever, zwarte en groene specht, goudvink en vermoedelijk ook de naaldboomsoorten. De bosjes binnen de steekproef zijn zo klein dat deze

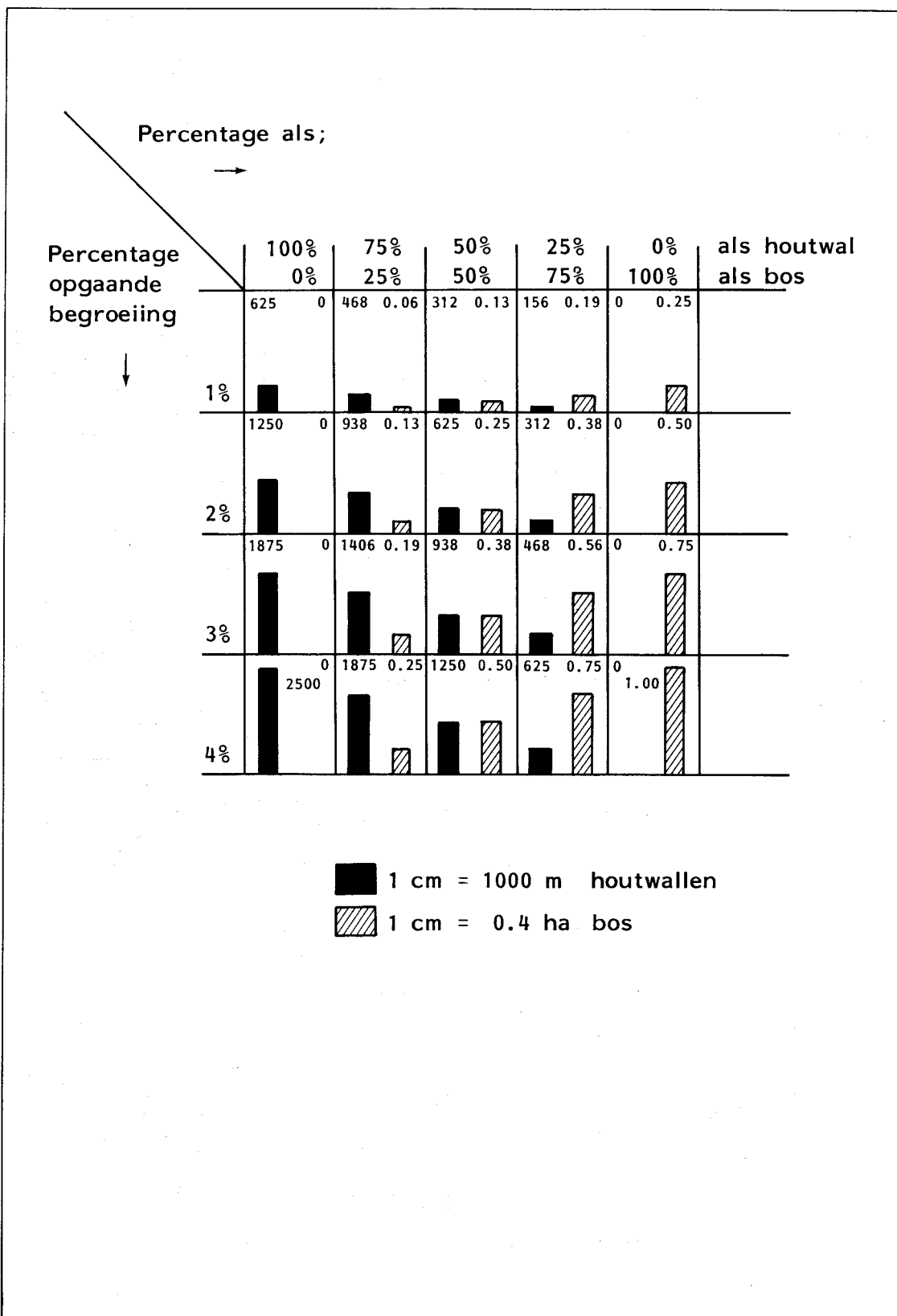
soorten er alleen incidenteel voorkomen (Tabel 8).

Een aantal soorten die aan de rand van open ruimten leven, komen veel meer voor als er veel houtwallen zijn maar, althans in Twente, heel weinig als die er niet zijn. Het zijn: wulp, koekoek, fazant en patrijs. De aantallen van deze randsoorten vertonen een negatief verband met het aantal boerderijen. De groep heeft een optimum bij 1000-2000 m houtwal per 25 ha. Houtwalsoorten broeden voornamelijk in houtwallen. Ze zouden maar zeer weinig voorkomen bij afwezigheid van houtwallen. Samen met de randvogels zouden ze als typisch voor houtwallenlandschappen beschouwd kunnen worden, hoewel ze niet uitsluitend in houtwallen broeden. Een groep van elf soorten is typisch voor erven. Zes soorten komen voor het etiket weidevogel in aanmerking. Ze zijn typisch voor open ruimten.

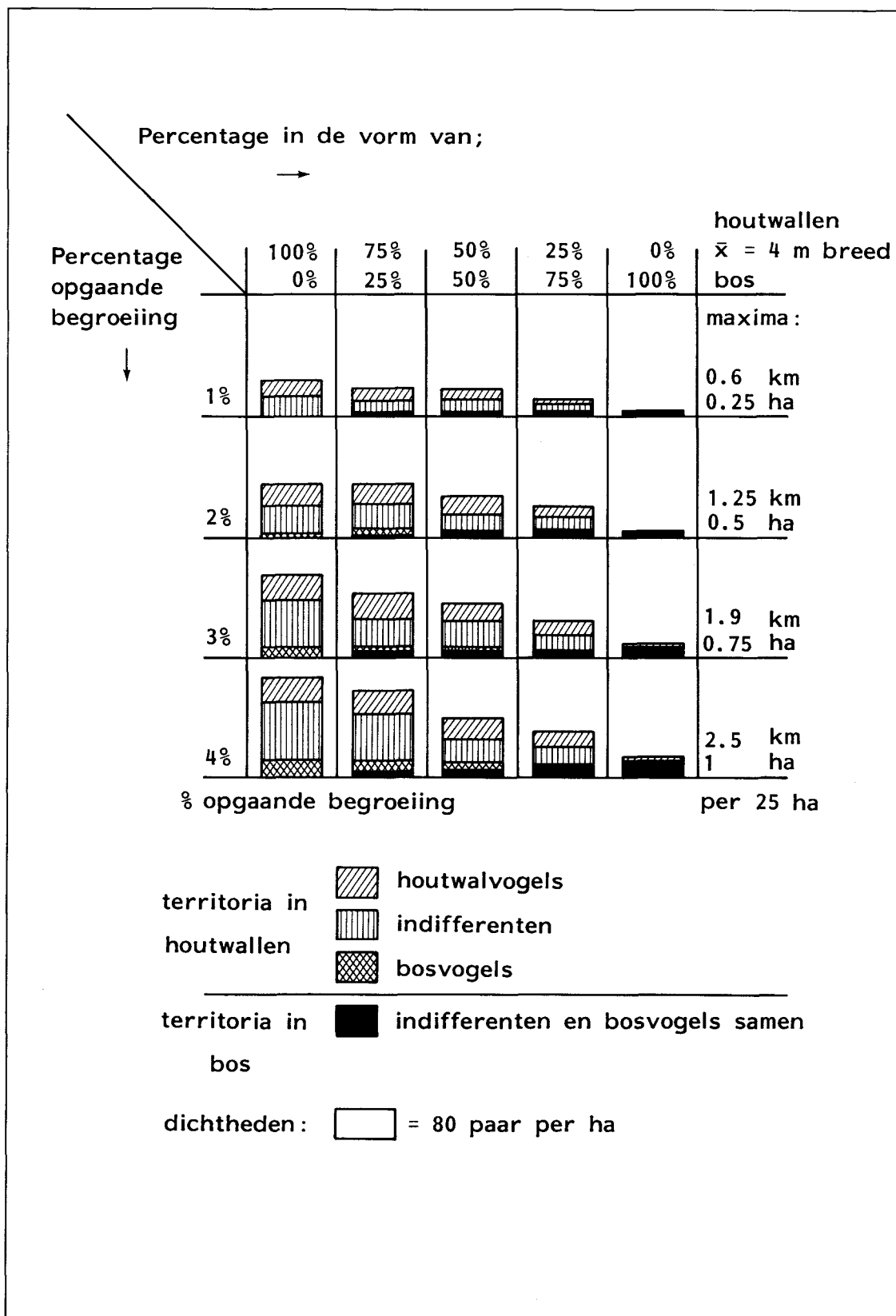
Verreweg de grootste groep van soorten heeft een duidelijke voorkeur voor bos maar komt ook voor in houtwallen. Voor zover ze niet ook in gebouwen broeden, kunnen ze als typisch voor opgaande begroeiing beschouwd worden. Dit is dus de hele groep bosvogels, met uitzondering van staartmees en Vlaamse gaai. Een tiental soorten tenslotte vertoont dermate weinig voorkeur voor de landschapselementen bos, houtwallen en erven, dat ze als indifferent beschouwd worden. Voorbeelden zijn vink, koolmees, merel, spotvogel en grauwe vliegenvanger. De indeling berust op een momentopname uit een dynamische vogelbevolking, maar bleek bruikbaar.

Een maximale soortenrijkdom wordt bereikt door zowel besloten landschappen met bos, met houtwallen als met beide aan te leggen naast open landschappen. De landschappen moeten voorkomen met en zonder bebouwing. Een toename van de beslotenheid kan echter leiden tot het verlies van houtwal-, rand- en weidevogelsoorten.

Een deel van deze conclusies kan worden samengevat in een serie fictieve landschappen. We stellen ons een landschap voor met een bepaalde hoeveelheid opgaande begroeiing, hetzij in de vorm van bos, hetzij in de vorm van houtwallen, en berekenen met behulp van de regressiemodellen het aantal soorten en het aantal territoria per groep. Figuur 24 geeft de verdeling van de hoeveelheden bos en houtwallen weer in een, wat betreft de overige landschappelijke variabelen, gemiddeld landschap in Twente. Figuur 25 toont de aantallen vogels van opgaande begroeiing in die landschappen. De aantallen van indifferenten en bosvogels in bos zijn bij elkaar opgeteld tot één legenda-eenheid. In houtwallen zijn deze groepen gescheiden gehouden.



Figuur 24. Beschrijving van een serie fictieve landschappen. De figuur toont voor 20 landschappen de hoeveelheid bos en houtwallen in proefvlakken van 25 ha. Voor een verklaring zie tekst.



Figuur 25. Aantallen vogels uit verschillen groepen in fictieve landschappen uit Figuur 24. De op basis van de regressiemodellen verwachte aantallen zijn weergegeven in paren per 100 ha.

Duidelijk is te zien dat een betrekkelijk geringe hoeveelheid opgaande begroeiing in de vorm van houtwallen veel meer vogels herbergt dan in de vorm van bos. Het hoogste aantal wordt bereikt in landschappen met zoveel mogelijk houtwallen. In dat landschap is het aantal soorten van opgaande begroeiing niet maximaal. Er ontbreken bosvogels. Welke soorten dit kunnen zijn is af te leiden uit Tabel 8.

Figuur 26 geeft de aantallen soorten per proefvlak van 25 ha. Het regressiemodel voor de soortenrijkdom blijkt minder bruikbaar te zijn dan dat voor de aantallen vogels. Het verschil met de werkelijke waarnemingen is vrij groot. Dit geldt met name voor de laatste kolom, deze geeft overdreven lage aantallen.

	100%	75%	50%	25%	0%	als houtwal als bos
	0%	25%	50%	75%	100%	
1%	20	19	19	18	11	
2%	21	21	20	19	11	
3%	22	22	22	21	11	
4%	22	23	22	22	12	

Figuur 26. Aantal soorten van opgaande begroeiing in proefvlakken van 25 ha in de serie fictieve landschappen (Figuur 24).

Als er weinig bos en geen houtwallen aanwezig zijn, ontbreken behalve houtwalvogels ook diverse bosvogels. Indien 4% van het landschap uit opgaande begroeiing bestaat, wordt het hoogste aantal soorten van opgaande begroeiing bereikt wanneer 75% daarvan voorkomt in de vorm van houtwallen. Uit de werkelijke waarnemingen blijkt dat bij 10 à 20% opgaande begroeiing - waarvan 10-30% in de vorm van houtwallen - 22-26 soorten van opgaande begroeiing voorkomen. Vervanging van houtwallen (in een houtwal-

lenlandschap zonder bos) door bos leidt niet alleen tot veel lagere dicht- heden maar ook tot verlies aan soorten. Weidevogels nemen uiteraard toe, maar het is de vraag of de doelstelling daarop gericht is.

5.2 Welke factoren bepalen de vogelbevolking in houtwallandschappen ?

Uit dit onderzoek blijkt dat de vogelbevolking door een combinatie van fac- toren wordt bepaald: o.a. de aanwezigheid van bos en houtwallen (habitat), de wisselwerking tussen beide (voorkeurshabitat) en de plaats binnen het onderzoekgebied (maten of stuwwal). Verder blijken ook factoren van invloed die niet verbonden zijn met opgaande begroeiing, zoals erven.

Hierna volgt een korte schets van de factoren die op verschillende schaalniveaus een werking hebben. Inzicht hierin is van belang om (in de volgende paragraaf) te kunnen nagaan wat de gebruiksmogelijkheden van de hier gepresenteerde onderzoekresultaten zijn. Voor uiteenzettingen over de hier bedoelde schaalniveaus zie onder meer Ricklefs (1987), Wiens et al. (1987) en Van Dorp & Opdam (1987).

- Het schaalniveau van het landschapselement: habitatkenmerken

In opgaande begroeiing is de structuur van de vegetatie in grote lijnen bepalend voor de samenstelling en de dichtheid van de vogelbevolking (Fuller & Moreton 1987, Van Scharenburg 1987 en O'Connor & Shrubb 1986); de soortensamenstelling van de begroeiing is van secundair belang (Opdam & Schotman 1986). Dit geldt in grote lijnen ook voor lijnvormige begroei- ingselementen (Kwak & Grotenhuis 1979, O'Connor & Shrubb 1986). In het hier beschreven onderzoek worden kenmerken van de begroeiing echter niet als relevante factoren geselecteerd: hoewel het bijvoorbeeld overduidelijk is dat in recent gekapte houtwallen andere vogels zitten dan in opgegroeide houtwallen (o.a. Kwak & Grotenhuis 1979), kwamen deze verschillen er op het niveau van proefvlakken niet uit. Deels komt dit door een relatief gelijk- matige spreiding van de houtwaltypen over de proefvlakken, deels door de (opzettelijk gekozen) geringe hoeveelheid recent gekapte wallen, die versnipperd was over de proefvlakken. De analyse was er ook niet op gericht om deze invloed op te sporen.

Uit het complementaire onderzoek van Van der Mijn (1988) bleek de struc- tuur van de begroeiing voor ongeveer 30% verantwoordelijk voor de variatie in de vogelbevolking van houtwalsegmenten. De naar voren springende ken- merken waren de aanwezigheid van een goed ontwikkelde boomlaag met oude bomen, de breedte van de houtwal en de bedekking en soortenrijkdom van de

struiklaag.

Dit komt overeen met resultaten uit onderzoek van Gerritsen (1979), die suggereerde dat achtereenvolgens de aanwezigheid van een struiklaag, een breedte van tenminste enkele bomen, de soortenrijkdom van de boomlaag en de aanwezigheid van een boomlaag tussen 16 en 25 m hoog de voor vogels belangrijkste kenmerken van houtwallen waren.

Ook in Groot-Brittannië werd vastgesteld dat de bedekking van de struiklaag en de hoogte van de houtwal belangrijke structuurparameters waren (Arnold 1983, O'Connor & Shrubbs 1986), maar anderen (Helliwell 1975 in O'Connor & Shrubbs 1986, Osborne 1984) benadrukten ook de rol van de soortenrijkdom van de struiklaag.

De vegetatiestructuur is een verzameling van een reeks kenmerken, die voor de vogels voedsel, schuilplaatsen en nestgelegenheid betekenen. Op dit schaalniveau spelen zich ook relaties tussen soorten af, met name concurrentie. In hoeverre deze de aan- of afwezigheid van soorten in een landschapselement beïnvloeden, blijft buiten het bestek van dit onderzoek.

- Relaties tussen landschapselement en aangrenzende agrarische grond:
habitatkenmerken voor pendelende soorten

Een deel van de in houtwallen en bosjes broedende soorten zoekt zijn voedsel op de aangrenzende landbouwpercelen, in de (ruige) bermen en slootkanten of in oeverhoekjes. De invloed van deze voedselgebieden op de vogelbevolking is waarschijnlijk, maar in het hier gepresenteerde onderzoek niet vastgesteld, ten dele omdat relevante kenmerken niet zijn gemeten. Verschillen in grondgebruik (mais, grasland) gaven geen correlaties met verschillen in de vogelbevolking tussen proefvlakken. Ook Van der Mijl kon op houtwalniveau geen effecten vaststellen. Dit kan heel goed het gevolg zijn van de geringe variatie in grondgebruik tussen de proefvlakken.

- Het schaalniveau van het landschap: de rangschikking van landschapselementen

Een aantal soorten met grote territoria zoekt zijn habitat niet in een enkel landschapselement of in een combinatie met een cultuurperceel, maar gebruikt een complex van landschapselementen als habitatplek. De grootte en onderlinge rangschikking van die elementen voegen zich dan als habitatkenmerk bij de kenmerken van de vegetatiestructuur. Hoewel dit schaalniveau in dit onderzoek aan de orde is, komt de relatie tussen het voorkomen van soorten

als buizerd, zwarte kraai, grote lijster en houtsnip met de landschapsstructuur niet goed uit de verf. De reden hiervoor is een statistische: de maat van de steekproef (25 ha) was niet aangepast aan de actieradius van deze soorten; een apart onderzoek op een globale schaal is voor deze soorten nodig. Een aantal soorten met kleinere actieradius, zoals wielewaal, Vlaamse gaai en kleine bonte specht pasten nog wel in het hier beschreven onderzoek. Op dit schaalniveau speelt ook de wisselwerking tussen houtwallen en bosjes, zoals die diverse malen in de voorafgaande pagina's ter sprake zijn gebracht. Arnold (1983) vond lagere dichtheden in houtwallen nabij bosjes, net als in het hier gepresenteerde onderzoek het geval was, maar Osborne (1984) kon dit niet bevestigen. Dichtheden in bosjes worden op hun beurt positief beïnvloed door de nabijheid van houtwallen (dit onderzoek Williamson in O'Connor & Shrubbs 1986, Van Noorden 1986). De door ons veronderstelde voorkeur van veel bosvogels voor broeden in bos boven houtwallen is echter onvoldoende gedocumenteerd (O'Connor & Shrubbs, 1986), en verdient nadere bestudering. Onderzoek in Twente is inmiddels begonnen. Van groot belang is dat de verdeling van soorten die een voorkeur voor bos hebben, over houtwallen en bouselementen afhankelijk is van het totale aantal vogels dat aan het begin van de broedperiode een territorium wil vestigen. Het tweede-keus-habitat wordt immers alleen bezet als er voldoende gegadigden zijn om het optimale habitat (de bosjes) te vullen; bij lage aantallen blijven de houtwallen leeg! Afgezien van houtwal- en randvogels uiteraard.

Een derde werking van de rangschikking van landschapselementen in de ruimte heeft te maken met dispersiebewegingen tussen deelpopulaties, bewegingen die voor kleine populaties in kleine landschapselementen vermoedelijk van groot belang zijn voor de overleving (Opdam 1987). Voor vogels in bossen hebben Van Dorp & Opdam (1987) vastgesteld dat de dichtheid aan houtwallen in de omgeving een positieve invloed heeft op de soortenrijkdom aan bosvogels in kleine loofbosjes. Van Noorden (1986) vond ook een positief effect op de dichtheid. Dit werd door hen opgevat als een aanwijzing voor de rol van houtwallen als verbindende elementen bij dispersiebewegingen.

Wanneer nu de relatie tussen de vogelbevolking en de landschapsstructuur wordt onderzocht, zoals in dit onderzoek, dan meet men in feite het gecombineerde effect van al deze relaties, die op verschillende soorten op verschillende wijze doorwerken. Dit is een complicatie bij de generalisatie van de onderzoekresultaten.

- Regionaal en nationaal niveau

Zoals oppervlakte en onderlinge afstand van bosjes op landschapsniveau de aanwezigheid en dichtheid van bosvogelsoorten beïnvloeden (Opdam et al. 1985, Van Dorp & Opdam 1987, Askins et al. 1986, Van Noorden et al. 1988), zo zien we ook op een globaler schaalniveau een dergelijk effect van de hoeveelheid habitat in een regio. In het Twentse onderzoekgebied komt dit tot uiting in een zwak effect van ligging op de stuwwal. Van Dorp & Opdam (1987) vonden regionale verschillen tussen Oostnederlandse en Midden-nederlandse loofbosjes: de laatstgenoemde bevatten gemiddeld minder soorten bosvogels. Schotman (ongepubl.) en Opdam & Schotman (1985) signaleren dergelijke trends op nationale schaal voor tal van soorten. Gaande in de richting van de rand van het Diluvium neemt de regionale talrijkheid van veel soorten vogels van opgaande begroeiing af.

Deze geografische trend wordt duidelijk geïllustreerd wanneer we gegevens van houtwallandschappen uit Friesland (Oostermeer) met de Twentse gegevens vergelijken. Soorten die in Twente talrijk zijn, zijn in Friesland schaars hoewel de dichtheid aan houtwallen er hoog is: vink, grauwe vliegenvanger komen er slechts op erven voor, zwartkop, grote bonte specht, boomkruiper en tortelduif ontbreken. De tuinfluiter en de gekraagde roodstaart zijn er even talrijk als in Twente.

5.3 Generalisatie van de resultaten

In het hier beschreven onderzoek zijn 44 proefvlakken vergeleken, de verschillen in vogelbevolking en landschappelijke kenmerken zijn met elkaar in verband gebracht, en tenslotte is verondersteld dat deze ruimtelijke verschillen zijn te interpreteren als veranderingen in de tijd: van de gevonden verbanden wordt aangenomen dat deze de veranderingen in de vogelbevolking bij een verandering in landschapsstructuur laten zien. Deze stap is niet getoetst aan de hand van een serie waarnemingen in een veranderend landschap.

Gebruik van de gegevens voor effectvoorspelling gaat er dus van uit dat de hierboven beschreven stap juist is. De gegevens zijn gebaseerd op 44 meetpunten binnen een landschappelijke gradiënt die varieert tussen de grenzen 0-3000 m houtwal per 25 ha en 0-7 ha bos. Gebruik van de gegevens in landschappen buiten deze gradiënt (buiten de matrix van Figuur 2) berust op extrapolatie en is daarom niet verantwoord.

In het navolgende wordt voor een reeks mogelijke toepassingen de bruikbaarheid nagegaan. Benadrukt moet worden dat de uitspraken over bruikbaar-

heid als voorlopige indrukken moeten worden opgevat: onderzoek naar deze bruikbaarheid is urgent, en wordt voor een deel uitgevoerd (Sierdsema in voorbereiding).

Toepassing in het onderzoekgebied

De generalisatie die hierbij gemaakt wordt, is dat men veronderstelt dat het onderzoekjaar representatief is voor het jaar van toepassing. Wanneer echter de talrijkheid van soorten toe- of afneemt, bijvoorbeeld onder invloed van klimatologische factoren hier of in het overwinteringsgebied, kan de verdeling over bossen- en houtwallen verschuiven, soorten kunnen in andere ecologische groepen terechtkomen en regressievergelijkingen kunnen anders uitpakken. Voorlopig nemen we aan dat de hoofdconclusies van het onderzoek (5.1) hierdoor niet zullen veranderen. Onderzoek hiernaar is in uitvoering: in 1987 is een gedeeltelijke herhaling van de inventarisatie uitgevoerd (Schotman, ongepubl.).

Toepassing in Oost-Nederland (Twente, Graafschap, Achterhoek e.o.)

We nemen aan dat we bij deze generalisatie nog niet te maken krijgen met aanzienlijke geografische trends in de talrijkheid van soorten. Bij de generalisatie moeten we dan in aanmerking nemen de factoren die werken op het schaalniveau van het landschapselement en het landschap (5.2).

In landschappen met sterk afwijkende lijnvormige beplantingen, bijvoorbeeld overwegend houtwallen, elzensingels of meidoornhagen, zijn de gegevens niet toepasbaar. De habitatfactoren wijken hier zo af van die in het onderzoekgebied, dat sterk afwijkende soortensamenstelling en dichtheden mogen worden verwacht. Van Scharenburg (1987) stelde vast dat er in elzensingels minder vogelsoorten voorkwamen dan in eikensingels. In gebieden met uitsluitend of voornamelijk naaldbossen gelden dezelfde beperkingen: de wisselwerking tussen bos en houtwal kan ook hier geheel anders liggen dan in het Twentse onderzoekgebied.

In Twente zijn geen effecten van grondgebruik op de vogelbevolking van houtwallen en bosjes vastgesteld. Niet uit te sluiten is dat in landschappen met een sterk afwijkend grondgebruik de vogelbevolking er als gevolg daarvan anders uitziet. Daarover zijn geen gegevens bekend.

Vermoedelijk zijn de hoofdlijnen van de conclusies (5.1) in andere landschappen met vergelijkbare bos- en houtwaltypen, die qua opgaande begroeiing binnen de matrix van Tabel 2 passen, wel toepasbaar. Een bewerking van bestaande gegevens uit de Achterhoek kan hierover meer duidelijkheid verschaffen.

Toepassing elders in Nederland

Bij de reeds hierboven genoemde beperkingen voegt zich nu het probleem van de geografische trends in dichtheden van veel vogelsoorten van opgaande begroeiing. De vogelbevolking kan hierdoor zó afwijken, zelfs in ogenschijnlijk vergelijkbare landschappen, dat toepassing van de gegevens voorlopig moet worden ontraden, in afwachting van de resultaten van lopend onderzoek (Sierdsema, in voorbereiding).

LITERATUUR

- Alvey, N., N. Galwey & P. Lane 1982. An introduction to Genstat. Academic Press, London.
- Arnold, G.W. 1983. The influence of ditch and hedgerow structure, length of hedgerows, and area of woodland and garden on bird numbers on farmland. *Journal of Applied Ecology* 20: 731-750.
- Askins, R.A., M.J. Philbrick & D.S. Sugeno 1987. Relationship between the regional abundance of forest and the composition of forest bird communities. *Biological Conservation* 39: 129-152.
- Baerselman, F. 1986. De plaats van kleine landschapselementen in het natuurbeschermingsbeleid van de rijksoverheid. In: P. Opdam, T.A.W. van Rossum, T.C. Coenen (red.), *Ecologie van kleine landschapselementen*. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum; 11-13.
- Benson, G.B.B. & K. Williamson 1972. Breeding birds of a mixed farm in Suffolk. *Bird Study* 19: 34-50.
- Bull, A.L., C.J. Mead & K. Williamson 1976. Bird-life on a Norfolk Farm in relation to agricultural changes. *Bird Study* 23: 163-182.
- Dorp, D. van 1986. Bosvogels in kleine bossen: betekenis van oppervlakte, onderlinge afstand en aanwezigheid van houtwallen. In: P. Opdam, T.A.W. van Rossum, T.C. Coenen (red.): *Ecologie van kleine landschapselementen*. RIN, Leersum; 29-43.
- Dorp, D. van & P.F.M. Opdam 1987. Effects of patch size, isolation and regional abundance on forest bird communities. *Landscape Ecology* 1: 59-73.
- Forman, R.T.T. & M. Godron 1986. *Landscape Ecology*. Wiley, New York.
- Fuller, R.J. & B.O. Moreton 1987. Breeding bird populations of Kentish sweet chestnut (*Castanea sativa*) coppice in relation to age and structure of the coppice. *Journal of Applied Ecology* 24: 13-27.
- Geldersblom, L., R. Kuijsters & L. Meijssen 1985. *Ekologische infrastructuur en landinrichting*. Landbouwhogeschool, Wageningen.
- Gerritsen, G.J. 1979. *Twente, broedvogels van begroeiingslijnelementen*. PPD Overijssel-Zwolle.
- Gromadzki, M. 1970. Breeding communities of birds in mid-field afforested areas. *Ekologia Polska* XVIII, 14, 307-348.
- Hansson, L. 1983. Bird numbers across edges between mature conifer forest and clearcuts in Central Sweden. *Ornis scandinavica* 14: 97-103.
- Harms, W.B. 1986. *Ekologische infrastructuur: een kwestie van kiezen*. In: P. Opdam, T.A.W. van Rossum, T.C. Coenen (red.), *Ecologie van kleine landschapselementen*, Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum; 55-67. RIN, Leersum.
- Hustings, M.F.H., R.G.M. Kwak, P.F.M. Opdam & M.J.S.M. Reijnen 1985. *Natuurbeheer in Nederland. Deel 3. Vogelinventarisatie*. Pudoc, Wageningen.
- Jongman, R.H.G., C.J.F. ter Braak & O.F.R. van Tongeren 1987. *Data analysis in community and landscape ecology*. Pudoc, Wageningen.
- Kwak, R. & J. Grotenhuis 1979. Biotoopkeus van broedvogels in de Achterhoekse houtwallen. *Het Vogeljaar* 27: 239-249.
- Lack, P.C. 1987. The effects of severe hedge cutting on a breeding bird population. *Bird Study* 34: 139-146.
- Lange, N. 1984. Analyse des Blatt-Biomasse-Konsums an Schlehe, Weissdorn and Wildrosen durch phytophage Insekten. In: H. Zwölfer e.a. (eds.), *Die tierökologische Bedeutung und Bewertung von Hecken. Berichte der Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege. Beiheft 3, Tl.2. Laufen*; 127-134.
- Mijn, F. van der 1987. *Broedvogels in houtwallen. De rol van houtwalstructuur en aangrenzend grondgebruik*. Intern rapport 87/36, Leersum.
- Noorden, B. van 1986. *Dynamiek en dichtheid van bosvogels in geïsoleerde loofbosfragmenten*. RIN-rapport 86/19, Leersum.
- Noorden, B. van, P. Opdam & A. Schotman 1988. *Dichtheid van bosvogels in geïsoleerde loofbosjes*. *Limosa* 61 (in druk).

- O'Connor, R.J. & M. Shrubbs 1986. Farming and birds. Cambridge University Press, Cambridge.
- Opdam, P.F.M. 1987. De metapopulatie: model van een populatie in een versnipperd landschap. *Landschap* 4, 4: 289-306.
- Opdam, P., D. van Dorp & C.J. ter Braak 1984. The effect of isolation on the number of woodland birds in small woods in the Netherlands. *Journal of Biogeography* 11: 473-478.
- Opdam, P., G. Rijdsdijk & F. Hustings 1985. Bird communities in small woods in an agricultural landscape: effects of area and isolation. *Biological Conservation* 34: 333-352.
- Opdam, P. & A. Schotman 1985. Over de dynamiek in de verspreiding van broedvogels. *Het Vogeljaar* 33: 233-242.
- Opdam, P. & A. Schotman 1986. De betekenis van structuur en beheer van bossen voor de vogelrijkdom. *Nederlands Bosbouw tijdschrift* 58: 21-33.
- Osborne, P. 1984. Bird numbers and habitat characteristics in farmland hedgerows. *Journal of Applied Ecology* 21: 63-82.
- Osborne, P. 1985. Some effects of Dutch elm disease on the birds of a Dorset dairy farm. *Journal of Applied Ecology* 22: 681-691.
- Overmars, W. 1986. Houtwallen aan de wandel. In: P. Opdam, T.A.W. van Rossum, T.C. Coenen (red.), *Ecologie van kleine landschapselementen*. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum; 77-84.
- Patterson, I.J. 1980. Territorial behaviour and the limitation of population density. *Ardea* 68: 53-62.
- Ricklefs, R.E. 1987. Community diversity: Relative roles of local and regional processes. *Science* 235: 167-171.
- Saris, F.J.A. 1984. Lijnvormige landschapselementen: belangrijke onderdelen van een ecologische infrastructuur. *Landschap* 1: 91-108.
- Scharenburg, C.W.M. van 1987. Broedvogels van opgaande landschapselementen in Zuidwest-Groningen. *Landschap* 2: 94-106.
- Tanis, J.J.C. & M.F. Mörzer Bruyns 1971. De vogelbevolking van de Groeningse en Vortumse Bergjes en het aangrenzende Maasheggenlandschap. *De Levende Natuur* 74: 51-56.
- Wiens, J.A., J.T. Rotenberry & B. van Horne 1987. Habitat occupancy patterns of North American shrubsteppe birds: the effects of spatial scale. *Oikos* 48: 132-147.
- Wijland, F. van 1986. Natuurtechniek in de landinrichting: een betere toekomst voor kleine landschapselementen? In: P. Opdam, T.A.W. van Rossum, T.C. Coenen (red.), *Ecologie van kleine landschapselementen*. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum; 67-74.
- Yahner, R.H. 1983. Seasonal dynamics, habitat relationships, and management of avifauna in farmstead shelterbelts. *Journal Wildlife Management* 47, 1: 85-104.

Bijlage 1: Waarden van de landschapsvariabelen per proefvlak

proefvlak:	(1)	(2)	(3)	(3)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)	(11)	(12)	(13)	(14)	(15)	(16)	(17)	(18)	(19)	(20)	(21)
1 lb	10	16	77	9	1	1	155	-	1150	175	-	.8	.1	2	-	-	1	1	84.1	0.6	0.5
2 lc	10	1	92	14	1	5	200	75	350	-	100	.9	.3	3	-	-	1	1	37.5	0.5	0.2
3 ld	27	16	73	3	-	1	31	1025	1425	275	175	4.0	1.1	8	225	-	1	1	40.5	1.9	0.8
4 2a	10	68	27	-	1	2	241	-	1225	75	175	.3	-	1	350	-	-	1	100.0	0.6	0.6
5 2b	11	25	40	-	1	4	450	850	275	200	100	3.3	1.7	7	-	1	-	1	11.9	1.9	0.2
6 2c	4	2	85	10	-	4	249	-	2550	-	-	-	-	-	175	-	1	1	100.0	1.0	1.0
7 2d	11	65	28	6	1	1	50	650	1250	450	125	5.6	1.5	6	325	-	1	1	32.7	2.2	0.7
8 3b	8	6	54	5	3	3	180	1200	800	-	-	30.0	5.0	4	-	-	1	-	6.0	5.3	0.3
9 3c	40	48	37	-	1	3	344	125	50	175	-	21.0	-	7	-	1	-	1	100.0	0.1	0.1
10 3d	5	21	44	2	1	2	230	1300	1025	100	-	31.0	2.2	12	-	1	-	1	17.0	2.7	0.5
11 4a	16	-	62	6	1	2	171	775	1250	-	-	33.0	1.7	6	275	1	-	1	22.7	2.2	0.5
12 4b	16	21	53	-	1	1	72	900	275	400	125	18.5	2.9	7	-	1	-	1	9.9	3.2	0.3
13 4c	66	23	53	2	-	1	80	525	200	175	-	27.0	2.1	9	-	1	-	1	6.7	2.3	0.2
14 4d	12	10	56	3	2	-	25	975	825	150	-	42.0	2.6	6	-	1	-	1	13.0	3.0	0.4
15 5a	33	15	79	-	1	-	30	300	400	275	-	19.0	.6	7	-	1	-	1	31.0	0.9	0.3
16 5b	10	4	78	-	-	-	1050	1575	325	-	25.0	3.2	5	100	1	-	-	-	19.2	4.0	0.8
17 5c	52	50	33	-	1	-	75	100	900	75	-	29.0	-	5	-	-	1	-	100.0	0.4	0.4
18 5d	25	43	12	-	1	2	200	325	650	500	-	6.0	0.5	6	500	-	-	-	47.9	1.0	0.5
19 6a	16	2	80	-	-	3	300	450	125	-	-	17.5	2.2	9	-	-	-	1	2.2	2.3	0.1
20 6b	19	7	63	-	3	1	126	800	475	350	150	20.0	3.1	9	150	-	1	1	11.2	3.5	0.4
21 6c	19	14	48	2	-	1	216	1750	400	600	350	22.0	4.6	15	-	-	1	-	10.5	5.1	0.5
22 6d	6	7	57	-	4	1	65	1150	750	350	-	15.0	4.2	7	-	-	-	1	9.5	4.6	0.4
23 7a	8	60	18	-	3	1	315	750	75	-	125	5.2	3.5	4	75	-	-	-	2.2	3.6	0.1
24 7b	5	46	15	3	-	4	440	1150	225	850	100	14.5	6.5	5	225	-	-	-	6.7	7.0	0.5
25 7c	11	11	72	38	-	1	60	600	300	1150	-	2.5	1.8	2	-	-	1	-	24.4	2.4	0.6
26 7d	28	8	84	-	1	3	234	550	75	250	50	5.0	.5	6	-	-	-	-	23.1	0.7	0.2
27 8a	50	30	38	-	3	1	180	675	200	100	175	12.0	2.0	4	-	-	-	-	8.7	2.2	0.2
28 8b	9	5	87	-	3	3	280	-	1850	-	250	11.0	-	4	-	-	1	-	100.0	0.8	0.8
29 8d	9	6	64	-	-	1	108	800	675	700	175	9.5	2.6	3	-	-	1	-	19.3	3.2	0.6
30 9a	11	7	62	8	-	-	1500	1050	375	-	31.5	1.5	8	100	1	-	-	-	27.5	2.1	0.6
31 9b	60	55	17	6	-	2	81	900	150	-	-	17.5	3.1	7	-	1	-	-	1.9	3.2	0.1
32 9c	6	4	76	2	1	1	90	1000	1575	225	-	10.0	2.1	4	375	-	1	-	25.5	2.8	0.7
33 9d	188	5	74	-	3	5	432	500	225	100	50	1.3	1.4	2	-	1	-	-	9.7	1.5	0.2
34 10a	24	5	81	7	1	3	232	350	675	525	-	24.0	1.4	4	100	1	-	-	25.5	1.9	0.5
35 10b	50	13	76	16	4	1	159	600	475	300	-	5.0	1.2	5	75	1	-	-	20.5	1.5	0.3
36 10d	5	-	77	5	2	5	485	700	825	500	-	5.0	2.6	4	75	-	1	-	16.9	3.1	0.5
37 11a	125	11	50	3	4	-	145	875	200	750	-	9.0	2.1	4	-	1	-	-	15.3	2.5	0.4
38 11b	15	-	80	-	-	-	625	250	225	350	9.0	4.5	4.5	3	250	-	-	-	6.8	4.8	0.3
39 11c	26	2	68	10	-	-	615	275	875	250	15.0	2.3	5	-	-	-	-	-	19.6	2.9	0.6
40 11d	4	22	53	3	4	-	135	1300	600	1100	-	12.0	4.7	6	175	-	1	-	12.6	5.4	0.7
41 1a	4	25	61	9	-	1	80	1075	1900	-	600	3.4	1.9	6	-	-	1	1	34.5	2.9	1.0
42 3a	6	10	84	6	-	1	167	-	3550	-	-	19.6	-	3	-	1	1	1	100.0	1.4	1.4
43 8c	16	9	60	25	-	1	105	400	2350	275	175	4.7	.6	4	-	-	1	-	65.1	1.7	1.1
44 10c	3	14	72	1	2	-	85	50	1925	450	75	5.5	-	4	-	-	1	-	100.0	1.0	1.0

- (1) grootte grootste open ruimte
- (2) percentage maïs
- (3) percentage gras
- (4) percentage extensief grasland
- (5) aantal woonhuizen
- (6) aantal boerderijen
- (7) noklengte
- (8) bosrandlengte
- (9) lengte aan echte houtwallen
- (10) '' '' bosstroken
- (11) '' '' singels en bomenrijen
- (12) oppervlakte bos in de omgeving
- (13) '' bos in proefvlak
- (14) aantal bosjes in de omgeving
- (15) lengte aan hakhoutwallen
- (16) ligging op de stuwwal
- (17) '' in de maten
- (18) '' in het Noordwesten
- (19) percentage van het oppervlak opgaande begroeiing dat uit houtwallen bestaat
- (20) totale oppervlakte opgaande begroeiing
- (21) totale oppervlakte aan houtwallen

Bijlage 2: Aantal territoria per 100 ha landschap in het Twentse onderzoekgebied

1: N = 44, totaal 1000 ha landschap. 2: N = 4, totaal 100 ha houtwallengebied.

		1	2			1	2
Wilde eend	029	2.0	2.5	Tjiftjaf	181	20,4	32,3
Wespendief	045	0.05*	+	Fitis	182	6,9	10,5
Havik	051	0.1-0.45	+	Goudhaantje	183	0.4	-
Sperwer	052	0.30	+	Vuurgoudhaantje	184	0.0	-
Buizerd	053	1.0-1.3	0.5	Grauwe vliegenvanger	185	9.3	8.5
Torenvalk	056	0.38	+	Bonte Vliegenvanger	186	3,7	1,8
Boomvalk	058	0.33	1.3	Staatmees	188	3.6	4.0
Patrijs	061	1.1	0.5	Glanskop	189	3.2	3.5
Fazant	063	3.2	7.3	Matkop	190	2.3	3.8
Waterhoen	067	0.1	-	Kuifmees	191	0.4	-
Scholekster	070	1.0	2.0	Zwarte mees	192	0.2	-
Kievit	078	6.5	4.0	Pimpelmees	193	16.1	22.5
Houtsnip	089	0.6*	0.3*	Koolmees	194	25.2	35.8
Grutto	090	0.8	-	Boomklever	195	0.3	1.0
Wulp	093	1.6	1.8	Boomkruiper	196	4.5	5.3
Tureluur	095	0.3	-	Wielewaal	197	1.5	4.3
Holenduif	114	4.5	3.5	Vlaamse gaai	200	4.5	3.5
Houtduif	115	20,5	23,5	Ekster	201	3,1	2,8
Turkse tortel	116	1.4	0,8	Kauw	203	9.0	1.0
Tortelduif	117	3.0	7.5	Zwarte kraai	205	5.0	3.8
Koekoek	118	0.9	2.8	Spreeuw	208	23.7	16.0
Steenuil	120	0.5*	1.3*	Huismus	209	16.5	11.0
Bosuil	121	1.0	1.3	Ringmus	210	11.2	6.0
Ransuil	122	0.55	2.3	Vink	211	31.8	30.0
Groene specht	129	0.33*	-	Groenling	214	0.1	-
Zwarte specht	130	0.35*	-	Kneu	217	1.3	1.3
Grote bonte specht	131	3.9	4.3	Goudvink	221	0.2	-
Kleine bonte specht	132	0.7	0.5	Appelvink	222	1.5	2.0
Veldleeuwerik	135	1.1	0.3	Geelgors	225	5.1	11.3
Boerenzwaluw	138	10.0	6.0	Kwartel	062	0.1	-
Huiswaluw	139	5.4	1.0	Kerkuil	119	0.2	-
Boompieper	141	1.2	1.0	Grote gele kwikstaart	147	0.05	-
Witte kwikstaart	148	6.4	5.0	Totaal		429.1	481.2
Winterkoning	152	7.7	11.3	Aantal soorten		81	65
Heggemus	153	5.9	6.8				
Roodborst	154	17.0	19.5	* geen reële dichtheid			
Nachtegaal	155	1.9	6.5				
Zwarte roodstaart	157	1.8	1.0				
Gebr. roodstaart	158	8.1	12.8				
Merel	163	31.4	32.8				
Zanglijster	165	6.2	10.8				
Grote lijster	167	3.5	3.0				
Bosrietzanger	172	1.5	1.0				
Kleine karekiet	173	0.05	-				
Spotvogel	175	2.1	1.0				
Braamsluiper	176	0.5	1.8				
Grasmus	177	6.6	8.8				
Tuinfluit	178	32.8	47.0				
Zwartkop	179	8.7	13.8				
Fluiter	180	0.3	-				

Bijlage 3: Totaal aantal vogels per groep per proefvlek. B_ staat voor 'in bos' O_ staat voor 'op erven' enz.

B_BVOGEL	O_BVOGEL	E_BVOGEL	R_BVOGEL	O_SVOGEL	F_SVOGEL	B_IVOGEL	O_IVOGEL	F_IVOGEL	B_HWVOGE	O_HWVOGE	E_HWVOGE	B_RVOGEL	O_RVOGEL
0.8	5.5	0.3	0.0	2.3	1.5	0.5	22.8	7.0	0.5	13.8	0.3	0.0	6.0
0.0	2.0	0.5	0.0	1.0	2.3	0.0	14.5	22.8	0.0	6.5	1.5	0.0	3.3
16.3	6.3	0.0	2.8	2.3	0.0	14.0	25.0	2.5	4.0	21.8	0.3	0.8	6.8
0.0	1.5	0.0	0.0	0.8	0.5	0.0	11.3	3.8	0.0	4.5	0.3	0.0	3.3
7.0	0.8	3.3	0.5	0.5	5.0	17.5	13.8	26.8	3.3	6.3	3.3	1.0	4.3
0.0	6.0	1.3	0.0	4.0	0.8	0.0	47.3	9.0	0.0	18.8	1.3	0.0	5.0
12.8	2.0	0.8	2.5	1.0	0.8	15.5	12.5	3.8	2.8	12.8	1.0	1.0	7.8
19.5	1.3	7.3	2.3	4.0	2.5	31.0	8.3	27.0	6.8	0.5	2.8	0.0	2.0
1.5	4.0	1.5	0.5	1.0	2.0	4.5	15.0	16.8	0.5	6.5	3.0	0.0	3.5
18.8	6.0	1.8	7.0	1.0	0.0	23.3	22.0	12.5	9.0	7.5	1.5	0.8	4.5
11.0	1.5	1.5	2.3	0.0	0.3	17.3	4.8	9.0	3.5	9.0	0.5	1.0	2.5
14.0	0.5	0.0	2.8	0.3	0.0	14.8	8.0	4.5	4.5	8.3	0.3	0.8	3.5
7.8	1.0	0.0	2.3	0.8	0.0	11.0	6.0	1.0	3.0	4.0	0.5	1.0	0.8
21.0	4.3	1.3	1.8	1.3	0.0	29.8	15.8	5.3	5.5	7.3	0.8	1.5	4.0
2.5	1.0	0.0	1.5	1.5	1.0	5.3	8.8	5.5	1.0	2.5	0.8	0.3	2.5
12.5	4.8	0.0	0.0	1.5	0.0	13.5	14.0	0.0	4.5	9.8	0.0	0.8	5.5
0.3	4.0	0.0	0.3	2.3	0.5	0.3	24.5	3.3	0.8	16.3	1.0	0.0	5.8
5.3	6.0	0.3	0.3	1.5	2.5	5.3	17.8	12.0	2.5	23.0	0.8	0.0	4.5
6.8	0.5	0.0	1.0	0.5	0.5	14.3	2.0	9.8	2.0	1.8	0.5	1.3	1.8
8.5	2.5	1.0	2.8	2.3	1.5	12.0	20.3	15.3	1.5	5.0	1.5	1.5	4.0
21.8	3.5	3.0	6.3	4.0	1.3	35.8	17.3	7.8	8.0	6.0	1.5	1.0	4.8
12.3	6.0	3.3	2.5	0.8	0.5	17.3	15.3	15.5	1.3	1.0	1.5	1.5	3.8
8.0	2.8	1.3	1.8	0.0	0.8	18.3	6.5	8.8	11.8	9.3	2.5	0.5	3.5
26.5	0.3	0.0	2.5	0.0	0.0	29.8	7.0	10.0	11.8	1.8	0.8	0.8	2.5
14.8	13.5	1.0	1.8	4.8	0.0	16.0	44.3	5.8	2.5	12.8	0.5	0.8	7.3
4.0	0.8	0.0	1.0	0.3	1.0	9.8	7.3	9.8	1.8	0.8	0.0	0.5	3.3
8.3	1.3	1.5	2.0	0.3	1.3	20.3	9.5	10.0	5.0	3.0	1.3	0.3	4.8
0.0	5.8	0.0	0.0	1.3	2.0	0.0	31.0	16.0	0.0	21.0	3.0	0.0	5.5
17.0	4.8	0.3	5.0	0.3	0.0	21.0	10.3	2.0	5.8	8.8	0.0	0.5	4.8
26.3	2.8	0.0	2.5	4.3	0.0	29.8	9.0	0.0	9.8	10.5	0.0	1.0	2.3
9.8	1.3	0.0	3.3	0.3	0.0	21.8	1.8	5.5	4.3	1.3	0.5	0.5	1.0
19.0	6.8	0.3	5.3	7.0	0.0	25.3	25.0	3.3	8.0	15.8	1.0	0.5	5.0
3.0	0.3	0.5	1.5	0.0	0.5	11.5	3.3	21.3	2.8	3.0	3.5	0.0	2.3
7.3	1.5	0.3	0.8	2.3	0.0	8.8	19.0	13.0	3.3	7.8	1.0	0.8	3.0
7.3	2.5	1.8	1.8	1.5	1.5	18.5	17.8	12.3	4.0	4.5	0.5	0.0	5.0
11.5	4.3	4.0	4.0	4.8	2.3	20.3	24.8	21.8	2.0	9.8	2.8	1.5	3.0
18.0	7.3	3.5	2.8	1.3	2.0	22.0	17.5	17.0	3.0	5.0	6.5	2.5	4.8
26.8	1.0	0.0	4.0	0.3	0.0	24.5	4.5	0.0	11.8	5.8	0.0	1.3	3.8
22.5	8.5	0.0	5.3	5.3	0.0	16.0	15.8	0.0	6.8	31.3	0.0	1.5	5.8
20.5	4.8	4.5	8.0	0.0	1.0	30.8	8.8	15.0	9.8	10.8	2.0	1.8	4.8
16.5	4.3	0.0	2.8	1.3	0.0	15.3	19.5	0.8	3.0	14.0	0.0	1.0	4.5
0.0	6.8	0.0	2.8	-1.5	0.0	0.0	38.3	1.5	0.0	16.8	0.0	0.0	4.0
5.0	24.8	1.0	0.5	11.0	1.0	4.0	50.0	6.8	1.3	29.0	2.0	0.0	6.8
3.3	17.5	3.8	1.0	8.3	0.3	3.0	43.5	9.0	0.5	22.3	1.3	0.0	7.8
475.0	193.8	50.3	99.0	86.8	36.8	648.8	760.5	409.8	173.3	437.0	53.5	29.5	184.5

BOSTOT	HWALTOT	ERTTOT	RANDTOT	WEIDVOG	PREDATOR	REST	TOTPRVL
1.8	44.3	20.0	6.0	2.5	0.8	1.0	76.3
0.0	24.0	60.5	3.8	2.0	0.3	0.0	90.5
37.3	56.3	10.0	7.8	3.5	1.0	2.0	117.8
0.0	20.0	24.5	3.5	3.5	0.3	0.0	51.8
31.3	22.3	88.5	5.3	2.0	1.3	0.0	150.5
0.0	77.3	57.0	5.0	1.3	0.8	0.0	141.3
35.5	29.3	14.8	8.8	1.3	0.8	0.0	90.3
63.8	16.0	57.8	2.0	0.0	2.3	0.0	141.8
8.5	26.5	73.8	3.5	4.5	2.0	1.0	119.8
60.0	38.5	38.5	5.3	0.0	4.0	1.0	147.3
35.8	15.3	28.0	3.5	1.5	0.5	0.0	84.5
39.8	18.0	14.3	4.3	1.5	0.8	0.0	78.5
24.5	13.8	6.0	2.0	1.0	0.3	0.0	47.5
58.0	30.0	11.8	5.5	2.5	2.0	1.0	110.8
10.3	14.3	16.0	2.8	3.3	1.3	0.0	47.8
30.5	30.0	0.5	6.3	0.3	2.0	0.0	69.5
1.5	48.0	13.8	5.8	8.3	0.3	2.0	79.5
13.3	48.8	30.5	4.5	3.3	0.8	0.0	101.0
25.0	4.8	28.8	3.5	4.3	2.8	0.0	69.0
29.8	33.0	35.3	5.5	1.8	1.5	0.8	107.5
75.3	34.8	18.5	6.8	0.3	2.0	2.0	139.5
33.8	23.0	38.3	5.3	0.0	1.5	0.0	101.8
39.8	18.5	42.5	4.0	5.0	0.5	1.0	111.3
72.3	9.5	31.5	3.5	0.0	1.5	0.0	118.3
37.0	80.8	11.3	8.0	0.5	1.5	1.5	140.5
17.5	9.5	36.8	3.8	13.5	0.3	1.0	82.3
37.3	14.0	37.0	5.0	10.0	0.5	1.0	104.8
0.0	59.0	53.5	5.5	1.5	0.5	0.0	120.0
49.8	24.0	13.0	5.3	1.3	1.5	0.0	94.8
72.8	26.5	4.0	3.3	0.0	3.3	0.0	109.8
41.5	4.5	18.0	1.5	1.0	0.8	0.0	67.3
60.3	55.8	23.5	5.8	3.8	0.8	0.0	149.8
24.5	6.5	58.8	2.3	3.8	1.0	0.0	96.8
22.5	33.5	48.0	4.3	0.3	1.5	0.0	110.0
31.5	26.3	58.8	5.5	3.8	0.8	1.0	127.5
40.8	43.5	76.3	4.5	0.0	1.5	0.0	166.5
56.8	31.0	61.0	7.3	2.0	2.8	0.0	160.8
75.0	11.5	1.0	5.0	1.5	1.3	1.0	96.3
50.5	61.8	1.3	7.3	1.3	1.3	3.0	126.3
73.8	24.5	49.8	7.8	0.0	1.0	0.0	156.8
39.5	37.5	5.8	5.5	2.0	0.5	1.0	91.8
2.8	64.3	8.3	4.0	0.3	2.3	0.5	82.3
10.8	121.5	16.5	7.3	4.0	4.0	0.0	164.0
7.8	94.5	32.3	7.8	0.0	1.8	1.0	145.0

Verdeling van de aantallen bosvogels (B), soorten met een voorkeur voor bos (S), in-differenten (I), houtwalvogels (HW), erf-vogels (E), randvogels (R) en weidevogels (W) over bos, houtwallen en erven.

	In bos	in hout-wallen	op erven	open gebied	totaal
B	475.0	193.8	50.3	-	719.0
S	99.0	86.8	36.8	-	222.5
I	648.8	760.5	409.8	+	1819.0
HW	173.3	437.0	53.5	+	663.8
E	83.3	48.0	825.0	+	956.3
R	+	+	+	220.0	220.0
W	-	-	-	103.5	103.5
OV	+	+	+	+	82.1
TOT	1508.8	1526.0	1381.3	323.5	4786.0

Zelfde verdeling, maar nu in procenten.

	In bos	in hout-wallen	op erven	open gebied	totaal
B	10	4	1	-	15
S	2	2	1	-	5
I	14	16	9	+	38
HW	4	9	1	+	14
E	2	1	17	+	20
R	+	+	+	5	5
W	-	-	-	2	2
OV	+	+	+	+	1
TOT	32	32	29	7	100 %

Bijlage 4: Totaal aantal vogelsoorten per groep en per proefvlak.

BOSS	HWALS	INDIFS	RANDS	WEIDES	ERFS	PREDATOR	REST	TOTS
13	4	7	7	3	8	1	1	46
7	3	6	5	2	9	0	0	33
18	4	7	7	3	6	1	2	47
6	3	6	6	3	8	0	0	33
11	3	8	6	2	9	1	0	41
10	4	8	6	1	10	1	0	42
16	4	7	8	2	7	1	0	47
17	3	8	3	0	9	2	0	42
8	3	8	4	3	10	2	1	39
20	3	7	4	0	10	4	1	49
14	4	7	5	2	8	1	0	41
14	4	7	6	1	7	1	0	41
15	5	8	2	1	7	0	0	39
15	3	7	4	2	5	2	1	39
10	2	6	3	3	5	1	0	31
13	4	6	7	1	1	2	0	37
10	4	7	7	5	7	0	2	42
12	4	8	6	3	7	1	0	43
13	3	5	6	3	7	3	0	42
14	3	7	6	3	7	2	1	44
20	2	7	5	1	4	2	2	46
17	3	7	6	0	5	2	0	41
11	5	8	6	4	5	1	1	42
17	2	8	7	0	9	2	0	46
16	3	8	8	2	4	2	2	45
11	2	8	6	5	8	0	1	42
13	4	8	6	5	9	1	1	48
10	6	7	7	2	8	1	0	42
16	4	7	6	3	6	2	0	45
14	4	6	5	0	4	3	0	37
14	3	7	2	1	5	1	0	34
18	5	7	7	3	9	1	0	52
9	3	7	3	3	9	1	0	35
12	5	7	5	1	9	2	0	42
13	2	8	5	3	7	1	1	41
16	4	8	6	0	10	2	0	46
18	5	7	5	2	7	3	0	47
16	4	7	7	2	2	1	1	41
17	4	8	8	2	2	1	3	44
17	3	8	7	0	8	1	0	44
14	4	7	7	2	4	1	1	41
11	5	7	5	1	7	2	1	40
19	5	8	9	3	5	4	0	56
18	5	7	7	0	8	2	1	50

Bijlage 5: Procentuele verdeling van een aantal soorten over erven (1), bos (2) en houtwallen (3)

	1	2	3
BRAA	0	30	70
ZWKR	0	35	65
ZWSP	0	50	50
GRAM	1	3	95
GEGO	1	5	94
GBSP	1	63	36
WIEL	1	65	34
MATK	1	67	32
GAAI	2	57	41
APVI	3	71	26
TUIN	4	36	60
NACH	4	49	46
TORT	5	37	57
TJIF	5	46	49
BOSR	6	11	83
GLAN	6	76	18
BOKR	7	48	45
ROOD	7	64	29
FITI	8	71	20
ZWKO	9	59	32
WINT	10	71	18
HOUD	14	47	39
ZANG	17	45	39
EKST	18	32	51
PIMP	20	34	46
KOOL	21	32	47
STME	24	53	24
GRVL	27	34	39
MERE	30	29	41
VINK	31	34	35
GEKR	32	18	50
SPOT	34	32	34
HEGM	38	24	39
HOLD	41	31	28
BOVL	62	37	1
SPRE	70	19	11
KAUW	79	19	2
RIMU	83	3	14
WIKW	100	0	0

Bijlage 6: Aantallen per soort in paren per ha bos (1) en houtwallen (2), aantallen in paren per km bosrand (3) en houtwal (4). In kolom (5) staat de verhouding tussen 1 en 2 en in kolom (6) tussen 3 en 4.

	1	2	3	4	5	6
HOLENDUIF	0.17	0.62	0.51	0.25	0.28	2.06
HOUTDUIF	1.24	4.01	3.62	1.60	0.31	2.26
TORTELUIF	0.16	0.99	0.48	0.40	0.17	1.21
GROTE BONTE SPECHT	0.32	0.71	0.93	0.28	0.45	3.26
WINTERKONING	0.74	0.73	2.16	0.29	1.00	7.33
HEGGEMUS	0.17	1.13	0.51	0.45	0.16	1.14
ROODBORST	1.42	2.51	4.15	1.01	0.56	4.12
NACHTEGAAL	0.14	0.51	0.40	0.20	0.27	1.98
GEKRAAGDE ROODSTAART	0.19	2.15	0.57	0.86	0.09	0.66
MEREL	1.18	6.61	3.47	2.65	0.18	1.31
ZANGLIJSTER	0.39	1.67	1.13	0.67	0.23	1.70
SPOTVOGEL	0.08	0.32	0.22	0.13	0.24	1.72
GRASMUS	0.03	3.25	0.09	1.30	0.01	0.07
TUINFLUITER	1.57	10.3	4.60	4.15	0.15	1.11
ZWARTKOP	0.69	1.47	2.01	0.59	0.47	3.42
TJIFTJAF	1.27	5.26	3.72	2.10	0.24	1.77
FITIS	0.67	0.78	1.97	0.31	0.86	6.30
GRAUWE VLIEGENVANGER	0.41	1.84	1.19	0.73	0.22	1.62
BONTE VLIEGENVANGER	0.17	0.02	0.49	0.01	7.22	52.87
STAARTMEES	0.25	0.53	0.72	0.21	0.47	3.43
GLANSKOP	0.33	0.30	0.96	0.12	1.10	8.06
MATKOP	0.21	0.42	0.61	0.17	0.49	3.61
PIMPELMEEES	0.73	3.87	2.14	1.55	0.19	1.38
KOOLMEES	1.07	6.22	3.14	2.49	0.17	1.26
BOOMKRUIPER	0.28	1.05	0.83	0.42	0.27	1.98
WIELEWAAL	0.15	0.34	0.43	0.14	0.42	3.09
VLAAMSE GAAI	0.32	0.92	0.94	0.37	0.35	2.55
EKSTER	0.13	0.79	0.37	0.32	0.16	1.16
ZWARTE KRAAI	0.22	1.60	0.64	0.64	0.14	1.00
VINK	1.39	5.62	4.07	2.25	0.25	1.81
APPELVINK	0.14	0.21	0.41	0.08	0.68	4.95

Bijlage 7: Correlaties tussen de landschapsvariabelen onderling en tussen landschapsvariabelen en de vogelvariabelen

OPPBOSLN	1									
BOSRANLN	2	0.7608								
TOTLYNLN	3	-0.1737	-0.2728							
BOSOMGLN	4	0.4131	0.4532	-0.1237						
OPENRLN	5	-0.0740	0.1953	-0.5135	0.1155					
STUWWAL	6	0.0661	0.1708	-0.2347	0.4519	0.3687				
MATEN	7	-0.2885	-0.3225	0.5644	-0.3390	-0.4059	-0.5653			
NWEST	8	-0.1672	-0.2293	-0.0501	-0.0270	-0.1868	0.2130	-0.0199		
NOKLLN	9	-0.2003	-0.2290	-0.2201	-0.2803	-0.0049	-0.0756	0.1503	0.1653	
		1	2	3	4	5	6	7	8	

kenmerken met betrekking tot de hoeveelheid bebouwing

BOERDLN	1	1.0000								
WOONHLN	2	0.0333	1.0000							
NOKLLN	3	0.6958	0.3738	1.0000						
		1	2	3						

landschapstypen en grondgebruik

STUWWAL	1	1.0000								
MATEN	2	-0.5653	1.0000							
NWEST	3	0.2130	-0.0169	1.0000						
EXTENSLN	4	0.0248	0.3301	-0.0085	1.0000					
GRASLN	5	0.0496	0.3013	0.1125	0.2153	1.0000				
MAISLN	6	0.0312	-0.0896	0.0558	-0.1875	-0.7242	1.0000			
		1	2	3	4	5	6			

lijnvormige begroeiingen

TOTLYNLN	1	1.0000								
WALECHTL	2	0.8620	1.0000							
HAKWALLN	3	0.2640	0.2335	1.0000						
LNBOSSSTR	4	0.2238	-0.1041	0.1412	1.0000					
LNSINGEL	5	0.0990	-0.0716	-0.0397	0.0345	1.0000				
		1	2	3	4	5				

	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)
OPPBOSLN	0.8348	0.8090	0.8384	-0.2746	-0.4206	-0.3999	0.0004	-0.3953	-0.0903	-0.2409
BOSRANLN	0.8847	0.8287	0.9090	-0.2133	-0.3563	-0.2979	0.0834	-0.1273	-0.0705	-0.2074
TOTLYNLN	-0.0520	-0.0810	-0.2267	0.6185	0.7435	0.6288	0.6094	-0.3887	-0.2637	-0.2688
BOSOMGLN	0.4359	0.4583	0.4477	-0.1021	-0.2208	-0.1889	-0.0350	-0.2890	-0.1916	-0.3203
OPENRLN	0.0116	-0.0014	0.1121	-0.3097	-0.3947	-0.2829	-0.3151	0.5276	0.0457	0.0164
STUWWAL	0.1159	0.1757	0.2075	-0.3000	-0.2714	-0.2733	-0.3865	-0.1528	-0.0087	-0.0130
MAISLN	-0.0456	-0.1181	-0.0163	-0.0683	-0.0079	-0.0454	-0.0289	0.1757	0.1228	0.1144
MATEN	-0.2820	-0.1843	-0.3779	0.5566	0.6062	0.5608	0.4638	-0.0855	0.0451	0.0115
GRASLN	-0.1353	-0.0076	-0.1680	0.1886	0.2376	0.1216	0.2097	-0.0647	-0.1518	-0.1243
EXTENSLN	0.0615	0.0830	-0.0251	0.3875	0.3208	0.2959	0.1741	-0.2727	-0.0740	-0.1229
NWEST	-0.2397	-0.2032	-0.2160	-0.1700	0.0047	-0.1265	-0.2093	0.0373	0.1253	0.1001
NOKLLN	-0.3427	-0.2815	-0.2137	-0.1916	0.0481	-0.2267	-0.3112	0.1486	0.8649	0.8577
BOERDLN	-0.3091	-0.3109	-0.1835	-0.4082	-0.1200	-0.3044	-0.5055	0.0448	0.5943	0.6485
WOONHLN	-0.0505	0.0025	0.0471	-0.0501	0.0041	-0.2450	-0.0194	0.0624	0.6321	0.5981
WALECHTL	-0.2267	-0.2081	-0.3675	0.5401	0.6127	0.5474	0.3925	-0.3257	-0.1891	-0.1862
HAKWALLN	0.1456	0.0119	0.1105	-0.0097	0.0244	0.2162	0.1316	-0.0999	-0.1520	0.0077
LNBOSSSTR	0.4426	0.2796	0.3873	0.1521	0.2075	0.1089	0.4901	-0.1341	-0.1311	-0.2060
LNSINGEL	0.0205	0.0267	-0.0352	-0.1178	0.0207	0.1274	0.1841	0.2340	-0.1199	-0.1037

(1)=ln bosvogels in bos

(2)=ln soorten met een voorkeur voor bos in bos

(3)=ln indifferenten in bos

(4)=ln bosvogels in houtwallen

(5)=ln indifferenten in houtwallen

(6)=ln houtwalvogels in houtwallen

(7)=ln randvogels

(8)=ln weidevogels

(9)=ln indifferenten op erven

(10)= ln erfvogels op erven

Bijlage 8: Regressiemodellen. Onder constante en (n) staan, per y-variabele van boven naar beneden: de regressie-coëfficiënt, de standaardafwijking en de t-waarde. R^2 =regressie-kwadraatsom in procenten van de totale kwadraatsom. $VV\%$ =percentage verklaarde variantie. VR =variance ratio (F-toetswaarde).

Y-variabelen (steeds in y)	X-variabelen (steeds in x tenzij gemerkt met een *)											VV%	R ²	VR	
	Constante	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)				(11)
B in bos + 1	-2,54 0,83 -3,08	0,92 0,21 4,33	0,43 0,06 7,54	0,36 0,11 3,33									87	88	12,9
S in bos + 1	0,77 0,27 2,80	0,81 0,21 3,55	0,24 0,06 4,16	-0,32 0,14 -2,27									77	79	11,3
I in bos + 1	0,05 0,23 0,20	0,69 0,21 4,14	0,43 0,06 7,64										87	88	18,9
B in houtwallen	0,06 1,16 0,05	-0,12* 0,07 -1,74	0,40 0,17 2,38					0,62* 0,26 2,41	-0,22* 0,07 -3,03				53	57	12,9
I in houtwallen	-0,56 0,70 -0,80	-0,41 0,13 -3,16	0,70 0,10 7,27										62	64	13,9
H in houtwallen	-0,98 0,92 -1,07	-0,21 0,06 -3,25	0,69 0,13 5,36										50	52	11,2
I op erven	0,14 0,22 0,62								0,35* 0,18 1,93	0,67 0,14 6,17	0,47 0,07 6,64		86	87	12,5
R	1,38 0,48	0,04 0,02 1,93	0,25 0,06 4,37			-0,25* 0,08 -2,98			-0,22* 0,08 -2,97				57	61	6,5
W	4,07 1,60 2,55	-0,75 0,21 -3,55	-0,43* 0,16 -2,36		0,62 0,17 3,76	-0,87* 0,26 -3,35							54	58	6,2
E	1,93 0,19 10,02	-0,27 0,09 -3,01						-0,21 0,11 -1,95	1,27 0,22 5,92	1,28 0,16 7,29	0,17 0,06 2,77		90	92	66,9
F soorten	0,95 0,28 3,36	0,16 0,07 2,54	0,05 0,02 2,59	0,17 0,04 4,76									58	61	21,1
B+S+I+W+P soorten	2,33 0,18 12,92	0,17 0,03 5,03	0,10 0,02 4,16										45	47	18,2
K soorten	0,66 0,31 2,41		0,17 0,04 4,03			-0,41* 0,07 -5,92							60	62	33,0
W soorten	0,33 0,23 1,41	-0,29 0,11 -2,72			0,39 0,07 5,33	-0,47* 0,13 -3,51							48	52	14,3
E soorten	0,91 0,14 6,50	-0,14 0,07 2,14							0,12 0,07 1,71	0,22 0,03 8,45			73	75	38,9
Posrand + 1	3,01 0,41 7,31	2,87 0,38 7,40											57	58	57,7
FIGUUR 14															
W in houtwallen	3,96 0,24 16,20	-0,63 0,22 -2,83											14	16	6,0
I in houtwallen	4,55 0,20 23,27	0,39 0,15 -3,30											19	21	10,9
B in houtwallen	2,90 0,27 10,70	-0,44 0,25 -1,45											5	8	3,4
FIGUUR 18:															
Koolmees in houtwallen	-4,01 0,26 -4,67		0,91 0,12 7,33										55	56	53,7
Merel in houtwallen	-1,72 1,00 -1,72		0,39 0,15 -4,11										27	29	16,9
Grasmus in houtwallen	-3,31 1,37 -2,41		0,70 0,20 3,52										21	23	12,4
Gekraagde toodstaart in houtwallen	-2,83 1,26 -2,24		0,56 0,16 3,21										18	20	10,3
Nachtegaal in houtwallen	-1,80 0,93 -1,94		0,30 0,13 2,26										9	11	5,1
Glanskop in houtwallen	-1,57 0,69 -2,27		0,27 0,10 2,68										13	15	7,2

Bijlage 8: vervolg.

	Constante	(1)	(1)-k	(2)	(2)-k	(3)	(3)-k	(11)	(11)-k	k	V.VZ	R ² _k	VR
FIGUUR 10:													
Ruinfluitter in bos + 1	0,22 0,26 0,86			-0,05 0,10 -0,51	1,02 0,20 4,99					4,0	74	75	62,5
Vink in bos + 1	0,14 0,19 0,76			0,08 0,07 1,06	0,73 0,15 4,95					4,0	83	84	107,2
Zwartkop in bos + 1	0,15 0,29 0,32			0,07 0,08 0,87	0,72 0,24 3,02					3,0	52	54	24,3
Glanskop in bos + 1	0,00 0,25 0,01			-0,00 0,06 -0,06	1,06 0,23 2,77					3,5	56	57	28,0
Markop in bos + 1	0,22 0,29 0,76			-0,11 0,11 -0,92	0,52 0,23 2,29					4,0	20	24	6,4
Zwarte specht in bos + 1	0,00 0,14 -0,01			0,05 0,05 1,44	-0,18 0,11 -1,59					4,0	1	6	1,3
Nachtegaal in bos + 1	0,00 0,32 0,01			0,02 0,12 0,15	0,12 0,25 0,47					4,0	1	5	1,1
FIGUUR 11:													
I in bos + 1	0,70 0,23 3,01	4,73	-4,2							0,7	81	82	93,6
B in bos + 1	0,70 0,22 3,16	4,72	-3,64	0,47 0,73 4,14						0,7	80	81	89,2
S in bos + 1	0,78 0,22 3,59	1,52	-0,74	0,46 0,72 3,30						0,7	49	51	21,3
FIGUUR 12:													
I in bos + 1	0,24 0,24 1,02			0,24 0,06 2,92	0,46 0,15 5,47					4,3	88	89	161,4
H in bos + 1	0,30 0,23 1,29			0,24 0,07 3,26	0,96 0,18 5,47					4,6	87	88	146,3
S in bos + 1	0,53 0,26 2,05			0,16 0,06 2,44	0,86 0,27 3,19					6,0	56	58	28,1
FIGUUR 17:													
I in houtwallen	-0,24 0,33 -0,29					0,61 0,12 4,90	0,77 0,56 1,39			7,4	53	55	24,8
H in houtwallen	1,49 1,59 0,88					0,19 0,27 0,71	1,11 0,48 2,29			6,6	44	46	17,8
B in houtwallen	2,45 2,05 1,20					-0,14 0,34 -0,42	1,56 0,53 2,93			6,4	47	49	19,7
FIGUUR 22:													
E op erven	1,62 0,26 6,30						0,67 0,07 7,14	0,37 0,21 1,78		4,6	74	75	63,1
I op erven	0,07 0,29 0,23						0,67 0,06 11,17			74	75	124,7	
E soorten	0,73 0,12 9,22						0,25 0,01 9,95			70	70	99,0	

- (1) = bosoppervlakte in ha + 1
- (2) = bosrandlengte in m + 1
- (3) = lengte aan houtwallen + 1 in m
- (4) = oppervlakte bos in de omgeving + 1 in ha
- (5) = grootte grootste open ruimte + 1 in ha
- (6) = ligging op de stuwwal
- (7) = ligging in de maten
- (8) = ligging in het noordwesten
- (9) = aantal boerderijen + 1
- (10) = aantal woonhuizen + 1
- (11) = noklengte + 1 in m

B = aantal bosvogel(s) (in paren per 100 ha of absoluut aantal soorten)
 S = aantal uit de groep soorten met een voorkeur voor bos (in paren per 100 ha of absoluut aantal soorten)
 I = aantal indifferenten (in paren per 100 ha of absoluut aantal soorten)
 H = aantal houtwalvogel(s) (" " " " " " " ")
 R = aantal randvogel(s) (" " " " " " " ")
 W = aantal weidevogel(s) (" " " " " " " ")
 E = aantal erfvogel(s) (" " " " " " " ")

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.

- 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
- 86/5 J.G.de Molenaar, Een literatuurstudie naar vogelsterfte door het opnemen van hagelkorrels. 16 p. f 4,-
- 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
- 86/11 H.N.Leys, Oecologische en vegetatiekundige aspecten van de holwortel (*Corydalis bulbosa*). 132 p. f 19,-
- 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.Beijs, Natuurwetenschappelijke aspecten van het machinaal plaggen van heide. 36 p. f 6,-
- 86/17 G.Visser, Verstoringen en reacties van overtijende 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. 58 p. f 8,50
- 86/21 G.P.Gonggrijp, Gea-objecten van Limburg. 287 p. f 34,-
- 87/1 W.O.van der Knaap & H.F.van Dobben, Veranderingen in de epifytenflora van Rijnmond sinds 1972. 36 p. f 6,-
- 87/2 A.van Winden, G.Rijsdijk, A.Schotman & J.Philippona, Ruimtelijke relaties via vogels in het Strijper-Aangebied gedurende broedtijd en zomer. 97 p. f 14,50
- 87/3 F.J.J.Niewold, De korhoenders van onze heideterreinen: verleden, heden en toekomst. 32 p. f 5,-
- 87/4 H.Koop, Het RIN-bosecologisch informatiesysteem; achtergronden en methoden. 47 p. f 7,50
- 87/5 K.Kersting, Zuurstofhuishouding van twee poldersloten in de polder Demmerik. 63 p. f 11,-
- 87/6 G.F.Willemsen, Bijzondere plantesoorten in het nationale park de Hoge Veluwe; voorkomen en veranderingen. 92 p. f 13,50
- 87/7 M.J.Nooren, Het verleden van de houtwallen in het nationale park de Hoge Veluwe. 23 p. f 5,-
- 87/8 G.Groot Bruinderink, D.Kloeg & J.Wolkers, Het beheer van de wilde zwijnen in het Meinweggebied (Limburg). 100 p. f 14,50
- 87/9 K.S.Dijkema, Selection of salt-marsh sites for the European network of biogenetic reserves. 30 p. f 5,50
- 87/10 P.Doelman, M.Fredrix & H.Schmiermann, Microbiologische afbraakprocessen als saneringsmethode van met bestrijdingsmiddelen verontreinigde gronden. 225 p. f 27,50
- 87/11 G.J.Baaijens, Effecten van ontwateringswerken in de ruilverkaveling

- Ruinerwold-Koekange. 64 p. f 9,-
- 87/13 J.A.Weinreich & J.H.Oude Voshaar, Populatieontwikkeling van overwinterende vleermuizen in de mergelgroeven van Zuid-Limburg (1943-1987). 55 p. f 8,-
- 87/14 N.Dankers, K.S.Dijkema, G.Londo, P.A.Slim, De ecologische effecten van bodemdaling op Ameland. 90 p. f 13,50
- 87/15 F.Fahner & J.Wiertz, Handleiding bij het WAFLO-model. 100 p. f 14,50
- 87/16 J.Wiertz, Modelvorming in de projecten van WAFLO en SWNBL. 33 p. f 6,-
- 87/17 W.H.Diemont & J.T.de Smidt, Heathland management in The Netherlands. 110 p. f 15,50
- 87/18 Effecten van de kokkelvisserij in de Waddenzee. 20 p. f 3,75
- 87/19 H.van Dam, Monitoring of chemistry, macrophytes, and diatoms in acidifying moorland pools. 113 p. f 16,-
- 87/20 R.Torenbeek, P.F.M.Verdonschot & L.W.G.Higler, Biologische gevolgen van vergroting van waterinlaat in de provincie Drenthe. 178 p. f 23,-
- 87/21 J.E.Winkelman & L.M.J.van den Bergh, Voorkomen van eenden, ganzen en zwanen nabij Urk (NOP) in januari-april 1987. 52 p. f 7,50
- 87/22 B.van Dessel, Te verwachten ecologische effecten van pekellozing in het Eems-Dollardgebied. 71 p. f 10,-
- 87/23 W.D.Denneman & R.Torenbeek, Nitraatimmissie en Nederlandse ecosystemen: een globale risico-analyse. 164 p. f 21,-
- 87/24 M.Buil, Begrazing van heidevegetaties door edelhert en moeflon; een literatuurstudie. 31 p. f 5,60
- 87/25 M.Post, Toelichting op de vegetatiekaart (1981) van het nationale park de Hoge Veluwe. 49 p. f 7,50
- 87/26 H.A.T.M.van Wezel, Heidefauna in het nationale park de Hoge Veluwe. 56 p. f 8,-
- 87/28 G.M.Dirkse, De natuur van het Nederlandse bos. 217 p. f 27,50
- 87/29 H.Siepel, C.F. van de Bund, W.K.R.E. van Wingerden, F.A. Bink, W.Bongers, A.A. Mabelis, G.J. Roelofsen, J. Meijer, M.H. den Boer, Beheer van graslanden in relatie tot de ongewervelde fauna: ontwikkeling van een monitorsysteem. 127 p. f 17,95
- 88/30 P.F.M.Verdonschot & R.Torenbeek, Lettercodering van de Nederlandse aquatische macrofauna voor mathematische verwerking. 75 p. f 10,00
- 88/31 P.F.M.Verdonschot, G.Schmidt, P.H.J.van Leeuwen, J.A.Schot, Steekmuggen (Culicidae) in de Engbertsdijksvenen. 109 p. f 15,50
- 88/33 H.Eijsackers, C.F.van de Bund, P.Doelman, Wei-chun Ma, Fluctuerende aantallen en activiteiten van bodemorganismen. 85 p. f 13,00
- 88/34 T.de Wit, De effecten van ozon op natuurlijke ecosystemen; een literatuuronderzoek. 27 p. f 5,20
- 88/35 A.J.de Bakker, H.F.van Dobben, Effecten van ammoniakemissie op epifytische korstmossen; een correlatief onderzoek in de Peel. 49 p. f 7,50
- 88/36 B. van Dessel, Ecologische inventarisatie van het IJsselmeer. 82 p. f 12,75
- 88/37 A.Schotman, Tussen bos en houtwal; broedvogels in een Twents cultuurlandschap. 87 p. f 13,25