

De geografische herkomst van de Nederlandse bosvogels

K.H. Voous

Waar het om gaat

In zijn nog steeds uiterst lezenswaard boekje 'Vogels in hun domein' maakte Luuk Tinbergen (1941, 2e druk 1943) reeds duidelijk dat aantal en verscheidenheid van de vogels in bossen van verschillende aard en in verschillende ontwikkelingstoestand sterk uiteenlopen. De aard van het bos hangt onder meer af van de bodem, de ontwikkelingstoestand onder meer van de ouderdom van het bos. Jonge bossen hebben kleine dunne bomen, die daardoor geen woonplaats bieden aan hollenbroeders; in oude bossen komen dikke bomen voor met hollen en gaten, waarop hollenbroeders zo gesteld zijn. Tinbergen beschreef al deze verschillen, beeldde deze heel suggestief uit en trachtte voor wat hij vond een verklaring te vinden op grond van de levenswijze van de soorten en van wat wij thans hun oecologische eisen zouden noemen. Hij paste een oecologische benadering toe van het onderzoek naar voorkomen en verspreiding van de bosvogels. Het is het uitgangspunt van de zogenaamde *oecologische biogeografie*.

Noch de bossen, noch de daarin levende vogels zijn evenwel altijd op de zelfde plaats geweest. Na de verdwijning van de in het IJstijdkerk in Nederland overheersende toendra en de door ijskoude winters geteisterde steppen zijn de bossen ergens vandaan gekomen. Zij kwamen er niet zoals zij er thans zijn, maar hebben zich van aanvankelijk laag subarctisch bos van Berken en Grove Dennen ontwikkeld tot een gemengd loofbos waarin eerst Hazelaar, Zwarte Els, Zomereik, Iep, Linde en Es verschenen en waarin later de Beuk zou overheersen. Waar kwamen de bossen of de bomen en struiken en de gehele bodembegroeiing vandaan? Kwamen zij allemaal uit de zelfde streken, of kwam de een uit het zuiden, de ander uit het westen of het oosten? En wat was hun voorgeschiedenis? Er waren toch verschillende, door warme perioden on-

derbroken, ijstijden en wat kunnen de bossen van toen, waaruit de huidige zijn ontstaan, niet allemaal hebben meegemaakt?

Kwamen de vogels en alle andere bosbewoners gelijktijdig met de bomen en het bos? Wanneer kwamen zij en waar vandaan? En wat was hun voorgeschiedenis? Deze vragen vormen de uitgangspunten van de zogenaamde *historische biogeografie*.

Historische zoögeografie

In dit artikel zal getracht worden een historisch-biogeografisch beeld te ontwerpen van de Nederlandse bosvogelfauna. Dat de verschillende bosvogelsoorten lang niet de zelfde geschiedenis achter de rug hebben volgt al direct uit een eenvoudige historisch-zoögeografische analyse van de door Tinbergen beschreven bosvogelfauna's. Deze is sa-

Het Vuurgoudhaantje is, evenals de Middelste Bonte Specht, op grond van de verspreiding en systematische plaats thans als Europees fauna-element te beschouwen.

Foto: Henk Harmsen.



Tabel 1. Broedvogelbestand van verschillende bostypen volgens L. Tinbergen (1943, bladzijden 72-73). Aantal territorium-houdende mannetjes per 10 ha vastgesteld in 1941.

1. gemengd bos aan duinrand
2. gemengd bos op de Veluwe
3. rijk dennenbos op de Veluwe
4. schraal dennenbos op de Veluwe
5. karakteristiek voor terrein, maar toevallig niet in proefvak aanwezig.

	1	2	3	4	Historisch- Zoögeografisch fauna-element
Sperwer	—	—	+	—	palaearctisch
Houtsnip	—	+	—	—	palaearctisch
Holendui	+	+	—	—	Europees-Turkestaans
Houtduif	7	3	3	1	Europees-Turkestaans
Tortelduif	+	+	+	—	Europees-Turkestaans
Grote Bonte Specht	1	1	—	—	palaearctisch
Winterkoning	6	3	—	—	holarctisch
Heggenus	4	—	—	—	Europees
Roodborst	12	4	3	1	Europees
Gekraagde Roodstaart	2	+	1	1	Europees
Merel	16	1	1	—	palaearctisch
Zanglijster	4	1	—	—	Europees
Grote Lijster	—	—	+	—	Europees-Turkestaans
Tuinfluitler	1	1	—	—	Europees
Zwartkop	3	—	—	—	Europees
Tijftjaf	+	1	1	—	palaearctisch
Fitts	2	2	—	—	palaearctisch
Goudhaantje	—	5	6	—	palaearctisch
Grauwe Vliegenvanger	3	—	—	—	Europees-Turkestaans
Staartmees	—	2	—	—	palaearctisch
Glanskop	—	3	1	—	palaearctisch
Kulfmee	—	4	4	3	Europees
Zwarte Mees	—	5	5	3	palaearctisch
Pimpelmees	18	5	1	—	Europees
Koolmees	14	6	4	1	palaearctisch
Boomklever	2	1	—	—	palaearctisch
Boomkruiper	1	1	—	—	Europees
Wielewaal	+	+	—	—	Oude Wereld
Vlaamse Gaai	4	1	1	—	palaearctisch
Kauw	+	+	—	—	palaearctisch
Spreeuw	3	—	—	—	Europees-Turkestaans
Huisemus	3	—	—	—	palaearctisch
Vink	6	5	4	1	Europees

mengevat in tabel 1, waarin aan de door Tinbergen vastgestelde soorten de omschrijving is toegevoegd van het fauna-element waartoe zij volgens Voous (1960) behoren.

Onder *fauna-element* wordt verstaan een karakteristiek onderdeel van een geografisch bepaalde, regionale fauna, die op zijn beurt als geheel een eigen geschiedenis heeft gehad in een eigen, veelal klimatologisch, geografisch en vegetatiekundig bepaald areaal en met een eigen schakering van oecologische mogelijkheden (biotopen). In zijn gemengd binnenduinrandbos ontmoette Tinbergen aldus per 10 ha zes territorium-houdende mannetjes van het *Holarctische* fauna-element (geschiedenis van de soorten bepaald door de totale biogeografische geschiedenis van het gehele noordelijke halfrond), vierenveertig van het *Palaearctische* fauna-element (met langdurige geschiedenis van de soorten in gematigd en koud Eurazië), vijftien van het *Europees-Turkestaans* fauna-element (in de geschiedenis van deze palaearctische soorten speelt Oost-Azië thans geen rol meer), eenenvijftig van het *Europees*

fauna-element (geschiedenis bepaald door de Europese ijsijdgeschiedenis) en één van het *Oude Wereld* fauna-element (in de geschiedenis van deze soort heeft de geografische geschiedenis van geheel Eurazië en Afrika een rol gespeeld).

De zoögeografische herkomst van de vogels die in de verschillende door Tinbergen onderzochte bostypen leefden wordt in tabel 2 samengevat.

Welke bosvogels?

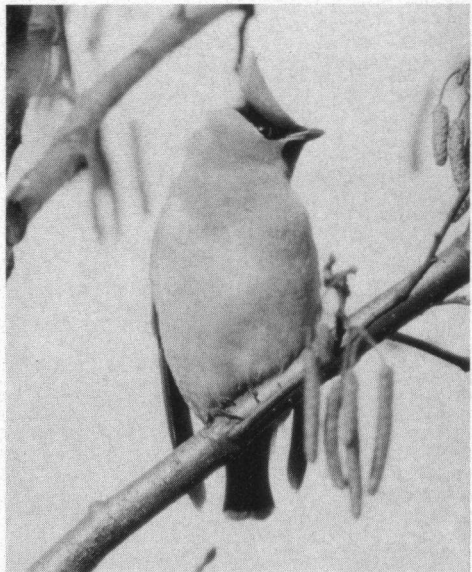
Over de vraag wat bosvogels zijn kan men eindeloos van mening verschillen. De mate waarin deze vogels van de bomen of de beschaduwde bosbodem voor nestplaatsen en voedsel gebruikmaken bepaalt uiteraard het antwoord. De door Tinbergen genoemde vogels (tabel 1) vormen een bruikbaar uitgangspunt. In de hierna volgende beschouwingen zijn uiteraard nog andere soorten opgenomen, zodat de lijst, per familie samengevat, er als volgt uitziet (tabel 3). De zoögeografische herkomst van de soorten volgt uit tabel 4.

Tabel 2. Zoögeografische herkomst van de broedvogels in de door L. Tinbergen (1943) geïnventariseerde bostypen van elk 10 ha. N.B. + is ook als één territorium-houdende vogel genoteerd.

Fauna-element	Aantal territorium-houdende mannetjes (%)			
	1	2	3	4
Holarctisch	5%	5%	—	—
Palaearctisch	38%	49%	51%	36%
Europees-Turkestaans	13%	8%	13%	9%
Europees	44%	36%	33%	55%
Oude Wereld	1%	2%	3%	—
Totaal aantal territorium-houdende mannetjes	117	61	39	11

Tabel 3.

Aantal bosvogelsoorten	Elders in	
Familie	Nederland	Europa
Ciconiidae	—	1
Accipitridae	4	4
Tetraonidae	1	2
Columbidae	2	—
Cuculidae	—	1
Strigidae	3	5
Picidae	7	3
Bombycillidae	—	1
Troglodytidae	1	—
Prunellidae	1	—
Turdidae	8	6
Sylviidae	12	4
Muscicapidae	3	1
Aegithalidae	1	—
Paridae	6	3
Sittidae	1	1
Certhiidae	2	—
Oriolidae	1	—
Corvidae	2	2
Fringillidae	11	5
Emberizidae	—	2
Totaal	66	41



De Pestvogel is van oostelijke herkomst.
Foto: Rens Veenstra.

Tabel 4. Zoögeografische herkomst van Europese bosvogelsoorten.

Fauna-element	Nederland		Elders in Europa	
	aantal	%	aantal	%
Holarctisch	6	9%	1	2%
Siberisch-Canadees	1	1%	6	15%
Palaearctisch	26	39%	8	20%
Chinees-Mandsjoerij	—	—	1	2%
Siberisch	3	5%	22	29%
Palaeomontaan	—	—	2	5%
Europees-Turkestaans	9	14%	1	2%
Europees	19	29%	4	10%
Turkestaans-Mediterraan	—	—	1	2%
Mediterraan	1	1%	5	12%
Oude Wereld	1	1%	—	—

Voorbeelden	Nederland	Elders in Europa
Holarctisch	Winterkoning	—
	Kruisbek	Witbandkruisbek
Siberisch-Canadees	Ruigpootuil	Drieteenspecht
		Pestvogel
Palaearctisch	Vlaamse Gaai	Oehoe
	Grote Bonte Specht	Witruigspecht
Chinees-Mandsjoerij	—	Boskoekoek
Siberisch	Kramsvogel	Koperwiek
		Talgagaai
Palaeomontaan	—	Beflijster
Europees-Turkestaans	Braamsluiper	Sperwergrasmus
Europees	Bonte Vliegenvanger	Witthalsvliegenvanger
Turkestaans-Mediterraan	—	Dwergarend
Mediterraan	Europese Kanarie	Orpheusgrasmus
Oude Wereld	Wielewaal	—

Vóór-Ijstijdgeschiedenis

De vier grote ijstijden, die in rond twee miljoen jaren (Pleistoceen) over Europa zijn heengegaan, hebben heel wat wisselingen en veranderingen in het voorkomen en de samenstelling van de bossen en hun bewoners teweeggebracht. Maar ook vóór de pleistoceen ijstijden groeiden er bossen in Europa. Deze waren aanvankelijk van een tropisch, later meer subtropisch of gematigd-warm karakter. Hun samenstelling schijnt op het gehele noordelijke halfrond vrijwel dezelfde te zijn geweest. Van deze bossen zijn op die plaatsen die minder van het verwoestende ijsklimaat te lijden hebben gehad, resten overgebleven die *arcto-tertiaire relictbossen* worden genoemd. De gebieden, waar deze voorkomen, noemt men *refugia*. Deze bossen zijn gekenmerkt door een andere samenstelling en een veel grotere soortenrijkdom aan bomen dan de bossen die thans op de in de ijstijden genivelleerde gebieden zijn teruggekomen. De voor deze bossen kenmerkende boomsoorten zijn bijvoorbeeld tulpebomen (*Liriodendron*, twee soorten), magnolias (*Magnolia*, tachtig soorten), amberbomen (*Liquidambar*, zes soorten), okkernoten (*Juglans*, twintig soorten), hickorynoten (*Carya*, achttien soorten), vleugelnoten (*Pterocarya*, vijf soorten). Van deze bomen kent men talrijke fossiele resten uit de warme laat-tertiaire perioden. Al deze bomen komen in het wild niet in Nederland voor. Daarnaast kunnen soms ook de gebieden met een grote soortenrijkdom van de bekende geslachten eik (*Quercus*, vierhonderdvijftig soorten, waarvan de meeste in Oost-Azië), beuk (*Fagus*, vierhonderdvijftig soorten), esdoorn (*Acer*, honderdvijftien soorten) en paardekastanje (*Aesculus*, dertien soorten) als laat-tertiaire of vroeg-pleistocene ijstijd-refugia worden herkend. Zulke betrekkelijk geïsoleerde gebieden, met ook thans nog betrekkelijk milde klimaten, zijn onder meer gelegen in Noord-Iran, Turke-

stan, West-China/Tibet (Szechuan), Zuid-China/Burma (Yunnan), Zuidoost-China (Fukien), Zuid-Japan, Californië, Appalachische Gebergte (Zuidoost-Verenigde Staten) en Florida (Reinig 1937, De Lattin 1967).

Van belang is hier, dat gerealiseerd wordt hoe sterk de Europese bossen na de ijstijden aan boomsoorten en in het algemeen aan planten- en diersoorten verarmd zijn.

Twee vragen liggen nu voor de hand:

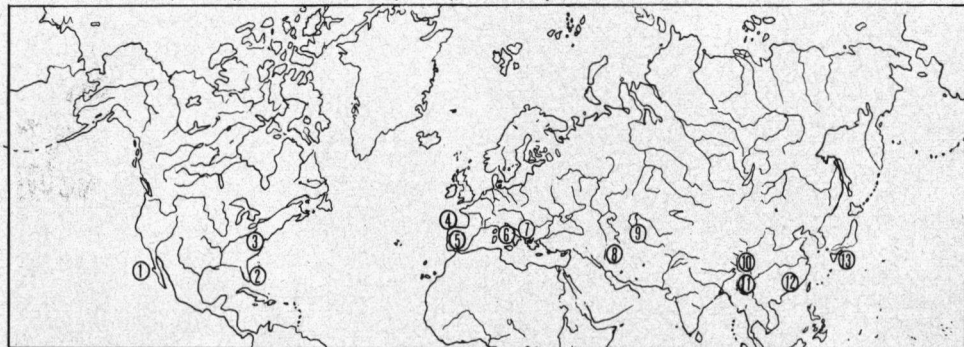
(1) Komen in de arcto-tertiaire relictbossen ook bosvogelsoorten voor die als vóór-ijstijd-relicten kunnen worden opgevat?

(2) Komen in de Nederlandse bosvogelfauna ook vogelsoorten voor van deze hoge ouderdom?

De eerste vraag wordt in de regel bevestigend beantwoord. Er zijn heel wat soorten wier verspreiding thans tot een of meer van de refugiumgebieden beperkt is. Voor Europa kan men bijvoorbeeld denken aan de zwartkop-boomklevers met aparte soorten in Noord-Algerije (*Sitta ledanti*), Corsica (*Sitta whiteheadi*) en Klein-Azië (*Sitta krueperi*) en naar de Blauwe Ekster (*Cyanopica cyana*) in Portugal en Spanje. Ook zijn er allerlei groepen die in naar verhouding beperkte gebieden in bijvoorbeeld West- en Zuid-China een opvallend grote soortenrijkdom vertonen (lijsters *Turdus*, staartmezen *Aegithalos*).

De tweede vraag is moeilijk te beantwoorden, want van alle thans levende vogelsoorten reiken immers de wortels tot in het verre verleden. Nederlandse vogelsoorten, die niettemin mogelijkwerwijs veel van hun arcto-tertiair karakter hebben behouden, zijn bijvoorbeeld de Middelste Bonte Specht en het Vuurgoudhaantje, beide zijn op grond van hun verspreiding en systematische plaats thans als Europese fauna-elementen te beschouwen. Hoogstwaarschijnlijk kan de Glanskop met zijn wonderlijke onderbroken verspreiding van Europa tot China ook tot deze groep worden gerekend.

Figuur 1: De plaats van de belangrijkste geografische gebieden. 1. Californië, 2. Florida, 3. Appalachische Gebergte, 4. Cantabrische Gebergte, 5. Iberië, 6. Italië, 7. Baikan-Schiereiland, 8. Noord-Iran, 9. Turkestan, 10. West-China/Tibet (Szechuan), 11. Zuid-China/Birma (Yunnan), 12. Zuidoost-China (Fukien), 13. Zuid-Japan.



Europese soorten - door uitsterving elders

Soorten met uitsluitend of in grote lijnen een Europese verspreiding kunnen langs twee wegen zijn ontstaan. Zulke Europese faunaelementen kunnen de resten zijn van soorten die vroeger over geheel Eurazië verspreid waren en met uitzondering van in het kleine Europa in het gehele grote Euraziatische gebied zijn uitgestorven, al of niet onder de directe invloed van de ijsstijdklimaten. Zulke soorten hebben uiteraard voornamelijk, zo niet uitsluitend, in de warme landen rond de Middellandse Zee de verschrikkingen van de Midden- en Noordesteuropese ijsstijdklimaten overleefd. Zij leven daar soms nog in relictverspreidingen of hebben zich daarvandaan thans weer naar noordelijker streken uitgebreid. Van deze soorten kan verwacht worden dat verwante vormen of soorten thans nog in oostelijk Azië worden aangetroffen, waar zij al dan niet in kleine relictgebieden leven, met name op afgelegen plaatsen in West-China. De volgende bosvogelsoorten zouden tot deze categorie kunnen behoren (* = niet in Nederland broedend).

Middelste Bonte Specht - geen Oostaziatische verwant
Heggenus - verwante soort of oecologische tegenhanger in Japan: *Prunella rubida*
Roodborst - geen duidelijke Oostaziatische verwant
Nachttegaal - geen duidelijke Oostaziatische verwant
Gekraagde Roodstaart - Oostaziatische verwant: *Phoenicurus auroreus*
Zanglijster - geen duidelijke Oostaziatische verwant
Spotvogel - geen Oostaziatische verwant
Tuinfluiter - geen Oostaziatische verwant
Zwartkop - geen Oostaziatische verwant
Bergfluiter - geen Oostaziatische verwant
Fluiter - geen Oostaziatische verwant

Vuurgoudhaantje - verwante restant op Taiwan:

Regulus goodfellowi

Bonte Vliegenvanger - geen Oostaziatische verwant

Glanskop - oude Chinese verwant: *Parus superciliosus*

Kuifmees - mogelijke oude Chinese verwant:

Parus dichrous

Corsicaanse Boomklever - Chinese verwant: *Sitta villosa*

Europese soorten - door glaciële isolatie

Een andere wijze van ontstaan van Europese soorten heeft te maken met het verschijnsel van 'glaciële isolatie': daaronder wordt verstaan het door de uitbreiding van landijs en omringende koude steppen en toendra verdeeldragen van onderdelen van aanvankelijk grote Euraziatische arealen waardoor bijvoorbeeld Zuid- of Zuidwesteuropese boomvogelpopulaties in geïsoleerde verspreidingsblokken komen te leven, ver van hun elders in Midden- of Oost-Azië levende soortgenoten. Door de geografische en gelijktijdig genetische isolatie van de meestal kleine populaties in uitzonderlijke biotopen kunnen deze populaties zich tot herkenbare geografische rassen of ondersoorten ontwikkelen. Bij een langduriger afscheidingsperiode of na een bij een volgend ijsstijdstadium opnieuw optredende isolatie kan de ontwikkeling van de ondersoorten zijn voortgeschreden tot het niveau van aparte soorten.

Wanneer bossen en bosbewoners na een ijsstijdsperiode zich langzamerhand weer in Midden- en Noord-Europa gaan vestigen, kunnen de uit het zuiden of zuidwesten komende geïsoleerde populaties de uit het oosten komende hoofdmacht ontmoeten, hetgeen dan meestal ergens ten noorden of noordoosten

De Grote Kruisbek is van Zuidwesteuropese herkomst.

Foto: Jan van Laar.



van de Alpen plaatsvindt. Zij kunnen zich ten opzichte van elkaar dan als ondersoorten (gezamenlijke voortplanting in de ontmoetingsgebieden) of als soorten (gescheiden voortplanting) gedragen. Zoals te verwachten is komen in dit opzicht allerlei schakeringen voor:

- (a) Soms zijn er alleen maar nauwelijks herkenbare ondersoortverschillen, zoals bij de Zwarte Mees,
- (b) soms zijn de ondersoortverschillen duidelijker, zoals bij de Kleine Bonte Specht,
- (c) soms leiden de verschillen tot herkenbare bastaard- of mengpopulaties van ondersoorten, zoals bij de Grote Bonte Specht,
- (d) soms zijn die mengpopulaties alleen aan een grote variabiliteit van de afmetingen herkenbaar, zoals bij de Goudvink,
- (e) soms zijn de bastaardpopulaties bijzonder opvallend, zoals bij de Staartmees en de Boomklever,
- (f) soms treden soortverschillen op in gedrag en zang, terwijl de verschillen in verenkleed of structuur gering zijn, zoals bij de Taigaboombkruiper en de Boombkruiper,
- (g) soms zijn de soortverschillen groot zoals bij de Grijskopspecht en de Groene Specht. Wanneer er na een of meer ijstijden twee soorten blijken te zijn ontstaan, spreekt men van *glaciale soortvorming* (het ontstaan van nieuwe soorten als gevolg van de ijstijden); in deze gevallen is altijd sprake van soortvermeerdering (verdubbeling). Verondersteld wordt dat de volgende vogelsoorten door glaciële soortenvorming zijn ontstaan:

Glaciale soortverdubbeling

Europees, respectievelijk Mediterraan fauna-element	Aziatische groep van oorsprong
Groene Specht	Grijskopspecht
* Balkanspecht 1)	Grote Bonte Specht
Middelste Bonte Specht 2)	
* Rouwmees	Glanskop
Pimpelmees	* Azuurmees
Boombkruiper	Taigaboombkruiper
* Grote Krulsbek	Krulsbek

1) sedert laatste ijstijd (Voous 1947)

2) sedert een van de eerste ijstijden (Voous 1947).

Uit verschillende richtingen

Door de aanwezigheid van de Alpen als gebergtebarrière en als gevolg van het feit dat de alpiene gletschers gedurende de ijstijdperiodes van grote uitgestrektheid waren en tot ver in het laagland doordrongen, waardoor daar bosgroei zoals die thans aanwezig is onmogelijk was, konden bij de uiteindelijk doorzettende klimaatsverbeteringen de bossen en bosvogels niet vanuit het zuiden, doch alleen 'om de Alpen heen' vanuit of het zuidwesten of het zuidoosten Midden-Europa opnieuw

bereiken. Doordat er tevens sprake moet zijn geweest van tijdens de ijstijden van elkaar gescheiden refugiumgebieden in de drie Zuideuropese schiereilanden (Iberië, Italië, Balkan-Schiereiland), kan men thans in de meeste gevallen onderscheid maken tussen ondersoorten of soorten van zuidelijke bosvogels die, in termen van hun na-ijstijd-geschiedenis, van zuidwestelijke of zuidoostelijke herkomst zijn, dat wil zeggen dat zij westelijk of oostelijk om de Alpen heen in Midden- en Noord-Europa zijn doorgedrongen. Voeg daar aan toe de ondersoorten en soorten die gedurende de ijstijden in Europa waren uitgestorven en daarna vanuit Azië (Siberië, misschien ook Zuid-Rusland) konden worden aangevuld, dan komt men voor de Europese bosvogelpopulaties tot drie richtingen van post-glaciële herkomst.

Zuidwesteuropese herkomst

- * Orpheusspottvogel
- * Bonte Vliegenvanger
- * Corsicaanse Boombklever
- * Citroenkanarie
- * Grote Krulsbek

Zuidoosteuropese herkomst

- * Balkansperwer
- * Balkanspecht
- * Spottvogel
- * Sperwergrasmus
- Braamsluiper
- Kleine Vliegenvanger
- * Withalsvliegenvanger
- * Rouwmees

Oostelijke herkomst

- * Boskoekoek
- * Sperweruil
- * Dwerguil
- * Laplanduil
- * Ruigpootuil
- * Noordse Boszanger
- * Goudhaantje
- * Bruinkopmees
- * Azuurmees
- * Taigaboombkruiper
- * Taigagaai
- * Notenkraaker
- * Witbandkrulsbek
- * Keep
- * Roodmus
- * Haakbek
- * Bosgors
- * Wilgengors
- * Pestvogel
- * Noordse Nachtegaal
- * Roodkeel-nachtegaal
- * Blauwstaart
- * Zwartkeellijster
- * Kramsvogel
- * Koperwiek
- * Grauwe Fitis

De meeste kleine bosvogelsoorten, die in Nederland broeden of af en toe geïmporteerd hebben, zijn uiteraard uit Zuideuropese ijstijd-refugia afkomstig. De meeste zullen ook wel uit het zuidwesten gekomen zijn, doch hun na-ijstijd-geschiedenis laat zich in de regel niet meer met enige zekerheid reconstrueren. Van de oostelijke groep, die grotendeels uit bewoners van de noordelijke naaldbossen (taiga) bestaat, komen maar weinig soorten in Nederland voor. De meeste ervan zijn thans bezig zich in de Middeneuropese naaldbosaanplantingen te vestigen en zich westwaarts uit te breiden. Onder hen bevinden zich de jongste aanwinsten van de Nederlandse broedvogelfauna (onder andere Ruigpootuil, Grauwe Fitis).

Westeuropese na-ijstijddrelicten

Van de zware gemengde loofbossen die rond het begin van onze jaartelling de grootste ge-

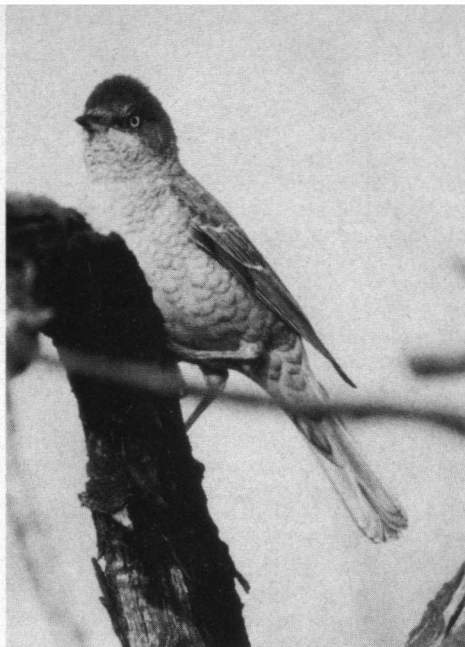
deelten van West- en Midden-Europa bedekten (Gallische en Germaanse eikenwouden), is feitelijk niets overgebleven. De vogels die daarin leefden hebben zich grotendeels aan de eenzijdigheid van de exploitatiebossen of aan de kleinschaligheid van de boscomplexen in het parkachtige cultuurland weten aan te passen. Toch moeten vooral de grotere holenbroeders letterlijk en figuurlijk veel terrein hebben verloren.

Sommige soorten als de Witrugspecht zijn in West- en Zuid-Europa maar op enkele plaatsen overgebleven (beukenbossen in een klein stukje van de westelijke Pyreneeën en de Abruzzes in Midden-Italië). Deze grote specht heeft zonder twijfel vroeger ook in Nederland geleefd.

Datzelfde geldt voor de Zwarte Specht, die rond 1910-1915 in samenhang met de inmiddels ouder geworden naaldbosaanplantingen in Midden-Europa en de daarmee samenhangende uitbreiding van de Rode Bosmier vanuit het oosten Nederland is binnengedrongen en daar in 1915 voor het eerst broedend werd aangetroffen (Twente). Hij kwam er niet voor het eerst, maar maakte een *ren-trée*, want het geïsoleerde voorkomen van de Zwarte Specht in de beukenbossen van de Pyreneeën en het Cantabrische Gebergte wijst op zijn aanwezigheid in West-Europa vóór de Laatste IJstijd. Mede op grond van taxonomische gegevens aangaande de huidige Midden- en Westeuropese Zwarte Specchten wordt verondersteld dat de Zwarte Specht gelijktijdig met het verdwijnen van de oerbeukenbossen in de loop van onze jaartelling uit West-Europa is verdwenen.

De Zwarte Specchten, die thans in Nederland voorkomen, vertegenwoordigen een recente uitbreidingsgolf vanuit het oosten waar de vogels meer op naaldbos zijn ingesteld en vaak op de bosbodem, op boomstompen en mierennesten, hun voedsel zoeken (Voous 1961).

Ook de Bonte Vliegenvanger kwam stellig *niet* voor het eerst als broedvogel in Nederland toen hij zich rond 1900-1910 als schijnbare nieuwkomer in de Achterhoek en Twente vestigde. Zijn van oudst bekende broedvoorkomen in Engeland en Wales en delen van Spanje en Noord-Afrika en zijn ontbreken in Zuidoost-Europa wijzen op een overeenkomstige geschiedenis als die van de Zwarte Specht, met dit verschil, dat de Bonte Vliegenvanger het wel en de Zwarte Specht het niet in Engeland heeft kunnen uithouden toen daar sedert de Middeleeuwen de bossen met hun oude bomen grotendeels zijn gekapt. Zijn biotoop werd op grond van deze theorie samengevat als 'zwaar, hoogstammig, niet te



De herkomst van de Sperwergrasmus is Zuidoosteuropes. Foto: Jan den Besten.

dicht gemengd loofbos met veel oude bomen, zowel beuken- als eikenbossen en loofbossen langs rivieren' (Voous 1960: 230). Dit biotoop verschilt aanmerkelijk van de gebieden in Scandinavië, Rusland en West-Siberië, waar hij broedt in 'een grote verscheidenheid van open, gemengde en naaldbossen, doch bij voorkeur met hoogstammige dennen' (l.c.: 230) en waar hij nu talrijker is dan waar ook. Deze noordelijke gebieden, die gedurende de Laatste IJstijd allemaal door landijs bedekt waren, heeft hij klaarblijkelijk pas in de Na-IJstijd veroverd. Hij heeft er vooral van gaten en holen in berken en dennen geprofitteerd om er zijn nest te bouwen. Zelfs nu wordt evenwel het gebied niet optimaal door hem benut, zoals blijkt uit de opvallende toename van zijn populatiedichtheid nadat in het subarctische berkenbos van Noord-Zweden nestkasten waren geplaatst (Enemar 1966). Datzelfde gebeurde in gemengde berken—dennenbossen in Finland (Pulliainen 1977). Ook in Midden-Europa en Nederland benut de Bonte Vliegenvanger op grote schaal de voor hem aangebrachte nestkasten, die de verloren gegane natuurlijke boomholten op uitstekende wijze blijken te vervangen.

Van de Holenduif zou waarschijnlijk een overeenkomstig verhaal zijn te vertellen, maar de gegevens over deze soort zijn niet compleet en zijn geschiedenis is dus niet doorzichtig.

De Middelste Bonte Specht behoort eveneens bijna in deze categorie thuis. Hij is in West-Europa een bewoner van de eikenbossen van beekdalen en brede uiterwaarden en heeft magere restpopulaties in Frankrijk en een geïsoleerde in Noordwest-Spanje. De

weinige Nederlandse vindplaatsen liggen alle in oude beekdalen! In Oost-Europa behoort de Middelste Bonte Specht bij het Eiken-Haagbeukenbos, maar het is nooit duidelijk geworden waardoor zijn noordgrens vrijwel met die van de Haagbeuk samenvalt (Voous 1947).

Geen Nederlands oerbos meer

Het laatste echte 'oerwoud' in Nederland, het Beekbergerwoud ten zuiden van Apeldoorn (ontgonnen, dat wil zeggen gekapt, in 1869) was volgens de beschrijvingen een 8.000 jaar oud elzenbroek met machtige stammen en een ongekende rijkdom aan plantensoorten. Het was een *Carici elongatae-Alnetum* van het plantensociologische verbond *Alnion glutinosae* (Westhoff et al 1973: 252-4, Schimmel 1982). Wat daar aan vogels heeft geleefd is onbekend. Maar wat zou het boeiend zijn geweest als wij het wisten! Of het ons iets meer of iets anders over de herkomst van de Nederlandse bosvogels zou hebben geleerd, kunnen wij onderzoeken door een vergelijking te maken van zoögeografische analyses van de vogelbevolkingen van (tabel 5):

(a) het mogelijk op het Beekbergerwoud gelijkend Ostenfelder Elzenbroek in Nordrheinland-Westfalen, met zijn voornamelijk uit Eiken en Berken bestaande randzônes, onderzocht in 1946-1951 (Brinkmann 1955),

(b) vier elzenbroeken in Nedersachsen (Schweinebruch, Hahnenmoos, Allredrecks-wiesen, Dümmerbruch), onderzocht in 1947-1951 (Dierschke 1951),

(c) het door Luuk Tinbergen (1943) in 1941 onderzochte Hollandse binnenduinrandbos en (d) een Eiken-Haagbeukenbos (*Querceto-Carpinetum medioeuropaeum*) nabij Celle, Nedersachsen, onderzocht in 1947-1948 (Niebuhr 1948).

Gezien het felt dat bij de totale Europese broedvogelfauna niet minder dan vierentwintig verschillende fauna-elementen zijn gevonden, valt in tabel 5 het ontbreken van vreemde elementen in sterke mate op. De Eu-



De Spotvogel heeft geen Oostaziatische verwanten.
Foto: Henk Harmsen.

ropese en Palaearctische elementen overheersen, het sterkst in het Eiken-Haagbeukenbos (samen 91%). Bovenal valt het grote aantal soorten in de elzenbroeken op, waarbij uiteraard ook geen *echte* bosvogels zijn zoals Tortel, Boompieper en Bosrietzanger (mischien ten onrechte niet bij de *echte* bosvogels gerekend) en voorts Koekoek, Grauwe Klauwier, Sprinkhaanrietzanger, Rietzanger, Geelgors en Rietgors.

Als de vijf talrijkste soorten uit de elzenbroeken (a,b) komen naar voren: Fitis (22%), Tuinfluiter (16%), Vink (14%), Tjiftjaf (11%), Merel (11%); daarop volgen Zwartkop, Winterkoning en Houtduif. Samen maken zij 51% van het broedvogelbestand uit.

De vijf talrijkste soorten van de gemengde loofbossen (c,d) zijn: Koolmees (23%), Merel (19%), Pimpelmees (18%), Roodborst (16%), Vink (15%), met daaropvolgend Tuinfluiter en Fitis, samen 54% van het broedvogelbestand. De in hollen broedende en grotendeels

Tabel 5. Vergelijking van de bosvogelfauna's van elzenbroek en gemengde eikenbossen.

Fauna-element	Aantal individuen uitgedrukt in % van totale broedbestand			
	elzenbroek		gemengd eikenbos	
	a Brinkmann 1955	b Dierschke 1951	c Tinbergen 1943	d Niebuhr 1948
Holarctisch	3%	8%	5%	2%
Palaearctisch	30%	39%	37%	40%
Siberisch	0.5%	—	—	—
Europees-Turkestaans	23%	9%	10%	4%
Europees	42%	43%	47%	51%
Mediterraan	0.5%	—	—	—
Oude Wereld	2%	1%	1%	3%
Aantal bosvogelsoorten	41	34	21	32
Andere vogelsoorten	35	15	4	6



Ruigpootuil.
Foto: K.J. Carlson.

niet trekkende soorten spelen in deze bossen in tegenstelling tot in de elzenbroeken de bovengenoemde. De volgende soorten werden in geen van de bossen van tabel 5 aangetroffen: Draaihals, Goudhaantje, Vuurgoudhaantje, Kuifmees, Zwarte Mees, Kruisbek, Goudvink. Wat voor ons doel uit deze analyses geleerd kan worden is, dat de oorspronkelijke Nederlandse bosvogels voor het grootste gedeelte uit Europese soorten en soorten met een Westeuropese herkomst moeten hebben bestaan.

Hedendaagse bosvogelfauna

Hoewel de bosvogelfauna in het huidige Nederland door de kunstmatige aard van de bossen een niet natuurlijke indruk maakt, is de geografische herkomst van de meeste soorten nog wel met enige mate van zekerheid te achterhalen. Het geweld van de ijsstijdklimaten en de daaropvolgende, steeds schommelen-

lende klimaatsverbeteringen en bosuitbreidingen vormen het hoofddecor van de geschiedenis. Herwinning van verlorengedaan terrein is evenwel niet de uitsluitende hoofdgebeurtenis. Door aanpassing aan de cultuurbossen en aan de mozaiekachtige kleinschaligheid van het cultuurlandschap zijn sommige soorten in Nederland naar verhouding sterk in aantal toegenomen: Grote Bonte Specht, Merel, Zanglijster, Pimpelmees, Koolmees. Slechts weinige zijn hier als broedvogel verdwenen: Zwarte Ooievaar, Schreeuwarend (?), Hazelhoen, Oehoe, Witruigspecht. Andere kwamen uiteindelijk toch weer terug: Holenduif (?), Zwarte Specht, Bonte Vliegenvanger. Vooral voor de laatste groep geldt dat het aanbrengen van nestkasten als hulp in hun woningnood tot hun instandhouding en uitbreiding kan bijdragen. Het handhaven van de gedifferentieerdheid en de kleinschaligheid van het cultuurlandschap kan het voortbestaan van een gevarieerde bosvogelfauna redelijkerwijs verzekeren. Een maat van de gevarieerdheid kan op grond van oecologische zowel als van hier uitgewerkte historisch-zoögeografische criteria worden bepaald. De kennis van de herkomst, dat is de geschiedenis van de verschillende vogelsoorten kan als een extra attractie worden beschouwd bij het genot, dat het zien en waarnemen van de vogels van de Nederlandse bossen verschaft.

Wanneer deze overwegingen aanleiding geven tot het stellen van prioriteiten of het aanleggen van maatstaven voor het behoud en beheer van bosstypen in Nederland verdient het behoud van relictsoorten, daarna van alle Europese fauna-elementen van Zuidwest-europese herkomst verreweg de voorkeur. Vegetatiekundige criteria zullen evenwel als regel, ook ten behoeve van de vogelstand, altijd de doorslag moeten geven. Nieuwkomers zijn uiteraard in wetenschappelijk oogpunt belangwekkend, maar behoeven bij het vaststellen van prioriteiten van bosbehoud geen rol van betekenis te spelen.

■ Prof. dr. K.H. Voous, Van der Duyn van Maasdamlaan 28, 1272 EM Huizen N.-H.

LITTERATUUR:

- Brinkmann, M. (1955): Der Vogelbestand eines Wiesenbruches mit Randholzungen im Südosnabrücker Flachland. Orn. Abh. 11.
 Dierschke, F. (1951): Die Vogelbestände einiger Erlenbruchwälder Ostpreussens und Niedersachsens. Orn. Abh. 10.
 Enemar, A. (1966): A ten-year study of the size and composition of a breeding passerine bird community. Vår Fågelv. Suppl. 4: 47-94.
 Lattin, G. de (1967): Grundriss der Zoogeographie. Fischer, Jena.
 Niebuhr, O. (1948): Die Vogelwelt des feuchten Eichen-Hainbuchen-Waldes. Orn. Abh. 1.
 Pulliainen, E. (1977): Habitat selection and breeding biology of box-nesting birds in northeastern Finnish Forest Lapland. Aquilo, Ser. Zool. 17: 7-22.
 Reinig, W.F. (1937): Die Holarktis. Fischer, Jena.
 Schimmel, H. (1962): Het verloren woud. Zuidholl. Uitg., Den Haag.
 Tinbergen, L. (1943): Vogels in hun domein. 2e druk, Scheffers & Holkema, Amsterdam.
 Voous, K.H. (1947): On the history of the distribution of the genus *Dendrocopos*. Limosa 20: 1-142.
 Voous, K.H. (1960): Atlas van de Europese vogels. Elsevier, Amsterdam-Brussel.
 Voous, K.H. (1961): Geographical variation in the Black Woodpecker. Bull. Brit. Orn. Cl. 81: 62-66.