

De ecologie van bosvogelgemeenschappen

P.F.M. Opdam

Inleiding

Uit ornithologisch oogpunt zijn bossen zeer soortenrijke biotopen. Het aantal vogelsoorten en -individueen dat in oude loofbossen of gemengde bossen als broedvogel kan voorkomen, wordt door geen andere biotoop geëvenaard. Dat wil echter niet zeggen dat al deze vogelsoorten als typische bosvogels beschouwd mogen worden. Een groot aantal soorten, waaronder talrijke als Koolmees, Merel, Heggemus en Winterkoning, komt ook in struwelen voor of in open terrein met wat bomen en struiken, bijvoorbeeld in cultuurlandschap.

Bossen zijn er in vele soorten en maten. Een vluchtig bezoek aan verschillende typen leert snel dat ook de broedvogelbevolking verschilt. Sommige soorten zien wij in heel bepaalde bostypen, andere komen in meer dan één type voor maar in verschillende dichtheden. Dit artikel gaat over de achtergronden van de variatie in de broedvogelbevolking van een bos.

Wij kunnen de volgende vragen formuleren:

- wat bepaalt het voorkomen van een soort als broedvogel?
- hebben soorten onderling relaties, zodat we van een vogelgemeenschap kunnen spreken?
- welke eigenschappen kunnen wij aan broedvogelgemeenschappen onderscheiden?
- welke eigenschappen van een gebied bepalen in hoofdzaak hoe een broedvogelgemeenschap is opgebouwd?

Wat bepaalt het voorkomen van een soort als broedvogel?

Vogels kiezen bij voorkeur die terreintypen, waaraan ze het best zijn aangepast. Hoe dat precies in zijn werk gaat, is maar zeer ten dele bekend. Twee aspecten treden hierbij vooral op de voorgrond, namelijk de aanwezigheid van geschikte nestplaatsen en van voldoende voedsel in verschillende stadia van het broed-

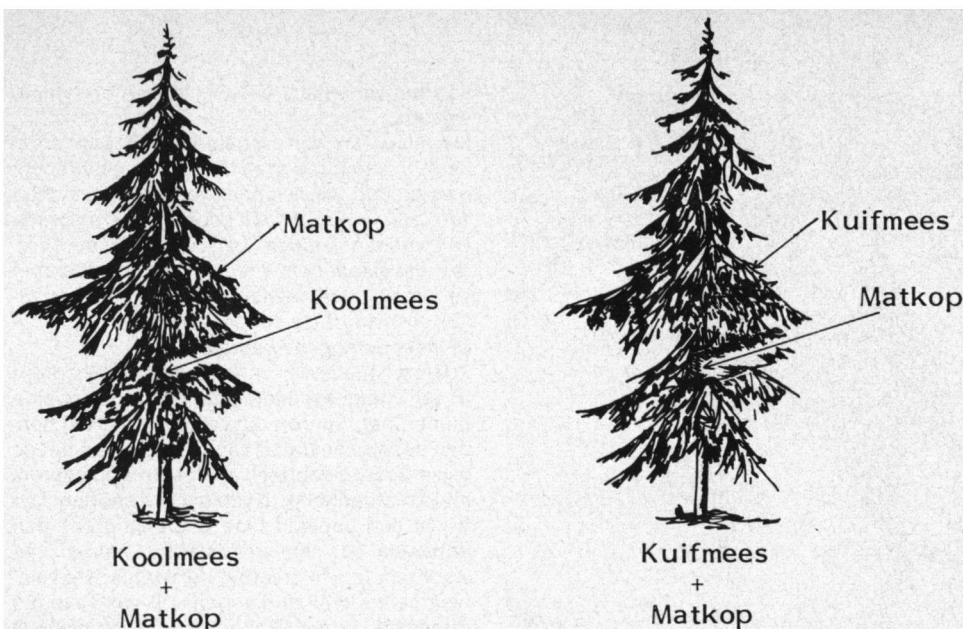
seizoen. Deze factoren bepalen niet alleen het voorkomen van een soort, maar ook het aantal individuen of paren op een bepaald oppervlak (de dichtheid).

Een bekend voorbeeld van een beperkende rol van nestgelegenheid is het aantal boomholen voor hollenbroeders. In productiebossen waar bomen niet de gelegenheid krijgen oud genoeg te worden, leidt het ophangen van nestkasten tot een toename van het aantal hollenbroeders. Dit experiment toont aan dat nestgelegenheid hier een beperkende factor was voor deze groep vogelsoorten. Dit kan ook gelden voor de hoeveelheid bodembegroeiing bij soorten die een nest maken in de kruidlaag.

De rol van voedsel als beperkende factor is heel goed voor te stellen, maar moeilijk aantoonbaar. Experimenteel werd aangetoond dat het bijvoeren van mezen in het winterhalfjaar een positief effect kan hebben op

De Heggemus kan niet als een typische bosvogel beschouwd worden, doch komt ook in bijvoorbeeld cultuurlandschap voor. Foto: Henk Harmsen.





Figuur 1. Verschulping in keuze van voedselplekken bij de Matkop onder invloed van de aanwezigheid van Koolmees, respectievelijk Kuifmees, in gemengde wintergroepen (naar Alatalo 1981).

het aantal broedvogels in het er op volgende broedseizoen (onder andere Van Balen 1980, Källander 1981, Jansson et al 1981). De omvang van de sterfte door voedselgebrek in de winter bepaalde hier dus het aantal broedparen. Aanwijzingen dat voedsel een rol speelde bij de regulatie van de populatiedichtheden (zowel in de winter als in het broedseizoen) werden bij diverse andere soorten aangetroffen, onder andere bij Houtduif, Zwarte Mees en Schots Sneeuwhoen (zie onder andere Lack 1966 en Newton 1980 voor overzichten).

Een derde factor die mogelijk een rol speelt is de aanwezigheid van schuilplaatsen, waarin soorten zich tegen predatoren kunnen beschermen. Of deze factor aantalsbeperkend kan zijn, is mij niet bekend. Over de rol van parasieten en predatoren als aantalsbeperkende factor is bij vogels maar weinig bekend. Er zijn aanwijzingen dat deze factor het effect van voedseltekort kan versterken. Door voedselgebrek verzwakte vogels lopen een relatief hoog risico te sterven door een infectie of door een predator. Voedsel blijft in die gevallen echter toch een primaire rol spelen. Overigens moeten wij er rekening mee houden dat vogels gebieden met een verhoogd predatierisico kunnen mijden.

Vooralsnog kan de aanwezigheid van voedselbronnen en van nestgelegenheid worden gezien als de belangrijkste reden waarom vogels hun habitat uitkiezen.

Relaties tussen soorten: de vogelgemeenschap

Soorten met de zelfde habitatkeuze treffen

wij bij elkaar aan in het zelfde bos. In principe staan alle bestaansbronnen tot hun beschikking, maar het blijkt dat er een tot in details doorgevoerde verdeling is; soorten verschillen sterk in de wijze waarop ze van de eigenschappen van een bos gebruikmaken. Er zijn soorten die in hollen broeden, andere die hoog in de boom een nest maken, en weer andere die in de struiken of op de grond nestelen. De variatie in de manieren van voedselzoeken is minstens even groot. Vogels onderscheiden zich door in verschillende lagen van het bos te foerageren of verschillende delen van een vegetatielaag (bladeren, takken, stam) te benutten. Binnen zo'n laag kunnen ze nog een selectie uit het voedselaanbod maken, bijvoorbeeld doordat de ene soort grote en de andere kleine insecten vangt. Dit verschijnsel wordt aangeduid met het begrip 'niche-differentiatie': soorten die op de zelfde plaats leven hebben de neiging te verschillen in de wijze, waarop ze van de bestaansbronnen ter plaatse gebruikmaken. Het mechanisme dat hier aan ten grondslag ligt, is concurrentie. Alleen onder invloed van concurrentie (om nestplaats of om voedsel) tenderen de soorten naar een verschillende niche. Concurrentie treedt niet voortdurend op, maar is waarschijnlijk beperkt tot korte perioden in sommige jaren (bijvoorbeeld een strenge winter). De laatste jaren zijn er fraaie voorbeelden gepubliceerd van de wijze waarop soorten in een bos op elkaar reageren. Alatalo (1981) vond in Finland dat Matkoppen in groepen met Koolmezen foerageerden aan de uiteinden van takken van sparrenbomen.



Vegetatiekundig gelijkwaardige bossen in verschillende delen van Nederland kunnen heel verschillende vogelbevolkingen herbergen, bijvoorbeeld omdat een aantal soorten in delen van het land ontbreekt of schaars is, zoals de Appelvink. Foto: Jan van Laar.

Koolmezen prefereerden de lage takken dicht bij de stam. Matkoppen, in gezelschap van Kuifmezen, daarentegen verschoven hun foerageerplekken naar het binnenste van de boom, terwijl de Kuifmezen hoog en aan de buitenkant van de kroon foerageerden (figuur 1).

Dit betekent dat de niche van de Matkop wordt beïnvloed door die van de Koolmees en Kuifmees. Soortgelijke verschuivingen in het terreingebruik van soorten zijn gevonden bij vergelijking van de situatie op eilanden waar een of enkele soorten ontbreken, met die op het vasteland. Zo blijkt de Zwarte Mees op Gotland een andere niche te bezetten dan op het nabijgelegen vasteland. Deze mees foeraagt op Gotland namelijk ook op plaatsen, waar op het vasteland de Matkop en de Kuifmees voedselzoeken (Alerstam et al 1974). Bekend is ook het verschijnsel van soorten die in situaties waar nauwverwante soorten ontbreken, een opvallend hoge dichtheid bereiken, alsof ze gebruik maken van de opengevallen plaatsen (zie onder andere Connell 1975 en Diamond 1978 voor literatuuroverzichten en Nilsson & Ebenmann 1981 voor een recent Europees voorbeeld bij de Fitis). Dhondt & Eyckerman (1980) toonden experimenteel aan dat Koolmezen de dichtheid van Pimpelmezen kunnen beïnvloeden. Natuurlijk zijn er ook meer positieve relaties; men denke aan de functie van de spechten als leveranciers van nestholen voor hollenbroeders, of aan allerlei anti-predatorgedragingen waarbij

soorten van elkaar gebruik maken of samenwerken.

Mogen wij nu van 'vogelgemeenschap' spreken? In analogie met het begrip plantengemeenschap wil ik onder vogelgemeenschap verstaan *een ruimtelijk georganiseerde groep van vogelindividuen van verschillende soorten, die elkaar beïnvloeden. De samenstelling van de vogelgemeenschap verkeert in een zeker evenwicht en hangt samen met een min of meer homogene begroeiing.*

Zoals wij hierboven zagen, hebben de soorten in een vogelbevolking ieder hun eigen positie binnen het biotoop dat ze bevolken. Wij hebben besproken dat er aanwijzingen zijn dat de wijze waarop soorten van dat biotoop gebruik maken afhankelijk is van andere soorten. Dat wij in een bepaald type begroeiing ook een bepaalde soortensamenstelling mogen verwachten, is een ervaringsfeit dat iedere veldwaarnemer wel zal kennen. Dit wordt verder uitgewerkt door Philippona, Kalkhoven & Opdam (in dit nummer).

Mijn conclusie is dat het gebruik van het woord vogelgemeenschappen op z'n plaats is en dat het zinvol is de vogelbevolking van een terrein als een functioneel geheel te beschouwen, dat past bij een bepaalde begroeiing en bij de rest van de fauna die in die begroeiing leeft.

Wij gaan nu eerst na welke eigenschappen wij aan een vogelgemeenschap kunnen bestuderen, en daarna bekijken wij door welke factoren deze worden beïnvloed.

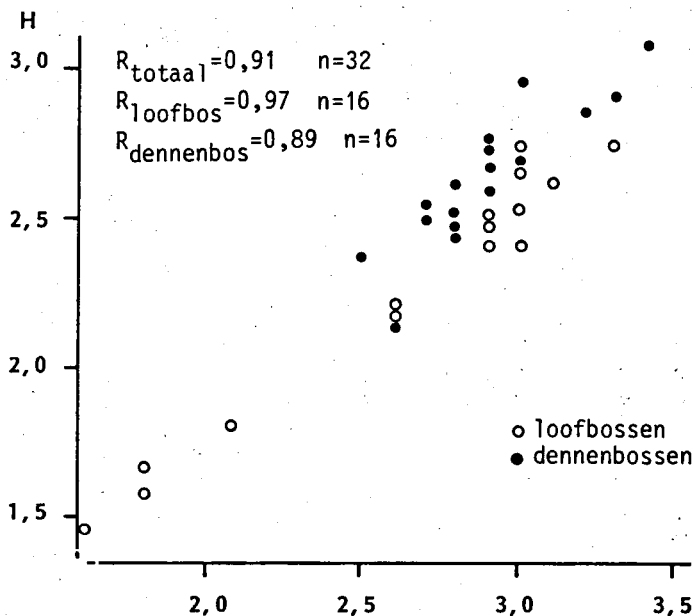
Eigenschappen van vogelgemeenschappen

Zoals wij van een vogelsoort een aantal kenmerken kunnen beschrijven, zo kunnen wij ook van een vogelgemeenschap eigenschappen aanwijzen die karakteristiek kunnen zijn voor een bepaald type.

S o o r t e n r i j k d o m. Onder deze vorm wordt verstaan het aantal vogelsoorten (hier: broedvogelsoorten) binnen een bepaald gebied (symbool S.).

D i v e r s i t e i t. Dit begrip omvat de verscheidenheid aan soorten waarin zowel het aantal soorten als de aantalsverhouding tussen de soorten gecombineerd worden. Diversiteit is hoog bij veel soorten die in min of meer gelijke aantallen voorkomen.

Diversiteit is laag bij weinig soorten, waarvan er één in aantal sterk domineert en de meeste schaars zijn. Een veel gebruikte maat is 'H', de Index van Shannon-Weaver. Diversiteitsmaten zijn in bosvogelgemeenschappen sterk gecorreleerd met soortenrijkdom (figuur 2), een maat die eenvoudiger te berekenen en te interpreteren is en daarom de voorkeur verdient (Opdam & Van Bladeren 1981, Janse & Kessler 1981, Dekker et al 1982).



Figuur 2. Verband tussen het aantal soorten S en de Shannon-Weaver Index voor diversiteit (H) in twee bosstypen op de Veluwe. Wanneer S langs een log schaal wordt uitgezet, is het verband rechtlijnig. (naar Janse & Kessler 1981). In plaats van de moeilijker te berekenen en te interpreteren diversiteitsmaat H kan men dus net zo goed de eenvoudiger maat soortenrijkdom gebruiken.

Totale broedvogeldichtheid. Deze maat wordt verkregen door alle gevonden vogelparen op te tellen en dan te delen door de oppervlakte van het onderzochte gebied. Dit geeft een aantal paren per oppervlakte-eenheid. Om beter te kunnen vergelijken wordt deze maat omgerekend op 10 ha, bijvoorbeeld twintig paar per 4 ha wordt vijftig paar per 10 ha.

Dichtheid ecologische groepen
In plaats van de dichtheid van alle soorten op te tellen kunnen wij alleen de paren van ecologisch verwante soorten optellen en hiervan de dichtheid berekenen. Wij krijgen dan dichtheid van holenbroeders, stamfoerageerders, bladfoerageerders, kruid- en struiklaagvogels, boomkroonvogels enzovoort.

Soortensamenstelling en relatieve dichtheden. Deze twee kenmerken worden meestal tegelijk bekeken. In plaats van alle soorten tot één getal te reduceren (S) kunnen wij ook kijken welke soorten voorkomen. Per soort wordt dit voorkomen gekarakteriseerd door de dichtheid (aantal paren per 10 ha) en het geheel wordt in tabelvorm gerangschikt. Men behoudt aldus veel meer informatie. In tabellen kan men verschillende vogelopnamen met elkaar vergelijken en op grond van soortensamenstelling en dichtheden kan men de vogelopnamen rangschikken tot typen (tabel 1).

	Type I			Type II			Type III	
	1	2	3	4	5	6	7	8
Goudhaantje	1,0	1,5	0,7	2,2	2,9	—	—	—
Kuilmees	2,0	1,5	2,1	1,1	2,9	2,4	1,1	0,7
Vlaamse Gaal	2,0	1,5	1,4	1,1	0,7	0,4	2,1	1,3
Zwarte Mees	—	1,5	0,3	4,4	2,9	1,2	2,1	2,0
Winterkoning	—	—	2,1	3,3	2,1	0,8	1,1	2,6
Vink	—	—	2,7	2,2	1,4	—	2,1	2,6
Roodborst	2,0	—	1,7	4,4	1,4	1,8	—	0,7
Merel	1,0	—	1,2	—	0,9	0,8	1,1	2,6
Koolmees	—	—	1,4	4,4	3,6	2,0	1,1	3,9
Grote Bonte Specht	—	—	1,7	4,4	2,9	2,4	3,2	1,3
Matkop	—	—	0,3	2,2	1,4	0,4	2,1	—
Gekraagde Roodstaart	—	—	1,5	2,2	1,4	—	—	1,3
Boomkrulper	—	—	—	1,1	0,2	0,4	—	0,7
Boompleper	—	—	0,7	—	—	2,4	2,1	0,7
Fitis	—	—	—	—	—	0,8	—	0,7
Heggemus	—	—	—	—	—	0,2	1,1	0,6
Zwartkop	—	—	—	1,1	—	—	2,1	1,3
Tjiftjaf	—	—	—	—	—	0,5	1,1	0,7

Tabel 1. Deel van een typologische tabel. Acht opnamen zijn gerangschikt volgens overeenkomst in broedvogelsamenstelling; de soorten zijn gerangschikt volgens overeenkomst in voorkomen. Er ontstaan aldus drie typen met drie daarvoor karakteristieke soortengroepen. De typen komen overeen met die in tabel 2 (schaarse soorten weggelaten; deels gefingeerd).

Welke factoren bepalen de samenstelling van de vogelgemeenschap?

Nu wij een aantal kenmerken van de vogelgemeenschap hebben omschreven, kunnen wij ons aan de hand hiervan afvragen welke verschillen er tussen vogelgemeenschappen bestaan en waardoor deze worden bepaald. Hiertoe leent zich het volgende voorbeeld (tabel 2), afkomstig uit het Amerongen-project

AVIFAUNATYPE	I	II	III	IV	V
Aantal opnamen	4	5	6	5	6
Goudhaantje	○	○	○	○	○
Kuifmees	○	●	○	●	○
Bosuil	○	○	○	○	○
Vlaamse Gaai	○	○	○	○	●
Zwarte Mees	○	●	●	●	●
Winterkoning	○	●	●	●	●
Vink	○	○	●	●	●
Roodborst	○	○	○	●	●
Mereel	○	○	●	●	●
Koolmees	○	●	●	●	●
Grote Bonte Specht	○	●	●	●	●
Matkop		○	○	○	○
Gekraagde Roodstaart		○	○	○	●
Boomkruiper		○	○	○	●
Grote Lijster	○	○	○	○	○
Boompieper		○	○	○	○
Nachtzwaluw		○	○	○	○
Fitis		○	○	○	●
Heggemus		○	○	○	○
Zwartkop	○	○	○	●	○
Zanglijster	○	○	○	○	●
Tjiftjaf			○	○	●
Zwarte Specht		○	○	○	○
Goudvink	○	○		○	
Houtduif	○	○	○	○	●
Tortelduif	○	○		○	○
Staartmees			○	○	○
Groene Specht			○	○	○
Koekoek			○	○	○
Glanskop			○	○	●
Pimpelmees			○	○	●
Spreeuw				○	●
Fluiter				○	○
Grauwe Vliegenvanger				○	●
Appelvink				○	○
Vuurgoudhaantje				○	○
Tuinfluiter					○
Boomklever					○
Holenduif					●
Kauw					○
Kleine Bonte Specht					○

○	presentie <30% —————
○	presentie 30-40% dichtheid <2p/10ha —————
○	presentie >40% ————— dichtheid <2p/10ha —————
●	————— dichtheid 2,1- 4,0/10ha
●	————— dichtheid 4,1- 8,0/10ha
●	————— dichtheid 8,1-16,0/10ha

Tabel 2. Voorkomen en dichtheidsklasse van vogelsoorten in vijf avifaunatypen in dennenbossen in het onderzoekgebied Amerongen, (naar Opdam, Kalkhoven & Philippona, in voorbereiding). Elke kolom geeft het gemiddelde voor een aantal percelen. De presentie is het aantal percelen waarin een soort voorkomt als percentage van het aantal percelen per type.

van de RIN (Opdam, Kalkhoven & Philippona in voorbereiding; Dekker et al 1982). De broedvogelgegevens van 26 bospercelen werden verwerkt tot een typologische tabel (als tabel 1). Aldus ontstonden vijf typen van ieder 4-6 opnamen. In tabel 2 is voor elk type opgegeven de presentie en de gemiddelde talrijkheid van de voorkomende soorten. Het gaat hier om dennenbossen van 20-100 jaar, met een wisselende hoeveelheid loofbomen. Van links naar rechts neemt het aantal soorten in de typen toe, terwijl ook het aantal broedparen een toename vertoont. De tabel heeft een driehoekige structuur: er komen steeds nieuwe soorten bij, terwijl de reeds aanwezige soorten blijven. De verschillen tussen de avifauna-typen zijn dus zowel te beschrijven met behulp van het aantal soorten als met de totale broedvogeldichtheid of de soorten-samenstelling. Ieder type heeft voor deze kenmerken karakteristieke waarden. Zo is het bijvoorbeeld mogelijk bij benadering een lijst van vogelsoorten voor een van de bostypen uit deze reeks op te stellen, als wij alleen het aantal voorkomende soorten weten.

In het volgende artikel (Philippona, Kalkhoven & Opdam) zal dieper ingegaan worden op de structuur van de vegetatie in de percelen die

Naarmate dennenbossen ouder en afwisselender worden en de hoeveelheid loofbos toeneemt wordt de vogelstand rijker. Amerongse Bos.

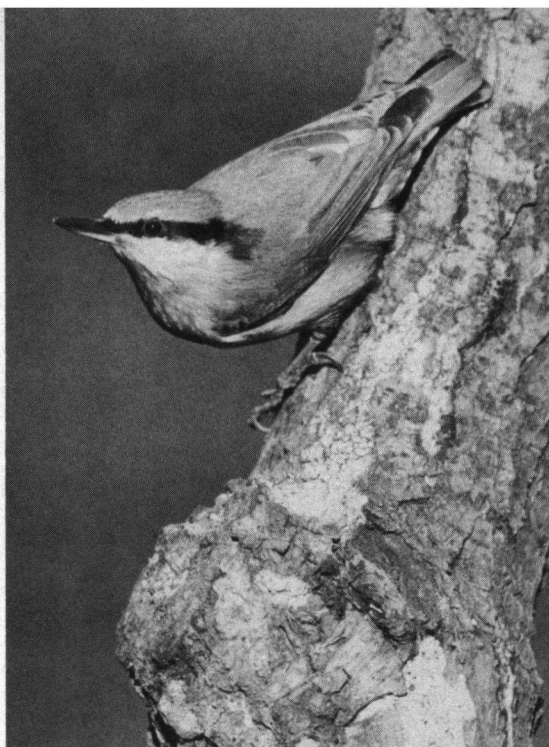
Foto: J.T.R. Kalkhoven, RIN.



bij de avifaunatypen behoren. Hier wil ik volstaan met te vermelden dat van links naar rechts in de tabel de bossen ouder en afwisselender worden, waarbij de hoeveelheid loofbomen en -struiken toeneemt. Type I omvat aldus monocultures van 20-40 jaar, de typen II t/m IV betreffen bossen van 50-80 jaar, waarbij type IV de sterkst ontwikkelde struiklaag heeft, terwijl type V gemengde percelen omvat waarin loofbomen overheersen. Hoewel deze typologie gebaseerd is op lokale vogelgegevens, is er een opvallende overeenkomst met gegevens van Janse & Kessler (1981) van de Veluwe en van Dierschke (1973) van de Lüneburger Heide in West-Duitsland. Uit dit voorbeeld blijkt dat de vegetatie een belangrijke invloed heeft op de soortenrijkdom, de dichtheid en de soortensamenstelling van broedvogelgemeenschappen. Voor andere voorbeelden zie onder andere Opdam & Van Bladeren 1981, Janse & Kessler 1981, Dekker et al 1982. Er zijn echter nog een aantal factoren die in dit verband een rol spelen:

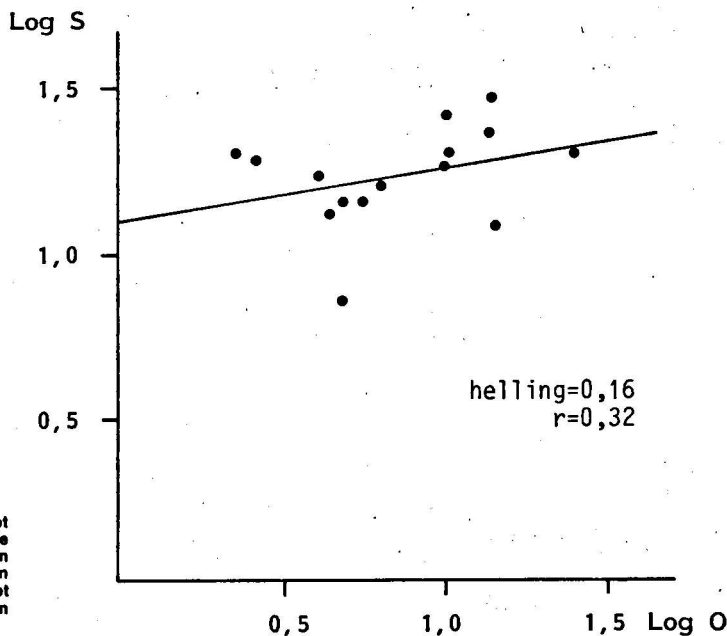
- oppervlakte van de vegetatie-eenheid,
- geografische positie,
- isolatie,
- aard van het omringde landschap en vegetatie.

O p p e r v l a k t e. Het aantal soorten broedvogels in een bos is afhankelijk van het oppervlak van dat stukje bos. Figuur 3 laat voor 15 percelen dennenbos van de typen II, III en IV het verband tussen soortenrijkdom en op-



Ten opzichte van vegetatiekundig gelijkwaardige bossen in andere delen van het land, is de Boomklever één van die soorten die in Drenthe en Noord-Brabant schaars voorkomt of soms zelfs ontbreekt.
Foto: Henk Harmsen.

pervlakte zien, volgens een logaritmische schaal. Andere voorbeelden van deze relatie geven Van Dorp (1982) en Opdam & Retel Helmrich (1982). De verklaring van dit verband is driedelig:



Figuur 3. Verband tussen het aantal vogelsoorten S en de oppervlakte O voor 15 percelen dennenbos. De assen hebben een log-schaal, waardoor het verband als een rechte lijn kan worden afgebeeld.

- grotere oppervlakten herbergen grotere aantallen van een soort, zodat de uitsterfkans kleiner is;
- grotere oppervlakten voldoen vaker aan de minimumeisen van soorten met grotere territoria;
- grotere oppervlakten zijn als regel heterogener dan kleine, zodat meer soorten er een plaatsvinden.

Wanneer wij de soortenrijkdom van bospercelen met elkaar willen vergelijken, moeten wij deze dus corrigeren voor oppervlaktesverschillen.

Geografische positie. Vegetatiekundig gelijkwaardige bossen in verschillende delen van Nederland kunnen heel verschillende vogelbevolkingen herbergen, bijvoorbeeld omdat een aantal soorten in delen van Nederland ontbreekt of schaars is. Dit geldt bijvoorbeeld voor soorten als Appelvink, Boomklever, Glanskop en Bosuil in Drenthe en Noord-Brabant. De geografische positie van een bosperceel heeft daarom consequenties voor de soortensamenstelling van de vogelgemeenschap.

Isolatie. Op kleinere schaal zien wij een ander aspect van geografische positie: de mate van geïsoleerde ligging ten opzichte van andere gebieden met een vergelijkbare vogelbevolking. De soortenrijkdom van kleine, verspreide bosjes kan afhangen van hun positie ten opzichte van een groot boscomplex. Van Dorp (1982) toonde bijvoorbeeld aan dat de rijkdom aan bosvogels in landgoedbossen in het riviereengebied groter was naarmate het landgoed dichter bij de Utrechtse Heuvelrug of de Veluwezoom lag. Omdat de verspreidings- en vestigingsmogelijkheden niet voor alle soorten even groot zijn, heeft de mate waarin een bos geïsoleerd

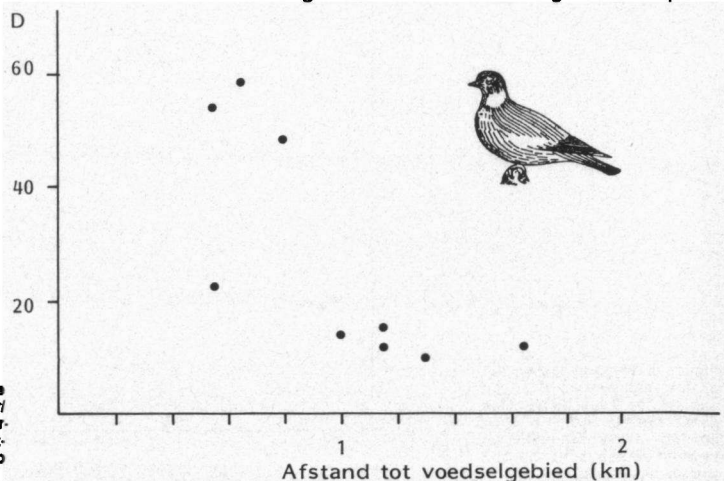
van andere bossen ligt voor verschillende soorten ook verschillende consequenties.

De aard van het omringende landschap kan indirect de vogelbevolking van een bosperceel beïnvloeden. Een deel van de vogelbevolking zoekt voedsel buiten het bos; bijvoorbeeld soorten als duiven, Spreeuwen, kraaien, Eksters en Grote Lijs- ters. Het bos dient hun vooral tot broedplaats; sommige soorten kunnen koloniege- wijs broeden. De afstand tot het voedselge- bied en de oppervlakte hiervan spelen een rol bij de dichtheid aan broedparen van deze categorie soorten. Een voorbeeld geeft figuur 4.

Een andere vorm van deze relatie ontstaat wanneer vogelsoorten voorkomen in ver- scheidene typen biotopen, maar een voorkeur hebben voor één ervan. Wanneer percelen van beide biotooptypen bij elkaar in de buurt liggen, kan een soort eerst het voorkeursbio- toop volledig vullen alvorens de overige te gaan bezetten. De invloed van jaarlijkse aan- talsfluctuaties komt dan vooral in de secun- daire biotopen tot uiting; de dichtheid hangt daar af van de aanwezigheid van het voor- keursbiotoop. Onderzoek van Kluyver & Tin- bergen (1953) aan de Koolmees, Glas (1969) aan de Vink, Nilsson & Ebenmann (1981) aan de Fitit en Lundberg et al (1981) aan de Bonte Vliegenvanger geven hiervan voorbeelden. Laatstgenoemden vonden dat Bonte Vliegen- vangers in loofbossen, in vergelijking met die in naaldbossen, groter waren en een week eerder een territorium bezetten, terwijl ook het broedsucces in loofbossen beter was.

In dit verband moet ik ook nog wijzen op de invloed van aangrenzende vegetatietypen.

Wanneer deze typen sterk afwijken van dat van het onderzochte perceel, ontstaan con- tactgrenzen waarvan sommige soorten profi-



Figuur 4. De dichtheid van de Houtduif D (in p/10 ha) in spar- douglaspercelen neemt af naar- mate de afstand tot het groot- schallig agrarisch landschap groter wordt.

teren. Dit verschijnsel wordt wel aangeduid met randeffecten of grenseffecten. Philippo- na, Kalkhoven & Opdam (in dit nummer) be- steden hier meer aandacht aan.

Conclusie

Uit het bovenstaande blijkt dat de samenstel- ling van broedvogelgemeenschappen welis- waar afhangt van de vegetatie, maar dat een aantal andere omgevingsfactoren eveneens een rol speelt. Dat is al duidelijk zonder de directe invloed van de mens (recreatie, jacht, verkeer, milieuverontreiniging) en factoren in het overwinteringsgebied van een soort erbij te betrekken. De broedvogelgemeenschap past dan weliswaar bij de vegetatie en bij de rest van de fauna, maar er is nogal wat varia- tie mogelijk als gevolg van de andere facto- ren. De stabiliteit van een vogelgemeenschap geldt dus slechts binnen een zekere marge. Bij het beschrijven van vogelgemeenschap- pen zullen wij hiermee rekening moeten hou- den. Wij kunnen bepaalde typen beschrijven aan de hand van de eigenschappen die wij hebben besproken. Zo'n type is dan een soort gemiddelde, een ideaalbeeld dat in de prac- tijk allerlei variaties laat zien. Wij moeten dan ook een verschil maken tussen de abstracte



De Grote Lijster zoekt buiten het bos voedsel, terwijl het bos vooral als broedplaats dient.
Foto: Frits van Daalen.

typebeschrijving en de concrete vogelge- meenschap die wij in het veld tegenkomen. De typologie is het hulpmiddel om orde te scheppen in de variatie, die wij in de vogelbe- volking om ons heen aantreffen. Het maakt het ons gemakkelijker onderzoek te doen aan de relaties tussen vogelgemeenschappen en hun milieu en de resultaten daarvan te ge- bruiken voor een natuurbeheer dat recht doet aan de complexiteit van levensgemeenschap- pen.

Naschrift:

Bij het Rijksinstituut voor Natuurbeheer is onderzoek gaande dat over een aantal jaren een overzicht moet opleveren van de Nederlandse broedvogelgemeenschappen. Een landelijke ty- pologie van de avifauna van de heide werd gepubliceerd door Opdam & Retel Helmrich (1982), lokale typologieën door onder andere Janse & Kessler (1981), Dekker et al (1982) en Van Dorp (1982).

■ P.F.M. Opdam, Rijksinstituut voor Natuurbeheer, postbus 46, 3956 ZR Leersum.

LITTERATUUR:

- Alatalo, R.V. (1981): Interspecific competition in tits *Parus* spp. and the goldcrest *Regulus regulus*: foraging shifts in multi- specific flocks. *Oikos* 37: 335-344.
- Alerstam, T., S.G. Nilsson & S. Ulfstrand (1974): Niche differentiation during winter in woodland birds in southern Sweden and the Islands of Gotland. *Oikos* 25: 321-330.
- Balen, J.H. van (1980): Population fluctuations of the Great Tit and feeding conditions in winter. *Ardea* 68: 143-164.
- Connell, J.H. (1975): Some mechanism producing structure in natural communities: A model and evidence from field experi- ments. In: *Ecology and Evolution of communities*, ed. M.L. Cody and J.M. Diamond pp. 460-490. Harvard Univ. Press.
- Dekker, A., P. Opdam & J. Kalkhoven (1982): Kwantitatief onderzoek naar de samenhang tussen avifauna en vegetatie in den- nenbossen en essenhakhoutbossen bij Amerongen. RIN rapport 82/12, Leersum.
- Diamond, J.M. (1978): Niche shifts and the Rediscovery of Interspecific Competition. *Am. Sci.* 66: 322-331.
- Dhondt, A.A. & R. Eyckerman (1980): Competition and the regulation of numbers in Great and Blue Tit. *Ardea* 68: 121-132.
- Dierschke, F. (1973): Die Sommervogelbestände Nordwestdeutscher Kiefernforsten. *Vogelwelt* 94: 201-225.
- Dorp, D. van (1982): De avifauna van enige landgoedbossen in het rivierengebied en de relatie met de vegetatie. Intern rapport, RIN Leersum.
- Glas, P. (1960): Factors governing density in the Chaffinch (*Fringilla coelebs*) in different types of wood. *Arch. Neerl. Zool.* 13: 468-472.
- Janse, C.J. & J.J. Kessler (1981): Onderzoek naar de broedvogelbevolking en haar samenhang met de vegetatiestructuur in bossen op de Veluwe. Intern. rapport RIN, Leersum.
- Jansson, C., J. Ekman & A. von Brömssen (1981): Winter mortality and food supply in tits *Parus* spp. *Oikos* 37: 313-322.
- Källander, H. (1981): The effects of provision of food in winter on a population of the Great Tit *Parus major* and the Blue Tit *P. caeruleus*. *Orn. Scand.* 12: 244-248.
- Kluyver, N.H. & L. Tinbergen (1953): Territory and the regulation of density in titmice. *Arch. Neerl. de Zool.* 10: 265-289.
- Lack, D. (1966): Population studies of birds. Oxford, Clarendon Press.
- Lundberg, A., R.V. Alatalo, A. Carlson & S. Ulfstrand (1981): Biometry, habitat distribution and breeding success in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Oikos* 12: 68-79.
- Newton, I. (1980): The role of food in limiting bird numbers. *Ardea* 68: 11-30.
- Nilsson, S.G. & B. Ebenmann (1981): Density changes and niche differences in island and mainland Willow Warblers *Phyllos- copus trochilus* at a lake in southern Sweden. *Orn. Scand.* 12: 62-67.
- Opdam, P. & G.J. van Bladeren (1981): De vogelbevolking van beheerde en onbeheerde delen van het Forstamt Hasbruch (Ol- denburgerland, BRD) in relatie tot de bosstructuur. RIN rapport 81/2, Leersum.
- Opdam, P. & V. Retel Helmrich (1982): De vogelgemeenschappen van de Nederlandse heidevelden. RIN rapport 82/4, Leersum.