

# De betekenis van vegetatiekenmerken voor bosvogelgemeenschappen

Jeroen Philippona, Jan Kalkhoven & Paul Opdam

## 1. Inleiding

Zoals in het artikel van Opdam (dit nummer) is betoogd wordt de samenstelling van een vogelgemeenschap in een bepaalde begroeiing zowel bepaald door lokale (interne) factoren als door invloeden van de omgeving (externe factoren). In dit artikel zullen wij ons beperken tot de lokale factoren. De nadruk zal hierbij liggen op de vegetatie omdat deze de basis vormt voor dierlijke levensvormen en omdat zeker onder natuurlijke omstandigheden het abiotisch milieu erin tot uitdrukking komt. De vegetatie is een bron van voedsel, direct en indirect, en biedt schuil- en nestelgelegenheid.

Onderzoek naar de relatie vegetatie - avifauna wordt al enige tientallen jaren verricht. Enerzijds poogde men, vooral in Duitsland, een verband te leggen tussen het voorkomen van plantensociologische eenheden en dat van vogels (onder andere Oelke 1963 en Zenker 1980). Dit onderzoek betrof zo natuurlijk mogelijke bossen van vrij sterk uiteenlopende vegetatietypen. De verschillen in vogelbevolking kwamen meestal slechts tot uiting in een klein aantal soorten, terwijl vele talrijke soorten in alle bostypen in vergelijkbare dichtheden voorkwamen. Anderzijds hebben vele auteurs benadrukt dat niet zozeer het plantensociologische type (soortensamenstelling) alswel de structuur van de vegetatie verantwoordelijk is voor de samenstelling van de broedvogelbevolking. Vooral in onze cultuurbossen, waar kenmerken van natuurlijke vegetatietypen vaak onvolledig aanwezig zijn en waar onder invloed van menselijk ingrijpen grote structuurverschillen in de vegetatie ontstaan, is een benadering vanuit de vegetatiestructuur zeer gewenst. Deze benadering levert de mogelijkheid van een evaluatie van het Nederlandse bosbeheer gezien vanuit ornithologisch oogpunt.

Auteurs die op het belang van de vegetatiestructuur hebben gewezen zijn onder andere MacArthur & MacArthur (1961), MacArthur (1964), Karr & Roth (1971), Blondel et al (1973), Willson (1974) en Vidal (1975).

Met de vegetatiestructuur wordt bedoeld de hoeveelheid begroeiing (massa) en de verdeling ervan in de ruimte. De structuur van de

begroeiing is in feite een driedimensionaal patroon, waarin zowel de hoogte van de begroeiing als de verdeling van de begroeiing in horizontale en in verticale richting een rol spelen. Het meeste onderzoek naar de relatie vegetatie-vogelbevolking betrof tot voor kort verschillen tussen sterk uiteenlopende biotopen, bijvoorbeeld grasland - struwelen -

De Tortelduif verschijnt pas in oudere bossen.

Foto: F. Houtkamp.





Op minder voedselarme bodems kan in dennenbossen een ondergroei van onder andere Bosbes en Amerikaanse Vogelkers ontstaan, Amerongse Bos.  
Foto: J.T.R. Kalkhoven, RIN.

naaldbos - loofbos. Er is nog weinig gekeken naar de structuurverschillen binnen een vegetatietype. De laatste jaren wordt echter onderzoek gedaan in enkele in ons land veel voorkomende bostypen. Dit artikel is vooral gericht op resultaten die hieruit verkregen zijn.

Een van de problemen bij dit onderzoek is het vinden van de belangrijkste structuurkenmerken die de verschillen in vogelbevolking bepalen. Het lijkt in dit verband zinvol om uit te gaan van de huidige situatie van de Nederlandse bossen. Het overgrote deel van de Nederlandse bossen heeft of had tot voor kort als hoofdfunctie de productie van hout. Het daaruitvolgende beheer heeft grote gevolgen voor de structuur van bossen. Deze productiebossen bestaan meestal uit gelijkjarige, ongemengde opstanden van één hoofdboomsoort. De houtoogst vindt plaats door periodieke dunning en een uiteindelijke kaalkap van het perceel. De omlooptijd van een opstand is sterk afhankelijk van boomsoort en bodemtype en varieert van 4-10 jaar voor essen-hakhout tot 160-200 jaar voor opgaand eikenbos. Voor naaldbos gelden perioden van zo'n 50 tot 120 jaar. Binnen de kaalkapmethode zijn veel varianten mogelijk. Zo kan de bodem al of niet een voorbereiding ondergaan en de dunningen kunnen sterk uiteenlopen in intensiteit en patroon. Spontane verjonging van loofbomen in dennenbossen kan al of niet worden verwijderd.

Uit onderzoek van onder andere Opdam & Van Bladeren (1981), Janse & Kessler (1981), Dekker et al (1982) en Opdam et al (in voorbereiding) blijkt dat de structuurinvloed op de

vogelbevolking in hoofdzaak op een viertal factoren is terug te voeren:

- 1 Dominante boomsoort(en),
- 2 Leeftijd van het bos (successiestadium),
- 3 Structuurverschillen binnen een successiestadium,
- 4 Ruimtelijke rangschikking van percelen (schaal, randeffecten).

In jong elkenbos is, in tegenstelling tot in beukenbos, al een dichte ondergroei mogelijk.  
Foto: J.T.R. Kalkhoven, RIN.



## 2 Het meten van de structuur

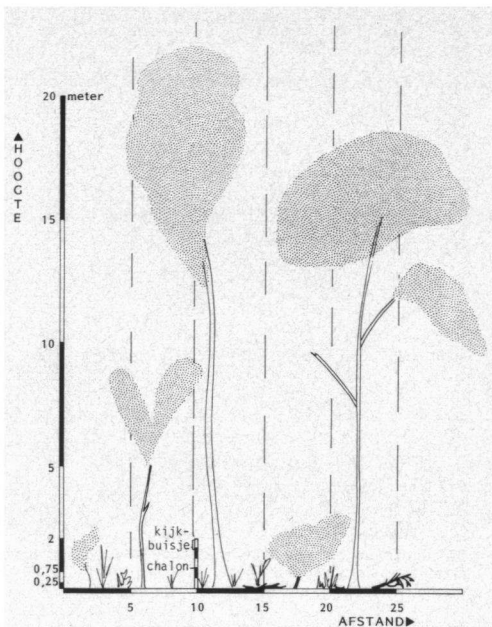
Een goede structuurbeschrijving zal aan drie voorwaarden moeten voldoen:

- 1 De beschrijving moet reproduceerbaar zijn. Het is noodzakelijk dat metingen in een zelfde bos door verschillende personen een vergelijkbaar resultaat opleveren. Het gebruik van beschrijvingen als 'open of dicht' en 'er is sprake van een boomlaag' voldoen niet aan deze eis omdat ze te veel variatie in interpretatie toelaten.
- 2 De beschrijving moet in getallen weer te geven zijn zodat berekeningen mogelijk zijn waarbij de relatie met vogelvariabelen wordt onderzocht. Schetsen als in de tabellen 1 en 3 geven wel een duidelijk beeld van wat met een bepaalde structuur bedoeld wordt maar laten geen berekeningen toe.
- 3 De beschrijving moet de kenmerken bevatten die, direct of indirect, relevant zijn voor het beoogde doel, in dit geval de verklaring van de variatie in de vogelbevolking.

Een keuze van de te meten kenmerken gaat daarom uit van de wijze waarop vogels van het bos gebruikmaken. Zo bouwen vogels hun nesten onder andere op dikke takken, in de kroon, in het struikgewas, tussen de kruidvegetatie of in boomholten. Belangrijk is dus te weten of er een struiklaag is, en zo ja hoe dicht deze is, hoe groot het aandeel oude bomen is en hoe hoog en afwisselend de kruidlaag is. Vogels foerageren tussen dicht takkenweefsel, op de stam of in open ruimten in het bos, bijvoorbeeld vanaf een uitkijkpost in de struiklaag. Hiervoor is het van belang bovendien te weten hoe dicht de kroonlaag is en hoe groot de open ruimten zijn. Wat betreft de mogelijkheid om dekking te zoeken gelden de zelfde overwegingen. Het komt er dus op aan zo te meten dat men een beeld krijgt van:

- 1 de dichtheid van de begroeiing in de verschillende vegetatielagen, de bedekking;
- 2 de verdeling van de plekken met en zonder begroeiing in die verschillende lagen, gezien in de horizontale richting, dit is de mate van heterogeniteit;
- 3 de dikte en de hoogte van de bomen;
- 4 het al of niet aanwezig zijn van dood hout of dode nog rechtopstaande bomen.

Op basis van literatuur en veldonderzoek heeft Van Berkel (1979) een methode beschreven die met enige wijzigingen bij het onderzoek van bos in verschillende gebieden is toegepast (Hasbruch BRD; Veluwe, Utrechtse Heuvelrug, Rivierengebied). Deze werkwijze is als volgt: In een zo homogeen mogelijk stuk bos (dat vaak de omvang van 'een perceel' heeft) wordt een rechte lijn van 250 m uitgezet, een transect met om de vijf meter een meetpunt. Op elk van de vijftig punten wordt langs een verticale lijn bepaald of er begroeiing is in zeven lagen: 0-0,25 m; 0,25-0,75 m; 0,75-2 m; 2-5 m; 5-10 m; 10-20 m en > 20 m. Daartoe wordt een chalonstok van 2 meter op elke punt geplaatst en wordt vastgesteld of een plant (kruid, struik of boom) de stok raakt of niet. De begroeiing boven de 2 m wordt gemeten met behulp van een buisje dat tegen de chalonstok gehouden wordt. Door dit buisje kijkend wordt vastgesteld of er in



Figuur 1. Het meten van de structuur van een bos in horizontale en verticale richting. Voor verklaring zie de tekst.

het verlengde van de stok in de verschillende lagen sprake is van begroeiing of niet. Behalve de aanwezigheid van begroeiing wordt ook bepaald om welke soorten het gaat.

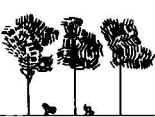
In figuur 1 is deze werkwijze in beeld gebracht. Het resultaat is een lijst waaruit het al of niet aanwezig zijn van begroeiing in verticale en horizontale richting is af te lezen (figuur 2). Tevens worden op elk meetpunt gemeten: de afstand tot de dichtsbijzijnde boom, de hoogte van deze boom, de omtrek op borsthoogte en de boomsoort.

## 3 Structuurkenmerken

Wat zijn nu de structuurkenmerken die uit deze metingen zijn af te leiden?

- De **bedekking** in de verschillende lagen, eventueel van enkele of alle lagen samen, wordt uitgedrukt in het percentage 'plusjes' (+ +). De bedekking per laag is een maat voor de dichtheid of openheid van de begroeiing in die laag en wij veronderstellen dat er een relatie is tussen de dichtheid van de begroeiing en de hoeveelheid voedsel, nestgelegenheid en schuilplaatsen. De afwisseling in verticale richting die eveneens uit deze bedekkingmetingen af te leiden is, wordt verondersteld van betekenis te zijn voor de verschillende manieren waarop de vogelsoorten van het bos gebruik maken (niche-differentiatie).
- De **heterogeniteit** is de afwisseling in dicht en minder dicht tot open, in horizontale richting, bij de berekening waarvan het aantal groepjes plusjes van



|                            |  |  |  |  |
|----------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------|
|                            | GROVE DEN 60-80 jaar                                                              | BEUK 70-130 jaar                                                                  | EIK 70-120 jaar                                                                   | EIK 100 jaar                                                                      |
| Type                       | Matig oud Dennenbos met of zonder loofopslag                                      | Middel-oud Beukenbos                                                              | Middel-oud Eikenbos homogeen, weinig struiken                                     | Middel-oud Eikenbos Heterogeen, met struiken en Berk                              |
| Aantal percelen            | 11                                                                                | 3                                                                                 | 4                                                                                 | 1                                                                                 |
| Oppervlakte (ha)           | 118,5                                                                             | 31,5                                                                              | 57                                                                                | 12,5                                                                              |
| Aantal soorten (S)         | 13-20                                                                             | 5-20                                                                              | 6-15                                                                              | 26                                                                                |
| Dichtheid                  |                                                                                   |                                                                                   |                                                                                   |                                                                                   |
| holenbroeders              | 56-184                                                                            | 67-321                                                                            | 116-277                                                                           | 347                                                                               |
| kroonbroeders              | 63-94                                                                             | 31-68                                                                             | 15-101                                                                            | 80                                                                                |
| struikbroeders             | 17-108                                                                            | 0-10                                                                              | 0-13                                                                              | 48                                                                                |
| grondbroeders              | 35-159                                                                            | 0-15                                                                              | 31-38                                                                             | 160                                                                               |
| Totale dichtheid (p/100ha) | 219-420                                                                           | 117-409                                                                           | 162-429                                                                           | 627                                                                               |

Tabel 1. Enkele vogelgegevens van bossen waarin verschillende boomsoorten domineren (deels naar Janse & Kessler 1981).

duidelijk zijn dat de dominante boomsoort een grote invloed uitoefent op de structuur van het bos. Deze heeft op zijn beurt gevolgen voor de vogelstand. Het effect van de hoofdboomsoort op de vogelbevolking is echter niet geheel terug te brengen op de structuur. Er zijn ook soortspecifieke bindingen die te verklaren zijn uit de specialisatie van een vogelsoort op een bepaald soort zaden of insecten. Er zijn typische naaldbossoorten als Kuifmees, Zwarte Mees en Goudhaantje naast soorten die meestal alleen in loofbos voorkomen, bijvoorbeeld Glanskop, Fluiters en Boomklever.

Door de relatie hoofdboomsoort - bosstructuur is het effect van de hoofdboomsoort niet

Wanneer beukenbos oud wordt, ontstaan gaten in de kroonlaag en dood hout door het omvallen van bomen. De structuurvariatie neemt toe, Leersum.  
Foto: C.J.M. van Berkel.



of nauwelijks te onderzoeken. Het beste is nog om successiestadia van bossen met verschillende hoofdboomsoorten te vergelijken (zie tabel 1).

#### 4.2. Het effect van het successiestadium

Bij het kaalkapsysteem zijn er extreme contrasten in de vegetatiestructuur in de loop van de ontwikkeling van kapvlakte tot kaprijp bos. Als voorbeeld wordt hier de ontwikkeling van een dennenbos in verband gebracht met de broedvogelbevolking.

1-3 jarige cultuur: Jonge dennetjes met Struikheide, Bochtige Smele en eventueel Blauwe Bosbes of Pijpestootje. De bedekking van de kruidlaag is hoog, de heterogeniteit laag. De boompjes zijn zeer regelmatig verdeeld.

Typische vogels: Bodembroeders als Boompieper en Nachtzwaluw, eventueel Geelgors en bij voldoende grote oppervlakte (25 ha) eventueel ook Veldleeuwerik, Boomleeuwerik en Graspieper. Aantal soorten (S) 2-6, totale broedvogeldichtheid (D)  $\pm$  5-10 p/10 ha.

3-6 jaar: De boompjes worden 1,5-2 m hoog maar vormen nog geen gesloten laag. Bedekking van kruidlaag hoog, van de struiklaag nog tamelijk laag. De eerste struikvogels treden op: Fitis en Kneu, Geelgors, Boompieper en Nachtzwaluw zijn hier algemeen. S = 8-10, D = 5-20 p/10 ha.

6-15 jaar: Hoogte 1,5-5,5 m. Het bestand wordt dichter, de bedekking op struikniveau is zeer hoog, die van de kruidlaag is afgenomen. De heterogeniteit is nog altijd laag, de stamdikte zeer gering en met weinig variatie. Het aantal soorten en de dichtheid nemen verder toe (S = 10-15, D = 20-37). De Fitis



Essenhakhout is redelijk goed onderzocht op vogels, Leersum.

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

bereikt hier optimale dichtheden van 10-20 p/10 ha, de Geelgors van  $\pm$  5/10 ha. Soorten als Koekoek, Heggemus, Merel, Tuinfluiter en Roodborst hebben een flinke presentie. 15-25 j a a r: Jonge stakenfase. Hoogte 5-12 m, gesloten bestand, het onderste deel van de stam wordt kaal door taksterfte, hetgeen tot uiting komt in de afname van de bedekking van de struiklaag.

De bedekking van de kruidlaag is minimaal, die van de boomlaag neemt toe. Deze opstanden zijn nog steeds zeer eenvormig (lage heterogeniteit). De pioniervogels Boompieper en Geelgors zijn sterk teruggelopen. Ook struikbroeders als Fitis en Tuinfluiter nemen weer af. Boombroeders als Vink, Grote Lijster, Zwarte Mees, Kuifmees, Matkop en Vlaamse Gaai verschijnen. S = 10-20, D = 15-37 p/10 ha.

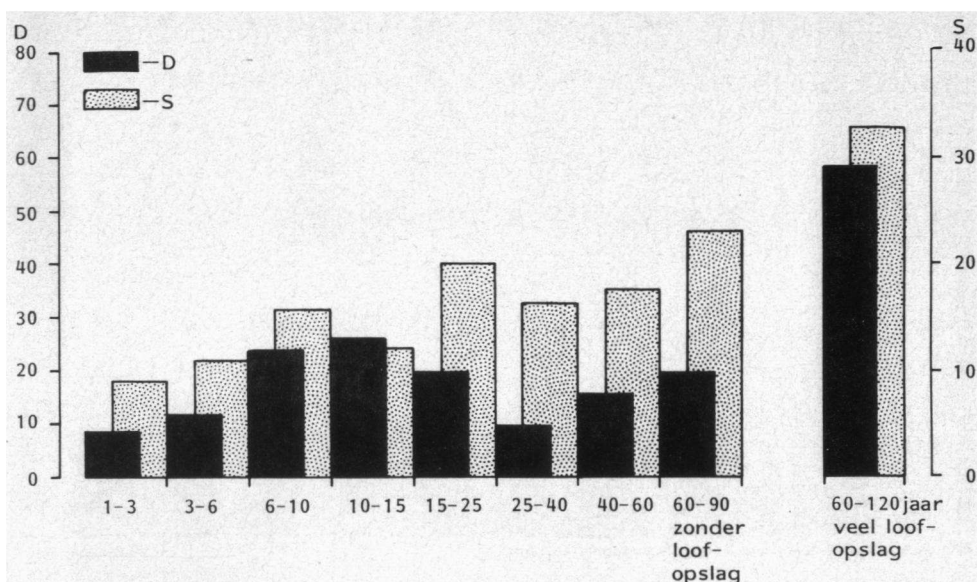
25-45 j a a r: Oude stakenfase. Hoogte 12-16 m, eventueel enige spontane struikengroei. Bedekking boomlaag is hoog, van struik- en kruidlaag zeer laag. Vanwege de dunningen is er enige toename in heterogeniteit. Totale dichtheid en soortenrijkdom van de vogels zijn teruggelopen tegen over de jongere stadia: S = 7-15, D = 8-14. De struikvogels Fitis, Tuinfluiter, Heggemus en Merel zijn vrijwel verdwenen. Sterk toegenomen zijn Vink, Zwarte Mees en Kulfmees.

40-60 j a a r: Jonge boomfase. Vrij dichte opstand van 8-18 m hoogte, struiklaag meestal slecht ontwikkeld. Lichte toename in soortenrijkdom en dichtheid van de vogels. Er verschijnen nu enkele hollenbroeders en stamfoerageerders ten gevolge van het toegenomen stamoppervlak, c.q. -volume (Koolmees, Grote Bonte Specht).

60-100 j a a r: Oude boomfase. Hoogte 12-15 m. Door dunning en sterfte is de boomlaag meestal meer open geworden. De bedekking van de boomlaag is lager, de heterogeniteit juist hoger geworden. Afhankelijk van bodem en beheer kan er zich een meer of minder dichte struiklaag hebben ontwikkeld van Berken, Eiken en Lijsterbes. De gemiddelde stamomtrek is vrij groot en vertoont vrij veel variatie, zeker wanneer jonge loofbomen zich spontaan kunnen ontwikkelen. Het aantal dode bomen en boomholten is toegenomen. De totale bedekking en heterogeniteit bereiken hogere waarden dan in jongere stadia. Dichtheid en soortenrijkdom van de vogels nemen

Menging van beukenbos met elken heeft een verrijkende invloed op de structuurvariatie omdat meer struikontwikkeling mogelijk is. Zie de kale struikstammetjes rechts. Leersum. Foto: C.J.M. van Berkel.





Figuur 3. Successiereeks van jonge aanplant naar oud grovedennenbos (leeftijd in jaren). Van het oudste stadium zijn twee varianten weergegeven:  
— zonder ondergroei in de struiklaag  
— met veel verjonging van loofbomen in struik- en boomlaag.

toe. Boomkruiper, Bosuil, Zwarte Specht en grotere stootvogels, eventueel ook Kauw en Spreeuw zijn nu vaste elementen van de avifauna.

**Samenvat:** In jonge stadia nemen de soortenrijkdom en de dichtheid snel toe om na zo'n vijftien jaar een top te bereiken. Het betreft hier uitsluitend bodem- en vooral struikbroeders. In het volgende stadium, de stakenfase, nemen deze soorten zeer sterk af, waardoor de totale vogelrijkdom vermindert. Bij het groeien van de bomen kunnen later echter steeds meer echte bosvogels hun intrede doen, terwijl in de oudste stadia ook weer bodem- en struikbroeders voorkomen. De totale dichtheid en de soortenrijkdom nemen nu weer toe (zie figuur 3). In sparren- en eikenbeplantingen is een vergelijkbare ontwikkeling aangetoond evenals in meer natuurlijke successiereksen, onder andere op verlandende oude rivierbeddingen in Zuid-Polen (Dierschke 1973, Glowaciński 1975, Opdam & Van Bladeren 1981, Opdam et al in voorbereiding).

Vatten wij het voorgaande samen dan blijkt dat de successie leidt tot een toename van vegetatie in de verschillende lagen hetgeen blijkt uit de toename van de bedekking, vooral in de laag van 0,75 tot 5 m en in alle lagen samen. De afwisseling in horizontale richting (heterogeniteit) neemt toe, vooral in de oudere stadia. Het beschikbaar komen van meer stamoppervlak voor stamfoerageerders en holen voor hollenbroeders kan wor-

den afgeleid uit de toename van de stamomtrek.

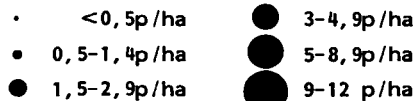
#### 4.3. Het effect van structuurverschillen binnen een successiestadium

Door het gevoerde beheer en de eigenschappen van de bodem kunnen er ook tussen bossen van de zelfde leeftijdsklasse van een bepaalde boomsoort grote structuurverschillen bestaan, die gevolgen hebben voor de vogelbevolking (Dekker et al 1982, Komdeur & Vestjens 1982, Opdam et al in voorbereiding). Deze komen vooral tot uiting in de oudere successiestadia. Plantafstand, dunning en selectieve kap bepalen de bedekking en regelmatigheid van de kroonlaag en beïnvloeden de ontwikkeling van kruid- en struiklaag, evenals de hoeveelheid dood hout. Struikverjonging kan al of niet worden verwijderd. Wij moeten overigens bedenken dat binnen een successiestadium, bijvoorbeeld 60-100 jaar, de successie niet stilstaat.

Bossen van zestig jaar hebben een andere structuur dan bossen van honderd jaar. Structuurverschillen tussen oudere dennenbossen zijn dan ook het gecombineerde effect van verschillen in successiestadium en verschillen in beheer. Verschillen in de ontwikkeling van een struiklaag in dennenbossen hangen ook samen met de bodemgesteldheid: op de armste bodems op jonge heide en stuifzandontginningen groeien slechts wat korstmossen en bochtige smeie. Van spontane verjonging is hier nauwelijks sprake.

|                    | 1-3 | 3-6 | 6-10 | 10-15 | 15-25 | 25-45 | 40-60 | 60-100 |
|--------------------|-----|-----|------|-------|-------|-------|-------|--------|
| Boompieper         | •   | ●   | •    | •     | •     | •     | ●     | ●      |
| Geelgors           | •   | •   | ●    | •     | •     | •     | •     | •      |
| Kneu               | •   | ●   | •    | •     | •     | •     | •     | •      |
| Fitis              |     | •   | ●    | ●     | ●     | •     | •     | •      |
| Heggemus           |     |     | •    | •     | •     | •     | •     | •      |
| Merel              |     |     | •    | •     | •     | •     | •     | •      |
| Roodborst          |     |     | •    | •     | •     | •     | •     | •      |
| Zanglijster        |     |     |      | •     | •     | •     | •     | •      |
| Vink               |     |     |      | •     | •     | •     | ●     | ●      |
| Kuifmees           |     |     |      |       | •     | •     | •     | •      |
| Zwarte mees        |     |     |      |       | •     | •     | •     | •      |
| Matkop             |     |     |      |       | •     | •     | •     | •      |
| Grote lijster      |     |     |      |       | •     | •     | •     | •      |
| Gekr. roodstaart   |     |     |      |       | •     | •     | •     | •      |
| Vlaamse gaai       |     |     |      |       | •     | •     | •     | •      |
| Goudhaantje        |     |     |      |       |       | •     | •     | •      |
| Tortelduif         |     |     |      |       | •     |       | •     | •      |
| Winterkoning       |     |     |      |       |       | •     | •     | ●      |
| Sperwer            |     |     |      |       | •     | •     |       |        |
| Koolmees           |     |     |      |       |       |       | •     | •      |
| Grote bonte specht |     |     |      |       |       |       | •     | •      |
| Boomkruiper        |     |     |      |       |       |       |       | •      |

Dichtheden in paren per 10 ha

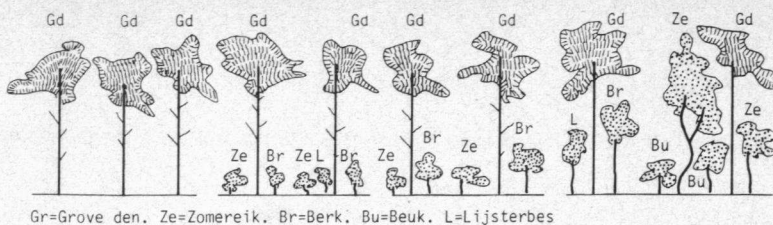


Tabel 2. Vogelsuccessie in grove-dennenbossen met een geringe spontane verjonging. Geschematiseerd naar Nederlandse en Westduitse gegevens (Dierschke 1973, Dekker et al 1982, Opdam et al in voorbereiding, Komdeur en Vestjens 1982).

ke. Op wat minder voedselarme bodems met een langere boshistorie zal veelal Blauwe Bosbes en/of Adelaarsvaren groeien met bovendien opslag van Ruwe Berk, Zomereik, Beuk, Lijsterbes en Amerikaanse Vogelkers. Wat de invloed van deze structuurverschillen is op de vogelbevolking is onderzocht door Dekker et al (1982). Zij bestudeerden de broedvogelbevolking van een grote reeks dennenpercelen, waarbij zij de verschillen in soortenrijkdom en vogeldichtheid trachtten te verklaren uit de variatie in vegetatiestructuur. De vegetatie-eigenschappen die de beste verklaring van die variatie gaven waren de totale bedekking, de heterogeniteit van de struiklaag van 2-5 m en de bedekking van deze struiklaag te zijn. Hoge waarden voor deze vegetatie-eigenschappen blijken samen te

gaan met grote soortenrijkdom en dichtheid van de vogels.

Op grond hiervan kan een typering van dennenbossen volgens structurele eigenschappen gemaakt worden. In tabel 3 zijn de vogelgegevens van een reeks dennenpercelen van zestig jaar en ouder weergegeven. Deze zijn geordend in een reeks met toenemende totale bedekking van de struiklaag. Links in de tabel staan bossen zonder noemenswaardige spontane verjonging, terwijl van de percelen rechts in zowel struik- als boomlaag veel loofbomen en -struiken voorkomen. Schematisch is dit samengevat in de figuur boven tabel 3. Een aantal vogelsoorten blijkt in al deze percelen in vergelijkbare dichtheden voor te komen: Vink, Vlaamse Gaai, Bosuil, Kuif-



|                          | I    | II    | III   | IV        |
|--------------------------|------|-------|-------|-----------|
| Totale bedekking         | laag | matig | hoog  | zeer hoog |
| Bedekking 2-5 meter      | laag | matig | hoog  | hoog      |
| Heterogeniteit 2-5 meter | laag | matig | hoog  | zeer hoog |
| Heterogeniteit >10 meter | laag | laag  | matig | hoog      |

|                  |   |   |   |   |
|------------------|---|---|---|---|
| Goudhaantje      | ○ | ○ | ○ | ○ |
| Kuifmees         | ● | ○ | ● | ○ |
| Bosuil           | ○ | ○ | ○ | ○ |
| Vlaamse gaai     | ○ | ○ | ○ | ● |
| Zwarte mees      | ● | ● | ● | ● |
| Winterkoning     | ● | ● | ● | ● |
| Vink             | ○ | ● | ● | ● |
| Roodborst        | ○ | ○ | ● | ● |
| Mereel           | ○ | ● | ● | ● |
| Koolmees         | ● | ● | ● | ● |
| Gr.bonte specht  | ● | ● | ● | ● |
| Matkop           | ○ | ○ | ○ | ● |
| Gekr. roodstaart | ○ | ○ | ○ | ● |
| Boomkruiper      | ○ | ○ | ○ | ● |
| Grote lijster    | ○ | ○ | ○ | ○ |
| Boompieper       | ○ | ○ | ○ | ○ |
| Nachtzwaluw      | ○ | ○ | ○ | ○ |
| Fitis            | ○ | ○ | ○ | ● |
| Heggenus         | ○ | ○ | ○ | ○ |
| Zwartkop         | ○ | ○ | ● | ● |
| Zanglijster      | ○ | ○ | ○ | ● |
| Tjiftjaf         | ○ | ○ | ○ | ● |
| Zwarte specht    | ○ | ○ | ○ | ○ |
| Goudvink         | ○ | ○ | ○ | ○ |
| Houtduif         | ○ | ○ | ○ | ● |
| Tortelduif       | ○ | ○ | ○ | ○ |
| Staartmees       | ○ | ○ | ○ | ○ |
| Groene specht    | ○ | ○ | ○ | ○ |
| Koekoek          | ○ | ○ | ○ | ○ |
| Glanskop         | ○ | ○ | ○ | ● |
| Pimpelmees       | ○ | ○ | ○ | ● |
| Spreeuw          | ○ | ○ | ○ | ○ |
| Fluiter          | ○ | ○ | ○ | ○ |
| Gr.vliegenvanger | ○ | ○ | ○ | ○ |
| Appelvink        | ○ | ○ | ○ | ○ |
| Vuurgoudhaantje  | ○ | ○ | ○ | ○ |
| Tuinfluiter      | ○ | ○ | ○ | ○ |
| Boomklever       | ○ | ○ | ○ | ○ |
| Holenduif        | ○ | ○ | ○ | ○ |

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

Tabel 3. Voorkomen en dichtheidsklasse van vogelsoorten in vier typen dennenbos in het onderzoekgebied Amerongen (naar Opdam et al 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 totaal aantal percelen per type.



Het laten staan en liggen van dood hout heeft een gunstige invloed op de vogelstand, New Forest.

Foto: G. Poortinga.

mees, Zwarte Mees, Matkop, Winterkoning en Grote Bonte Specht. Enkele soorten (Boompieper, Goudhaantje en Grote Lijster) hebben in de structuurarme percelen een grotere presentie. Koolmees, Roodborst en Merel komen overal voor maar bereiken hogere dichtheden in de structuurrijke percelen. Zwartkop, Tjiftjaf, Staartmees en Zanglijster ontbreken in type 1. Een grote groep beperkt zich tot type 3 en 4: Groene Specht, Tortelduif, Pimpelmees, Glanskop, Fitis en Spreeuw, terwijl Tuinfluiter, Fluitser, Grauwe Vliegenvanger, Appelvink, Boomklever en Holenduif alleen in type 4 voorkomen. Opvallend is dat in deze structuurrijke bossen dank zij een dichte struiklaag, een aantal soorten teruggenieten die ook in hoge dichtheden in jonge successiestadia voorkomen, bijvoorbeeld Fitis en Tuinfluiter.

Samenvattend kunnen wij zeggen dat soortenrijkdom en vogeldichtheid toenemen met de bedekking van de struiklaag en de heterogeniteit van de kroonlaag. De loofboomrijke bossen rechts in tabel 3 hebben reeds een flink aantal jaren een zeer extensief beheer ondergaan. De vegetatieontwikkeling is dus relatief spontaan. Deze situatie is duidelijk minder gericht op productie van hout. Vergelijkbare resultaten zijn ook in andere bostypen, op rijkere en vochtiger groeiplaatsen verkregen. In beheerde en onbeheerde (semi-oerwoud) percelen in het Hasbruch in Noordwest-Duitsland (eikenhaagbeukenbos) bleken de heterogeniteit van de boomlaag en de totale bedekking van alle vegetatielagen samen van grote invloed te zijn op soorten-

rijkdom en dichtheid van de broedvogels. Voor beukenbossen op de Veluwe gold hetzelfde. Bijmenging van eik werkte verrijkend. In populierenbossen in Midden-Brabant bleek de ontwikkeling van de struiklaag van grote invloed op de vogelrijkdom.

De grote verschillen in broedvogelsamenstelling van verschillende bostypen zijn in verband te brengen met verschillen in vegetatiestructuur. Is dit een oorzakelijk verband? Is het aannemelijk dat een complexere ruimtelijke structuur een grotere variatie aan levens-

Als pioniervogel bij het verschijnen van de eerste struiken moet de Boompieper (bodenvogel) gerekend worden.

Foto: Jan van Laar.



voorwaarden voor vogels biedt? Zoals reeds vermeld vervult een bos verschillende functies voor vogels: gelegenheid tot nestbouw, voedselproductie, schuil- en dekkingsofgelegenheden tegen slechte weersomstandigheden en roofvijanden.

Vogelsoorten maken op verschillende wijze gebruik van deze functies. Ze zijn meestal gespecialiseerd in het gebruik van een bepaalde ruimtelijke positie in het bos en van een beperkt deel van het totale voedselaanbod. Een dergelijke ruimtelijk functionele positie binnen een ecosysteem wordt 'niche' genoemd. Een toename van de afwisseling in de vegetatie (meer vegetatielagen ofwel een toename van de totale bedekking en grotere heterogeniteit van deze lagen) gaat gepaard met een toename van het aantal beschikbare niches. In structuurrijke vegetaties kunnen daarom meer vogelsoorten leven. De dichtheid neemt vooral toe door een toename van de totale bedekking (= meer biomassa = meer voedsel!).

Bosvogelgemeenschappen kunnen worden onderverdeeld in groepen op basis van de bezetting van de niches. In dit verband gaat het daarbij in de eerste plaats om ruimtelijk gescheiden groepen: bodemvogels, struikvogels, boomvogels, stamfoerageerders. Zoals te verwachten reageren soorten van één groep op een verwante manier op structuurveranderingen in een bos, terwijl de onderscheiden groepen zeer verschillend kunnen reageren. Bodemvogels, zoals Boompieper, en Nachtzwaluw, reageren vooral positief op een open, licht doorlatende kroonlaag en een ijle struiklaag; struikvogels zoals Fitis, Tuin-

fluiter reageren positief op grotere bedekking en heterogeniteit van de struiklaag; stamfoerageerders en holenbroeders zoals spechten, Boomklever, Boomkruiper, mezen en Heggenus zijn afhankelijk van voldoende oude bomen met een groot stamoppervlak en -volume; dode bomen en dood hout zijn extra aantrekkelijk vanwege grote aantallen insecten en holen. De zogenaamde luchtfoerageerders, onder andere Grauwe Vliegenvanger en Gekraagde Roodstaart zijn afhankelijk van hoge bomen en een open kroonlaag met voldoende open ruimten.

#### 4.4 Het effect van de configuratie van percelen

De oppervlakte van homogene bospercelen en hun ligging ten opzichte van het omringende landschap zijn van invloed op de samenstelling van de daar levende vogelgemeenschap (zie Opdam, in dit nummer). Echter ook de ligging tegenover aangrenzende bospercelen is van belang. Uitgestrekte homogene dennenopstanden hebben een minder soortenrijke vogelbevolking dan kleine percelen die grenzen aan diverse loofboom- en sparrenaanplantingen. In het laatste geval is er sprake van een randeffect: de vogels uit het naburige vegetatietype 'waalieren' uit over de dennenpercelen. Hierdoor treedt in het grensgebied een vermenging van vogelgemeenschappen op. Wanneer de contrasten tussen twee percelen gering zijn, bijvoorbeeld ouder en jonger dennenbos of wanneer sprake is van een geleidelijke overgang, is dit randeffect onduidelijk.

Bij grotere contrasten echter, bijvoorbeeld

**Een gunstig effect op de vogelstand in grove-dennenbossen wordt verwacht bij het toelaten van natuurlijke verjonging van loofbomen en struiken en het niet verwijderen daarvan, Amerongse Bos.**

Foto: J.T.R. Kalkhoven RIN.





De Fluiter is een typisch loofbossoort.

Foto: Henk Harmsen.

een jonge sparrenaanplant grenzend aan een oud beukenbos zonder ondergroei, kan het grensgebied levensvoorwaarden bieden aan soorten die gebonden zijn aan een combinatie van de twee vegetatietypen en in de afzonderlijke bostypen niet tot broeden komen. Dit is te verklaren door te bedenken dat het ruimtelijk samenkomen van twee vegetatietypen lokaal een hoge structuurvariatie geeft.

Een voorbeeld van een 'randsoort' is de Tjiftjaf die slechts daar broedt waar een dichte struiklaag is gecombineerd met verspreide hoge bomen. Hij broedt dan ook niet in jonge sparrenaanplantingen, evenmin in oude

struikloze beukenbossen, maar wel in de contactzone van deze bostypen. De Merel broedt in struiken of jonge bomen maar foerageert bij voorkeur in een losse strooisellaag in een open bostype: vaak broedt hij bijvoorbeeld in een jong, dicht sparrenbos maar foerageert in het aangrenzende beukenbos. Dit soort effecten komt bij veel soorten voor. Het naast elkaar voorkomen van qua structuur contrasterende bostype zal daarom verrijkend werken op de vogelstand ten opzichte van grootschalige homogene opstanden. Dit grenseffect tussen contrasterende begroeiingstypen kunnen wij ook op kleinere schaal binnen opstan-

**Het sparen van oude bomen leidt tot een grote gemiddelde stamoppervlakte, hetgeen van belang is voor stamfoersageerders als Boomkruiper, Boomklever en spechten, Zuid-Engeland.**

Foto: M. Gleichman, Landbouwhogeschool, Wageningen.





Een bos met grote heterogeniteit in stamdikten en vegetatiebedekking in diverse vegetatielagen, Zuid-Engeland.

Foto: J.M. Gleichman, Landbouwhogeschool, Wageningen.

den aantreffen, namelijk in heterogene percelen met een afwisseling van open en dicht in verschillende vegetatielagen. In zulke bossen zijn Tjiftjaf en Merel talrijk! Dit soort bossen ontstaat na een langdurige ontwikkeling of door een beheer volgens het 'uitkapsysteem'.

### 5. Beheersconclusies

Uit het bovenstaande blijkt dat wij over de relatie vogels-vegetatie in bossen het best geïnformeerd zijn over grovedennenbossen, terwijl ook van beukenbossen goede gegevens beschikbaar zijn. Van de andere bostypen op de hoge zandgronden is relatief weinig bekend over de invloed van successie en beheer op de vogelstand. Van de bossen op laaggelegen vochtige en rijkere bodems zijn populierenplantages en essenhakhout onderzocht. Dit geldt ook voor een aantal landgoedbossen in het rivierengebied en een rijk loofbos in Noordwest-Duitsland.

In het grovedennenbos zijn de soortenrijkdom en dichtheid van de vogels vooral gecorreleerd met de totale bedekking en met de bedekking en heterogeniteit van de struiklaag. Deze nemen toe met de ouderdom van het bos en bij een relatief extensief beheer. Een gunstig effect voor de vogelstand mag daarom worden verwacht bij de volgende beheersmaatregelen: het verhogen van de omlooptijd, het toelaten van natuurlijke verjonging en het niet verwijderen van de loofstruiken en -bomen.

Een deel van de Nederlandse dennenbossen zou op deze manier op den duur kunnen worden omgevormd in eiken-, berken- of beuken-eikenbossen. De bossen vermeld in type 4 van tabel 3 tonen dat dergelijke bossen een

zeer rijke vogelbevolking huisvesten. Maar ook oude dennenbossen waarin wat loofbomen staan en waar een struiklaag met inlandse loofsoorten tot ontwikkeling is gekomen, hebben een rijke vogelbevolking.

Een andere mogelijkheid tot het verkrijgen van een rijke structuur is het omvormen van gelijkjarige bestanden tot ongelijkjarige door groepenkap gecombineerd met herinplant en natuurlijke verjonging. Deze beheersvorm is echter nog niet onderzocht. Om een zo groot mogelijke heterogeniteit te verkrijgen zou deze kap op onregelmatige wijze moeten plaatsvinden. In enkele tientallen jaren ontstaat zo een dennenbos met een onregelmatige mozaïek van verschillende leeftijdsgroepen.

Van andere naaldboomsoorten als *Larix*, *Spar* en *Douglas* zijn slechts gegevens over de jongere stadia beschikbaar. *Larix*bossen blijken relatief vogelarm. De jonge sparren- en douglasstadia blijken behoorlijk hoge dichtheden aan broedvogels te huisvesten. Er zijn echter indicaties dat de oudere stadia minder vogelrijk zijn, doordat de onderste takken worden afgestoten en de schaduw onder de boomlaag zo zwaar is dat er geen sprake kan zijn van verjonging. Ook ten nadele van deze soorten is dat de omlooptijden korter zijn dan voor *Grove Den*. Er is nog een argument dat pleit tegen gebruik van deze exotische soorten: Onderzoek van onder andere Southwood (in Jackson 1979) heeft aangetoond dat de diversiteit van de insecten die met een boomsoort geassocieerd zijn, samenhangt met de algemeenheid en de geschiedenis van die boomsoort in het gebied. Nieuw geïntroduceerde boomsoorten blijken veelal een sterk

verarmde insektenfauna te huisvesten. Dat dit nadelig zal zijn voor insektenetende vogels is duidelijk.

In beukenbossen op de Veluwe is de heterogeniteit van de laag van 10-20 m de vegetatie-eigenschap die het meest invloed heeft op de vogelrijkdom. Ook de bijmenging van Eiken blijkt een verrijkende invloed te hebben. Beheersmaatregelen met een gunstige invloed op de vogelstand zijn:

- stimuleren van een zo gevarieerd mogelijke kroonlaag. Dat wordt bereikt door een selectief kapbeheer, waardoor in de boomlaag open ruimten ontstaan die variëren in vorm en afmeting.
- menging met Eik heeft een verrijkende invloed op de vogelstand. Onder de meer licht doorlatende Eiken is er meer kans op de ontwikkeling van een struiklaag.
- het sparen van oude bomen waardoor stamoppervlak, aantal hopen en hoeveelheid dood hout (insektenrijk!) toenemen.
- het laten staan/liggen van dode bomen en dood hout.
- omvorming tot ongelijkjarige bossen door middel van aanplant en uitkap en eventuele natuurlijke verjonging.

In populierenplantages blijkt een zeer rijke broedvogelstand te kunnen voorkomen in de stadia van 30-50 jaar, mits men een gevarieerde struiklaag tot ontwikkeling laat komen. Hoogproductieve plantages met een zeer korte omlooptijd zullen daarentegen vanuit avifaunistisch oogpunt bezien weinig interessant zijn.

Als houtproductie in Nederland een belangrijke plaats moet blijven innemen, zal perceels-gewijze verjonging veelal noodzakelijk zijn. Met een vlaktegewijs kapsysteem worden



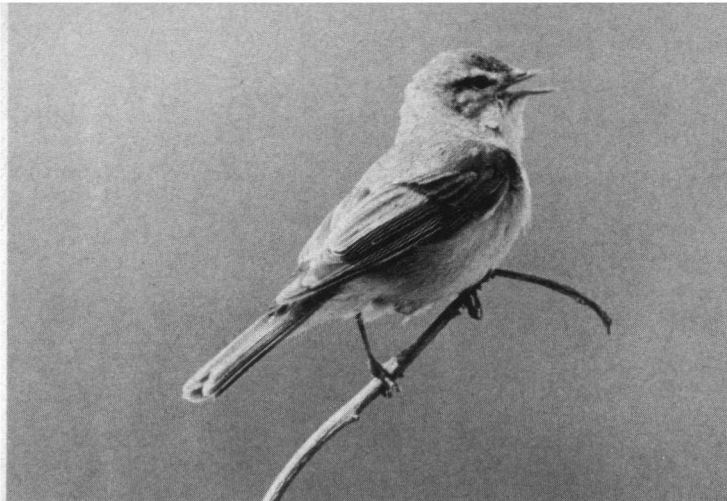
De Zwarte Specht kan in 60-100-jarig bos verschijnen.  
Foto: D.A.C. van den Hoorn.

Een bos met grote heterogeniteit in stamdikten en vegetatiebedekking in diverse vegetatielagen, Zuid-Engeland.

Foto: J.M. Gleichman, Landbouwhogeschool, Wageningen.



Bij het verschijnen van de eerste struikjes komt de Fitis als broedvogel. Opvallend is dat in structuurrijke bossen, dank zij een dichte struiklaag, een aantal soorten, zoals de Fitis, terugkeren die ook in hoge dichtheden in jonge successiestadia voorkomen.  
Foto: Henk Harmsen.



In de oude stakenfase neemt de Kulmees sterk toe.  
Foto: Piet Munsterman.



successiestadia in stand gehouden die voor bepaalde vogel- en andere diersoorten van belang zijn. Het verdwijnen van deze stadia zou een flinke achteruitgang betekenen van de pioniersoorten Kneu, Boompieper, Geelgors en Nachtzwaluw en in mindere mate voor struikvogels als Fitis, Tuinfluiter en Heggemus. Soortenrijke vogelgemeenschappen met een hoge dichtheid verkrijgt men door te streven naar een kleinschalig mozaïek van ontwikkelingsstadia. Omdat speciaal de grenszones van belang zijn door hun lokaal grote structuurdiversiteit is het aan te raden ze niet te laten samenvallen met brede paden. Aanplant van loofbomen langs perceelgrenzen en paden zal ook een positieve invloed hebben. De meeste soorten en de hoogste dichtheden komen waarschijnlijk voor in oude heterogene loof- en gemengde bossen met een rijke struiklaag.

■ J. Philippona, J.T.R. Kalkhoven & P.F.M. Opdam, Rijksinstituut voor Natuurbeheer, postbus 46, 3956 ZR Leersum.

## LITTERATUUR:

- Berkel, C.J.M. van (1979): Onderzoek naar kwantitatieve methoden voor het beschrijven van vegetatiestructuren. Studentenverslag, RIN Leersum.
- Blondel, J., C. Ferry & B. Frochot (1973): Avifaune et végétation. Essai d'analyse de la diversité. *Alauda* 41: 63-84.
- Dekker, A., P. Opdam & J. Kalkhoven (1982): Kwantitatief onderzoek naar de samenhang tussen avifauna en vegetatie in denbossen en essenhakhoutbossen bij Amerongen. RIN rapport 82/12.
- Dierschke, F. (1973): Die Sommervogelbestände nordwestdeutscher Kiefernforsten. *Die Vogelwelt* 94-6: 201-225.
- Głowaciński, Z. (1975): Succession of bird communities in the Niepolomice forest (Southern Poland). *Ekologia Polska* 23-2: 231-263.
- Hees, A.F.M. van (1978): Bosbeheer, vegetatie en avifauna in enkele bosgebieden in Midden-Brabant. Dorschkamrapport nr. 159.
- Jackson, J.A. (1979): Tree surfaces as foraging substrates for insectivorous birds. In: Dickson e.a. (eds.), *The role of insectivorous birds in forest ecosystems* pp. 69-93. Academic Press New York.
- Janse, C.J. & J.J. Kessler (1981): Onderzoek naar de broedvogelbevolking en haar samenhang met de vegetatiestructuur in bossen op de Veluwe. RIN rapport.
- Karr, J.R. & R.R. Roth (1971): Vegetation structure and avian diversity in several new world areas. *Am. Nat.* 105: 423-435.
- Komdeur, J. & J. Vestjens (1982): De relatie tussen bosstructuur en broedvogelbevolking in Nederlandse naaldbossen. Intern rapport LH Natuurbeheer/Bosteelt, Wageningen.
- MacArthur, R.H. & J.W. MacArthur (1961): On bird species diversity. *Ecology* 42: 594-598.
- MacArthur, R.H. (1964): Environmental factors affecting bird species diversity. *Am. Nat.* 98: 387-397.
- Oelke, H. (1963): Die Vogelwelt des Peiner Moränen- und Lössgebietes. Dissertation Göttingen.
- Opdam, P. & G.J. van Bladeren (1981): De vogelbevolking van beheerde en onbeheerde delen van het Forstamt Hasbruch (Oldenburgerland, BRD) in relatie tot de bosstructuur. RIN rapport 81/2.
- Vidal, A. (1975): Ökologisch-faunistische Untersuchungen der Vogelwelt einiger Waldflächen im Raum Regensburg. *Anz. orn. Ges. Bayern* 14: 181-195.
- Willson, M.F. (1974): Avian community organization and habitat structure. *Ecology* 55: 1017-1029.
- Zenker, W. (1980): Untersuchungen zur Siedlungsgedichte der Vögel in einem naturnahen Eichen-Ulmen-Auenwald im Erfttal (Naturschutzgebiet Kerpener Bruch). Beiträge zur Avifauna des Rheinlandes. Heft 13.