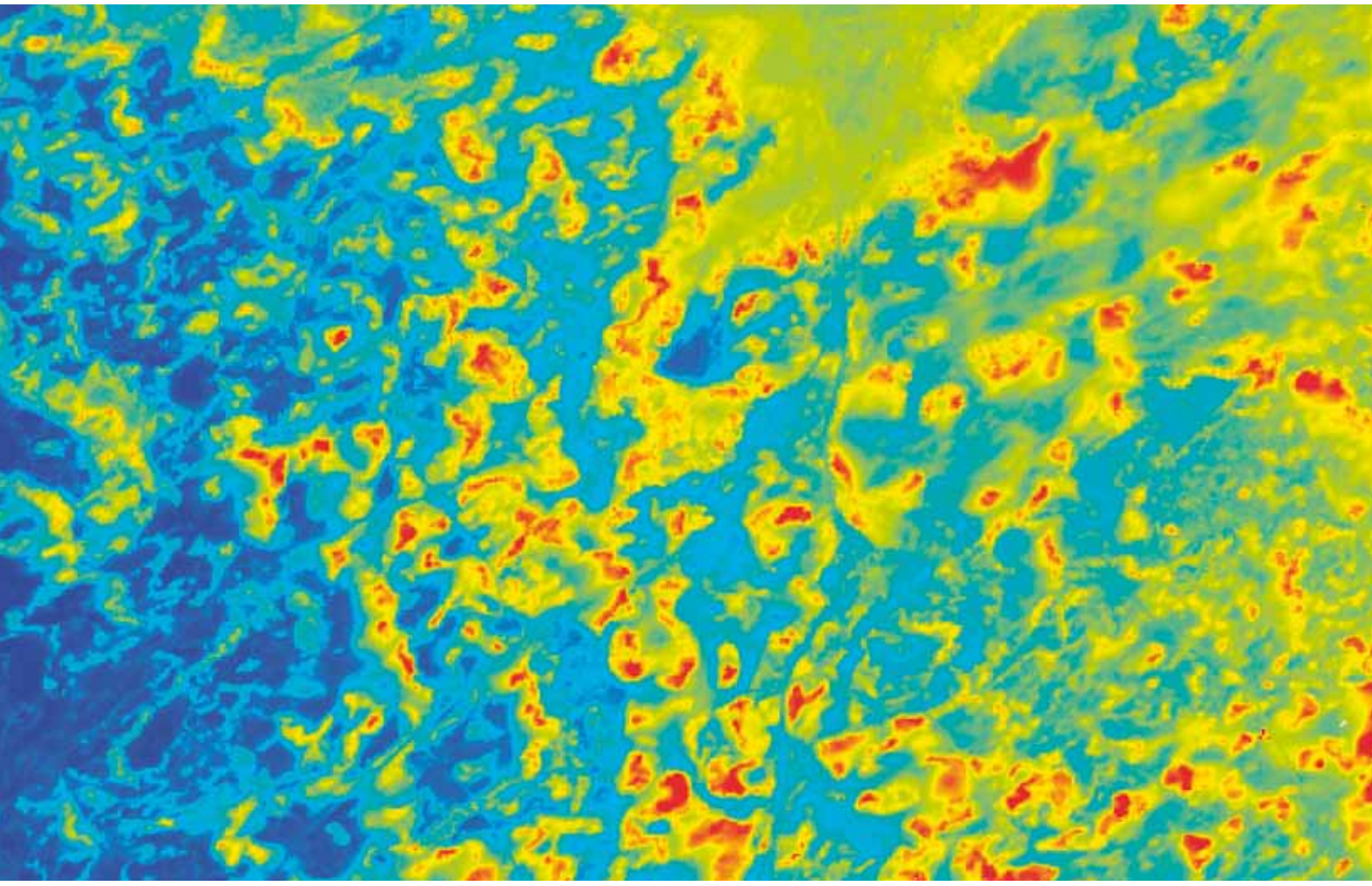
ALTERRA
WAGENINGEN UR



Complexe leefgebieden

Het belang van gradiëntecosystemen en combinaties van ecosystemen voor het behoud van biodiversiteit

Alterra-rapport 1965
ISSN 1566-7197

R.J. Bijlsma, R. Huiskes, R.H. Kemmers, W.A. Ozinga en W.C.E.P. Verberk

ALTERRA
WAGENINGEN UR

Stichting Bargerveen
Voor systeemgericht natuurherstel

Complexe leefgebieden

In opdracht van het ministerie van LNV, uitgevoerd in het cluster Ecologische Hoofdstructuur, thema Ruimtelijke kwaliteit
EHS en Natura 2000
Projectcode [BO-02-005-03]

Complexe leefgebieden

Het belang van gradiëntecosystemen en combinaties van ecosystemen voor het behoud van biodiversiteit

R.J. Bijlsma
R. Huiskes
R.H. Kemmers
W.A. Ozinga
W.C.E.P. Verberk

Met bijdragen van:
M.J.J. La Haye
J. Vogels
H.H. van Kleef

Alterra-rapport1965

Alterra Wageningen UR
Wageningen, 2010

Referaat

Bijlsma, R.J., R. Huiskes, R.H. Kemmers, W.A. Ozinga en W.C.E.P. Verberk (met bijdragen van M.J.J. La Haye, J. Vogels en H.H. van Kleef), 2010. *Complexe leefgebieden. Het belang van gradiëntecosystemen en combinaties van ecosystemen voor het behoud van biodiversiteit*. Wageningen, Alterra, Alterra-rapport 1965. 83 blz.; 24 fig.; 6 tab.; 38 ref.

Complexe leefgebieden met gradiënten en mozaïeken (of combinaties van habitats) zijn voor veel dier- en plantensoorten noodzakelijk om duurzaam te kunnen voortbestaan. Dit rapport presenteert een methodisch raamwerk voor de analyse van ecologische gradiënten op het schaalniveau van natuurdoeltypen en Natura 2000-habitattypen en geeft enkele uitgewerkte voorbeelden. Voor de diersoorten van de habitatrichtlijn zijn de benodigde landschapsfuncties voor voedsel, reproductie en beschutting gecodeerd en toegekend aan natuurdoeltypen. Apart uitgewerkte onderdelen van het raamwerk zijn een methode voor de analyse van abiotische gradiënten op grond van de ecologische bodemkaart van Nederland en een methode voor de stapsgewijze analyse van het gradiëntkarakter van vegetatietypen.

Trefwoorden: gradiënt, ecotone, ecocline, mozaïek, natuurdoeltype, Natura 2000, landschapsfunctie, levensstrategie, dispersiestrategie.

ISSN 1566-7197

Dit rapport is gratis te downloaden van www.alterra.wur.nl (ga naar 'Alterra-rapporten'). Alterra Wageningen UR verstrekt geen gedrukte exemplaren van rapporten. Gedrukte exemplaren zijn verkrijgbaar via een externe leverancier. Kijk hiervoor op www.boomblad.nl/rapportenservice.

© 2010 Alterra Wageningen UR, Postbus 47; 6700 AA Wageningen; Nederland
Telefoon 0317 48 07 00; fax 0317 41 90 00; e-mail info.alterra@wur.nl

Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Alterra Wageningen UR.

Alterra aanvaardt geen aansprakelijkheid voor eventuele schade voortvloeiend uit het gebruik van de resultaten van dit onderzoek of de toepassing van de adviezen.

Alterra-rapport 1965
Wageningen, maart 2010

Inhoud

Samenvatting 7

1 Inleiding 9

2 Methodisch raamwerk 11
2.1 Doel 11
2.2 Definities van termen 11
2.3 Gradiëntecosystemen: een raamwerk 15
2.4 Ecologische grenstypen in de literatuur 18
2.5 Ecologische werking van gradiëntsystemen 20
2.5.1 Ruimtelijke heterogeniteit 20
2.5.2 Verstoringen 21
2.5.3 Soortstrategieën en ruimtelijke dynamiek 23
2.6 Ecologische betekenis van gradiëntsystemen 25
2.7 Gradiënten versus combinaties van ecosystemen (mozaïeken) 26
2.8 Samenvatting: bouwstenen voor de beoordeling van complexe leefgebieden 26

3 Abiotische terrestrische gradiënten: een analysemethode 31
3.1 Belangrijke abiotische contrasten (regionaal schaalniveau) 31
3.1.1 Fysiografische eenheden 31
3.1.2 Bodemvorming en abiotische contrasten 33
3.1.3 Gradiënttypen 33
3.2 Gradiëntzones in Nederland 35
3.2.1 Gradiëntenkaart volgens Van Leeuwen 35
3.2.2 Stabiliteit van gradiënttypen en beheersmogelijkheden 38
3.3 Hotspots van biodiversiteit volgens Van Leeuwen 39
3.4 Ruimtelijke abiotische variatie op lokaal schaalniveau 40
3.4.1 Löss- en mergelgronden 41
3.4.2 Kalkrijke droge duinen en zandgronden 41
3.4.3 Jonge kleigronden 41
3.4.4 Oude kleigronden 42
3.4.5 Buitendijkse riviergronden 45
3.4.6 Venen 45
3.4.7 Regenwatergevoede zandgronden 45
3.4.8 Kwelgevoede zandgronden 46

4 Plantensoorten en plantengemeenschappen in gradiënten 49
4.1 Analyse van vegetatiegradiënten 49
4.2 Beoordelingsmethode voor vegetatietypen 50
4.2.1 Overzicht aanpak 50
4.2.2 Stap 1: Landschappelijke ligging van opnamen 50
4.2.3 Stap 2: Spectra aan abiotische vereisten 54
4.2.4 Stap 3: Dispersiestrategieën 59

5 Combinaties van ecosystemen: landschapsfuncties voor de fauna 63
5.1 Achtergrond 63
5.2 Methode 65
5.3 Resultaten 65
5.3.1 Amfibieën en reptielen 66
5.3.2 Libellen 67
5.3.3 Dagvlinders 67
5.3.4 Zoogdieren 68
5.3.5 Vissen 68
5.3.6 Kevers 68
5.3.7 Medicinale bloedzuiger 68
5.3.8 Weekdieren 69
5.3.9 Rivierkreeft 69

Bijlage 1 Gradiënten op kaart 73

Samenvatting

Complexe leefgebieden met gradiënten en mozaïeken (of combinaties van habitats) zijn voor veel dier- en plantensoorten noodzakelijk om duurzaam te kunnen voortbestaan. De praktijk van beheer en gebiedsgericht beleid heeft echter momenteel geen concrete methode en werkwijze om complexe leefgebieden in beeld te brengen en ervoor te zorgen dat gradiënten en mozaïeken ontstaan of behouden worden.

Dit rapport presenteert een methodisch raamwerk voor de analyse van ecologische gradiënten op het schaalniveau van natuurdoeltypen en Natura 2000-habitattypen en geeft enkele uitgewerkte voorbeelden. Voor de diersoorten van de habitatrichtlijn zijn de benodigde landschapsfuncties voor voedsel, reproductie en beschutting gecodeerd en toegekend aan natuurdoeltypen.

Hoofdstuk 2 geeft het methodisch raamwerk voor de analyse van complexe leefgebieden incl. bouwstenen voor de beoordeling. De ecologische betekenis van gradiënten ligt in 1) unieke abiotische condities, 2) compensatie van interne homogeniteit van ecosystemen, 3) soortsdiversiteit en refugia, 4) risicospreiding en veerkracht en 5) randeffecten.

Hoofdstuk 3 presenteert een methode voor de analyse van abiotische gradiënten, als onderdeel van het methodisch raamwerk. Hierbij worden grenstypen onderscheiden op grond van de ecologische bodemkaart van Nederland. De grenstypen worden vergeleken met de gradiëntenkaart van Van Leeuwen.

Hoofdstuk 4 beschrijft een methode voor de stapsgewijze analyse van het gradiëntkarakter van vegetatietypen, eveneens als onderdeel van het methodisch raamwerk. Hierbij spelen soorteigenschappen een belangrijke rol (abiotische vereisten, dispersiekenmerken). In bijlage 1 wordt een methode verkend voor de analyse van de ligging van vegetatietypen in abiotische gradiënten van de ecologische bodemkaart van Nederland.

Hoofdstuk 5 geeft een overzicht van landschapsfuncties voor de diersoorten van de habitatrichtlijn. Voor elk van deze soorten worden functiecodes voor vereisten ten aanzien van voedsel, reproductie en beschutting toegekend aan relevante natuurdoeltypen. De beschrijvingen van de landschapsfuncties per diergroep en de relaties met natuurdoeltypen zijn beschikbaar als Excel-bestand.

1 Inleiding

Soorten zijn niet geëvolueerd in homogene landschappen, maar in complexe leefgebieden met een scala aan gradiënten en mozaïeken. Juist gradiënten bieden aan veel verschillende soorten geschikte condities. In de literatuur wordt in dit verband gewezen op 'ecotonen': landschapsonderdelen die alleen maar ecologisch kunnen functioneren in afhankelijkheid van omringende landschapsonderdelen (bijvoorbeeld oevervegetaties). Bovendien zijn veel diersoorten mobiel waarbij ze verschillende onderdelen in het landschap gebruiken om hun levenscyclus te voltooien (Bink et al., 1998). Voor deze soorten beslaat het leefgebied daarom een combinatie van landschapselementen. Complexe leefgebieden met gradiënten en mozaïeken (of combinaties van habitats) zijn zowel voor veel diersoorten als voor een deel van de flora noodzakelijk om duurzaam te kunnen voortbestaan.

Onderzoek heeft geleid tot veel kennis over de habitatpreferenties van soorten, met name doelsoorten, zowel ten aanzien van abiotische als biotische processen en structuren (standplaats, vegetatiestructuren etc.) en ten aanzien van combinaties van landschapsonderdelen. De praktijk van beheer en gebiedsgericht beleid heeft echter momenteel geen concrete methode en werkwijze om complexe leefgebieden in beeld te brengen en ervoor te zorgen dat gradiënten en mozaïeken ontstaan of behouden worden. Enerzijds is er een grote hoeveelheid, deels slecht ontsloten, informatie op soortniveau, anderzijds zijn er theoretische kaders, maar een in de praktijk van beleid en beheer bruikbare brug daartussen ontbreekt, terwijl wèl een groot deel van de biodiversiteit juist gebonden is aan dergelijke complexe leefgebieden. Een eerste aanzet is gegeven in het Handboek Natuurdoeltypen (Bal et al., 2001), maar dat blijkt nog onvoldoende praktisch en duidelijk te zijn bij het maken van keuzes in beheer en gebiedsgericht beleid.

In dit rapport staan de volgende door LNV gestelde kennisvragen centraal:

1. Gradiëntecosystemen: welke (sub)natuurdoeltypen en habitat(sub)typen (HR) zijn een gradiëntecosysteem (ecotoon, grensmilieu) en kunnen dus alleen bestaan in afhankelijkheid van omringende, daarvan afwijkende ecosystemen (en behoeven dus extra aandacht bij de ruimtelijke rangschikking op gebiedsniveau)? Die afhankelijkheid kan zowel abiotisch als biotisch van aard zijn (voorbeeld van het eerste zijn de kwelzone in beekdalen of de korstmoszone in stuifzanden, van het tweede boomrijke heide als overgang tussen bos en open heide of lintvormige ruigten. De gradiënten moeten praktisch-relevant zijn voor beleid en beheer, dat wil zeggen: door locatiekeuze, inrichting en beheer moet er gestuurd kunnen worden voor een optimale realisatie van doelen.
2. Combinaties van ecosystemen: welke doelsoorten en (overige) soorten van Vogel- en Habitatrichtlijnen (zowel dieren als planten) zijn afhankelijk van combinaties van ecosystemen (oftewel: een complex van ecotopen, complexe habitats)? Het is belangrijk om voort te bouwen op het overzicht uit het Handboek Natuurdoeltypen, waarin per doelsoort is aangegeven van welke natuurdoeltypen de soort graag gebruik maakt; daarbij is echter nog geen duidelijk onderscheid gemaakt tussen wat de soort strikt nodig heeft aan combinaties (obligaat gebruik van complexen) en welke combinaties voordelig zijn maar niet noodzakelijk (facultatief gebruik van complexen); aanvullen met extra soorten uit de herziene Rode Lijsten.
3. Methodiek: ontwikkelen van een methodiek waarmee de inzichten van a. en b. (inclusief de focus die ze hebben opgeleverd) op een handzame manier kunnen worden toegepast in beheer en gebiedsgericht beleid (zoals natuurdoeltypenkaarten, leefgebiedsplannen en beheerplannen Natura 2000), met aandacht voor ruimtelijke rangschikking van de ecotopen, abiotische relaties, geïntegreerd beheer.
4. Toepassing: uitvoeren van een pilot waarin de methodiek concreet wordt toegepast, zo mogelijk in combinatie met een OBN-project, opstellen van een Natura 2000-beheerplan etc.

Het onderzoek heeft zich langer dan gedacht moeten richten op een methodisch raamwerk en de verkenning van handzame procedures voor de analyse van gradiëntsystemen. De kennisvragen konden hierom nog niet worden uitgewerkt tot een beoordeling van alle natuurdoeltypen en Natura 2000-habitattypen ten aanzien van hun gradiëntkarakter en/of afhankelijkheid van omringende ecosystemen.

Kennisvraag 3 is in hoofdstuk 2 uitgewerkt tot een methodisch raamwerk voor de werking en analyse van complexe leefgebieden. De bouwstenen voor dit raamwerk worden geleverd door de hoofdstukken 3 - 5. Hoofdstuk 3 behandelt abiotische gradiënten op het schaalniveau van fysiografische eenheden en beschrijft abiotische contrasten binnen deze eenheden. Ook wordt de gradiëntenkaart van Van Leeuwen in dit licht geïnterpreteerd. Hoofdstuk 4 beschrijft een handzame, stapsgewijze analyse van vegetatieopnamen, gericht op het opsporen van gradiëntsystemen en knelpunten bij het herstel. Een methode door middel van GIS-analyse wordt verkend in bijlage 1. Hoofdstuk 5 richt zich op combinaties van ecosystemen nodig voor habitatrichtlijnsoorten fauna. In dit hoofdstuk staan de voor de fauna benodigde functies van het landschap centraal.

Literatuur

Bal, D., H.M. Beije, M. Fellinger, R. Haveman, A.J.F.M. van Opstal en F.J. van Zadelhoff, 2001. *Handboek Natuurdoeltypen*. Tweede, geheel herziene druk. Rapport EC-LNV nr. 2001/020, Wageningen.

Bink, F.A., A.J. Beintema, H. Esselink, J. Graveland, H. Siepel en A.H.P. Stumpel. 1998. *Fauna-aspecten van effectgerichte maatregelen.* Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek. IBN-rapport 341, Wageningen.

2 Methodisch raamwerk

Rienk-Jan Bijlsma, Wilco Verberk, Rolf Kemmers, Wim Ozinga en Rik Huiskes

2.1 Doel

Doel van het raamwerk is een methode die een stapsgewijze beoordeling mogelijk maakt van de aard en mate van de ecologische afhankelijkheid van ruimtelijke overgangszones en mozaïeken (kortweg: complexe leefgebieden) ten opzichte van aangrenzende ecosystemen. Deze methode moet ook richting geven aan maatregelen ten gunste van het behoud of de ontwikkeling van complexe leefgebieden.

Uitgangspunt hierbij is een mechanistische benadering waarmee we deze afhankelijkheid proberen te beschrijven vanuit 1) ruimtelijke abiotische patronen, 2) abiotische en biotische processen incl. beheer en 3) kenmerken van de deelnemende soorten. Deze benadering maakt een stapsgewijze analyse van knelpunten in complexe leefgebieden mogelijk: de beschikbaarheid van abiotische condities, de werking van (a)biotische processen en/of de (mis)match tussen soorten en de aanwezige condities en werkzame processen.

Het raamwerk richt zich met name op het ruimtelijk schaalniveau van natuurdoeltypen en habitattypen. Het is evident dat zowel de ruimtelijke samenhang van dergelijke typen (combinaties van typen op hoger schaalniveau) als de ruimtelijke heterogeniteit binnen de typen (interne heterogeniteit op een lager schaalniveau) een sleutelrol spelen in het raamwerk. Deze hogere en lagere schaalniveaus worden dan ook expliciet meegenomen.

2.2 Definities van termen

De definities in onderstaand overzicht zijn bedoeld om het gebruik van termen in het voorliggende rapport te verduidelijken.

Ecologische soortengroep. Een groep soorten die ongeveer dezelfde eisen stellen aan terreinkenmerken van hun leefmilieu (vegetatiestructuur, voedsel/nutriënten e.d.). Deze term wordt in dit rapport gebruikt voor het informeel nader indelen van soortenpools, zoals o.a. uitgewerkt voor broedvogels door Sierdsema (1995) en vaatplanten door Runhaar et al. (2004). Soorten kunnen deel uitmaken van meerdere ecologische groepen. Soorten van een bepaalde ecologische groep kunnen sterk verschillen in life history (strategie) en dus heel verschillend reageren op veranderingen in hun leefmilieu.

Ecosysteem. “A biotic community or assemblage and its associated physical environment in a specific place” (Tansley, 1935; in Pickett en Cadenasso 2002: 2). De definitie is schaalonafhankelijk. Een specifiek ecosysteem heeft echter een expliciete ruimtelijke ligging en omvang.

Onder 'biotic community or assemblage' verstaan wij een patroon in soortensamenstelling (flora en fauna) en verschijningsvorm (fysiognomie, structuur) dat zich op het betreffende schaalniveau voordoet. In dit rapport gaat het meestal om natuurtypen op het intermediaire (lokale) schaalniveau zoals vochtige heide, blauwgrasland en stuifzandbebossing of, op het kleine schaalniveau, bult, slenk of verjongingseenheid ('gap') in bos of heide.
Patronen in soortensamenstelling en verschijningsvorm zijn het gevolg van de geschiktheid van de leefomgeving die op zijn beurt afhankelijk is van abiotische en biotische factoren en processen zoals klimaat, moedermateriaal, hydrologie en (historisch) landgebruik. Deze factoren en processen werken als filters op de vestiging en overleving van soorten.

Factoren (onafhankelijk versus afhankelijk). Ecosysteemvormende factoren waarop het systeem zelf (praktisch) geen invloed uitoefent, worden aangeduid als onafhankelijk (ook wel: primair of fysiografisch). Het gaat hierbij om macroklimaat, topografie, hydrologie en moedermateriaal. Afhankelijke factoren worden wel (sterk) door het ecosysteem beïnvloed, met name humusvorm, vochthuishouding en lichtbeschikbaarheid (zie 3.2).

Filter. Filters bepalen de samenstelling van soortenpools op verschillende schaalniveaus. Hierbij wordt onderscheid gemaakt tussen geografische filters en milieufilters (o.a. Ozinga, 2008, hoofdstuk 6). Geografische filters werken ruimtelijk expliciet, zoals via de beschikbaarheid van bronpopulaties en dispersieafstanden. Milieufilters betreffen enerzijds abiotische condities (met name onafhankelijke factoren) en processen en anderzijds biotische processen incl. (historisch) landgebruik en beheer (zie fig. 2.1 en vergelijk voorbeeld in fig. 2.4). De keerzijde van filterwerking is facilitatie: soorten die profiteren van de betreffende (a)biotische processen.
Het filterconcept is goed bruikbaar voor het terugrekenen van knelpunten van soorten en ecosystemen. Welke filters hebben achtereenvolgens aanleiding gegeven tot een lokaal of regionaal bedreigde status?

Fysiografische eenheid. Een karakteristieke combinatie van de onafhankelijke factoren klimaat, topografie, hydrologie en moedermateriaal. Op het hoogste niveau kunnen er acht fysiografische eenheden in Nederland worden onderscheiden: löss en mergelgronden, kalkrijke droge duinen, jonge kleigronden, oude kleigronden, buitendijkse riviergronden, venen, kwelgevoede zandgronden en regengevoede zandgronden (zie 3.2.1).

Gradiënt(systeem). Een gradiënt in begroeiing is een overgang in het landschap als gevolg van een overgang in abiotische condities (bijv. topografie, hydrologie, moedermateriaal, overstroming, overstuiving) en/of intensiteit van biotische processen (bijv. begrazing, landgebruik, beheer). Wij beschouwen begroeiingsgrenzen (randen) ook als gradiënten. Een scherpe grens tussen bijv. akker en bos veroorzaakt een enkele tientallen meters brede gradiënt in lichtbeschikbaarheid. In abstracte zin wordt de term gradiënt ook gebruikt voor de milieucondities waarbij een soort of vegetatie voorkomt (zie 4.1).
Als de soortensamenstelling en verschijningsvorm in een gradiënt zich herhaalt in ruimte en tijd ('patroon'), is sprake van een gradiëntsysteem. Gradiëntsystemen zijn voor hun ontwikkeling afhankelijk van de ecosystemen waartussen ze voorkomen (fig. 2.1). Hierom spreken we bewust niet van gradiëntecosystemen maar van gradiëntsystemen. Ze kunnen zich qua soortensamenstelling soms nog lang handhaven als één of beide ecosystemen wegvallen. Naar verwachting zal in dat geval uiteindelijk ook het gradiëntsysteem verdwijnen ('extinction debt'; vergelijk fig. 2.3).

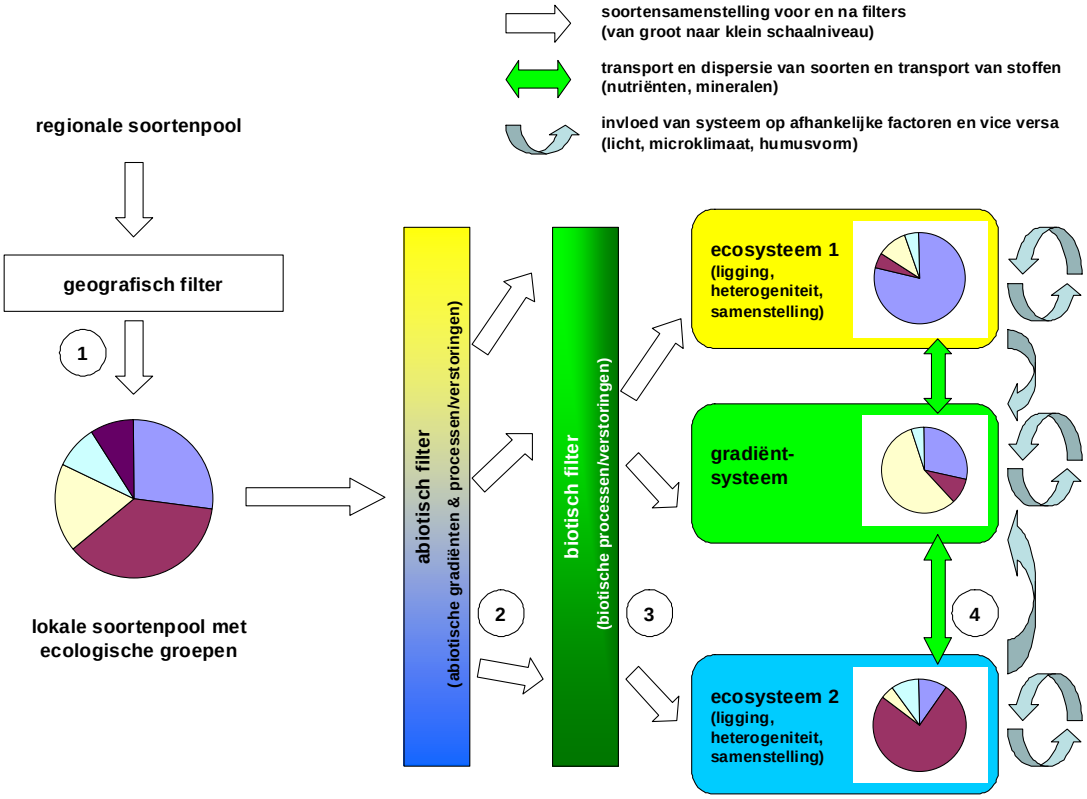
Interne heterogeniteit. De heterogeniteit van een ecosysteem kan worden veroorzaakt door verstoringsregimes (zie Verstoring), spontane ontwikkeling en/of door lokale verschillen in abiotiek. In het eerste geval wordt heterogeniteit met name bepaald door de aanwezigheid van verschillende ontwikkelingsstadia (pionier, volwassen, aftakelend, *gaps*) en in het tweede geval door relatief kortstondige (onregelmatig teruggezette) successiestadia naar andere ecosystemen. Het uit zich dan niet alleen in soortensamenstelling maar ook in een afwisselende structuur van de vegetatie. In het laatste geval (verschillen in abiotiek) kan de variatie onafhankelijk van verstoring en successie aanwezig blijven en is ze veel minder dynamisch. In dat geval komt de variatie vooral tot uiting in de vegetatiesamenstelling. De interne heterogeniteit speelt een sleutelrol in de duurzame instandhouding van de lokale soortenpool. Als ontwikkelings- of successiestadia meer langdurig worden teruggezet door (a)biotische regimes, bijvoorbeeld door periodieke overstroming, of als er stabiele abiotische verschillen aan ten grondslag liggen, ontstaan gradiëntsystemen. Op een groter schaalniveau zijn combinaties van ecosystemen belangrijk voor de duurzame instandhouding van de regionale soortenpool.

Ruimtelijke schaal. Binnen het continuum van ruimtelijke schaalniveaus onderscheiden wij drie domeinen (naar Peters et al., 2007): 1) kleine schaal of microschaal (~1-100 m^2), op de schaal van het plantindividu, 2) intermediaire of lokale schaal of mesoschaal (~1-100 hm^2), op de schaal van groepen van individuen van dezelfde of van verschillende soorten (mozaïek van 'patches', natuurtypen, opstanden, percelen) en 3) grote of regionale schaal of macroschaal, op de schaal van het landschap en groter (~1-100 km^2).
Dit rapport richt zich vooral op het intermediaire en grote schaalniveau. Binnen het grote schaalniveau hangen verschillen in soortensamenstelling van de regionale soortenpools sterk samen met de fysiografische eenheden (zie Factoren).

Soortenpool. De verzameling van actueel aanwezige soorten in een bepaalde biogeografische regio op een bepaald schaalniveau. De samenstelling en grootte van een soortenpool wordt begrensd door de onderliggende variatie in standplaatsen door (a)biotische condities, zoals klimaat, hydrologie en landgebruik. Deze bepalen het overleven en vestigen van soorten. Omdat soorten ook weer de condities wijzigen en daarmee de mogelijkheden voor andere soorten om de regio te koloniseren zijn soortenpools niet constant maar veranderen ze geleidelijk.
Fysiografische eenheden (zie Factoren) hebben een karakteristieke regionale soortenpool van o.a. planten en dieren. Voor de planten komt deze min of meer overeen met de samenstelling van de betreffende vegetatiekundige eenheden op het niveau van verbonden. Deze soortenpools hebben naast karakteristieke ook (soms veel) overeenkomstige soorten (bijv. laagvenen in vergelijking met kwelgevoede zandgronden).
Een betrekkelijk klein aantal soorten binnen een soortenpool, zoals bomen en struiken, konijnen en grote grazers versterken of vertragen de werking van (a)biotische processen en verstoringsregimes en worden hier aangeduid als 'dominants' (ook wel: 'system engineers').

Verstoring ('disturbance'). Een gebeurtenis die de aanwezige biomassa en/of humusvorm geheel of gedeeltelijk vernietigt waardoor het stralingsklimaat en/of de nutriëntenbeschikbaarheid betrekkelijk plotseling wijzigt (naar Pickett en White, 1985; Grime, 1979/2001). Verstoringen zetten de vegetatiesuccessie terug. Verstoringen treden vaak op met een min of meer karakteristieke frequentie (tijdsinterval tussen gebeurtenissen), intensiteit (mate waarin vernietiging van biomassa optreedt) en ruimtelijke schaal (Turner et al., 1993). Er is dan sprake van verstoringsregimes, zoals inundaties van het winterbed van rivieren of van beekvlaktes, graasdruk door grote herbivoren,

plaagontwikkeling bij herbivore insecten, windworp in bossen door stormen met windsnelheden > 100 km h^{-1}. In het huidige landschap vormen beheeringrepen een belangrijk verstoringsregime: maaien, dunnen etc. Verstoringen kunnen ook optreden als min of meer unieke, grootschalige gebeurtenissen, zoals grote branden of overstromingen als gevolg van een dijkdoorbraak. In het huidige landschap komen dergelijke catastrofes vrijwel niet meer voor.



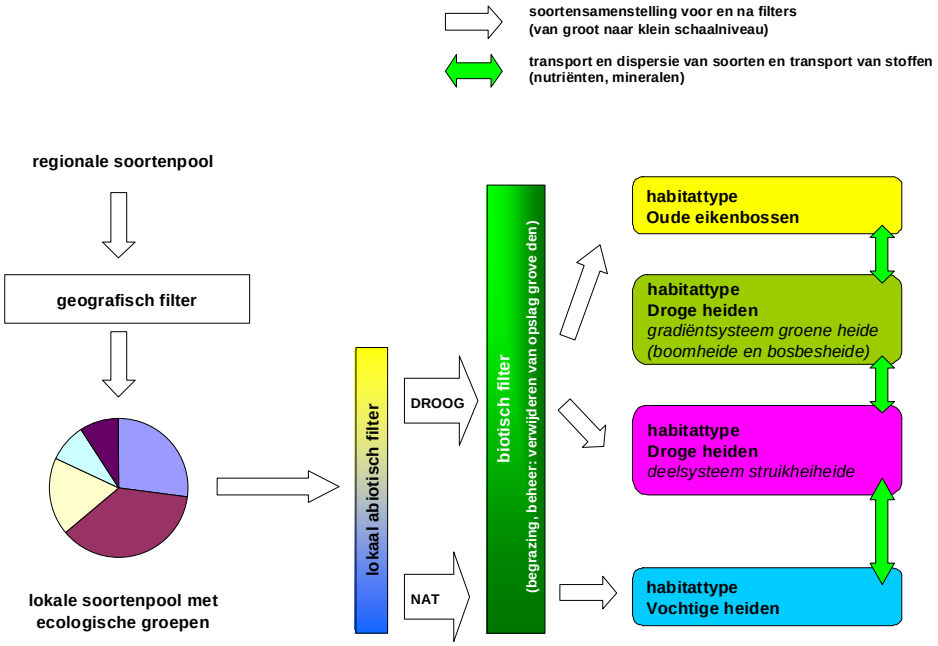
Figuur 2.1

Een schema van de vorming van ecosystemen, gradiëntsystemen en het aandeel van ecologische groepen in deze systemen in relatie tot soortenpools, (a)biotische filters en dispersie van soorten.

2.3 Gradiëntecosystemen: een raamwerk

Het in paragraaf 2.1 genoemde uitgangspunt van een mechanistische benadering van complexe leefgebieden is in figuur 2.1 uitgewerkt als schematisch raamwerk voor ecologische gradiënt-systemen. In deze figuur zijn de volgende componenten en relaties opgenomen:

1. De regionale soortenpool van een fysiografische eenheid wordt vooral bepaald door de onafhankelijke factoren topografie (reliëf), hydrologie en moedermateriaal (zie 2.3). De samenstelling ('ecologische groepen') van de *lokale soortenpool* is het gevolg van een geografisch filter op de regionale soortenpool. De werking van dit filter wordt bepaald door de beschikbaarheid van bronpopulaties en door dispersieafstanden. Vaak is historisch landgebruik verantwoordelijk voor de grootte van de bijdrage van natuurtypen of ecologische groepen (in aantal soorten en/of relatieve abundantie), zoals schraalgrasland en droge heide.
2. *Abiotische gradiënten en processen* fungeren op lokaal schaalniveau als abiotisch filter (milieufilter). Zowel abiotische condities voor vestiging, groei en overleving (geschiktheid als voortplanting- of foerageerbiotoop) als de soortstrategieën ten aanzien van de frequentie en intensiteit van abiotische processen (zoals grondwaterfluctuaties, verstuiving) bepalen in eerste instantie de verdeling van soorten over de ecosystemen.
3. De actuele ruimtelijke verdeling van soorten wordt in tweede instantie bepaald door *biotische processen* zoals begrazing en beheer. Dit leidt tot ecosystemen die op hun beurt abiotische condities voor vestiging en overleving kunnen veranderen, bijvoorbeeld door beschaduwing of strooiselophoping (afhankelijke factoren: zie 2.2). Gradiëntsystemen kunnen vooral ontstaan en zich handhaven als abiotische gradiënten worden versterkt door biotische processen, zoals begrazing en beheer. Soms kan de biotiek lokale abiotische beperkingen compenseren, bijvoorbeeld door de vorming van trapgaten in grazige vegetaties waardoor minerale bodem beschikbaar komt voor vestiging van plantensoorten. Ook kan de abiotiek biotische beper-kingen opheffen, bijvoorbeeld als door overstromingen de met de Noordse woelmuis concurre-rende muizensoorten tijdelijk verdwijnen. Interactie tussen de (a)biotische processen en de vegetatie grijpen vaak aan op een deel van de vegetatie (bijv. begrazing van alleen de grazige delen), anderzijds kan de vegetatie een proces versterken of juist niet (bijv. brand).
4. Biotische processen zijn in het huidige landschap vaak zo dominant dat ze ook aanleiding kunnen zijn tot *gradiëntsystemen in de afwezigheid van abiotische gradiënten* (zie fig. 2.2 en 2.3).
5. *Transport en dispersie van soorten*. Het transport van nutriënten en de uitwisseling van soorten tussen de gradiëntvegetatie en de aangrenzende ecosystemen is vaak asymmetrisch, d.w.z. meer vanuit een bepaald ecosysteem, afhankelijk van de werking van (a)biotische processen en de interne heterogeniteit (ontwikkelings- en successiestadia) van de betreffende ecosystemen. Na het wegvallen van één of beide ecosystemen kan een gradiëntsysteem als refugium dienen voor 'gradiëntsoorten', maar uiteindelijk zal het gehele systeem verarmen doordat de uitwisseling van soorten deels blijvend wegvalt (fig. 2.4 en 2.5).

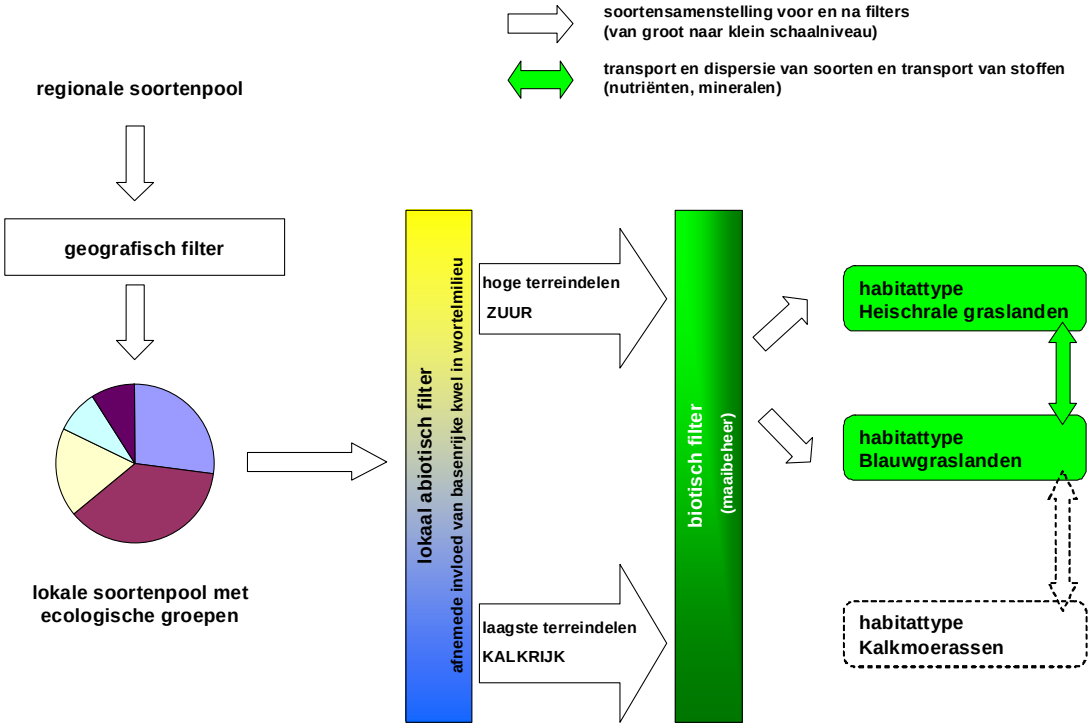


Figuur 2.2

De splitsing van droge en vochtige Natura 2000-habitattypen in het bos- en heidelandschap van de regengevoede hogere zandgronden is het gevolg van een abiotische gradiënt in waterhuishouding (geen versus min of meer permanent stagnerend water). Het gradiëntsysteem 'boomheide en bosbesheide' is het gevolg van biotische processen (begrazing en beheer), in de afwezigheid van een abiotische gradiënt

Figuur 2.3

De gradiënt van boomheide en bosbesheide tussen de habitattypen Droge heiden en Oude eikenbossen, leefgebied van de Bosparelmoervlinder (Melitaea athalia). NP Veluwezoom, De Braak. Vergelijk fig. 2.2 (foto's: Rienk-Jan Bijlsma).



Figuur 2.4

De Natura 2000-habitattypen Kalkmoerassen, Blauwgraslanden en Heischrale graslanden vormen een continue vegetatiereeks van de kwelgevoede hogere zandgronden. Op veel plaatsen zijn de van kalkrijke kwel afhankelijke kalkmoerassen verdwenen. Soms is ook het blauwgrasland omgezet in productief grasland. Ook als de abiotiek van het resterende systeem op orde blijft, zal het vroeger of later verarmen doordat een deel van de uitwisseling van soorten en/of nutriënten is weggevallen

Figuur 2.5

Een lokaal intacte gradiënt van kalkmoeras op de voorgrond naar blauwgrasland. Veerslootslanden bij Staphorst (foto: Rienk-Jan Bijlsma)

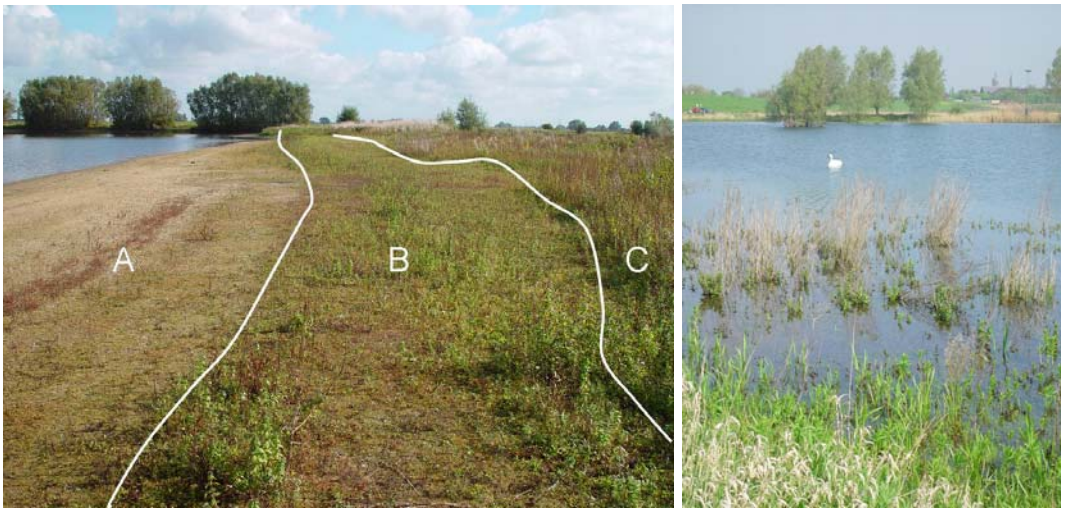
2.4 Ecologische grenstypen in de literatuur

De als grens, rand, overgangszone of gradiënt aangeduide landschapselementen zijn onderwerp van een uitgebreide (landschaps)ecologische literatuur. Veel onderzoek houdt zich bezig met het definiëren en kwantificeren van grenstypen en het toetsen van waargenomen kenmerken aan definities. Deze paragraaf bespreekt enkele veelgebruikte termen in het licht van het hierboven gepresenteerde schema van de vorming van gradiëntsystemen.

Door Van Leeuwen (1965, 1966[1]) is een belangrijke indeling voorgesteld van ecologische grenszones ('relatietheorie'). Deze indeling is internationaal onder de aandacht gebracht door Van der Maarel (1990) met een expliciete uitwerking van de toen al langer bestaande termen ecotone en ecocline. Onder een **ecotone** (Van Leeuwen: 'limes convergens') wordt een grenszone verstaan waarin sterk fluctuerende omgevingsfactoren een tijdreeks van sterk verschillende maar individueel relatief homogene milieus veroorzaken. Als voorbeeld wordt meestal de oever van een meer of rivier genoemd. Dit type grenszone is dan ook arm aan soorten en kent een ruimtelijk patroon met grove korrels en scherpe contouren. Ecotonen worden geassocieerd met instabiliteit (Van Leeuwen: 'zo-af-en-toe'-milieus). Een **ecocline** (Van Leeuwen: 'limes divergens') is een grenszone die door tenminste één belangrijke, weinig fluctuerende omgevingsfactor wordt bepaald, zodanig dat alle overgangsstadia gehandhaafd blijven (vandaar divergent). Bekende voorbeelden zijn de met gradiënten in bodemkenmerken (kalkrijkdom, textuur) samenhangende vegetatiezones. Ecoclines worden geassocieerd met stabiliteit (Van Leeuwen: 'min-of-meer'-milieus).

De ecotone en ecocline zijn in feite uiteinden van een graduele schaal van grenstypen die worden bepaald door meer of minder sterk fluctuerende 'omgevingsfactoren' (Van Leeuwen, 1966: 39; Van der Maarel, 1990: 136). Veel grenszones zijn echter het gevolg van zowel geleidelijke abiotische gradiënten als intensieve verstoringsregimes en hebben hierdoor zowel eigenschappen van een ecotone als een ecocline (fig. 2.6). Dit maakt het gebruik van beide termen weinig praktisch. De aannames ten aanzien van de stabiliteit van beide grenstypen zijn enerzijds dat ruimtelijke variatie immer gepaard gaat met nivellering in de tijd en anderzijds gaat ruimtelijke eentonigheid altijd samen met variatie in de tijd (Van Leeuwen, 1965). Onder variatie in de tijd moet dan alles worden gerekend wat te maken heeft met verandering en storing. Tal van veldsituaties zijn niet in overeenstemming met deze aannames, zoals in het geval dat dominante soorten een grote invloed hebben op afhankelijke factoren (licht, humusvorm). Zo kunnen ruigtekruidenvegetaties in het rivierengebied zowel buitendijks (veel variatie in de tijd) als binnendijks (nauwelijks variatie in de tijd) langdurig zeer homogeen voorkomen en het betreffende systeem in feite op slot zetten. Ook dominantie van beuk op de hogere zandgronden is een persistent en ruimtelijk eentonig fenomeen ongeacht temporele variatie en ruimtelijke variatie in bodemkenmerken. De door Van Leeuwen (1966: 43 e.v.) beschreven "maximum of divergence" in mantel- en zoomgemeenschappen indiceert dat "their environment spatially is the most variegated and at the same time the most stable one nature can produce". Kennelijk wordt het voor dit systeem benodigde extensieve verstoringsregime (begrazing en/of maaibeheer) niet beschouwd als 'verandering of storing'.

[1] Zie ook Van der Maarel (1966) voor een praktisch uitgewerkt voorbeeld in het kustgebied.



Figuur 2.6

Ecotone of ecocline? Natura 2000 habitattype Slikkige rivieroevers. Huissense Waarden, Grote Bloem, een buitendijks wiel (links: 9 oktober 2004 laag water, evenwijdig aan gradiënt; rechts: 1 mei 2005 hoog water, gezien vanuit zone C, loodrecht op de gradiënt) (foto's: Rienk-Jan Bijlsma)

Zone A en B staan langdurig en vaak tot in het groeiseizoen onder water (foto rechts). Zone C staat alleen onder water bij hoge rivierwaterstanden. De bodem van zone A is grofzandig en zeer soortenarm of bedekt met een zeer dun sliblaagje en dan begroeid met naaldwaterbies (Eleocharis acicularis). De bodem van zone B is grofzandig met een kleidekje van 0,5-1 cm. Deze zone is zeer rijk aan soorten. Hier vestigen zich voortdurend hoge kruiden uit zone C zoals grote kattenstaart (Lythrum salicaria), watermunt (Mentha aquatica) en moerasvergeet-mij-nietje (Myosotis scorpioides). Zone B kan het ene jaar enkele meters hoger of lager in de zonering liggen. Naast het diffuus voorkomen van laagblijvende ruigtkruiden kent zone B veel eigen soorten, waaronder diverse zeldzame (kortlevende) soorten zoals bruin cypergras (Cyperus fuscus), fraai duizenguldenkruid (Centaurium pulchellum) en klein vlooienkruid (Pulicaria vulgaris). De grootste bijzonderheid in deze zone is het kolkeendagsmos (Ephemerum rutheanum), een Europees endeem dat door zijn hele areaal uiterst zeldzaam voorkomt op periodiek droogvallende (rivier)oevers. Het bedekt vrijwel alle kale bodem in zone B, samen met enkele andere kenmerken mossoorten van slikkige rivieroevers, zoals slibmos (Physcomitrella patens) en sponswatervorkje (Riccia cavernosa). De bodem van zone C is een kleipakket op zand. Hier groeit een zone met concurrentiekrachtige ruigtkruiden die overgaat in een dichte vegetatie rietgras (Phalaris arundinacea). Deze zone is arm aan soorten.

De gradiëntvegetatie van zone B heeft zijn bestaan en dynamiek te danken aan periodiek hoog water in het groeiseizoen waardoor overblijvende ruigtkruiden uit zone C (zoals kattenstaart) zich wel voortdurend hervestigen maar ook weer afsterven en dus niet tot dominantie kunnen komen. Ook wilgen vestigen zich volop maar worden eveneens teruggezet. Tegelijkertijd is sprake van een abiotische gradiënt in bodemtextuur van zone A (grof zand), via zone B (grof zand met dun kleidekje) naar zone C (grof zand met dik kleidek). Hierdoor is zone A in droge perioden zo droog dat plantengroei praktisch onmogelijk is. Het dunne kleidekje in zone B fungeert als vochtbuffer maar is toch nog zo dun dat concurrentiekrachtige kruiden er langzaam groeien en klein blijven waardoor veel kale bodem overblijft die wordt opgevuld met kortlevende vaatplanten en mossen, deels met langlevende diasporenbank. Waarschijnlijk is deze zonering al heel lang stabiel.

In figuur 2.7 wordt de regulatie van de soortsdiversiteit in dit systeem van slikkige rivieroevers nader toegelicht.

De term ecotone wordt in de literatuur nogal verschillend gebruikt. Oorspronkelijk (begin 20e eeuw) werd er een 'environmentally stochastic stress zone' onder verstaan (Van Leeuwen: 'spanningsgordel'). Later werd ecotone een algemenere aanduiding voor de 2- of 3-dimensionele overgangszone tussen twee ecosystemen (Gosz, 1993; Risser, 1995). Van der Maarel (1990) pleit daarentegen voor een onderscheid tussen ecotoon in de oorspronkelijke betekenis en ecocline voor een stabiele, soortenrijke grenszone (zie boven). Andere auteurs karakteriseren juist een 'real ecotone' door specifieke eigenschappen en soorten. Zonder specifieke eigenschappen zou een verhoogde soortenrijkdom in een grenszone het gevolg zijn van randeffecten (Dutoit et al., 2007). Op zijn beurt wordt het fenomeen randeffect ook wel als onderdeel van een ecotone beschouwd (Odum geciteerd door Baker et al. 2002: "the tendency for increased population density and species richness at the junction zone between two communities"). Het empirisch gegeven dat sommige soorten vaker of meer voorkomen in grenszones kan diverse oorzaken hebben (Wiens, 1985; Cadenasso et al., 1997; Baker et al., 2002; Ries et al., 2004; zie ook 2.5.1).

In plaats van te kiezen voor meer of minder strikte definities van termen die grenszones beschrijven, richten wij ons met het in paragraaf 2.3 gepresenteerde raamwerk op de beschrijving van voor de vorming en instandhouding van gradiënten benodigde (a)biotische processen en de interacties met soorteigenschappen (strategieën). Dit raamwerk maakt hierbij onderscheid tussen abiotische en biotische processen en tussen onafhankelijke en afhankelijke abiotische factoren en legt op voorhand geen relatie tussen de werking van processen en de (in)stabiliteit van grenszones.

2.5 Ecologische werking van gradiëntsystemen

2.5.1 Ruimtelijke heterogeniteit

In het in 2.3 gepresenteerde raamwerk voor gradiëntsystemen is gekozen voor het intermediaire ruimtelijk schaalniveau (zie 2.2 Ruimtelijke schaal). Op dit schaalniveau wordt de ecologische interactie tussen het gradiëntsysteen en de aangrenzende ecosystemen vooral bepaald door 1) de heterogeniteit (grootte en verdeling) van habitats, 2) de lengte van de abiotische gradiënt en 3) soorteigenschappen ten aanzien van overleving in en kolonisatie van de gradiënt (Gosz, 1993; Risser, 1995).

De interne ruimtelijke heterogeniteit van de ecosystemen vormt een eerste buffer tegen verlies van soorten als gevolg van (tijdelijk) ongunstige condities. Heterogeniteit levert uitwijkmogelijkheden voor soorten en draagt daarmee bij aan risicospreiding. Ruimtelijke heterogeniteit op het lokale schaalniveau kan allereerst worden veroorzaakt door abiotische verschillen, al dan niet versterkt door de vegetatie zelf, zoals bult- en slenkpatronen in venen of mergel-outcrops en met löss gevulde depressies in kalkgraslanden (Van Wirdum, 1991; als OR-associatie). De interne heterogeniteit wordt verder vergroot door ontwikkelingstadia (gap-dynamiek incl. kale bodem) als gevolg van natuurlijke sterfte en verstoringen (zie 2.5.2) en door autonome vegetatieontwikkeling (successie), zoals struweel en bossages in graslanden.

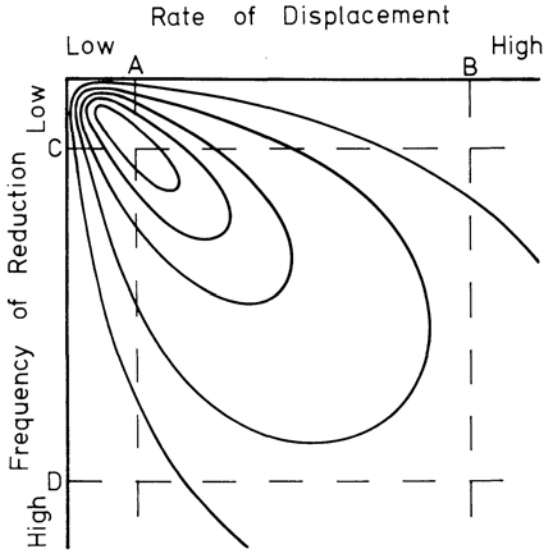
In het geval van voornamelijk door biotische processen (begrazing, beheer) gevormde gradiëntsystemen, zijn minder soorten afhankelijk van het gradiëntsysteem naarmate de aangrenzende ecosystemen intern heterogener zijn. De klassieke 'limes divergens' tussen grazige vegetatie en bos met een rijke mantel- en zoomvegetatie (Van Leeuwen, 1966) is vooral zo duidelijk

door een langdurige scheiding in gebruiksfuncties van bos en grasland. Een door begrazing en/of maaibeheer opengehouden bosmozaïek met bosweitjes is ecologisch wellicht nog waardevoller dan de klassieke grasland-bosgradiënt[2].

2.5.2 Verstoringen

In de relatietheorie van Van Leeuwen (zie 2.4) worden soortsdiversiteit, ruimtelijke heterogeniteit en temporele heterogeniteit (instabiliteit, verstoringen) met elkaar in verband gebracht. De door hem gepostuleerde relaties zijn echter niet algemeen geldig. Met name 'variatie in de tijd' is onderwerp geworden van een aparte onderzoeksrichting: 'disturbance ecology'. Een verstoring is een gebeurtenis die de aanwezige biomassa en/of het humusprofiel geheel of gedeeltelijk vernietigt waardoor het microklimaat en/of de nutriëntenbeschikbaarheid plotseling wijzigt (naar Grime 1979/2001; Pickett en White, 1985): overstroming, brand, windworp, begrazing, maaibeheer etc. Verstoringen zijn essentieel voor de verjonging van ecosystemen. In hoeverre verstoringen aanleiding geven tot een stabiele ruimtelijke verdeling van ontwikkelingsfasen hangt o.m. af van het type, de frequentie (interval) en intensiteit (ruimtelijke impact) van het verstoringsregime (Turner et al., 1993; Spies en Turner, 1999). Een algemene relatie tussen verstoringsregimes en soortdiversiteit is bekend geworden onder de naam 'intermediate disturbance hypothesis' (Grime, 1973; Connell, 1978; review in Grace, 1999): zowel een lage als een hoge intensiteit van verstoringen geven soortenarme vegetaties. Verschuivingen in intensiteit van verstoringen gaan gepaard met verschuivingen in soortstrategieën en soortsdiversiteit (fig. 2.7 en zie 2.5.3). Een hoge soortsdiversiteit ontstaat volgens dit schema als 1) verstoringsregimes voorkómen dat zich evenwichten instellen tussen competitieve soorten en 2) de groeisnelheid van de potentieel deelnemende soorten zodanig is dat overleving en herstel na verstoringen mogelijk is (zie toelichting bij fig. 2.7). Deze resultaten plaatsen de door Van Leeuwen beschreven soortenarme convergente en soortenrijke divergente grensmilieus in een breder ecologisch kader.

[2] Een verzameling bomen die in de ruimte een beperkte oppervlakte beslaat wordt door Vera (1997: 100) aangeduid als 'een bos bomen' in de zin van 'een boeket bomen' of ook wel 'de bos'.



Figuur 2.7

De betekenis van 'variatie in de tijd' voor de soortsdiversiteit, weergegeven als relatie tussen 1) de frequentie/intensiteit van verstoringen ('frequency of (population) reduction'), 2) de snelheid waarmee soorten worden opgevolgd ('rate of displacement', 'competitive displacement') door soorten met hoge(re) groeisnelheid, en - loodrecht op deze assen - 3) soortsdiversiteit, weergegeven als contouren met gelijke diversiteit (de binnenste contour linksboven met hoogste soortsdiversiteit) (uit: Huston 1979).

Als de groeisnelheid van potentieel concurrentiekrachtige soorten klein is (transect A), dus onder voedselarme of stress-rijke omstandigheden, is de diversiteit laag bij een zeer lage frequentie van verstoringen omdat er dan een competitief evenwicht kan worden opgebouwd. Een geringe toename in frequentie van verstoringen (punt AC) voorkomt zo'n evenwicht wat leidt tot een hoge soortsdiversiteit. Bij een nog hogere frequentie van verstoringen kan een deel van de (competitieve) soorten zich niet herstellen wat leidt tot een lagere soortsdiversiteit (punt AD). Als de groeisnelheid van alle concurrentiekrachtige soorten hoog is (transect B), dus in voedselrijke en stress-arme milieus, is de soortsdiversiteit zeer laag bij een lage frequentie van verstoringen. De soorten bereiken snel een competitief evenwicht. De diversiteit zal beperkt toenemen bij een hogere frequentie van verstoringen.

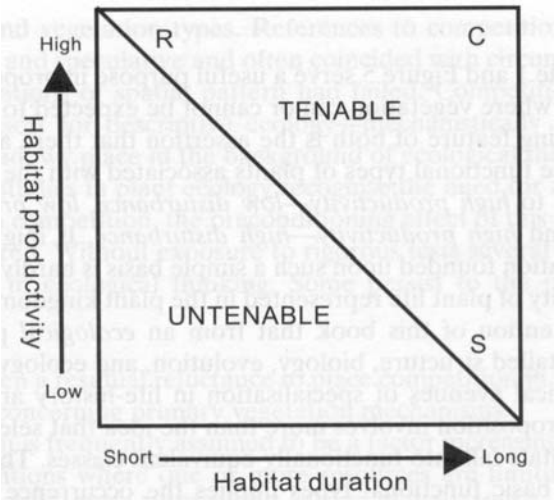
Bij een lage frequentie van verstoringen (transect C) is de soortsdiversiteit laag bij lage groeisnelheden die het herstel en de overleving van soorten beperken. De diversiteit neemt zeer snel toe bij hogere groeisnelheden en is maximaal bij groeisnelheden waarbij competitieve uitsluiting nog geen rol speelt. Bij nog hogere groeisnelheden zal door toenemende concurrentie de diversiteit weer afnemen. Bij een hoge frequentie van verstoringen (transect D) zullen alleen soorten met relatief hoge groeisnelheden kunnen herstellen van verstoringen.

De slikkige rivieroevers in figuur 2.6 zijn een mooi voorbeeld van een systeem waarin een hoge soortsdiversiteit (zone B) het gevolg is van relatief lage groeisnelheden (door een dun kleidekje op grof zand) en een verstoringsregime (periodieke inundatie) dat een competitief evenwicht van concurrentiekrachtige soorten (uit zone C) voorkomt. In zone A (grof zand) is de groeisnelheid van de potentieel aanwezige soorten zo klein dat herstel en overleving niet mogelijk is bij het gegeven verstoringsregime. In zone C is de soortsdiversiteit laag door hogere groeisnelheden (een dikker kleidek) en een lagere frequentie van verstoringen waardoor een competitief evenwicht ontstaat tussen ruigtkruiden.

2.5.3 Soortstrategieën en ruimtelijke dynamiek

Naast 'disturbance ecology' zijn vanaf de jaren 1970 ook levensstrategieën en regeneratieve strategieën van soorten een actief onderzoeksveld geworden. In de vorige paragraaf is al aangegeven dat het optreden van soorten in gradiëntmilieus sterk wordt bepaald door de match tussen 'variatie in de tijd' en soortkenmerken, zoals groeisnelheid en dispersiecapaciteit. With, Gardner en Turner (1997) spreken in dit verband van 'individual responses to spatial heterogeneity in terms of movement behaviour, habitat affinities, assessment of habitat quality'.

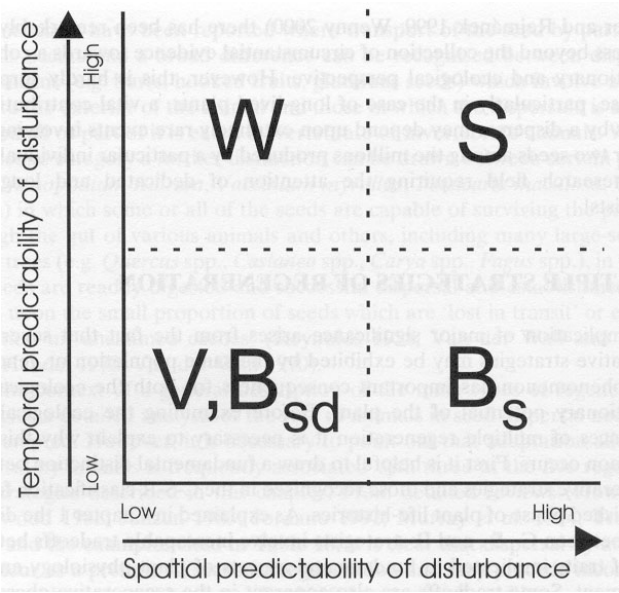
Door Grime (1979/2001) worden plantstrategieën gedefinieerd op grond van combinaties van morfologische en fysiologische eigenschappen die passen in habitats die verschillen in productiviteit en levensduur (fig. 2.8). Dit schema is in feite een andere weergave van figuur 2.7. De convergente grensmilieus van Van Leeuwen zijn met dit schema te begrijpen als habitats met een korte levensduur waarin door 'sterk fluctuerende omgevingsfactoren' strategieën voorkomen in het traject R (ruderaal) - S (stress-tolerant), zoals SR, R/SR, R/CR, vaak pendelmilieus ('zone van zo-af-en-toe'; Van Leeuwen, 1965). Deze strategieën liggen juist boven de diagonaal in figuur 2.8.



Figuur 2.8

Primaire plantstrategieën volgens Grime (1979/2001). In habitats met een lage productiviteit (bijv. door weinig voedsel, licht of veel zout) en een lange levensduur overheersen stress-tolerators (S): langzaamgroeiende, langlevende soorten. Bij toenemende productiviteit neemt het aantal competitieve soorten toe. In hoog-productieve, stabiele systemen overheersen competitors (C): snelgroeiende, langlevende soorten. In instabiele, productieve systemen, zoals akkers en rivieroevers, overheerst de ruderale strategie (R): snelgroeiende, kortlevende soorten. Voor de combinatie van lage productiviteit en frequente verstoringen bestaat geen levensvatbare strategie.

Naast levensstrategie ten aanzien van groeisnelheid en levensduur beschikken soorten ook over een regeneratieve strategie als aanpassing aan een verstoringsregime met een bepaalde mate van ruimtelijke en temporele voorspelbaarheid (Grime, 1979/2001; fig. 2.9).



Figuur 2.9

Regeneratieve strategieën bij vaatplanten volgens Grime (1979/2001). In habitats met een lage ruimtelijke en temporele voorspelbaarheid van verstoringen overleven en ontsnappen soorten tijdelijk ongunstige perioden door vegetatieve groei (V) of langlevende, juveniele stadia (B_{sd}). Bij een hogere ruimtelijke voorspelbaarheid van verstoringen kunnen soorten regeneren uit een langlevende diasporenbank (B_s). Is de temporele voorspelbaarheid van verstoringen hoog maar de ruimtelijke voorspelbaarheid laag (bijv. kapvlakten), dan is windverspreiding (W) een effectieve regeneratieve strategie. Is zowel de temporele als ruimtelijke voorspelbaarheid van verstoringen voor een habitat hoog, dan is seizoensregeneratie (S), dus periodieke (her)vestiging uit lokaal geproduceerd zaad, een optie.

De schema's voor levensstrategieën en regeneratieve strategieën bij vaatplanten (fig. 2.8 en 2.9) verklaren het optreden van groeivormen in grensmilieus, zoals al opgemerkt door Van Leeuwen (1965): "Tot de kenmerkende regulatiemechanismen van de plantenwereld uit deze sfeer [pendelmilieus; zo-af-en-toe-sfeer] behoort de vorming van bovengrondse uitlopers, zoals bij zilverschoon en fioringras", soorten met regeneratieve strategie V resp. V+B_s (Grime et al., 2007). Het divergente grensmilieu dat Van Leeuwen beschrijft als 'min-of-meer-zo-af-en-toe' met gradiënt-pendelsoorten, bijvoorbeeld door hoogteverschillen en een wisselende waterstand, heeft een hoge diversiteit aan strategieën: W (bijv. orchideeën), B_s en V+B_s (bijv. zegge- en russoorten) en S (bijv. parnassia). In deze gradiëntmilieus zijn de soorten met een S-strategie het meest kwetsbaar voor (ongunstige) abiotische veranderingen: ze zijn slecht in staat zich vegetatief te handhaven, ze hebben geen langlevende zaadbank en zullen zich niet makkelijk hervestigen over grote afstanden.

Veel soorten beschikken over meerdere regeneratieve strategieën wat ze minder gevoelig maakt voor versnippering en veranderingen in verstoringsregime (Ozinga, 2008). Anderzijds is de dispersie van planten vaak afhankelijk van (a)biotische condities. Zo kan in plantengemeenschappen

met een intermediair Ellenberg-vochtgetal nog altijd 20-40% van de soorten verspreid worden door water wat wijst op een aanpassing aan incidentele inundaties (Ozinga, 2008).

Voor de fauna zijn indelingen van overlevingsstrategieën uitgewerkt waarbij ook de ruimtelijke en temporele voorspelbaarheid van het habitat centraal staat. Siepel (1994) onderscheidt twaalf 'life-history tactics' voor micro-arthropoden uitgaande van kenmerken van reproductie, ei-afzetting, ontwikkeling, synchronisatie en verbreiding. Door Verberk (2008) is deze indeling verder uitgewerkt voor macro-evertebraten met dertien strategieën.

2.6 Ecologische betekenis van gradiëntsystemen

De ecologische betekenis van gradiëntsystemen kan als volgt worden samengevat:

1. **Unieke abiotische condities**. Abiotische gradiënten bieden abiotische condities die niet of minder optreden in de ecosystemen aan de onder- en bovenzijde van de gradiënt en hiermee mogelijkheden voor de vestiging van 'gradiëntsoorten'. Dergelijke soorten zullen zelden, wellicht zelfs nooit, geheel afhankelijk zijn van specifieke landschappelijke gradiënten, alleen al doordat de betreffende abiotische contrasten, zoals nat-droog, zoet-zout en kalkarm-kalkrijk, vaak op verschillende manieren kunnen worden gerealiseerd. Zo is de groenknolorchis (*Liparis loeselii*) in NW-Overijssel een gradiëntsoort van de van percolerend oppervlaktewater afhankelijke 'bonte zone' in verlandende legakkers, condities die qua basenstatus en vochtbeschikbaarheid ook in jonge, vochtige duinvalleien worden gerealiseerd maar dan door een combinatie van kalkhoudend moedermateriaal en grondwaterinvloed. De schaarste aan 'echte' gradiëntsoorten neemt niet weg dat in de Nederlandse situatie er een hele reeks aan soorten is die wel degelijk voor hun voortbestaan aan gradiënten is gebonden (door hun nauwe ecologische amplitude onder de Nederlandse omstandigheden). Voor deze soorten zijn gradiënten dus van grote betekenis.
2. **Compensatie van interne homogeniteit**. Gradiëntsystemen die in hoge mate het resultaat zijn van biotische gradiënten, zoals de overgangen bos-struweel-grasland of bos-heide, hebben een grote betekenis als de interne heterogeniteit van de ecosystemen aan onder- en bovenzijde van de gradiënt gering is. Dit laatste is het geval bij vormen van beheer of landgebruik waarbij natuurlijke successie en verjonging en aftakeling ('gapdynamiek') worden onderdrukt en natuurlijke verstoringsregimes weinig invloed (meer) hebben. Soorten die afhankelijk zijn van lichtrijke maar beschutte habitats zijn dan aangewezen op gradiëntsystemen. De ecologische betekenis van gradiëntecosystemen is in dit opzicht afhankelijk van de referentiebeelden voor de aangrenzende ecosystemen (vergelijk Vera-discussie over 'het bos' en 'de bos'; zie 2.5.1). Zie ook 5. Randeffecten.
3. **Soortsdiversiteit en refugia**. Historisch landgebruik en beheer hebben abiotische gradiënten zowel versmald (en zelfs onthoofd of ontworteld), bijv. door ontginning tot akker van de hoger gelegen terreindelen, als verbreed, bijv. door ontginning tot grasland in beekdalen. Gradiëntsystemen met een lange historische continuïteit in verstoringsregime (beheer, landgebruik, inundaties) hebben een hoge soortsdiversiteit mede door de aanwezigheid van soorten die zich onder de huidige Nederlandse omstandigheden niet meer kunnen (her)vestigen over grotere afstanden. Deze gradiënten fungeren dus tevens als refugium en verdienen speciale aandacht van het beheer. Voorbeelden zijn blauwgraslanden, oude bos-heide- of bos-grasland-overgangen (struweel- en zoomsoorten) en overgangen van uiterwaarden naar rivierduin, oeverwal of stuwwal.

4. **Risicospreiding en veerkracht**. In gradiënten kunnen soorten een breder bereik aan habitats betrekken waardoor het risico op lokaal uitsterven wordt verkleind als de condities voor vestiging of overleving zich in één van beide aangrenzende ecosystemen (tijdelijk) verslechteren. Het gradiëntsysteem kan hierbij ook als bron voor herkolonisatie fungeren. Een landschap met ook gradiëntsystemen is veerkrachtiger, d.w.z. beter gebufferd tegen verlies van biodiversiteit, dan zonder deze systemen.
5. **Randeffecten**. Overgangen tussen ecosystemen die verschillen in structuur van de vegetatie, zoals bos-heide, worden door tal van faunasoorten gebruikt die afhankelijk zijn van ruimtelijk gescheiden habitats of van een specifieke vegetatiestructuur die samenhangt met randen (Baker et al. 2002; Ries et al. 2004). Zie ook 2.7.

2.7 Gradiënten versus combinaties van ecosystemen (mozaïeken)

De meeste diersoorten zijn niet gebonden aan één bepaalde standplaats, één natuurdoeltype of een bepaalde gradiënt tussen ecosystemen, maar zijn afhankelijk van verschillende landschapsonderdelen. Deze worden voor verschillende functies gebruikt, bijvoorbeeld om te foerageren, te schuilen of voort te planten. Terreinheterogeniteit is daarmee essentieel voor veel diersoorten. Deze kan bestaan uit mozaïeken van natte en droge plekken, hoge en lage vegetatie, open zand en heide of uit gradiënten in licht, zuurgraad en vochtgraad of in overstromingsfrequentie. De betekenis van mozaïeken van ecosystemen voor de fauna wordt nader uitgewerkt in hoofdstuk 5.

2.8 Samenvatting: bouwstenen voor de beoordeling van complexe leefgebieden

In deze paragraaf wordt aan de hand van vragen een aantal stappen toegelicht die moeten leiden tot een beoordeling van complexe leefgebieden. Hierbij worden de resultaten uit de hoofdstukken 3-5 kort samengevat. Uitgangspunt bij de beoordeling is een concreet vegetatiecomplex of landschap en kennis van soortkenmerken, zoals habitateisen, levens- en dispersiestrategieën en (voor de fauna ook) eisen aan functies van het landschap.

Ligt het vegetatiecomplex of landschap in een belangrijke regionale abiotische gradiënt?
De ligging van een vegetatiecomplex of landschap in een belangrijke bodemkundige gradiëntzone op regionaal schaalniveau, is een eerste aanwijzing dat sprake kan zijn van gradiëntsystemen. Een visuele interpretatie van de Ecologische Bodemkaart van Nederland kan al voldoen (zie 4.2.2). In tabel 3.1 en 3.2 zijn de belangrijkste gradiëntzones tussen fysiografische eenheden samengevat. In bijlage 1 wordt een GIS-procedure voorgesteld om de relatie tussen vegetatie(opname) en bodemkundige gradiënten formeel te analyseren.

Bevinden zich in het vegetatiecomplex of landschap opvallende (lokale) abiotische contrasten?
Het optreden van lokale abiotische gradiënten is een sterke aanwijzing voor de aanwezigheid van gradiëntsystemen. Voor het opsporen van deze systemen kan in eerste instantie voor de betreffende fysiografische eenheid de beschrijvingen in 3.5 worden geraadpleegd. Bodemkaart 1:

50000 en hoogtekaart (AHN) geven nadere informatie ten opzichte van de ecologische bodemkaart die van de bodemkaart 1:50000 is afgeleid.

Hoe breed is de variatie in habitateisen en groeivormen van het vegetatiecomplex?
De spectra van habitateisen (Ellenberg-getallen; zie ook Hill et al., 2004) en groeivormen (bijv. Hill et al., 2004) van de soorten in het vegetatiecomplex geven informatie over de mate waarin een gradiëntmilieu onderscheiden kan worden als eigen habitat (gradiëntsysteem) (zie 4.2.3). Dit is vooral afhankelijk van de 'bandbreedte' van de niches van de daarin voorkomende soorten. Hoe hoger het aandeel soorten met een smalle bandbreedte, hoe meer het vegetatietype beschouwd kan worden als gradiëntsysteem. Analoog hieraan, maar niet uitgewerkt in 4.2.3, geldt dat een hoog aandeel soorten met een brede bandbreedte ten aanzien van de presentie in vegetatietypen op het niveau van orde of klasse (graslanden, heiden, bosranden, bossen), een aanwijzing is voor een biotische gradiënt. Ook een grote variatie in kruidachtige en houtige groeivormen kan hiervoor een aanwijzing zijn.

Zijn extra kwetsbare plantensoorten nog aanwezig in het vegetatiecomplex?
De mate van voorkomen van soorten in gradiëntmilieus wordt niet alleen bepaald door de bandbreedte van hun niche, maar ook door de mate waarin ze geschikte plekken kunnen bereiken, met name het vermogen tot zaadtransport over grote afstanden, het vermogen om een langlevende ondergrondse zaadvoorraad op te bouwen en de levensduur van de volwassen plant. Het actuele spectrum van dispersiestrategieën geeft informatie over de mate waarin dispersie als beperkende factor werkzaam is (zie 4.2.4).

Is het vegetatiecomplex onderdeel van een landschap met een lange historische continuïteit met een niet of weinig gewijzigde percelering?
Gradiëntsystemen met een lange historische continuïteit hebben (of hadden) een hoge soortsdiversiteit. Deze continuïteit kan beoordeeld worden door de landelijk beschikbare Topografische en Militaire Kaart (TMK) van ca. 1850 of de Bonne-kaarten van ca. 1900 te vergelijken met de huidige topografische kaart. Dit aspect wordt door Bijlsma et al. (2008) nader uitgewerkt in een voorstel voor de kwaliteitsbeoordeling van Natura 2000-habitattypen. Delen van het landschap met een (vrijwel) ongewijzigde percelering zijn het meest kansrijk voor het herstel van gradiëntsystemen, met name voor soorten met een langlevende diasporenbank (vaatplanten, mossen).

Bevat het vegetatiecomplex of landschap voldoende onderdelen voor de functievervulling van de fauna?
Terreinheterogeniteit is essentieel voor veel diersoorten. Het vegetatiecomplex of landschap dient tenminste foerageerhabitat, voortplantingshabitat en beschutting te leveren. Voor alle diersoorten van de habitatrichtlijn kunnen de eisen aan het landschap in hoofdlijnen worden bepaald uit de tabellen in 5.3. Onder 5.4 worden HR-soorten, vereiste functies van het landschap en natuurdoeltypen gekoppeld.

Literatuur
Baker, J., K. French en R.J. Whelan, 2007. The edge effect and ecotonal species: bird communities across a natural edge in southeastern Australia. *Ecology* 83(11): 3048-3059.

Bijlsma, R.J., J.A.M. Janssen, R. Haveman, R.W. de Waal en E.J. Weeda, 2008. *Natura 2000 habitattypen in Gelderland*. Alterra-rapport 1769, Wageningen.

Cadenasso, M.L., M.M. Traynor en S.T.A. Pickett, 1997. Functional location of forest edges: gradients of multiple physical factors. *Can.J.For.Res.* 27: 774-782.

Cadenasso, M.L., S.T.A. Pickett, K.C. Weathers en C.G. Jones, 2003. A framework for a theory of ecological boundaries. BioScience 53: 750-758.
Connell, J.H., 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.

Dutoit, T., E. Buisson, E. Gerbaud, P. Roche en T. Tatoni, 2007. The status of transitions between cultivated fields and their boundaries: ecotones, ecoclines or edge effects? *Acta Oecologia* 31: 127-136.

Gosz, J.R., 1993. Ecotone hierarchies. *Ecological Applications* 3: 369-376.

Grace, J.B., 1999. The factor controlling species diversity in herbaceous plant communities. *Perspectives Plant Ecol.Evol.Syst.* 3: 1-28.

Grime, J.P., 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242: 344-347.

Grime, J.P., 1979/2001. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties.* 1st/2nd.ed. Wiley, Chichester

Grime, J.P., J.G. Hodgson en R. Hunt, 2007. *Comparative plant ecology. A functional approach to common British species.* 2nd. ed. Castlepoint Press, Colvend.

Hill, M.O., C.D. Preston en D.B. Roy, 2004. *PLANTATT. Attributes of British and Irish plants: status, size, life history, geography and habitats*. CEH, Monks Wood, Huntingdon.

Huston, M., 1979. A general hypothesis of species diversity. *Am.Nat.* 113: 81-101.

Leeuwen, Chr. G. van, 1965. Het verband tussen natuurlijke en anthropogene landschapsvormen, bezien vanuit de betrekkingen in grensmilieu's. *Gorteria* 2: 93-105.

Leeuwen, Chr. G. van, 1966. A relation theoretical approach to pattern and process in vegetation. *Wentia* 15: 25-46.

Maarel, E. van der, 1966. Dutch studies on coastal sand dune vegetation, especially in the delta region. *Wentia* 15: 47-82.

Maarel, E. van der, 1990. Ecotones and ecoclines are different. *J.Veg.Sc*. 1: 135-138.

Maarel, E. van der, 1993. Some remarks on disturbance and its relations to diversity and stability. *J.Veg.Sci.* 4: 733-736.

Ozinga, W.A., 2008. *Assembly of plant communities in fragmented landscapes. The role of dispersal.* Alterra Scientific Contributions 21, Wageningen.

Peters, D.P.C., B.T. Bestemeyer en M.G. Turner, 2007. Cross-scale interactions and changing pattern-process relationships: consequences for system dynamics. *Ecosystems* 10: 790-796.

Picket, S.T.A. en P.S. White (eds.), 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics.* Academic Press, New York.

Pickett, S.T.A. en M.L. Cadenasso, 2002. The ecosystem as a multidimensional concept: meaning, model, and metaphor. *Ecosystems* 5: 1-10.

Ries, L., R.J. Fletcher Jr., J. Battin en T.D. Sisk, 2004. Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annu.Rev.Ecol.Evol.Syst.* 35: 491-522.

Risser, P.G., 1995. The status of science examining ecotones. *BioScience* 45: 318-325.

Runhaar, J., W. van Landuyt, C.L.G. Groen, E.J. Weeda en F. Verloove, 2004. Herziening van de indeling in ecologische soortengroepen voor Nederland en Vlaanderen. *Gorteria* 30: 12-26.

Siepel, H., 1994. *Structure and function of soil microarthropod communities*. Ph.D. thesis, Landbouwuniversiteit Wageningen.

Sierdsema, H., 1995. *Broedvogels en beheer. Het gebruik van broedvogelgegevens in het beheer van bos- en natuurterreinen*. SBB-1995-1, SOVON-onderzoeksrapport 1995/04. SBB/SOVON, Driebergen/Beek-Ubbergen.

Spies, T. en M. Turner, 1999. Dynamic forest mosaics. In R. Hunter Jr. (ed.) *Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems.* Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 95-160.

Turner, M.G., W.H. Romme, R.H. Gardner, R.V. O'Neill en T.K. Kratz, 1993. A revised concept of landscape equilibrium: disturbance and stability on scaled landscapes. *Landscape Ecology* 8: 213-227.

Vera, F.W.M., 1997. *Metaforen voor de wildernis. Eik, hazelaar, rund en paard.* Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij, 's-Gravenhage.

Verberk, W.C.E.P., 2008. *Matching species to a changing landscape*. Aquatic macroinvertebrates in a hetergeneous landscape. Ph.D. thesis, Radboud Universiteit Nijmegen.

Wiens, J.A., C.S. Crawford en J.R. Gosz, 1985. Boundary dynamics: a conceptual framework for studying landscape ecosystems. *Oikos* 45: 421-427.

Wirdum, G. van., 1991. *Vegetation and hydrology of floating rich-fens*. Ph.D. thesis, Universiteit van Amsterdam.

With, K.A., R.H. Gardner en M.G. Turner, 1997. Landscape connectivity and population distributions in heterogeneous environments. *Oikos* 78: 151-169.

3 Abiotische terrestrische gradiënten: een analysemethode

Rolf Kemmers

Het doel van dit hoofdstuk is vast te stellen welke typen abiotische gradiënten in Nederland op landschapsschaal kunnen worden onderscheiden als onderdeel van het protocol in 2.8.

3.1 Belangrijke abiotische contrasten (regionaal schaalniveau)

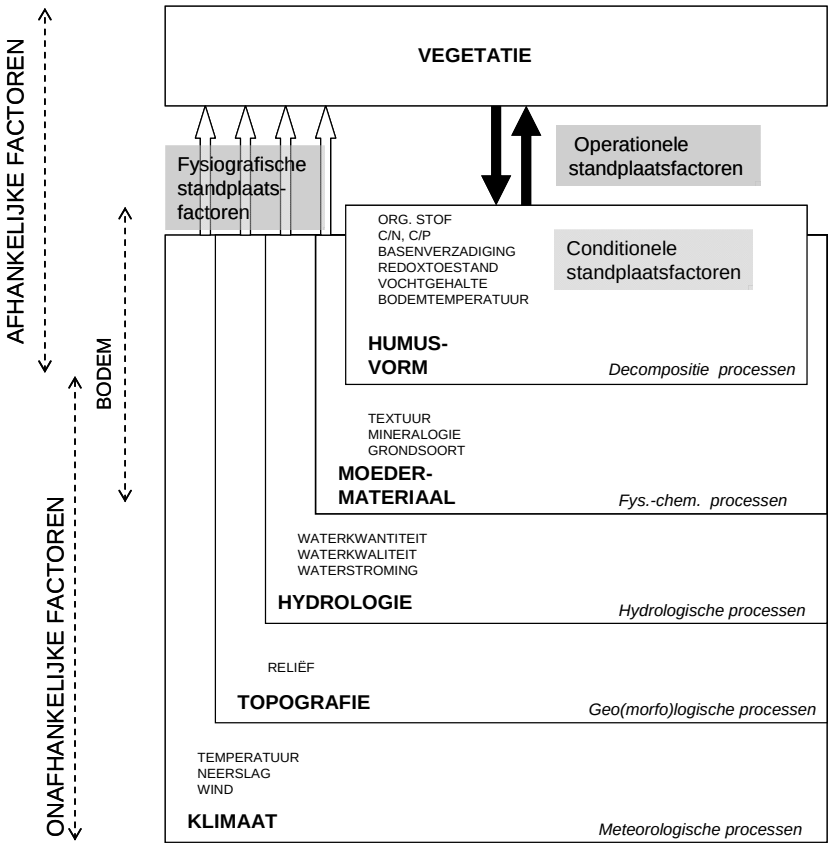
3.1.1 Fysiografische eenheden

Voor de inventarisatie van de belangrijkste gradiënten in het Nederlandse landschap is de ecologische bodemkaart van Nederland (Kemmers en De Waal, 1999) als uitgangspunt genomen. Deze bodemkaart is een ecologische interpretatie van de Nederlandse bodemkaart (Bakker en Schelling, 1989) op basis van het onderscheiden van de belangrijkste abiotische ecosysteemvormende factoren (fig. 3.1):

1. klimaat,
2. topografie (hoogte, reliëf, expositie),
3. hydrologie (infiltratie, kwel, overstroming),
4. moedermateriaal (zand, klei, veen, etc.).

De vier genoemde onafhankelijke (ook wel primaire of fysiografische) factoren worden door de zich ontwikkelende vegetatie niet wezenlijk beïnvloed tijdens de ecosysteemontwikkeling. Zij kunnen als de abiotische sturende factoren voor de ecosysteemontwikkeling worden beschouwd. Een karakteristieke homogene combinatie van primaire factoren noemen we een fysiografische eenheid, waarvan er acht in Nederland kunnen worden onderscheiden. Bij de omgrenzing van deze eenheden zijn geen geografische kenmerken gebruikt; hierin verschillen ze van fysisch-geografische regio's (tabel 3.1).

Op hoofdlijnen geven de fysiografische eenheden de blauwdruk voor de ecologische differentiatie in Nederland.



Figuur 3.1

Overzicht van de samenhang tussen de verschillende afhankelijke en onafhankelijke ecosysteemfactoren, de verschillende processtelsels die daarbij een rol spelen en de positie van de bodem (uit: Kemmers en De Waal, 1999).

Tabel 3.1

Overzicht van fysiografische eenheden in relatie tot fysisch geografische regio's (Bal et al., 2001)

	Fysiografische eenheid	Fysisch geografische regio	Opmerkingen bij de fysiografische eenheden
1	Löss- en mergelgronden	Heuvelland	
2	Kalkrijke droge duinen en kalkrijke zandgronden	Kalkrijke duinen	Ook buiten het kustgebied
3	Jonge klei- en zavelgronden	Rivierengebied (p.p.), Hogere zandgronden (p.p.) en zeekleigebied	Op de hogere zandgronden als beekafzettingen
4	Oude kleigronden	Hogere zandgronden (p.p.) en rivierengebied (p.p.)	Op de hogere zandgronden als tertiaire kleien en keileem
5	Buitendijkse riviergronden	Rivierengebied (p.p.)	
6	Venen	Laagveengebied	Op de hogere zandgronden als beekbegeleidende venen of hoogvenen
7	Kwelgevoede zandgronden	Hogere zandgronden (p.p.)	
8	Regengevoede zandgronden	Hogere zandgronden (p.p.) en kalkarme duinen	

3.1.2 Bodemvorming en abiotische contrasten

Binnen een bepaalde setting van primaire factoren (een fysiografische eenheid) kan in afhankelijkheid van het beheer en de zich ontwikkelende vegetatie tijdens de ecosysteemontwikkeling een verdere differentiatie optreden. Deze differentiatie vertaalt zich in de ontwikkeling van een humusprofiel. In ecologisch opzicht is het humusprofiel het een belangrijk bodemcompartiment omdat daarbinnen de nutriëntenkringloop (C, N, P) wordt aangedreven. Afhankelijk van de aard van het moedermateriaal, de zuurgraad en vochtcondities kan het karakter van het humusprofiel sterk variëren en komen secundaire ecosysteemfactoren tot ontwikkeling met een meer of minder groot capaciteitskarakter: zuurbuffercapaciteit, vochtretentiecapaciteit, warmtecapaciteit, redoxcapaciteit, stikstofretentiecapaciteit. Op hoofdlijnen zijn twee tendensen te onderscheiden: fysiografische bepaalde humusprofielen met een sterke neiging tot strooiseltransformatie en profielhomogenisatie en een snelle nutriënten-turnover (mull-type) tegenover vegetatiegecontroleerde humusprofielen met strooiselaccumulatie en profieldifferentiatie en een trage nutriënten-turnover (mor-type). Dit verschil uit zich in een grotere of kleinere beschikbaarheid van voedingsstoffen voor de vegetatie. Fysisch-chemische en microbiologische processen bepalen uiteindelijk welke vocht- en nutriëntenbeschikbaarheid ontstaat voor de vegetatie. De actuele beschikbaarheid van dit aanbod is sterk afhankelijk van de genoemde capaciteitsfactoren. Capaciteitsfactoren dragen bij aan een bufferende en stabiliserende werking van het operationele milieu voor planten. Binnen een fysiografische eenheid zal hierdoor een verdere differentiatie tot ontwikkeling kunnen komen met een karakteristieke interne heterogeniteit.

Belangrijke contrasten die door de ontwikkeling van secundaire factoren ontstaan zowel tussen als binnen fysiografische eenheden zijn:
1. nat/droog
2. zuur/basenrijk
3. voedselarm/voedselrijk
4. zoet/zout
5. koel/warm

3.1.3 Gradiënttypen

Om de belangrijkste gradiënttypen op landschapsschaal in beeld te brengen is de ecologische bodemkaart van Nederland (Kemmers en De Waal, 1999) visueel geanalyseerd op het voorkomen van grenzen tussen de onderscheiden fysiografische eenheden. In figuur 3.2 is de gradiëntenkaart van Van Leeuwen geprojecteerd op de Ecologische bodemkaart van Nederland. In tabel 3.2 zijn korte omschrijvingen gegeven van de relevante overgangen (grenszones) tussen de fysiografische eenheden. De verschillende typen zijn genummerd. In de kruistabel zijn de cellen (m.u.v. type 13) zodanig ingevuld dat in geval het reliëf een belangrijke factor is, de topografisch hoger gelegen eenheid in de verticale kolom is vermeld. Type 13 komt als gradiënttype overeen met type 9, maar met dat verschil dat de oude kleigronden een verschillende geologische herkomst hebben (oude holocene rivierkleien vs. tertiaire keileem). In tabel 3.3 zijn de onderscheiden gradiënttypen, de belangrijkste abiotische sturende factoren achter de gradiënt en de contrasten die daardoor in secundaire factoren ontstaan, weergegeven.

Droog-nat contrasten zijn vaak een afgeleide van het reliëf, maar kunnen ook met verschillen tussen substraat (veen-mineraal) of textuur te maken hebben. In de tabel is dit expliciet gemaakt. Een zuur-basen contrast kan ontstaan door verschillen in substraat of door hydrologische processen (kwel/infiltratie). Voor klei- en zavelgronden zijn we uitgegaan van een pH indicatie van 5, voor zandgronden van 4 en voor kalkgronden van 8. Voor zuurgraad differentiatie door hydrologische processen hebben we voor infiltratie pH 4 en voor kwel pH 6 aangehouden. Ook deze indicaties zijn expliciet gemaakt in de tabel. Voor mineralenrijkdom zijn we uitgegaan van mineralogische samenstelling (verschillen tussen klei, leem, zand die samenhangen met textuur) of van verschillen tussen mineralenrijkdom van het water: (ombrotroof, atmotroof, lithotroof en thalassotroof water).

Tabel 3.2

Overzicht van gradiënten die gebaseerd zijn op contacten tussen fysiografische eenheden op basis van de Ecologische Bodemkaart van Nederland. In de kruistabel zijn de cellen (m.u.v. type 13) zodanig ingevuld dat in geval het reliëf een belangrijke factor is, de topografisch hoger gelegen eenheid in de verticale kolom is vermeld (zie tekst).

Fysiografische eenheden	Jonge klei- en zavelgronden	Oude kleigronden	Buitendijkse riviergronden	Venen	Kwelgevoede zandgronden	Regen-gevoede zandgronden
Löss- en mergelgronden	**1** Overgangen löss- en mergel-plateaus naar colluviale gronden in beekdalen					**2** Lössgronden overgaand in zandgronden
Kalkrijke droge duinen	**3** Inlandse overgangen van kalkrijke zandgronden naar jonge klei- en zavelgronden		**4** Kalkrijke oeverwallen of rivierduinen in uiterwaarden		**5** Kalkrijke droge duinen grenzend aan vochtige duinvalleien	**6** Kalkrijke droge duinen grenzend aan kalkarme droge zandgronden
Jonge klei- en zavelgronden					**7** Mozaïek van kleiige beekdalgronden en beekeerdgronden	
Oude kleigronden	**8** Oude rivier-terrassen grenzend aan jonge kleigronden					**9** Keileem-opduikingen in zandgronden
					10 Mozaïek van venige en minerale gronden in beekdalen	**11** (Hoog)veen op waterscheiding van pleistocene plateaus
Regengevoede zandgronden	**12** Pleistocene plateauranden grenzend aan zeeklei	**13** Hogere zandgronden grenzend aan kleiterrassen		**14** Pleistocene plateauranden tegen laagvenen	**15** Hoogtegradiënten langs beekdalflanken	
Zoute kwel	**16** Diepe polders in Zeeland en Holland			**17** Brakwatervenen Noord-Holland		

Verschillen tussen voedselrijk en voedselarm in de zin van beschikbaarheid van voedingsstoffen voor de primaire productie (N, P en K) zijn niet onderscheiden omdat deze factoren op het operationele niveau worden gereguleerd. Juist combinaties van zuurgraad, vocht en substraat en activiteit van bodemleven maken dat standplaatsen een groot dan wel een klein aanbod van voedings-

stoffen produceren. Eenzelfde beschikbaarheid van nutriënten kan tot stand komen door verschillende combinaties van conditionele standplaatsfactoren.

Uit tabel 3.3 blijkt dat grondsoort en reliëf de belangrijkste abiotische sturende factoren zijn achter de gradiënten die in Nederland voorkomen. Omdat deze factoren onder invloed van geo(morfo)-logische of hydrologische processen in het landschap zijn ontstaan, kunnen deze overgangen worden aangeduid als geogene en hydrogene gradiënten. Op basis van de abiotische contrasten die binnen de gradiënten ontstaan, zijn de gradiententypen verder onderscheiden naar basen-toestand, vochttoestand en mineralogische rijkdom. Sommige gradiënttypen vertonen een combi-natie van contrasten (meervoudige gradiënt). Uit tabel 3.3 blijkt verder dat door de combinatie van acht (negen incl. zoute kwel) fysiografische eenheden potentieel negen gradiënttypen kunnen worden onderscheiden in Nederland.

3.2 Gradiëntzones in Nederland

3.2.1 Gradiëntenkaart volgens Van Leeuwen

In figuur 3.1 geeft de gradiëntenkaart van Van Leeuwen (Van Leeuwen, 1966; Westhoff et al., 1970), geprojecteerd op de ecologische bodemtypologie van Nederland (Kemmers en De Waal, 1999). De verschillende gradiënttypen en hun voorkomen in Nederland volgens deze gradiëntenkaart zijn opgenomen in tabel 3.3.

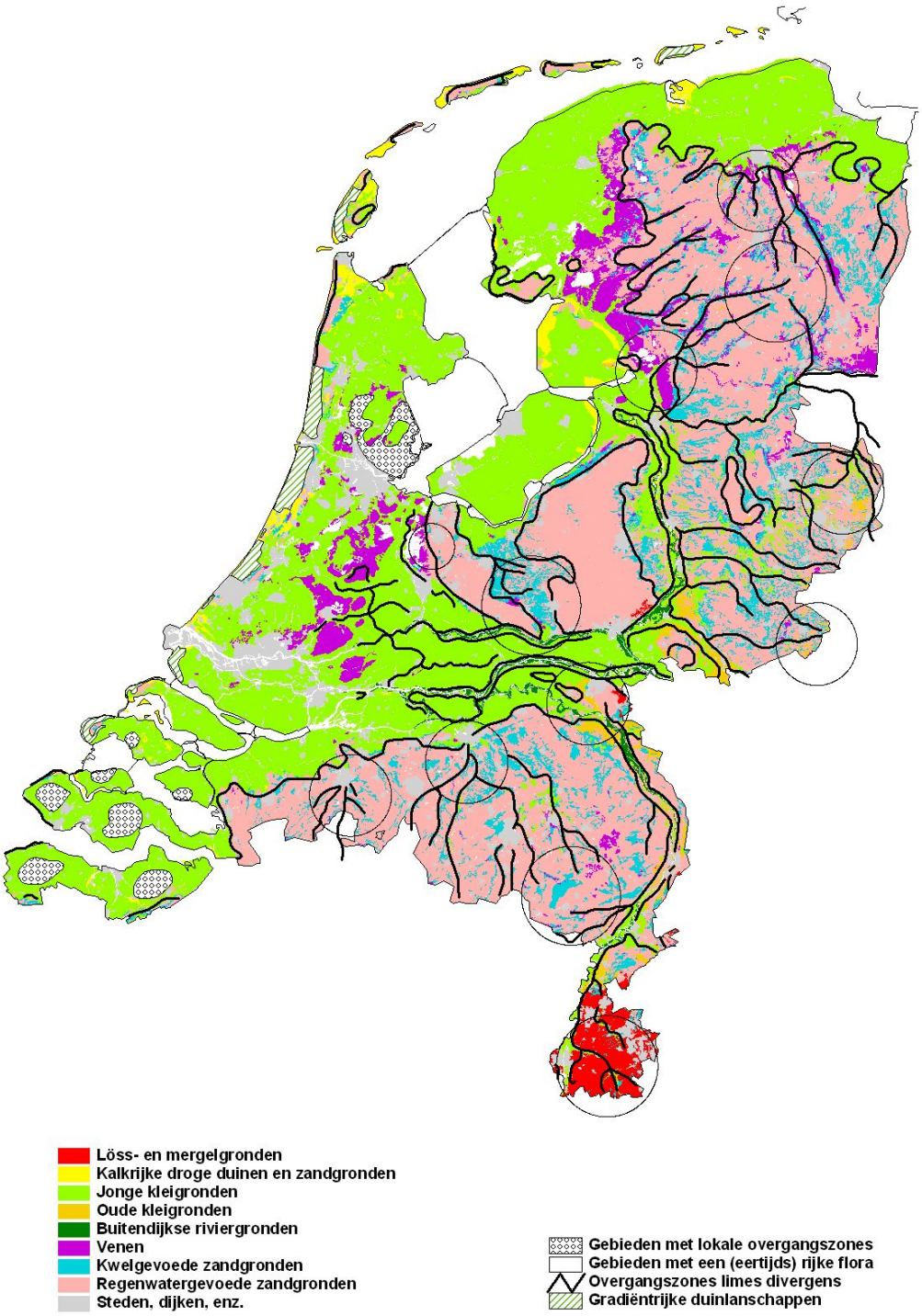
Het blijkt dat van een aantal gradiënttypen (kolom Gradiënttype) geen melding wordt gemaakt op de gradiëntenkaart van Van Leeuwen. Ook blijkt dat een aantal combinaties van fysiografische een-heden die onderdeel uitmaken van een gradiënttype (kolom Overgang tussen fysiografische een-heden) niet voorkomen op de gradiëntenkaart. Anderzijds blijkt dat de gradiëntzones die door Van Leeuwen worden aangegeven langs kleine rivieren in het Holoceen niet geduid kunnen worden door contrasten op de ecologische bodemkaart. Op de bodemkaart zijn deze gradiëntzones gelegen in jonge kleigronden die grenzen aan de riviertjes. Deze discrepantie is eraan toe te schrijven dat op de ecologische bodemkaart rivierkleigronden en veengronden met een kleidek zijn samengevoegd tot eenzelfde fysiografische eenheid. Hier is de bodemkaart te weinig gedifferentieerd voor het onderscheiden van de door van Leeuwen aangegeven gradiëntzones.

Uiteindelijk zijn er zeven gradiënttypen die op Van Leeuwens kaart kunnen worden teruggevonden. In vijf van deze typen betreft het contrasten tussen droog-nat en basenarm-basenrijk van geogene of hydrogene oorsprong. Daarnaast komen twee gradiënttypen voor met een contrast tussen mineraalrijk en mineraalarm, waarvan er één een geogene (stroomvlakten van kleine rivieren) en één een hydrogene (zoute kwel in holocene polders) oorsprong heeft.

Tabel 3.3

Overzicht van gradiënttypen, de sturende (primaire) factoren en abiotische contrasten. De nummers in de eerste kolom verwijzen naar cellen van tabel 3.2

	Overgang tussen fysiografische eenheden	Abiotische sturende factoren		Abiotische contrasten			Gradiënttype	Vermelding op gradiëntenkaart van Van Leeuwen
		grondsoort	relief (infiltratie/kwel)	zuur/basen (pH)	droog/ nat	mineraal arm/rijk		
2	Lössgronden overgaand in zandgronden					textuur	Geogene gradiënten in mineralogische rijkdom	Geen
7	Mozaïek van kleiige beekdalgronden en beekeerdgronden					textuur		Dal van Vecht, Regge, Dinkel, Berkel, Dommel, Beerze, Aa; natuurlijke laagten en beekdalen in Salland, Twente
9	Keileemopduikingen in zandgronden				textuur	textuur	Geogene gradiënten in mineralogische rijkdom en vochttoestand	Geen
11	(Hoog)veen op waterscheiding van pleistocene plateaus				substraat	ombrotroof-atmotroof		
10	Mozaïek van venige en minerale gronden in beekdalen				substraat		Geogene gradiënten in vochttoestand	Beekdalen in Drents Plateau, benedenloop Vecht ten oosten van Zwartewater
6	Kalkrijke droge duinen grenzend aan kalkarme droge zandgronden			8--4			Geogene gradiënten in basentoestand	Waddeneilanden
8	Oude rivier-terrassen grenzend aan jonge kleigronden			5--4				Dal Oude IJssel, Maasdal
13	Hogere zandgronden grenzend aan kleiterrassen			4--5	textuur	textuur	Geogene gradiënten basen- en vochtoestand	Geen
12	Pleistocene plateauranden grenzend aan zeeklei			4--5	textuur/relief	lithotroof-thalassotroof	Geogene en hydrogene gradiënten in basen- en vochttoestand	Noordrand Drents Plateau, Gaasterland, (noord- en) westrand Kempisch Plateau, zuidrand Utrechtse Heuvelrug, Zeeuws Vlaanderen, Roerdal
14	Inlandse overgangen van kalkrijke zandgronden naar jonge klei- en zavelgronden			8--5	textuur/relief			Geen
4	Kalkrijke oeverwallen of rivierduinen in uiterwaarden			8--5	textuur/relief			IJsseldal
3	Pleistocene plateauranden tegen laagvenen			4--6	substraat/relief			Oostzijde Drents plateau, westzijde Utrechtse Heuvelrug, oostzijde Utrechtse heuvelrug tussen Veenendaal en Woudenberg en Achterbergse Hooilanden
15	Hoogtegradiënten langs beekdalflanken			4--6	relief		Hydrogene gradiënten in basen- en vochttoestand	Oost-, west- en noordflank Veluwe, Gelderse vallei, flanken Holterberg, Montferland, beekdalen in Drents plateau, Westerwolde, Kempisch plateau, Achterhoek, Twente, Salland
1	Overgangen löss- en mergelplateaus naar colluviale gronden in beekdalen				relief		Hydrogene gradiënten in vochttoestand	Limburgse beekdalen in kalk- en lössplateaus
5	Kalkrijke droge duinen grenzend aan vochtige duinvalleien				relief			Geen
16	Diepe polders in Zeeland en Holland					lithotroof-thalassotroof	Hydrogene gradiënten in mineralogische rijkdom	Lage polders in Zeeland en Holland
17	Brakwatervenen Noord-Holland					lithotroof-thalassotroof		Ilperveld



Figuur 3.2

De ecologische bodemtypologie van Nederland (Kemmers en De Waal, 1999) met gradiëntenkaart van Van Leeuwen als overlay (naar Westhoff et al,. 1970: 169).

3.2.2 Stabiliteit van gradiënttypen en beheersmogelijkheden

Geogene gradiënttypen 7 en 10 (tabel 3.3) hebben te maken met dynamische milieus (hydrodynamiek). De hydrodynamiek in de dalen van de kleine rivieren (Vecht, Dommel, Dinkel etc.) is in principe door de mens te beïnvloeden door natuurlijke processen als meandering en overstroming hun werk te laten doen.

Geogene gradiënttypen 6 en 8 zijn ontstaan door geo(morfo)logische processen en depositie van geologische formaties, waarop weinig invloed is uit te oefenen. Dit impliceert dat zuur-basen contrasten de neiging zullen hebben te vervlakken door natuurlijke uitloging en verwerings-processen, tenzij ontkalkte bovengronden worden verwijderd door verstuiving/afgraven.

De geohydrogene gradiënttypen vormen een combinatie van een sterk reliëf en hydrologische processen op landschapsschaal (type 12, 14) of hydrodynamiek (type 4) in stroomvlakten van grote rivieren (oevervallen en rivierduinen langs IJssel, Waal, Lek). De dynamiek van het laatste type is door bedijking getemperd (maatschappelijke veiligheid) en de gradiënt zal de tendens vertonen uit te doven. De typen 12 en 14 bestaan uit een complexe gradiënt op de overgang van hoger gelegen zandplateaus naar lager gelegen veen of kleiformaties met een soms mariene herkomst. Dit uit zich in contrasten tussen mineraalarm en -rijk, droog-nat, zuur-basenrijk en in een enkel geval zoet-zout. Deze meervoudige gradiënt is het meest gevoelig voor vervlakking van de vochtgradiënt via ontwatering maar minder gevoelig voor vervlakking van de zuurgradiënt. In de lagere delen kan aanvoer van basen door wegvallen van kwel in principe leiden tot verzuring, maar door het omvang-rijke achterland van de infiltratiegebieden (hooggelegen pleistocene zandplateaus) is de aanvoer van basen naar lagere fysiografische eenheden vrij goed geborgd (dominantie in rangordeverhouding sensu Van Leeuwen). Waar kleien grenzen aan de hogere plateaus zal de mineralogische rijkdom van de kleien zorgen voor een grote zuurbuffercapaciteit en buffering van de pH op een betrekkelijk hoog niveau. Vanwege de grootschaligheid van dit gradiënttype is beheer ervan via ingrijpen in de waterhuishouding niet goed mogelijk. Naar verwachting heeft het gradiënttype 12 en 14 echter een stabiel karakter.

Van de hydrogene gradiënten is het type 15 waarschijnlijk de meest voorkomende, maar waarschijnlijk ook de meest bedreigde en gevoeligste voor menselijk ingrijpen. Vaak komt dit type als een kleinschalig mozaïek in het landschap voor waar laagten gevoed worden door locale kwelsystemen uit dekzandruggen (zie ook 3.4). Naarmate de kwel op een standplaats verbonden is met een groter catchment zal deze kwel stabielere grondwaterstanden en stabielere kwelfluxen opleveren die resp. stabiliserend uitwerken naar de grondwaterstand (Gt I en II en de aanlevering van Ca en Fe) in relatie tot zuur- en fosfaatbuffering. Deze standplaats is dus stabiel dankzij een groot achterliggend stroomgebied (Kemmers, 1986). Grootschalige drainage en ontwatering van het landschap en waterwinning sinds de 50-er jaren hebben de zuur-basen- en vochtgradiënt in dit gradiënttype sterk vervlakt. Herstel dan wel in standhouding van dit gradiënttype is in principe mogelijk door hydrologisch beheer van het lokale stroomgebied waarbinnen de samenstellende fysiografische eenheden van de gradiënt zijn gelegen. Door de vaak geringe omvang van deze lokale stroomstelsels is het relatief eenvoudig gronden binnen het stroomgebied te verwerven.

Het hydrogene gradiënttype (1) in de Limburgse beekdalen is vooral een vochtgradiënt, omdat de hoger gelegen plateaus evenals de lagere delen een basenrijk karakter hebben. Het beheer van dit

gradiënttype zal zich echter vooral moeten richten op het voorkómen van transport van voedingstoffen (N en P) via oppervlakkige runoff.

3.3 Hotspots van biodiversiteit volgens Van Leeuwen

De door Van Leeuwen onderscheiden gebieden met een opvallende rijkdom aan plantensoorten kunnen als hotspots van biodiversiteit worden beschouwd. Deze gebieden zijn in figuur 3.2 omcirkeld. Opvallend is dat zeven van de twaalf gebieden zijn gelegen op de hogere zandgronden waar kleinschalige mozaïeken van het hydrogene gradiënttype 15 voorkomen. Dit zijn contactzones tussen regenwater- en kwelwatergevoede zandgronden en soms jonge kleien, waarin zich voornamelijk contrasten in vocht- en basentoestand voordoen:
- Weert e.o.
- Vught e.o.
- Breda e.o.
- Dwingelderveld e.o.
- Stuwwal Oldenzaal e.o. (ondiepe tertiaire kleien)
- Winterswijk e.o. (ondiepe tertiaire kleien)
- Zuidelijke Gelderse vallei

De contrasten in deze hotspots worden hoofdzakelijk aangedreven door kwelstromen in locale hydrologische systemen (met soms ondiepe tertiaire kleien) en zijn door dit kleinschalige karakter in principe via hydrologisch beheer te handhaven of te herstellen.

Vier van de hotspots komen voor in gebieden met geohydrogene gradiënten van het type 12, eveneens met contrasten in basen- en vochttoestand en mineralenrijkdom. Door het regionale en geogene karakter van de sturende factoren achter deze gradiënttypen zijn deze contrasten minder goed te handhaven of herstellen.
- Overgang Gooi-Vechtplassen
- Overgang Drents plateau-Laagveenmoerassen NW-Overijsel
- Overgang Pleistoceen-Holoceen rond Groningen
- Overgang Pleistoceen-Holoceen rond Nijmegen.

Tenslotte wordt in Zuid-Limburg een belangrijke hotspot onderscheiden, waar vooral löss- en mergelgronden grenzen aan jonge kleigronden met contrasten in basen- en vochttoestand en mineralenrijkdom. Plateaurandbeheer biedt hier goede perspectieven voor herstel/handhaving van de contrasten.

Door Runhaar et al. (2005) is een gedetailleerde kaart gemaakt van floristische hotspots in Nederland. De hotspots op Van Leeuwens kaart zijn hierop terug te vinden, waarbij de stuwwal van Oldenzaal, de zuidelijke Gelderse Vallei, Winterswijk e.o. en Nijmegen e.o. in feite nauwelijks meer opvallen. Rijker aan hotspots dan Van Leeuwen aangeeft, is het Drents plateau met niet alleen Dwingelderveld, Elperstroom en de boswachterijen Grollo en Schoonlo, maar ook Havelte-Oost, het Drents-Friese Wold en Fochteloërveen. Ook de overgang van het Drents plateau naar de westelijk hiervan gelegen laagveengebieden is over een grotere lengte voorzien van hotspots dan Van Leeuwen aangeeft: niet alleen de Wieden, maar ook de Weerribben, Rottige Meenthe, Alde Feanen

en bij Veenwouden. Ook in Noord-Brabant hebben floristische hotspots een ruimere verspreiding, zoals Leenderbos-Groote heide-De Plateaux, Strabrechtse heide en Beuven en Kempenland-West.

Buiten deze kerngebieden zijn het vooral verspreid liggende Natura 2000-gebieden die op de kaart van Runhaar et al. opvallen, zoals Engbertsdijkvenen, Buurserzand en Haaksbergerveen, Wierdense Veld, Maasduinen en Nieuwkoopse Plassen. De Overasseltse en Hatertse vennen vormen een opvallende hotspot buiten Natura 2000. In al deze gevallen geeft Van Leeuwen een overgangszone van het type limes divergens aan en is sprake van één van de hierboven beschreven gradiënttypen. Enkele hotspots vallen op doordat ze buiten de door Van Leeuwen aangegeven overgangszones liggen, zoals de platen in de Grevelingen en het Deelense veld op de Hoge Veluwe. In deze gevallen is sprake van aanzienlijke lokale abiotische variatie (zie 3.4). In de door Van Leeuwen aangegeven gebieden met lokale overgangszones komen op de kaart van Runhaar et al. geen hotspots (meer) voor.

3.4 Ruimtelijke abiotische variatie op lokaal schaalniveau

Naast overgangen tussen fysiografische eenheden kan er ook ruimtelijke variatie binnen fysiografische eenheden voorkomen. Deze variatie kan op perceelschaal tot uiting komen.

De stabiliteit van standplaatsfactoren op lokaal schaalniveau wordt bepaald door de werking van buffermechanismen. In de context van dit onderzoek kunnen de volgende processen met hun buffermechanismen worden onderscheiden:

- vochthuishouding: stabieler naarmate minder afhankelijk van weersinvloeden: watertoevoer gezekerd via lokale, regionale hydrologische kwelsystemen: kwelsituaties zijn stabieler dan infiltrerende systemen. Naarmate het vochthoudenvermogen (vochtretentiecapaciteit) groter is zal de vochtvoorziening stabieler zijn.
- zuur/basenhuishouding: stabieler naarmate pH minder fluctueert: buffering door aanvoer van bufferstoffen: Kalk, Ca^{2+}, HCO_3- via kwel. Naarmate de kationenadsorptiecapaciteit (CEC) groter is zullen meer basen in de wortelzone kunnen worden vastgehouden en de zuurbuffercapaciteit groter zijn.
- voedingstoffenhuishouding N, P, K: naarmate de organische stof sterker is gehumificeerd zal de afbraaksnelheid kleiner zijn en de retentie van voedingsstoffen (N, P) toenemen (N- en P-retentiecapaciteit). Dit vormt een betrouwbare bron van voedingsstoffen die slechts mondjesmaat beschikbaar komen (voorraadschuur).
- fosfaathuishouding: naarmate meer kwel aanwezig is (geweest) zal de voorraad ijzeroxiden in de bodem groter zijn. IJzeroxiden adsorberen fosfaat waardoor de beschikbaarheid op een laag niveau wordt gebufferd: fosfaatbindendvermogen (fosfaatretentiecapaciteit).

In figuren 3.3 en 3.4 zijn de fysiografische eenheden weergegeven in de vorm van een pictogrammen waarvoor figuur 3.1 de basisvorm heeft geleverd. Deze figuren worden in onderstaande paragrafen toegelicht. In elk pictogram zijn de onafhankelijke factoren als ecosysteemcompartiment met een verschillend accent weergegeven afhankelijk van hun belang bij de ecosysteemontwikkeling voor de betreffende fysiografische eenheid. Binnen elk compartiment zijn enkele relevante processen of variabelen vermeld, die binnen de fysiografische eenheid tot belangrijke contrasten kunnen leiden.

3.4.1 Löss- en mergelgronden

Sturende factoren
Topografie en moedermateriaal zijn de meest invloedrijke fysiografische factoren. Hoewel in hydrologische positie vergelijkbaar met de hogere zandgronden, is de aard van het moedermateriaal (mergel, löss) ervan de oorzaak dat er een vrij permanent basenrijke karakter aanwezig is. De topografie wordt gekenmerkt door een sterk reliëf, waardoor hellingprocessen een belangrijke rol spelen.

Abiotische contrasten
Hydrologisch is door een sterke oppervlakkige afvoer van neerslag de omvang van de infiltratie gering, waardoor uitspoelingsprocessen een minder belangrijke rol spelen bij ontkalking en klei-inspoeling. Door diezelfde oppervlakkige afvoer kunnen effecten van bemesting op de plateaus leiden tot verrijking van de helling met meststoffen. Het reliëf zorgt daarentegen voor erosie van het moedermateriaal dat als colluviaal materiaal in het beekdal terecht komt. Door klei-inspoeling kan pseudo-gley ontstaan met stagnerend regenwater, waardoor vochtgradiënten versterkt kunnen worden. Afhankelijk van de expositie van hellingen kan mesoklimaat een belangrijke differentiërende invloed hebben op de vegetatie. De humusvorm is overwegend endorganisch van karakter en is evenals de vegetatie ondergeschikt aan moedermateriaal en topografie, tenzij sprake is van een verregaande ontkalking (> 50 cm). In deze laatste situatie ontwikkelt zich een ectorganisch humusprofiel (mullmoder) en controleert de vegetatie de humusvorm. Dit doet zich vaak voor aan de bovenzijde van de hellingen.

3.4.2 Kalkrijke droge duinen en zandgronden

Sturende factoren
In deze fysiografische eenheid zijn topografie en klimaat belangrijke fysiografische factoren via expositie aan wind (morfodynamiek), water (hydrodynamiek), zon (mesoklimaat) en zee (temperatuur, wind). Bij de kalkrijke droge duinen is het moedermateriaal van grote invloed op de vegetatie en de humusvorm.

Abiotische contrasten
Een belangrijk verschil met mergel- en lössgronden is de grotere ontkalkingssnelheid van het moedermateriaal (Sival, 1997; Blom et al., 1998) en de nabijheid van de zee. Reeds bij ondiepe ontkalking (> 20 cm) kan de humusvorm sterk door de vegetatie bepaald worden en een ectorganisch karakter krijgen. De ecosysteemrelaties worden dan vergelijkbaar met de regenwater gevoede zandgronden. Hierdoor kunnen belangrijke contrasten in zuurgraad binnen de fysiografische eenheid ontstaan.

3.4.3 Jonge kleigronden

Sturende factoren
Jonge kleigronden zijn de niet-verweerde, betrekkelijk recent afgezette zee- en rivierkleigronden. In het rivierengebied betreft dit de binnendijkse kleiafzettingen (komgronden) die nu niet meer door de rivier worden beïnvloed. Ook rekenen wij de veengronden met een kleidek waar geen actieve

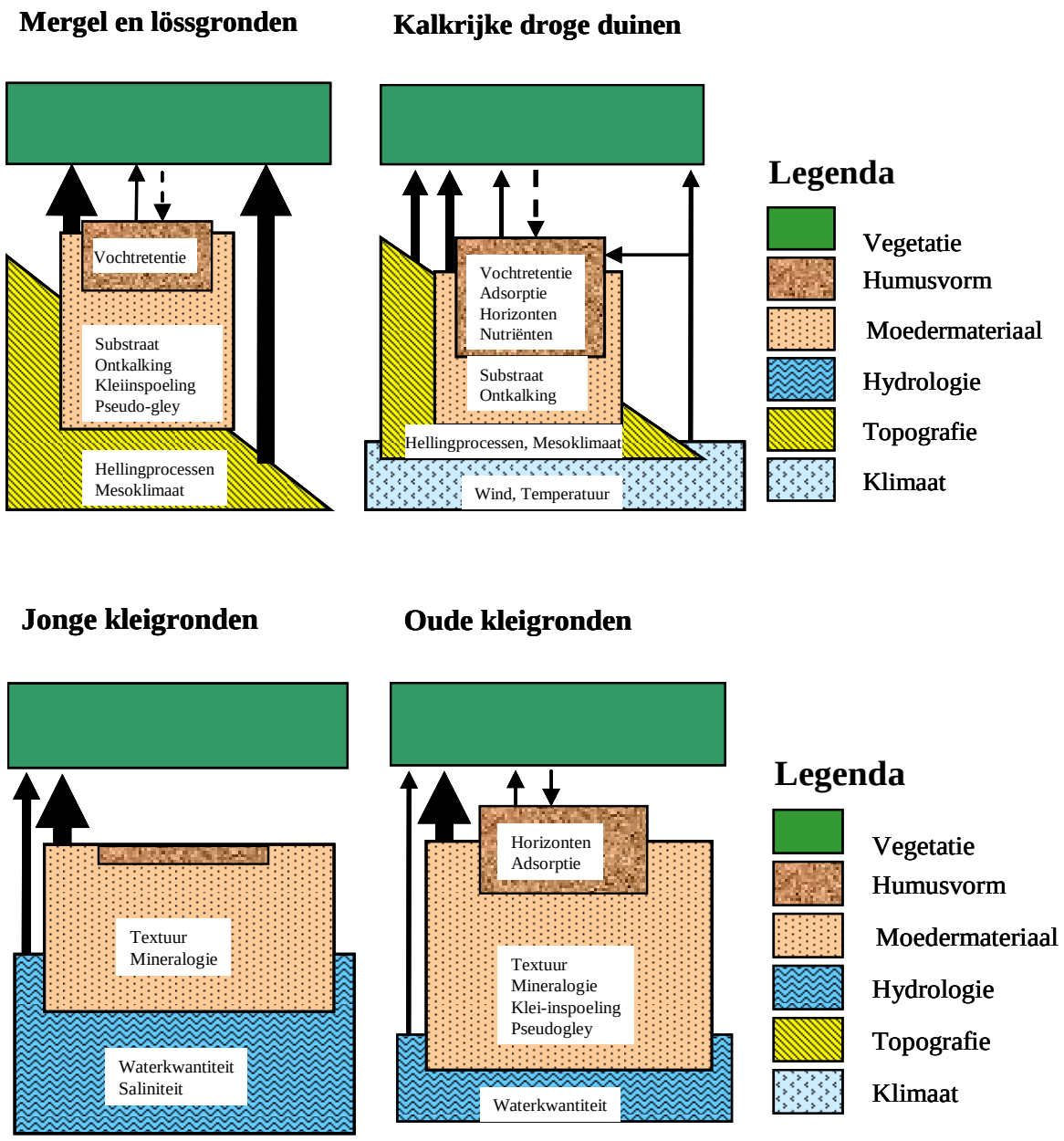
veenontwikkeling optreedt tot de jonge kleigronden. Wij rekenen de jonge kleigronden tot de basenrijke terrestrische ecosystemen. De verweringssnelheid is door de mineralogische samenstelling en het hoge lutumgehalte gering, waardoor het basenrijke karakter een vrij permanent karakter heeft. De ecosysteemrelaties worden gedomineerd door het rijke moedermateriaal en de kwantitatieve hydrologie.

Abiotische contrasten
Textuurverschillen vormen een belangrijke differentiërende factor. Voor het zeekleigebied komt daar de saliniteit bij. Het humuscompartiment speelt geen rol van betekenis en er komen geen ectorganische humusprofielen tot ontwikkeling.

3.4.4 Oude kleigronden

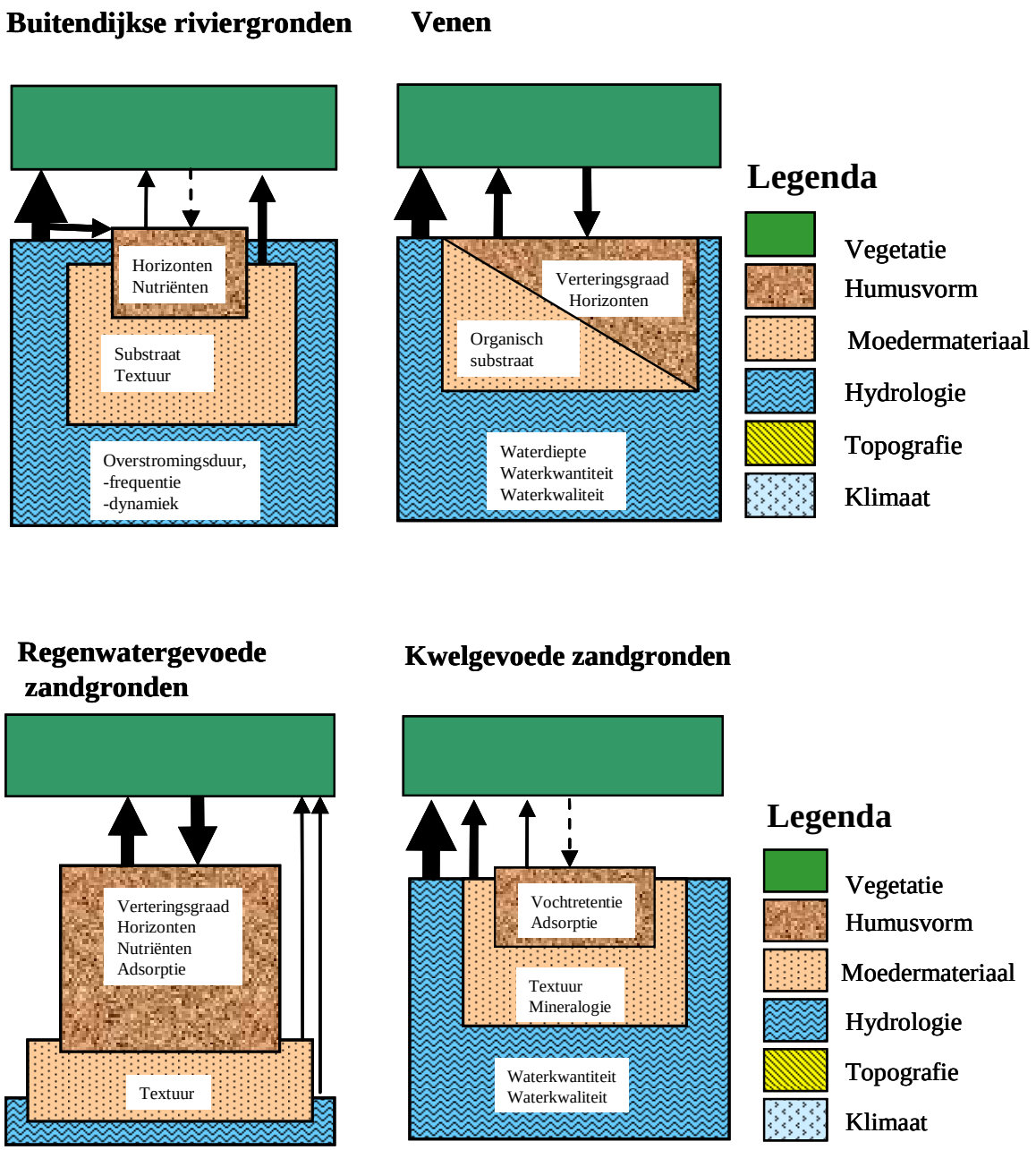
Sturende factoren
Onder oude kleigronden verstaan we verweerde kleigronden zoals potklei, keileem en rivierterrassen. Bij de rivierterrassen kan sprake zijn van pseudo-gley door klei-inspoeling waardoor het vochthoudend vermogen door stagnatie groot kan zijn. De oude kleigronden zijn basenarm- noch basenrijk. De invloed van het moedermateriaal is minder dominerend.

Abiotische contrasten
Het verweerde karakter van het moedermateriaal uit zich in een mogelijke differentiatie in zuurgraad met een meer prominente rol van het humuscompartiment. Het voorkomen van ectorganische humusprofielen indiceert hier een sterke mate van verwering, maar beïnvloedt de nutriëntenhuishouding nog nauwelijks.



Figuur 3.3

Relatief belang van de abiotische onafhankelijke factoren klimaat, topografie, hydrologie en moedermateriaal voor de interactie tussen vegetatie en humusvorm binnen de fysiografische eenheden Mergel en lössgronden, Kalkrijke droge duinen, Jonge kleigronden en Oude kleigronden (vergelijk fig. 3.1). Uit: Kemmers en De Waal (1999).



Figuur 3.4

Relatief belang van de abiotische onafhankelijke factoren klimaat, topografie, hydrologie en moedermateriaal voor de interactie tussen vegetatie en humusvorm binnen de fysiografische eenheden Buitendijkse riviergronden, Venen, Regenwatergevoede zandgronden en Kwelgevoede zandgronden (vergelijk fig. 3.1). Uit: Kemmers en De Waal (1999).

3.4.5 Buitendijkse riviergronden

Sturende factoren/Abiotische contrasten
Tot deze eenheid worden gronden gerekend die onder invloed staan van de dynamiek van rivieren. Er is sprake van een grote diversiteit aan voornamelijk dynamische ecosystemen. De kwantitatieve hydrologie is een zeer belangrijke factor in de vorm van overstromingsduur, -frequentie en -dynamiek en waterstands fluctuaties. Het moedermateriaal wordt, evenals de topografie, gegenereerd door de rivier zelf en is een weerspiegeling van het dynamische karakter van dit landschap en kan kleiig (oeverwallen), zandig (rivierduinen, stroomruggen) of venig (verlande meanders) van karakter zijn. De relaties die bij kleiig moedermateriaal een rol spelen zijn vergelijkbaar met die bij de jonge kleigronden. In dat geval zijn het moedermateriaal en de overstromingsduur dominant in hun betekenis voor de vegetatie ten opzichte van de humusvorm. Bij zandig moedermateriaal is de overstromingsfrequentie en -dynamiek bepalend voor de ontwikkeling van de humusvorm en de betekenis daarvan voor de vegetatie. Bij afwezigheid van overstromingen zal door uitloging van het moedermateriaal een ectorganisch humusprofiel tot ontwikkeling komen en zijn de relaties binnen het ecosysteem vergelijkbaar met die bij de hogere zandgronden. Incidentele extreme hoogwaterafvoeren kunnen leiden tot erosie van het ectorganische profiel (ooibossen; De Waal, 1996). Bij regelmatige overstroming zal door periodieke aanvoer van basen en/of slib een endorganische humusvorm tot ontwikkeling komen en de ecosysteemrelaties vergelijkbaar zijn met die van de basenrijke terrestrische ecosystemen. Bij venig moedermateriaal ontstaan ecosysteemrelaties die vergelijkbaar zijn met die welke zijn beschreven bij de venen.

3.4.6 Venen

Sturende factoren
Venen zijn semi-terrestrische ecosystemen, die voor hun ontwikkeling sterk bepaald worden door de fysiografische factoren topografie, hydrologie en moedermateriaal. In deze systemen is de waterkwantiteit een randvoorwaarde voor veen-ontwikkeling. De waterkwaliteit (als functie van de hydrologische positie) is bepalend voor het type veen en daarmee voor de aard van de vegetatie. Door regenwater gevoede systemen ontwikkelen zich tot hoogveen, terwijl door grond- of oppervlaktewater gevoede systemen zich tot laagvenen ontwikkelen. Het 'moedermateriaal' wordt in feite bepaald door de waterkwaliteit en de daarvan afhankelijke veenvormers: veen- en slaapmossen, zeggesoorten en riet.

Abiotische contrasten
Het bijzondere is dat het ambivalente karakter van de bodem hier zeer manifest aanwezig is: het moedermateriaal is hier tevens de humusvorm. Veendikte, de verteringsgraad van het veen, waterdiepte (en leem als complicatie van overstromingsfasen) zijn kenmerkende variabelen van het substraat die bepalend zijn voor verdere differentiatie en ontwikkeling van het begroeiingstype. Afhankelijk van de laagveenontwikkeling en veendikte kan isolatie ten opzichte van het grond- en/of oppervlaktewater ontstaan, waardoor de invloed van regenwater in het systeem kan toenemen.

3.4.7 Regenwatergevoede zandgronden

Sturende factoren
De regenwatergevoede zandgronden worden door ons tot de basenarme terrestrische ecosystemen gerekend. Ook rekenen wij veengronden met een zanddek tot deze fysiografische eenheid. De topografie en hydrologie zijn hier van ondergeschikte betekenis voor de vegetatie. Het ecosysteem heeft een landschappelijke positie waarbij steeds sprake is van een neerwaartse grondwaterstroming en van grondwateronafhankelijke processen.

Het moedermateriaal is (uiteindelijk) verweerd door verzurende processen en sterk verarmd door continue uitspoeling onder invloed van het neerslagoverschot. Het wordt gekenmerkt door podzolverschijnselen. Het moedermateriaal is van beperkte betekenis voor de vegetatie. De textuur (leemgehalte) is bepalend voor het vochthoudend vermogen en de verweringssnelheid en daarmee voor de mineralogische rijkdom van het moedermateriaal. Door de over het algemeen ongunstige condities voor bodemleven wordt strooisel slechts langzaam of niet afgebroken. Het strooisel accumuleert, waardoor een ectorganisch humusvorm tot ontwikkeling komt die indicatief is voor een trage nutriëntenkringloop. Het moedermateriaal, de topografie en hydrologie zijn ondergeschikt aan de humusvorm in hun betekenis voor de vegetatie. De vegetatie controleert in sterke mate de eigenschappen van de humusvorm. De humusvorm is op haar beurt de belangrijkste bron van voedingstoffen voor de vegetatie en vormt een belangrijke buffer voor vocht en voedingstoffen (adsorptie).

Abiotische contrasten
De dikte en het voorkomen van specifieke humushorizonten zijn variabelen die belangrijke informatie verstrekken over de nutriëntenvoorziening van de vegetatie. Typische bodems op deze zandgronden zijn de podzolen. Onder mineralogisch rijkere omstandigheden hebben zich veelal moderpodzolen (Y) ontwikkeld die in hun humusprofiel gekenmerkt worden door een Fz- en een dikke Hh-horizont en een geleidelijke grens tussen het humusprofiel en de minerale ondergrond (Ah-horizont). Deze bodemtypen kunnen een fossiel karakter krijgen. Het zich ontwikkelende humusprofiel kan zoveel humuszuren produceren dat de onderliggende mineralogisch rijke horizont uitloogt en sterk verzuurt. Functioneel ontwikkelen deze bodemtypen zich van moder- naar humuspodzolen.

3.4.8 Kwelgevoede zandgronden

Sturende factoren
Door kwel gevoede zandgronden worden door ons tot de basenrijke terrestrische ecosystemen gerekend. Zij worden in hoge mate bepaald door de hydrologie, waarbij grondwater via kwel toestroomt naar het maaiveld. Via kwel worden met name ijzer- en calciumionen aangevoerd, die nabij het maaiveld in verschillende vormen kunnen zijn geprecipiteerd (carbonaten, hydroxiden, goethiet, pyriet) en voor een hoge basenverzadiging van het adsorptiecomplex zorgen. Het moedermateriaal is hierdoor mineralogisch verrijkt. Verrijking kan ook zijn ontstaan door leemafzetting tijdens inundaties vanuit beken.

Abiotische contrasten
De waterkwantiteit is behalve voor de watervoorziening vooral van belang voor de redoxtoestand van het moedermateriaal en daarmee op de mate waarin mineralen, al dan niet in opgeloste vorm, kunnen voorkomen en van invloed zijn op de vegetatie.
Het moedermateriaal is voor de vegetatie van belang als een fysisch-chemisch complex, waarbij de textuur en de mineralogische samenstelling een rol spelen bij processen als vochtretentie, basenregulatie, zuurbuffering en adsorptie van ionen die weer bij de nutriëntenhuishouding van de vegetatie een rol spelen. Door het rijke karakter van het moedermateriaal en de vochtige omstandigheden zijn er gunstige condities voor een actief bodemleven waardoor strooisel snel wordt afgebroken en gehomogeniseerd wordt met de minerale ondergrond. De humusvorm is ondergeschikt aan het moedermateriaal, heeft een endorganisch karakter en is indicatief voor ecosystemen met een snelle nutriëntenkringloop. De vegetatie wordt vanuit de humusvorm rijkelijk van voedingsstoffen voorzien. De vegetatie is nauwelijks van invloed op de eigenschappen van de humusvorm. De humusvorm versterkt het bufferende karakter (vochtretentie, adsorptie) van het moedermateriaal.
Bij verzuring (door afname van kwel) kan de humusvorm sterk in betekenis voor het ecosysteem toenemen, doordat zich een ectorganisch humusprofiel ontwikkelt. Typische bodems voor kwelgevoede zandgronden volgens het Nederlandse bodemclassificatiesysteem (De Bakker en Schelling, 1989) zijn beekeerdgronden. De ontwikkeling van een ectorganisch humusprofiel geeft in deze situatie aan dat er sprake is van een fossiel

bodemtype, waar zich een nieuwe bodemontwikkeling heeft ingezet met een zuur- en nutriëntenhuishouding die sterk afwijkt van het oorspronkelijke bodemtype.

Literatuur

Bakker, H. de en J. Schelling, 1989. Systeem van bodemclassificatie voor Nederland; de hogere niveaus. Pudoc. Wageningen

Blom, J. van, R. Coppus, L.C. Dekker en J. Sevink, 1998. De bodems van de loofbossen op de oudere duinen en strandwallen van de Nederlandse kust; Profielontwikkeling en bodemverzuring. Netherlands Centre for Geo-ecological Research. ICG Rapporten 98/9. Amsterdam.

Kemmers, R.H., 1986. Perspectives in modeling of processes in the root zone of spontaneous vegetation at wet and damp sites in relation to regional watermanagement. CHO-TNO, Verslagen en Mededelingen No. 34. Den Haag.

Kemmers, R.H. en R.W. de Waal, 1999. Ecologische typering van bodems. Deel 1. Raamwerk en humusvormtypologie. Rapport 667-1. Staring Centrum, Wageningen.
Leeuwen, Chr. G. van. 1966. A relation theoretical approach to pattern and process in vegetation. Wentia 15: 25-46.

Runhaar, J., J. Clement, P.C. Jansen, S.M. Hennekens, E.J. Weeda, G.W.W. Wamelink en E.P.A.G. Schouwenberg, 2005. Hotspots floristische biodiversiteit. WOT Natuur & Milieu rapport 9, Wageningen.

Sival, F.P., 1997. Dune soil acidification threatening rare plant species. Thesis. Rijksuniversiteit Groningen.

Waal, R.W. de., 1996. De dynamiek van strooisellagen in bosecosystemen op de overgang van kalkrijk naar kalkarm. In: R.H. Kemmers (ed). De dynamiek van strooisellagen. Voordrachten tijdens de themamiddag georganiseerd door DLO-Staring Centrum, Wageningen, 6 oktober 1995.

Westhoff, V., P.A. Bakker, C.G. van Leeuwen en E.E. van der Voo, 1970. Wilde Planten. Deel 1: Algemene inleiding, duinen, zilte gronden. Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten.

4 Plantensoorten en plantengemeenschappen in gradiënten

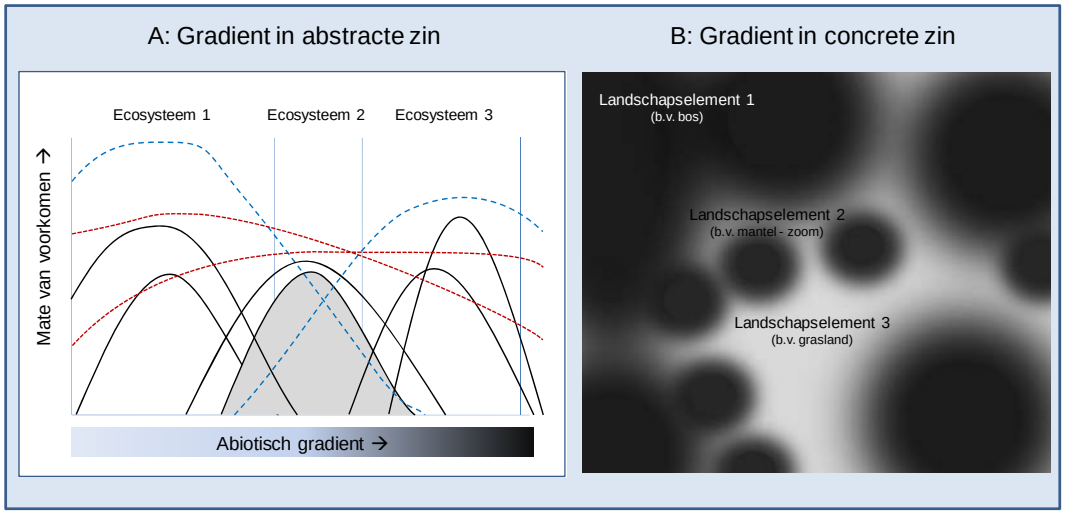
Wim Ozinga en Rik Huiskes

4.1 Analyse van vegetatiegradiënten

Limes convergens versus limes divergens
Conceptueel zijn gradiënten in vegetatietypen lastig. Er is voor plantengemeenschappen veel literatuur beschikbaar over het theoretische belang van gradiënten (zowel internationaal als nationaal, zie hoofdstuk 2), maar desondanks is er nog veel controverse over het functioneren en de analyse van gradiënten. Als gevolg hiervan zijn er ook weinig praktische handvatten beschikbaar over het beheer van gradiënten in vegetatietypen.

Een vegetatiegradiënt wordt gekenmerkt door een relatief grote ruimtelijke verandering in soortensamenstelling (Lloyd et al., 2000, Walker et al., 2003). Los van de onderliggende abiotische of biotische contrasten kunnen er ruwweg twee typen vegetatiegrenzen onderscheiden worden: limes convergens (*ecotone* in strikte zin) met harde grenzen en limes divergens (*ecocline*) met geleidelijke overgangen (zie 2.4). Het is echter goed om voor ogen te houden dat het onderscheid tussen deze gradiënttypen gradueel is en bovendien afhankelijk van de schaal waarop je kijkt. Een limes divergens (ecocline) kan op een hoger schaalniveau zichtbaar worden als limes convergens (ecotone in strikte zin). Dit is niet alleen een academische discussie, maar is ook van belang voor de praktijk. Van belang hierbij is in hoeverre het schaalniveau van beleid en beheer aansluit op de voor kwetsbare gradiënten benodigde processen.

Gradiënten in abstracte zin en gradiënten in het landschap
Bij een conceptuele benadering van gradiënten is het nuttig om onderscheid te maken tussen gradiënten in abstracte zin en gradiënten in concrete zin. Bij gradiënten in abstracte zin gaat het bijvoorbeeld om een schematische weergave van milieucondities waarbij een soort of vegetatietype voorkomt (fig. 4.1A). Bij gradiënten in concrete zin gaat het om overgangen in het landschap (fig. 4.1 B). In dit hoofdstuk worden beide benaderingen gebruikt.



Figuur 4.1

Bij een conceptuele benadering van gradiënten is het nuttig om onderscheid te maken tussen gradiënten in abstracte zin (A: weergave van milieucondities waarbij een soort of vegetatietype voorkomt) en gradiënten in concrete zin (B). In het laatste geval gaat het om overgangen in het landschap, zoals licht - schaduw contrasten in dit figuur. Hoewel het bij abstracte gradiënten (A) om geleidelijke overgangen gaat, blijkt dat gradiëntsystemen naar verhouding vaak slechts een relatief klein deel van het landschap beslaan (B).

4.2 Beoordelingsmethode voor vegetatietypen

4.2.1 Overzicht aanpak

De mate van binding van plantengemeenschappen aan gradiëntmilieus kan geanalyseerd worden in drie stappen.

1. Visuele interpretatie van de ligging van opnamen ten opzichte van belangrijke abiotische contrasten op landschapsschaal zoals beschreven in hoofdstuk 3 (zie 4.2.2);
2. Interpretatie van de variatie aan habitateisen en groeivormen binnen de geselecteerde plantengemeenschappen. Voor de habitateisen wordt gekeken naar de 'bandbreedte' van soorten voor abiotische condities op basis van Ellenberg indicator waarden. Deze bandbreedte geeft informatie over de mate van binding aan gradiëntsystemen (zie 4.2.3);
3. Analyse van dispersiekenmerken. In hoeverre kunnen soorten geschikte leefgebieden bereiken? Het meest kwetsbaar voor veranderend landgebruik zijn soorten met een sterke binding aan gradiëntsystemen en een beperkte dispersiecapaciteit (zie 4.2.4).

Deze drie stappen worden in de volgende paragrafen nader uitgewerkt. De methode wordt geïllustreerd met enkele voorbeelden. De nadruk ligt hierbij op Blauwgraslanden. Daarnaast worden ter vergelijking enkele voorbeelden uitgewerkt voor Droge heischrale graslanden en Zomen.

4.2.2 Stap 1: Landschappelijke ligging van opnamen

Een eerste indruk van de mate van binding van een bepaald vegetatietype aan abiotische gradiënten kan verkregen worden door visuele inspectie van de ligging van opnamen ten opzichte van de ecologische bodemkaart. De ecologische bodemkaart (Kemmers en De Waal, 1999) is een ecologische interpretatie van de Nederlandse bodemkaart op basis van het onderscheiden van de belangrijkste abiotische

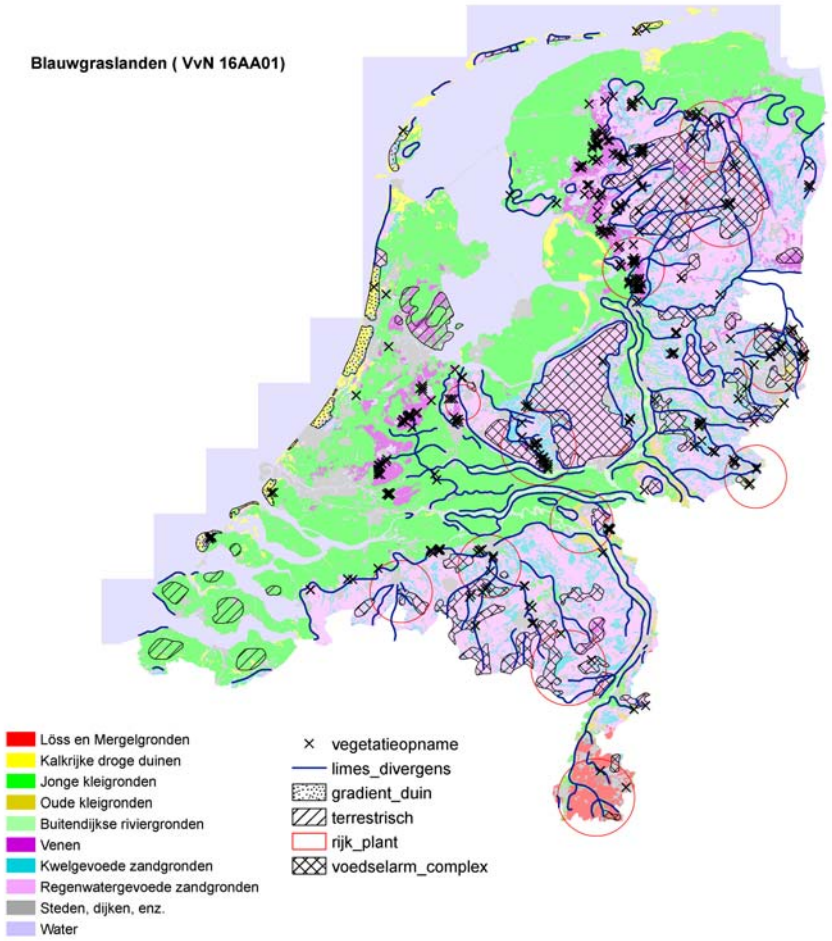
eocsysteemvormende factoren: 1) klimaat, 2) topografie (hoogte, reliëf, expositie), 3) hydrologie (infiltratie, kwel, overstroming) en 4) moedermateriaal (zand, klei, veen, etc.). Zie hoofdstuk 3 voor een verdere toelichting.

Deze stap wordt hier geïllustreerd voor Blauwgraslanden, Droge heischrale graslanden en Zomen. De voorbeelden zijn uitgewerkt op landelijke schaal, maar dezelfde principes gelden ook op regionaal en lokaal niveau. Voor ecosystemen die gebonden zijn aan macrogradiënten bieden de landelijke kaartbeelden al enig houvast, voor ecosystemen die gebonden zijn aan kleinschaliger gradiënten zijn aanvullende GIS-analyses gewenst. Een technische toelichting van de GIS-bewerkingen met enkele aanvullende regionale voorbeelden is te vinden in bijlage 1.

Blauwgraslanden
Een mooi voorbeeld van een gradiëntsysteem vormen blauwgraslanden. In de systematiek van natuurdoeltypen behoort dit vegetatietype tot type 3.29 (Nat schraalland), subtype c (Bal et al., 2001). Binnen dit natuurdoeltype vormen de blauwgraslanden qua milieucondities een overgang tussen Kleine-zeggenschraalland (subtype a) en Kalkrijk schraalland (subtype b).
Blauwgraslanden vertonen een voorkeur voor overgangen van zand of klei naar veen (zie bijlage 1). De binding aan de macrogradiënten uit zich in een sterke overlap met de gradiënten op de kaart van Van Leeuwen (fig. 4.2).

Droog heischraal grasland
In vergelijking met Blauwgrasland is Droog heischraal grasland gebonden aan gradiënten op een kleiner ruimtelijk schaalniveau. Er is daardoor weinig overlap met de macrogradiënten op de ecologische bodemkaart en de gradiëntenkaart van Van Leeuwen (fig. 4.3).
In de systematiek van natuurdoeltypen behoort dit vegetatietype tot type 3.33 (Droog schraalgrasland van de hogere zandgronden; Bal et al. 2001). Dit natuurdoeltype bevat twee subtypen: Droog struisgrasland (subtype a, leem- en humusarm) en Droog heischraal grasland (subtype b, iets leem- en humusrijker). Door de binding van Droog heischraal grasland aan iets leem- en humusrijkere bodems is het voorkomen op voedselarme zandgronden vaak beperkt tot relatief smalle zones in het landschappen. Op bodems die iets rijker zijn (zoals plaatselijk op de Veluwe of de Havelterberg) komt het type over grotere oppervlakten voor.

Heischrale graslanden kwamen vroeger op veel grotere schaal voor. Gechargeerd gesteld kunnen veel van de huidige heidegemeenschappen vanuit een historisch perspectief beschouwd worden als een soort romp-gemeenschappen (Weeda). In tegenstelling tot Blauwgraslanden, kwamen Heischrale graslanden waarschijnlijk ook al op kleine schaal voor in natuurlijke landschappen, onder andere langs veedriften.

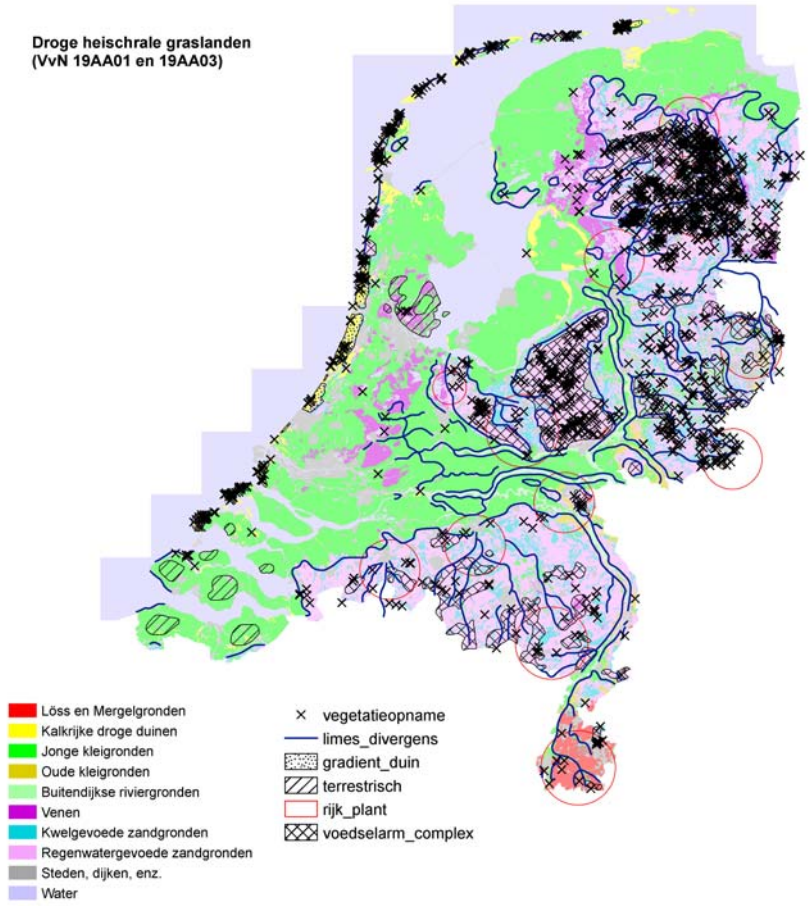


Figuur 4.2

Locatie van vegetatieopnamen uit de Landelijke Vegetatie Databank die behoren tot het Blauwgrasland. De locaties zijn geplot op de ecologische bodemkaart met daarop de gradiëntzones zoals onderscheiden door Van Leeuwen

Zoomvegetaties van de hogere gronden

In vergelijking met Blauwgrasland zijn zoomvegetaties van de hogere gronden gebonden aan gradiënten op een kleiner ruimtelijk schaalniveau. De overlap met de macrogradiënten op de ecologische bodemkaart en de gradiëntenkaart van Van Leeuwen (1966) is daardoor geringer (fig. 4.4). Mantels en zomen waren van nature waarschijnlijk het soortenrijkst in gradiëntsituaties aan de rand van rivier- en beekdalen, de kustduinen en langs gradiënten in begrazingsdruk. Tegenwoordig wordt het voorkomen van mantels en zomen vrijwel geheel door mensen bepaald. Voor zoomvegetaties op hogere zandgronden (Klasse van Gladde witbol en Havikskruiden) is het voorkomen bijvoorbeeld geconcentreerd in wegbermen en langs paden (zie bijlage 1: fig. 7).

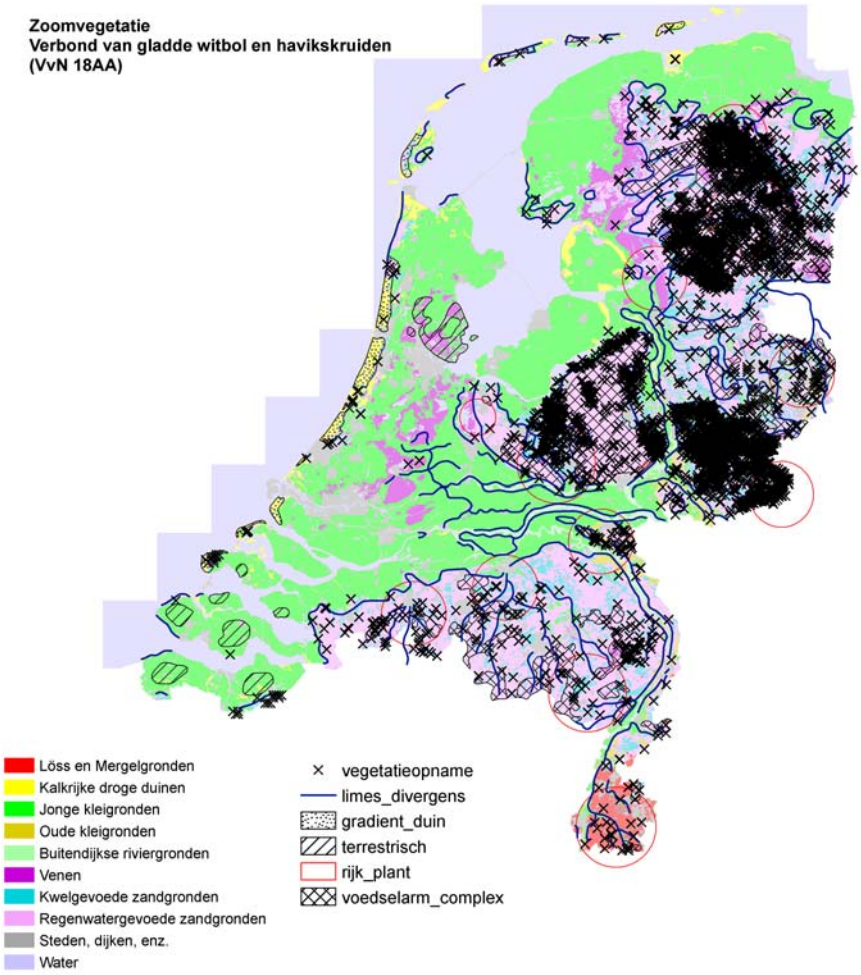


Figuur 4.3

Locatie van vegetatieopnamen uit de Landelijke Vegetatie Databank die behoren tot het Droge heischrale graslanden (binnenland: associatie 19AA01 en kust: associatie 19AA03). De locaties zijn geplot op de ecologische bodemkaart met daarop de gradiëntzones zoals onderscheiden door Van Leeuwen.

Overgangen tussen grasland en bos behoren tot de meest complexe, maar ook meest soortenrijke gradiënt-systemen doordat meerdere abiotische en biotische factoren hier gezamenlijk het gradiënt bepalen (Van Leeuwen, 1966, Van der Werf, 1991, Stortelder et al., 1999). Ook in het handboek natuurdoeltypen wordt het belang van overgangen tussen grasland en bos expliciet onderkend door het onderscheiden van apart natuur-doeltypen 'Zoom, mantel en droog struweel': (3.52 voor hogere zandgronden, 3.53 voor het rivieren- en zeekleigebied en 3.54 voor de duinen; Bal et al., 2001).

Zoomvegetaties vormen een voorbeeld van een gradiëntecosysteem dat vroeger waarschijnlijk op ruimere schaal voorkwam, maar waarvan het voorkomen tegenwoordig teruggedrongen is tot smalle zones in het landschap.



Figuur 4.4

Locatie van vegetatieopnamen uit de Landelijke Vegetatie Databank die behoren tot het Verbond van Gladde witbol en Havikskruiden. De locaties zijn geplot op de ecologische bodemkaart met daarop de gradiëntzones zoals onderscheiden door Van Leeuwen

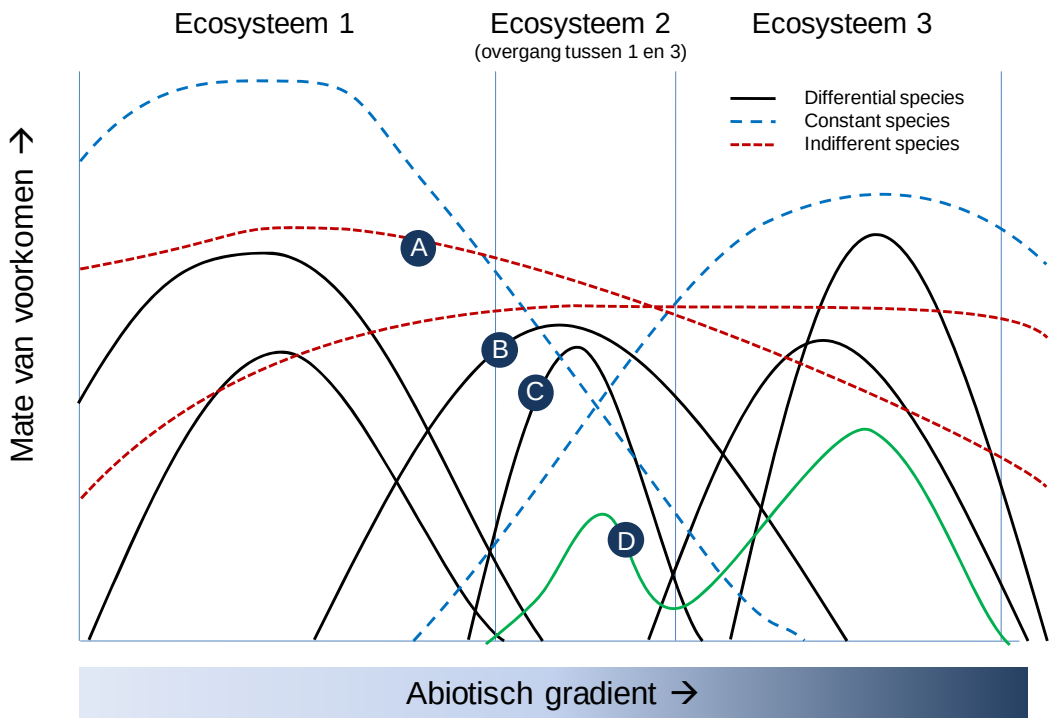
4.2.3 Stap 2: Spectra aan abiotische vereisten

Bandbreedte van plantensoorten voor abiotische gradiënten

De binding van plantengemeenschappen en soorten aan gradiëntmilieus kan weergegeven worden met behulp van responscurven. Een voorbeeld wordt gegeven in figuur 4.5 met daarin een gradiëntsysteem (ecosysteem 2) als overgang tussen twee habitattypen. Op de x-as staat een gradiënt weergegeven in abiotische condities (één van de 'niche dimensies' van de soorten) en op de y-as staat de mate van voorkomen van de soorten. Het gaat hierbij dus om een abstracte gradiënt in milieucondities en niet om een concrete overgang in het landschap. Het gradiëntsysteem (ecosysteem 2) bezet een relatief klein deel van de abiotische gradiënt en wordt gekenmerkt door

1. een set soorten uit beide aangrenzende milieus (bijv. soort A) en
2. een set soorten met een voorkeur voor dit overgangsmilieu (soort B en C).

De mate van binding aan het gradiëntsysteem neemt toe van soort A naar soort C. Uit de figuur valt ook af te lezen dat de frequentie van voorkomen weinig zegt over de mate van binding aan het gradiëntsysteem.



Figuur 4.5

Visualisatie van een gradiëntsysteem als overgang tussen twee habitattypen. Op de x-as staat een gradiënt weergegeven in abiotische condities (één van de 'niche dimensies' van de soorten) en op de y-as staat de mate van voorkomen van de soorten. Het gradiëntsysteem (ecosysteem 2) bezet een relatief klein deel van de abiotische gradiënt en wordt gekenmerkt door een set soorten uit beide aangrenzende milieus (bv. soort A) en een set soorten met een voorkeur voor dit overgangsmilieu (soort B en C). De mate van binding aan het gradiëntsysteem neemt toe van soort A naar soort C (deze codes worden ook gebruikt bij de uitgewerkte voorbeelden). Soort D geeft een speciale situatie weer van een soort met twee pieken in de mate van voorkomen.

Een responscurve met twee pieken (zoals soort D) kan veroorzaakt worden doordat verschillende levensfasen gebonden zijn aan andere omstandigheden. Voor dieren is dit algemeen bekend (zie hoofdstuk 5), maar in iets mindere mate treedt dit patroon waarschijnlijk ook op bij planten. Dit komt bijvoorbeeld voor bij langlevende plantensoorten waarvan het kiemingsmilieu (links) verschilt van de milieucondities waarin oudere planten vaak groeien. Een voorbeeld hiervan is knopbies (*Schoenus nigricans*) die zeer kritisch is ten aanzien van het kiemingsmilieu, maar die daarna nog tientallen jaren kan overleven onder minder gunstige omstandigheden.

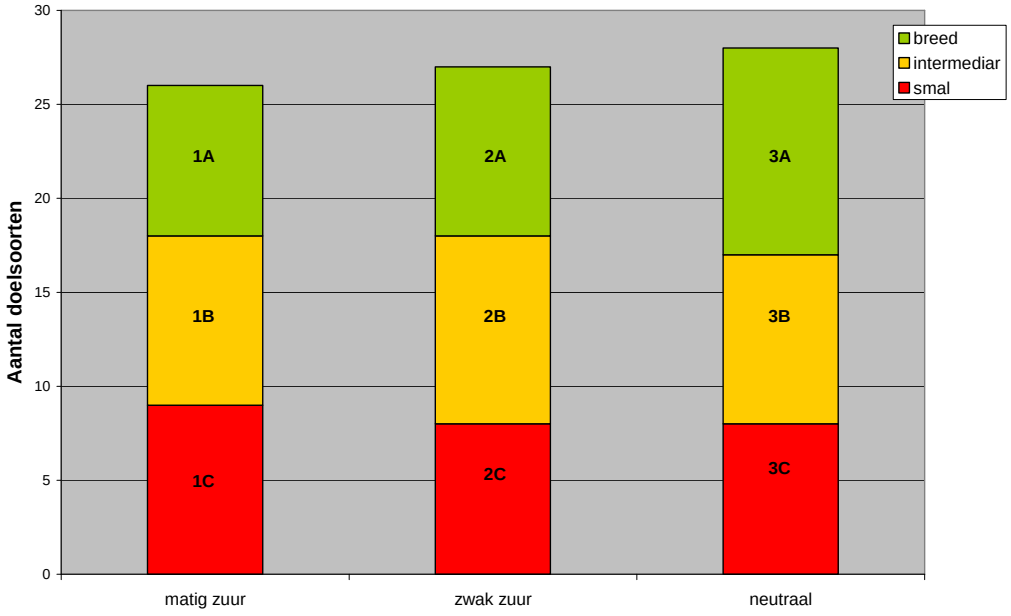
Uit figuur 4.5 blijkt dat de mate waarin een gradiëntmilieu onderscheiden kan worden als eigen habitat (gradiëntsysteem) vooral afhankelijk is van de 'bandbreedte' van de niches van de daarin voorkomende soorten. Hoe hoger het aandeel soorten met een smalle (elkaar overlappende of uitsluitende) bandbreedte, hoe meer het vegetatietype beschouwd kan worden als gradiëntsysteem. Op soortniveau geldt dat de soorten met een smalle bandbreedte de grootste afhankelijkheid hebben van dit ecosysteem.

De niche van individuele soorten is vaak complex en moeilijk kwantificeerbaar. In dit hoofdstuk volgen we een pragmatische benadering gebaseerd op Ellenberg indicatie waarden. Voor Blauwgraslanden is voor de daarin voorkomende doelsoorten de nichebreedte per milieufactor bepaald op basis van gewogen indicatie waarden van de opnamen waarin de soort voorkomt. Hierbij zijn het 0.10 en 0.90 percentiel als grenzen aangehouden op basis van een gestratificeerde steekproef met een resampling-procedure.

Blauwgraslanden als voorbeeld

Het gradiëntkarakter van blauwgraslanden kan goed geïllustreerd worden met behulp van een gradiënt in zuurgraad van de bodem (fig. 4.6). Voor de omgrenzing van de soortenpool van blauwgraslanden (type 3.29c, Bal et al., 2001) zijn we uitgegaan van vegetatieopnamen die vegetatiekundig tot de blauwgraslanden behoren (associatie 16AA01). Bij de begrenzing van de soortenlijst hebben we alle in het vegetatietype waargenomen doelsoorten meegenomen. Op deze manier worden dus niet alleen de kenmerkende soorten voor dit vegetatietype beschouwd, maar ook de soorten die in dit vegetatietype slechts marginaal voorkomen. Voor de zuurgraad zijn drie klassen onderscheiden (van matig zuur tot neutraal). Per klasse wordt het aantal doelsoorten weergegeven dat een optimum heeft in de desbetreffende klasse. De soorten binnen elke zuurgraadklasse zijn onderverdeeld zijn naar hun niche breedte (bandbreedte). Uit figuur 4.6 blijkt dat doelsoorten uit alle drie zuurgraad-klassen vrijwel evenredig verdeeld zijn. Ook ten aanzien van de nichebreedte is er een gelijkwaardige verdeling over de groepen. Qua abiotische randvoorwaarden vormen de soorten van blauwgraslanden dus een heterogeen gezelschap.

Binnen de blauwgraslanden zijn de soorten met een smalle niche (groep C) het meest kwetsbaar voor veranderingen in het lokale milieu. Het gaat daarbij om soorten als spaanse ruiter (*Cirsium dissectum*), zaagblad (*Serratula tinctoria*) en vetblad (*Pinguicula vulgaris*) (groep 1C), knotszegge (*Carex buxbaumii*), blonde zegge (*Carex hostiana*), vlozegge (*Carex pulicaris*), stijf struisriet (*Calamagrostis stricta*)(groep 2C) en schubzegge, vleeskleurige orchis (*Dactylorhiza incarnata*), bonte paardenstaart (*Equisetum variegatum*)(groep 3C) (vergelijk voorbeeldsoorten in tabel 4.1). De gevoeligheid voor verzuring wordt waarschijnlijk voor een belangrijk deel veroorzaakt door de gevoeligheid van veel soorten voor hoge gehaltes van aluminium en ammonium in het bodemvocht bij een lage pH. De groei van spaanse ruiter bijvoorbeeld wordt sterk geremd als de Al/Ca-verhouding in het bodemvocht kleiner is dan 1 (Roelofs et al.. 1996).



Figuur 4.6

Abiotische eisen van soorten in vegetatieopnamen van blauwgraslanden (doeltype 3.29c) geïllustreerd voor een gradiënt in zuurgraad. Voor de zuurgraad zijn drie klassen onderscheiden (groep 1-3; van matig zuur tot neutraal). Per klasse wordt het aantal doelsoorten weergegeven dat een optimum heeft in de desbetreffende klasse. De soorten binnen elke zuurgraadklasse zijn onderverdeeld zijn naar hun bandbreedte (nichebreedte). Hierbij is de lettercodering uit figuur 4.5 aangehouden: brede niche (groep A) tot smalle niche (groep C). Tabel 4.1 geeft voorbeeldsoorten per onderscheiden categorie

Tabel 4.1
Voorbeeldsoorten voor de naar zuurgraad en nichebreedte ingedeelde soorten uit vegetatieopnamen van blauwgraslanden (vergelijk fig. 4.6)

	Zuurgraad		
Niche breedte	**Matig zuur**	**Zwak zuur**	**Neutraal**
Breed	blauwe knoop	schraallandpaardenbloem	moeraspaardenbloem
	(*Succisa pratensis*)	(*Taraxacum celticum*)	(*Taraxacum palustre*)
	klokjesgentiaan	gevlekte orchis	bevertjes
	(*Gentiana pneumonanthe*)	(*Dactylorhiz maculata*)	(*Briza media*)
	borstelgras	bleke zegge	grote muggenorchis
	(*Nardus stricta*)	(*Carex pallescens*)	(*Gymnadenia conopsea*)
			knopbies
			(*Schoenus nigricans*)
Intermediair	klein glidkruid	spits havikskruid	gele zegge
	(*Scutellaria minor*)	(*Hieracium lactucella*)	(*Carex flava*)
	heidekartelblad	tweehuizige zegge	parnassia
	(*Pedicularis sylvatica*)	(*Carex dioica*)	(*Parnassia palustris*)
	stekelbrem	kleine valeriaan	paardenhaarzegge
	(*Genista anglica*)	(*Valeriana dioica*)	(*Carex appropinquata*)
Smal	spaanse ruiter	knotszegge	schubzegge
	(*Cirsium dissectum*)	(*Carex buxbaumii*)	(*Carex lepidocarpa*)
	zaagblad	blonde zegge	vleeskleurige orchis
	(*Serrattula tinctoria*)	(*Carex hostiana*)	(*Dactylorhiza incarnata*)
	vetblad	vlozegge	bonte paardenstaart
	(*Pinguicula vulgaris*)	(*Carex pulicaris*)	(*Equisetum variegatum*)
		stijf struisriet	
		(*Calamagrostis stricta*)	

Het blauwgrasland is als vegetatietype goed herkenbaar. Als graslandtype is het echter pas relatief recent ontstaan onder invloed van extensieve landbouw. De samenstellende soorten vinden hun herkomst in uiteenlopende meer natuurlijke vegetatietypen (Westhoff, 1990, Weeda, 1993). Voor een deel gaat het om soorten van open boslandschappen en soorten van heischrale graslanden (zie hieronder). Een deel van de meer kritische soorten had waarschijnlijk een optimum in moerassen met doorstromend, gebufferd water. Dergelijke moerassen kwamen vroeger op kleine schaal voor op beekdalflanken in de midden- en benedenloop. De sterke invloed van kwelwater had hier een stabiliserende werking op de lokale milieucondities (zie 3.3.2). Het kleinschalige reliëf droeg hierin zorg voor subtiele gradiënten waarin soorten met een voorkeur voor basische omstandigheden (Associatie van Vetblad en Vlozegge) en soorten van zuurdere omstandigheden (diverse kleine zeggenassociaties) op korte afstand van elkaar groeien. Een mooi voorbeeld hiervan bevindt zich in de Rospuda Vallei in Noordoost-Polen (fig. 4.7). De sterke ruimtelijke scheiding in veel Nederlandse landschappen van Blauwgraslanden (subdoeltype c), Kleine-zeggenschraalland (subtype a) en Kalkrijk schraalland (subtype b) is dus waarschijnlijk een relatief recent verschijnsel.

Figuur 4.7
Zeer natte moerassen op beekdalflanken met een sterke doorstroming van basenrijk water en een zeer lage beschikbaarheid van stikstof en fosfaat vormen een natuurlijke groeiplaats voor diverse kritische planten van blauwgraslanden en dotterbloemhooilanden. Het kleinschalige reliëf draagt zorg voor subtiele gradiënten waarin planten van basenrijke en zure bodems op korte afstand van elkaar groeien. Een mooi voorbeeld bevindt zich in de Rospuda Vallei in Noordoost-Polen met parnassia, vleeskleurige orchis, bokjessteenbreek, slijkzegge, blauwe knoop en gewone dotterbloem (foto: Wim Ozinga).

Doordat vergelijkbare moerassystemen uit ons land zijn verdwenen, zijn diverse karakteristieke soorten voor hun voortbestaan in Nederland tegenwoordig sterk afhankelijk van blauwgraslanden. Naast het herstel van de regionale hydrologie, kan behoud of herstel van kleinschalig reliëf bijdragen aan de duurzame overleving van soorten met een smalle bandbreedte. Het traditionele hooibeheer leidt echter vaak tot een vervlakking van het reliëf en daarmee tot een nivellering van microgradiënten.

Biotische gradiënten
Naast abiotische gradiënten kunnen ook biotische gradiënten een belangrijke rol spelen bij het bepalen van de soortensamenstelling en de structuur van lokale begroeiingen. Het gaat hierbij om breed scala aan interacties met andere planten en dieren zoals nutriëntenopname via mycorrhizaschimmels en begrazing. Daarnaast spelen ook interacties met mensen een rol via landgebruik en natuurbeheer.
Gradiëntsystemen onder invloed van biotische processen kenmerken zich vooral door een complexe vegetatiestructuur. De uitwerking van dit aspect vergt een meer locale benadering en is hier niet verder uitgewerkt (zie echter 2.8).

Methodische beperkingen
De meetbaarheid van niches wordt sterk beperkt door het feit dat de waargenomen 'gerealiseerde niche' vaak afwijkt van de condities waar de soort in potentie voor kan komen (de 'fundamentele niche'). Vaak is de gerealiseerde niche maar een subset van de fundamentele niche. Dit verschil kan veroorzaakt worden door

interacties met andere soorten (Hutchinson, 1957; Odum, 1983; Ellenberg, 1988), maar ook door een beperkte dispersie (Ozinga, 2008, zie stap 3). Dit betekent dat de gerealiseerde niche in een gebiedscontext afhankelijk is en bepaald wordt door de regionale soortenpool en de ruimtelijke configuratie van de leefgebieden. Een belangrijke implicatie hiervan is dat de huidige niche van een soort in een bepaald gebied niet per definitie een goede afspiegeling vormt van de toekomstige niche van een soort bij een veranderd klimaat of na veranderingen in het landgebruik.

Van zeer zeldzame soorten zijn onvoldoende gegevens aanwezig voor een kwantitatieve beoordeling. Voor soorten die vroeger minder zeldzaam waren kan het soms lonen om te putten uit historisch ecologisch onderzoek. Voor andere soorten kan eventueel gezocht worden naar geschikte buitenlandse referentiegebieden.

Analoog aan de analyse van abiotische vereisten zou een biotische gradiënt kunnen worden afgeleid uit een hoog aandeel soorten met een brede bandbreedte ten aanzien van de presentie in vegetatietypen op het niveau van orde of klasse (graslanden, heiden, bosranden, bossen). Ook een grote variatie in kruidachtige en houtige groeivormen kan hiervoor een aanwijzing zijn.

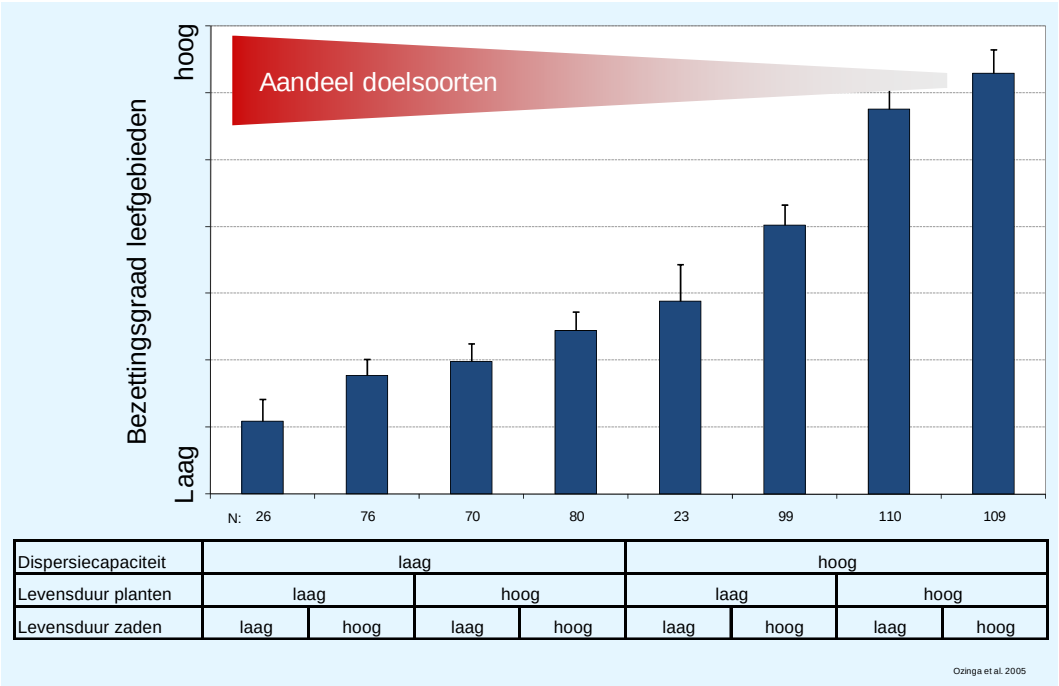
4.2.4 Stap 3: Dispersiestrategieën

De mate van voorkomen van soorten in gradiëntmilieus wordt niet alleen bepaald door de bandbreedte van hun niche (stap 2), maar ook door de mate waarin ze geschikte plekken kunnen bereiken. De mate waarin soorten geschikte leefgebieden bezetten hangt af van hun dispersiekenmerken. In deze analyse zijn soorten gegroepeerd in naar dispersiestrategieën op basis van een combinaties van drie kenmerken (Ozinga et al., 2005, 2008):

1. het vermogen tot zaadtransport over grote afstanden,
2. het vermogen om een langlevende ondergrondse zaadvoorraad op te bouwen
3. de levensduur van de volwassen plant.

Uiteraard is dit slechts een grove indeling en per kenmerk is er een verdere verfijning mogelijk. De verschillende dispersiestrategieën ervaren de ruimtelijke en temporele dynamiek in landschappen op een andere wijze en reageren hier ook anders op.

Het blijkt dat soorten met een geringe capaciteit om hun zaden over grote afstanden te transporteren of met een gering vermogen om een langlevende zaadbank in de bodem op te bouwen veel geschikte leefgebieden onbezet laten (Ozinga et al., 2005, fig. 4.8). Deze soorten kunnen het huidige landschap niet meer optimaal benutten. Dit geldt vooral voor doelsoorten met een sterke binding aan zeldzame gradiëntsystemen.



Figuur 4.8

Mate waarin plantensoorten geschikte habitatplekken in het landschap ook daadwerkelijk bezetten (naar Ozinga et al., 2005). De soorten zijn gegroepeerd in 'regeneratiestrategieën' op basis van drie kenmerken (x-as: dispersiecapaciteit, levensduur van de volwassen plant en levensduur van de zaden in de bodem). Op de y-as wordt voor elke groep soorten de gemiddelde bezettingsgraad van geschikte habitatplekken weergegeven. Van links naar rechts worden de in het landschap beschikbare habitatplekken dus efficiënter benut. Het aandeel doelsoorten (ten opzichte van het totaal aantal soorten) is groter in het linker deel van de grafiek (tentatief weergegeven)

Per plantengemeenschap is het spectrum aan dispersiestrategieën bepaald. Het meest kwetsbaar voor veranderend landgebruik zijn soorten met een sterke binding aan gradiëntsystemen en een beperkte dispersiecapaciteit.

In de meeste vegetatietypen zijn vrijwel alle dispersiestrategieën vertegenwoordigd. Het relatieve aandeel van de verschillende dispersiestrategieën staat grotendeels los van het gradiëntkarakter van de plantengemeenschap. De informatie is vooral bruikbaar voor het bepalen van extra kwetsbare soorten. Tabel 4.2 geeft enkele voorbeeldsoorten met een geringe dispersiecapaciteit voor Blauwgrasland, Droog heischraal grasland en Zoomvegetaties op zandgronden. Knotszegge (fig. 4.9) is een goed voorbeeld van een kwetsbare soort doordat ze een sterke binding aan gradiëntmilieus combineert met een zeer beperkte dispersiecapaciteit (Ozinga, 2008).

Tabel 4.2

Overzicht van enkele soorten vaatplanten met een geringe dispersiecapaciteit

Nederlandse naam	blauwgrasland	heischraal grasland	zoomvegetatie	wetenschappelijke naam
hondsviooltje	■	■	■	*Viola canina*
bevertjes	■			*Briza media*
heidekartelblad	■			*Pedicularis sylvatica*
knotszegge	■			*Carex buxbaumii*
melkviooltje	■			*Viola persicifolia*
veenreukgras	■			*Hierochloe odorata*
liggende vleugeltjesbloem	■	■		*Polygala serpyllifolia*
stekelbrem	■	■		*Genista anglica*
kruipbrem		■		*Genista pilosa*
valkruid		■		*Arnica montana*
fraai hertshooi		■	■	*Hypericum pulchrum*
knollathyrus		■	■	*Lathyrus linifolius*
stijve ogentroost		■	■	*Euphrasia stricta*
berghertshooi			■	*Hypericum montanum*
duitse brem			■	*Genista germanica*
gevlekt hertshooi			■	*Hypericum maculatum*
verfbrem			■	*Genista tinctoria*

Figuur 4.9

Knotszegge (Carex buxbaumii) is een voorbeeld van een kwetsbare soort doordat ze een sterke binding aan gradiëntmilieus combineert met een beperkte dispersiecapaciteit (foto: Wim Ozinga).

Literatuur

Bal, D., H.M. Beije, M. Fellinger, R. Haveman, A.J.F.M. van Opstal en F.J. van Zadelhoff, 2001. *Handboek Natuurdoeltypen.* Tweede, geheel herziene druk. Rapport EC-LNV nr. 2001/020, Wageningen.

Ellenberg, H., 1988. *Vegetation ecology of Central Europe*. 4th edition. Cambridge Univ. Press., Cambridge, UK.

Hutchinson, G.E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22 (2): 415-427.

Kemmers, R.H. en R.W. de Waal., 1999. *Ecologische typering van bodems. Deel 1. Raamwerk en humusvormtypologie.* Rapport 667-1. Staring Centrum, Wageningen.

Leeuwen, Chr. G. van. 1966. A relation theoretical approach to pattern and process in vegetation. *Wentia* 15: 25-46.

Lloyd, K.M., A.A.M. McQueen, B.J. Lee, R.C.B. Wilson, S. Walker en J.B. Wilson, 2000. Evidence on ecotone concepts from switch, environmental and anthropogenic ecotones. *J.Veg. Sci.* 11: 903-910.

Odum, E.P., 1983. *Basic ecology*. Saunders College Publishing, Philadelphia, PA, US.

Ozinga, W.A., J.H.J. Schaminée, R.M. Bekker et al., 2005. Predictability of plant species composition from environmental conditions is constrained by dispersal limitation. *Oikos* 108: 555-561.

Ozinga, W.A., 2008. *Assembly of plant communities in fragmented Landscapes: The role of dispersal*. PhD thesis, Radboud Universiteit Nijmegen.

Roelofs, J.G.M., R. Bobbink, E. Brouwer en M.C.C. De Graaf, 1996. Restoration ecology of aquatic and terrestrial non-calcareous sandy soils in the Netherlands. *Acta Bot. Neerl.* 45: 517-541.

Stortelder, A.F.H., J.H.J. Schaminée en P.W.F.M. Hommel, 1999. *De vegetatie van Nederland, deel 5. Plantengemeenschappen van ruigten, struwelen en bossen*. Opulus Press, Uppsala, Leiden.

Walker S., J.B. Wilson, J.B. Steel, G.I. Rapson, B. Smith, W.M. King en Y.H. Cotton, 2003. Properties of ecotones: evidence from five ecotones objectively determined from a coastal vegetation gradient. *J Veg Sci* 14:579–90.

Weeda, E.J. (red.), 1993. *Blauwgraslanden in Twente. Schatkamers van het natuurbehoud*. KNNV Wetenschappelijke Mededeling 209. Stichting Uitgeverij KNNV, Utrecht.

Werf, S. van der, 1991. *Bosgemeenschappen*. *Natuurbeheer in Nederland* dl. 5. Pudoc, Wageningen.

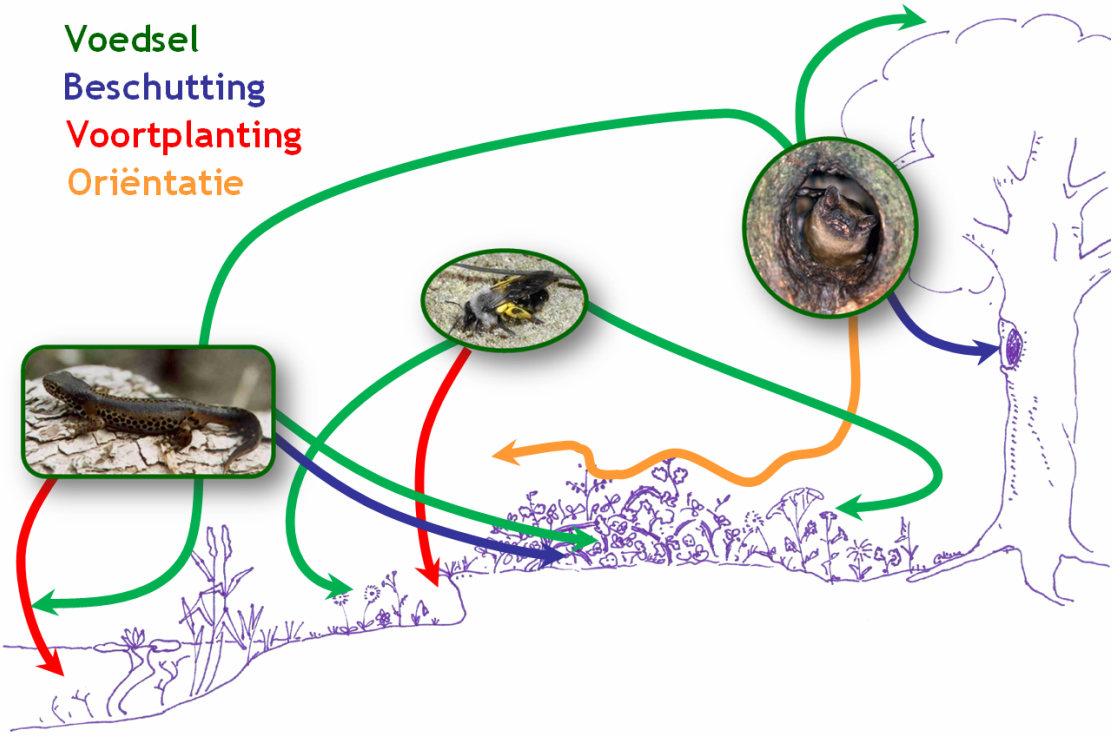
Westhoff, V., 1990. Neuentwicklung von Vegetationstypen (Assoziationstypen in statu nascendi) an naturnahen neuen standorten, erläutert am Beispiel der Westfriesischen Inseln. *Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft* 2: 11-23.

5 Combinaties van ecosystemen: landschapsfuncties voor de fauna

Wilco Verberk (met bijdragen van Maurice La Haye, Joost Vogels en Hein van Kleef)

5.1 Achtergrond

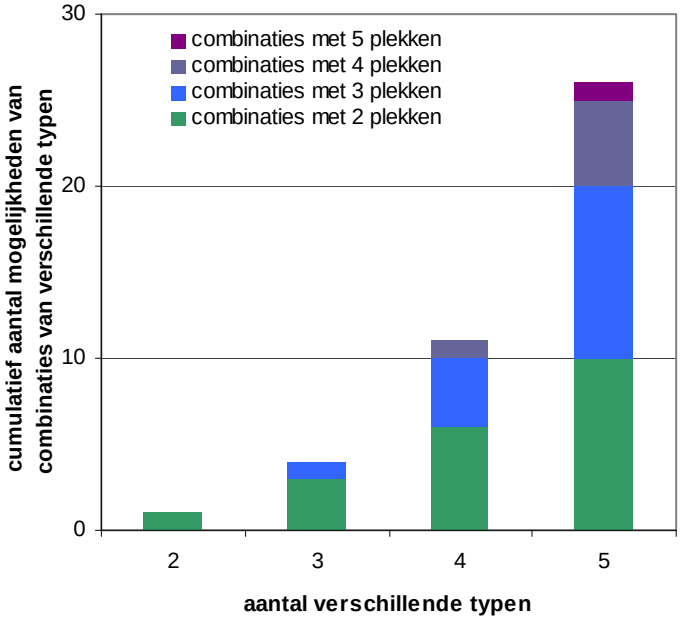
De meeste diersoorten zijn niet gebonden aan één bepaalde standplaats of één natuurdoeltype, maar zijn voor hun voorkomen afhankelijk van verschillende landschapsonderdelen. Deze worden voor verschillende functies gebruikt, bijvoorbeeld om te foerageren, schuilen of voort te planten (Bink et al., 1998; Bink en Moenen, 2001; fig. 5.1).



Figuur 5.1

Terreinheterogeniteit is essentieel voor dieren om hun levenscyclus te voltooien, doordat ze verschillende onderdelen in een landschap nodig hebben voor onderscheiden functies, zoals hier is geïllustreerd voor voedsel, beschutting, voortplanting en oriëntatie voor de alpenwatersalamander (Mesotriton alpestris), de grijze zandbij (Andrena vaga) en de watervleermuis (Myotis daubentonii) (foto's: Paul van Hoof, alpenwatersalamander en watervleermuis, en Pieter van Breugel, grijze zandbij).

De kleinschalige variatie aan structuren en condities in een landschap, ook aangeduid met terreinheterogeniteit, is essentieel voor veel zo niet alle diersoorten. Deze kan bestaan uit mozaïeken van natte en droge plekken, hoge en lage vegetatie, open zand en heide of uit gradiënten in licht (bv. mantel- en zoomvegetaties in hellingbossen), zuurgraad en vochtgraad (bv. verlandingsgradiënten in petgaten), overstromingsfrequentie (van zeggenvegetaties via dotterbloemhooilanden naar heischrale graslanden in beekdalen). Heterogeniteit manifesteert zich dus op verschillende schaalniveau's: van mozaïeken (hoge en lage vegetaties) en gradiënten (oevers) op de vierkante meter tot het voorkomen van verschillende ecosystemen en overgangen daartussen op landschapsschaal (in de orde van grootte van meerdere vierkante kilometers). Daartussen zit het schaalniveau waarop in dit rapport wordt ingestoken: de ruimtelijke samenhang van doeltypen (combinaties van typen op hoger schaalniveau) alsmede de ruimtelijke heterogeniteit binnen de typen (aangeduid met interne heterogeniteit).



Figuur 5.2

Aantal bestaansmogelijkheden (combinatie-mogelijkheden) uitgezet voor steeds heterogener landschap (toenemend aantal natuurtypen) en onderverdeeld naar het aantal plekken die zijn gecombineerd.

Het vermogen van diersoorten om zich te verplaatsen en daarbij verschillende combinaties van landschapsonderdelen te gebruiken levert theoretisch veel nieuwe bestaansmogelijkheden en zou deels de hoge soortenrijkdom aan dieren kunnen verklaren (fig. 5.2). Door verschillen in voedselbeschikbaarheid, stabiliteit, vegetatiestructuur en structuurvariatie, functioneren bepaalde onderdelen bijvoorbeeld beter als foerageerhabitat of juist als overwinteringhabitat. Wil een (populatie van een) soort kunnen voortbestaan dan moeten deze functies allen ruimtelijk (op onderlinge bereikbare afstand) en gedurende een bepaalde periode (voldoende lang voor bv. de larvale ontwikkeling) in het landschap aanwezig zijn. Dit betekent dat effectief natuurbeheer voor dieren vaak een goede doordenking op verschillende schaalniveaus vergt indien natuurlijke processen de benodigde variatie niet vanzelf laten ontstaan en voortbestaan. Verschillende schaalniveaus staan met elkaar in verbinding door interacties tussen soorten en doordat processen (bv. hydrologie) regionaal worden aangestuurd, maar lokaal effecten hebben. Heterogeniteit en schaal zijn dus sterk verweven (Levin, 1992). De mogelijkheden die een leefomgeving biedt of de beperkingen die ze oplegt zullen van soort tot soort verschillen maar kunnen bovendien telkens op een verschillend schaalniveau spelen. De kenmerken van soorten maken hoe en op welke schaal ze aan het landschap zijn gebonden. Deze kenmerken, die gedurende

de evolutie zijn ontstaan, vormen een overlevingsstrategie waarmee een soort zich onder bepaalde omstandigheden kan handhaven (Verberk et al., 2008). Om te achterhalen wat voor een soort beperkening, is het daarom noodzakelijk om voortdurend te schakelen tussen soorten (welke eisen volgen uit diens kenmerken?) en landschap (welke beperkingen en mogelijkheden volgen uit de omgevingscondities?) (Verberk et al., 2009). Dit vereist gedegen kennis over zowel de biologie van een soort als de opbouw en het functioneren van het landschap.

In het onderstaande wordt voor soorten van de Habitatrichtlijn eerst nagegaan welke functies er voor hun voortbestaan in het landschap moeten worden vervuld (stap 1) en vervolgens wordt aangegeven in welk natuurdoeltypen de verschillende functie kunnen worden vervuld (stap 2).

5.2 Methode

In de **eerste stap** is vanuit soorten van de Habitatrichtlijn nagegaan wat ze gedurende hun levenscyclus in het landschap nodig hebben. Hierbij zijn drie hoofdcategorieën te onderscheiden: foerageerhabitat, voortplantingshabitat en beschutting. Daarnaast dienen de plekken waar deze functies kunnen plaatsvinden uiteraard op overbrugbare afstand van elkaar te liggen. Voor de vleermuizen is derhalve een categorie oriëntatie opgenomen, waarbij de geleidende landschapselementen die van belang zijn worden aangegeven Voor vissen is aangegeven in hoeverre trek tussen paai- en opgroeigebieden plaatsvindt. Voor de overige soortgroepen geldt dat ze voor de voltooiing van hun levenscyclus zich nauwelijks verplaatsen (gebonden aan een goed afgebakend habitat; waterkevers, waterslakken, rivierkreeft, medicinale bloedzuiger), of dat er geen bijzondere kwaliteitseisen aan het tussenliggende biotoop worden gesteld (herpetofauna, vlinders, libellen), hoewel dit niet betekent dat er nooit migratiebarrières zijn (in de vorm van bv. wegen voor herpetofauna, watergangen voor kleine zoogdieren, grote open vlaktes voor vliegende insecten etc.).

In de **tweede stap** is per habitatrichtlijnsoort een nadere invulling naar functie gemaakt voor de natuurdoeltypen waarvoor deze is opgenomen, door de functie(code) aan te geven. Uitgangspunt hierbij is het door D. Bal (ministerie van LNV) verstrekte Excel-bestand van doelsoorten per natuurdoeltype, inclusief toekenningen voor functie en belang (Bal et al., 2001). Voor de functiecodes zijn per hoofdcategorie (voedsel, reproductie, beschutting) onderverdelingen gemaakt naar stadium, activiteit, en typering. Voedsel en beschutting zijn onderverdeeld naar levensstadia, aangezien deze bij een groot aantal soorten verschillende eisen aan hun leefomgeving stellen. Bovendien is bij beschutting onderscheid gemaakt tussen plaatsen voor de overwintering en plaatsen die in het algemeen (dagelijks) beschutting bieden. Bij reproductie is een onderverdeling gemaakt naar plaatsen waar gepaard wordt en daar waar de eieren worden afgezet. Bij de onderverdeling naar typering zijn de verschillende omschrijvingen voor voedsel, beschutting en reproductie gerubriceerd in negen, zes en twaalf typen. De hierboven beschreven onderverdeling van de functies is in tabel 5.1 samengevat. Met deze gegevens kan voor elke functie een code worden herleid die bestaat uit de hoofdfunctie, het stadium of de activiteit en de typering. Bijvoorbeeld, de overwinteringsfunctie van adulte knoflookpadden heeft code BWa1.

5.3 Resultaten

Door basale verschillen in bouwplan, levenscyclus en andere aspecten van de biologie van de soort is het lastig om alle diergroepen in één tabel te zetten, omdat er dan kolommen zijn die irrelevant zijn voor veel diergroepen. Vandaar dat ervoor gekozen is om de concrete functieomschrijvingen per diergroep in aparte tabellen te presenteren. Door de hierboven beschreven functiecodes (tabel 5.1) wordt voorkomen dat er verschillende indelingen door elkaar lopen. Deze worden bovendien ook gebruikt om in stap 2 de functies van een natuurdoeltype te karakteriseren.

De resultaten van de eerste stap zijn per soortgroep opgenomen als tabblad in het Excel-bestand 'Alterra-rapport 1965 ComplexeLeefgebiedenHRDiersoorten.xls' (te downloaden van www.alterra.wur.nl). De verschillende soortengroepen worden hieronder kort toegelicht. De resultaten van stap 2 zijn als tabblad Koppeling opgenomen in hetzelfde bestand. Om eenvoudig kruistabellen voor een selectie van soorten of natuurdoeltypen te kunnen maken zijn in het Excel-bestand de gegevens als records ingevoerd: elke combinatie van een functie, soort en natuurdoeltype is een aparte record (totaal 3434 records).

5.3.1 Amfibieën en reptielen

Bij de amfibieën en reptielen is er voor onderscheid gemaakt tussen larven (voor de metamorfose) en de gemetamorfoseerde juvenielen (subadulten) en adulten, die niet verder zijn opgesplitst, aangezien deze niet wezenlijk verschillen in hun gebruik van de omgeving op het (detail)niveau van natuurdoeltypen (voor zover bekend). Aangezien de ontwikkeling van de larven bij de amfibieën altijd aan het water is gebonden, is de combinatie met geschikte voortplantingswateren essentieel. Bovendien moeten de voortplantingswateren op korte afstand aanwezig gezien de geringe migratie van de soorten en moet het tussenliggende biotoop geschikt zijn. Daarbij stellen de soorten verschillende eisen aan zowel de voortplantingswateren als aan het landbiotoop. Met uitzondering van late broedsels van de vroedmeesterpad zijn de larven voor de winter gemetamorfoseerd en vindt overwintering dus plaats als gemetamorfoseerde juveniel, subadult of adult.

Tabel 5.1

Overzicht van functiecodes per hoofdfunctie (voedsel, beschutting en reproductie) en de onderverdeling naar levensstadia, activiteit en typering.

Begincode	V	Voedsel
Levensstadia	l	larve
	j	juveniel
	a	adult
Typering	1	dood organisch materiaal, schors en houtig materiaal + geassocieerde microorganismen (schimmels, bacteriën)
	2	nectar, plantensappen
	3	algen
	4	bloemblaadjes, bessen, knoppen, etc.
	5	zooplankton
	6	aquatische ongewervelden
	7	terrestrische ongewervelden
	8	koudbloedige gewervelden (vissen, amfibieën)
	9	warmbloedige gewervelden (zoogdieren, vogels)
Begincode	B	**Beschutting**
	BW	winter
	BO	overig
Levensstadia	e	ei
	l	larve
	j	juveniel
	a	adult
Typering	1	strooisel, bodem (onder takken, stenen, holletjes in het zand), oever
	2	tussen vegetatie (bosranden, rietzomen, ruigtes)
	3	in (boom)holtes (boomholtes, spleten, gebouwen, mierennesten)

Begincode	V	Voedsel
	4	vrij onder water
	5	traagstromende wateren met zand/slib bodem (o.a. in de bodem ingegraven)
	6	snelstromende wateren met grind/kiezel bodem (o.a. in de bodem ingegraven)
	7	onder water met schuilmogelijkheden (tussen de vegetatie, takken, stenen, in de oever)
	8	dieper water, estuaria, zee
Begincode	R	**Reproductie**
Activiteit	p	paring
	e	ei-afzet/geboorte
Typering	1	stilstaande wateren (permanent, voedselrijk)
	2	stilstaande wateren (tijdelijk)
	3	stilstaande wateren (voedselarm)
	4	stromende wateren (zuurstofrijk, snelstromend)
	5	stromende wateren (traagstromend)
	6	bodem (onder takken, in het zand, stenen)
	7	tussen vegetatie (bosranden, rietzomen, ruigtes)
	8	in de vegetatie (endofytisch)
	9	op de vegetatie (epifytisch)
	10	in (boom)holtes (boomholtes, spleten, gebouwen, kieuwholten)
	11	open plekken
	12	boomtoppen

5.3.2 Libellen

De libellen zijn evenals de amfibieën allen voor de voortplanting aan het water gebonden. Het voedsel is sterk vergelijkbaar tussen de soorten, maar er zijn grote verschillen in het bezette watertype, die in sterke mate samenhangen met de wijze van eiafzet, diapauze en de ontwikkelingssnelheid en het gedrag van de larve. Met uitzondering van de Noordse winterjuffer hebben alle soorten kortlevende adulten (weken tot maanden), waardoor de overwintering door de larven in het water plaatsvindt. In de relatief korte tijd dat individuen adult zijn, foerageren ze met name langs bosranden of andere vegetatieovergangen om energie op te doen voor de eiproductie of het verdedigen van territoria. Vermoedelijk is dan met name de structuur en expositie doorslaggevend en zijn de specifieke soorten van onderschikt belang waardoor deze functies door in een reeks van natuurtypen kunnen plaatsvinden.

5.3.3 Dagvlinders

Dagvlinders nemen de bulk van het voedsel op als rups, waarbij naast herbivorie ook parasitisme op mieren voorkomt. In die gevallen vormen de mierennesten ook het overwinteringshabitat. De adulten foerageren op nectarplanten, maar het belang daarvan is afhankelijk van de vetreserves die tijdens het rupsstadium zijn opgebouwd. Soorten verschillen in waardplanten, en de breedte van het spectrum aan bezette waardplanten.

5.3.4 Zoogdieren

Binnen de zoogdieren is er weinig onderscheid gemaakt naar de verschillende stadia door de grote mate van broedzorg binnen deze diergroep, waardoor het meeste foerageren toch door de (sub)adulten wordt gedaan. Ook vindt overwintering plaats in de (sub)adulte stadia zijn ook de levensstadia waarin overwintering plaatsvindt. Gezien de grote mobiliteit van deze diergroep, met name voor de vleermuizen, zijn pendelmigraties tussen rust en foerageergebied van belang. Vandaar dat naast het voedsel ook een korte karakterisering is opgenomen van het foerageergebied en - met name voor vleermuizen - het belang van begeleidende (lijnvormige) structuur elementen voor de oriëntatie.

5.3.5 Vissen

Bij vissen is onderscheid gemaakt tussen larven, juvenielen en adulten vanwege de vrij grote verschillen in habitatgebruik tussen de levensstadia. Een aantal soorten is zeer mobiel en daarmee afhankelijk van vrij optrekbare rivieren en beken (o.a. de Atlantische zalm). Vaak vindt het paaien het meest bovenstrooms plaats en verplaatsen de dieren zich tijdens het opgroeien meer stroomafwaarts om vervolgens voor het paaien stroomopwaarts te trekken. Verschil bestaat er met name ten aanzien van de eisen voor substraat en stroomsnelheid, de mate waarin migraties optreden en of soorten slechts eenmaal paaimigraties vertonen (o.a. zeeprik en Atlantische zalm) of meerdere malen (Atlantische steur, barbeel, fint). Recent is duidelijk geworden dat in Nederland niet de rivierdonderpad (*Cottus gobio*) voorkomt, maar twee andere soorten, de rivierdonderpad (*Cottus perifretum*) en beekdonderpad (*Cottus rhenanus*) (Dorenbosch et al., 2008). Beide soorten bezetten iets andere habitats. *C. rhenanus* zit in (bovenlopen van) snelstromende beken (natuurdoeltype 3.3 en in mindere mate 3.4), terwijl *C. perifretum* een minder strenge habitatvoorkeur lijkt te hebben. Binnen het habitat dat ze bezetten, stellen beide soorten voor zover bekend redelijk vergelijkbare eisen, waarbij waarschijnlijk hard substraat een sleutelfactor is (Knaepkens et al., 2004). Om deze reden zou de functiecodering tussen beide soorten niet wezenlijk verschillen en zijn de soorten in dit rapport samengenomen. Voor een tweetal soorten (zeeprik en zalm) is voortplanting niet aan één van de natuurdoeltypen gekoppeld, omdat voortplanting grotendeels of geheel buiten Nederland plaatsvindt. Recent is voor de zeeprik voortplanting vastgesteld in de Roer en daar liggen de paaiplaatsen vermoedelijk binnen Nederland (Van Kessel et al., 2009).

5.3.6 Kevers

Voor de kevers is er geen onderscheid gemaakt tussen foerageer-, voortplanting- en beschuttinghabitat. Voor de gestreepte waterroofkever is het leefgebied afgebakend en duurt het larvale stadium kort, terwijl bij het vliegend hert leeft het adulte stadium slechts kort duurt en volledig in het teken staat van paring en reproductie. Voor de verpopping stellen beide soorten wel extra eisen en dit is bij de beschutting dan ook onderscheiden.

5.3.7 Medicinale bloedzuiger

De differentiatie in voedsel is groot bij de verschillende levensstadia van de Medicinale bloedzuiger en bovendien relevant, aangezien de grotere prooien van de adulten belangrijk zijn om voldoende energie op te doen voor reproductie en groei, maar nog niet toegankelijk voor de juvenielen. Dit brede spectrum aan prooien dat beschikbaar moet zijn en de geringe mobiliteit, bepalen grotendeels de vereisten aan het leefgebied.

5.3.8 Weekdieren

Voor de weekdieren is gezien hun beperkte mobiliteit een verdere opdeling in foerageer-, voortplanting- en beschuttinghabitat weinig zinvol. Alleen voor de Bataafse stroommossel lijken de vereisten van de larven (in kieuwholtes van vissen) en juvenielen (ingegraven in sediment) sterk af te wijken van die van de (sub)adulten.

5.3.9 Rivierkreeft

Voor de rivierkreeft kan nog worden vermeld dat afwezigheid van exotische Amerikaanse rivierkreeften een vereiste is, aangezien deze de kreeftenziekte kunnen overdragen. De kreeftenpest is een ziekte onder rivierkreeften die wordt veroorzaakt door de schimmel *Aphanomyces astaci*. Noord-Amerikaanse soorten rivierkreeften kunnen drager zijn van deze schimmel zonder ziek te worden. Isolatie van het habitat om besmetting te voorkomen is derhalve een extra vereiste.

Literatuur

Bal, D., H.M. Beije, M. Fellinger, R. Haveman, A.J.F.M. van Opstal en F.J. van Zadelhoff, 2001. *Handboek Natuurdoeltypen.* Tweede, geheel herziene druk. Rapport EC-LNV nr. 2001/020, Wageningen.

Beek, G.C.W. van, 2003. *Kennisdocument grote modderkruiper, Misgurnus fossilis.* Kennisdocument 1. OVB / Sportvisserij Nederland, Bilthoven

Bink, F.A., 1992. *Ecologische Atlas van de Dagvlinders van Noordwest-Europa*. Schuyt & Co, Haarlem.

Bink, F.A., A.J. Beintema, H. Esselink, J. Graveland, H. Siepel en A.H.P. Stumpel, 1998. *Fauna-aspecten van effectgerichte maatregelen*. Preadvies fauna. IBN-rapport 431, IBN-DLO, Wageningen.

Bink, F.A. en R.M. Moenen, 2001. *Van landschap tot fauna-samenhang tussen ecologische studievelden*. Eigen uitgave.

Boesveld, A., A.W. Gmelig Meyling en R.H. de Bruyne, 2007. *Inhaalslag Verspreidingsonderzoek Mollusken van de Europese habitatrichtlijn. Resultaten van het inventarisatiejaar 2006. Zeggekorfslak (Vertigo moulinsiana).* Stichting ANEMOON, Bennebroek.

Bos, F. G., M.A. Bosveld, D.G. Groenendijk, C.A.M. van Swaay en I. Wynhoff. 2006. *De dagvlinders van Nederland - verspreiding en bescherming. Nederlandse Fauna 7*. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & EIS-Nederland, Leiden.

Bruyne, R.H. de en A.W. Gmelig Meyling, 2007. *Inhaalslag Verspreidingsonderzoek Mollusken van de Europese habitatrichtlijn. Resultaten van het inventarisatiejaar 2006. Nauwe korfslak (Vertigo angustior)*. Stichting ANEMOON, Bennebroek.

Coelen, J.E.M. van der (red.), 1992. *Verspreiding en ecologie van amfibieën en reptielen in Limburg*. Stichting Natuurpublicaties Limburg, Stichting Ravon; Maastricht, Nijmegen

Crombaghs, B.H.J.M., R.W. Akkermans, R.E.M.B. Gubbels en G. Hoogerwerf, 2000. *Vissen in Limburgse beken.* Natuurhistorisch Genootschap Limburg.

Dorenbosch, M., N. van Kessel, F. Spikmans, J. Kranenbarg en B. Crombaghs, 2008. *Voorkomen van rivier- en beekdonderpad in Nederland*. Natuurbalans - Limes Divergens BV / RAVON, Nijmegen.

Emmerik, W.A.M. van., 2004. *Kennisdocument Atlantische steur Acipenser sturio (Linnaeus, 1758).* Kennisdocument 02. OVB / Sportvisserij Nederland, Bilthoven.
Felix, R. en G. van der Velde, 2000. Voelt de medicinale bloedzuiger Hirudo medicinalis zich wel zo lekker in Nederland (Hirudinea)? *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 12:1-10.

Gmelig Meyling, A.W., R.H. de Bruyne en S.M.A. Keulen, 2006. *Inhaalslag Verspreidingsonderzoek Mollusken van de Europese habitatrichtlijn. Inventarisatieperiode 2004-2005.* Zeggekorfslak (Vertigo moulinsiana). Stichting ANEMOON, Bennebroek.

Gmelig Meyling, A.W. en R.H. de Bruyne. 2006. Inhaalslag *Verspreidingsonderzoek Mollusken van de Europese habitatrichtlijn. Inventarisatieperiode 2004-2005. Nauwe korfslak (Vertigo angustior)*. Stichting ANEMOON, Bennebroek.

Janssen, J.A.M. en J.H.J. Schaminée, 2004. *Europese Natuur in Nederland. Soorten van de habitatrichtlijn*. KNNV Uitgeverij, Utrecht.

Kessel, N. van, M. Dorenbosch, R. Gubbels en B. Crombaghs, 2009. Indicaties voor voortplanting van de Zeeprik in Nederland. *Natuurhistorisch Maandblad* 98: 32-37.

Killeen, I.J., 2003. *Ecology of Desmoulin's Whorl Snail. Conserving Natura 2000.* Rivers Ecology Series No. 6. English Nature, Peterborough.

Klink, A., 2004. *De Rivier Stroommossel Unio crassus, verspreiding, levenscyclus, habitat en bedreigingen*. Klink Adviesbureau, eigen uitgave.

Knaepkens, G., L. Bruyndoncx, J. Coeck en M. Eens, 2004. Spawning habitat enhancement in the European bullhead (Cottus gobio), an endangered freshwater fish in degraded lowland rivers. *Biodiversity and Conservation* 13: 2443-2452.

Laak, G.A.J. de, 2007. *Kennisdocument Atlantische zalm Salmo salar (Linnaeus, 1758)*. Kennisdocument 6. Sportvisserij Nederland, Bilthoven.

Lange, M.C. de en W.A.M. van Emmerik, 2006. *Kennisdocument bittervoorn Rhodeus amarus (Bloch, 1782). Kennisdocument 15*. 50 pag. Sportvisserij Nederland, Bilthoven.

Levin, S.A, 1992. The problem of pattern and scale in ecology: The Robert H. MacArthur Award lecture. *Ecology* 73: 1943-1967.

Nederlandse Vereniging voor Libellenstudie, 2002. De *Nederlandse Libellen (Odonata)*. Nederlandse Fauna 4. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey, Leiden.

Peters, J.S., 2005. *Kennisdocument rivierdonderpad Cottus gobio (Linnaeus, 1758).* Kennisdocument 9. OVB / Sportvisserij Nederland, Bilthoven.

Schaminée, J.H.J., C. Aggenbach, B. Crombaghs, M. de Haan, P. Hommel, F. Smolders, W.C.E.P. Verberk, R. de Waal, E. Weeda en M. Wallis de Vries (in druk). *OBN-preadvies Beekdalen Heuvellandschap*. Directie Kennis-LNV, Ede.

Terrier et al., 2006. Species account for Anisus vorticulus (Troschel, 1834) Gastropoda: Planorbidae), a species listed in annexes II and IV of the Habitats Directive. *Journal of Conchology* (2006), vol. 39, no. 2.

Timmermans, G., R. Lipmann, M. Melchers en H. Holsteijn, 2004. *De gewone rivierkreeft Astacus astacus (Linnaeus, 1758)*. -EIS - Nederland

Verberk, W.C.E.P., H. Siepel en H. Esselink, 2008. Life-history strategies in freshwater macroinvertebrates. *Freshwater Biology* 53 1722-1738.

Verberk, W.C.E.P., A.P. Grootjans en A.J.M. Jansen, 2009. Natuurherstel: van standplaats naar landschap. *De Levende Natuur* 110: 105-110.

Wijmans, P.A.D.M., 2007. *Kennisdocument barbeel, Barbus barbus (Linnaeus, 1758.* Kennisdocument 14. Sportvisserij Nederland, Bilthoven.

Websites

http://www.minlnv.nederlandsesoorten.nl/

Fishbase: http://www.fishbase.org

Profiel Zeggekorfslak (Vertigo moulinsiana) H1016
(http://www.synbiosys.alterra.nl/natura2000/documenten/profielen/soorten/profiel_soort_H1016.pdf)

Profiel Nauwe korfslak (Vertigo angustior) H1014
(http://www.synbiosys.alterra.nl/natura2000/documenten/profielen/soorten/profiel_soort_H1014.pdf)

http://www.arkive.org/noble-crayfish/astacus-astacus/info.html

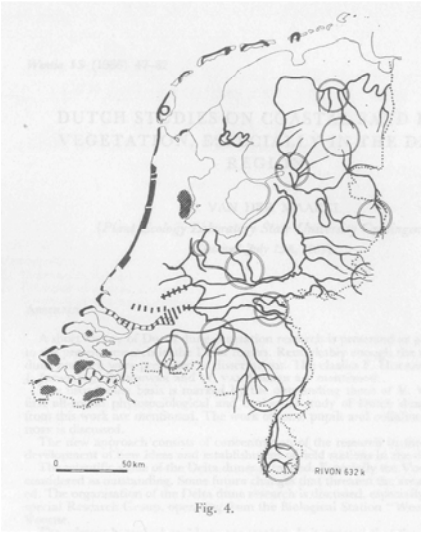
http://www.sportvisserijnederland.nl/vis_en_water/vissoorten/vissengids/ voor de soortprofielen van Beekprik, Rivierprik, Zeeprik, Elft, Fint, Kleine modderkruiper en Vlagzalm

Bijlage 1 Gradiënten op kaart

Rik Huiskes

Om het fenomeen gradiënt een beetje in de vingers te krijgen is er getracht om een deel van de bekende milieu-overgangen op kaart te verbeelden en een aantal beperkte ruimtelijke analyses los te laten op verspreidingsgegevens van verschillende vegetatie-typen.

Uitgangsmateriaal bij deze analyses is:
- Een gegeorefereerde (op de huidige topografische kaart inpasbare) afbeelding van de gradiëntenkaart van Van Leeuwen (1966)
- Een gedigitaliseerde versie van de gradiëntenkaart van Van Leeuwen uit Wilde planten deel 1 (Westhoff et al., 1971)
- Ecologische bodemkaart van Nederland (Kemmers en De Waal, 1999)
- Verspreidingskaarten van opnamen uit de landelijke vegetatiebank
- Historisch grondgebruik (HGN).



Figuur 1
Gradiënten in Nederland volgens Van Leeuwen ea.. Links origineel in Van Leeuwen (1966), rechts gedigitaliseerde versie uit Westhoff et al. (1971).

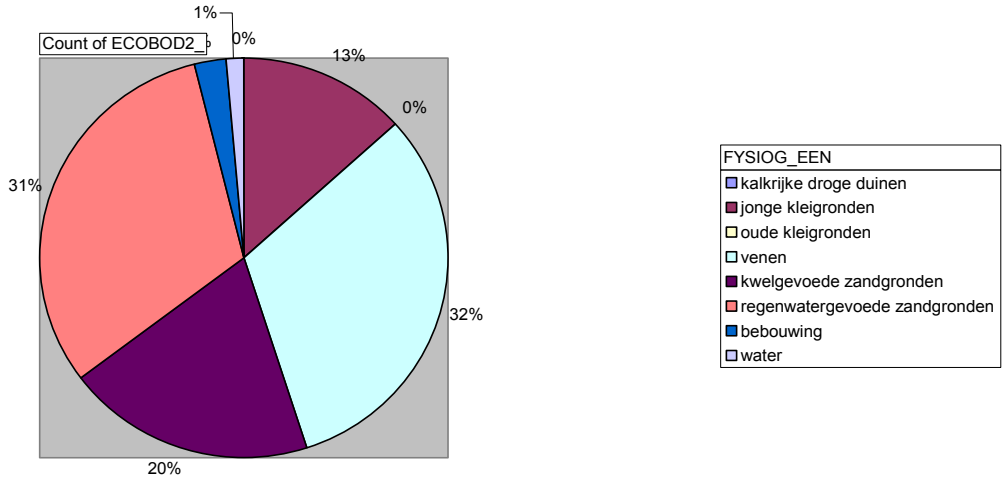
Voor deze analyse is specifiek gekeken naar de volgende vegetatietypen:
- Blauwgraslanden (16AA01)
- Droge schraalgraslanden (19Aa01 en 19AA03)
- Verschillende zomen: havikskruidzomen (18AA), nitrofiele zomen (33AA), kapvlakten (34AA), bramenrijke zomen(35AA)

Met het beschikbaar komen van de digitale versie van de gradiëntenkaart en de ecologische bodemkaart en konden er 'gerekend' worden. De ecologische bodemkaart is daarom omgezet in een gridbestand met een cellen van 25 x 25 m. Iedere gridcel krijgt hierbij een waarde, in dit geval een bodemtype toegekend. Daarna is per gridcel te berekenen of deze grenst aan een cel met een gelijke waarde of aan een cel met andere waarde, in het laatste geval is er sprake van een overgang en kan van een bodemgradiënt worden gesproken. Naar analogie van het vorige kan ook het (historisch) landgebruik worden bekeken waarbij op een plek waar twee typen grondgebruik aan elkaar grenzen sprake is van een overgang. De breedte van een dergelijke overgang kan heel verschillend van aard zijn, harde versus zachte grenzen. Een bos wat overgaat in een akker zal vrij abrupt omslaan, een bos en een heide of een natuurlijk grasland biedt meer ruimte voor een bredere overgang, bijv. een zoom. De gridcelgrootte van 25 x 25 m voor de ecologische bodemkaart lijkt een zinnige keuze maar andere grid-groottes zouden getest moeten worden.

Figuur 2
Overgangen tussen een of meerdere bodemtypen (grijs).

In de analyses zijn alle opnamen per syntaxonomische eenheid samengenomen. Hierin is geen rekening gehouden met het tijdvak waarin de opnamen zijn gemaakt. Het tijdsaspect zou eerder verstorend werken aangezien er dan eerder een waarnemerseffect wordt bewezen dan een gewijzigde bodem voorkeur van een vegetatietype. Dit door clustering van opnamen, veel van de gegevens zijn afkomstig uit lokale studies en excursie verslagen. Deze activiteiten hadden niet primair tot doel om een landsdekkend beeld te genereren van een bepaald vegetatietype.

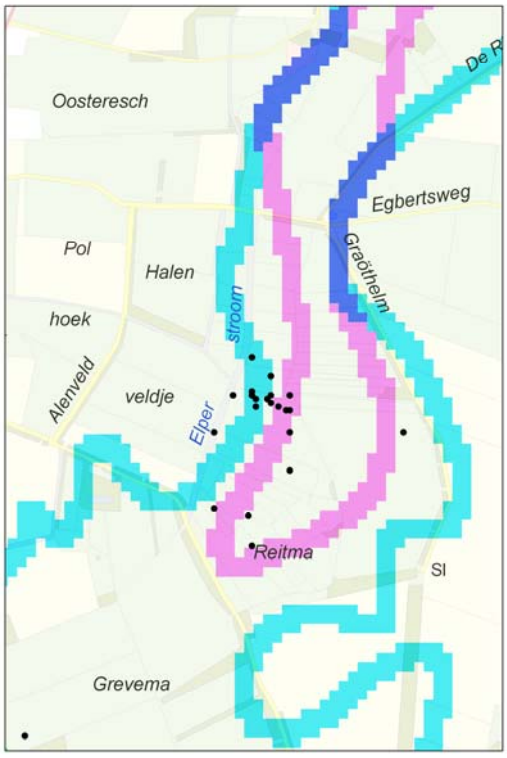
Blauwgraslanden



Figuur 3

Verdeling van vegetatieopnamen van blauwgrasland over fysiografische eenheden.

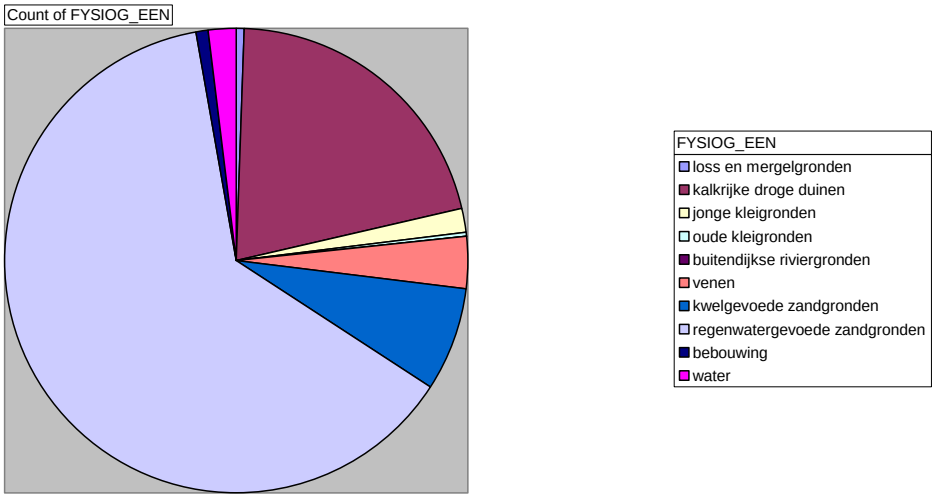
De beschikbare opnamen van blauwgraslanden in de LVD (aantal is 1249) zijn vooral opgenomen op de regengevoede en grondwatergevoede hogere zandgronden en daarnaast in veengebieden (fig. 3). Ook zijn er enkele beschrijvingen beschikbaar van blauwgraslanden op jonge kleien. Dit komt overeen met wat over de ecologie van blauwgraslanden bekend is uit de literatuur. Wanneer meer in detail wordt gekeken naar deze set opnamen in relatie tot de overgangen in de ecologische bodemtypering, dan zijn er mooie clusteringen te vinden van opnamen rondom overgangen tussen fysiografische eenheden zoals in het Elperstroomgebied (fig. 4).



Figuur 4

Blauwgraslandopnamen geplot op overgangen tussen fysiografische eenheden in het Elperstroomgebied. In roze wordt een zone van venige en minerale gronden in beekdalen aangeduid en in lichtblauw de hoogtegradient langs een beekdalflank. Het blauwgrasland is daarmee ook een mooi voorbeeld van een vegetatietype dat een duidelijke abiotische gradiënt nodig heeft.

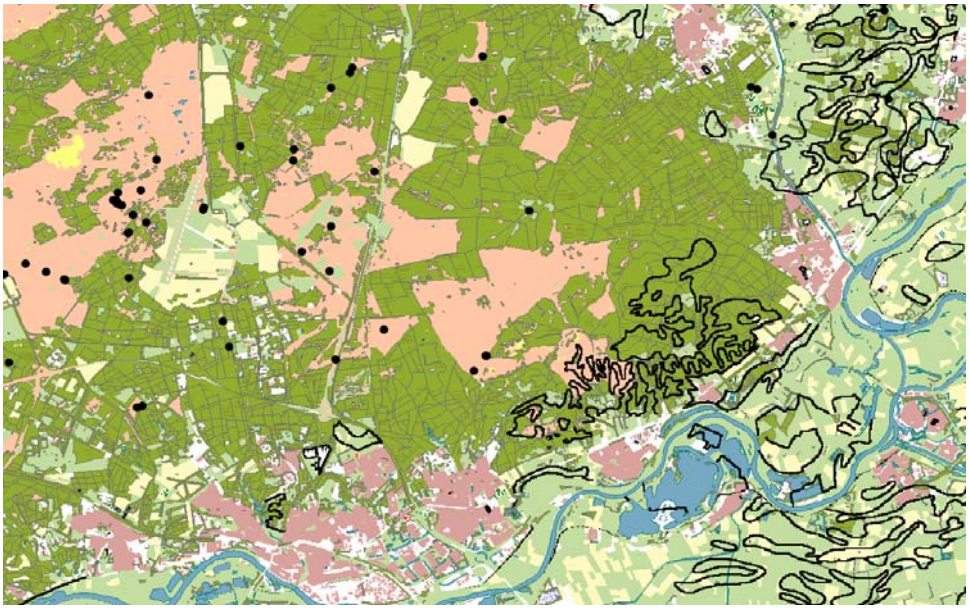
Droge schraallanden



Figuur 5

Verdeling van vegetatieopnamen van droge schraal over fysiografische eenheden.

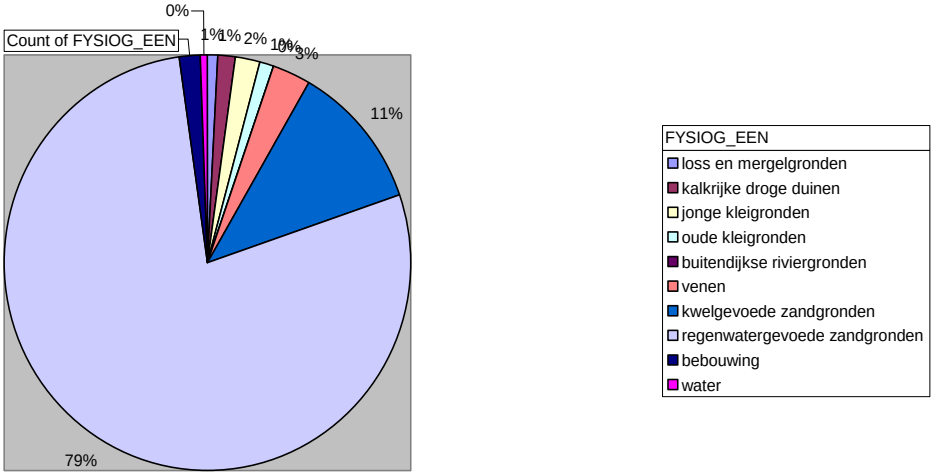
Figuur 6
Droge schraallanden in de buurt van Arnhem geplot op het historisch grondgebruik 1900, waarbij een duidelijke relatie te zien is met het historische heideareaal (paars).



Figuur 7
Opnamen van droge schraallanden in de buurt van Arnhem geplot op een kaart met bodemgradiënten (dikke zwartelijnen)

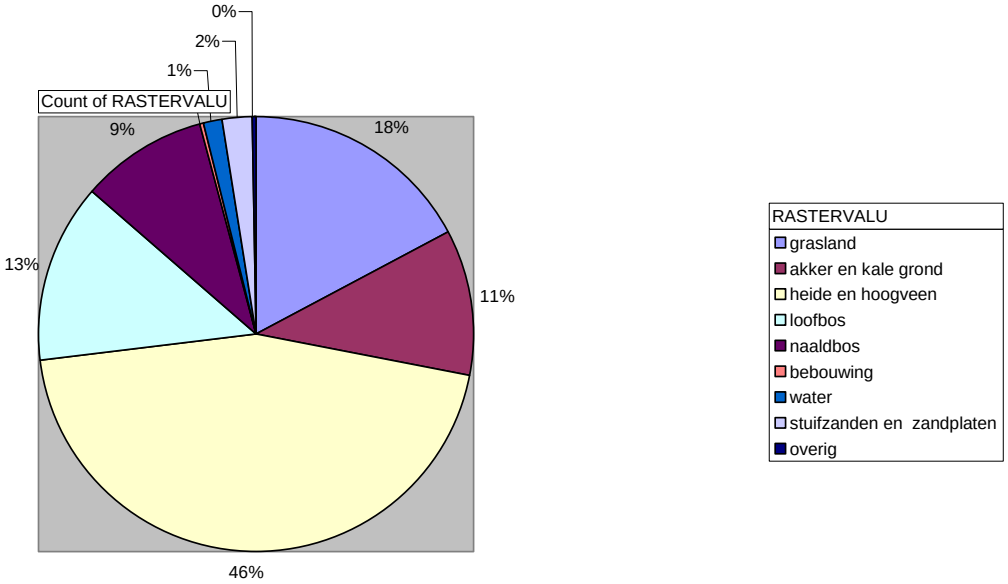
Van 3200 opnamen in droge schraallanden uit de LVD blijken de meeste locaties op regenwatergevoede zandgronden te liggen (fig. 5). Wanneer we deze waarnemingen plotten op een het historisch grond gebruik is een duidelijke relatie waarneembaar met landgebruik (fig. 7). De relatie met een bodemgradiënt is niet te leggen (fig. 7).

Zomen: kapvlakten



Figuur 8

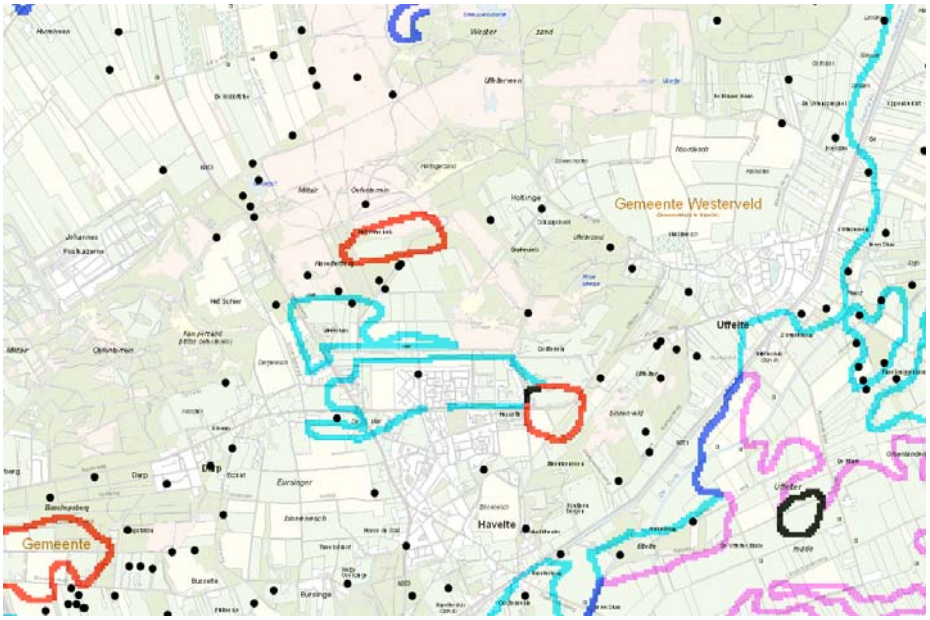
Verdeling van vegetatieopnamen van kapvlakten over fysiografische eenheden.



Figuur 9

Verdeling van vegetatieopnamen van kapvlakten over historisch landgebruik.

In de LVD kon set van 4883 opnamen van vegetatie van kapvlakten worden geselecteerd. Het overgrote deel hiervan is verzameld op de regenwatergevoede zandgronden (fig. 8). Het historisch grondgebruik van de locaties waar opnamen gemaakt zijn van dit vegetatie type is heide en hoogveen. Waarbij het meest waarschijnlijk om heide gaat (fig. 9). Wanneer de lokaties van de opnamen worden vergeleken met de kaart met bodemgradiënten en is er zoals verwacht maar een zeer beperkte relatie (fig. 10): in dit type is vooral sprake van tijdelijke vegetaties op een plek waar bomen dan wel hele bosvakken zijn verwijderd.



Figuur 10

Opnamen van kapvlaktevegetaties geplot op de bodemgradiënten kaart (omgeving Havelte)

In figuur 11 zijn in donkerder groen de gridcellen aangegeven waar twee typen grondgebruik samenkomen, hiermee kunnen bosranden, open plekken, kleine bosjes e.d. in heidevelden worden opgespoord. Visueel lijkt hier een veel grotere samenhang te zijn dan tussen de bodemgradiënten en dit vegetatietype. Er is hier als gevolg van menselijk landgebruik sprake van een biotische gradiëntvegetatie in de overgangen van bos en bossages naar korte vegetaties.

Figuur 11

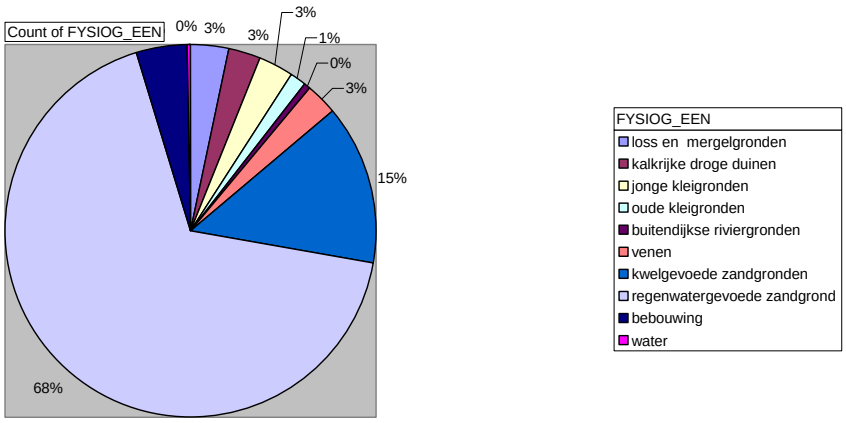
Opnamen van kapvlaktevegetaties geplot op landgebruikgradiënten kaart (omgeving Havelte).

Braamrijke zomen

Er zijn 1550 opnamen van braamrijke zomen beschikbaar in de LVD. Deze blijken vooral verzameld te zijn op regenwatergevoede zandgronden (fig. 12). Dit vegetatietype is vooral te vinden op een viertal typen historisch grondgebruik: grasland, akker en kale grond, heide en hoogveen en loofbos. Er is geen duidelijke relatie tussen bodemgradiënten en braamrijke zomen. Maar wanneer we kijken naar het samenkomen van twee of drie landgebruiktypen wordt er een grotere samehang zichtbaar. Ook voor de bramenrijke zomen lijkt er een sterke relatie met menselijk landgebruik en het voorkomen van dit vegetatietype (fig. 13).

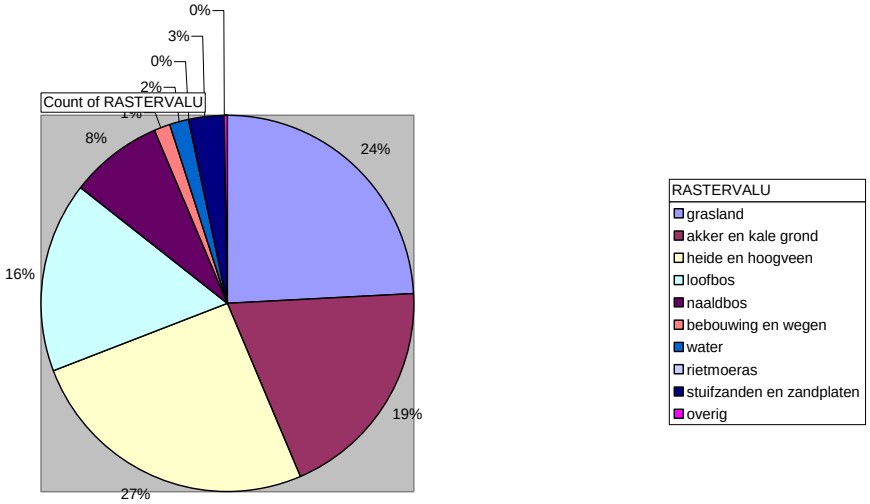
Havikskruidzomen (18AA)

Ook voor zomen met havikskruiden (in de LVD zo'n 5.000 opnamen) is er een sterke relatie met regenwatergevoede zandgronden (fig. 14). De relatie tot bebouwing en wegen blijkt in historisch grondgebruik ook al voorzichtig waarneembaar. Maar wanneer de waarnemingen worden geplot op een actuele topografische kaart lijkt dit type veel voor te komen langs wegen en kanalen. Er lijkt ook geen directe relatie met een bodemgradiënt. Misschien zou voor dit type begroeiing kunnen worden geconcludeerd dat het menselijk landgebruik haar heeft weggedrukt naar (weg)bermen.



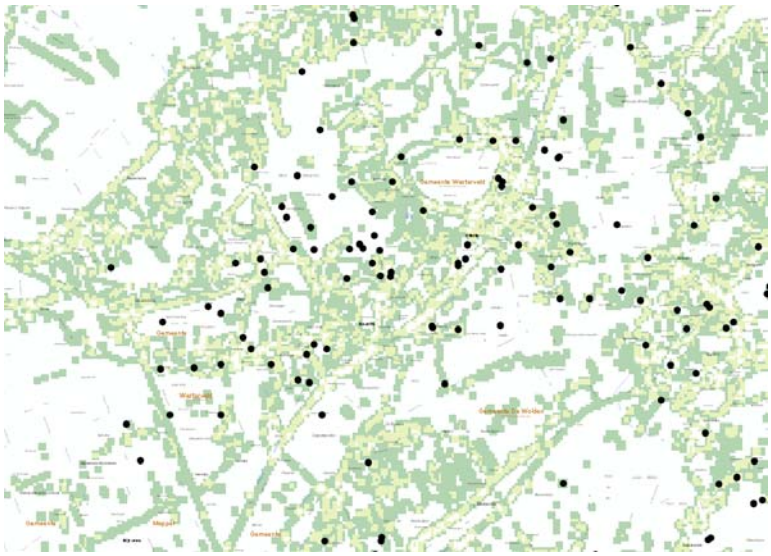
Figuur 12

Verdeling van vegetatieopnamen van braamrijke zomen over fysiografische eenheden



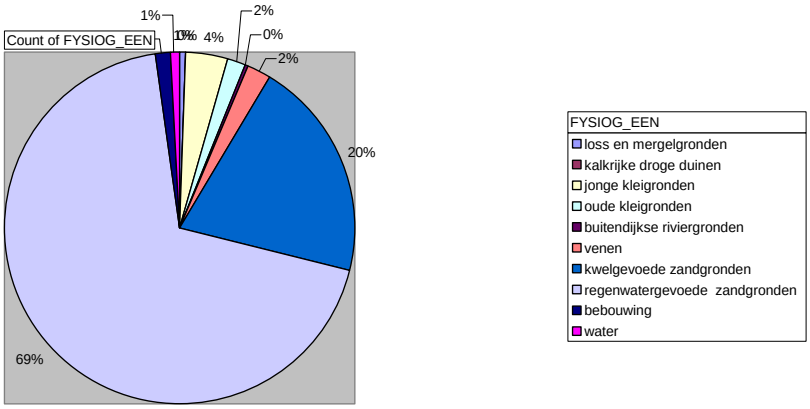
Figuur 13

Verdeling van vegetatieopnamen van braamrijke zomen over historisch landgebruik.



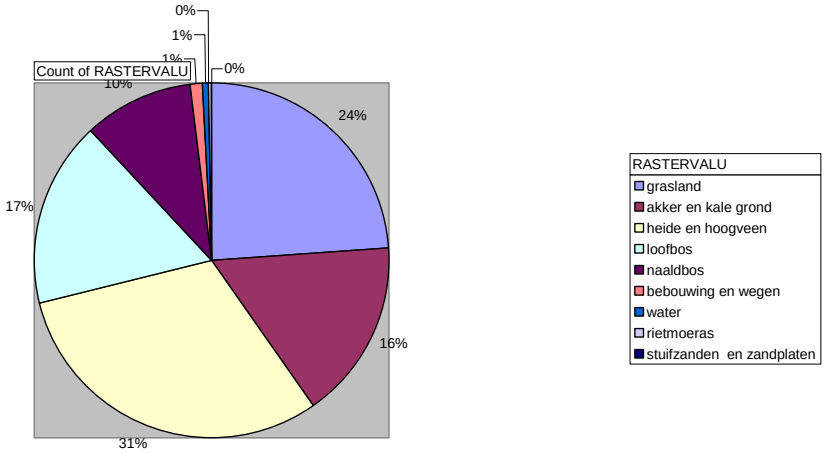
Figuur 14

Opnamen van braamrijke zomen geplot op de landgebruikgradiënten kaart (omgeving Havelte)



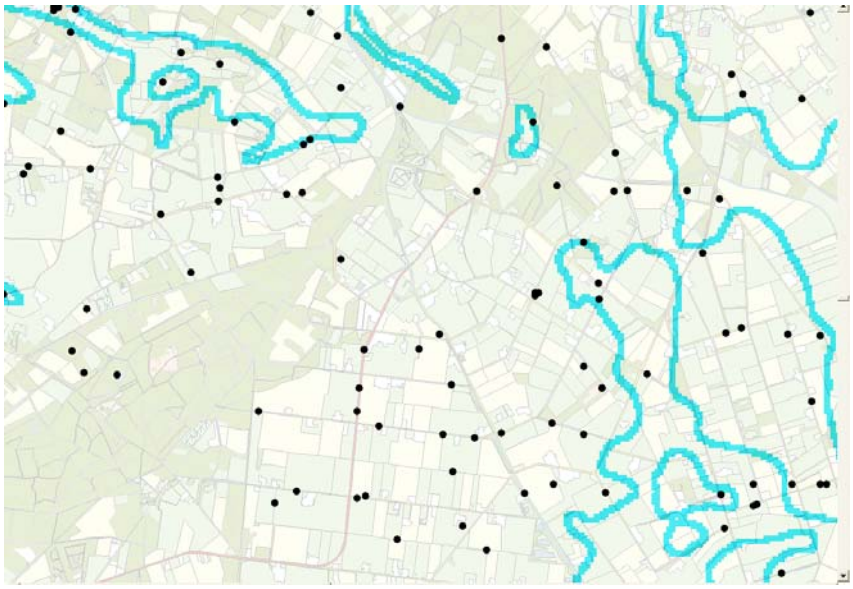
Figuur 15

Verdeling van vegetatieopnamen van havikskruidzomen over fysiografische eenheden



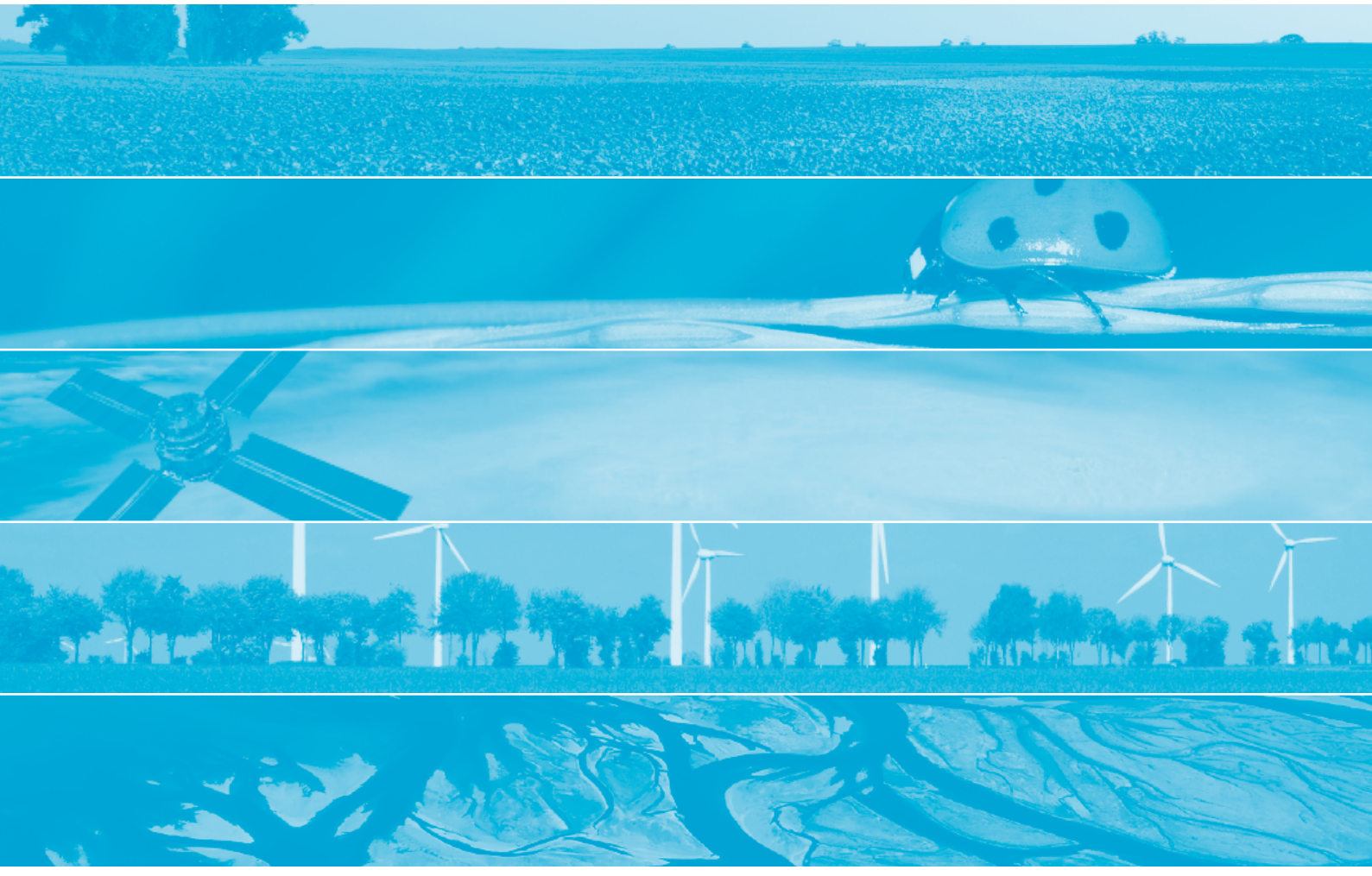
Figuur 16

Verdeling van vegetatieopnamen van havikskruidzomen over historisch landgebruik



Figuur 17
Havikskruidrijke bermen op een deel van de Veluwe, met in blauw een bodemgradiëntzone

Conclusie
Een GIS-analyse van lokaties van vegetatieopnamen ten opzichte van de (ecologische) bodemkaart en historisch grondgebruik en hiervan afgeleide gradiëntenkaarten (zones waar bodemtypen of grondgebruikstypen samenkomen) lijkt veelbelovend om het (historische) gradiëntkarakter van vegetatietypen op te sporen. Een visuele interpretatie van patronen kan in eerste instantie volstaan. Het aantal vegetatietypen (gekoppeld aan natuurdoeltypen, habitattypen e.d.) zou nog wat groter moeten zijn om de bruikbaarheid van deze werkwijze goed te kunnen beoordelen. Ook is enige gebiedstoetsing gewenst om bijvoorbeeld de breedte van de verschillende gradiënttypen meer inzichtelijk te maken.



Alterra is onderdeel van de internationale kennisorganisatie Wageningen UR (University & Research centre). De missie is 'To explore the potential of nature to improve the quality of life'. Binnen Wageningen UR bundelen negen gespecialiseerde en meer toegepaste onderzoeksinstituten, Wageningen University en hogeschool Van Hall Larenstein hun krachten om bij te dragen aan de oplossing van belangrijke vragen in het domein van gezonde voeding en leefomgeving. Met ongeveer 40 vestigingen (in Nederland, Brazilië en China), 6.500 medewerkers en 10.000 studenten behoort Wageningen UR wereldwijd tot de vooraanstaande kennisinstellingen binnen haar domein. De integrale benadering van de vraagstukken en de samenwerking tussen natuurwetenschappelijke, technologische en maatschappijwetenschappelijke disciplines vormen het hart van de Wageningen Aanpak.

Alterra is hèt kennisinstituut voor de groene leefomgeving en bundelt een grote hoeveelheid expertise op het gebied van de groene ruimte en het duurzaam maatschappelijk gebruik ervan: kennis van water, natuur, bos, milieu, bodem, landschap, klimaat, landgebruik, recreatie etc.

Meer informatie: www.alterra.wur.nl